





**TECHNISCHE  
UNIVERSITÄT  
DRESDEN**

---

Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften

---

## **Untersuchungen zur Verjüngungsökologie der Sand-Birke (*Betula pendula* Roth)**

Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades  
Doctor rerum silvaticarum (Dr. rer. silv.)

vorgelegt von  
**M.Sc. Franka Huth**

geboren am  
29.08.1977

Gutachter:

Herr Prof. Dr. Sven Wagner  
Technische Universität Dresden/ Fakultät für Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften/  
Institut für Waldbau und Forstschutz/ Professur für Waldbau

Herr Prof. Dr. Christian Ammer  
Georg-August-Universität Göttingen/ Fakultät für Forstwissenschaften und  
Waldökologie/ Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen

Tag der Verteidigung 13.08.2009



## **Vorwort**

Mithilfe eines Stipendiums zur Förderung von Nachwuchswissenschaftlerinnen wurde die vorliegende Arbeit von der TU - Dresden finanziell unterstützt. Somit wurde mir die Möglichkeit gegeben, mich eingehend mit Fragen der Verjüngungsökologie zu beschäftigen. In diesem Zusammenhang sind auch jene Einrichtungen zu nennen, die mir geholfen haben, meinen wissenschaftlichen Horizont zu erweitern. Ich danke der Alfred Toepfer Stiftung F.V.S. und der Deutschen Landwirtschaftsgesellschaft (DLG e.V.) für die finanzielle Unterstützung. Auf diese Weise erhielt ich die Möglichkeit andere Länder zu bereisen und in einen sehr bereichernden Austausch mit Fachkollegen zu treten. Außerdem konnte ich durch die Unterstützung der Georg-Ludwig-Hartig-Stiftung ein Teilprojekt meiner Arbeit erfolgreich bewältigen.

Die Anregung und das Konzept zu dieser Arbeit gehen auf umfangreiche fachliche Diskussionen mit meinem Doktorvater Prof. Wagner zurück. Ich danke ihm ganz besonders für die geistige Freiheit, die ich in den Jahren am Lehrstuhl für Waldbau genießen durfte. In den zahllosen Gesprächen und kritischen Diskussionen habe ich viele nachhaltige Erkenntnisse über „mein“ Fach - den Waldbau - und das Leben als Wissenschaftler gewonnen.

Prof. Christian Ammer danke ich ganz besonders für die Bereitschaft sich dieser Arbeit zu widmen, obwohl sein eigenes Zeitkontingent sehr knapp bemessen ist.

Diese Arbeit wäre kaum möglich gewesen, wenn ich nicht den Rückhalt und die Unterstützung meiner Kollegen und Freunde gehabt hätte. Ganz besonders danke ich der „Mannschaft“ im Versuchs- und Lehrojekt Hetzdorf - Angelika Körner, Christine Lemke und Heinz Wolff - die mir gerade in der letzten Phase dieser Arbeit den Rücken frei gehalten haben. Ein ganz großes Dankeschön geht an Dr. Holger Fischer und Jörg Wollmerstädt, deren Hilfe ich oft in Anspruch genommen habe, um die mentalen und technischen Unebenheiten dieser Arbeit zu überstehen.

Meinen Mitstreitern und Freunden unter den Doktoranden Manuela Kenter, Birgit Leonhardt, Nico Frischbier, Doreen Schmiedel, Thomas Irmscher, Karoline Schua und André Zeibig danke ich sehr herzlich für die Unterstützung und den Erfahrungsaustausch, wenn sich scheinbar unüberwindliche Hindernisse auftürmten.

Ich danke Martin Hartig für die praktischen Hinweise, die mir besonders zu Beginn dieser Arbeit sehr geholfen haben. Claudia Engler, die als gute Seele des Instituts immer einen klaren Kopf bewahrte, danke ich für all die freundlichen Hilfestellungen, die mich sicher durch den administrativen Dschungel geleitet haben.

Iris Wagner bin ich zu großem Dank verpflichtet für die vielen bereinigenden Unterhaltungen und den aufbauenden Gedankenaustausch.

Für viele frohe Stunden und stärkende Gespräche danke ich vor allem Antje Karge und Sonja Gockel, die mir bei allem Stress geholfen haben, mein seelisches Gleichgewicht zu behalten.

Ein ganz persönlicher Dank gilt meiner besten Freundin Alex Wehnert und meinem Bruder Mario Huth, die beide meine wirklichen Höhen und Tiefen während dieser Arbeit ertragen durften. Sie haben sich selten darüber beschwert und mich stets mit ihren wohlwollenden und kritischen Ratschlägen gestärkt.

Ich danke meiner Familie, die mir in den Jahren dieser Forschungsarbeit größte Toleranz entgegenbrachte und mich in vielfacher Hinsicht sehr unterstützt hat. Das abschließende Gelingen dieser Arbeit verdanke ich meiner Mutter Ramona Huth, die nicht nur über die sprachlichen Stolpersteine wachte, sondern auch bis zum Ende ihre wohl unerschöpfliche Energie eingesetzt hat, um mich seelisch zu stärken.

Mein Dank gilt auch allen Freunden, Förderern und Mitstreitern, die ich nicht namentlich genannt habe und die dennoch wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

## **Inhaltsverzeichnis**

### **Vorwort**

<b>1 Thematische Einführung.....</b>	<b>1</b>
<i>1.1 Zielsetzungen waldbaulicher Handlungskonzepte .....</i>	<i>1</i>
1.1.1 Waldbauliche Rahmenbedingungen im Freistaat Sachsen.....	3
1.1.2 Bedeutung der Gattung <i>Betula</i> spp. im Tharandter Wald.....	7
<i>1.2 Stand der Verjüngungsforschung unter Berücksichtigung der Gattung <i>Betula</i> spp.....</i>	<i>9</i>
1.2.1 Verjüngungsmodellierung.....	15
<i>1.3 Ziele der Arbeit und Formulierung der Arbeitshypothesen.....</i>	<i>17</i>
<b>2 Material und Methoden.....</b>	<b>21</b>
<i>2.1 Untersuchungsgebiet - Tharandter Wald.....</i>	<i>21</i>
2.1.1 Lage, Relief und Geologie.....	21
2.1.2 Potentielle Natürliche Vegetation.....	23
2.1.3 Klima.....	24
<i>2.2 Auswahl der Untersuchungsflächen.....</i>	<i>28</i>
2.2.1 Versuchsdesign.....	31
2.2.2 Voruntersuchungen zur Bodenvegetation.....	33
<i>2.3 Datenerhebungen im Altbestand.....</i>	<i>35</i>
2.3.1 Morphologische Studien zur Bestimmung der Art.....	36
2.3.2 Positionsdaten.....	36
2.3.3 Wachstumsparameter.....	37
2.3.4 Kronenparameter und Fruktifikation.....	38
2.3.5 Quantitative Diasporenerfassung.....	42
2.3.5.1 Zeitliche und räumliche Parameter.....	42
2.3.5.2 Modellierung mit WALDSTAT.....	43
2.3.6 Qualitative Diasporenerfassung.....	49
<i>2.4 Keimung und Keimlingsstadium.....</i>	<i>51</i>
2.4.1 Keimproben unter Laborbedingungen.....	51
2.4.2 Keimlinge unter Bestandesbedingungen.....	52
2.4.3 Keimlinge im Gefäßversuch.....	53
<i>2.5 Sämlingsstadium und etablierte Verjüngungspflanze.....</i>	<i>55</i>
2.5.1 Sämlinge unter Bestandesbedingungen.....	56

2.5.2 Sämlinge im Gefäßversuch.....	58
2.6 <i>Intraspezifische Konkurrenz</i> .....	58
2.6.1 GINI-Koeffizient.....	60
2.6.2 Tessellationsmodelle nach DIRICHLET und VORONOI.....	61
2.6.3 Aggregationsindex <i>R</i> nach CLARK und EVANS.....	62
2.7 <i>Kleinstandörtliche Umweltparameter</i> .....	64
2.7.1 Strahlungsmessungen.....	64
2.7.2 Bestimmung der relativen Bodenfeuchte.....	65
2.8 <i>Allgemeine Statistik und Datenanalyse</i> .....	66
<b>3 Ergebnisse.....</b>	<b>76</b>
3.1 <i>Morphologische Studien zur Artbestimmung für alle Versuchsanlagen</i> .....	76
3.2 <i>Altbestandsparameter</i> .....	77
3.2.1 Wachstumsparameter der Samenbäume von <i>B. pendula</i> .....	78
3.2.2 Einschätzung der Fruktifikation.....	81
3.2.2.1 Baum- und Kronenparameter zur Abbildung des Fruchtbehangs.....	81
3.2.2.2 Probefällungen und Schätzungen des Fruchtbehangs.....	86
3.3 <i>Diasporenausbreitung</i> .....	90
3.3.1 Zeitliche Aspekte.....	90
3.3.2 Räumliche Aspekte.....	92
3.3.2.1 Modellierung der Diasporenausbreitung mit WALDSTAT.....	94
3.3.2.1.1 Isotrope Modelle.....	95
3.3.2.1.2 Anisotrope Modelle.....	96
3.3.2.1.3 Ausbreitungsdistanzen.....	97
3.3.3 Monatsbezogene Betrachtungsebene.....	99
3.3.3.1 Einflussfaktor Wind.....	99
3.3.3.2 Räumliche Ausbreitungsmuster der Diasporen.....	100
3.3.3.3 Ausbreitungsmodelle.....	102
3.3.3.3.1 Isotrope Modelle.....	102
3.3.3.3.2 Anisotrope Modelle.....	104
3.3.3.3.3 Windrichtungsvektoren und Ausbreitungsrichtungen.....	106
3.3.4 Qualitätsparameter der Diasporen.....	107
3.3.4.1 Diasporenmasse.....	107

3.3.4.2 Beschädigungen.....	111
3.3.5 Klimatische Umwelteinflüsse und Ergebnisse der Diasporenerfassung.....	115
3.4 <i>Keimung und Keimlingsstadium</i> .....	121
3.4.1 Laborversuche.....	121
3.4.2 Freilandversuche unter Bestandesbedingungen.....	122
3.4.2.1 Keimlingsdichte.....	122
3.4.2.2 Keimlingsmortalität.....	128
3.4.2.3 Qualitative Entwicklung der Keimlinge.....	130
3.4.2.4 Einflüsse des Mikrostandortes.....	134
3.4.2.4.1 Bodendeckungsvarianten und Strahlung.....	134
3.4.2.4.2 Relative Bodenfeuchte.....	141
3.4.2.4.3 Verknüpfung der Faktoren.....	144
3.4.3 Keimlingsstadium im Gefäßversuch.....	146
3.4.3.1 Wachstumsbedingungen im Jahr 2004.....	146
3.4.3.2 Quantitative Entwicklung der Keimlinge im Mitscherlich-Gefäßversuch.....	147
3.4.3.3 Parameter der Keimlingsentwicklung.....	148
3.4.3.3.1 Blattstadien.....	148
3.4.3.3.2 Wachstumsparameter.....	150
3.4.3.3.3 Trockenmassen - Keimlingsstadium.....	152
3.4.3.3.4 Analysevariablen - Keimlingsstadium.....	154
3.4.3.4 Standflächen- und Verteilungsberechnungen - Keimlingsstadium.....	155
3.4.3.4.1 Tessellationsmodelle - Keimlingsstadium.....	156
3.4.3.4.2 Aggregationsindex nach CLARK und EVANS - Keimlingsstadium.....	159
3.4.3.4.3 <i>Constant Yield Law</i> - Keimlingsstadium.....	159
3.4.3.4.4 GINI-Koeffizient - Keimlingsstadium.....	161
3.5 <i>Sämlings- und Verjüngungsstadium</i> .....	166
3.5.1 Freilandversuche.....	166
3.5.1.1 Plotgebundene Verjüngungsuntersuchungen im Bestand.....	166
3.5.1.1.1 Einflussfaktoren auf Verjüngungsdichte und Mortalität.....	167
3.5.1.1.2 Wachstumsparameter.....	169
3.5.1.2 Verjüngung in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante.....	171
3.5.1.2.1 Einfluss der Altbäume.....	174
3.5.2 Verjüngungsstadium im Gefäßversuch.....	177
3.5.2.1 Relative Bodenfeuchte.....	177

3.5.2.2 Verjüngungsdichte und Mortalität.....	178
3.5.2.3 Qualitative Parameter.....	182
3.5.2.3.1 Sprosslängenzuwachs.....	184
3.5.2.3.2 Spross- und Wurzelverzweigungen.....	185
3.5.2.3.3 Trockenmassen - Verjüngungsstadium.....	186
3.5.2.3.4 Analysevariablen - Verjüngungsstadium.....	188
3.5.2.4 Standflächen- und Verteilungsberechnungen - Verjüngungsstadium.....	189
3.5.2.4.1 Tessellationsmodelle - Verjüngungsstadium.....	191
3.5.2.4.2 Aggregationsindex nach CLARK und EVANS - Verjüngungsstadium.....	193
3.5.2.4.3 <i>Constant Yield Law</i> - Verjüngungsstadium.....	194
3.5.2.4.4 GINI-Koeffizient - Verjüngungsstadium.....	194
<b>4 Diskussion.....</b>	<b>201</b>
4.1 <i>Methodendiskussion</i> .....	201
4.1.1 Kriterien zur Artbestimmung.....	201
4.1.2 Versuchsaufbau.....	203
4.1.2.1 Auswahl der Untersuchungsflächen.....	203
4.1.2.2 Gefäßversuche.....	206
4.1.2.3 Bodendeckungsvarianten.....	209
4.1.3 Klima und Mikrostandort.....	212
4.1.4 Samenbäume und Bestimmung des Fruchtbehangs.....	217
4.1.4.1 Modellierung der Diasporenausbreitung.....	220
4.1.5 Keimproben im Labor.....	224
4.1.6 Wachstumsparameter und Allometrien im Verjüngungsstadium.....	225
4.1.7 Standraum- und Konkurrenzberechnungen im Verjüngungsstadium.....	226
4.2 <i>Diskussion der Ergebnisse</i> .....	230
4.2.1 Altbäume von <i>B. pendula</i> im Tharandter Wald.....	230
4.2.1.1 Wachstums- und Kronenparameter der Altbäume.....	231
4.2.1.2 Fruktifikation des Einzelbaumes.....	237
4.2.2 Diasporenausbreitung.....	245
4.2.2.1 Modellschätzungen.....	254
4.2.2.2 Waldbauliche Relevanz der Ausbreitungsmodelle.....	263
4.2.3 Charakterisierung der Bodendeckungsvarianten.....	266
4.2.3.1 Wirkungen des Altbestandes auf die Bodendeckungsvarianten.....	267

4.2.3.2 Bodendeckungsvarianten <u>ohne</u> Bodenvegetation.....	268
4.2.3.3 Bodendeckungsvarianten <u>mit</u> Bodenvegetation.....	276
4.2.4 Entwicklung der Verjüngungsstadien.....	283
4.2.4.1 Quantitative Entwicklung und Mortalität.....	284
4.2.4.2 Qualitative Entwicklung.....	298
4.2.4.3 Bedeutung der Konkurrenz.....	311
4.2.5 Ganzheitliche Betrachtung des Verjüngungszyklus.....	324
4.2.5.1 Bewertung des Verjüngungspotenzials von <i>B. pendula</i> .....	329
4.3 <i>Schlussfolgerungen für die waldbauliche Praxis</i> .....	332
4.4 <i>Ausblick</i> .....	336
<b>5 Zusammenfassung.....</b>	<b>338</b>
<b>6 Summary.....</b>	<b>342</b>
<b>7 Literaturverzeichnis.....</b>	<b>345</b>
<b>8 Anhang.....</b>	<b>382</b>

## Abkürzungsverzeichnis

a	Alter
aZ_SL	absoluter Sprosslängenzuwachs
BHD	Brusthöhendurchmesser
BM	Blattmasse (Trockenmasse)
BRANCH	Programm zur Ermittlung allometrischer Beziehungen (CANCINO 2003)
BV	Bodendeckungsvariante
Cv	Wolliges Reitgras ( <i>Calamagrostis villosa</i> (CHAIX) GMEL.)
DIFFSF	<i>Diffuse Site Factor</i>
Df	Drahtschmiele ( <i>Deschampsia flexuosa</i> L. (TRIN.))
GBI	Gemeine Birke ( <i>Betula pendula</i> )
GFI	Gemeine Fichte ( <i>Picea abies</i> )
Gk	Gini-Koeffizient
GKI	Gemeine Kiefer ( <i>Pinus sylvestris</i> )
GPS	<i>Global Positioning System</i>
ha	Hektar
LAF	Landesanstalt für Forsten
LDD	<i>Long-Distance Dispersal</i>
MDD	<i>Mean Dispersal Distance</i>
Nd	Nadelstreuauflage
OST	Oberstand
PAR	photosynthetisch aktive Strahlung
PEFC	1998 als “ <i>Pan European Forest Certification Council</i> ” gegründet; 2003 “ <i>Programme for the Endorsement of Forest Certification schemes</i> “
PNV	Potenzielle Natürliche Vegetation nach TÜXEN (1956)
RBU	Rot-Buche ( <i>Fagus sylvatica</i> )
RGR	relative Wachstumsrate
SL	Sprosslänge
SM	Sprossmasse (Trockenmasse)
SMUL	Sächsisches Staatsministerium für Umwelt und Landwirtschaft
spec.	Angabe bei Unsicherheit der Artzugehörigkeit, wenn die Gattung bekannt ist
spp.	Subspezies
Uf	Untere feuchte Berglagen
Uff	Unteren sehr feuchten Lagen
WHD	Wurzelhalsdurchmesser
WL	Wurzellänge
WM	Wurzelmasse (Trockenmasse)



## 1 Thematische Einführung

### 1.1 Zielsetzungen waldbaulicher Handlungskonzepte

Die gegenwärtigen Ziele waldbaulichen Handelns sind ebenso vielgestaltig wie die gesellschaftlichen Ansprüche an die Wälder (ENDRES 1922, NIEBLEIN 1980, VOLZ 2006). Mehrheitlich folgen die staatlichen Forstverwaltungen der Länder einem Leitbild, das gemäß der Vereinbarungen, im Rahmen der Paneuropäischen Zertifizierung der Forstwirtschaft (PEFC 2009), eine nachhaltige Entwicklung auf ökologischer, gesellschaftlicher und ökonomischer Ebene anstrebt. Forstliche und somit auch waldbauliche Handlungsstrategien sind von diesen drei Ebenen wesentlich beeinflusst. Mit dem Begriff der Nachhaltigkeit wird die Relevanz heutigen Handelns für zukünftige Generationen (CARLOWITZ 1713) verbunden und das Bestreben nach einer kontinuierlichen Umsetzung und Wirkung waldbaulicher Handlungskonzepte (MASER 1997). Mit Blick auf die wechselvolle Geschichte der Waldbehandlung, die sich unter dem Gesichtspunkt natürlicher Systeme, in einer schnellen Abfolge generalisierter und zum Teil sehr konträr anmutender, waldbaulicher Leitbilder (industrielle Holzproduktion versus naturnahe Waldwirtschaft) darstellt. Fragen der dauerhaften gesellschaftlichen Akzeptanz, der Bestandesstabilität und Risikominimierung erlangen eine besondere Bedeutung (OTTO 1994, HASSELBACH 1994). Diskontinuität forstwirtschaftlichen Handelns in Deutschland wird insbesondere im Umgang mit der Gattung *Betula* spp., als einem typischen Vertreter der Pionierbaumarten, deutlich. Während man in Zeiten größter Holznot und angesichts großer Freiflächenareale von den Eigenschaften der Birke als frühsukzessionaler Baumart profitierte, folgten waldbauliche Epochen, die zum Ziel hatten alle Vorkommen dieser Baumart zu unterdrücken (KLAEHN & RUHNQUIST 1952, ZEITLINGER 1991, SPERBER 2000). Umschreibungen negativer Wirkungen, die von dieser Pionierbaumart ausgehen, wie z. B. das „Peitschen“ benachbarter Bäume oder der erhöhte Wasserbedarf, verglichen mit anderen Baumarten, erhalten in diesen Szenarien ein großes Gewicht. Unabhängig von diesen, zum Teil sehr emotional geführten Diskussionen, wäre es wünschenswert, wenn sich waldbauliche Strategien und Konzepte, die sich für oder gegen eine Baumart entscheiden vorrangig auf eindeutig quantifizierbare Aussagen stützten und entsprechende Wirkungen bzw. Effekte, die mit dieser Baumart verbunden sind, abschätzten. Mit der Formulierung spezieller Zielsetzungen auf verschiedenen Entscheidungsebenen gehen u. a. Erwartungen an bestimmte Waldbilder und Waldstrukturen einher. Mithilfe waldbaulicher Instrumente können diese gestaltet und mittelfristig umgesetzt werden (BRADSHAW 1992, WAGNER 2004, VOLZ 2006). Gegenwärtige Waldbaugrundsätze enthalten mehrheitlich

die Zielsetzung standortsgerechte Mischbaumarten zu erhalten und kontinuierlich zu fördern, um die Bestandesstabilität und eine Erhöhung der Diversität zu gewährleisten (SMUL 1999). Um den Stellenwert der Pionierbaumart Sand-Birke als Mischbaumart einschätzen zu können, sind neben einer viel zitierten ökonomischen Bewertung des Rohstoffes Holz, standortabhängige Informationen zur ökologischen Wirkung (Bestandesklima, Wasserhaushalt, Boden, Flora und Fauna) innerhalb eines Bestandesgefüges einzubeziehen. Die Zielsetzung der Waldbewirtschaftung muss im engeren Sinne nicht grundsätzlich mit der Produktionsfunktion verknüpft sein (THOMASIU & SCHMIDT 1996, SAETRE 1999). Eine Integration von Pionierbaumarten als Mischbaumarten in gegenwärtige Waldbaukonzepte ist demnach zielführend. Bei der praktischen Umsetzung sollte die Notwendigkeit der Mineralbodenfreilegung neu durchdacht werden. Dabei ist das Verbot größere Freiflächen (>1 Hektar) zu schaffen, zwingend zu beachten. In den Zeiten großflächiger Kahlschlagswirtschaft mit anschließender Kulturbegründung und einer damit verbundenen Bodenverwendung waren die Bedingungen für die Etablierung der Sand-Birke ausgesprochen vorteilhaft. Das entsprach jedoch nicht den betrieblichen und waldbaulichen Zielen (THOMASIU 1977). Um die Sand-Birke beispielsweise im Rahmen der Verjüngungsplanung, der in Auflösung befindlichen Nadelbaumbestände zu berücksichtigen, bedarf es umfangreicher Kenntnisse zur räumlichen Verteilung potenziell geeigneter Verjüngungsflächen in diesen Beständen (BATHEN & IRRGANG 2004). Von räumlicher Heterogenität der Umweltfaktoren und Ressourcen ist auch in homogenen Beständen auszugehen, die sich u. a. anhand der Verteilung von Strahlung, Bodenfeuchte, Bodenvegetation und Altbaumstandpunkten manifestiert (HOULE 1998, AMMER & WAGNER 2005). So erlangt die Lückendynamik innerhalb dieser Bestände, angesichts der vergleichsweise hohen Strahlungsansprüche von *B. pendula* unabhängig davon, ob diese Lücken natürlichen oder anthropogenen Ursprungs sind, eine große Bedeutung (RUNKLE 1982, YAMAMOTO 1992, HUTH & WAGNER 2006). Zusätzliche Aufwendungen zur Initiierung besonders vorteilhafter Etablierungsbedingungen für Pionierbaumarten sind gegenwärtig angesichts ökonomischer Ressourcen nur in seltenen Fällen zu rechtfertigen. Die genannten Forderungen an waldbauliches Handeln sind aus ökologischen und langfristig auch ökonomischen Erwägungen als durchaus zielführend anzusehen (KNOKE et al. 2008). Der Zielkonflikt zwischen den unterschiedlichen Ansprüchen an die Funktionalität der Waldökosysteme findet sich beispielhaft auch in der Handhabung und Bewertung verjüngungsökologischer Prozesse von Pionierbaumarten wieder und erzeugt entsprechenden Handlungsdruck (HEGER 1952, HERING 1997).

### 1.1.1 Waldbauliche Rahmenbedingungen im Freistaat Sachsen

Der gegenwärtige Gesamtwaldanteil des Freistaates Sachsen wird mit 511.578 ha angegeben (BWI<sup>2</sup> 2002). Davon sind etwa 37,3 % (190.819 ha) Landeswald. Die gegenwärtigen Baumartenanteile an der Gesamtwaldfläche des Freistaates Sachsen stellen sich wie folgt dar: Gemeine Fichte 34,6 %, Gemeine Kiefer 30,0 %, Lärche 3,4 %, Eiche 7,4 %, Buche 3,4 %, Ahorn und Esche 3,0 %, Douglasie 0,2 % und Weichlaubebäume 16,1 %. Der Vergleich zur potenziellen natürlichen Vegetation (PNV) zeigt, dass etwa 40 % der sächsischen Landesfläche aus Buchen(misch)wäldern bestehen könnte (SCHMIDT & KLAUSNITZER 2002, EBBACH et al. 2007). Diese Gegenüberstellung verdeutlicht die enormen Abweichungen zwischen wirtschaftlich bestimmter und der natürlichen Grundausstattung entsprechenden aktuellen Verteilung der Baumarten (BWI<sup>2</sup> 2002). Der gegenwärtige Nadelbaumanteil liegt demnach bei etwa 68,2 %. Für die Anteile der Birkenarten (*Betula pendula* Roth und *Betula pubescens* Ehrh.) liegen Angaben von insgesamt 7 % vor (SMUL 1999). Diese repräsentieren neben den Eichenarten den größten Anteil an Laubbaumarten in sächsischen Wäldern. Hinsichtlich der Altersklassenverteilung sind etwa 27,7 % (177.006 ha) der Fichtenbestände mit einem Alter von über 80 Jahren ( $\geq$  V. Altersklasse) vertreten. Weichlaubbaumarten weisen auch aufgrund ihrer natürlichen Altersgrenze einen Anteil von 81,4 % (67.000 ha) in den Altersklassen  $\leq$  60 Jahre ( $\leq$  III. Altersklasse) auf (BWI<sup>2</sup> 2002). Angesichts der erheblichen Anteile von *Picea abies* L. und *Betula* spp. an der Gesamtwaldfläche Sachsens ist es naheliegend, zurückliegende Bewirtschaftungskonzepte hinsichtlich ihrer langfristigen Wirkung auf die Baumartenzusammensetzung und damit verbundene Risikokalkulationen zu prüfen. Dies entspricht den heutigen Ausführungen in den Sächsischen Waldbaugrundsätzen „[...] stabile[n] Mischwälder[...]“ zu etablieren, die standortgerecht sind und somit eine „[...] angemessene[r] Beteiligung der Baumarten der natürlichen Waldgesellschaft [...]“ aufweisen (SMUL 1999, VwV Waldbaugrundsätze des Freistaates Sachsen). Das gegenwärtige Waldbaukonzept schließt Forderungen zur „Toleranz gegenüber Pionierbaumarten“ in den generellen Aufbau von Mischbeständen ein. Ein kurzer Rückblick auf die regionalspezifische Entwicklung innerhalb vergangener Epochen und die, primär auf Fichtenwirtschaft konzentrierten Waldbaukonzepte, gibt Aufschluss darüber, in welchem Maße Pionierbaumarten (insbesondere Birkenarten) Berücksichtigung fanden. Lange vor der Umsetzung einer geregelten Forstwirtschaft wusste man die Eigenschaften der Pionierbaumarten für eine schnelle Wiederbewaldung zu nutzen (CARLOWITZ 1713, LAUROP 1796, ZANTHIER 1799). Mit der Einführung einer geregelten Forstwirtschaft unter Federführung Heinrich Cottas (1820), der in seiner Verjüngungsplanung künstliche Bestandesbegründungen bevorzugte, um die

Risiken einer natürlichen Verjüngung und den Mangel an Samenbäumen zu kompensieren, war der Anstoß zur künstlichen Einbringung vergleichsweise schnell wachsender Nadelbaumarten gegeben (BLANCKMEISTER 1962). Die großflächige Etablierung von Fichtenreinbeständen hat hier ihren Ursprung. Sie wurde jedoch von Cotta ursprünglich als Mittel für eine schnelle Wiederbewaldung unbestockter Flächen angesehen, um sie anschließend in Mischwälder zu überführen (RICHTER 1950). Hohe Einschlagsforderungen, die vergleichsweise einfache Handhabung von Kahlschlagssystemen sowie die darauf beruhende Etablierung der Bodenreinertragslehre führten insbesondere in den Wuchsgebieten der Erzgebirgsregion zur alleinigen Ausrichtung an der Fichtenwirtschaft (RUBNER 1936). Die von PUTSCHER (1928) beschriebene Altersklassenverteilung der Fichte (1817 - 1923) weist zu dieser Zeit eine hohe Belegung (50 - 60 %) der Altersklassen I und II. ( $\leq 40$  Jahre) aus. Mit der Ausrichtung des waldbaulichen Leitbildes auf die räumliche Ordnung des schlagweisen Hochwaldes waren die Bedingungen zur Etablierung anemochor (wind-) verbreiteter Pionierbaumarten besonders günstig. Die Bedeutung entsprechender Anteile fruktifizierender Mutterbäume war seit Längerem bekannt (COTTA 1817, PFEIL 1817, BURCKHARDT 1867, FISCHBACH 1892). Auf den in Kultur gebrachten Flächen fanden sich demzufolge erhebliche Anteile an frühsukzessionalen Baumarten (Birke, Weide, Pappel) ein. Diese wurden jedoch aus Gründen maximaler Rentabilität und schädigender Wirkung gegenüber der Hauptwirtschaftsbaumart Fichte immer häufiger entnommen (CRAMER 1798, LOREY 1883). Die homogenen Bestandesbilder waren immer häufiger Störungen ausgesetzt, die auf abiotische und biotische Ursachen (Schnee, Sturm, Insektenkalamitäten etc.) zurückzuführen waren (HAUFE 1937, HEYBEY 1941). Erst mit dem häufigen Eintreten umfangreicher Bestandeschäden verstärkten sich kritische Stimmen, die sich für eine Umwandlung der homogenen und anfälligen Fichtenbestände in Mischbestände einsetzten (GAYER 1886, MAYR 1925). Mit der Entwicklung der „Organismusidee“ im Rahmen der Dauerwaldbewegung änderten sich vielerorts die waldbaulichen Leitbilder grundlegend (SELING 1997). Ökologische Komponenten erlangten ebenso starke Bedeutung wie Fragen der Bestandesstabilität, Vielfalt der Hiebsarten und Verjüngungssysteme (MÖLLER 1922, PHILIPP 1932, KRUTZSCH 1938, LEMMEL 1939). Wenngleich die Ideen des Dauerwaldes bis heute in unterschiedlicher Intensität in waldbauliche Leitbilder einfließen, blieb der erste Zeitraum aktiver und länderübergreifender Einflussnahmen zunächst auf den Zeitraum zwischen 1880 und 1930 begrenzt (THOMASIU 1992, THOMASIU & SCHMIDT 1996, SELING 1997). Bezogen auf die Berücksichtigung der Pionierbaumarten als potenzielle Mischbaumarten in Nadelbaumbeständen finden wir Beschreibungen, die insbesondere der Birke eine positive Wirkung hinsichtlich der

Bestandesstabilität, Vergrasungseindämmung, Verbesserung der Durchwurzelung und Standortsgüte einräumen (BURCKHARDT 1867, GRASER 1929). Ferner wird die finanzielle Bedeutung von Vorerträgen bzw. die schützende Wirkung des Birkenanflugs als Füllholz und Vorwald in Fichtenbeständen hervorgehoben (FISCHBACH 1892, HEMMANN 1904, DITTMAR 1910, BÜHLER 1918, DENGLER 1935). Die Verjüngung von Pionierbaumarten bleibt jedoch im Konzept der Dauerwaldbewegung weitgehend auf Blößen und Schadflächen beschränkt, da im Zuge ausgeprägter Bestandeskontinuität kaum eine Möglichkeit zur Verjüngung lichtbedürftigerer Baumarten besteht. Die Entwicklung effizienter und vielgestaltiger Verjüngungskonzepte unter Berücksichtigung pflanzenphysiologischer und umweltökologischer Faktoren erreicht zu dieser Zeit vorerst ihren Höhepunkt wie VANSELOW (1949) in der 2. Auflage seines Werkes „*Natürliche Verjüngung im Wirtschaftswald*“ festhält. Auf die veränderte „Lichtzufuhr“ in Fichtenbeständen, die in ein haubares Alter gelangen und die daraus resultierenden Bedingungen für Baumarten mit geringerer Schattentoleranz wird in der genannten Arbeit eingegangen (VANSELOW 1949). Die Nachkriegsjahre waren erneut vom wirtschaftlichen und gesellschaftlichen Druck der Mobilisierung umfangreicher Holzreserven (so genannte Reparationshiebe) geprägt (THOMASIU 1992). Erneut erfüllten die Pionierbaumarten die Funktion einer schnellen Wiederbewaldung (WECK 1944). In den 50er Jahren des 20. Jahrhunderts formierten sich die Vertreter jener Waldbaustrategien, die, in Anlehnung an GAYER (1886) und MÖLLER (1922), erneut Argumente der Risikominimierung durch Schaffung gemischter und strukturierter Waldbilder in den Vordergrund stellten (TAMM 1949, VANSELOW 1949, KÖSTLER 1953). BAUMGARTNER (1956), FIEDLER (1962) und SCHRÖTTER (1970) betonen in ihren Arbeiten explizit die Bedeutung der Mischbaumart Birke auf den armen Standorten der Mittelgebirge, die auch zukünftig gefördert werden sollten. Bezogen auf die Waldflächen der östlichen Bundesländer stellten sich jedoch bald Forderungen nach rationalen, ausschließlich wirtschaftlich orientierten Waldbaumaßnahmen ein, die eine Übertragung industrieller Produktionsmechanismen auf jegliche Waldbehandlung zur Folge hatten. BLANCKMEISTERS kritische Anmerkungen aus dem Jahr 1962: „*Rationalisierung ist daher ein Oberbegriff und nicht der Technisierung und Mechanisierung schlechthin gleichzusetzen [...]*“ finden in der waldbaulichen Praxis selten Berücksichtigung (THOMASIU & SCHMIDT 1996). Ähnliches gilt für den, von HEGER bereits 1952 verfassten, Beitrag zur „*Begründung von Mischwäldern auf Großkahlfächen unter besonderer Berücksichtigung des Vorwaldgedankens*“. Das waldbauliche Leitbild strebte nun über mehrere Jahrzehnte nach einer Homogenisierung der Bestandesbilder und verfolgte die Reduktion waldbaulicher Techniken auf den Kahlschlagsbetrieb. Pionierbaumarten fanden auf den großräumigen Frei-

flächen für die Kulturbegründung, mit teilweise Vollumbruch und Beräumung, ideale Bedingungen vor. Auch wegen ihrer ausgeprägten Fähigkeit zum Stockausschlag konzentriert sich ihr konzentriert sich der Umgang mit Pionierbaumarten auf die Entmischung durch wiederholte Entnahme (LOKVENC & CHROUST 1987, LEDER 1992). Die Techniken und finanziellen Aufwendungen zur Umsetzung dieser Maßnahmen waren erheblich (KOTTER & SCHUBERT 1995). Eine Homogenisierung der Fichtenbestände wurde in jeder Altersklasse praktiziert, um Pionierbaumarten im Sinne der „*Baumartenoptimierung*“ auch aus zukünftigen Waldbildern zu entfernen (THOMASIU & SCHMIDT 1996). Eine endgültige Abkehr von diesen rigorosen Maßnahmen setzte in den 70er und 80er Jahren des letzten Jahrhunderts ein. Diese war eng mit dem großflächigen Auftreten der so genannte „neuartigen Waldschäden“ verbunden, die in beiden Teilen Deutschlands große gesellschaftliche Aufmerksamkeit erlangten (MÜCKE 1983, BOSSHARD 1986, ULRICH 1986, CASTILLO et al. 1987). In den Ländern der damaligen Bundesrepublik führten u. a. die Ergebnisse der ersten Bundeswaldinventur (BWI<sup>1</sup> 1989), die große Teile der Fichtenwälder als stark geschädigt einstufte, zu einem Umdenken hinsichtlich bestehender Waldstrukturen. Die Kammlagen der sächsischen und böhmischen Mittelgebirge, die zu 83 % mit reinen Fichtenbeständen bestockt waren, wiesen auf großen Flächen (Erzgebirge etwa 30.000 ha) eine vollständige Entwaldung auf (NEBE et al. 1989, SCHULZE et al. 1989, HARTIG et al. 1998 BATHEN & IRRGANG 2004). Angesichts dieser umfangreichen Freiflächen wurde der Einsatz von Pionierbaumarten unumgänglich (BENABDELLAH 1997). Zahlreiche wissenschaftliche Arbeiten setzten sich mit der Analyse des Schädigungsgrades von Fichtenbeständen und den bodenchemischen Veränderungen auf diesen Flächen auseinander (KLEBINGAT 1962, NEBE 1995). Im Vergleich dazu zeigten die Birkenarten eine erstaunliche Vitalität. Dies führte zur genaueren Dokumentation pflanzenphysiologischer Eigenschaften von *Betula* spp. und schloss zahlreiche Versuche zur Gewährleistung möglichst vorteilhafter Etablierungsbedingungen ein (BERGMANN 1993). Den bereits beschriebenen waldbaulichen Grundsätzen der Gegenwart ist zu entnehmen, dass Pionierbaumarten, speziell die Mischung von Fichte und Birke, in Abhängigkeit von standörtlichen Gegebenheiten, als förderungswürdig eingestuft sind (SCHMIDT-VOGT 1987 - 1991, DITTRICH 1993, HASSELBACH 1994, LAF 1999, SAETRE 1999, SCHÜTZ 1999, BRANDTBERG et al. 2000). Bis zum heutigen Zeitpunkt rückt die Auseinandersetzung mit der Pionierbaumart Birke in den Vordergrund, wenn großflächige Ausfälle der Hauptbestände, die in den Erzgebirgsregionen zu großen Teilen durch Fichte dominiert sind, auftreten. Häufig wird selbst bei der Ansiedlung von Sand-, Moor- oder Karpaten-Birke auf großen Freiflächen mit uneingeschränkter Strahlungsverfügbarkeit deutlich, dass ver-

jüngungsökologisches Detailwissen zu diesen Baumarten fehlt oder in Vergessenheit geraten ist (BERG 1854). Kenntnisse zur vergleichsweise sicheren Vorhersage der Verjüngungssituation von *Betula* spp., innerhalb der in Auflösung begriffenen Fichtenaltbestände, Anleitungen zum Erhalt der Birke als wertvolle Mischbaumart und das Wachstum von Birke und Fichte in unterschiedlicher Mischungsform und -intensität werden gegenwärtig als unzureichend eingeschätzt (FRIVOLD & FRANK 2002, GREEN & HAWKINS 2005, FAHLVIK et al. 2005). SCHÜTZ (1999) fasst die Problematik wie folgt zusammen: „*The main reason for this is that mixtures of tree species complicate stand evolution, and mixed stands need more silvicultural interventions to ensure the survival of less competitive tree species.*“

### **1.1.2 Bedeutung der Gattung *Betula* spp. im Tharandter Wald**

Nach FIEDLER (1978) ist der etwa 6.000 ha umfassende Tharandter Wald der Nordabdachung des Erzgebirges zu zuordnen. Gegenwärtig sind große Teile des Tharandter Waldes mit Fichtenreinbeständen bestockt. Eine detailliertere Beschreibung der für diese Arbeit relevanten Umweltparameter im Tharandter Wald ist dem Methodenteil zu entnehmen (Abschnitt 2.1, S. 21). Der besondere Status des Untersuchungsgebietes lässt sich durch die unmittelbare Nähe zur forstwissenschaftlichen Fakultät und der damit verbundenen Einrichtung des so genannten Lehrreviers Tharandt begründen (BERG 1854, JUDEICH 1891, RICHTER 1950). Umfangreiche Birkenvorkommen bzw. Birken-Fichten-Mischbestände waren bereits im Tharandter Wald etabliert als Heinrich Cotta im Jahr 1811 mit der Einrichtung und Taxation der Waldflächen betraut wurde. Den Ausführungen RICHTERS (1950) ist zu entnehmen, dass die Begründung von Birkenvorwäldern durch den amtierenden Oberforstmeister angeregt worden war. Birkensamen wurden in großen Mengen ausgebracht und der Anteil der Birken belief sich auf etwa 13 % im Vergleich zu den anderen Baumarten des Tharandter Waldes. Für die Nadelbaumarten legte COTTA damals eine Umtriebszeit von 100 Jahren zu Grunde, während man für die Birke eine Umtriebszeit von 50 Jahren festlegte. Das anhaltende Interesse von Wissenschaft und Praxis an der Birke resultiert aus ihrer umfassenden Beteiligung als Mischbaumart in den Fichtenbeständen des Tharandter Waldes (REINHOLD 1942). Aufgrund der beschriebenen Ausgangssituation und der daraus folgenden wissenschaftlichen Auseinandersetzung mit der Entwicklung waldbaulicher Behandlungskonzepte für die Birke als Mischbaumart, kann eine größere Kontinuität auf dem Gebiet der Birkenforschung für den Tharandter Wald angenommen werden.

Eine kurze Zusammenstellung der wissenschaftlich von der Fachrichtung für Forstwissenschaften Tharandt betreuten bzw. verfassten Arbeiten zur Baumart Birke, gegliedert nach

thematischen Schwerpunkten, unterlegt die Relevanz der Thematik für das Gebiet des Erzgebirges und des Tharandter Waldes:

- Standortkundliche Untersuchungen und Fragen der Baumartenwahl (FIEDLER 1962, THOMASIU 1977)
- Waldwachstum, Holznutzung und pflanzenphysiologische Aspekte der Birke (MITSCHERLICH 1942, JUNGHANS 1951, TAUCHNITZ 1958, TORNETTE 1964, SCHULZ 1968, MANNIGEL 1975, SCHMIEDER 1996, RICHTER 1997)
- Waldbauliche Behandlungsstrategien sowie Fragen der Baumartenmischung von Fichte und Birke (HEGER 1952, LENK 1957, FIEDLER 1966, LANGE 1995)
- Betrachtungen zur Etablierungsbedingung und Verjüngungsökologie der Baumart in Fichtenbeständen oder auf Kahlschlagsflächen (THIEME 1969, WAGNER 1970, RIEDEL 1986, IRRGANG 1988, KÜBNER 1991, BENABDELLAH 1997, KÜBNER & WOLLMERSTÄDT 2003).

Diese intensive Birkenforschung lässt sich mit den stets vorherrschenden Stabilitätsproblemen großflächig etablierter, in weiten Teilen nicht standortgerechter, Fichtereinbestände begründen (SCHMIDT-VOGT 1987-1991, SCHMIDT et al. 2003). Obwohl wissenschaftliche Arbeiten häufig andere Zielsetzungen verfolgten, verdeutlichen die vorhandenen Bestandesbilder den Einfluss der unterschiedlichen Leitbilder (THOMASIU & SCHMIDT 1996). Auch der Tharandter Wald war in Vergangenheit und Gegenwart regelmäßig von zeitlich nicht kalkulierbaren Störungen unterschiedlichen Ausmaßes betroffen (GLÄSER 2007). Insbesondere die Sturmereignisse der letzten Jahre („Vivian & Wiebke“ 1990, „Lothar“ 1999, „Kyrill“ 2007), aber auch das Auftreten großflächiger Borkenkäferkalamitäten (MITTEILUNGEN DER LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT - Thüringen 2000, TOMICZEK et al. 2007, OTTO 2009) haben erhebliche Schäden in den Fichtenbeständen verursacht. Aus waldwachstumskundlicher und waldbaulicher Sicht stellt sich daher die Frage nach einer möglichen Nutzung biologischer Rationalismen. Nach OTTO (1994) stellt dieser Ansatz einen stetigen Abwägungsprozess zwischen „walddynamischen Prozessen“ und dem angestrebten „Wirtschaftsziel“, mit Blick auf ökonomisch begrenzte Mittel, dar. Die Steuerung der Präsenz und waldbaulichen Relevanz von *Betula* spp. im Gebiet des Tharandter Waldes kann demzufolge nur auf detaillierten Kenntnissen, die im konkreten Fall Fragen der Fruktifikation, Samenausbreitung sowie Bedingungen der Keimlings- und Sämlingsentwicklung



einschließen, aufbauen. In diesem Zusammenhang ist anzumerken, dass regionale Arbeiten mit verjüngungsökologischer Orientierung und umfassender Beschreibung einzelner Verjüngungsstadien weitgehend fehlen.

### **1.2 Stand der Verjüngungsforschung unter Berücksichtigung der Gattung *Betula* spp.**

Eine Vielfalt an Forschungsschwerpunkten wird unter dem Begriff der Verjüngungsökologie zusammengefasst. Einerseits sind Betrachtungsperspektive und Zielsetzung für eine thematische Auseinandersetzung und Bewertung entscheidend (z. B. natürlich versus künstlich etablierte Pflanzen). Andererseits besteht eine kaum erfassbare Vernetzung zwischen individuengebundenen Parametern (z. B. Vitalität, Spross -und Wurzelentwicklung) und Umwelteinflüssen, die auf Verjüngungspflanzen wirken (CLARK et al. 1998, NAKASHIZUKA 2001). Die waldbauliche Definition des Verjüngungsbegriffs umfasst nach RÖHRIG et al. (2006): *“Waldbauliche Maßnahmen zur planmäßigen Erneuerung einer Waldgeneration auf bisher von Waldbeständen eingenommenen Flächen“*. Daraus geht der zielgerichtete Hintergrund waldbaulichen Handelns hervor. Dieses zielgerichtete Handeln schließt die Komplexität der natürlichen Prozesse, Interaktionen und das Wissen um standorts- und vegetationskundliche Gegebenheiten ebenso ein wie pflanzenphysiologische Aspekte (LÜPKE & RÖHRIG 1972, HARPER 1977, RÖHRIG & GUSSONE 1990). Aufgrund dieser Vielgestaltigkeit bleiben Verjüngungsuntersuchungen häufig auf Einzelstadien begrenzt. Fragen der Fruktifikationshäufigkeit, Aspekte der Samenausbreitung, -lagerung und -keimung oder die Erfassung verjüngungsrelevanter Wachstumsparameter werden zumeist in diese Betrachtungen einbezogen (NAKASHIZUKA 2001). Diese entwicklungsbezogenen Untersuchungen ermöglichen einerseits eine detaillierte Bearbeitung der Einzelaspekte, bedingen jedoch Einschränkungen in der Analyse von Ursachen, Wirkungen und Interaktionen.

In Anlehnung an die Sukzessions- und Urwaldforschung („Mosaik-Zyklus-Theorie“, WATT 1947, ODUM 1991) erhalten auch verjüngungsökologische Betrachtungen, ausgehend von einzelnen Altbäumen oder ganzen Waldgebieten, eine zeitliche und somit dynamische Komponente (RUNKLE 1981, LEIBUNDGUT 1984, DALLING & HUBBEL 2002). Bei Berücksichtigung des gesamten Lebenszyklus von Phanerophyten (höher entwickelte Pflanzenformen, RAUNKIÆR 1905) wird deutlich, dass innerhalb der einzelnen Entwicklungsstadien bestimmte Umweltfaktoren und Bedingungen von unterschiedlicher Relevanz sind (SCHUPP 1995, NAKASHIZUKA 2001). Die Verjüngungsphase nimmt, gemessen am gesamten Lebenszyklus, einen vergleichsweise kurzen Zeitraum ein. Dieser ist jedoch durch die schnelle

Abfolge lebensentscheidender Einzelstadien und eine hohe Mortalitätsrate gekennzeichnet (HARPER 1977, PACALA et al. 1996, KOBE 1999). Darüber hinaus unterscheiden sich die Einzelstadien innerhalb der Verjüngungsphase in ihren pflanzenphysiologischen Mechanismen erheblich, wobei zu einem späteren Zeitpunkt (Etablierung der Verjüngung) vorrangig die Effizienz der Photosyntheseleistung und die Umsetzung in Wachstumsprozesse von Bedeutung sind (WAGNER 1999).

Beschreibungen zur Blütenbildung, Fruktifikation und Einschätzungen der **Samenproduktion** finden sich für schwersamige Baumarten (Eiche und Buche) bereits in europäischen Aufzeichnungen aus dem frühen Mittelalter. Grund dafür war ihre Bedeutung für die Schweinemast, die früh einem Nutzungsaspekt unterlag (HAUSRATH 1982, KÜSTER 1998). Ein methodisches Vorgehen zur Einschätzung der Fruktifikation einzelner Baumarten hat sich weltweit vorrangig für die Hauptwirtschaftsbaumarten etabliert (SIEGL 1953, MESSER 1958, PERRY & THILL 1999). Gleiches gilt für Langzeitstudien, welche die Periodizität der Fruchtbildung mit Blick auf klimatische bzw. witterungsabhängige Einflüsse in quantitativer und qualitativer Hinsicht untersuchen (MATTHEWS 1955, SHARP 1958, GODMAN & MATTSON 1976, SILVERTOWN 1980, GREENE & JOHNSON 1994, KOENIG & KNOPS 2000, GREENE et al. 2002, YASAKA et al. 2003, HILTON & PACKHAM 2003, SCHMIDT 2005, LUSK et al. 2007). Aufgrund des methodischen Aufwands ist der Umfang an Arbeiten, die Parameter des Pflanzenwachstums (z. B. Brusthöhendurchmesser, Baumhöhe, Kronenausdehnung) unmittelbar mit empirischen Erhebungen der Samenmenge verknüpfen, gering (ACATAY 1936, GREENBERG & PARRESOL 2000, SHIBATA et al. 2002, SUTTON et al. 2002). Für die Gattung *Betula* spp., mit ihren etwa 20 bis 50 Arten weltweit (KRÜSSMANN 1960, FONTAINE 1970, RAULO 1981), liegen aufgrund des enormen Aufwandes bei der empirischen Samenerfassung an stehenden oder gefällten Einzelbäumen kaum entsprechende Angaben vor (KARLSSON 2000, HAGEMEIER 2002). Darüber hinaus hat die Erfassung der Samenproduktion von *Betula* spp. in vielen Untersuchungen lediglich ergänzenden Charakter, da stets von einer häufigen (nahezu jährlichen) Bildung umfangreicher Samenmengen ausgegangen wird (PFEIL 1817, ROHMEDER 1972). Diese pauschale Einordnung wurde durch Arbeiten von ATKINSON (1992), SHUGART et al. (1992) und KARLSSON (2001) bereits mehrfach widerlegt. Darüber hinaus enthalten frühere, einzelbaumbezogene Untersuchungen an *Betula* spp. Angaben, die Samenmengen zwischen 1.000.000 und 10.000.000 zu Grunde legen. Diese Angaben beruhen mehrheitlich auf Schätzungen, Umrechnungen flächiger Stichprobenaufnahmen oder Modellannahmen wie sie im Abschnitt 2.3.5.2 (S. 43) vorgestellt werden (SARVAS 1948, SARVAS

1952, ERDMANN 1990, PERALA & ALM 1990a, SCHIRMER 2001, MORIN et al. 2003). VANSELOW (1949) zählt zu den wenigen Vertretern, die auch für *Betula* spp. eine Abhängigkeit zwischen baumspezifischen Parametern und Fruktifikationsfähigkeit hervorheben. Konkrete Untersuchungen, die alters- und vitalitätsbezogene Angaben zur Fruktifikation von *Betula* spp. umfassen, liegen gegenwärtig nicht vor.

Mit der Unterteilung der **Samenausbreitung** in nahe ( $\leq 100$  m) und ferne ( $> 100$  m) Ausbreitungsdistanzen wird eine unterschiedliche Relevanz umweltbedingter Einflussfaktoren angenommen (MÜLLER-SCHNEIDER 1977, LUFTENSTEINER 1982, GRIME et al. 1988, BONN & POSCHLOD 1998). Diese sind wiederum eng mit der baumartenspezifischen Einordnung in die natürliche Sukzessionsabfolge, der morphologischen Ausbildung des Samens und potenziellen Ausbreitungsvektoren verbunden. Jene Baumarten, die nach MACARTHUR & WILSON (1967) den so genannten *k*-Strategen (Klimax - bzw. Schlusswaldbaumarten) zuzuordnen sind, weisen eine größere durchschnittliche Samenmasse auf. Hinsichtlich ihrer räumlichen Ausbreitung sind diese Baumarten häufig auf tierische Vektoren (Zoochorie) oder den Wassertransport (Hydrochorie) angewiesen (ALCANTARA et al. 2000, LI & ZHANG 2003, HAMPE 2004). Aus den umfangreichen Arbeiten zur Samenausbreitung geht hervor, dass frühsukzessionale Baumarten gemäß ihrer Überlebens- und Besiedlungsstrategie (*r*-Strategen nach MACARTHUR & WILSON 1967) große Mengen leichter Samen ausbilden.

Diese verfügen häufig, durch morphologische Anpassung, über entsprechende Ausbreitungseinheiten (RIDLEY 1930, MURRAY 1986). Sie werden im deutschsprachigen Raum als Diasporen bezeichnet und dienen der Verlängerung von Flugdauer und Ausbreitungsentfernung (BURROWS 1975, GREEN 1980, BURROWS 1986, MURRAY 1986, BONN & POSCHLOD 1998). Neben unterschiedlichen Ausbreitungsdistanzen sind, nach Auffassung von HORVITZ & LE CORFF (1993), unterschiedliche Ablagerungsmuster bzw. -verteilungen (zufällig, geklumpt, regelmäßig) in Abhängigkeit von der Ausbreitungsstrategie zu erwarten. Individuen der Gattung *Betula* spp. verfügen über entsprechende Diasporen, die sich zwischen den Arten in ihrem morphologischen Grundaufbau lediglich geringfügig unterscheiden (KRÜSSMANN 1960, NATHO 1976, FORD et al. 1983, HIBSCH-JETTER 1994, ENDTMANN 1999). Die räumliche Ausbreitung der durchschnittlich zwischen 0,12 mg und 0,50 mg schweren Diasporen unterschiedlicher Birkenarten erfolgt durch den Einfluss des Windes (anemochor) oder vertikaler Turbulenzen (DENISOW 1973). Daraus resultieren Angaben zu möglichen Ausbreitungsdistanzen zwischen 40 m und 600 m (*B. pendula*, SARVAS 1948).

Die Differenzierung zwischen mittleren (MDD - “*Mean Dispersal Distance*“) und maximal möglichen Ausbreitungsdistanzen (LDD - “*Long-Distance Dispersal*“, TRAKHTENBROT 2005) ist in Anbetracht einer Ableitung waldbaulich nutzbarer Verjüngungsdichten ratsam und soll in dieser Arbeit Berücksichtigung finden (BULLOCK et al. 2002).

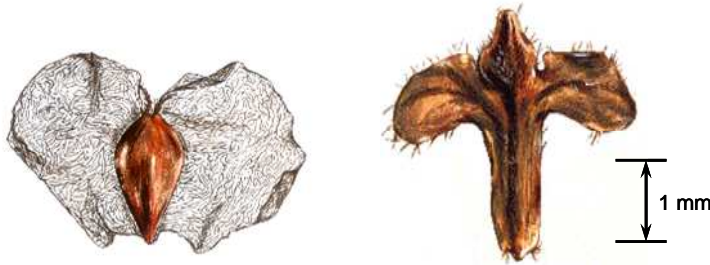


Abb. 1: Skizze einer Diaspore (links) und einer Fruchtschuppe (rechts) von *B. pendula* (Zeichnung: HUTH 2007).

Bereits mit dem Ablagern der Samen oder Diasporen auf einer spezifischen Oberfläche (Bodenvegetation, Mineralboden, Laub- und Nadelstreu etc.) treten diese in eine weitere Phase ihrer Entwicklung ein (CLARK et al. 1999). Dieser Aspekt innerhalb des Verjüngungszyklus wird als äußerst vielgestaltig und baumartenspezifisch beschrieben. Als entscheidende Faktoren, die über eine dauerhafte Lagerung und ein Eintreten in die Phase der Keimruhe entscheiden, sind u. a. Temperatur, Feuchte, Strahlungszutritt oder endozoochore Einflüsse zu nennen (BLACK & WAREING 1954, BONN & POSCHLOD 1998). Eine langfristige **Lagerung** der Samen fröhsukzessionaler Arten wird als nur bedingt notwendig eingeschätzt (THIERSCH 1845, HARPER 1977). Es sei bereits an dieser Stelle erwähnt, dass der Aspekt der natürlichen Lagerung von Birken Samen im Rahmen der vorliegenden Arbeit unberücksichtigt bleiben soll. Nur wenige Langzeitstudien sind zu diesem Thema bekannt. Nach THOMPSON & GRIME (1979) verfügen Birkenarten lediglich über kurzlebige Samenbanken (“*transient seedbank*“). Untersuchungen von GRANSTRÖM (1987) dokumentieren für Samen von *B. pendula* in Abhängigkeit vom Lagerungs substrat eine Überdauerung von bis zu 5 Jahren, die jedoch mit erheblichen Verlusten in der Keimfähigkeit verbunden ist.

Der **Keimungsprozess** selbst ist von endogenen und exogenen Faktoren abhängig, die eine Abfolge der Stadien Quellung, Stimulation, Wachstum und Differenzierung absolvieren (BARTELS 1960, SCHOPFER & BRENNICKE 2006). Nach LYR et al. (1967) ist die Keimung dann als erfolgreich einzustufen, wenn die Keimwurzel (Radikula) sichtbar aus der Testa austritt (AHOLA & LEINONEN 1999). In dieser Entwicklungsphase ist von einem irreversiblen Wachstumsprozess auszugehen, der bei einer stärkeren Austrocknung erhebliche Schädigungen hervorruft. Hinsichtlich der Keimung von Birken Samen existieren detaillierte

pflanzenphysiologisch orientierte Arbeiten, die u. a. auf SCHÖNBORN (1964), BEVINGTON (1986), BEWLEY & BLACK (1994) sowie NYGREN (2003) zurückgehen. Diesen Untersuchungen ist zu entnehmen, dass eine erfolgreiche Keimung ohne Strahlungszutritt erfolgen kann, die Umweltfaktoren Feuchte und Temperatur aber von entscheidender Bedeutung sind (REYES et al. 1997).

Hinsichtlich der weiteren Entwicklung des Keimlings sind die Untersuchungen nicht so umfangreich. Einerseits bestehen definitorische Probleme, die zur Folge haben, dass insbesondere im englischen Sprachraum die Begriffe **Keimling** (*seedling*) und Sämling (*sapling*) zum Teil synonym verwendet werden (WARKOTSCH 2001). Andererseits ist eine weitere Differenzierung innerhalb des Keimlingsstadiums bis zum Übergang in die Phase des verholzten Sämlingsstadiums vergleichsweise aufwendig. Beispielhaft sind Untersuchungen von ZENTSCH & TESCHE (1978), HARMER & ROBERTSON (2003) und NYGREN (2003) an unterschiedlichen Baumarten zu nennen, die eine hohe zeitliche Auflösung innerhalb des Keimlingsstadiums vornehmen und morphologische Veränderungen dokumentieren. In diesem Zusammenhang wird die Berücksichtigung des Mikrostandortes (nach HARPER 1961 "safe site") sowie der räumlichen Komponenten von vielen Autoren für das Keimlingsstadium ausdrücklich hervorgehoben (SCHUPP 1995, CORNETT et al. 2000, DOVČIAK 2003, MESSAOUD & HOULE 2006, SMIT 2006). Vergleichsweise hohe Mortalitätsraten innerhalb dieses Entwicklungsstadiums resultieren aus den Wechselwirkungen zwischen mikroklimatischen Bedingungen (Feuchte, Temperatur, Strahlung) und konkurrierenden Individuen (Verjüngung, Bodenvegetation), die sich in der gleichen räumlichen Nische angesiedelt haben (HUTCHINSON 1941, EISENHAUER et al. 2004, MOLES & WESTOBY 2004). Diese Wirkungen sind umso bedeutsamer, je geringer die Ausstattung des Keimlings mit Reservestoffen ausfällt. Birkenarten verfügen aufgrund ihres Pioniercharakters und des daraus resultierenden Samenaufbaus nicht über entsprechende Reservemechanismen (OSUMI & SAKURAI 2002). Hinsichtlich des quantitativen Auftretens von Birkenkeimlingen werden häufig auf die Vorteile freiliegenden Mineralbodens beschrieben (KARLSSON 2001). Eine Generalisierung dieser Aussagen, ohne die zusätzliche Berücksichtigung weiterer Umweltkomponenten, bleibt jedoch zu prüfen, da sich teilweise, trotz großflächiger Mineralbodenfreilegung, keine flächendeckende Birkenverjüngung etablieren konnte (ATKINSON 1992, GUERDAT 1997).

Zielsetzung waldbaulicher Maßnahmen ist vorrangig die dauerhafte **Etablierung** der Verjüngungspflanzen (NYLAND 2002). Darüber hinaus umschreibt der Begriff des **Sämlings**

jene Verjüngungspflanzen, die älter als ein Jahr sind und somit vollständig auf autotrophes Wachstum umgestellt haben (LARCHER 1994, RABOTNOV 1995). Verjüngungsökologische Untersuchungen setzen häufig erst in diesem Stadium des Verjüngungszyklus ein, um Entwicklung und Wachstum der Pflanzen unter Berücksichtigung ihrer Umweltbedingungen zu beschreiben (FIEDLER 1966, NICOTRA et al. 1999). Charakteristische Parameter wie z. B. Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Zuwachsgrößen und Trockenmasse, die eine pflanzenindividuelle Entwicklung dokumentieren, gelten als quantifizierbare Reaktionen der Verjüngungspflanze auf eine mehr oder weniger optimale Umwelt (AMMER et al. 2004). Intra- und interspezifische Konkurrenzmechanismen, deren Wirkungen sich räumlich und zeitlich erfassen lassen, sind innerhalb dieser Entwicklungsphase von entscheidender Bedeutung (WEINER & THOMAS 1986, WEINER et al. 2001, WEIGELT & JOLLIFFE 2003). Frühsukzessionale Baumarten sind in ihrer Jugendentwicklung in stärkerem Maße von der Strahlungsverfügbarkeit abhängig als Klimax- oder Schlusswaldbaumarten. Pionierbaumarten müssen ihr Wachstumspotenzial innerhalb der Jugendphase umsetzen, um gegenüber anderen Baumarten konkurrenzfähig zu bleiben. Aufgrund des raschen Jugendwachstums und der geringeren Lebenserwartung weist der Wachstumsgang von Pionier- und Klimaxbaumarten deutliche Unterschiede auf (SCHWAPPACH 1903, TJURIN 1956, KIKUZAWA 1988, DOHRENBUSCH 1990, LOCKOW 1998, DENISOW 2007). Kontinuierliche Messungen und Beschreibungen des Verjüngungswachstums für *Betula* spp. liegen u. a. von FIEDLER (1962), BJORKBOM (1968), PACALA et al. (1993), KARLSSON & NILSSON (2005) und DENISOW (2007) vor. Diese beziehen sich mehrheitlich auf die Besiedlung von Freiflächen oder großen Bestandeslücken, die infolge von Störereignissen auftreten. Mit Blick auf eine fortschreitende Bestandesentwicklung treten zunehmend waldbauliche Fragen der Mischungsregulierung, Konkurrenzsteuerung und Ertragsfähigkeit dieser Baumartenkonstellationen in den Vordergrund (VALKONEN & VALSTA 2001, BRANDTBERG & LUNDKVIST 2004, FAHLVIK et al. 2005).

### 1.2.1 Verjüngungsmodellierung

Angesichts der Vielgestaltigkeit und Vernetzung wirksamer Faktoren und bestehender Interaktionen innerhalb des Verjüngungszyklus von Baumarten, stellt sich die Frage, welche wissenschaftlichen Möglichkeiten für eine umfassende Darstellung aufeinander folgender Verjüngungsstadien bestehen. Der Aufwand detaillierter empirischer Untersuchungen erscheint vor dem Hintergrund zeitlicher und materieller Beschränkungen kaum umsetzbar. Daher sind nur wenige Arbeiten bekannt, die vollständig empirisch unterlegte Beschreibungen baumartenspezifischer Verjüngungszyklen enthalten. An dieser Stelle ist auf die Untersuchungen von SARVAS (1948), LÜPKE & RÖHRIG (1972), SHUGART et al. (1992), NAKASHIZUKA & MATSUMOTO (2002) und PAIRON et al. (2006) zu verweisen. Mit der Möglichkeit computergestützte Berechnungen durchzuführen, sind unterschiedlichste Modellansätze entwickelt worden, die sich auch mit der Thematik Verjüngungsökologie auseinandersetzen (PORTÉ & BARTELINK 2002). Nach BOSSEL (1992) ist ein Modell „[...] immer die vereinfachte Abbildung eines interessierenden Realitätsausschnitts“ und „[...] ein dynamisches System nichts weiter als eine mathematische Formel, aus der sich bei entsprechenden Eingaben [...] über ihre „Wirkungsstruktur“ ein Systemverhalten ableiten lässt.“ Gemäß dieser Definition stellen die vorhandenen Verjüngungsmodelle eine vereinfachte Abbildung der Realität dar, die verschiedene Betrachtungsebenen und Faktorenkonstellationen berücksichtigen. Modelle eröffnen die Option, realitätsnahe Informationen über das Systemverhalten abzuleiten und zum Erkenntnisgewinn ökosystemarer Wechselbeziehungen beizutragen.

Grundsätzlich können Verjüngungsmodelle räumlich sowohl auf Bestandes- als auch Landschaftsebene angesiedelt sein (HE & MLADENOFF 1999, BUSING & MAILLY 2004). Darüber hinaus besteht die Möglichkeit, das Bestandesgefüge in ein „Mosaik von Einzelbäumen“ (PRETZSCH 2002) und Mikrohabitaten aufzulösen, die während des Verjüngungsstadiums von großer Bedeutung sind (MESSAOUD & HOULE 2006). Gleiches gilt für realitätsnahe Informationen, die hinsichtlich der zeitlichen Entwicklung eines Systems gegeben werden. Es gilt zu berücksichtigen, ob kontinuierliche oder diskrete Betrachtungseinheiten gewählt werden. Außerdem findet man enorme Unterschiede in der zeitlichen Auflösung der Modellvorhersage und in den Prognosezeiträumen, die in einigen Verjüngungsmodellen mehrere hundert Jahre umfassen (LISCHKE & LÖFFLER 2006). Über die zeitliche und räumliche Auflösung der hoch komplexen und dynamischen Verjüngungsphase wird die Genauigkeit der Vorhersage wesentlich beeinflusst. Daher gehen Autoren wie BULLOCK et al. (2002) auch auf dem Gebiet der Modellierung dazu über, nicht den gesamten

Verjüngungszyklus zu erfassen, jedoch die Vielzahl an bedeutsamen Einflussfaktoren innerhalb eines Verjüngungsstadiums mit großer Genauigkeit abzubilden. Beispielsweise ist eine Vielzahl an Modellen zur Samenausbreitung bekannt, die neben der Vorhersage von Ausbreitungsdistanzen teilweise auch kausale Zusammenhänge zum Mutterbaum oder die Berücksichtigung spezieller Ausbreitungsvektoren beinhalten (GREEN 1983, FRIES 1984, GERITZ et al. 1984, GREENE & JOHNSON 1989, BULLOCK et al. 2000, NATHAN et al. 2000a, 2000b, STOYAN & WAGNER 2001, GREENE et al. 2004, WAGNER et al. 2004). Die Integration dieser ökologischen und physiologischen Prozesse stellt einen wesentlichen Unterschied zu rein waldwachstumskundlich orientierten Modellansätzen dar, die bisher kaum über entsprechende Modellkomponenten zur Abbildung natürlicher oder künstlicher Verjüngung verfügen (BIBER & HERLING 2002, SCHRÖDER 2004). Eine Verknüpfung zwischen Verjüngungskomponente und klassischem Wachstumsmodell umfasst meist die Prognose von Baumarten- und Mortalitätsanteilen im Verjüngungsstadium, die vom Bestandesgefüge abgeleitet und zusätzlich über vertikale und horizontale Bestandesstrukturen (z. B. Kronenschluss, Lücken) modifiziert werden (BOTKIN et al. 1972 [JABOWA], SHUGART & WEST 1977 [FORET], URBAN et al. 1991 [ZELIG], BUGMANN 1996 [FORCLIM]). Zusätzliche Umweltkomponenten, die für das Verjüngungsstadium entscheidend, jedoch vorrangig wachstumsorientiert sind, fließen in folgende Verjüngungsmodelle ein: FOREST (EK & MONSERUD 1974), FORSKA (PRENTICE & LEEMANS 1990), FORECE (KIENAST & KRAUCHI 1991), FINNFOR (KELLOMÄKI & VÄISÄNEN 1997), FORMOSAİK (LIU & ASHTON 1998) und TROLL (CHAVE 1999) ein. PORTÉ & BARTELINK (2002) fassen die gegenwärtige Situation der Verjüngungsmodellierung wie folgt zusammen: *„The accuracy of complex models to represent recruitment was not investigated much.“*

Erkennbar ist, dass gegenwärtige Verjüngungsmodelle spezifische Zielsetzungen und Betrachtungsschwerpunkten verfolgen und diese mithilfe mathematischer Funktionsweisen umsetzen. Daraus ergibt sich die Einordnung von Verjüngungsmodellen in bereits vorhandene Modellklassifikationen, die u. a. von SHUGART (1984), VANCLAY (1992), LIU & ASHTON (1995) und PORTÉ & BARTELINK (2002) erstellt und diskutiert werden. Häufig werden drei wesentliche Hauptkategorien ausgeschieden (a - Modelle auf dem Gebiet der Erforschung von Störungsereignissen, b - Größenklassen- und Einwuchsmodelle und c - Simulationsmodelle für das forstliche Management), die sich primär an den Zielsetzungen der Verjüngungsmodelle orientieren (HASENAUER et al. 2000, PORTÉ & BARTELINK 2002, KUPFERSCHMID-ALBISETTI 2003). Eine abschließende Klassifikation scheidet bisher an der Frage der Klassifizierungskriterien und der Integration des Verjüngungsmodells als Teilmodell in umfang-



reichere Modellansätze (SCHALL 1998, CLARK et al. 1999). Unabhängig von der Klassifizierungsproblematik gilt auch auf dem Gebiet der Modellierung, je umfassender der Verjüngungszyklus beschrieben werden soll, umso aufwendiger ist das Unterlegen mit empirischem Datenmaterial bzw. die Validierung des entsprechenden Modells (CLARK et al. 1999). Modelle, die mehrere Einzelstadien des Verjüngungszyklus zusammenfassen, zusätzlich entwicklungsrelevante Umweltkomponenten berücksichtigen und empirische Studien unterschiedlicher Untersuchungsflächen einbeziehen, sind bisher kaum vorhanden (NATHAN & MULLER-LANDAU 2000).

Für die Darstellung komplexer Verjüngungsszenarien bzw. umfassender Verjüngungszyklen finden häufig sogenannte Übergangs- und Transitionsmodelle Verwendung (SHUGART et al. 1992, NAKASHIZUKA 2001, SOLOMON & LEAK 2002, KUPFERSCHMIDT-ALBISETTI 2003, RAMMIG et al. 2006). Diese basieren im weiteren Sinne auf *stochastischen Prozessen*, die im Rahmen der Sukzessions- und Verjüngungsmodellierung in unterschiedlicher Weise einfließen (GNAUCK et al. 1995, CHERTOV et al. 1999, JANARDAN 2002, WALKER & DEL MORAL 2003). Sogenannte Übergangsmatrizen oder "*transition models*" gelten als geeignetes Mittel, um aufeinanderfolgende Verjüngungsstadien zu verknüpfen sowie Mortalitäts- und Umweltaspekte zu integrieren (PUKKALA & KOLSTRÖM 1992, PORTÉ & BARTELINK 2002). Auch für diese Modelle existieren unterschiedliche Klassifizierungsansätze, die sich zunächst in Matrix-Modelle mit diskreter oder stetiger Zeit einteilen lassen (PUKKALA & KOLSTRÖM 1992, VANCLAY 1994, KUPFERSCHMID-ALBISETTI 2003, PICARD et al. 2003).

### **1.3 Ziele der Arbeit und Formulierung der Arbeitshypothesen**

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit werden verjüngungsökologische Erkenntnisse zur Baumart Sand-Birke zusammengefasst und, hinsichtlich einer Integration in zukünftige waldbauliche Handlungskonzepte, auf regionaler Ebene geprüft. Grundlage der Untersuchungen bilden standortsbezogene Aufnahmen in Fichtenaltbeständen des Tharandter Waldes, die eine geringe Anzahl an Samenbäumen von *B. pendula* im Bestandesgefüge enthalten. Aus den einleitenden Ausführungen zu den waldbaulichen Rahmenbedingungen und verjüngungsökologischen Forschungsansätzen lassen sich die folgenden Arbeitshypothesen ableiten. Sie stellen eine wesentliche Grundlage für die Auseinandersetzung und Strukturierung in dieser Arbeit dar:

(1) Zur Umsetzung des waldbaulich-ökologischen Zieles, einschichtige Fichtenreinbestände mithilfe standortsangepasster Baumarten anzureichern, bietet die Sand-Birke (*B. pendula*) ein

breites Spektrum an Integrationsmöglichkeiten. Als besonders vorteilhaft für eine schnelle Etablierung dieser Baumart gelten die häufige Fruktifikation, weite Ausbreitungsdistanzen und vergleichsweise kurze Verjüngungszyklen (PERALA & ALM 1990). Die lokalen und regionalen Gegebenheiten bieten in diesem Zusammenhang gute Voraussetzungen für eine standorts- und bestandesspezifische Berücksichtigung dieser Baumart (HEGER 1952).

(2) Mit der Analyse einzelner Komponenten innerhalb des Verjüngungszyklus eröffnet sich die Möglichkeit, das Wirkungsgefüge in den einzelnen Entwicklungsstadien nachzuvollziehen und entsprechende Handlungsspielräume ableiten zu können. Es ist davon auszugehen, dass nur über die detaillierte Betrachtung der Einzelstadien von der Fruktifikation bis zur etablierten Verjüngungspflanze (Abbildung 2) ein umfassender Erkenntnisgewinn und die Ableitung von Verjüngungsprognosen möglich wird (NAKASHIZUKA 2001). Die einzelnen Stadien innerhalb des Verjüngungszyklus weisen unterschiedliche Abhängigkeiten hinsichtlich der gegebenen Umweltbedingungen auf (SCHUPP 1995).



Abb. 2: Schematische Darstellung der einzelnen Entwicklungsstadien im Verjüngungszyklus von *Betula pendula* (Z - Zustand, P - Prozess, M - Mortalität).

(3) Entgegen bisheriger Behandlungspraxis, die Sand-Birke betreffend, sollte die positive Regulation der Verjüngung bereits im Stadium der fruktifizierenden Samenbäume beginnen. Diese Art der waldbaulichen Verjüngungssteuerung kann unmittelbare Wirkungen auf die Vitalität, das Durchmesserwachstum und die Fruktifikationsmenge der eingemischten Sand-Birken in Fichtenbeständen erzeugen. Der gezielte und kontinuierliche Kronenausbau stellt einen wesentlichen Ausgangspunkt zur Förderung der Verjüngungsetablierung im Rahmen der Bestandesbehandlung dar. Aus pflanzenphysiologischer Sicht lassen sich die Zusammenhänge zwischen Kronenparametern und sekundärem Dickenwachstum als allometrische

Beziehungen beschreiben. Vergleichbare Bewertungsmöglichkeiten ergeben sich für die Beziehung zwischen Krone, Fruktifikationsmenge und Durchmesser des Einzelbaumes.

(4) Die Ausbreitungsdichte der Diasporen weist einen deutlichen Gradienten ausgehend vom Mutterbaum auf, der sich mithilfe des vorhandenen Modells WALDSTAT abbilden lässt (NÄTHER & WÄLDER 2003). Des Weiteren ergeben sich deutliche Richtungseffekte, da Diasporen der Sand-Birken anemochor verbreitet werden. Von einer unmittelbaren Verknüpfung zwischen abiotischen Einflussfaktoren wie Wind, Lufttemperatur und Luftfeuchte ist auszugehen. Zudem übt die absolute Baumhöhe, bzw. die soziologische Stellung des Einzelbaumes, innerhalb des Bestandesgefüges (Gemeine Fichte) einen erheblichen Einfluss auf den Ausbreitungserfolg aus. Neben der räumlichen Verteilung lassen sich auch hinsichtlich des Abgabezeitpunktes und -raumes der Diasporen Unterschiede nachweisen, die sowohl innerhalb eines Jahres (Monatsebene) als auch in einem Vergleich zwischen den einzelnen Aufnahmejahren auftreten (ZASADA et al., IN: SHUGART et al. 1992, KARLSSON 2001).

(5) Der Keimungsprozess und das Keimlingsstadium sind wesentlich durch den Ablagerungsort bzw. das Mikrohabitat ("*safe site*") der Diasporen beeinflusst (HARPER 1961, HARPER 1977, SCHUPP 1995). Es ist davon auszugehen, dass der Keimungsprozess vorwiegend durch das Feuchteregime und die Temperatur gesteuert wird, während die Strahlungsverfügbarkeit erst in der Phase des Überganges zu autotrophen Prozessen von entscheidender Bedeutung ist (LYR et al. 1967, NYGREN 2003). Hinsichtlich der Freilandaufnahmen ergibt sich der Anspruch über eine möglichst detaillierte Beschreibung und Erfassung mikrostandörtlicher Heterogenität, die Wirkungsmechanismen zu quantifizieren, um diese schließlich in eine Bewertung potenzieller Etablierungserfolge einfließen zu lassen. Daraus leitet sich ferner ab, dass die räumlichen Verteilungsmuster der Diasporen Unterschiede zur räumlichen Verteilung der Sand-Birkenkeimlinge aufweisen. Innerhalb dieses Entwicklungsstadiums ist mit erheblichen Mortalitätsraten zu rechnen (KOBÉ et al. 1995, KUPFERSCHMID-ALBISETTI 2003).

(6) Hinsichtlich der Sämlinge und etablierten Verjüngungspflanzen nimmt die Strahlungsverfügbarkeit einen entscheidenden Stellenwert ein, der sich anhand ausgewählter Wachstumsparameter nachvollziehen und quantifizieren lässt. Die Untersuchung der Wechselbeziehungen zwischen Altbestand, Bodenvegetation, Strahlungs- und Wasserverfügbarkeit ermöglicht Aussagen zum zukünftigen Entwicklungspotenzial der Birkenverjüngung innerhalb des Bestandesgefüges. Zunächst ist davon auszugehen, dass in Bestandesbereichen mit

---

guter Strahlungsverfügbarkeit (Bestandeslücken) bessere Wachstumsbedingungen für eine Baumart mit vergleichsweise geringer Schattentoleranz vorherrschen (ATKINSON 1992). Zudem liegt eine deutlich geringere Mortalitätsrate der Verjüngungspflanzen innerhalb dieses Entwicklungsstadiums nahe (SHUGART et al. 1992).

(7) Eine umfassende Beschreibung der Wirkungsmechanismen und wechselseitiger Beeinflussung ist mittels modellhafter Prognosen besser abzubilden als mit bloßer Detailbeschreibung. Kausalitäten, Rückkopplungseffekte und mehrere Betrachtungsebenen können auf diese Weise integriert werden. Die Überlagerung einzelner Effekte im Verjüngungszyklus kann nur mithilfe hoher Auflösungen der Betrachtungseinheiten gelingen. Eine Differenzierung in umweltspezifische und konkurrenzbedingte Parameter ist ebenso sinnvoll wie die Unterteilung der Betrachtungsebenen in zeitliche und räumliche Komponenten innerhalb einer Verjüngungsphase.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet - Tharandter Wald

#### 2.1.1 Lage, Relief und Geologie

Der Tharandter Wald ist im Freistaat Sachsen gelegen und umfasst eine Fläche von etwa 6.000 ha. Das Gebiet befindet sich etwa 15 km südwestlich der Stadt Dresden (zwischen 50° 55'/50° 00' nördlicher Breite und 13° 25'/13° 35' östlicher Länge). Gemäß der Einordnung von SCHWANECKE & KOPP (1996) kann der Tharandter Wald im Wesentlichen den beiden Wuchsbezirken „Untere Nordabdachung des Mittleren Erzgebirges“ (Wuchsbezirk 4507) sowie der „Unteren Nordostabdachung des Erzgebirges“ (Wuchsbezirk 4508) zugeordnet werden. Letzterer reicht von den „Unteren Berglagen bis zu den Erzgebirgsflussslagen im Übergang zum Hügelland“ (LAF, SCHWANECKE & KOPP 1996).

Nach Angaben von FIEDLER et al. (1978) erstreckt sich der überwiegende Teil des Tharandter Waldes im Übergang zwischen kolliner und submontaner Höhenstufe, d. h. in einem Höhenbereich von 350 m und 420 m ü. NN. Das Relief des Tharandter Waldes ist überwiegend durch eine sanfte und wellige Geländeform geprägt. Flache Mulden, Wannen und Plateaulagen wechseln einander ab. Lediglich die Kuppen des S-Berges (409 m ü. NN) im westlichen und des Landberges (428 m ü. NN) im nördlichen Teil des Waldgebietes bilden hier eine Ausnahme (FIEDLER et al. 1978). In den östlich und südlich gelegenen Arealen des Tharandter Waldes befinden sich die Kerbsohlentäler der Wilden Weißeritz, des Breiten und Tiefen Grundes.

Die Entstehung des Grundgebirges reicht bis in die Zeit des Karbons zurück. Als zeitliche Grenze der metamorphen Umwandlung zu Gneisen wird u. a. die erzgebirgische Phase der variszischen Tektogenese angegeben (FIEDLER 1978). Geologisch dominieren die Bereiche mit Quarzporphyr, der auf etwa 2.300 ha das bodenbildende Ausgangsgestein darstellt (FIEDLER & SCHMIEDEL 1962, PIETZSCH 1962, FIEDLER & SCHMIEDEL 1963). Dieser tritt aufgrund seiner erdgeschichtlichen Entwicklung über dem Gneis als Ergussgestein auf. Ferner finden sich darüber abgelagerte Sandsteinschichten (Quadersandstein, Pennricher- und Plänersandstein) der Kreidezeit, die vorwiegend im westlichen Gebiet des Tharandter Waldes auftreten (S-Berg). Lediglich im Norden des Waldgebietes sind Basaltvorkommen (Ascherhübel, Landberg) zu verzeichnen. Des Weiteren sind Solifluktionsschuttdecken, Lößeinwehungen und Froststrukturböden periglazialen Ursprungs vorzufinden. Diese sind vorrangig auf den nördlichen und östlichen Flächen des Waldgebietes lokalisiert (FIEDLER & HUNGER 1970). Die Täler der Roten und Wilden Weißeritz hingegen werden einem separaten

Mosaikbereich (Wuchsbezirk 4505) zugeordnet, der wesentlich durch Gneisvorkommen dominiert ist (LAF, SCHWANECKE & KOPP 1996).

Für die auf das Wuchsgebiet bezogene Betrachtung der Bodentypen bzw. Bodenbildung leitet sich somit die Entstehung tief- bis mittelgründiger Braunerden mittlerer Nährkraft auf den von Löss beeinflussten Gneisstandorten sowie podsoliger Braunerden auf den von Löss beeinflussten Porphyristandorten und Kreidesandsteinen im Wuchsbezirk 4507 ab (LAF, SCHWANECKE & KOPP 1996).

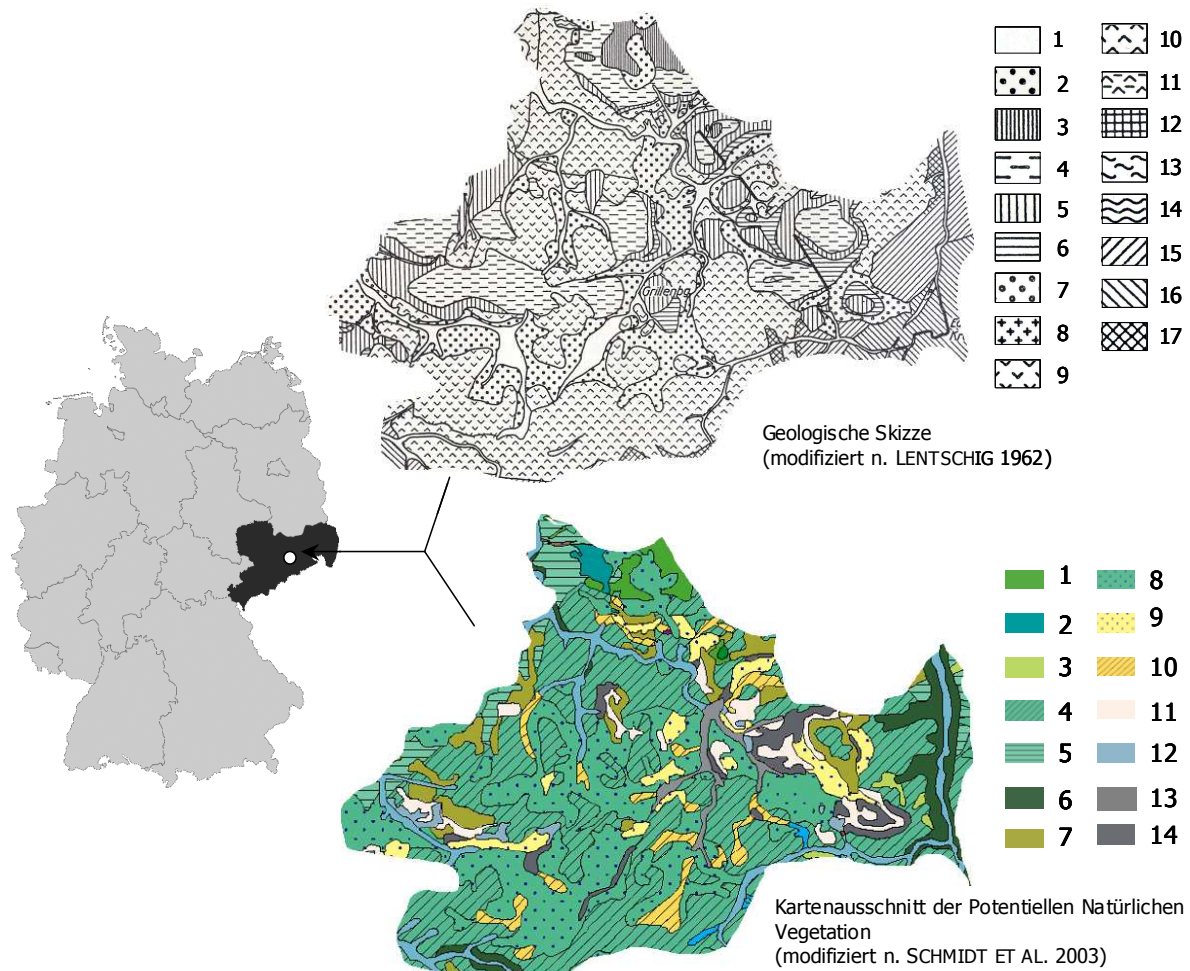


Abb. 3: Lage des Untersuchungsgebietes Tharandter Wald. Die dargestellten Skizzen zeigen die geologischen Formationen des Tharandter Waldes (n. LENTSCHIG 1962: 1-Alluvium, 2-Diluvium, 3-Basalt, 4-Plänersandstein, 5-Quadersandstein, 6-Crednerischichten, 7-Grundsotter, 8-Kugelporphyr, 9-Quarzporphyr, 10-quarzarmer Quarzporphyr, 11-Tonschiefer mit Diabasen, 12-Quarzschiefer, 13-Phyllitische Schiefer, 14-Paläozoikum, 15-Grauer Freiberger Gneis der oberen Stufe, 16-Grauer Freiberger Gneis der unteren Stufe, 17-Gneisbrekzie) sowie die Verteilung der wichtigsten Waldformationen in Anlehnung an die Potentielle Natürliche Vegetation (n. SCHMIDT et al. 2003: 1-Waldmeister-Buchenwald, 2-Springkraut-Buchenwald, 3-Fluttergras-Eichen-Buchenwald, 4-Submontaner Eichen-Buchenwald, 5-(Hoch)kolliner Eichen-Buchenwald, 6-Hangwaldkomplexe, 7-Heidelbeer-Eichen-Buchenwald, 8-Zittergrasseggen-Eichen-Buchenwald, 9-Pfeifengras-(Kiefern-) Birken-Stieleichenwald, 10-Submontaner Fichte-Stieleichenwald, 11-Typischer Kiefern-Eichenwald, 12- Wollreitgras-Fichtenwald, 13-Vernässter Montaner Wollreitgras-Fichtenwald, 14-Submontaner Pfeifengras-(Kiefern-) Fichtenwald).

Ferner führen kleinflächig podsolierte Bereiche zur Bildung von Braunpodsohlen bzw. Podsohlen. Bei verstärkten Stauerscheinungen ebener Bereiche ist hingegen mit ausgebildeten Stau- und Humusstaugleyen zu rechnen (LAF, SCHWANECKE & KOPP 1996). Letzteres gilt auch für die durch Kreidesandstein geprägten Plateaulagen des Wuchsbezirks 4508. Der Einfluss von Löss mit unterschiedlichem Grundgestein hat die Entstehung schluffreicherer und podsoliger Braunerden zur Folge.

### 2.1.2 Potentielle Natürliche Vegetation

In Anlehnung an TÜXEN (1956), der den Begriff der „Potentiellen Natürlichen Vegetation“ (PNV) geprägt hat, bietet sich die natürliche Vegetation, welche ohne eine Beeinflussung durch den Menschen vorhanden wäre, zur Beurteilung der gegenwärtigen Landnutzung und Landschaftsgestaltung an. Das standörtliche Grundgerüst des Gebietes (Abschnitt 2.1.1) lässt Rückschlüsse auf die potenziell mögliche Vegetation zu und gibt gleichzeitig Auskunft über die tatsächliche Naturnähe eines Gebietes (SCHMIDT et al. 2003). Bezogen auf die Standorte des Tharandter Waldes zeigt sich gemäß der standörtlichen Bedingungen die Dominanz der Buchen(misch)wälder, die innerhalb der planaren bis submontanen Höhenstufen mit der natürlichen Waldgesellschaft *Luzulo-Fagetum* vergleichbar sind. Dem Kartenausschnitt (aus: SCHMIDT et al. 2002; Abbildung 3, S.22) kann entnommen werden, dass der Tharandter Wald vorrangig durch die Ausprägungen der Bodensauren Buchen(misch)wälder unterschiedlicher Grundwasserbeeinflussung und Nährstoffverfügbarkeit gekennzeichnet ist. Dazu zählen die submontanen Eichen-Buchenwälder auf den grundwasserfernen, mäßig nährstoffversorgten Standorten und die (Hoch)kollinen Eichen-Buchenwälder in Bereichen mit Lößlehmüberlagerungen. Potentielle Standorte der Zittergrasseggen-Eichen-Buchenwälder liegen in südwestlichen und zentralen Bereichen des Tharandter Waldes und weisen Grund- oder Stauwassereinflüsse auf, die im Sinne der forstlichen Standortkartierung als wechselfeuchte Standorte (WM1, WM2) bzw. Nassstandorte (NM2) einzuordnen sind (KOPP & SCHWANECKE 1994). Darüber hinaus sind in den westlich und östlich gelegenen Randbereichen kleinflächige Areale sogenannter Heidelbeer-Eichen-Buchenwälder zu finden, die auf trockenere und ziemlich arme bzw. mäßig nährstoffversorgte Standorte begrenzt bleiben. Das potentiell mögliche Vorkommen Mesophiler Buchen(misch)wälder bleibt auf die gut nährstoffversorgten, nördlichen Areale des Tharandter Waldes (Landberg, Ascherhübel) begrenzt. Als vergleichbare Waldgesellschaften, der hier vertretenen Waldmeister- und Springkraut-Buchenwälder lassen sich das *Galio odorati-Fagetum* bzw. die Subassoziation *Galio odorati-*

*Fagetum, impatiens noli-tangere* einordnen. Neben den unterschiedlichen Buchen(misch)-wald - Assoziationen weist die Karte der PNV, insbesondere auf den nordöstlichen gelegenen Arealen des Tharandter Waldes, kleinflächigere Vorkommen Bodensaurer Eichen(misch)-wälder aus.

Diese treten auf den grund- und stauwasserbeeinflussten Standorten als Pfeifengras-(Kiefern-) Birken-Stieleichenwald bzw. Submontaner Fichten-Stieleichenwald in Erscheinung. Im Gegensatz dazu ist auf den grundwasserfernen Standorten ziemlich armer (Nährkraftstufe: Z) bis armer Trophie (Nährkraftstufe: A) von einer Besiedlung durch typische Kiefern-Eichenwälder auszugehen. Eine vergleichsweise kleinflächige Besonderheit bilden die Wollreitgras-Fichtenwälder (*Calamagrostio villosae-Piceetum*), die u. a. mineralische Nassstandorte mit unterschiedlich starker Humus- bzw. Torfaufgabe kennzeichnen. Des Weiteren sind an den Hangbereichen der Weißeritz-Täler Hangwaldkomplexe mit Buchen-, Eichen- und Edellaubbaumwäldern (HK) zu finden. Waldgebiete entlang der Wasserläufe werden nach SCHMIDT et al. (2003) den Hainmieren-Schwarzerlen-Bachwäldern zugeordnet, die nach Angaben der forstlichen Standortskartierung den Bachtälchen-Standorten der unteren bis mittleren feuchten Lagen entsprechen (KOPP & SCHWANECKE 1994). Diese Thematik abschließend, ist dem Verweis auf derzeitige Nutzungen bzw. waldwirtschaftliche Ersatzgesellschaften nachzugehen. Den Ausführungen von SCHMIDT et al. (2003) und den aktuellen Angaben der Forsteinrichtung (siehe Abschnitt 2.2, S. 28) ist zu entnehmen, dass die genannten Bereiche innerhalb des Tharandter Waldes vorwiegend durch Fichtenforste dominiert werden (ELLENBERG 1996).

### 2.1.3 Klima

Der Tharandter Wald kann klimatisch dem „Mitteldeutschen Berg- und Hügellandklima“ zugeordnet werden (FIEDLER 1978). Aus den 30 Jahre umfassenden Messreihen der Klimastation Wildacker bzw. Ökologisches Messfeld im Tharandter Wald (385 m ü. NN; 50° 58' nördlicher Breite, 13° 34' östlicher Länge) ergeben sich Jahresmitteltemperaturen von 7,6°C und jährliche Niederschlagssummen von 820 mm (EICHELMANN 2008). Anhand der klimatischen Gegebenheiten (durchschnittliche Jahrestemperaturen: 6,5 - 8,5°C, jährlicher Niederschlag: 750 mm - 850 mm) lässt sich das Gebiet dem Übergangsbereich zwischen submontanem Osterzgebirgsklima und mittlerem, kollinem Dresdener Elbtal bzw. Mittelsächsischem Hügelland-Klima einordnen (GOLDBERG & BERNHOFER 1998).

FIEDLER et al. (1978) verweisen in diesem Zusammenhang auf einen kontinentalen Klimaeinfluß, der durch mittlere Jahresschwankungen der Lufttemperatur (17 - 18,5°C) und ein



Sommermaximum der Niederschläge deutlich wird. Die forstliche Standortserkundung beschreibt das Gebiet entsprechend der vorherrschenden Klimaverhältnisse als den unteren feuchten Lagen (Uf) zugehörig. Die Notwendigkeit der Differenzierung in Luv- und Lee-bereiche für das Gebiet des Tharandter Waldes wird von den genannten Autoren betont. Der südwestliche Teil wird durch die submontane Klingenberger Klimateinflüsse und der nordöstliche Bereich durch mildere Elbtaleinflüsse geprägt, die charakteristisch für die so genannte Glashütter Klimaausbildung sind (SCHWANECKE & KOPP 1996). Eine Besonderheit in der klimatischen Abgrenzung bildet die Leithen-Makroklimaform, die den kühlen, luftfeuchten Nordhängen des Tharandter Waldes (Uff) zuzuordnen ist (LAF, SCHWANECKE & KOPP 1996). Geländebedingte klimatische Veränderungen werden ebenfalls angeführt. Diese können sich in Form erhöhter Spätfrostgefährdung durch Bildung von Kaltluftseen auswirken.

#### Angaben zum Ökologischen Messfeld im Tharandter Wald

Alle Klimadaten, die auf dem Ökologischen Messfeld im Tharandter Wald gewonnen wurden, gehen auf Messungen des Instituts für Hydrologie und Meteorologie (2002-2005) zurück. Sie sind für eine Nutzung im Rahmen der vorliegenden Arbeit zur Verfügung gestellt worden. Die langjährigen Untersuchungen im Bereich der Messstationen Tharandter Wald (Bezeichnung der Meteorologie: Ankerstation Tharandt) können für eine Analyse der Zusammenhänge zwischen klimatischen Gegebenheiten und der Diasporenausbreitung der Baumart *B. pendula* in diesem Gebiet herangezogen werden. Die 4,5 ha große Untersuchungsfläche im Revier Tharandt ist mit einem 140jährigen Fichtenbaumholz bestockt und mit den Bestandesbedingungen der Untersuchungsflächen dieser Arbeit vergleichbar. Die Standortsformengruppe gehört zu den unteren feuchten Lagen, mit mittlerer Trophie (Uf-M2) beschrieben werden. Als Bodenform wird für diese Fläche eine Naundorfer Porphy-Braunerde angegeben. Der Bestand wurde 1887 durch Saat begründet. Als Einzelbäume kommen eingemischt Gemeine Kiefer und Sand-Birke vor. Die gesamte Versuchsanlage dient, neben der Erfassung meteorologischer Kenngrößen, der Ermittlung waldwachstumskundlicher und waldbaulicher Daten. Der mittlere Brusthöhendurchmesser der Gemeinen Fichte wird mit 27 cm und die mittlere Höhe mit 28 m angegeben. Die Stammzahlen von *P. abies* liegen bei 550/ha und der laufende Zuwachs beläuft sich auf 11 - 12 m<sup>3</sup>/ha/a (GEROLD 2004).

Die meteorologischen Daten liegen in einer hohen zeitlichen Auflösung vor und wurden u. a. im Verbundprojekt zur Untersuchung von Waldökosystemen des Erzgebirges im Rahmen von Waldumbau-Konzepten genutzt (GOLDBERG et al. 1998). Der Untersuchungsstandort des „Ökologischen Messfeldes“ befindet sich auf der Hochfläche des Tharandter Waldes. Die

Erfassung der Klimadaten durch den Lehrstuhl für Meteorologie des Institutes für Hydrologie und Meteorologie lässt sich bis in das Jahr 1959 zurück verfolgen (EICHELMANN 2004). Von grundlegender Bedeutung für die Untersuchung der Diasporenverbreitung sind Kenntnisse zu meteorologischen Größen. Dies sind: Windgeschwindigkeit, Windrichtung und Niederschlag. Die Windgeschwindigkeit auf dem „Ökologischen Messfeld“ wird mittels Schalensternanemometer ermittelt. Als Messhöhenstufen sind u. a. 27 m, 30 m und 33 m möglich (EICHELMANN 2004). Ferner stehen Ultraschallanemometer zur Verfügung, um zusätzliche Wind- und Temperaturkomponenten ermitteln zu können. Die Darstellungen 4 a bis d enthalten die monatlichen Niederschlagssummen der Jahre 2002 bis 2005, kombiniert mit den mittleren Monatstemperaturen.

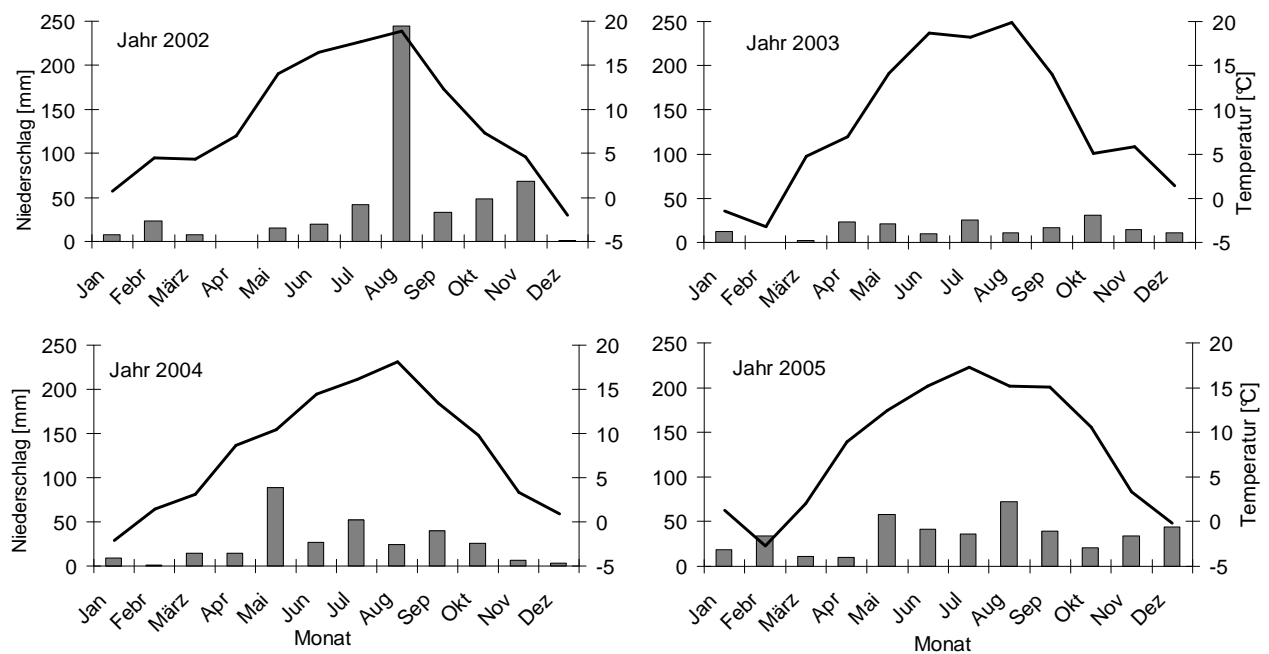


Abb. 4: Darstellung der monatlichen Temperatur- und Niederschlagsdaten zur Charakterisierung der Umweltbedingungen in den Jahren 2002 (a), 2003 (b), 2004 (c) und 2005 (d). (Institut für Hydrologie und Meteorologie 2004 -2005).

Erkennbar ist die hohe Niederschlagssumme von 245 mm im Monat August des Jahres 2002. Ein Vergleich der vier Aufnahmejahre zeigt, dass auch die Folgemonate des Jahres 2002 mit Niederschlagsmengen zwischen 38 mm und 68 mm relativ hohe Werte innerhalb der zweiten Jahreshälfte aufweisen. Ähnlich hohe Niederschlagswerte sind lediglich für das Jahr 2005 verzeichnet. Die Untersuchungsjahre 2003 und 2004 hingegen enthalten in den Monaten Juli bis Dezember durchschnittliche Niederschlagssummen von 18 mm und 25 mm. Dennoch gelten die Frühjahrsmonate Februar bis April in den Untersuchungsjahren 2002 bis 2004 als verhältnismäßig trockene Periode, da hier die durchschnittliche Niederschlagssumme zwischen 8 mm und 10 mm liegt. Darüber hinaus kann der Verlauf der mittleren Monats-

temperaturen mit einem charakteristischen Anstieg beschrieben werden, der in den Jahren 2002 bis 2004 sein Maximum im Monat August mit etwa  $19,0^{\circ}\text{C}$  erreicht. Im Untersuchungsjahr 2005 liegt die mittlere Monatstemperatur mit  $17,3^{\circ}\text{C}$  niedriger und ist bereits im Monat Juli zu verzeichnen.

Abbildung 5 zeigt als zirkulare Grafik, die auf Basis der Tageswerte, Windrichtung und gleichzeitig die vorherrschende Windgeschwindigkeit in den Untersuchungsjahren 2003 bis 2005. Darüber hinaus erfolgte eine spezifische Unterteilung der dargestellten Größen entsprechend ihrer Aufnahme- bzw. Wirkungshöhe zwischen 27 m und 33 m (Lehrstuhl für Meteorologie, PRASSE 2006). Die zeitliche Auflösung bzw. die Messintervalle der vorliegenden Winddaten sind mit 10 Minuten angegeben. Ein genereller Vergleich zwischen den Untersuchungsjahren bestätigt zunächst die vorherrschende Hauptwindrichtung in einem Bereich von  $225^{\circ}$  (SW) und  $270^{\circ}$  (W).

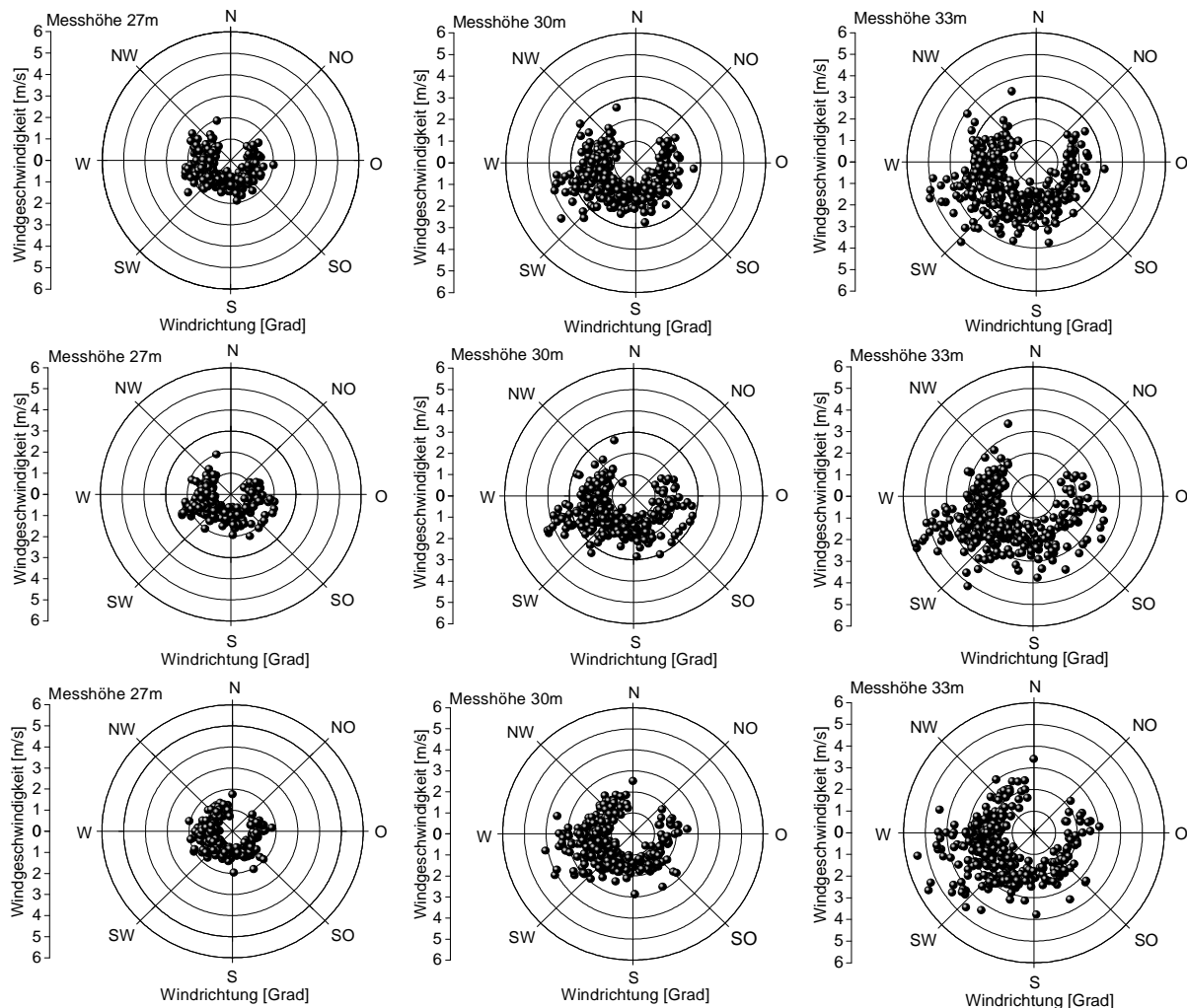


Abb. 5: Kombinierte Darstellung von Windgeschwindigkeit [m/s] und Windrichtung [Grad] in den Untersuchungsjahren 2003 (oben), 2004 (Mitte) und 2005 (unten) auf dem Ökomessfeld Tharandt (Institut für Hydrologie und Meteorologie 2003 - 2005).

Kombiniert mit der Windgeschwindigkeit verstärkt sich der Richtungseffekt mit zunehmender Messhöhe. Erkennbar ist jedoch auch das jährlich wiederkehrende Auftreten vereinzelter, stärkerer Windereignisse aus nord-nordwestlicher oder südöstlicher Richtung. Eine weiterführende Verknüpfung der Klimadaten mit Fragenstellungen, die innerhalb des Verjüngungszyklus bedeutsam sind, ist den jeweiligen thematischen Abschnitten zu entnehmen.

Die Differenzen in der mittleren Windgeschwindigkeit zwischen den Messhöhen 33 m und 30 m zeigen Werte zwischen 0,51 m/s und 0,6 m/s. In den Messhöhen 30 m und 27 m verstärkt sich dieser Differenzeffekt nochmals, was zu Messwertunterschieden in einem Bereich von 0,64 m/s bis 0,73 m/s führt. Höchste Windgeschwindigkeiten sind generell in den Monaten November bis März zu beobachten. Maximalwerte der gemessenen Windgeschwindigkeit, die im Untersuchungszeitraum liegen, wurden in 33 m mit einem Wert von 6,1 m/s im Monat Dezember erfasst. Unterteilt in monatliche Mittelwerte ist erkennbar, dass im Januar 2005 und Dezember 2003 bis Februar 2004 hohe, mittlere Windgeschwindigkeiten anzugeben sind. In einer Höhe von 33 m wurden hier mittlere Windgeschwindigkeiten zwischen 3,25 m/s und 3,0 m/s gemessen.

## **2.2 Auswahl der Untersuchungsflächen**

Die Auswahl der Untersuchungsflächen erfolgte entsprechend der zuvor dargestellten Rahmenbedingungen und Waldbaukonzepte mit der primären Zielsetzung, die verjüngungsökologisch relevanten Aspekte für die Baumart Sand-Birke quantitativ und qualitativ zu beschreiben. Als Alterskriterium für die Hauptbaumart Fichte wurden  $\geq 80$  Jahre festgelegt, vorrangig in Auflösung befindliche bzw. zur Endnutzung anstehende Bestände in die Untersuchungen einzubeziehen.

Das Aufnahmespektrum in den ausgewählten Beständen ist in einen zweigeteilten Ansatz gegliedert. Für die Bezeichnung der Bestände werden im Verlauf der Arbeit die Teilflächenbezeichnungen in Buchstabenbezeichnungen umgewandelt. Darüber hinaus sind die von der Forsteinrichtung festgesetzten Bestandesgrenzen nicht von entscheidender Bedeutung für die Versuchsanlagen, da sich diese zum Teil nur auf Bestandesbereiche beziehen. Die verwendeten Flächenbezeichnungen sind den Tabellen 1a und 1b zu entnehmen. Flächen des ersten Bearbeitungsbereiches (Flächen 1. Kategorie) enthalten sowohl Untersuchungen zur Verjüngungsökologie der Baumart Sand-Birke als auch Erhebungen zur Diasporenausbreitung in einem definierten Flächenbereich (siehe Abschnitt 2.2.1, S. 31).

Tab. 1a: Untersuchungsflächen der 1. Kategorie für die Erfassung der Diasporen, Keimlinge, Verjüngungspflanzen und Umweltparameter (Stand der Forsteinrichtung 2004).

Untersuchungsfläche	A	B	C
<b>Forstbezirk</b>	Bärenfels	Bärenfels	Bärenfels
<b>Abteilung</b>	355 a <sup>1</sup> /a <sup>2</sup>	314 a <sup>3</sup>	847 a <sup>4</sup>
<b>Fläche [ha]</b>	15,5	15,7	13,1
<b>Standortsformengruppe</b>	Uf WM 2+/ TM2	Uf WM 2+/ NM 2+	Uf WM 2/ NM 2z
<b>Bodenform</b>	Klingenberger Porphy-Staugley	Naundorfer Porphy-Braunerde/ Grillenburger Löss- Staugley	Naundorfer Porphy- Staugley/ Klingenberger Porphy-Staugley
<b>Substratuntergruppe</b>	Skelettärmerer Silikatgesteinboden	Skelettreicherer Silikatgesteinboden/ Lössboden	Skelettreicherer/ Skelettärmerer Silikatgesteinboden
<b>Humusform</b>	Moder	Moder	Moder
<b>Gelände, Relief</b>	Ebene u. Hang	Mulde	Mulde
<b>Hangneigung</b>	eben bis schwach geneigt	schwach geneigt	schwach geneigt
<b>Baumart OST</b>	GFI	GFI	GFI
<b>Alter [a]</b>	113	103	116
<b>Mischbaumarten OST</b>	GBI, ELA	GKI, GBI, REI, BAH	GKI, GBI, RBU
<b>Bestandeszieltyp</b>	Buchen- Nadelbaumtyp	Fichten-Bergmischwaldtyp	Buchen- Nadelbaumtyp
<b>Schäden (Rotfäule)</b>	11-30 %	51-70 %	31-50 %
<b>Anzahl der Fallen</b>	30	30	30
<b>Aufnahmezeitraum</b>	2004-2006	2004-2006	2004-2006

Tab. 1b: Untersuchungsflächen der 2. Kategorie für die Erfassung der Diasporen (Stand der Forsteinrichtung 2004).

Untersuchungsfläche	D	E	F
<b>Forstbezirk</b>	Bärenfels	Bärenfels	Bärenfels
<b>Abteilung</b>	331 a <sup>3</sup>	327 a <sup>2</sup>	355 a <sup>1</sup>
<b>Fläche [ha]</b>	5,6	7,70	10,6
<b>Standortsformengruppe</b>	Uf TM 2/ WM2	Uf TM 2/ NM 2	Uf WM 2+/ TM2
<b>Bodenform</b>	Klingenberger Porphy-Humus- Staugley/ Klingenberger Porphy-Braunerde	Naundorfer Porphy-Braunerde/ Klingenberger Porphy-Humus-Staugley	Klingenberger Porphy-Staugley
<b>Substratuntergruppe</b>	Skelettärmerer Silikatgesteinboden	Skelettreicherer/ Skelettärmerer Silikatgesteinboden	Skelettärmerer Silikatgesteinboden
<b>Humusform</b>	Moder	Moder	Moder
<b>Gelände, Relief</b>	Ebene u. Hang	Ebene	Ebene u. Hang
<b>Hangneigung</b>	eben bis schw. geneigt	eben	eben bis schw. geneigt
<b>Baumart OST</b>	GFI	GFI	GFI
<b>Alter [a]</b>	90	87	113
<b>Mischbaumarten OST</b>	GBI, GKI	GBI, GKI	GBI, ELA
<b>Bestandeszieltyp</b>	Buchen-Nadelbaumtyp	Buchen-Nadelbaumtyp	Buchen-Nadelbaumtyp
<b>Schäden (Rotfäule)</b>	01-10 %	31-50 %	11-30 %
<b>Anzahl der Fallen</b>	82	67	125
<b>Aufnahmezeitraum</b>	2003	2004	2003

Diese Untersuchungsschwerpunkte sind auf den Flächen A, B und C angesiedelt (Tabelle 1a). Im Gegensatz dazu wurden auf den Untersuchungsflächen D, E und F ausschließlich Fragen der Diasporenausbreitung und Messungen an den Mutterbäumen von *B. pendula* durchgeführt (Tabelle 1b). Diese einzeln bis truppweise eingemischten Sand-Birken besitzen, in Anlehnung an die Kenntnisse zur Bestandesbegründung sowie die Untersuchungen von FIEDLER (1966) und SCHWARZE (2006), ebenfalls ein Alter von achtzig und mehr Jahren. Die Bestrebungen, mit der Flächenauswahl sicherzustellen, dass die fruktifizierenden Sand-Birken nicht schwerpunktmäßig außerhalb der Untersuchungsflächen angesiedelt sind, schränkten eine mögliche Flächenauswahl erheblich ein. Im Tharandter Wald sind besonders entlang der Hauptwege und Bestandesgrenzen erhebliche Anteile fruktifizierender Birken zu finden (siehe bereits BERG 1854).

Die Anforderungen an das Bestandesgefüge beinhalten die ausreichende Flächengröße zur Unterbringung von 30, je nach Ausprägung der Bodenvegetation, verteilten Aufnahmeplots und Diasporenfallen sowie die höchstens einzelbaumweise Einmischung anderer Baumarten. Dies sind vor allem Gemeine Kiefer (*Pinus sylvestris* L.), Europäische Lärche (*Larix decidua* Mill.), Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.), Roteiche (*Quercus rubra* L.) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Im Wesentlichen sollte mithilfe der genannten Auswahlkriterien ein hohes Maß an vertikaler und horizontaler Homogenität innerhalb der Untersuchungsflächen garantiert werden.

Außerdem wurden Standortskriterien in die Auswahl einbezogen, um Unterschiede zu minimieren. Mit der Zielstellung *B. pendula* als potenzielle Verjüngungs- und Mischbaumart auf Standorten zu untersuchen, die für die Entwicklung von *P. abies* als suboptimal gelten (SCHMIDT-VOGT 1987-1991), fiel die Auswahl auf wechselfrische Standorte und Nasstandorte (WM2 bzw. WM2+ bis NM2) mittlerer Trophie. Stabilitätseinbußen und Schadsymptome der homogenen Fichtenaltbestände sind häufig auf diesen Standorten zu verzeichnen (siehe Tabellen 1a-b, S. 29). Allgemein wird davon ausgegangen, dass die Erhöhung der Mischungsanteile von *B. pendula* in diesen Fällen positive Rückkopplungseffekte auf das Bestandesgefüge erzeugen kann (SAETRE 1998, SAETRE 1999, ØKLAND et al. 1999). Unter dem Begriff der standörtlichen Homogenität wurden auch einheitliche Bedingungen hinsichtlich der Hangneigung, Exposition und des Mikroreliefs zusammenfasst.

### 2.2.1 Versuchsdesign

Die Ausführungen zum Versuchsaufbau beziehen sich wiederum auf die unterschiedlichen Flächenkategorien (siehe auch Abbildung 8, S. 34).

**Flächen der 1. Kategorie** (A - C) enthalten jeweils 30 Aufnahmeplots der Größe 1 m x 1 m, in Kombination mit einer 1 m entfernt installierten Diasporenfalle (siehe Abbildung 6, S. 32). Die Anordnung der Plots erfolgte nach Evaluation der Bodenvegetation bzw. der Bodenbedeckungsvarianten. Im Folgenden werden die betrachteten Gruppen der Bodenbedeckung (z. B. Nadelstreuauflage) und die Varianten der Bodenvegetation unter dem Begriff Bodenbedeckungsvariante (BV) zusammengefasst. Eine bereits vorhandene Stratifizierung möglicher Bodenbedeckungsvarianten auf WM2 und WM2+ Standorten, die mit gleichaltrigen Fichtenreinbeständen bestockt sind, stammt aus Arbeiten in den Jahren 2002 und 2005, die auf diesen Standorten durchgeführt wurden (HUTH 2002, FRITZSCHE 2005).

Zur Auswahl gelangten folgende vier Bodenbedeckungsvarianten:

1. BV: **Mb** bezeichnet Bereiche auf dem Waldboden, die frei von Humusauflagen sind und durch den freigelegten Mineralboden charakterisiert sind.
2. BV: **Cv** sind Bestandesbereiche, die eine geschlossene Decke der Grasart *Calamagrostis villosa* CHAIX (GMEL.) (Wolliges Reitgras) aufweisen.
3. BV: **Nd** beschreibt das Auftreten einer homogenen Rohhumusauflage, bestehend aus Fichtennadeln.
4. BV: **Df** steht für einen Bodenbewuchs, der aus einer gleichmäßig ausgebildeten *Deschampsia flexuosa* L. (TRIN.) (Drahtschmiele) Deckung besteht.

Das vorgefundene Mosaik der Bodenbedeckungsvarianten 2 bis 4 bildete in den Beständen der ersten Kategorie die Grundlage für die Festlegung der Plot- und Fallenpositionen. Die einzelne BV musste eine Mindestausdehnung von 2 m x 2 m aufweisen, um in die Auswahl zu gelangen.

Die eigentliche Kernzone der Aufnahmen erstreckte sich über einen Bereich von 1 m x 1 m. Ferner war eine angemessene Entfernung vom Bestandesrand (mindestens eine Altbaumlänge) zu gewährleisten. Dies war erforderlich, um sowohl die Verhältnisse des Bestandesinnenklimas als auch den Strahlungszutritt als repräsentativ für den Bestand einzustufen. Vorhandene Rückegassen, die im Kronenraum des Altbestandes nicht mehr in Erscheinung traten, jedoch offensichtliche Bodenverdichtungsbereiche aufwiesen, gelangten nicht in die Auswahl. In den drei Aufnahmeflächen der 1. Kategorie wurden vom 09.-13.08.2004 jeweils 10 Aufnahmeplots mit den Bodenbedeckungsvarianten Cv, Nd und Df angelegt (Abbildung 6). Somit verfügt jede dieser Untersuchungsflächen über 30 Plots und es ergibt sich ein

Gesamtstichprobenumfang von 90 Plots, der für Verjüngungsaufnahmen zur Verfügung stand. Außerdem erfolgte die Unterteilung der 1 m<sup>2</sup> großen Aufnahmeeinheiten in separate Quadranten mit der Bezeichnung I. bis IV. Innerhalb des II. Quadranten wurde der Mineralboden von der entsprechenden Auflage oder dem Bewuchs befreit. Somit besteht jedes Aufnahmeplot aus drei Quadranten der entsprechenden Bodendeckungsvariante und enthält einen Quadranten mit unbedecktem Mineralboden. In Abbildung 6 kann der Aufbau der Aufnahmeplots nochmals nachvollzogen werden.

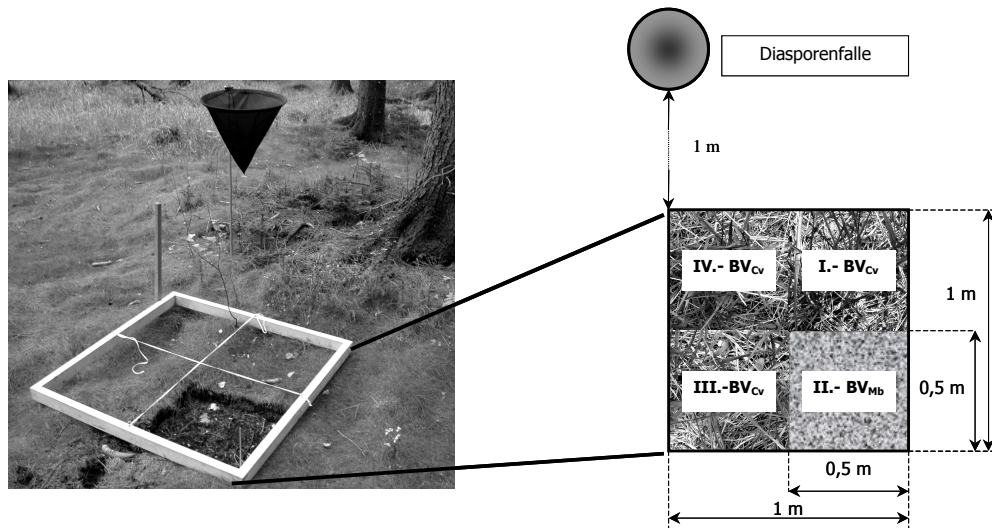


Abb. 6: Aufbau der Aufnahmeplots im Tharandter Wald kombiniert mit jeweils einer Diasporenfalle auf den Untersuchungsflächen A bis C (Flächen 1. Kategorie).

**Flächen der 2. Kategorie** wurden einerseits mit der Zielsetzung etabliert, eine flächenrepräsentative Erhebung der ausgebreiteten Diasporen vorhandener Sand-Birken (*B. pendula*) zu garantieren. Andererseits erfolgte die Einbeziehung der Mutterbäume in die Erfassung von Wachstumsparametern unter Konkurrenzbedingungen. Auf diesen Teil der Aufnahmen wird im Abschnitt 2.3.3 (S. 37) genauer eingegangen. Hinsichtlich der Anordnung von Diasporenfallen ergab sich für die Flächen D, E und F ein unterschiedliches Vorgehen, das entsprechend der Position fruktifizierender Birken auf der Fläche gewählt wurde. Die zentrale Position einer einzelnen Sand-Birke auf der Untersuchungsfläche D hat beispielsweise dazu geführt, ein sternförmiges Versuchsdesign, ähnlich der Einzelbaumaufnahmen von ZEIBIG (2001-2004), entlang der acht Himmelsrichtungen Nord (N), Nordost (NO), Ost (O), Südost (SO), Süd (S), Südwest (SW), West (W) und Nordwest (NW) zu verwenden. Der Abstand zwischen den Fallen wurde mit zunehmender Entfernung vom Samenbaum erweitert, um die erwartungsgemäß höhere Diasporenanzahl in unmittelbarer Nähe des Samenbaumes exakt erfassen zu können. Die Fallenabstände im Transektabschnitt kleiner 30 m wurden mit 5 m festgelegt, während der nachfolgende Transektabschnitt über Fallen im Abstand von jeweils



10 m verfügt. Das Versuchsdesign der Flächen E und F hingegen basiert auf einem 15 m x 15 m Raster, das mit Blick auf eine optimale Flächenausnutzung ausgerichtet wurde. Insgesamt konnten 67 Diasporenfallen auf Fläche E und 125 Fallen auf Fläche F installiert werden (siehe Tabelle 1b, S. 29). Das Fallendesign der Untersuchungsflächen D und F (Flächen 2. Kategorie) kann in den beiden nachfolgenden Abbildungen 7a und 7b nachvollzogen werden.

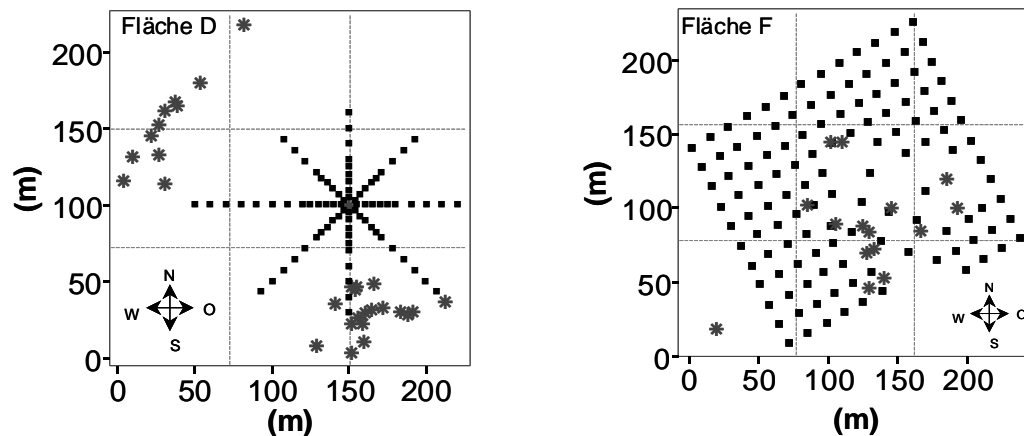


Abb. 7: Darstellung des Fallendesigns zur Erfassung der Diasporen von *B. pendula* auf den Untersuchungsflächen a) D und b) F. (Die **schwarzen** Quadrate bezeichnen Fallenstandpunkte, während die **grauen** Sterne die Positionen der Sand-Birken kennzeichnen.)

Alle weiteren Stammverteilungspläne mit den Positionen der Fallen, Aufnahmeplots und Mutterbäume sind im Anhang 1a-1d (S. 382-383) dieser Arbeit enthalten. Einen ergänzenden Überblick zum Versuchsdesign und eine Einordnung der Untersuchungsflächen unterschiedlicher Beprobungsintensität bietet das nachfolgende Flussdiagramm (Abbildung 8, S. 34). Außerdem ist hier erkennbar, welche Untersuchungsschwerpunkte mit den einzelnen Versuchsansätzen verbunden waren.

### 2.2.2 Voruntersuchungen zur Bodenvegetation

Im Rahmen einer betreuten Belegarbeit wurden im Jahr 2005 Vegetationsaufnahmen auf den Flächen B und C durchgeführt (FRITZSCHE 2005), die für den Bestand repräsentativ sind. Diese bilden eine wesentliche Grundlage für die weitere Betrachtung der Bodenvegetationsverhältnisse auf den WM2 und NM2 Standorten, welche für die Fragen des Ablagerungsortes ("safe site") von Diasporen und die Bedingungen der Verjüngungsetablierung ausgewählt wurden.

In einem zentral gelegenen Bestandesbereich sind entlang eines Linientransekts von 100 m Länge wechselseitig Plots mit der Größe von 1 m x 1 m angelegt worden. Insgesamt wurden 200 m<sup>2</sup> auf diese Weise kartiert. Dies gilt nach Aussagen von DIERSCHKE (1994) als aus-

reichend, um Aussagen für die Krautschicht von Wäldern ableiten zu können, deren Artenvielfalt als vergleichsweise gering einzustufen ist.

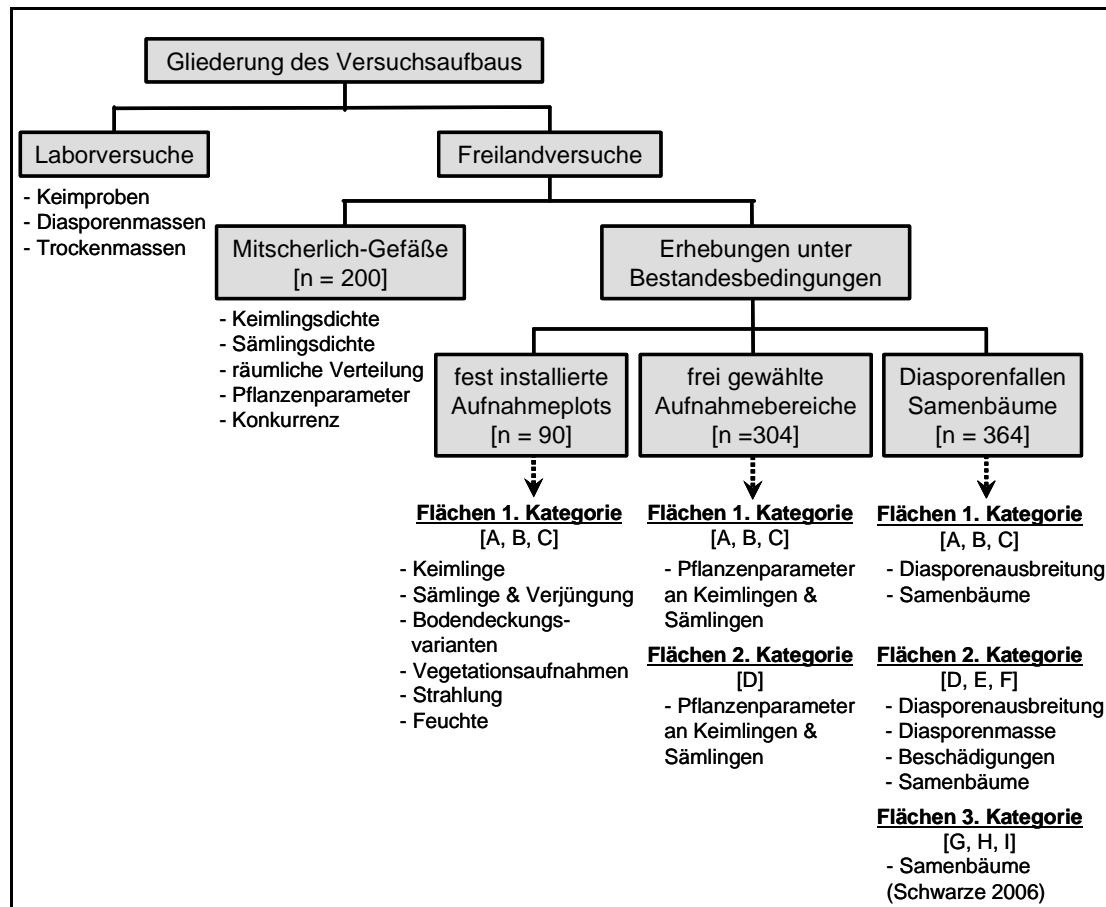


Abb. 8: Flussdiagramm zur Einordnung der Untersuchungsschwerpunkte innerhalb des Versuchsdesigns.

Grundlage für die Vegetationsansprache war eine modifizierte Skala nach BARKMANN et al. (1964) und LONDO (1975). Die Einschätzung des Deckungsgrades, in Prozent der Aufnahme­fläche, basiert in einem Bereich von mehr als 50 Individuen auf einer Unterteilung in 10 % Stufen. Für die Einschätzung der Soziabilität, d. h. die Charakterisierung des Zusammen­schlusses von Individuen einer Art innerhalb einer Fläche, wurde die fünfstufige Einteilung nach BRAUN-BLANQUET (1964) verwendet (DIERSCHKE 1994).

Neben der Einschätzung des Deckungsgrades bzw. der Artmächtigkeit und Soziabilität erfolgte die Ansprache von Besonderheiten, die innerhalb des Mikroreliefs (Felsblöcke, Stubben etc.) auf 1 m<sup>2</sup> festgestellt werden konnten. Die Aufnahmen wurden durch Messung der Pflanzenhöhe ergänzt, um pflanzenspezifische Aussagen zur Einordnung in Baum-, Strauch- oder Krautschicht ableiten zu können. Nach Angaben von DIERSCHKE (1994) ist die Baumschicht der aus Phanerophyten bestehende obere Bestandesteil ab 5 m Höhe. Der Strauchs­chicht sind vorwiegend Gehölze mit einer Höhe größer 0,5 m und kleiner 5 m zuzu-

ordnen. Individuen der Kraut- bzw. Feldschicht entwickeln Pflanzhöhen in einem Bereich bis 0,5 m bzw. 2,0 m.

Tab. 2a: Skala zur Einschätzung des Deckungsgrades in Anlehnung an BRAUN-BLANQUET (1964) und LONDO (1975).

Einteilung	Deckung (%)	Abundanz	Individuenzahl in der Aufnahme­fläche
1	< 1	r	1 Individuum
2	1 - 3	+	2 - 5 Individuen
3	3 - 5	1 - 2m	6 - 50 Individuen
4	5 - 15	2a	> 50 Individuen
5	15 - 25	2b	Individuenzahl beliebig
6	25 - 35		Individuenzahl beliebig
7	35 - 45	3	Individuenzahl beliebig
8	45 - 55		Individuenzahl beliebig
9	55 - 65	4	Individuenzahl beliebig
10	65 - 75		Individuenzahl beliebig
11	75 - 85		Individuenzahl beliebig
12	85 - 95	5	Individuenzahl beliebig
13	95 - 100		Individuenzahl beliebig

Tab. 2b: Einteilung der Soziabilitätsansprache nach BRAUN-BLANQUET (1964) in DIERSCHKE (1994).

Soziabilität	
1	Einzelsprosse oder Stämme
2	Pflanzen in kleinen Gruppen oder horstweise
3	Pflanzen in kleinen Flecken oder Polstern
4	Pflanzen in kleinen Kolonien bis ausgedehnten Flecken
5	Pflanzen in großen Herden

Zu dieser Vegetationsschicht gehören Kräuter, Gräser, Zwergsträucher und die Jungpflanzen der Gehölze (*Hemikryptophyten*, *Geophyten*, *Therophyten*, *Chamaephyten*). Die Ansprache der Moosarten (*Bryophyten*) erfolgte separat innerhalb der *Kryptogamen*- bzw. Bodenschicht.

### 2.3 Datenerhebungen im Altbestand

Die Intensität der Erhebungen von Altbestandsparametern ist wesentlich von der Relevanz der Altbäume für die Ansiedlung und Entwicklung von Verjüngungspflanzen der Baumart Sand-Birke beeinflusst. Es ist zwischen der Konkurrenzwirkung der Gemeinen Fichte als dominierende Art des Hauptbestandes zu unterscheiden und der Sand-Birke, die aufgrund ihrer geringen Präsenz im Bestandesgefüge in ihrer Wirkung als Diasporenquelle eine besondere Funktion inne hat.

### 2.3.1 Morphologische Studien zur Bestimmung der Art

Mit der genannten Standortwahl (Tabellen 1a und 1b, S. 29) war die Frage der eindeutigen Artbestimmung von Mutterbäumen als Diasporenquelle verbunden, da einerseits, nach Angaben von GIMINGHAM (1984), *B. pendula* eher auf trockeneren Standorten zu finden ist als *Betula pubescens* Ehrh. Andererseits bestätigen umfangreiche Untersuchungen zur ökologischen Amplitude beider Baumarten, dass die klare Trennung anhand standörtlicher Gegebenheiten kaum erfolgen kann (RACKHAM 1980, ATKINSON 1992, SCHMIDT & KLAUSNITZER 2002). Darüber hinaus belegt das ausführliche Literaturstudium zur Kreuzungsfähigkeit und der daraus resultierender Fruchtbarkeitsdefizite in der Nachkommenschaft beider Arten das Fehlen einer abschließenden Festlegung auf diesem Gebiet (SCHOLZ 1972, SCHMIEDER 1996, SCHNECK 2000).

Aufgrund der großen Variabilität altbaumbezogener Merkmalsausprägungen und deren standörtlicher sowie konkurrenzbedingter Überlagerung wurde zunächst der Habitus der Samenbäume visuell eingeschätzt. Diese erste Einschätzung wurde durch die Ansprache von Blattmerkmalen an einer Stichprobe gefällter Individuen ergänzt. Morphologische Merkmalsausprägungen von Diasporen und Fruchtschuppen wurden ebenfalls erfasst, um sie in eine phänotypische Artbestimmung einfließen zu lassen (EIFLER 1956, EIFLER 1958, STERN 1963, HIBSCH-JETTER 1994, SCHMIEDER 1996, ENDTMANN 1999). Eine visuelle Ansprache, der nach dem Zufallsprinzip ausgewählten Diasporen und Fruchtschuppen, erfolgte unter dem Binokular. Einzelne Größen, wie Nüsschenlänge und -breite, Flügellänge- und breite, Fläche der Flügel sowie Ausrichtung der Seitenlappen an den Fruchtschuppen, konnten in die Gesamtbewertung der Artbestimmung einbezogen werden (HIBSCH-JETTER 1994, ENDTMANN 1999). Digitale Aufnahmen, mithilfe der *NIKON-Coolpix 995* angefertigt, wurden in das Programm OPTIMAS (Vers. 6.5. von Media-Cybernetics, USA) eingelesen und nach anschließender Kalibrierung vermessen. Diese Aufnahmen stellen lediglich eine Ergänzung dar, die sicherstellen soll, dass es sich in erster Linie um Merkmalsausprägungen handelt, die *B. pendula* zu zuordnen sind.

### 2.3.2 Positionsdaten

Die vollständige Ermittlung der Positionsdaten für die Individuen des Hauptbestandes erfolgte auf den Flächen A, B und C. Auf den Flächen D, E und F wurden lediglich die Stammfußpunkte der Sand-Birken erfasst. Aufgrund der technischen Ausstattung ergab sich ein zweigeteiltes Vorgehen bei der Einmessung der Baumkoordinaten. In den Beständen B bis F kam das Laserdendrometer (LEDHA-GEO 100, Firma Jenoptik) zum Einsatz. Der Hersteller gibt für

die Anwendung des Gerätes eine Messgenauigkeit von  $\pm 10$  cm für die Entfernung und  $\pm 0,5^\circ$  für die Richtungsmessung an. In einem, je nach Bestandesgefüge der angrenzenden Bestandesflächen, festgelegten Radius von maximal 100 m - 150 m wurden die Stammfußkoordinaten von *B. pendula* ermittelt.

Der Messradius leitet sich einerseits aus der vorliegenden Bestandesfläche ab und ist andererseits an die bisherigen Kenntnisse zur mittleren Ausbreitungsdistanz von Birkensamen (FRIES 1984, MATLACK 1987, RIBBENS 2003) geknüpft. Für die Ermittlung der Altbaumkoordinaten der Fläche A konnte auf die Unterstützung des Departments für Waldbau in Prag zurückgegriffen werden. Mithilfe der *FIELD-MAP* Ausstattung, die auf der Nutzung eines GPS (*Global Positioning System*) - Sensors, in Kombination mit einem tragbaren PC basiert, konnten die Positionsdaten mit hoher Genauigkeit ermittelt werden (IFER, INSTITUTE OF FOREST ECOSYSTEM RESEARCH 2003). Die transportable Aufnahmestation ermöglicht eine sehr flexible Handhabung der Koordinateneinmessung. Die Hardwarekomponenten der Messeinheit bestehen aus einer GPS-Basis, die sich aus verschiedenen Einzelmodulen zusammensetzt. Dies sind ein elektronischer Kompass, ein lasergestützter Entfernungsmesser und eine transportable Rechereinheit. Als Messgenauigkeit für den Kompass werden  $\pm 0,3^\circ$  angegeben. Der Entfernungsmesser besitzt eine maximale Reichweite von 575 m bei einer Messgenauigkeit von  $\pm 10$  cm (IFER, INSTITUTE OF FOREST ECOSYSTEM RESEARCH 2005). Bei der Softwareausstattung wird vom Hersteller auf die operationale Nutzung wählbarer Windowsversionen verwiesen. Darüber hinaus ist die graphische Darstellung der eingemessenen Größen unmittelbar durch ARCVIEW-Anwendungen möglich. Besonders vorteilhaft ist in diesem Zusammenhang die Erfassung dreidimensionaler Koordinaten (x, y, z), da diese die Möglichkeit reliefbezogener Aussagen bieten.

### 2.3.3 Wachstumsparameter

In die Ermittlung der Einzelbaumparameter sind ausschließlich die Sand-Birken einbezogen. Charakteristische Bestandesparameter der Fichtenaltbestände sind den Tabellen 1a und 1b (S. 29) zu entnehmen. Für die Flächen der 1. Kategorie (A-C) wurden Brusthöhendurchmesser (BHD) und Baumhöhe aller Sand-Birken erhoben, die sich in dem oben genannten Messradius befanden. Diese Messung der Baumhöhe wurde wiederum mit dem Laserdendrometer durchgeführt, das hier eine Messgenauigkeit von 0,1 m besitzt. Die Durchmesserermittlung in 1,3 m Höhe, ausgehend vom Stammfuß, basiert auf einer um  $90^\circ$  versetzten Klappung (KRAMER 1988). Für die Ableitung einer Höhen-Durchmesser-Verteilung, bezogen auf die Samenbäume der Sand-Birke, werden unterschiedliche Auswertungsoptionen gegenüberge-

stellt. Die Abbildung der allometrischen Beziehung dieser beiden Größen erfolgt in Anlehnung an BUGMANN (1994), KNAPE (1996), LOCKOW (1998) und SCHARF (2001). Die angeführten Autoren verwenden zur Beschreibung des genannten Zusammenhanges eine logarithmische (Gleichung 1) und eine quadratische Funktion 2. Grades (Gleichung 2).

$$\text{Höhe 1}(Bhd) = a + b \cdot \ln(Bhd) \quad \text{Gleichung 1}$$

$$\text{Höhe 2}(Bhd) = a + b \cdot (Bhd) - c \cdot (Bhd)^2 \quad \text{Gleichung 2}$$

### 2.3.4 Kronenparameter und Fruktifikation

Die Untersuchung bestehender allometrischer Beziehungen zwischen Kronenraum, Stammdimension und Fruktifikation bildet einen wesentlichen Teilaspekt der vorliegenden Arbeit. Nach BEGON et al. (1996) bezeichnet der Begriff Allometrie das „*Studium der mit Größenveränderungen einhergehenden Proportionsänderungen der Teile eines Organismus; entweder angewendet auf das Wachstum von Individuen (ontogenetisch) oder zum Vergleich unterschiedlich großer verwandter Organismen (phylogenetisch).*“

Mit dem Ziel, eine Einschätzung allometrischer Beziehungen und die Beurteilung der Einzelbaumvitalität ableiten zu können, wurden zusätzliche Messungen im Kronenraum der Sandbirken durchgeführt. Dies geschah im Rahmen einer entsprechend konzipierten Diplomarbeit (SCHWARZE 2006). Drei weitere Bestände des Tharandter Waldes wurden in die Untersuchungen einbezogen, die sich auf den Abteilungsflächen 341 (Fläche G), 320 (Fläche H) und 342 (Fläche I) der Standortsformengruppe WM2+ befanden und dem Bestandesgefüge der Hauptuntersuchungsflächen A bis F vergleichbar waren (siehe Flächen 3. Kategorie, Abbildung 8, S. 34).

Für die Beschreibung der horizontalen Kronenausdehnung gelangte der Kronenspiegel zur Anwendung. Entlang der acht Himmelsrichtungen (N, NO, O, SO, S, SW, W, NW) wurde unter Verwendung von Maßband und Kompass die richtungsspezifisch maximale Kronenausdehnung ermittelt. Eine Erweiterung der Kronenmessungen stellt die Ansprache der vertikalen Position dar, an welcher die maximale Ausdehnung der Krone in horizontaler Richtung festzustellen ist. Dieser Ansatz wurde gewählt, um die reale Kronenform exakter beschreiben zu können. Grundlegende Annahme ist die vertikale Kronenaufteilung in Licht- und Schattenkronenbereich ( $L_{Kr}$  und  $S_{Kr}$ ) mit baumspezifischer Ausdehnung beider Bereiche, je nach Konkurrenzsituation im Kronenraum. Der Punkt der maximalen, horizontalen Kronenausdehnung ( $r_{max}$ ) ist demnach nicht notwendigerweise identisch mit der halben Kronenlänge

(KRAMER 1988, PRETZSCH 2001). Eine Ableitung der vertikalen Kronenausdehnung ( $Kr_L$  = Kronenlänge in m) war anhand der Differenzbildung zwischen Baumhöhe und Kronenansatzhöhe möglich. Der Kronenansatz wird von PRETZSCH (2002) als „Ansatzhöhe des untersten grünen Primärastes“ beschrieben.

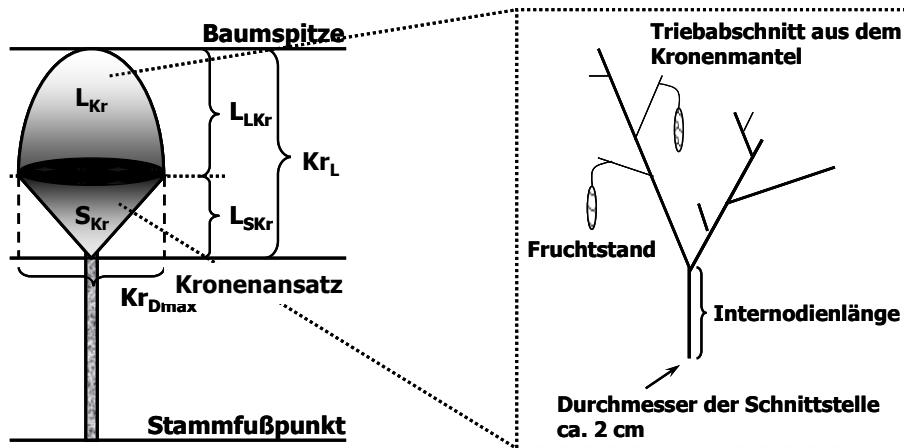


Abb. 9: Darstellung der erfassten Kronenparameter an den Mutterbäumen der Sand-Birke ( $L_{Kr}$  - Lichtkronenlänge,  $S_{Kr}$  - Schattenkronenlänge,  $Kr_{Dmax}$  - maximaler Kronendurchmesser,  $L_{LKr}$  - Länge der Lichtkrone,  $L_{SKr}$  - Länge der Schattenkrone,  $Kr_L$  - Kronenlänge) vom Terminaltrieb (Baumspitze = höchster Punkt der Krone) bis zum Kronenansatz. Die rechte Abbildung enthält einen Triebabschnitt, der entnommen wurde, um die segmentbezogenen Ansprachen zur Belaubung und zum Fruchtbehang durchzuführen.

Das eventuelle Auftreten von Wasserreißern, Klebästen und Zwieseln bleibt, bezogen auf die Kronenansatzhöhe, unberücksichtigt. Steiläste können jedoch durchaus zur Bestimmung des Kronenansatzes herangezogen werden (PRETZSCH 2002). Ein weiterer Parameter, der für eine genauere Beschreibung der räumlichen Kronenausbildung eine wesentliche Voraussetzung bildet, ist die Kronenmantelfläche ( $Kr_M$  in  $m^2$ ). Diese Größe setzt sich aus Gründen der Vereinfachung aus unterschiedlichen geometrischen Körpern zusammen (Abbildung 9). Den nachfolgenden Gleichungen 3a ( $L_{Kr}$  - Rotationsparaboloid) und b ( $S_{Kr}$  - Kegelspitz) sind die Funktionen der räumlich geometrischen Körper für die Berechnung der Mantelflächen von Licht- und Schattenkrone zu entnehmen.

$$L_{KrM} = \frac{3}{4} \cdot \pi \cdot a \cdot \left( \left( L_{LKr} + \left( \frac{a}{2} \right)^2 \right)^{\frac{3}{2}} - \left( \frac{a}{2} \right)^3 \right) \quad \text{Gleichung 3a}$$

$$S_{KrM} = \pi \cdot \sqrt{L_{SKr}^2 + r_{max}^2} \cdot r_{max} \quad \text{Gleichung 3b}$$

Das Modell der Schattenkrone ( $S_{Kr}$ ) wird durch einen Kegelspitz gebildet, eine Abwandlung, der von PRETZSCH (2001) präferierten Form des Kegelstumpfes. Die Größe  $L$  beschreibt die

vertikale Kronenausdehnung des jeweiligen Kronenabschnitts ( $L_{Kr}$ ,  $S_{Kr}$ ), während  $a$  für einen baumartenspezifischen Parameter steht. Mit  $r_{max}$  wird der Punkt einer maximalen horizontalen Kronenausdehnung (Kronenradius) beschrieben. Die bevorzugte Verwendung des Kegelspitzen resultiert aus den Ergebnissen von SCHWARZE (2006). Weitere detaillierte Angaben zu den Ergebnissen der Kronenmantelfläche und des Kronenvolumens können der genannten Arbeit entnommen werden. Sie sind nicht Gegenstand der nachfolgenden Betrachtungen. Als zusätzlicher Vitalitätsweiser wurden jeweils drei Sand-Birken der Flächen E und G gefällt und hinsichtlich ihrer Verzweigungsstruktur, Zweig-, Ast- und Blattmasse untersucht. Die Vollaufnahme der Verzweigungsstruktur ist an zwei Altbäumen durchgeführt worden, während die Angaben zur Trockenmasse von Zweigen und Blättern einer Stichprobe entstammen.

In Anlehnung an das Modell BRANCH von CANCINO (2003) zur Berechnung allometrischer Beziehungen im Kronenraum wurden über eine Zufallsauswahl zehn zusätzliche Triebabschnitte für die Ermittlung der genannten Größen entnommen. Als Abgrenzung zur Entnahme eines Triebabschnitts wurde ein Wert von 2 cm Durchmesser zwischen zwei Verzweigungsknoten festgelegt (siehe Abbildung 9). Damit ergibt sich eine vielfache Verzweigung innerhalb des Triebabschnitts bis zur jeweiligen Endknospe. Der methodische Ansatz von CANCINO (2003) folgt der auf Stichproben basierenden Entnahme von Kronenmaterial (Zweig- oder Blattmasse, Früchte oder Fruchtstände) entlang der Verzweigungsstrukturen. Die Auswahl der so genannten Pfade, die sich in Anlehnung an die Verzweigungsstrukturen ergeben, basiert u. a. auf der Methode des klassischen „*Randomized Branch Sampling*“ (RBS) (GOVE et al. 2002, CANCINO & SABOROWSKI 2005). Dieses Verfahren bietet die Möglichkeit, eine zuvor definierte Zielgröße (z. B. Fruchtbehang oder Blattmasse) anhand einer Auswahlwahrscheinlichkeit zu schätzen, die proportional zu einer festgelegten Hilfsgröße (z. B. Durchmesser des Triebabschnitts bzw. Segments) bestimmt wird. Grundlage dieser Zusammenhänge sind erneut allometrische Beziehungen zwischen den einzelnen Baum- und Kronenbestandteilen. Neben dem klassischen RBS-Verfahren, das im Sinne von Wahrscheinlichkeitsberechnungen ein „Ziehen mit Zurücklegen“ (ZmZ) favorisiert, bietet die Benutzeroberfläche des Programms BRANCH, in Anlehnung an SABOROWSKI & GAFFREY (1999a und 1999b) erweiterte Möglichkeiten für Stichprobenentnahme. Diese beruhen u. a. auf mehrstufigen Verfahren mit entsprechenden Untereinheiten der Pfadauswahl (Primär-, Sekundär- und Tertiäreinheiten) und der Option zum „Ziehen ohne Zurücklegen“ (ZoZ) sowie kombinierten Verfahren. Die stichprobenbasierte Entnahme und Schätzung des Fruchtbehangs im Rahmen der hier vorliegenden Arbeit und der Diplomarbeit von SCHWARZE (2006)



gehen jedoch ausschließlich auf das klassische RBS-Verfahren und eine ergänzende Vollbaumbeprobung zurück. Als Hilfsgröße für die Modellierung wurde die allometrische Beziehung zwischen Segment- bzw. Triebabschnittsdurchmesser und den Zielgrößen Fruchtbehang, Blattmasse und männlichen Blütenständen gewählt. Alle weiteren Restriktionen bzw. Vor- und Nachteile, die sich aus der praktischen Handhabung des Programms BRANCH ableiten lassen, sind in der Dissertation von CANCINO (2003) und der Diplomarbeit von SCHWARZE (2006) ausführlich beschrieben.

Hinsichtlich der beiden Aufnahmemethoden Vollbaum und Stichprobe ergibt sich folgende Feststellung: Während die Vollaufnahme an jenem Triebabschnitt mit der Erfassung der Fruchtstände endet, der einen Mittendurchmesser von 2 cm unterschreitet, beginnt die Entnahme der Stichprobenabschnitte an dieser Grenze mit der Untersuchung von Blättern, Fruchtständen und männlichen Blütenständen.



Abb. 10: Männliche (unten) und weibliche (oben) Blütenstände der Sand-Birke (Foto: WEHNERT 2004).

Hinsichtlich der Verzweigungsstruktur von *B. pendula* ist nach ROLOFF (2001) eine Einordnung in das Architekturmodell von SCARRONE möglich, welches der Autor wie folgt charakterisiert: „[...] alle Triebe  $\pm$  senkrecht orientiert, Blütenstände endständig“. Somit ist davon auszugehen, dass mit der Entnahme von Triebenden im Herbst 2005 der tatsächliche Fruchtbehang ebenso beschrieben werden kann, wie das Fruktifikationspotenzial anhand der männlichen Blütenstände. Das jahresspezifische Triebängenwachstum der Abschnitte blieb unberücksichtigt, da es aufgrund des freien Wachstums der Birke erfahrungsgemäß insbesondere an Altbäumen schwer anzusprechen ist (ROLOFF 2001, HUTH 2002).

Unmittelbar an die Zählung aller Internodien eines Triebabschnitts und das Ablösen der Blätter schloss sich die Ermittlung der Trockenmassen dieser Bestandteile an. Bei einer Temperatur von 105°C sind die genannten Bestandteile bis zum Erreichen der Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend mit einer Waage des Typs *Satorius Basic* (Satorius AG; BA 4100S-0D2) gewogen worden (BASSLER 1997). Außerdem wurden Fruchtstände und Ansätze männlicher Blütenstände quantifiziert.

### 2.3.5 Quantitative Diasporenerfassung

Im weiteren Verlauf der Arbeit wird der Begriff Diaspore für die Bezeichnung der Birkensamen verwendet. In Anlehnung an BONN & POSCHLOD (1998) stammt die Bezeichnung Diaspore aus dem deutschsprachigen Raum und umschreibt die „*Ausbreitungseinheiten von Pflanzen*“. Diasporen der Sand-Birke verfügen über eine einsamige Nussfrucht, die mit zwei pergamentartigen Flügeln verbunden ist. Der Begriff Ausbreitung hingegen bezieht sich auf die Fortbewegung der Ausbreitungseinheiten, ausgehend von der Quelle Samenbaum (MACDONALD & SMITH 1990). Birkendiasporen werden primär anemochor, d. h. über den Transportvektor Luft bzw. Wind verbreitet. Sekundäre Verbreitung nach Ablagerung auf Schnee ist ebenfalls möglich, nimmt hinsichtlich der Besiedlungsstrategien jedoch eine geringere Bedeutung ein (MATLACK 1989). Eine Vielzahl an Fallenkonstruktionen zur Erfassung der Diasporenausbreitung ist bekannt, jedoch nicht in jedem Fall mit der notwendigen Stabilität, Dauerhaftigkeit und Elastizität bei Schneelagen ausgestattet (SARVAS 1952, KARLSSON 2001, KERR et al. 2008). Deshalb ist an dieser Stelle eine kurze Beschreibung der Fallenkonstruktion und die Erläuterung der praktischen Anwendungsvorteile zu geben. Konstruiert wurde die, in Abbildung 6 (siehe S. 32) dargestellte Falle von ZEIBIG (2002) für die Erfassung von Samen, Diasporen und Laub. Der Fallenständer besteht aus einem spitz zulaufenden Aluminiumstab mit einer Länge von 1,50 m und einem Durchmesser von 1,6 cm. Am oberen Ende des Stabes kann mittels Gewinde der Fallenring befestigt werden. Für das Auffangen der Diasporen wird ein trichterförmig zusammengesetztes Nylon-Gewebe auf den Ring gezogen. Entscheidend für die späteren Berechnungen der Diasporendichte pro Flächeneinheit ist der Ringdurchmesser von 0,5 m. Als besonders vorteilhaft haben sich die einfache Montage, das geringe Transportgewicht und die schnelle Gewebetrocknung erwiesen. Zur Gewährleistung der Standfestigkeit ist eine Einbohrtiefe des Fallenständers von mindestens 40 cm notwendig. Unmittelbar nach der Fallenleerung schloss sich die Auszählung der Diasporen an, die aus einem Gemisch aus Fichtennadeln, Birkenblättern und sonstigem Kronenmaterial entfernt werden mussten. Diese vergleichsweise aufwändige Arbeit sollte in einem zeitnahen Bereich durchgeführt werden. Längere Lagerungsperioden sollten verhindert werden, da sich dies negativ auf die Keimfähigkeit auswirkt.

#### 2.3.5.1 Zeitliche und räumliche Parameter

Hinsichtlich des zeitlichen Rahmens der Versuchsdurchführung ist anzumerken, dass die Untersuchungen auf Fläche D und F bereits im Jahr 2003 bis 2004 stattfanden. Die Erfassung

der Diasporenausbreitung auf Fläche E erfolgte im Zeitraum 2004 bis 2005. Ergänzend dazu wurde das Anlegen der Aufnahmeplots (siehe S. 32) auf den Flächen A, B und C im Jahr 2004 mit dem zeitgleichen Aufstellen der Diasporenfallen verknüpft, die bis in das Frühjahr 2006 auf diesen Flächen verblieben. Tabelle 3 gibt einen Gesamtüberblick aller Aufnahmeflächen mit einer zeitlichen Zuordnung der Diasporenerfassung.

Tab. 3: Flächenspezifische Übersicht der Untersuchungszeiträume zur Erfassung der Diasporenausbreitung in den Jahren 2003 bis 2005.

Jahr	Fläche	Jan	Feb	März	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez
2003	D								☉	☉	☉	☉	☉
	F								☉	☉	☉	☉	☉
2004	A								☉	☉	☉	☉	☉
	B								☉	☉	☉	☉	☉
	C								☉	☉	☉	☉	☉
	D	☉											
	E							☉	☉	☉	☉	☉	☉
	F	☉											
2005	A	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉
	B	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉
	C	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉	☉
	E	☉	☉	☉	☉	☉	☉						

Mit dem Wechsel der Aufnahmeflächen ergibt sich die Möglichkeit, unterschiedliche Datensätze in die Modellierung der Ausbreitungsmechanismen einzubeziehen. Gleichzeitig soll die Wiederholung einzelner Aufnahmen die Aussagefähigkeit hinsichtlich der zeitlichen Dynamik bzw. die Prüfung unterschiedlich intensiver Fruktifikationszeiträume, in Abhängigkeit von den jahresspezifischen Umweltbedingungen, garantieren. Hinsichtlich der räumlichen Ausbreitung ist zwischen der Erfassung von Ausbreitungsdistanzen und der flächigen Aussagefähigkeit zu unterscheiden. Im Abschnitt 2.2.1 (S. 31) sind die grundlegenden Festlegungen zum Fallenaufbau bereits geschildert worden. Flächenspezifische Anpassungen der Fallenaufstellung waren aus den genannten Gründen notwendig. Für die Berechnung und räumliche Modellierung der Diasporenausbreitung werden die Angaben auf eine Einheit von 1 m<sup>2</sup> bezogen.

### 2.3.5.2 Modellierung mit WALDSTAT

Modelle zur Diasporenausbreitung verfolgen unterschiedliche Zielsetzungen, die von der Beschreibung des Flugverhaltens einzelner Diasporen (DENISOW 1973, MURRAY 1986) über die Ermittlung maximaler Ausbreitungsdistanzen (CAINE et al. 2000, TRAKHTENBROT et al. 2005) bis zur räumlichen Darstellung von Ausbreitungsdichten um einen oder mehrere Mutterbäume reichen (DALLING et al. 2002, GREENE et al. 2004). Das Programm WALDSTAT, entwickelt in einer Forschungs Kooperation zwischen dem Institut für Stochastik an der TUBA Freiberg und dem Lehrstuhl für Waldbau in Tharandt, folgt dem letztgenannten Ansatz

(NÄTHER & WÄLDER 2003). Im Rahmen dieser Arbeit soll auf das Submodell WALDSTAT, das zur Modellierung der räumlichen Diasporenausbreitung in der besagten Arbeitsgruppe entwickelt wurde, eingegangen werden. Weitere Modellkomponenten, die gegenwärtig bearbeitet werden und sich u. a. mit der Verteilung von Feinwurzeln, Interaktionsmechanismen und Fragen des Wasserhaushalts beschäftigen, bleiben unberücksichtigt (ZEIBIG 2001-2004, FRISCHBIER 2004-2007, Finanzierung der Forschungsprojekte durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft). Der Modellansatz basiert auf stochastischen Prozessen, die u. a. Grundlage der Punkt-Prozess-Theorie von STOYAN & STOYAN (1994) sind und in Form von Cluster-Punkt-Prozessen für eine Anwendung auf Ausbreitungsmechanismen angepaßt wurden (STOYAN & WAGNER 2001). WAGNER et al. (2004) definieren einen Cluster-Punkt-Prozess wie folgt: „A cluster point process is a special stochastic process with a finite number of points scattered around a centre“ (siehe Abbildung 11b). Neben ersten Anwendungsbeispielen liefern WAGNER et al. (2004) eine detaillierte und gut nachvollziehbare Beschreibung der mathematischen Hintergründe. Daher sind die nachfolgenden Ausführungen auf die wesentlichen mathematischen Formulierungen reduziert.

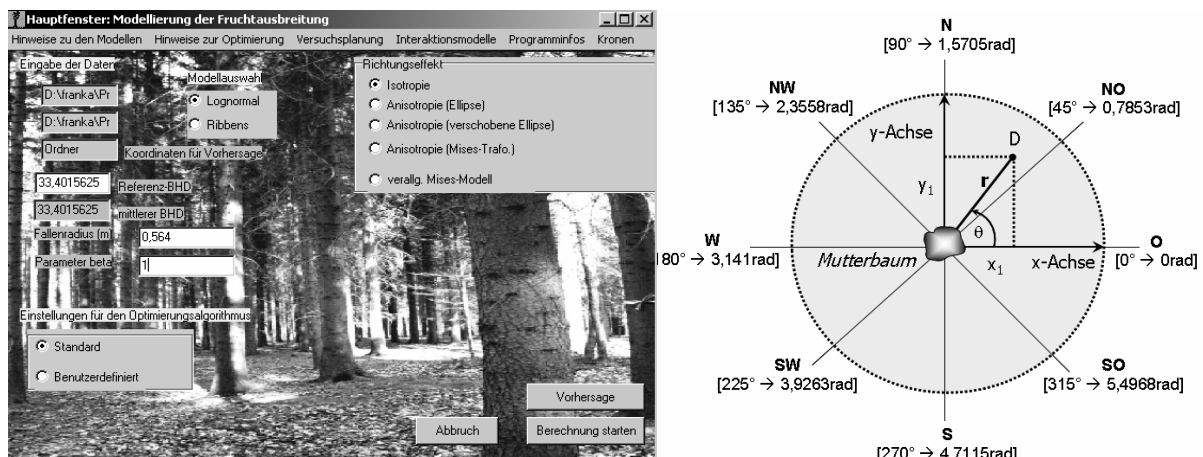


Abb. 11: a) Darstellung der Benutzeroberfläche im Programm WALDSTAT und b) mathematische Betrachtung (zirkulare Statistik) im zweidimensionalen Raum, ausgehend von der Position eines Samenbaumes und der davon abhängigen Ablagerungsposition einer Diaspore  $D$  (Ausbreitungsdistanz  $r$  und Ausbreitungsrichtung definiert durch  $\theta = \phi h$ ).

Die grundlegenden Komponenten im Modell WALDSTAT sind der zirkularen Statistik entlehnt (Isotropie und Anisotropie). Diese werden mit unterschiedlichen Ansätzen häufig verwendeter Wahrscheinlichkeitsfunktionen kombiniert, sodass Wahrscheinlichkeits-Dichte-Funktionen als zentrale Betrachtungsebene gelten. Notwendige Datengrundlagen zur Arbeit mit dem Programm bilden die Positionsangaben der Samenbäume und der Diasporenfällen in Form kartesischer Koordinaten. Darüber hinaus gehen die Angaben zu den Brusthöhendurch-

messern (BHD) der Samenbäume ebenso wie der Bezug zur Fangfläche der Diasporenfallen in die Berechnungen ein.

### Beschreibung der Modellansätze

Der Nutzer des Programms WALDSTAT erhält die Möglichkeit zwischen den Wahrscheinlichkeitsfunktionen LOG-NORMAL und RIBBENS zu wählen. Auf dem Gebiet der Modellierung von Ausbreitungsmechanismen wurden diese beiden Modellansätze sehr häufig erprobt und für vielfältigste Fragestellung verwendet (RIBBENS et al. 1994, NATHAN & MULLER-LANDAU 2000, CALOGEROPOULOS et al. 2003, VAN ULFT 2004). Die Log-Normalverteilung (= logarithmische Normalverteilung, Gleichung 4, n. BEICHELT & MONTGOMERY 2003) ist durch die Parameter  $\mu$  (*My*) und  $\sigma$  (*Sigma*) eindeutig definiert. Erwartungswert und Varianz (Gleichungen 5 und 6) der betrachteten Zufallsgröße beschreiben die Verteilungsfunktion innerhalb der Definitionsbereiche  $\{-\infty < \mu < \infty\}$  und  $\{\sigma > 0\}$ .

$$P_{\text{Log-Normal}}(r) = \frac{e^{\left[ \frac{(\ln(r)-\mu)^2}{2\sigma^2} \cdot (-1) \right]}}{2\pi \cdot r^2 \cdot \sqrt{2\pi \cdot \sigma^2}} \quad \text{Gleichung 4}$$

Der Wert  $r$  definiert die Distanz zwischen dem Einzelpunkt der Zufallsfunktion und dem Samenbaum (siehe Abbildung 11b). In der Anwendung zur Diasporenausbreitung beschreibt  $r$  die Zufallsdistanz der einzelnen Diaspore vom Zentralpunkt (Samenbaum).

$$\text{Erwartungswert} = e^{\frac{\mu + \sigma^2}{2}} \quad \text{Gleichung 5}$$

$$\text{Varianz} = e^{2\mu + \sigma^2} \cdot (e^{\sigma^2} - 1) \quad \text{Gleichung 6}$$

Für die Umformung der Log-Normalfunktion in eine Wahrscheinlichkeits-Dichte-Funktion  $d(r)$  zur Beschreibung der räumlichen Diasporenausbreitung, ausgehend vom jeweiligen Samenbaum, finden Positionsdaten und Baumparametern zusätzliche Berücksichtigung. Gleichung 7a definiert die oben verwendete Distanz  $r$  zwischen Samenbaum und dem definierten Punkt (x, y) der abgelagerten Diasporen (Abbildung 11b). Als zusätzlicher Term in der Log-Normal-Dichteverteilung  $d(r)$  wird das Verhältnis zwischen dem Brusthöhendurchmesser des jeweiligen Samenbaumes zum definierten BHD eines Referenzbaumes eingefügt. Dieser ist für die nachfolgenden Berechnungen mit dem jeweils mittleren BHD der potentiellen Samenbäume einer Untersuchungsfläche gleichzusetzen (Gleichung 7b).

Der Parameter  $\beta$  definiert als Exponent die allometrische Beziehung zwischen BHD und der Samenproduktion eines einzelnen Samenbaumes. Die verwendeten Werte für den BHD des jeweiligen Samenbaumes und den Referenz-BHD ( $BHD_{ref}$ ) sind in den nachfolgenden Berechnungen identisch. Weiterhin gibt  $N$  an, wie viele Diasporen auf den jeweils betrachteten Punkt entfallen.

$$r_{x,y} = \sqrt{x^2 + y^2} \quad \text{Gleichung 7a}$$

$$d(r)_{x,y} = \frac{e^{\left[ \frac{(\ln(r_{x,y}) - \mu)^2}{2 \cdot \sigma^2} \right] \cdot (-1)} \cdot N \cdot \left( \frac{BHD}{BHD_{ref}} \right)^\beta}{2\pi \cdot (r_{x,y})^2 \cdot \sqrt{2\pi} \cdot \sigma^2} \quad \text{Gleichung 7b}$$

### Richtungseffekte (Isotropie & Anisotropie)

Hinsichtlich der Zirkularität können zwei wesentliche Grundannahmen formuliert werden. So besteht die Möglichkeit einer isotropen Verteilung der Diasporen um den Samenbaum, d. h. es liegen keine Richtungseffekte vor (Abbildung 12a). BATSCHULET (1981) nennt eine Verteilung isotrop, wenn „[...] all directions in a plane are chosen with equal chance, that is, if no sector is preferred to any other sector, [...]“. Bezogen auf die Diasporenverteilung bedeutet diese Annahme, dass in jeder beliebigen Richtung identische Wahrscheinlichkeiten für eine entfernungsabhängige Ausbreitung vorliegen. Isotrope Verteilungen gelten somit auf dem Gebiet der zirkularen Statistik als einziger Modellansatz einer zufällig gewählten Stichprobe definierter Größe, deren Winkel von der mittleren Vektorlänge stochastisch unabhängig ist (BINGHAM 1978). Eine Berücksichtigung anemochor gesteuerter (windgesteuert) Ausbreitungsmechanismen erfolgt in erster Linie mithilfe anisotroper Modellansätze. Hier werden Richtungseffekte, verursacht durch Windeinfluss unterschiedlicher Intensität und Richtung, explizit einbezogen.

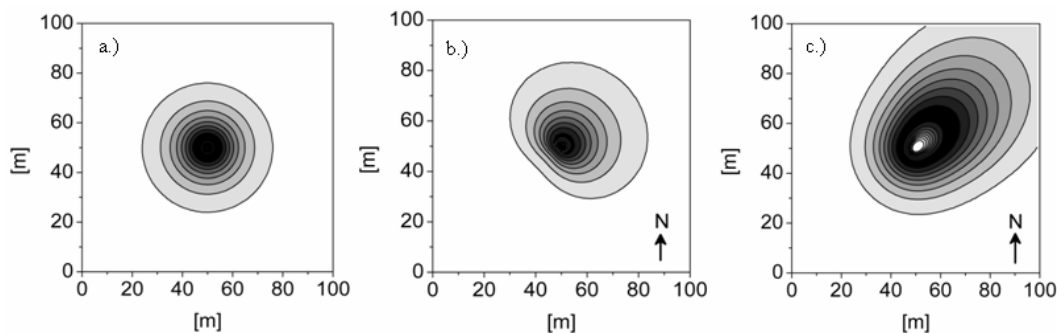


Abb. 12: Beispielhafte Darstellung a) isotroper und b - c) anisotroper Verteilungen. (Der weiße Bereich im Zentrum der räumlichen Verteilung (c) bezeichnet den Baumstandpunkt.)

Aus den Abbildungen 12b und 12c geht hervor, dass für eine Darstellung von Richtungseffekten zusätzliche Parameter in die Verteilungsfunktion integriert werden müssen. WALDSTAT arbeitet mit verschiedenen Ansätzen zur Darstellung anisotroper Verteilungen. Unmittelbar über die Benutzeroberfläche (Abbildung 11a, S. 44) kann unter anderem die so genannte von Mises-Verteilung gewählt werden (MARDIA & JUPP 2000). BATSCHELET (1981) beschreibt die von Mises-Funktion als unimodale Verteilungsfunktion, geeignet für zirkulare Fragestellungen. Der Winkel  $\varphi$  charakterisiert den Bereich zwischen dem Ablagerungspunkt der Diaspore (Standpunkt der Diasporenfalle) und dem nächsten Samenbaum (Gleichung 8).

$$f(\varphi) = e^{(k \cos(\varphi_{x,y} - u) + v \sin(\varphi_{x,y} - u))} \quad \text{Gleichung 8}$$

Parameter  $k$  gibt Auskunft über die Konzentration der Verteilung, d. h. in welcher Intensität konzentrieren sich die Diasporen in einer bestimmten Richtung, ausgehend vom Mutterbaum. Wenn  $k$  den Wert 0 annimmt, dann ist die Verteilung isotrop. Außerdem beschreiben die Größen  $u$  und  $v$  im Gleichungssystem ebenfalls Richtungsangaben, die jedoch in Form von Winkeln definiert sind. Sowohl die Vorzeichen von  $k$  und  $v$  als auch die Größenverhältnisse der Parameter zueinander steuern den Anstieg der Verteilungskurve. Die Integration der von Mises-Funktion in das Log-Normal-Modell durch die Umformung in das kartesische System ist in Gleichung 9 dargestellt.

$$r'_{x,y} = r_{x,y} e^{(k \cos(\varphi_{x,y} - u) + v \sin(\varphi_{x,y} - u))} \quad \text{Gleichung 9}$$

Das Ergebnis  $r'$  der sog. Abstandstransformation fließt unmittelbar für den Wert  $r$  in die Gleichung 7b ein. Für die Berechnung mittlerer Ausbreitungsdistanzen (*“Mean Dispersal Distance“* - MDD) ist eine Differenzierung in isotrope und anisotrope Verteilungen notwendig. Die nachfolgenden Gleichungssysteme zeigen jene Berechnungsansätze für MDD-Werte, die in das Programm WALDSTAT einfließen.

$$MDD_{iso} = e^{\mu + \frac{\sigma^2}{2}} \quad \text{Gleichung 10}$$

$$MDD_{aniso} = \frac{e^{\mu + \frac{\sigma^2}{2}}}{2\pi} \int_0^{2\pi} \frac{1}{e^{k \cos(\varphi_{x,y} - u) + v \sin(\varphi_{x,y} - u)}} d\alpha \quad \text{Gleichung 11}$$

Während der isotrope Fall mit einer Exponentialfunktion darstellbar ist, deren Exponenten durch die Parameter  $\mu$  und  $\sigma$  gebildet werden (siehe Gleichung 10), verfügt der anisotrope Fall

(siehe Gleichung 11) über zusätzliche Angaben zur Ausbreitungsrichtung wie sie durch die von Mises-Funktion beschrieben wird.

Angaben zu mittleren Ausbreitungsdistanzen ermöglichen den Vergleich eigener Ergebnisse der Verteilungsfunktionen ebenso wie die Beurteilung hinsichtlich ihrer Plausibilität im Sinne einer Bewertung ökologischer Zusammenhänge (CLARK et al. 1999). Die Berechnung sog. LDD-Werte (“*Long-Distance Dispersal*“; TRAKHTENBROT et al. 2005) folgt dem Ansatz maximal möglicher Ausbreitungsdistanzen, um die Modelle auch in dieser Hinsicht interpretieren zu können (siehe Gleichung 12). Die entsprechende Funktion setzt sich aus dem Quotienten der Integrale der Log-Normalverteilung zusammen. Das Integral im Nenner läuft gegen einen theoretischen Wert von 5000 m. Dieser hohe Wert wurde nach vorhergehender Literaturrecherche in der Annahme gewählt, dass im Normalfall eine Diaspore von *B. pendula* derartig hohe Distanzen nicht erreicht ( $dist < 5000$  m). Im Zähler ist hingegen die Einstellung eines konkreten Distanzwertes ( $dist$ ) möglich, der mithilfe dieser mathematischen Konstellation zur Berechnung der relativen Ausbreitungsmenge an Diasporen führt. Für diesen Zusammenhang wurde ein maximaler Zielwert von 95 % aller abgelagerten Diasporen festgelegt.

$$LDD = \frac{\int_0^{dist} \frac{m \cdot e^{\left[ \frac{(\ln(r_{x,y}) - \mu)^2}{2 \cdot \sigma^2} \right] (-1)}}{2 \cdot \pi \cdot (r_{x,y})^2 \cdot \sqrt{2 \cdot \pi \cdot \sigma^2}} dr_{x,y}}{\int_0^{5000} \frac{m \cdot e^{\left[ \frac{(\ln(r_{x,y}) - \mu)^2}{2 \cdot \sigma^2} \right] (-1)}}{2 \cdot \pi \cdot (r_{x,y})^2 \cdot \sqrt{2 \cdot \pi \cdot \sigma^2}} dr_{x,y}}$$

Gleichung 12

### Strafterme (AIC & BIC)

Die so genannte Strafterme oder Informationsmaße (“*information criteria*“ - IC) werden im Rahmen der Maximum-Likelihood-Schätzung  $L$  (siehe Gleichung 13) genutzt, um Aussagen zur Modellplausibilität ableiten zu können und nach dem optimalen Modell zu suchen (SACHS & HEDDERICH 2006). Die Likelihood-Funktion  $[P(\text{Daten} \mid \text{Modell})]$  liefert nach KUHA (2004) die Wahrscheinlichkeit der beobachteten Daten für alle Werte der Parameter und ist für den diskreten Fall wie folgt definiert (BEICHELT & MONTGOMERY 2003):

$$L(\theta) = p(x_1; \theta) \cdot p(x_2; \theta) \cdots p(x_n; \theta) = \prod_{i=1}^n p(x_i; \theta)$$

Gleichung 13

*Theta* ( $\theta$ ) ist in diesem Zusammenhang der zu schätzende Parameter der Verteilung von  $X$  und  $p(x)$  steht für die Einzelwahrscheinlichkeiten aller  $x$  von  $\theta$ . Insgesamt beruht die Maximum-



Likelihood-Methode auf der Annahme, die unter den gegebenen Umständen wahrscheinlichste Stichprobe ausgewählt zu haben (QUINN & KEOUGH 2002, BEICHELT & MONTGOMERY 2003). Gegenwärtig existieren unterschiedliche Informationsmaße, die in Abhängigkeit vom theoretischen Ausgangspunkt verwendet werden (KUHA 2004). Der vorliegende Modellansatz im Programm WALDSTAT verwendet zum einen das “Akaike information criterion“ (AIC; Gleichung 14), das 1974 erstmals in dieser Form von AKAIKE beschrieben wurde, zum anderen das “Bayesian information criterion“ (BIC oder auch SIC - “Schwarz’s information criterion“; Gleichung 15) nach SCHWARZ (1978). Diese beiden Informationsmaße sind folgendermaßen definiert:

$$AIC = -2 \cdot \log L + 2 \cdot M \quad \text{Gleichung 14}$$

$$BIC = -2 \cdot \log L + \log(N) \cdot M \quad \text{Gleichung 15}$$

Informationsmaße beruhen im Wesentlichen auf der Anzahl der zu schätzenden Parameter  $M$  und einer „Bestrafung“, wenn zu viele Einflussgrößen in einem Modell enthalten sind.  $L$  bezeichnet die Summe der Loglikelihood-Funktion (siehe Gleichung 13) und  $M$  erneut die Anzahl der Modellparameter. Angesichts der Definition von  $BIC$  über  $\log(N)$  erfolgt hier eine stärkere „Bestrafung“ der Modellkomplexität als bei  $AIC$ . Im Falle der vorliegenden Arbeit werden die Strafterme für eine Einschätzung der Anpassung isotroper (Anzahl der Parameter 3:  $\beta, \mu, \sigma$ ) und anisotroper Modelle (Anzahl der Parameter 6:  $\beta, \mu, \sigma, u, v, k$ ) genutzt. Nach SACHS & HEDDERICH (2006) erhöhen wenige Parameter das Risiko, wichtige Effekte oder Zusammenhänge zu übergehen (“*underfit*“). Zu viele Parameter können hingegen Pseudoeffekte oder Artefakte initiieren (“*overfit*“). Insgesamt besteht nach den genannten Autoren daher die Zielsetzung, eine Modellbeschreibung zu finden, die mit möglichst wenigen Parametern eine adäquate Modellvorhersage zu einem bestimmten Sachverhalt liefert. Für beide Strafterme gilt: Je kleiner ihre Werte, umso besser das Modell.

### 2.3.6 Qualitative Diasporenerfassung

Es hat sich gezeigt, dass quantitative Aussagen zur Diasporenbildung und Freisetzung stark mit qualitativen Aspekten verbunden sind. Diese sind entscheidend für die Keimfähigkeit und die Wahrscheinlichkeit der Verjüngungsetablierung. Das Auszählen der Diasporen wurde deshalb mit der visuellen Einschätzung äußerlich erkennbarer Beschädigungen an den Nüsschen der Diasporen kombiniert.

Anhand vorhergehender Literaturrecherchen (KRÜSSMANN 1949, ROHMEDER 1972) konnte der Genauigkeitsanspruch für die Gewichtsermittlung einzelner Diasporen abgeleitet werden. Die

bisher bekannten Werte für das 1000-Korn-Masse der Baumart Birke liegen in einem Bereich von 0,1 g bis 0,5 g. In Anbetracht des zu ermittelnden Gewichts einzelner Diasporen, musste die Messgenauigkeit der Waage mindestens 0,1 mg betragen. Das ausgewählte Messgerät (Sartorius M2P) garantiert eine Genauigkeit von 1/1000 mg, bei einer Standardabweichung von  $\pm 0,001$  mg. Die Diasporen wurden in ein Schiffchen gefüllt und anschließend unter Luftabschluss gewogen. Auf diese Weise konnten die Diasporengewichte für jede Fallenposition der Flächen D und F der Monate August 2002 bis Januar 2003 ermittelt werden. Das Umfüllen der Diasporen aus dem Lagerungsgefäß in das Analyseschiffchen erfolgte unter Verwendung einer Pinzette und eines feinhaarigen Pinsels. Um Temperaturschwankungen und Austrocknungserscheinungen einzugrenzen, wurde die Gewichtsermittlung immer unmittelbar vor der Keimprobe durchgeführt.

### Beschädigungen & Befall der Diasporen

Die visuelle Einschätzung äußerlich erkennbarer Schadmerkmale unterschiedlicher Ursache wurde parallel zur quantitativen Erfassung der Diasporen auf den Flächen A, B, C und E durchgeführt. Eine zusätzliche Differenzierung und Ursachenanalyse war nicht vorrangiges Ziel dieser Erhebungen. Vielmehr sollte ermittelt werden, wie groß jener Anteil an Diasporen ist, welcher, unabhängig von der inneren physiologischen Beschaffenheit des Samens, dem vorhandenen Keimbett oder den mikroklimatischen Bedingungen bereits in diesem Stadium nicht mehr als potenziell keimfähiges Material angesehen werden konnte.

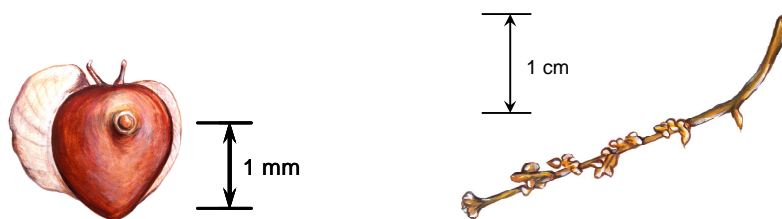


Abb. 13: a) Darstellung einer Diaspore, die durch die Birkensamengallmücke (*Oligotrophus betulae*) beschädigt wurde und b) Reste einer befallenen Spindel (Zeichnungen: HUTH 2009).

Als äußerlich beschädigt galten Samen, deren Nüsschen durch die orangeroten Larven der Birkensamengallmücke (*Oligotrophus betulae*, n. BRAUNS 1976; *Semudobia betulae* Winn., n. SCHWERDTFEGER 1981; *Cecidomyia betulae*, LEDER 1992) aufgeschwollen waren. GÄBLER (1954) beschreibt als weitere, deutlich erkennbare Befallsmerkmale des Sameninneren einen hellen, kreisförmigen Hof auf dem Nüsschen (Abbildung 13a). Darüber hinaus wurde jegliche sonstige Beschädigung vermerkt und ausgesondert. Gleiches gilt für Nüsschen, die bei der Gegenlichtprobe eindeutig als Hohlkörner eingestuft werden konnten oder bereits eine schwärzliche Verfärbung an der Samenschale durch Pilzbefall erkennen ließen.

## 2.4 Keimung und Keimlingsstadium

Die Beschreibung des Keimlingsstadiums folgt einem mehrgliedrigen Ansatz, der einerseits die Quantifizierung der Keimung unter kontrollierten Bedingungen umfasst, andererseits die erfolgreiche Keimung und Keimlingsentwicklung unter Freilandbedingungen beschreibt. Nach Aussagen von LYR et al. (1967) lässt sich der Prozess der Keimung in folgende Keimphasen einteilen: „1. Quellungsphase, 2. Stimulationsphase, 3. Wachstums- und Differenzierungsphase“. MOHR & SCHOPFER (1992) unterscheiden hingegen lediglich die Quellungs- und die Wachstumsphase. Insgesamt lässt sich aus den pflanzenphysiologischen Klassifikationen für die eigenen Untersuchungen ableiten, dass der Begriff Keimung im eigentlichen Sinne als Beschreibung eines Prozesses („Keimungsverlauf“) anzusehen ist, der in Anlehnung an AHOLA & LEINONEN (1999) sowie NYGREN (2003) als erfolgreich gewertet wurde, wenn die Radikula (Keimwurzel) mindestens 2 mm aus der Testa (Samenschale) ragt. Dies ist der Fall, wenn die Dritte der genannten Keimphasen erreicht wird (BEVINGTON 1986, BEWLEY & BLACK 1994, VANHATALO et al. 1996, AHOLA & LEINONEN 1999). Die eigenen Beobachtungen setzen in der dritten Phase ein und reichen bis zum Abschluss des Entwicklungsprozesses innerhalb der Keimungsphase und damit dem gleichzeitigen Abschluss der Wachstums- und Differenzierungsphase. LYR et al. (1967) definieren den Übergang vom Keimlings- zum Sämlingsstadium anhand „*der Vergrößerung assimilationsfähigen Gewebes*“. Folge dieser Entwicklung ist schließlich die endgültige Umstellung von der heterotrophen auf die autotrophe Ernährung (SCHÜTT et al. 1992). *B. pendula* gilt als Vertreter der epigäischen Keimung, deren Verlauf durch ein Herausheben des Hypokotyls gekennzeichnet ist (NULTSCH 1996). Die schnelle Bildung der Keimblätter, deren elliptischer Habitus sich von den Primärblättern unterscheidet, ist ein notwendiger Bestandteil dieses Entwicklungsstadiums. Notwendig deshalb, weil Birkensamen keine Reservestoffe besitzen, die ein längerfristiges Überleben sichern (FENNER 1985). In den nachfolgenden Abschnitten wird das methodische Vorgehen zur Erfassung der Keimung und des Keimlingsstadiums erläutert.

### 2.4.1 Keimproben unter Laborbedingungen

Ziel der Laboruntersuchungen war die Quantifizierung der Keimprozent für die Diasporen, die in den Diasporenfallen enthalten waren. Mithilfe von Keimtests sollten die Qualität dieser Diasporen und die Abhängigkeit zwischen Ausbreitungszeitpunkt und dem erreichbaren Keimprozent geprüft werden. In einem Zeitraum von etwa 14 Tagen nach der Entnahme der Diasporen aus den Fallen wurden die Keimproben angesetzt. Dabei war es notwendig, die Lagerungsbedingungen innerhalb dieses Zeitraumes konstant zu halten. Zur Auswahl ge-

langten ausschließlich Diasporen, die nach ihrem äußeren Erscheinungsbild keine Beschädigungen aufwiesen. Somit beruht jede Diasporenprobe der unterschiedlichen Untersuchungsflächen auf einer Zufallsauswahl von 3 x 100 Diasporen, um Keimproben unter kontrollierten Laborbedingungen durchführen zu können (NYGREN 2003). Die zur Verfügung stehenden Keimapparate des Typs “*Seed Germinating Kit*“ [VIT-LAB] setzen sich aus den in Abbildung 14 dargestellten Bestandteilen zusammen (KRÜSSMANN 1997).

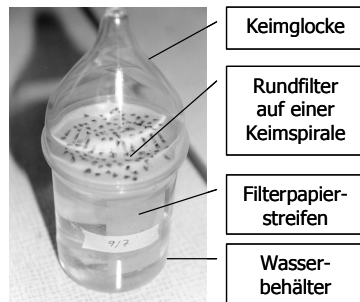


Abb. 14: Aufbau des Keimapparates vom Typ “*Seed Germinating Kit*“ [VIT-LAB].

Auf einem angefeuchteten Rundfilterpapier mit einem Durchmesser von 7,5 cm wurden jeweils 100 Diasporen aufgebracht. Der untere Gefäßteil (Wasserbehälter) enthält das Wasser für eine kontinuierliche Feuchtigkeitzufuhr und einen weiteren Filterpapierstreifen, der auf einer Keimspirale angebracht wird und die Verbindung zum Wasser herstellt bzw. reguliert. Der glockenförmige Aufsatz (Keimglocke), ebenfalls aus durchsichtigem Kunststoff, ist am oberen Ende mit einer Öffnung für den Gasaustausch versehen und schützt die gesamte Probe vor äußeren Einflüssen. Die Kontrolle der Keimproben wurde sowohl nach 14 als auch nach 21 Tagen durchgeführt (ROHMEDER 1972), um zu prüfen, ob innerhalb der letzten 7 Tage erhebliche Veränderungen hinsichtlich der Keimprozentage zu verzeichnen sind. Anschließend erfolgte die Aufstellung der Gefäße in dem zur Verfügung stehenden Klimaschrank (Memmert Typ BE 60), der eine Temperaturkonstanz von  $24 \pm 2^\circ\text{C}$  garantiert. Als Kontrollinstrument der Laborbedingungen (Temperatur und Luftfeuchte) kam der Data-Logger TYNITAG Plus zum Einsatz. Ferner wurde eine Langtageinstellung für den Beleuchtungsmechanismus (16h: Licht, 8h: Dunkelheit) gewählt.

#### 2.4.2 Keimlinge unter Bestandesbedingungen

Nach Etablierung der oben beschriebenen Aufnahmeplots von 1 m<sup>2</sup> wurden diese erstmalig am 28.-29.10.2004 kartiert, um auf den unbehandelten Quadranten die Ausgangssituation für Keimlinge und Sämlinge festzuhalten. Alle anschließend durchgeführten Kartierungen beziehen den Quadranten mit freigelegtem Mineralboden ein. Die Zeitpunkte wiederholter Kartierungen aller Quadranten auf den insgesamt 90 Plots der Versuchsflächen A-C entfallen

auf die Monate Mai (10.05.2005), August (18.08.2005) und Oktober (07.10.2005). Als Kartierung wird hier die genaue Erfassung der Keimlingspositionen verstanden, um Aussagen hinsichtlich der Mortalitätsraten ableiten zu können. Abbildung 15 zeigt die Messausrüstung wie sie für die Ermittlung der Keimlingspositionen auf den Plots Verwendung fand.

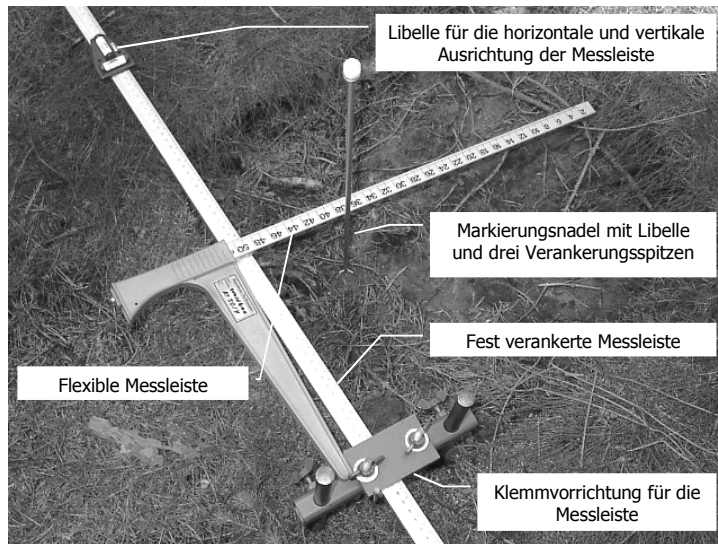


Abb. 15: Bestandteile der Messausrüstung zur Erfassung der Sand-Birkenkeimlinge auf den Plots der Untersuchungsflächen A, B und C.

Mithilfe einer Markierungsnadel wird die exakte Position des Keimlings festgestellt und anschließend in Form kartesischer Koordinaten vermerkt mit dem Ziel, die weitere Präsenz des Keimlings während der Folgeaufnahmen prüfen zu können. Verknüpft mit der jeweiligen Wiederholungsaufnahme war die Frage der Einordnung in das jeweilige Entwicklungsstadium. Die Erfassung der Kotyledonen, der ersten Primärblätter und deren Zustandsbeschreibung war in diesem Zusammenhang ein bedeutendes Merkmal.

### 2.4.3 Keimlinge im Gefäßversuch

In Anlehnung an langjährige Erfahrungswerte von HARTIG & LEMKE (2002) fanden für eine detailliertere Untersuchung der Keimungs- und Wachstumsprozesse von *B. pendula* Mitscherlich-Gefäße Verwendung (MITSCHERLICH 1930). Diese Gefäße lassen sich durch die in Abbildung 16 dargestellten Maße charakterisieren. In den Monaten Oktober bis November des Jahres 2003 erfolgte die Gewinnung der Substrate bzw. Bodendeckungsvarianten für die Gefäßversuche. Mithilfe einer Vorrichtung zum Ausstechen der Proben konnte das Substrat weitgehend in seinen natürlichen Lagerungsstrukturen auf den Untersuchungsflächen D und F gewonnen werden (siehe Tabelle 1b, S. 29). Die Wahl der vier Substratvarianten leitet sich aus den standörtlichen und bestandesspezifischen Gegebenheiten der Bodendeckung ab, die u. a. von ELLENBERG (1996) als dominante Arten von Fichtenforstgesellschaften beschrieben werden.

Neben Bestandesbereichen, die ausschließlich mit einer geringmächtigen Schicht an Fichtennadelstreu bedeckt waren, gelangten Varianten mit *D. flexuosa* (Drahtschmiele) und *C. villosa* (Wolliges Reitgras) zur Auswahl.

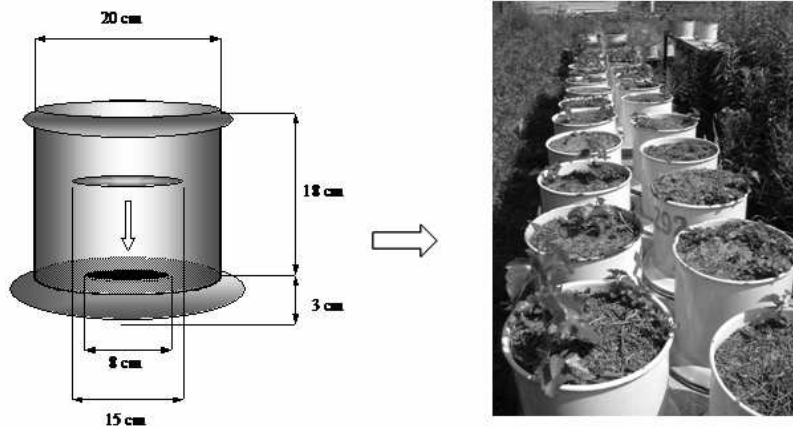


Abb. 16: Bestandteile der Mitscherlich-Gefäße und deren Aufbau auf dem Gelände des Versuchs- und Lehrobjekts in Hetzdorf.

Darüber hinaus wurde die Freilegung des Mineralbodens als Ergänzung in die substratabhängigen Gefäßversuche einbezogen, um die häufig hervorgehobenen Vorteile (BJORKBOM 1967, KARLSSON 2001) von Bodenverwundungen für die Keimung von Pionierbaumarten einer genaueren Analyse zu unterziehen. Die vier genannten Varianten umfassen jeweils eine Stichprobenzahl von 50 Gefäßen, sodass die Untersuchung der für die Keimung und Etablierung der Sand-Birke bedeutsamen Prozesse auf insgesamt 200 Mitscherlich-Gefäßen durchgeführt wurde.

Im März 2004 erfolgte die Vorbereitung der Stellflächen für die Versuchsanlage. Wesentliches Kriterium war in diesem Zusammenhang die Gewährleistung eines uneingeschränkten Strahlungs- und Niederschlagszutritts, um das natürliche Keimungs- und Wuchsverhalten der Sand-Birken unter freiflächenähnlichen Bedingungen dokumentieren zu können (Abbildung 16). Zur Beschreibung der witterungsbedingten Einflüsse wurden die Temperatur- und Niederschlagswerte erfasst. Nach dem Aufstellen der Gefäße erfolgte am 1. April 2004 die Aussaat der Birkensamen. Jedes Gefäß wurde mit 2,5 g ungereinigten Saatgutes versehen. Anhand von Probezählungen und Gewichtsermittlungen kann ein Verhältnis zwischen Fruchtschuppen und Diasporen von 3:1 angenommen werden. Es ergibt sich somit eine Diasporenanzahl von ca. 6.000 für jedes Gefäß und eine Diasporenmenge von ca. 191.000 pro m<sup>2</sup>. Diese vergleichsweise hohe Diasporendichte wurde gewählt, um auch bei sehr geringen Keimprozenten über eine ausreichende Anzahl von Keimlingen bzw. Sämlingen als Untersuchungsgrundlage zu verfügen. Der anfängliche Einsatz eines Kunststoffnetzes ermöglichte den Schutz vor dem Samenauswurf durch Vögel. Mit der Erfassung des Keimungserfolges wurde nach 4 Wochen begonnen. Aufgrund der starken Dynamik, die in den ersten Wochen des

Verjüngungsprozesses zu erwarten war, wurde das Kontrollintervall vorübergehend auf 14 Tage verkürzt. Insgesamt konnten 8 Wiederholungsaufnahmen (29.04., 13.05., 27.05., 10.06., 24.06., 22.07., 19.08. und 01.10.) innerhalb des ersten Untersuchungsjahres (2004) durchgeführt werden.

Neben der Ermittlung von Keimlingszahlen erfolgte im weiteren Verlauf des Untersuchungszeitraumes die Prüfung der Blattentwicklung. Ergänzend konnte auf den Gefäßen mit freigelegtem Mineralboden und Nadelstreu die punktuelle Dynamik im Gefäß, aufgrund hoher Mortalitätsraten während der Keimlingsphase durch digitale Bildauswertungsverfahren beobachtet werden. Unmittelbar vor Abschluss der ersten Vegetationsperiode sind jeweils 5 Gefäße der vier Bodendeckungsvarianten über eine Zufallsauswahl zur Analyse der Trockenmassen entnommen worden. Bezogen auf die Einzelpflanze wurden folgende Parameter erfasst: Sprosslänge [cm], Hauptwurzellänge [cm], Wurzelhalsdurchmesser [WHD in mm], Blattanzahl [n], auffällige Verzweigungen der Hauptwurzel, Blatt-, Spross- und Wurzelmasse [mg]. Die Bestimmung der Trockenmasse erfolgte im Wärmeschrank des Typs Memmert ULE 600 bei einer Temperatur von 105°C über einen Zeitraum von etwa 48 h.

## **2.5 Sämlingsstadium und etablierte Verjüngungspflanze**

Der zuvor beschriebene Übergang vom Keimlings- zum Sämlingsstadium wird als fließender Prozess angesehen und erschwert so zusätzlich die exakte Abgrenzung der Stadien (ZENTSCH & TESCHE 1978). Folgt man den Definitionen der forstlichen Praxis, dann wird eine einjährige Verjüngungspflanze generell als Sämling bezeichnet, weil davon auszugehen ist, dass die Verholzung des Sprosses nach einem solchen Entwicklungszeitraum gewährleistet ist (RABOTNOW 1995, KNOERZER 1999). Eine rein visuelle Einschätzung des Übergangs vom Keimlings- zum Sämlingsstadium erscheint problematisch, da trotz erster Primärblätter der Erhalt grüner Kotyledonen zu beobachten war, deren Assimilationsfunktion über einen Zeitraum von mehreren Wochen bis zum endgültigen Absterben weiterhin gewährleistet schien. Um diesen Konflikt während der kurzen Aufnahmeintervalle zu lösen und eine nachvollziehbare Klassifikation in Keimlings- und Sämlingsstadium zu gewährleisten, wurden Pflanzen innerhalb der ersten Vegetationsperiode als Keimlinge bezeichnet. Alle nachfolgenden Stadien der Entwicklung (Sämling, Verjüngungspflanze) sind ebenfalls mit den jeweiligen Altersangaben unterlegt, um die teilweise sehr weit gefassten Definitionen (RABOTNOW 1995) zu umgehen. Präzisere Zuordnungen und Beschreibungen sind durch die Kombination von Alter und Wachstumsparametern möglich (u. a. WAGNER 1999, AMMER &

MOSANDL 2007). Zur Einschränkung des Aufnahmearbeits wurde eine maximale Sprosslänge von 2 m festgelegt.

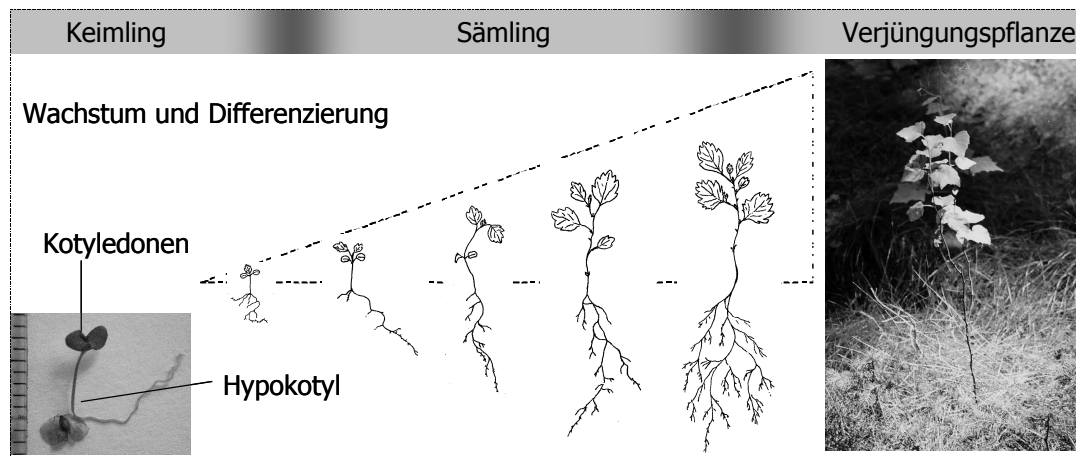


Abb. 17: Skizzierte Abfolge der Entwicklungsstadien für die Sand-Birke vom Keimling bis zur etablierten Verjüngungspflanze.

Individuen dieser Dimension waren unter Bestandesbedingungen jedoch ohnehin äußerst selten. Nachfolgend werden die Besonderheiten des zweigliedrigen Versuchsaufbaus geschildert. Dieser enthält wiederum Aufnahmen unter Bestandesbedingungen und des kontrollierten Freilandversuchs mit Gefäßaufbauten.

### 2.5.1 Sämlinge unter Bestandesbedingungen

Mit der Ansprache des Entwicklungsstadiums Sämling und der Ermittlung von Positionskordinaten (siehe Abschnitt 2.4.2, S. 52) konnte auch die Altersansprache jedes Individuums verknüpft werden. Bezüglich der Altersansprache mehrjähriger Verjüngungspflanzen der Sand-Birke und der damit verbundenen Zuwachsmessungen ist das für Pionierbaumarten typische „freie Wachstum“ zu beachten (ROLOFF 2001). Nach Angaben von ROLOFF (2001) ist die Triebentwicklung der Birkenarten vergleichsweise vielgestaltig. Übergangsformen zwischen Kurz- und Langtrieben sind vorhanden (MIRZAEV 1970, MCDONALD & MOTHERSHILL 1983, MCDONALD & MOTHERSHILL 1984). Diesen Aussagen entsprechend sind jährliche Triebabschnitte entlang der Hauptsprossachse rekapituliert worden. Als Kennzeichen für den Übergang zwischen zwei Wachstumsperioden galt die Abfolge eines längeren Internodiums gefolgt von einem kurzen Internodium. Teilweise lassen sich auch deutliche Unterschiede hinsichtlich der Rindenmerkmale und Lentizellen in die Entscheidung einbeziehen. Die Sprosslängenmessung erfolgte mit einer Genauigkeit von 1 mm mittels Gliedermaßstab. Der Wurzelhalsdurchmesser (WHD) wurde mit einer elektronischen Schieblehre auf 0,1 mm genau ermittelt. Ferner wurde die Anzahl der Blätter bis zu einer Gesamtanzahl von  $n \leq 5$  erfasst. Darüber hinaus ist der absolute Höhenzuwachs der Verjüngungspflanzen mithilfe



eines Gliedermaßstabes aufgenommen worden. Ein Vermerk von Vitalitäts- und Schadmerkmalen einzelner Pflanzen ist ebenfalls in den Aufnahmen enthalten. Da die Aufnahmeplots nicht gezielt nach dem Kriterium hoher Verjüngungsdichten, sondern, wie im Abschnitt 2.2.1 (S. 31) geschildert, den Bodendeckungsvarianten entsprechend ausgewählt wurden, war es notwendig den Stichprobenumfang an Birkensämlingen für spätere Auswertungen zu erhöhen.

Aus diesem Grund dienten die Untersuchungsflächen der ersten Kategorie (A bis C) zur Erhebung weiterer Verjüngungspflanzen, die in das Sämlingsstadium eingeordnet werden konnten. An ausgewählten Bestandesbereichen, die in der Ausdehnung der Bodendeckungsvarianten (BV: Cv, BV: Nd, BV: Df) den Aufnahmeplots vergleichbar waren und keine kleinräumige Akkumulation an Sand-Birkensämlingen aufwiesen, sind für die Alterstadien  $\geq 1$  Jahr bis  $\leq 6$  Jahre zusätzlich 40 bis 60 Individuen vermessen worden. Darüber hinaus fand die Ermittlung der nächsten 5 Altbaumentfernungen mit der Zielsetzung statt, den Bezug zum Altbestand in ähnlicher Weise wie bei den fest installierten Aufnahmeplots herzustellen. Auch für diese Verjüngungspflanzen der Sand-Birke wurden die Parameter Sprosslänge, WHD und absoluter Höhenzuwachs ermittelt. Zusätzlich wurde der relative Sprosslängenzuwachs in Abhängigkeit vom Alter berechnet, um der Aussage von KIRONGO & MASON (2003) nachzugehen, die formulierten: „*Relative growth rate (RGR) is the ratio of growth to size at the beginning of the growth period. The assumption that RGR is constant, has been the subject of debate for a long time.*“ Als Berechnungsgrundlage des relativen Sprosslängenwachstums (rel\_SL) für 2 bis 6jährige Sand-Birken gelangte zunächst folgende Gleichung 16 zur Anwendung (modifiziert nach WENK (1990) und WAGNER (1994)):

$$\frac{\Delta SL}{SL_t} = \frac{SL_{t+\Delta t} - SL_t}{SL_t} \quad \text{Gleichung 16}$$

$SL_t$  bezeichnet in diesem Zusammenhang die Wachstumsgröße Sprosslänge zum Zeitpunkt  $t$  und  $\Delta SL$  den Sprosslängenzuwachs bis zum Zeitpunkt  $t + \Delta t$ . In vergleichbarer Weise definieren AMMER et al. (2004) den relativen Zuwachs bzw. die relativen Wachstumsraten. Die Ausgleichsfunktion des relativen Sprosslängenwachstums (rel\_SL) über die betrachteten Alterstufen hinweg kann mit der Logarithmusfunktion (siehe auch Abschnitt 2.8, S. 66):

$$rel\_SL = a_0 + a_1 \cdot \ln(\text{Alter } 2 \text{ bis } 6) \quad \text{Gleichung 17}$$

beschrieben werden.

### 2.5.2 Sämlinge im Gefäßversuch

Die Fortsetzung des Gefäßversuches im Jahr 2005 erbrachte den bereits geschilderten Übergang vom Keimlings- in das Sämlingsstadium. Da die Gefäße, trotz natürlicher Mortalitätsprozesse, erhebliche Individuendichten aufwiesen, waren auch im zweiten Jahr der Versuchsanlage zunächst die Individuendichten wesentlicher Gegenstand der Untersuchungen. Unter der Annahme verringerter Mortalitätsraten ergaben sich insgesamt vier Sämlingszählungen in den Monaten Mai, Juli, August und Oktober für das Jahr 2005. Am Ende der Vegetationsperiode erfolgte über eine Zufallsauswahl die Reduktion der Gefäße um 25 pro Bodendeckungsvariante. Sprosslänge [cm], Hauptwurzellänge [cm], Wurzelhalsdurchmesser [WHD in mm], Blattanzahl [n], auffällige Verzweigungen der Hauptwurzel und die jeweilige Trockenmasse von Spross und Wurzel [mg] sollten ermittelt werden. Im Juli 2006 wurden die noch verbliebenen Gefäße unter gleichen Bedingungen analysiert. Als zusätzliche Größe wurde jedoch das absolute Sprosslängenwachstum [aZ\_SL in cm] der jeweils vorhergehenden Vegetationsperiode (2004 - 2005) angesprochen.

### 2.6 Intraspezifische Konkurrenz

Eine entscheidende Größe während des Etablierungsprozesses wird durch Konkurrenzmechanismen gebildet, deren Wirkungen Wachstumsunterschiede, räumliche Dominanz und natürliche Selektion verursachen. BEGON et al. (1996) definieren den Begriff der allgemeinen Konkurrenz als: *„Wechselbeziehung zwischen zwei (oder mehreren) Organismen (oder Arten), bei der gegenseitig die Geburts- und/oder Wachstumsrate verringert und/oder die Sterberate erhöht werden.“* Auf dem Gebiet der Verjüngungsforschung existieren zahlreiche Arbeiten, die sich mit der Problematik einer Quantifizierung der Konkurrenzwirkung befassen (COX 1971, SILVERTOWN 1989, BERGER et al. 2008). Eine exakte Unterscheidung in intraspezifische (innerartlich) und interspezifische (zwischenartlich) Mechanismen ist in diesem Zusammenhang unabdingbar (HARPER 1977). WEIGELT & JOLLIFFE (2003) weisen darauf hin, dass entsprechende Indices in ihrer Anwendung populationsabhängige oder individuenbasierte Größen repräsentieren.

Die Auswertungen zur Entwicklung der Birkenkeimlinge und -sämlinge haben in den Jahren 2004 - 2005 gezeigt, dass die räumliche Verteilung der Pflanzen im Gefäß sehr heterogen ist. Eine bloße Angabe der Pflanzenzahlen ist daher nicht aussagekräftig hinsichtlich bestehender Konkurrenzmechanismen. Aus diesem Grund erfolgte neben der ausschließlich quantitativen Aufnahme auch die positionsabhängige Aufnahme für zufällig ausgewählte Gefäße der Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage. Diese Bodendeckungsvari-

anten gelangten zur Auswahl, um im Keimlingsstadium zunächst mithilfe fotografischer Aufnahmen positionsbezogene Aussagen ableiten zu können. Die Aufnahmen wurden mit einer NIKON-Coolpix 995 angefertigt und anschließend im Programm ORIGIN 7.5 SR5 (1991 – 2004, OriginLab Corporation) ausgewertet. Zwei wesentliche Gründe führten in diesem Zusammenhang zur Auswahl der Bodendeckungsvarianten Mb und Nd: 1.) Die Dominanz der Gras-Varianten (*Cv* und *Df*) machte eine fotografische Auswertung unmöglich.

2.) Außerdem lag in den BV's mit Mineralboden und Nadelstreuauflage eine ausschließlich intraspezifische Konkurrenz in der Sand-Birke vor. Mit fortschreitender Entwicklung der Birkensämlinge erwies sich das fotografische Verfahren als wenig praktikabel. Es traten deutliche Unterschiede hinsichtlich der Sprosslängenentwicklung auf, die wegen der Laubentwicklung zu Überlagerungserscheinungen in der Draufsicht führten (siehe dazu Abbildung 18). Darüber hinaus gestaltete sich die Individuendichte in den zufällig ausgewählten Gefäßen zunehmend heterogener, sodass eine Vergleichbarkeit des Wuchsverhaltens unter Berücksichtigung einer speziellen Individuendichte nicht mehr gegeben war.

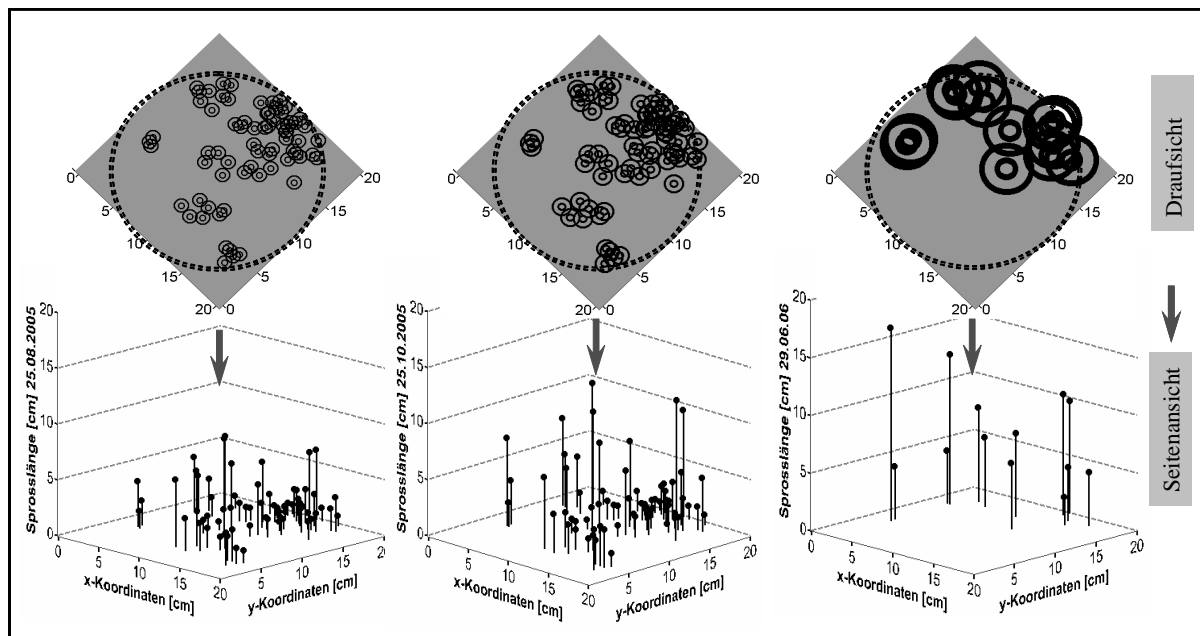


Abb. 18: Entwicklung der vertikalen und horizontalen Verteilung der Sand-Birkenverjüngung am Beispiel des Mitscherlich - Gefäßes Nr. 142 für die Bodendeckungsvariante Mineralboden.

Aus diesem Grund wurden mit Beginn der 2. Vegetationsperiode gezielt drei unterschiedliche Straten ausgewählt, die sich an den ermittelten Pflanzenzahlen [*n*] der Gefäße orientierten (Stratum I:  $1 > n \leq 30$ , Stratum II:  $30 > n \leq 60$ , Stratum III:  $60 > n \leq 90$ ). Für alle nach diesem Kriterium ausgewählten Gefäße wurden die Positionen (kartesische Koordinaten) der einzelnen Verjüngungspflanzen im Gefäß und die Sprosslängen der Verjüngungspflanzen bestimmt. Auf diese Weise soll die Berechnung der tatsächlichen Verjüngungsdichte pro Flächeneinheit

ermöglicht und die daraus resultierenden Wachstumsgänge nachvollzogen werden. Im Jahr 2006 wurden auch diese Gefäße der bereits beschriebenen Detailauswertung pflanzenphysiologischer Parameter unterzogen.

### 2.6.1 GINI-Koeffizient

In Anlehnung an die Arbeiten von WEINER & THOMAS (1986) sowie NEWTON & JOLLIFFE (1998) wurde zunächst der GINI-Koeffizient ( $G_k$ ) gewählt, um die intraspezifische Konkurrenz zwischen den Verjüngungspflanzen zu beschreiben. Der  $G_k$  basiert auf einer Verknüpfung von parameterspezifischen Häufigkeitsverteilungen (z. B. Klassen der Sprosslängen, Wurzelmassen etc.) und der jeweils vorhandenen Individuendichte.

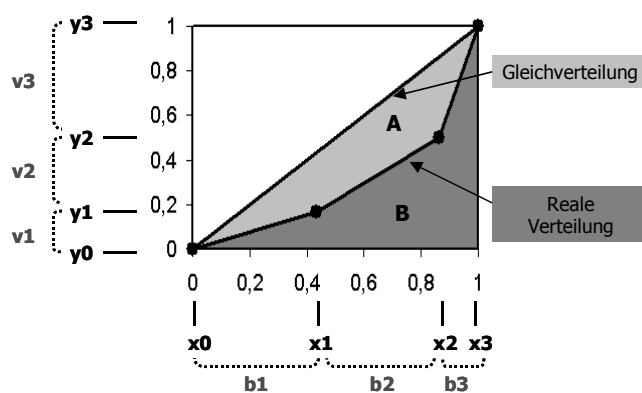


Abb. 19: Grafische Darstellung zur Berechnung der Abweichung zwischen realer Verteilung und absoluter Gleichverteilung wie sie anhand der Lorentz-Kurve beschrieben wird.

Die Berechnung des GINI-Koeffizienten setzt die Berechnung der sogenannten Lorentz-Kurve voraus, die als Maß für die Abweichung einer Häufigkeitsverteilung von der totalen Gleichverteilung angesehen werden kann (WEINER & SOBRIG 1984). Die Gesamtfläche ( $A_G$ ) unterhalb der Gleichverteilungsgeraden ergibt sich aus der Summe der Teilflächen A und B (siehe Skizze 19 und Gleichung 18).

$$A_G = A + B$$

Gleichung 18

Hierbei resultiert die Fläche B unterhalb der Lorentz-Kurve in ihrem Verlauf aus den empirischen Daten. Sie kann aus der Summe der Einzelflächen abgeleitet werden, die über  $b_i$  und  $v_i$  bzw.  $x_n$  und  $y_n$  definiert sind (Gleichung 19 und 20). Dazu ist es notwendig, den zu betrachtenden Wachstumsparameter (z. B. Sprosslänge) innerhalb einer Betrachtungseinheit (Mitscherlich-Gefäß) in Häufigkeitsklassen einzuteilen. Sie geben Aufschluss über die Verteilung im Gefäß. Die Bezeichnung  $b_i$  beschreibt den relativen Anteil der Pflanzen, die in der jeweiligen Klasse des betrachteten Wachstumsparameters beteiligt sind. Der Parameter  $v_i$

bildet den klassenspezifischen Gesamtwert des Wachstumsparameters, der von einem absoluten Wert ebenfalls in einen relativen Wert umzurechnen ist.

$$x_n = \sum_{i=1}^n b_i \quad \text{Gleichung 19}$$

$$y_n = \sum_{i=1}^n v_i \quad \text{Gleichung 20}$$

Anschließend können die für eine Konstruktion der Lorentz-Kurve notwendigen Werte für  $x_n$  und  $y_n$  als kumulierte Häufigkeiten aus  $b_i$  und  $v_i$  berechnet werden. Die Fläche B ergibt sich aus folgender Gleichung:

$$B = \sum_{i=1}^n (y_n - 0,5 \cdot v_n) \cdot b_n \quad \text{Gleichung 21}$$

Der GINI-Koeffizient leitet sich schließlich aus der Differenz von  $A_G$  und B und dem Quotienten aus  $A_G$  ab (Gleichung 22).

$$Gk = \frac{A_G - B}{A_G} \quad \text{Gleichung 22}$$

Die Funktion der Gleichverteilung umschließt dabei eine festgelegte Dreiecksfläche mit den Schnittpunkten  $P1 = 0,0$  und  $P2 = 1,1$ , die den Wert 0,5 annimmt.

### 2.6.2 Tessellationsmodelle nach DIRICHLET und VORONOI

Unter dem Begriff Tessellationsmodelle werden zweidimensionale, geometrische Konzepte zusammengefasst, die auf der Berechnung von Punkt-Abstandsbeziehungen basieren (HARA 1985, FIRBANK & WATKINSON 1987, KENKEL 1990). Mithilfe der Bestimmung so genannter Dirichlet- oder Voronoi-Diagramme besteht auf dem Gebiet der Verjüngungsökologie die Möglichkeit, Aussagen zur individuenbasierten Standraumverfügbarkeit abzuleiten (MITHEN et al. 1984, CZÁRÁN 1998, DALE 1999). Grundlage ist in diesem Zusammenhang eine definierte Anzahl an Verjüngungspflanzen  $V = \{v_1, v_2, \dots, v_n\}$  innerhalb eines abgegrenzten Raumes (Mitscherlich-Gefäß). Ausgehend von der Position einer einzelnen Verjüngungspflanze  $v_i$  wird eine direkte Verbindungslinie zu jenen Verjüngungspflanzen hergestellt, die näher an  $v_i$  als an einer anderen beliebigen Verjüngungspflanze  $v_j$  liegen (MEAD 1971). Nach Festlegung dieser Verbindungslinie erfolgt die Ableitung der Voronoi-Zellen für die Einzelpflanze anhand der konstruierten Mittelsenkrechten zu den Verbindungslinien und ihrer Schnittpunkte (Abbildung 20). Die Verjüngungspflanze stellt somit den Kern einer Voronoi-Zelle dar und die Verbindung zwischen drei angrenzenden Zellen bildet immer ein Dreieck (Delaunay-Dreieck), in dessen Bereich keine weitere Verjüngungspflanze steht (BYERS 1992).

Als Ausgabegröße liefert das Modell u. a. die mittlere Entfernung einer Verjüngungspflanze zum nächsten Nachbarn sowie die mittlere Flächengröße der Polygone innerhalb eines Mitscherlich-Gefäßes (BYERS 1996).

Für die Auswertung der Gefäßversuche wurde das Programm “*Dirichlet Density Analysis*“ von BYERS (1996) genutzt. Dieses berechnet auf Grundlage der kartesischen Koordinaten vorhandener Birkenverjüngung (Keimlinge oder Sämlinge) die zuvor beschriebenen Standraumpolygone. Die Programmanwendung nutzt rechtwinklige Grundflächen als potentielle Gesamtfläche auf der die Verjüngungspflanzen unterschiedlich verteilt sind. Da die verwendeten Mitscherlich-Gefäße eine kreisförmige Bezugsfläche besitzen, musste die Gefäßoberfläche reduziert werden. Der Gefäßdurchmesser beträgt 20 cm. Es ergibt sich nach trigonometrischer Berechnung eine Reduktionsbreite von 7,07 cm, wenn Randbereiche außerhalb der eigentlichen Gefäßoberfläche unberücksichtigt bleiben sollen (siehe Abbildung 20). Ferner geht damit eine Reduktion der Individuenzahlen in den Gefäßen einher, deren räumliche Verteilung der Verjüngungspflanzen besonders stark in den Randbereichen konzentriert ist.

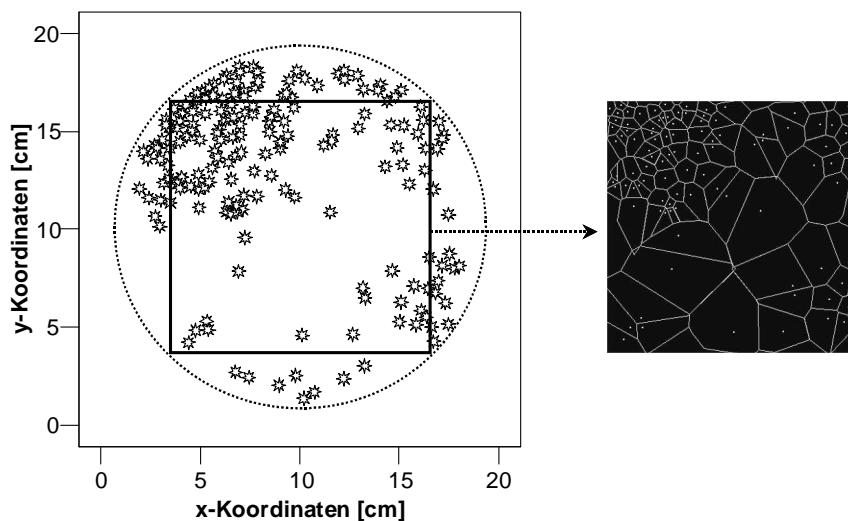


Abb. 20: Berechnung der Voronoi-Polygone und Anpassung der Gefäßoberfläche am Beispiel des Gefäßes 1113Mb\_2 (nach BYERS 1992, BYERS 1996).

### 2.6.3 Aggregationsindex $R$ nach CLARK und EVANS

Der häufig verwendete Aggregationsindex  $R$  nach CLARK & EVANS (1954) beschreibt die räumliche Verteilung der Individuen auf einer definierten Fläche unter Berücksichtigung ihres Abstandes zum nächsten Nachbarn. Der Aggregationsindex  $R$  leitet sich aus dem Verhältnis zwischen beobachtetem Abstand einer Pflanze zu ihrer Nachbarpflanze ( $\bar{r}_{\text{beobachtet}}$ ) und dem

bei einer zufälligen Verteilung erwarteten mittleren Abstand ( $\bar{r}_{\text{erwartet}}$ ) ab (Gleichung 23, PETRERE 1985, KREBS 1989, PRETZSCH 2001).

$$\bar{r}_{\text{beobachtet}} = \frac{\sum_{i=1}^n r_i}{n} \quad \text{Gleichung 23}$$

Für eine Berechnung von  $\bar{r}_{\text{beobachtet}}$  ist die Bestimmung aller Distanzen  $r_{i,i} \dots n$  zwischen den jeweils nächsten Nachbarpflanzen aller Pflanzen ( $n$ ) auf einer definierten Fläche  $A$  notwendig (Gleichung 24).

$$\bar{r}_{\text{erwartet}} = \frac{1}{\sqrt[2]{p}} + K \quad \text{Gleichung 24}$$

Die Distanz  $\bar{r}_{\text{erwartet}}$  ergibt sich hingegen aus der zufälligen Verteilung der Pflanzen  $p$ , d. h. aus einer konkreten Anzahl an Pflanzen pro Flächeneinheit ( $n/A$ ). Der Korrekturwert  $K$  ist zu berücksichtigen, wenn die betrachtete Fläche  $A$  nicht von einem zusätzlichen Bereich umgeben ist, der eine Einbeziehung in die Berechnung der nächsten Nachbarn für Pflanzen nahe der Flächengrenze ermöglicht (DONNELLY 1978, KREBS 1989, HORVITZ & LE CORFF 1993). Der Korrekturwert lässt sich wie folgt herleiten:

$$K = (0,051 + 0,041/\sqrt{n}) \cdot (l/n) \quad \text{Gleichung 25}$$

Der Wert  $l$  bezeichnet in diesem Zusammenhang die Umgrenzungslänge der Fläche  $A$ . Der Aggregationsindex  $R$  bestimmt somit den Grad der Abweichung der beobachteten Verteilungsmuster von der Poisson-Verteilung (PRETZSCH 2001).

$$R = \frac{\bar{r}_{\text{beobachtet}}}{\bar{r}_{\text{erwartet}}} \quad \text{Gleichung 26}$$

Für die Interpretation der Werte des Aggregationsindex  $R$  ergibt sich nach CLARK & EVANS (1954), KREBS (1989) sowie HORVITZ & LE CORFF (1993) folgende Skala:

$R = 1$	zufällige Verteilung
$R < 1$	geklumpte Verteilung
$R \rightarrow 0$	stark geklumpte Verteilung
$R > 1$	gleichmäßige Verteilung
$R \rightarrow 2,491$	stark gleichmäßige Verteilung.

## 2.7 Kleinstandörtliche Umweltparameter

### 2.7.1 Strahlungsmessungen

Grundsätzlich folgen Strahlungsmessungen der Annahme, dass Pflanzen für eine erfolgreiche Umsetzung ihrer potentiellen Entwicklungs- und Wachstumsleistungen auf spezielle Strahlungsspektren angewiesen sind (PEARCY et al. 1989, SCHOPFER & BRENNICKE 2006). Bezüglich der Freilandmessungen an den definierten Bestandespunkten ist davon auszugehen, dass sowohl die Pflanzen der Bodenvegetation (*C. villosa*, *D. flexuosa*) als auch die Etablierung der Verjüngungspflanzen von *B. pendula* wesentlich vom Strahlungsregime an einem konkreten Bestandespunkt beeinflusst sind (BALDOCCHI & COLLINEAU 1994, AMMER 2003). Die Heterogenität bzw. „Strahlungsmuster“, welche in unmittelbarer Bodennähe verfügbar sind, werden wesentlich durch die Überschirmung und Kronenstrukturen des Fichtenaltbestandes gesteuert (KÜßNER 1999, MACHADO & REICH 1999, HALE & EDWARDS 2002, MÜLLER 2003, MARISCAL et al. 2004). Für eine detaillierte Beschreibung der Aufnahmeplots in den Beständen A, B und C wurden 90 hemisphärische Fotos mithilfe einer Kamera der Bauart *NIKON FM2* und einem extremen Weitwinkelobjektiv (Fisheye-Objektiv mit einer Brennweite von 8 mm) angefertigt. Daraus leitet sich ein horizontaler Bildwinkel von 180° ab (PEARCY et al. 1989). Die gesamte Messtechnik ist auf einem Stativ in etwa 1m Höhe angebracht. Die Stichprobenzahl, bezogen auf die drei Bodendeckungsvarianten  $C_v$ ,  $N_d$  und  $D_f$ , beträgt demnach  $n = 30$ . Mit der gegenwärtigen Technik kann lediglich an homogen bewölkten Tagen gearbeitet werden. Über einen Belichtungsmesser wird die Kameraeinstellung auf die Belichtungszeit abgestimmt, um nach Möglichkeit auch für diese Messgröße vergleichbare Bedingungen zu realisieren. Darüber hinaus ist es notwendig eine Zenitmarkierung im Bild vorzunehmen, um bei der späteren Auswertung die Verknüpfung mit den meteorologischen Modellen (u. a. Verlauf der Sonnenbahn) herstellen zu können (WAGNER 1994).

Hemisphärische Fotos beschreiben den realen Bildausschnitt über definierte Graustufen, die zwischen 1.) freiem Himmel (Grauwert 0-weiß) und 2.) teilweise überschrilmten Bereichen bzw. Übergangsbereichen im Kronenraum des Altbestandes (Grauwertabstufungen  $> 0$  und  $< 1$ ) sowie 3.) gänzlich geschlossenen Bereichen im Kronenraum (Grauwert 1- schwarz) unterscheiden. Für die digitale Auswertung der Bilder wurde das Programm OPTIMAS 6.5 und der von WAGNER & NAGEL (1992) programmierte Auswertungsalgorithmus (Macro) zur bildpixelbezogenen Grauwertanalyse genutzt (WAGNER, NAGEL & PANFYOROV 3.0). Eine Bildsegmentierung, d. h. die Zuordnung der kleinsten Bildeinheiten („Pixel“), erfolgt im Pro-



ogramm OPTIMAS 6.5 über die Erstellung einer Grauwertverteilung in Form eines Histogramms. Damit bietet sich die Möglichkeit, den minimalen und maximalen Grauwert, bezogen auf das Einzelbild, zu bestimmen. Die gewonnenen Bildinformationen sind mit meteorologischen Modellen zu verknüpfen, um eine Auswertung der unterschiedlichen Strahlungskomponenten vornehmen zu können (WAGNER 1994). Entsprechende Modelle unterscheiden zwischen diffuser (*“Diffuse Site Factor“* - DIFFSF) und photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR-Strahlung). Letztere umfasst den Wellenlängenbereich zwischen 400 nm und 700 nm (PEARCY et al. 1989). Der *“Diffuse Site Factor“* beschreibt hingegen die Strahlungsverfügbarkeit bei homogen bewölktem Himmel. Für eine weiterführende Verknüpfung der Messungen wurde der Wert PARWETTER berechnet, der sich wie folgt zusammensetzt:

$$PARWETTER = (0,6 \cdot PARGESAMT) + (0,4 \cdot PARDIFW) \quad \text{Gleichung 27}$$

Der Wert PARGESAMT bildet in diesem Zusammenhang den Mittelwert der gesamten PAR-Strahlung bei wolkenfreiem Himmel [Watt/m<sup>2</sup>] ab, während PARDIFW den Mittelwert der diffusen PAR-Strahlung bei homogen bewölktem Himmel [Watt/m<sup>2</sup>] liefert. Dieser Berechnung wird ein Wolkenanteil von 60 % zu Grunde gelegt und der Anteil wolkenfreier Witterungsereignisse mit 40 % angegeben.

### 2.7.2 Bestimmung der relativen Bodenfeuchte

Neben der Quantifizierung der Strahlungsverfügbarkeit stellt die Substrat- oder Bodenfeuchte eine bedeutende Messgröße dar. Die Bedeutung des Feuchteregimes in seiner Wirkung auf den Keimungsprozess entfaltet sich zunächst oberflächennah (MARQUIS 1966). Mit zunehmender Entwicklung des Wurzelwerkes der Verjüngungspflanzen verlagert sich der verjüngungsrelevante Einflussbereich der Feuchte in tiefere Bodenschichten (PLUMP & KRAUS 1991). Eine räumlich heterogene Verteilung der Bodenfeuchte innerhalb des Bestandesgefüges kann ebenso vorausgesetzt werden wie für die Strahlungsverfügbarkeit (MESSAOUD & HOULE 2006). Diese Heterogenität tritt sowohl in vertikaler als auch horizontaler Ebene auf. Um in den drei, örtlich voneinander getrennten Beständen A, B und C entsprechende Wiederholungsmessungen (Mai und September 2005) der Bodenfeuchte durchführen zu können, wurde die *“Frequency Domain Reflectometry“* (FDR) Technik gewählt. Gleiches gilt für die Feuchtebestimmung in den Mitscherlich-Gefäßen. Das Messgerät (FDR-Sonde, Theta Probe Typ ML2x von Delta-T Devices, Cambridge UK) verfügt über eine Einstichtiefe der Sonde von 6 cm bei einer Messgenauigkeit von  $\pm 0,05 \text{ m}^3/\text{m}^3$  (0 bis 70°C bei

Standardkalibrierung). Der Sondendurchmesser beträgt 40 mm und die benötigte Stabilisationszeit liegt zwischen 1 bis 5 Sekunden. Mithilfe eines Auslesegerätes (ASG 1, *Soil Moisture Meter & Logger*, UIT GmbH, Dresden) kann der Feuchtwert auch in Volumenprozent [Vol%] erfasst werden. Trotz der potenziellen Ungenauigkeiten, die beim Umsetzen des Messgerätes zu erwarten sind, erwies sich das Gerät zur Angabe relativer Feuchtemesswerte in den sehr unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten als geeignet (NORDMANN 2006, TISCHER 2009).

## 2.8 Allgemeine Statistik und Datenanalyse

Neben den bereits vorgestellten Auswertungstechniken beruht die Analyse der teilweise sehr vielgestaltigen Datensätze auf statistischen Standardverfahren. Diese wurden unter Berücksichtigung der Ausführungen von WEBER (1980), STORM (1974), BORTZ (1999), KESEL et al. (1999), ZAR (1999) und SACHS & HEDDERICH (2006) durchgeführt wurden. Daten, die im Bereich der zirkularen Statistik angesiedelt sind, wurden in Anlehnung an BATSCHELET (1981), FISHER (1995) sowie MARDIA & JUPP (2000) ausgewertet. Die Handhabung der statistischen Auswertungsverfahren im Statistik-Programm SPSS 12.0 und 15.0 erfolgte in Anlehnung an BROSIUS (2004). Darüber hinaus wurde das Programm ORIGIN 7.5 SR5 (OriginLab Corporation, Northampton, USA, 1991-2004) genutzt.

### Statistische Verfahren

Mithilfe deskriptiver Größen, die u. a. das Minimum oder Maximum einer Stichprobe umfassen, arithmetische Mittelwerte ( $\bar{x}$ ) und/oder Mediane ( $\tilde{x}$ ) einer Verteilung aufzeigen, sind Grundlagen für weitere statistische Verfahren bereitet. Um Aussagen über die Streuung- und Variation innerhalb einer Stichprobe oder eines Parameters ableiten zu können, wurden Standardabweichungen (s) bzw. Variationskoeffizienten (V%) bestimmt. Hinsichtlich der Kennzeichnung einer gesicherten statistischen Aussagefähigkeit findet folgende Klassifikation der Signifikanzniveaus Verwendung (u. a. KÖHLER et al. 2002):

Tab. 4: Einteilung der Signifikanzniveaus im Rahmen statistischer Auswertungsverfahren

<b>Signifikanzniveaus</b>	<b>Kennzeichnung</b>	<b>verbale Beschreibung</b>
$p \leq 0,001$	***	höchst signifikant
$p \leq 0,01$	**	hoch signifikant
$p \leq 0,05$	*	signifikant
$p > 0,05$	n.s.	nicht signifikant

In jedem Fall wird zunächst von einer Irrtumswahrscheinlichkeit von  $\alpha = 5\%$  ausgegangen, die im Rahmen biologisch und ökologisch orientierter Untersuchungen mehrheitlich ver-

wendet wird (WEBER 1980, ZUUR 2007). Bezüglich der Anwendung von Korrelationsanalysen zur Prüfung eines Zusammenhanges zwischen den Merkmalsausprägungen, wurde folgende Einteilung der Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) gewählt (PEARSON & STEPHENS 1964):

Tab. 5: Mögliche Einteilung der Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) in Anlehnung an PEARSON & STEPHENS (1964) und BROSIUS (2004).

Korrelationskoeffizient ( $r$ )	Mögliche Interpretation
0	keine Korrelation
> 0 bis 0,2	sehr schwache Korrelation
> 0,2 bis 0,4	schwache Korrelation
> 0,4 bis 0,6	mittlere Korrelation
> 0,6 bis 0,8	starke Korrelation
> 0,8 bis < 1	sehr starke Korrelation
1	perfekte Korrelation

KÖHLER et al. (2002) verwiesen darauf, dass eine Generalisierung der Einteilung nicht von Vorteil ist, da sich die Bedeutung des Wertes für  $r$  erst aus dem tatsächlichen Zusammenhang ableiten lässt. Dennoch bietet die dargestellte Einteilung eine Möglichkeit zur Annäherung an eine Interpretation der vorliegenden Zusammenhänge. Der Korrelationskoeffizient kann Werte im Bereich  $-1 \leq r \leq +1$  annehmen, was einer Normierung des Zusammenhangsmaßes gleichkommt (SACHS & HEDDERICH 2006).

Eine weitere Kenngröße, die sich zur Interpretation mathematischer Zusammenhänge (Regressionsanalysen) eignet, ist das Bestimmtheitsmaß  $R^2$  oder  $B$ . Aus den Angaben zum Bestimmtheitsmaß  $R^2$  im Programm SPSS sind so genannte korrigierte Werte zu entnehmen, die anzeigen, ob sich unter Berücksichtigung einer weiteren Variablen eine Verbesserung der Modellvorhersage ergibt. Ein Absinken des korrigierten  $R^2$  gegenüber dem ursprünglichen  $R^2$  bedeutet jedoch, dass sich eine entsprechende Verbesserung der Modellvorhersage nicht eingestellt hat (BROSIUS 2004).

### Regressionsanalysen

In die regressionsanalytische Auswertung sind, dem konkreten Sachverhalt entsprechend, sowohl lineare als auch nichtlineare Zusammenhänge zwischen zwei und mehr Merkmalsausprägungen einzuordnen. Im Fall linear verknüpfter Wertepaare wurde für die Datenauswertung eine einfache lineare Ausgleichsgerade der Form

$$y = a_0 + a_1 \cdot x$$

Gleichung 28

gewählt. Die Zielgröße  $y$  ergibt sich aus der Konstanten  $a_0$  und dem Regressionskoeffizienten  $a_1$ , der die mittlere Änderung im Merkmal  $y$  beschreibt. Insgesamt folgt das Schätzverfahren

der Regressionsanalyse der Methode der kleinsten Quadrate. Diese versucht den Zusammenhang zwischen den Größen  $a_0$  und  $a_1$  so herzustellen, dass die Abweichungsquadrate zwischen den empirischen  $y$ -Werten und den regressionsanalytisch geschätzten Werten möglichst gering sind (SACHS & HEDDERICH 2006). Neben diesen einfachen linearen Zusammenhängen treten, übertragen auf natürliche Sachverhalte und Wechselwirkungen, mehrfache Merkmalsverknüpfungen auf, die bei linearer Abhängigkeit als multiple, lineare Regression beschrieben und dargestellt werden können:

$$y = a_0 + a_1 \cdot x_1 + a_2 \cdot x_2 + \dots + a_n \cdot x_n \quad \text{Gleichung 29}$$

Die Zielgröße  $y$  wird durch die übrigen Variablen  $x_1, \dots, x_n$  beeinflusst. Es wird angestrebt, die Konstante  $a_0$  und die entsprechenden Koeffizienten  $a_1, \dots, a_n$  so zu schätzen, dass die Abweichungen sehr gering sind. Diese Abweichungen werden auch als Residuen bezeichnet.

#### Prüfung vorliegender Kollinearität (Multikollinearität)

Die Prüfung potentieller kollinearere Zusammenhänge wird als ein bedeutender Punkt bezogen auf die regressionsanalytische Auswertung von Daten angeführt (URBAN & MAYERL 2006). Für die Anwendung multipler Regressionen, deren Erklärung einer abhängigen Variablen stets auf mehreren unabhängigen Variablen beruht, ist eine entsprechende Prüfung vorab notwendig. Als Kollinearität wird die unmittelbare lineare Abhängigkeit zwischen den Einflussvariablen im Rahmen regressionsanalytischer Auswertungsansätze verstanden. Das bedeutet, es besteht potenziell nicht nur zwischen unabhängiger und abhängiger Variable ein Zusammenhang, den es nachzuweisen gilt, sondern auch zwischen den unabhängigen Variablen (BEICHEL & MONTGOMERY 2003). Kollinearität kann sich in folgender Weise auf die weitere Auswertung der Ergebnisse niederschlagen und ist daher zu vermeiden (MASON et al. 1975, BEICHEL & MONTGOMERY 2003):

- Der wahre Abhängigkeitstrend zwischen den Einzelgrößen geht verloren.
- Die durchgeführten Signifikanztests geben eine falsche Aussage wieder.
- Kollinearität kann zu einer Erhöhung der Reststreuung führen.

Zunächst besteht die Möglichkeit eventuelle Abhängigkeiten über separate Korrelationsanalysen zwischen den einzelnen Variablen nachzuweisen. Auf diese Weise kann bereits festgestellt werden, ob eine Abhängigkeit zwischen den erklärenden Variablen besteht. Es wird jedoch darauf hingewiesen, dass eine derartige Prüfung nicht ausreicht, um Kollinearität gänzlich auszuschließen, da diese auch erst im Zusammenspiel mit der abhängigen Variable auftreten kann. Aus diesem Grund wurde im Rahmen der vorliegenden Arbeit, parallel zur

Regressionsanalyse, eine Abfrage zur Kollinearitätsstatistik und die Kollinearitätsdiagnose durchgeführt (BROSIUS 2004). Perfekte Kollinearität liegt vor, wenn eine unabhängige Variable direkt durch eine andere unabhängige Variable erklärt wird. Mit der Berechnung des so genannten Toleranzwertes  $R_i$ , der sich ergibt, wenn die i-te erklärende Variable durch die anderen erklärenden Variablen bestimmt wird, besteht die Möglichkeit eventuelle Kollinearität zu prüfen.

$$R_i = 1 - R_i^2 \quad \text{Gleichung 30}$$

Als Schwellenwert für vorliegende Kollinearität ist ein Wert  $< 0,1$  anzugeben. Ergänzend kann der Konditionsindex  $K_i$  einbezogen werden, der mit einem Wert  $> 10$  eine mäßige und ab 30 eine starke Kollinearität belegt.

$$K_i = \sqrt{\frac{\text{Eigenwert}_{\max}}{\text{Eigenwert}_i}} \quad \text{Gleichung 31}$$

Der maximale Eigenwert ( $\text{Eigenwert}_{\max}$ ) bezeichnet den größten Eigenwert der Schätzung, der innerhalb der erstellten Kreuzproduktmatrix ermittelt wurde. Der  $\text{Eigenwert}_i$  bezeichnet einen der übrigen Werte.

### Nichtlineare Regression

Wenn das vorliegende Datenmaterial anhand der grafischen Darstellung erkennen lässt, dass kein linearer Zusammenhang vorliegt, d. h. keine Ausgleichsgerade gefunden werden kann, besteht die Möglichkeit, nichtlineare Ausgleichsfunktionen anzupassen (URBAN & MAYERL 2006). Im Rahmen dieser Arbeit wurden entsprechende Ausgleichsfunktionen an unterschiedliche Datensätze angepasst.

Tab. 5: Übersicht der verwendeten nichtlinearen Funktionen (Koeffizienten:  $a_0, \dots, a_2$ ; Einflussfaktor:  $x$ ; Exponent:  $b_1$ ).

Bezeichnung	Funktion
Logarithmusfunktion 01	$y = a_0 + a_1 \cdot \ln(x)$
Logarithmusfunktion 02	$y = a_0 - a_1 \cdot \ln(x + a_2)$
Potenzfunktion (Exponent)	$y = a_1 \cdot x^{-a_0}$
Exponentialfunktion 01	$y = e^{a_0 + a_1 \cdot x}$
Exponentialfunktion 02	$y = y_0 + a_1 \cdot e^{a_0 \cdot x}$
Exponentialfunktion 03	$y = a_1 \cdot e^{-a_0 \cdot x}$
Logistische Funktion	$y = \frac{a_1 - a_2}{1 + (x/x_0)^{b_1}} + a_2$
Quadratische Funktion	$y = a_0 + a_1 \cdot x + a_2 \cdot x^2$

Tabelle 5 enthält eine Zusammenstellung der verwendeten Funktionen und eine kurze Erläuterung der Parameter (PAPULA 2003). Die jeweilige Benennung der Zielgröße  $y$  ist ebenso in den entsprechenden Ergebnisabschnitten enthalten, wie ein Vermerk zur ausgewählten Ausgleichsfunktion, deren grundlegende Form in Tabelle 5 erfasst ist.

### Varianzanalytische Berechnungen (ANOVA)

Zunächst erfolgte für die entsprechenden Datensätze eine Prüfung der Voraussetzungen, die für die Anwendung einer einfaktoriellen Varianzanalyse (*“Analysis of Variance“* - ANOVA) als notwendig erachtet werden (BORTZ 1999, SACHS & HEDDERICH 2006). Zwei wesentliche Grundvoraussetzungen sollten in diesem Zusammenhang erfüllt sein: 1.) Die Gleichheit bzw. Homogenität der Varianzen sowie 2.) das Vorhandensein normalverteilter Daten. Für die Überprüfung der Varianzhomogenität fand der LEVENE-Test Verwendung. Dieser prüft, ob es unter den Varianzen  $s_1^2, s_2^2, \dots, s_k^2$  der Faktorstufen  $k$  mindestens zwei Gruppen gibt, die voneinander signifikant verschieden sind. Die Nullhypothese ( $H_0$ ) setzt voraus, dass die Varianzen gleich bzw. homogen sind, während die Alternativhypothese ( $H_1$ ) von signifikant verschiedenen Varianzen ausgeht. Hinsichtlich der Überprüfung, ob die Daten der ausgewählten Grundgesamtheit normalverteilt sind, bietet das Statistik-Programm SPSS zwei Möglichkeiten der Auswertung. Einerseits können so genannte Normalverteilungsdiagramme (Q-Q-Diagramme) erstellt werden, die über den Grad der Abweichung zwischen beobachtetem Wert und der erwarteten Normalverteilung Auskunft geben (BROSIUS 2004). Andererseits können als statistische Prüfverfahren der KOLMOGOROV-SMIRNOV-Test oder der SHAPIRO-WILKS-Test genutzt werden. Beide Tests folgen der Nullhypothese. Das Signifikanzniveau liegt wiederum bei  $p \leq 0,05$ . Unterschiede in der Anwendung dieser Testverfahren beziehen sich auf den Stichprobenumfang der Grundgesamtheit. Das bedeutet bei einem Stichprobenumfang  $n < 50$  sollte der SHAPIRO-WILKS-Test verwendet werden. Sind diese Grundvoraussetzungen erfüllt, kann mithilfe der einfachen Testverfahren (T-Test) für einen Mittelwertvergleich bei unabhängigen Stichproben die Prüfung von  $H_0: \mu_1 = \mu_2$  durchgeführt werden ( $H_1: \mu_1 \neq \mu_2$ ). Sind jedoch mehrere Erwartungswerte einer Ausprägung (Stichprobenuntergruppen) zu erwarten, dann muss varianzanalytisch geprüft werden (SACHS & HEDDERICH 2006). Werden mehr als zwei Grundgesamtheiten mithilfe der Varianzanalyse getestet, dann gibt dieses Vorgehen lediglich Auskunft darüber, ob zwischen den getesteten Grundgesamtheiten Unterschiede auf dem Niveau  $p \leq 0,05$  gefunden werden konnten. Eine genaue Darstellung welche der getesteten Varianten ähnliche oder unterschiedliche Merkmalsausprägungen aufweist, ist insbesondere bei der Betrachtung der Wachstums der

Verjüngungspflanzen auf unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten u.ä. bedeutsam. Daher wurde in diesen Fällen der posteriori Test (*Post-Hoc-Tests*) nach SCHEFFÉ durchgeführt, der die Möglichkeit bietet, Grundgesamtheiten einzeln gegeneinander zu testen. Dieser Test basiert auf einer Prüfung von Erwartungswerten für Parameter einzelner Gruppen, die sich als lineare Kontraste abbilden lassen (SCHEFFÉ 1953).

### Nichtparametrische Tests

Nichtparametrische Tests kommen dann zur Anwendung, wenn das vorliegende Datenmaterial die Ansprüche an parametrische Tests nicht erfüllt. Das Auftreten normalverteilter Daten im naturwissenschaftlichen Bereich ist nicht sehr häufig. Dennoch ist eine statistische Absicherung der Vergleiche zwischen verschiedenen Stichproben notwendig und es wurden nichtparametrische Tests angewendet (ZUUR 2007). Zunächst wurde geprüft, ob ein Vergleich von zwei oder mehreren unabhängigen Stichproben erfolgen soll. Für die Auswertung von zwei unabhängigen Stichproben sind folgende Verfahren ausgewählt worden:

- Der MANN-WHITNEY-Test (U-Test) folgt erneut der Nullhypothese ( $H_0$ ), die von  $\mu_1 = \mu_2$  ausgeht. Für beide Grundgesamtheiten wird eine aufsteigende Rangfolge erstellt und der so genannte U-Wert berechnet. Er gibt Auskunft darüber, wie sich die Werte der Gruppen hinsichtlich ihrer Häufigkeit unterscheiden.
- Mithilfe des KOLMOGOROV-SMIRNOV-Z-Tests können, basierend auf den maximalen absoluten Differenzen, Verteilungsunterschiede zwischen den beobachteten Häufigkeiten beider Stichproben untersucht werden. Signifikante Unterschiede zwischen den Verteilungen ergeben sich bei einer entsprechend großen Abweichung.

Wird ein Vergleich mehrerer unabhängiger Stichproben angestrebt, dann bietet sich der KRUSKAL-WALLIS-Test an (KRUSKAL & WALLIS 1952).

- Der KRUSKAL-WALLIS-Test (H-Test) wird häufig auch als "*analysis of variance by ranks*" bezeichnet. Er verfolgt den Vergleich mehrerer unabhängiger Stichproben (ZAR 1999).

Handelt es sich bei den Daten um mehrere verbundene Stichproben, z. B. bei der Auswertung der Trockenmasseentwicklung einzelner Pflanzenbestandteile für Individuen, die auf unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten aufgewachsen sind, dann bietet sich u. a. der FRIEDMANN-Test für eine Auswertung an.

- Dieser Test beruht auf der Erfassung mittlerer Rangzahlen, die für einzelne Testvariablen erstellt werden. Er wird auch als Rangvarianzanalyse bezeichnet, da mithilfe einer einfaktoriellen Varianzanalyse geprüft wird, ob die einzelnen Faktorstufen ( $k$ ) systema-

tische Unterschiede aufweisen (ZAR 1999). Eine Normalverteilung der Daten ist nicht notwendig. Die Nullhypothese geht wiederum davon aus, dass die Stichproben einer Grundgesamtheit entstammen. Mithilfe der ermittelten Rangzahlen erfolgt der Abgleich mit Näherungswerten einer Chi-Quadrat-Verteilung.

- Als zugeordneter a posteriori Test kann der WILCOXON-WILCOX-Test angeschlossen werden. Wie im Beispiel der parametrischen Tests ist herauszufinden, welche Stichproben sich signifikant voneinander unterscheiden (KÖHLER et al. 2002).

### Chi-Quadrat-Test ( $\chi^2$ -Quadrat)

Für jene Verteilungen, die innerhalb einzelner Häufigkeitsklassen über eine ausreichende Stichprobenanzahl verfügen (Mindestzellenstichprobe:  $n = 5$ ), ist der CHI-QUADRAT-Test geeignet. Hier liegt ein Vergleich zwischen beobachteten ( $n_{ij}$ ) und erwarteten ( $\hat{n}_{ij}$ ) Häufigkeiten in einer tabellarischen Anordnung (i: Zeile, j: Spalte) zu Grunde die zur Prüfung eventuell vorhandener Zusammenhänge innerhalb einer Grundgesamtheit, geeignet sind. Ausgehend von  $H_0$ , die besagt, dass kein Zusammenhang zwischen den entsprechenden Variablen besteht, erfolgt die Berechnung eines Prüfmaßes aus den genannten Häufigkeiten. Dieses leitet sich wie folgt her (BROSIUS 2004, SACHS & HEDDERICH 2006):

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \frac{(n_{ij} - \hat{n}_{ij})^2}{\hat{n}_{ij}} \quad \text{Gleichung 32}$$

Die Größen  $n$  und  $m$  stehen für Zeilen- und Spaltenzahlen dieser Tabelle, deren Summe der Quotienten aus allen Feldern den eigentlichen Chi-Quadrat-Wert bildet. Neben der Mindestzellenstichprobe besteht die Restriktion, eine Tabelle mit mehr als 5 Feldern zu erstellen.

### Multiple Einzelvergleiche

Eine Besonderheit bilden multiple Einzelvergleiche, die anhand paarweiser Vergleiche der Rangsummen signifikante Unterschiede zwischen Grundgesamtheiten abbilden. Sie folgen auf den H-Test, wenn dieser eine Ablehnung der Nullhypothese ( $H_0$ : gleiche Grundgesamtheiten) auf dem Signifikanzniveau  $p \leq 0,05$  ergeben hat. Für jede betrachtete Gruppe (z. B. Bodendeckungsvariante) wird dem Chi<sup>2</sup>-Ansatz gemäß ein mittlerer Rang  $\bar{R}_i$  gebildet, der aus dem Verhältnis zwischen Rangsumme und Stichprobenumfang ( $\bar{R}_i = R_i / n_i$ ) resultiert. SACHS & HEDDERICH (2006) geben folgende Formulierungen für die Nullhypothese auf dem Niveau  $p \leq 0,05$ :



$$|\bar{R}_i - \bar{R}_{i'}| > \sqrt{d \cdot \chi_{k-1; 0,95}^2 \cdot \left[ \frac{n(n+1)}{12} \right] \left[ \frac{1}{n_i} + \frac{1}{n_{i'}} \right]} \quad \text{Gleichung 33}$$

Mit  $n_i$  werden die Stichproben bezeichnet, während  $k$  die Anzahl der zu vergleichenden Gruppen beschreibt. Für den Vergleich von  $k$  ergibt sich folgende Herleitung:

$$\binom{k}{2} = \frac{k!}{(k-2)!2!} = \frac{k(k-1)(k-2)!}{(k-2)!2!} = k(k-1)/2 \quad \text{Gleichung 34}$$

In diesem Ansatz ist  $d = 1$ . Dies ändert sich jedoch, wenn viele gleiche Beobachtungen auftreten (Bindungen). Dann wird  $d$  mithilfe der folgenden Gleichung definiert:

$$d = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{i=r} (t_i^3 - t_i)}{n^3 - n} \quad \text{Gleichung 35}$$

Die Angabe  $t_i$  bezeichnet jeweils gleiche Rangplätze in der  $i$ -ten Bindung (KÖHLER et al. 2002). Es ist zu beachten, dass die Nullhypothese nach Gleichung 33 auch abgelehnt wird, wenn der Stichprobenumfang  $n_i \geq 6$  ist. In diesem Fall und beim Auftreten ungleicher Stichprobenumfänge ( $n_i \geq 6$ ;  $k \geq 4$ ), die miteinander verglichen werden sollen, lautet die Gleichung nun:

$$\left| \frac{\bar{R}_i}{n_i} - \frac{\bar{R}_{i'}}{n_{i'}} \right| > \sqrt{\chi_{k-1; 1-\alpha}^2 \cdot \left[ \frac{n(n+1)}{12} \right] \left[ \frac{n_i + n_{i'}}{n_i n_{i'}} \right]} \quad \text{Gleichung 36}$$

Weitere Restriktionen bezüglich der Anwendung dieser Berechnung sind, dass von den  $n$  Beobachtungen mindestens 75 % unterschiedliche Werte aufweisen müssen. Daraus leitet sich die Schlussfolgerung ab, dass maximal 25 % Bindungen (siehe oben) sind zulässig (SACHS & HEDDERICH 2006). Ein Behandlungsunterschied wird nach dieser Formel nur auf dem Signifikanzniveau 100 % akzeptiert. Diese multiplen Einzelvergleiche kommen im Rahmen der vorliegenden Arbeit immer dann zur Anwendung, wenn die unterschiedlichen Pflanzenparameter (Sprosslänge, Wurzellänge, Wurzelhalsdurchmesser, Trockenmasse) der Sand-Birken in Abhängigkeit von den einzelnen Bodendeckungsvarianten gegeneinander getestet werden.

### Richtungsvektoren

Um eine Aussage zur durchschnittlichen monatlichen Windrichtung ableiten zu können, wurde die trigonometrische Methode zur Berechnung mittlerer Vektoren in zirkularen Systemen gewählt (BATSCHLET 1981, MARDIA & JUPP 2000). Ausgehend von einem Einheitskreis, in dessen Zentrum sich der Ursprung ( $x = 0$ ;  $y = 0$ ) des Koordinatensystems

befindet, gelten die in Abbildung 21 dargestellten Bedingungen. Der Winkel  $\varphi_i$  beschreibt die Lage des korrespondierenden Einheitsvektors  $e_i$ . Dieser ist, bezogen auf die Berechnung der mittleren monatlichen Windrichtung, durch  $x_i$  und  $y_i$  eindeutig definiert.

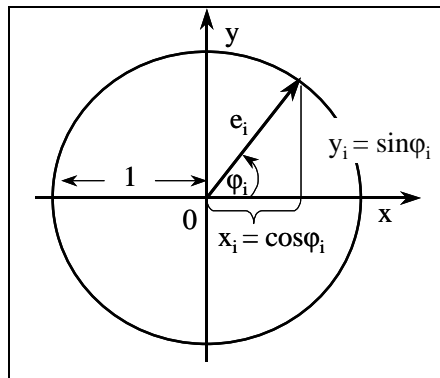


Abb. 21: Berechnungskomponenten eines Einheitsvektors im zirkulären System (modifiziert nach BATSCHLET 1981).

Die arithmetischen Mittelwerte aus allen Windrichtungswerten eines Monats ergeben sich wie folgt:

$$\bar{x} = \frac{1}{n} (\cos \varphi_1 + \cos \varphi_2 + \dots + \cos \varphi_n) \quad \text{Gleichung 37a}$$

$$\bar{y} = \frac{1}{n} (\sin \varphi_1 + \sin \varphi_2 + \dots + \sin \varphi_n) \quad \text{Gleichung 37b}$$

Der Wert  $n$  bezeichnet den Stichprobenumfang, welcher in die Berechnung eingeht.

Von abschließendem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Ableitung des Vektors  $r$ , der sich aus den bereits beschriebenen Koordinaten ( $\bar{x}$  und  $\bar{y}$ ) ergibt. Ferner kann der

Gesamtvektor ( $R$ ) aus den quadrierten Einzelwertsummen ermittelt werden.

$$r = (\bar{x}^2 + \bar{y}^2)^{1/2} \quad \text{Gleichung 38}$$

$$R = \left[ \left( \sum x_i \right)^2 + \left( \sum y_i \right)^2 \right]^{1/2}, \quad R = nr \quad \text{Gleichung 39}$$

Diese Formulierungen lassen sich in einer Form zusammenfassen wie sie in Gleichung 40 dargestellt ist. Erkennbar ist hier die Zusammenführung der Gleichungssysteme 37 a und b.

$$r = \frac{1}{n} \left[ \left( \sum \cos \varphi_i \right)^2 + \left( \sum \sin \varphi_i \right)^2 \right] \quad \text{Gleichung 40}$$

Für die anschließende Berechnung der mittleren Windrichtung ( $\bar{\varphi}$ ), deren mathematische Formulierung aus der nachfolgenden Gleichung zu entnehmen ist, finden erneut die arithmetischen Mittel der Koordinaten Verwendung. Zu beachten ist an dieser Stelle die

notwendige Addition der Berechnung mit  $180^\circ$ , wenn das arithmetische Mittel für x einen Wert kleiner Null annimmt.

$$\bar{\varphi} = \arctan(\bar{y}/\bar{x}) \quad \text{falls } \bar{x} > 0 \quad \text{Gleichung 41}$$

$$\bar{\varphi} = 180^\circ + \arctan(\bar{y}/\bar{x}) \quad \text{falls } \bar{x} < 0 \quad \text{Gleichung 42}$$

Für den Fall, dass die arithmetischen Mittel von x und y den Wert Null besitzen, ergibt sich auch für  $r = 0$ .

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Morphologische Studien zur Artbestimmung für alle Versuchsanlagen

Für die eindeutige Zuordnung der Verjüngungspflanzen zur Baumart *B. pendula* wurden in Anlehnung an HIBSCH-JETTER (1994), ROLOFF & BÄRTELS (1996), GODET (1999) und SCHMIEDER (2000) folgende Merkmale an jedem Individuum angesprochen, die jedoch nicht mit zusätzlichen morphologischen Messungen unterlegt wurden:

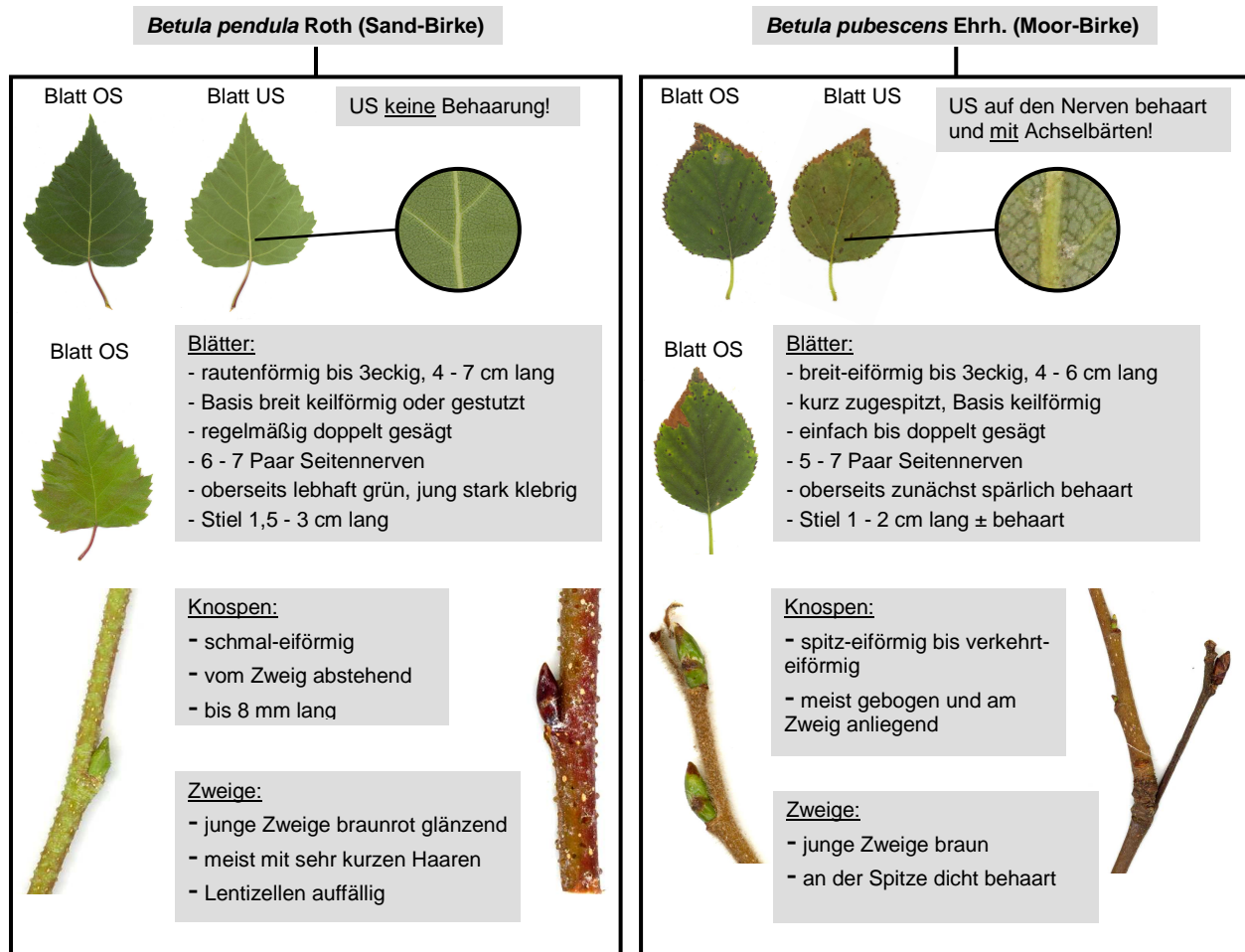
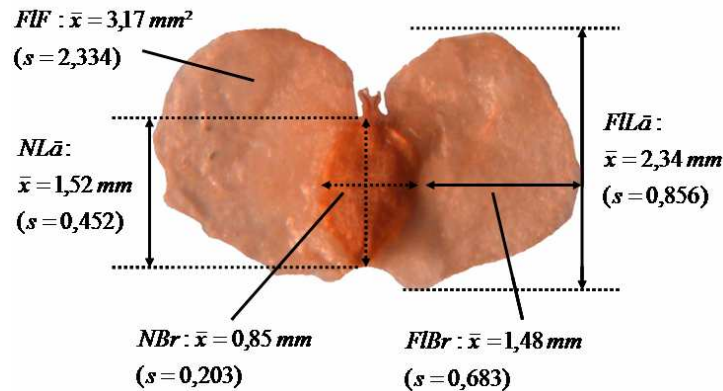


Abb. 22: Gegenüberstellung der wichtigsten äußeren Artmerkmale von *Betula pendula* Roth (Sand-Birke) und *Betula pubescens* Ehrh. (Moor-Birke).

Als Ergebnis dieser Ansprache war lediglich in zwei Fällen davon auszugehen, dass es sich bei den entsprechenden Verjüngungspflanzen bereits nach den äußeren Merkmalen nicht um *B. pendula* handelt. Diese beiden Verjüngungspflanzen wurden daher aus allen weiteren Betrachtungen ausgeschlossen. Eine weiter führende Bewertung der Genauigkeit, die von einer ausschließlich nach morphologischen Merkmalen durchgeführten Artansprache (Phänotyp) zu erwarten ist, soll Gegenstand des Diskussionsteils sein (siehe Abschnitt 4.1.1, S. 201).

Die Quantifizierung morphologischer Eigenschaften bezieht sich lediglich auf die erfassten Diasporen. In der nachfolgenden Abbildung 23 sind die wesentlichen Größen wie Nüsschen-

breite (NBr), Nüsschenlänge (NLä), Flügelbreite (FIBr), Flügellänge (FILä) und Flügelfläche (FIF in mm<sup>2</sup>) für Stichproben von 150 Diasporen zusammengefasst, die von drei unterschiedlichen Untersuchungsflächen stammen. Erkennbar ist, dass sowohl Nüsschen als auch Flügel höhere Werte in der Längsachse im Vergleich zur Querachse aufweisen. Daraus leiten sich entsprechende Quotienten ab, welche mehrheitlich einen Wert > 1,0 annehmen (Tabelle 6).



Tab. 6: Kenngrößen der 150 Diasporen, aus den Fallen der Flächen A bis C.

Quotient	min - mittel - max	r	p
NLä_NBr	1,12 - 1,79 - 2,47	0,726	***
FILä_FIBr	1,08 - 1,69 - 3,38	0,934	***
FILä_FIF	0,44 - 1,07 - 3,79	0,963	***
FIBr_FIF	0,28 - 0,61 - 1,23	0,955	***

Abb. 23: Ergebnisse der Diasporenvermessung für *B. pendula*.

Darüber hinaus verdeutlicht der Korrelationskoeffizient von  $r = 0,934$  ( $p \leq 0,001$ ) einen hoch signifikanten Zusammenhang zwischen Flügellänge und Flügelbreite. Das Verhältnis zwischen Flügellänge bzw. Flügelbreite und der Fläche des Flügels ergibt ebenfalls einen sehr starken Zusammenhang. Insgesamt belegen die Angaben zur Standardabweichung (siehe Abbildung 23) innerhalb der Einzelgrößen, dass erhebliche Unterschiede in der morphologischen Ausbildung der Diasporen bestehen. Die genannten Größen sollen im Rahmen der Diskussion für einen Vergleich mit anderen Untersuchungen herangezogen werden.

### 3.2 Altbestandsparameter

Um das Wachstum des Oberstandes für den betrachteten Altersbereich von 80 bis 113 Jahren beschreiben zu können, werden im folgenden Abschnitt waldwachstumskundliche Parameter ausgewertet. Das Hauptaugenmerk gilt hier der Sand-Birke. Die bestandesbildende Baumart Fichte ist in diesem Zusammenhang einerseits als potentieller Konkurrent für die fruktifizierenden Birken des Oberstandes anzusehen, andererseits in ihrer Wirkung auf das Bestandesinnenklima, die Bodenvegetation und die Verjüngung von Bedeutung. Hinsichtlich der Wachstumsparameter von *P. abies* werden lediglich die Baumpositionen, Dimensions- und Höhenwerte in die Betrachtungen einbezogen. Diese zeigen auf allen Flächen ein vergleichsweise homogenes Bild. Aus einer zufällig ausgewählten Stichprobe von 50 Fichten jeder Untersuchungsfläche [A bis F, n = 300] werden die nachfolgenden Ergebnisse zusammengefasst. Die arithmetischen Mittelwerte der Höhenmessungen für die Gemeine Fichte als dominierende

Baumart liegen (Untersuchungsflächen A bis F) in einem Bereich zwischen 26,2 m und 28,8 m. Darüber hinaus lassen sich für die genannten Stichproben geringste Höhenwerte von 13,4 m und Maximalwerte von 33,8 m angeben. Als arithmetisches Mittel des BHD-Wertes hingegen ergibt sich über alle Flächen ein Wertebereich zwischen 37,3 cm und 40,7 cm. Das Minimum ist mit 14,0 cm anzugeben, während ein BHDmax von 75,6 cm ermittelt werden konnte. Für die einzelbaum- bis truppweise eingemischten Sand-Birken sollen Aussagen zum Wachstums- und Fruktifikationspotenzial abgeleitet werden, die in spätere Modellbetrachtungen einfließen (siehe Abschnitte 3.2.2, S. 81 und 3.3.2.1, S. 94).

### 3.2.1 Wachstumsparameter der Samenbäume von *B. pendula*

Als Datengrundlage zur Einschätzung der Samenbäume von *B. pendula* auf den drei Hauptuntersuchungsflächen A bis C dient ein Stichprobenumfang von insgesamt 153 Individuen. Die Sand-Birken der Fläche B erreichen mit einer mittleren Baumhöhe von 23,4 m größere Werte als die Individuen der Flächen A und C. Der gesamte Höhenrahmen auf den Flächen A bis C umfasst einen Bereich zwischen 7,5 m (Minimum) und 30,6 m (Maximum). Auf den Flächen zweiter Kategorie (D bis F) wurden Baumhöhen in einem Bereich von 19,1 m (Minimum) bis 31,4 m (Maximum) ermittelt. Das arithmetische Höhenmittel der Samenbäume von *B. pendula* liegt auf diesen Flächen zwischen 24,8 m und 27,6 m (siehe Tabelle 7). Insgesamt unterscheiden sich die Baumhöhen der Samenbäume auf den Flächen A bis F signifikant auf dem Niveau  $p = 0,001$  (nichtparametrischer Kruskal-Wallis-Test,  $df = 5$  ; Chi-Quadrat 20,313). Die Ergebnisse der Signifikanzniveaus aus den Einzelvergleichen des Mann-Whitney-Tests sind Tabelle 8 zu entnehmen.

Tab. 7: Deskriptive Ergebnisdarstellung zur Höhenmessung der Samenbäume von *B. pendula* auf den Untersuchungsflächen erster und zweiter Kategorie (A bis F).

Höhen [m]	Flächen 1. Kategorie			Flächen 2. Kategorie		
	A	B	C	D	E	F
<b>n</b>	64	70	19	30	20	15
<b>Mittelwert</b>	22,8	23,4	20,9	24,8	24,8	27,5
<b>Median</b>	25,0	25,4	22,1	26,0	24,5	28,8
<b>s</b>	7,0	5,6	5,1	5,3	3,4	3,3
<b>Min</b>	7,5	8,3	10,3	20,2	19,1	19,5
<b>Max</b>	30,6	30,0	27,8	30,4	31,1	31,4

Da die Brusthöhendurchmesser der Samenbäume auch in die späteren Modellbetrachtungen einfließen, werden nachfolgend die flächenspezifischen Durchmesser-Häufigkeitsverteilungen (A bis F) dargestellt. Erkennbar ist eine erhebliche Durchmesserspreitung für die Samenbäume aller Untersuchungsflächen. Das arithmetische Mittel des BHD's erreicht für Sand-Birken auf der

Fläche A [n = 64] mit 33,3 cm die höchsten Werte im Vergleich zu den übrigen Untersuchungsflächen. Vereinzelt, besonders stark dimensionierte Mutterbäume der Sand-Birke finden sich auf den Flächen A (BHDmax = 55,6 cm) und F (BHDmax = 63,2 cm). Für diesen Wachstumsparameter hat der nichtparametrische Kruskal-Wallis-Test ebenfalls höchst signifikante Unterschiede zwischen den flächenspezifischen, mittleren BHD-Werten ergeben ( $p = 0,000$ ;  $df = 5$ ).

Tab. 8: Ergebnisse der Mittelwertvergleiche für die Wachstumsparameter Baumhöhe [m] und BHD [cm] der Samenbäume auf den Flächen A bis C mithilfe des nichtparametrischen Mann-Whitney-Tests (U-Test). Angegeben sind die Signifikanzniveaus:  $p > 0,05$  nicht signifikant,  $p \leq 0,05^*$ ,  $p \leq 0,01^{**}$  und  $p \leq 0,001^{***}$ .

BHD der Samenbäume [cm]						
	A <sub>BHD</sub>	B <sub>BHD</sub>	C <sub>BHD</sub>	D <sub>BHD</sub>	E <sub>BHD</sub>	F <sub>BHD</sub>
A <sub>h</sub>		0,000***	0,086n.s.	0,277n.s.	0,000***	0,110n.s.
B <sub>h</sub>	0,956n.s.		0,589n.s.	0,000***	0,398n.s.	0,000***
C <sub>h</sub>	0,042*	0,025*		0,003**	0,306n.s.	0,003**
D <sub>h</sub>	0,231n.s.	0,155n.s.	0,001***		0,000***	0,406n.s.
E <sub>h</sub>	0,888n.s.	0,659n.s.	0,014*	0,203n.s.		0,000***
F <sub>h</sub>	0,005**	0,002**	0,000***	0,030*	0,016*	
	A <sub>h</sub>	B <sub>h</sub>	C <sub>h</sub>	D <sub>h</sub>	E <sub>h</sub>	F <sub>h</sub>

Höhe der Samenbäume [cm]

Darüber hinaus kann anhand des Chi-Quadrat-Tests gezeigt werden, dass höchst signifikante Unterschiede zwischen den Häufigkeitsverteilungen (Klassenbreite 5 cm) in Abbildung 23 bestehen (Chi-Quadrat 126,359;  $df = 11$ ;  $p = 0,000$ ).

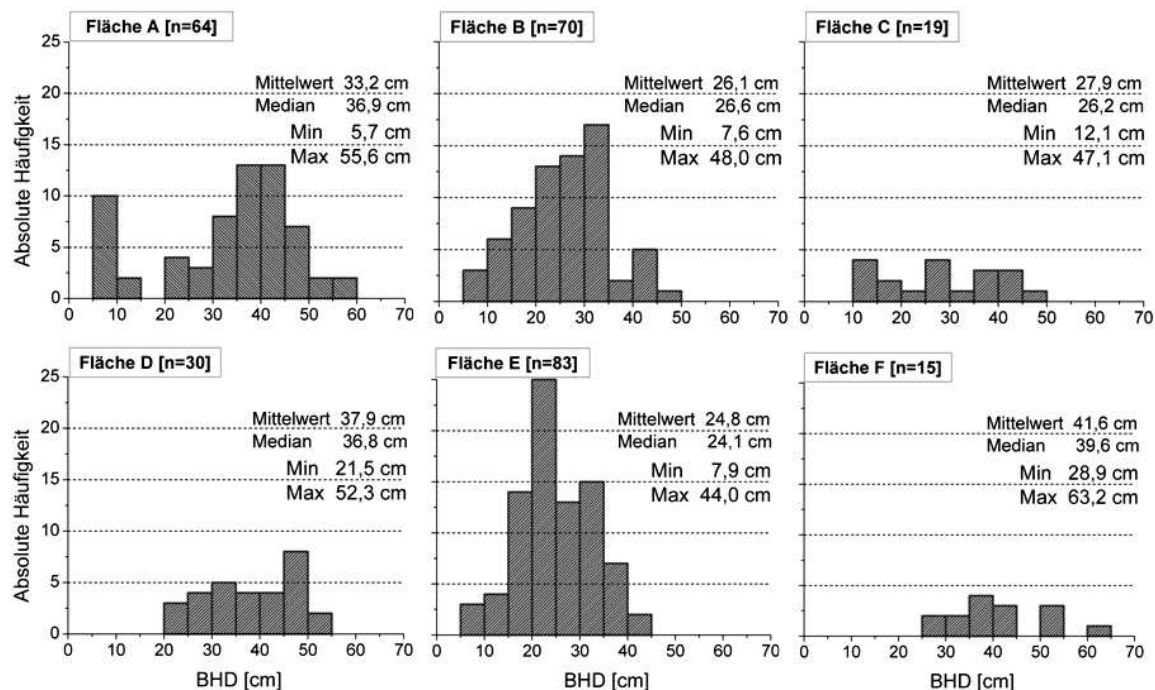


Abb. 23: Durchmesser-Häufigkeitsverteilungen der Samenbäume (*B. pendula*) auf den Untersuchungsflächen A bis F.

Des Weiteren sind die allometrischen Beziehungen zwischen BHD [cm] und Baumhöhe [m] aus Abbildung 24 zu entnehmen, die aufgrund der späteren Verwendung nur für die Flächen der ersten Kategorie (A bis C) dargestellt sind. Der mathematische Zusammenhang wird in diesen Abbildungen mittels logarithmischer Regressionsgleichung dargestellt. Die Stärke des Zusammenhangs zwischen diesen beiden Wachstumsgrößen wird besonders an den Wachstumsparametern der Individuen auf den Flächen A ( $R^2 = 0,864$ ;  $p \leq 0,001$ ) und C ( $R^2 = 0,849$ ;  $p \leq 0,001$ ) deutlich. In diesem Fall erreichen die Sand-Birken der Fläche B bei den genannten Wachstumsgrößen ein Bestimmtheitsmaß ( $R^2$ ) von 0,686 ( $p \leq 0,001$ ). Diese Art der Ausgleichsfunktion für *B. pendula* geht u. a. auf LOCKOW (1998) zurück (Abschnitt 2.8, S. 66).

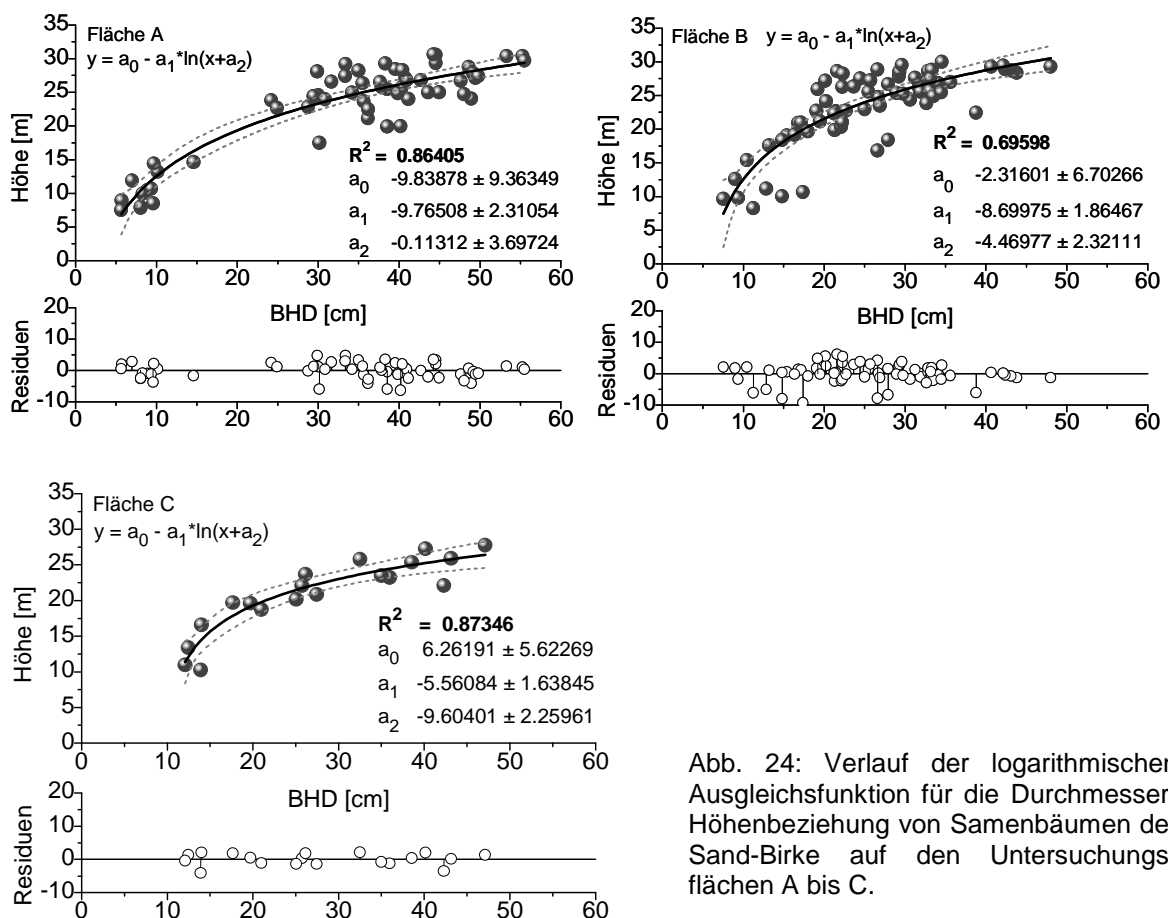


Abb. 24: Verlauf der logarithmischen Ausgleichsfunktion für die Durchmesser-Höhenbeziehung von Samenbäumen der Sand-Birke auf den Untersuchungsflächen A bis C.

Als weitere mögliche Ausgleichsfunktion ist der quadratische Ansatz, u. a. nach BUGMANN (1994), denkbar (Abschnitt 2.8, S. 66). Die entsprechenden Parameter der quadratischen Funktion und die Anpassungsgüte der Funktion sind der nachfolgenden Tabelle 9 zu entnehmen.

Tab. 9: Darstellung der Durchmesser-Höhenbeziehung für *B. pendula* auf den Untersuchungsflächen A bis C anhand einer quadratischen Funktion nach BUGMANN (1994).

Fläche	Quadratische Funktion	$R^2$	$p$
A	$y = 3,2404 + 0,9419x - 0,009x^2$	0,863	0,000
B	$y = -0,1948 + 1,4417x - 0,0184x^2$	0,702	0,000
C	$y = 0,501 + 1,1664x - 0,0135x^2$	0,855	0,000



Erkennbar ist lediglich eine leichte Verbesserung des Bestimmtheitsmaßes für die Regressions-schätzung auf der Fläche B ( $R^2 = 0,702$ ;  $p \leq 0,000$ ).

### 3.2.2 Einschätzung der Fruktifikation

#### 3.2.2.1 Baum- und Kronenparameter zur Abbildung des Fruchtbehangs

In Anlehnung an Arbeiten von CANCINO (2003), WAGNER et al. (2004), HEMERY et al. (2005) und SCHWARZE (2006) ist zu prüfen, ob allometrische Beziehungen zwischen den Wachstumsparametern bestehen, die auf das Fruktifikationspotenzial von Einzelbäumen schließen lassen. Bevor eine Einschätzung der allometrischen Beziehungen zwischen einzelnen Kronen- und Baumparametern erfolgen kann, müssen diese quantifiziert werden. Als wesentliche Kronenmerkmale, die über Vitalität und Konkurrenzfähigkeit eines Altbaumes entscheiden und gleichzeitig Rückschlüsse auf den potenziellen Fruchtbehang zulassen, sind die horizontale und die vertikale Kronenausdehnung zu nennen. Diese Parameter sind außerdem wesentliche Berechnungsgrundlagen zur Bestimmung der Kronenmantelflächen. Die nachfolgenden Betrachtungen bleiben auf eine Analyse der Allometrie zwischen Kronendurchmesser und Kronenmantelfläche begrenzt. In Tabelle 10 sind zunächst die charakteristischen Kronenparameter der Sand-Birken auf den Untersuchungsflächen D, F bis I zusammengefasst. Die durchschnittliche Kronenlänge (KrL) liegt zwischen 9,6 m und 13,5 m, was gleichzeitig einem mittleren Kronenprozent (Kr %) zwischen 36,8 % und 48,5 % entspricht. Als horizontale Kronendurchmesser (KrDmax) ergeben sich im Mittel Werte zwischen 4,4 m und 7,7 m.

Tab. 10: Darstellung der Baum- und Kronenparameter (min – mittel - max) für die Sand-Birken der Untersuchungsflächen D, F, G, H und I.

Fläche	BHD [cm]	KrL [m]	Kr % [%]	KrDmax [m]
D [n = 30]	21,5 - <b>37,9</b> - 52,3	7,1 - <b>12,2</b> - 19,5	28,2 - <b>47,4</b> - 69,6	2,4 - <b>5,9</b> - 10,0
F [n = 15]	28,9 - <b>41,6</b> - 63,2	6,4 - <b>13,5</b> - 19,2	32,8 - <b>48,5</b> - 64,6	4,2 - <b>7,7</b> - 12,2
G [n = 23]	28,0 - <b>38,0</b> - 53,6	2,3 - <b>10,7</b> - 15,4	12,2 - <b>42,8</b> - 57,2	1,7 - <b>5,9</b> - 9,8
H [n = 10]	24,3 - <b>33,5</b> - 41,4	7,2 - <b>9,6</b> - 13,0	28,1 - <b>36,8</b> - 48,9	2,8 - <b>4,4</b> - 6,6
I [n = 20]	26,3 - <b>40,1</b> - 51,3	8,9 - <b>12,2</b> - 18,7	36,0 - <b>44,6</b> - 55,8	5,0 - <b>7,5</b> - 10,5

Die Datengrundlagen der genannten Kronenparameter erfüllen sowohl das Kriterium der Varianzhomogenität als auch das Kriterium der Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test). Daher besteht die Möglichkeit, die Daten varianzanalytisch auszuwerten bzw. parametrische Tests anzuwenden. Insgesamt ergeben sich signifikante Unterschiede hinsichtlich der drei dargestellten Kronenparameter, die lediglich auf einem Niveau von  $p \leq 0,05$  (ANOVA,  $df = 4$ ) angesiedelt sind. Die Ergebnisse der Scheffé-Vergleichstests für die Kronenlänge und die maximale horizontale Kronenausdehnung sind in Tabelle 11 enthalten. Der Einzelvergleich für

die Kronenprozente hat in keinem Fall signifikante Unterschiede ergeben. Im Gegensatz dazu wird deutlich, dass insbesondere die horizontalen Kronenausdehnungen (KrDmax) der Sand-Birkenmutterbäume auf den Flächen F und H Unterschiede aufweisen. Auf der Fläche H bleiben die horizontalen Kronendimensionen signifikant hinter denen der Flächen I und F zurück. Auch bezüglich der Kronenlänge ergeben sich signifikante Unterschiede zwischen den Sand-Birken der Flächen H und F (Scheffé-Prozedur,  $p = 0,046$ ), während die Mutterbäume der übrigen Flächen in ihren Kronendimensionen ähnlich ausgebildet sind.

Tab. 11: Ergebnisse der Scheffé-Prozedur als Einzelvergleich zwischen den Samenbäumen der Untersuchungsflächen D, F bis I, bezogen auf die Kronenlänge (KrL in m) und die maximale horizontale Kronenausdehnung (KrDmax in m). Angegeben sind die Signifikanzniveaus:  $p > 0,05$  nicht signifikant,  $p \leq 0,05^*$ ,  $p \leq 0,01^{**}$  und  $p \leq 0,001^{***}$ .

		KrL der Samenbäume [m]					
		D <sub>KrL</sub>	F <sub>KrL</sub>	G <sub>KrL</sub>	H <sub>KrL</sub>	I <sub>KrL</sub>	
D <sub>KrDmax</sub>			0,733n.s.	0,574n.s.	0,262n.s.	1,000n.s.	D <sub>KrL</sub>
F <sub>KrDmax</sub>	0,075n.s.			0,108n.s.	0,046*	0,774n.s.	F <sub>KrL</sub>
G <sub>KrDmax</sub>	1,000n.s.	0,047*			0,915n.s.	0,668n.s.	G <sub>KrL</sub>
H <sub>KrDmax</sub>	0,195n.s.	0,000***	0,194n.s.			0,324n.s.	H <sub>KrL</sub>
I <sub>KrDmax</sub>	0,077n.s.	1,000n.s.	0,045*	0,000***			I <sub>KrL</sub>
		D <sub>KrDmax</sub>	F <sub>KrDmax</sub>	G <sub>KrDmax</sub>	H <sub>KrDmax</sub>	I <sub>KrDmax</sub>	
		KrDmax der Samenbäume [m]					

Die Einzeldarstellungen der linearen Zusammenhänge (Tabelle 12) zwischen den Wachstumsgrößen BHD, Kronenlänge und horizontaler Kronenausdehnung belegen zunächst flächen-spezifische Unterschiede.

Tab. 12: Zusammenfassung der linearen Zusammenhänge (Maßkorrelationskoeffizient  $r$  nach Pearson) zwischen der unabhängigen Wachstumsgröße BHD [cm] und den davon beeinflussten Werten maximaler Kronendurchmesser (KrDmax [m]) und Kronenlängen (KrL [m]). Ferner wird der lineare Zusammenhang zwischen horizontaler (KrDmax [m]) und vertikaler (KrL [m]) Kronenausdehnung dargestellt. Angegeben sind die Signifikanzniveaus:  $p > 0,05$  nicht signifikant,  $p \leq 0,05^*$ ,  $p \leq 0,01^{**}$ ,  $p \leq 0,001^{***}$ .

Fläche	BHD - KrDmax				BHD - KrL				KrDmax - KrL			
	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	r	p	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	r	p	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	r	p
D [n=30]	0,540	0,157	0,785	0,000***	5,217	0,181	0,512	0,005 **	7,949	0,607	0,363	0,127n.s.
F [n=15]	0,548	0,171	0,971	0,000***	3,505	0,240	0,597	0,019 *	5,036	1,108	0,484	0,068n.s.
G [n=23]	-1,783	0,203	0,672	0,000***	1,044	0,255	0,540	0,008 **	5,163	0,944	0,603	0,002 **
H [n=10]	-1,880	0,186	0,854	0,002 **	8,064	0,047	0,138	0,702n.s.	7,514	0,487	0,315	0,376n.s.
I [n=20]	-1,845	0,142	0,746	0,000***	9,122	0,076	0,237	0,313n.s.	9,716	0,323	0,192	0,414n.s.
[n=98]	-0,725	0,189	0,780	0,000***	4,037	0,200	0,511	0,000***	6,258	0,832	0,526	0,000***

Der flächenübergreifend hohe Korrelationskoeffizient von 0,780 ( $p \leq 0,000$ ) für den linearen Zusammenhang zwischen der unabhängigen Variable BHD und dem maximalen Kronendurchmesser (KrDmax) verdeutlicht die Stärke des Zusammenhangs, der im Vergleich dazu für die Wachstumsgröße Kronenlänge mit  $r = 0,511$  ( $p \leq 0,000$ ) geringer ausfällt. Die Kombination der

Kronenparameter Durchmesser und Länge weist ebenfalls einen schwächeren linearen Zusammenhang ( $r = 0,526$ ;  $p \leq 0,000$ ) auf, der zudem flächenbezogen stark variiert. Die Sand-Birken der Flächen D, F und G zeigen stärkere Zusammenhänge zwischen den Wachstumsparametern, als die Mutterbäume der Flächen H und I. Hinsichtlich der berechneten Kronenmantelflächen (modifizierte Methodik nach PRETZSCH 2001) ergeben sich arithmetische Mittelwerte von 47,9 m<sup>2</sup> Fläche H, 88,7 m<sup>2</sup> Fläche G und 132,7 m<sup>2</sup> für die Sand-Birken der Fläche I. Die Werte der Standardabweichung liegen zwischen 17,9 (Fläche H), 42,4 (Fläche G) und 43,9 (Fläche I). Die Lage der maximalen Kronenausdehnung entlang der vertikalen Kronenachse wurde lediglich für die Flächen G bis I ermittelt. Die nachfolgenden Darstellungen bleiben daher auf diese Flächen begrenzt. Da sich die Kronenmantelfläche aus den Größen Kronenlänge und Kronendurchmesser ableitet, besteht hier ein unmittelbarer mathematischer Zusammenhang. Für alle Altbäume der Flächen G bis I [ $n = 53$ ] ergeben sich folgende Regressionsgleichungen der Abbildungen 25a und b, die diese allometrischen Beziehungen zwischen den Wachstumsparametern belegen. Erkennbar ist bei der regressionsanalytischen Betrachtung über alle Flächen, dass der Zusammenhang zwischen KrDmax und KrM wesentlich enger ( $R^2 = 0,701$ ,  $p \leq 0,01$ ) ausfällt als zwischen den Größen KrL und KrM ( $R^2 = 0,474$ ,  $p \leq 0,01$ ).

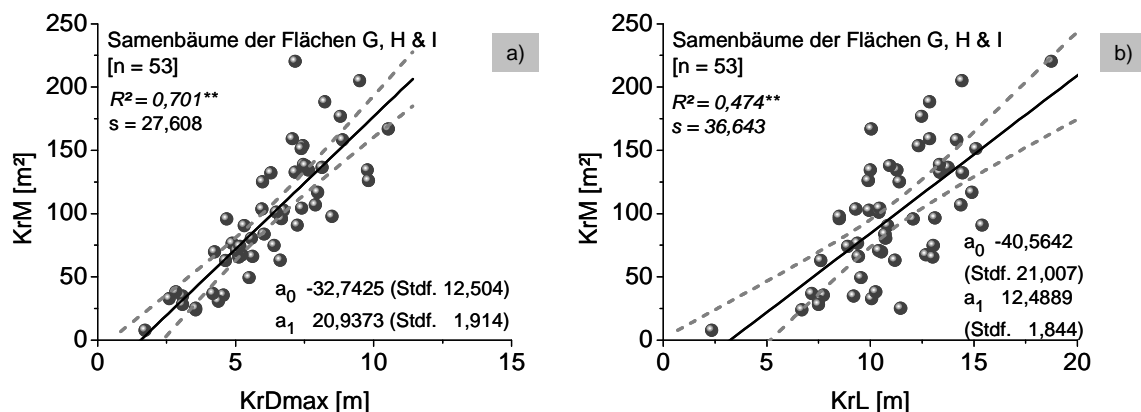


Abb. 25: Darstellung der allometrischen Beziehungen zwischen a) maximaler, horizontaler Kronenausdehnung (KrDmax in m) und Kronenmantelfläche (KrM in m<sup>2</sup>), b) Kronenlänge (KrL in m) und Kronenmantelfläche (KrM in m<sup>2</sup>) für die Sand-Birken der Untersuchungsflächen G, H und I.

### Analysen an Teilsegmenten der Krone

Diesem Betrachtungsansatz folgend, stellt sich außerdem die Frage nach allometrischen Beziehungen innerhalb des Kronenraumes, die sich u. a. auf Stichproben in Form von Teilsegmenten beziehen. Diese stellen zunächst einen Kronenausschnitt dar und führen zu einer Verknüpfung zwischen Kronenaufbau (Belaubung, Verzweigung) und Fruchtbehang. Grundlage ist in diesem Fall die Prüfung allometrischer Beziehungen zwischen quantitativen (Anzahl) und

qualitativen (Trockenmasse) Kronenbestandteilen und einem entsprechenden Fruchtbehang an Teilssegmenten der Krone. Erläuterungen grundlegender Entnahmekriterien sind im Abschnitt 2.3.4 (S. 38) des Methodenteils erläutert. Für die Darstellung der Ergebnisse aus den Vollbaumaufnahmen der Flächen E und G werden alle Triebabschnitte vom Stammfußpunkt bis zum terminalen Kronensegment einbezogen, um die Verteilung des Fruchtbehangs am Baum zu beschreiben. Ausgewählt wurde der Mittendurchmesser des jeweiligen Segments zwischen zwei Verzweigungspunkten. Die Einzeldarstellungen in Abbildung 26 zeigen den Zusammenhang zwischen mittlerem Segmentdurchmesser und der kumulierten Anzahl von Kronenbestandteilen (Blätter, Blüten- und Fruchtstände) als logistische Funktionen (siehe Abschnitt 2.8, S. 66), die sowohl für Einzelsegmente (Abbildungen 26a, b und e) als auch für die Vollbäume (Abbildungen 26f und d) angepasst wurden. Die Anpassungsgüte der logistischen Modelle ist mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 > 0,9$  ( $p \leq 0,000$ ) überwiegend sehr gut.

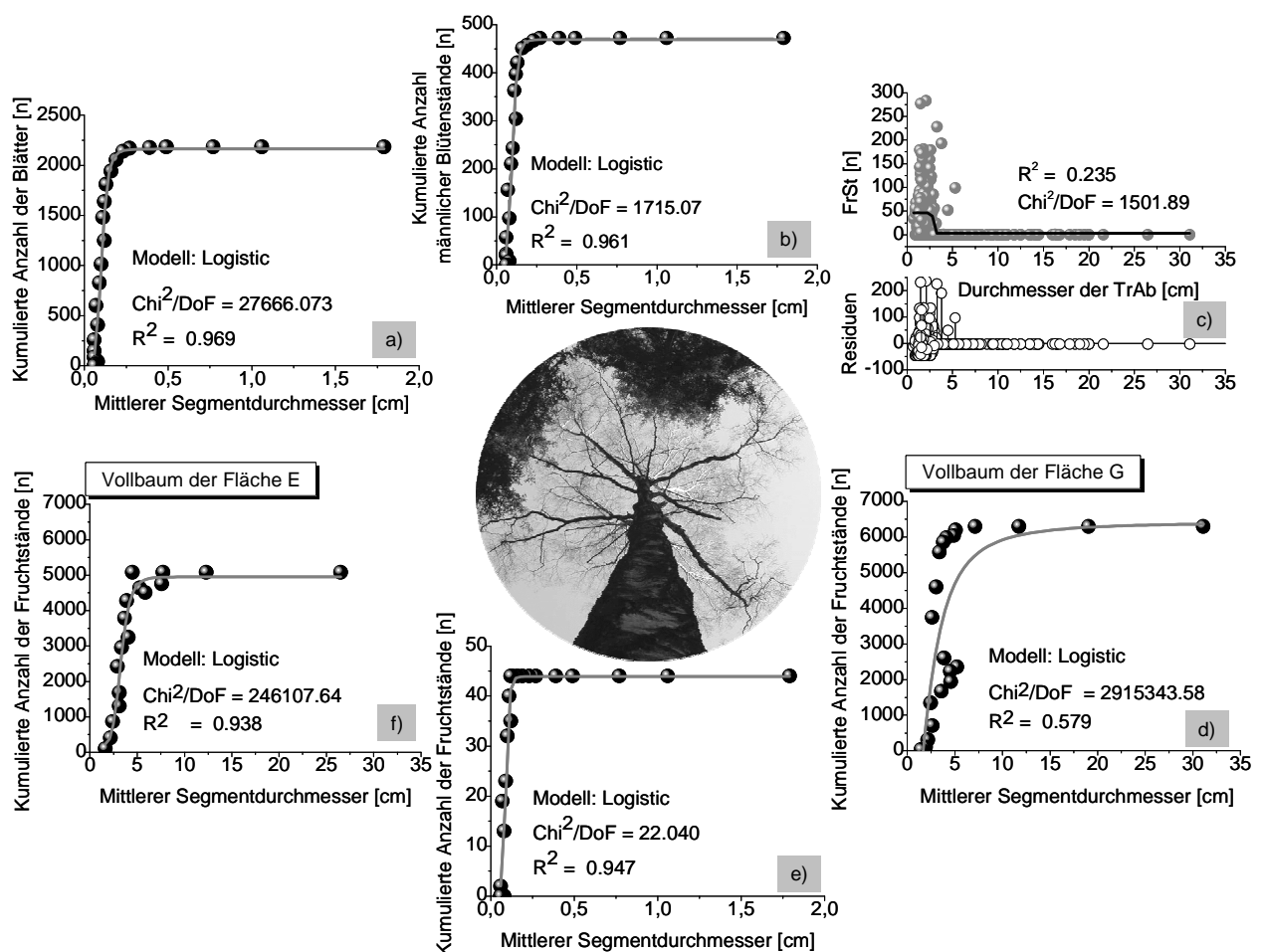


Abb. 26: Darstellung der Zusammenhänge zwischen den mittleren Segments- bzw. Triebabschnittsdurchmessern und den Kronenbestandteilen (Blätter, männliche Blütenstände, Fruchtstände) der Mutterbäume. Die Abbildungen a, b und e enthalten Auswertungen, die auf Teilssegmenten beruhen. Im Vergleich dazu basieren die Darstellungen c, f und d auf Vollbaummessungen.

Eine Ausnahme bildet die Funktion für den Vollbaum der Fläche G mit  $R^2 = 0,579$ . Aus den Abbildungen geht außerdem hervor, dass männliche Blütenstände, Fruchtstände und Blätter vorwiegend an sehr dünnen Triebabschnitten ( $\leq 3$  cm) vorhanden sind, während sie an Abschnitten mit stärkerem Durchmesser fehlen. Insgesamt konnten Fruchtstände an den Probestämmen beider Flächen erst ab einer Verzweigungsstärke von 4,5 cm (Fläche E) bzw. 5,3 cm (Fläche G) erfasst werden. Die nachfolgende Tabelle 13 enthält eine Zusammenstellung der Funktionsparameter für die Abbildungen 26a bis d.

Tab. 13: Parameter der logistischen Funktionen (siehe Abschnitt 2.8, S. 66) zur Verknüpfung der Kronenbestandteile aus den Abbildungen 26a bis d.

Abb.	$a_1$	Fehler ( $a_1$ )	$a_2$	Fehler ( $a_2$ )	$x_0$	Fehler ( $x_0$ )	$b_1$	Fehler ( $b_1$ )
a	39,21	122,178	2162,91	60,516	0,10	0,004	6,02	1,201
b	14,57	26,972	469,06	14,398	0,10	0,004	7,12	1,534
c	46,59	2,611	3,13	2,846	2,87	0,099	40,18	45,455
d	-3245,35	9892,980	6416,50	1333,047	2,32	2,426	1,99	1,997
e	1,47	2,556	43,93	1,493	0,09	0,003	10,29	2,764
f	195,42	415,149	4953,73	221,415	3,29	0,138	7,03	1,911

In der Darstellung sind die Fruchtstandszahlen, wegen der in Abschnitt 2.3.4 (S. 38) beschriebenen Aufnahmekriterien für die Mittendurchmesser  $< 2$ cm, nicht mehr auf noch kleinere Abschnittseinheiten bezogen worden. Die Information einer weiteren Verzweigung des Endabschnitts ist den Stichprobenaufnahmen zu entnehmen. Als ein Ergebnis dieser zehn umfassend untersuchten Triebabschnitte, die ebenfalls den Vollbäumen entstammen, ergibt sich als arithmetisches Mittel der vorgefundenen Verzweigungen eines Triebabschnitts ein Wert von 701,4. Grundlegendes Interesse galt der Prüfung linearer Zusammenhänge zwischen einzelnen Betrachtungseinheiten. Diese geben Auskunft über Wachstumsgrößen, lassen aber auch Rückschlüsse auf den Fruchtbehang zu. Sehr straffe Korrelationen ergeben sich für die Beziehung Anzahl der Verzweigungen am Triebabschnitt zur Anzahl der Blätter. Dies trifft ebenso für männliche Blütenstände zu ( $R^2 = 0,90$ ;  $p \leq 0,000$ ). Gleichermäßen besteht eine starke Abhängigkeit zwischen der Anzahl an Blättern und männlichen Blüten. Das Bestimmtheitsmaß erreicht hier einen Wert von 0,96 ( $p \leq 0,000$ ). Die Trockenmasse eines einzelnen Blattes kann im Vergleich dazu exakt bestimmt werden, da zwischen Anzahl der Blätter und der ermittelten Trockenmasse ebenfalls eine sehr straffe Korrelation besteht ( $R^2 = 0,95$ ;  $a_0 = 1,049$ ;  $a_1 = 0,034$ ). Die mittlere Trockenmasse eines einzelnen Birkenblattes beträgt danach 0,035 mg (Standardabweichung 0,003). Das Hauptaugenmerk lag jedoch in der Überprüfung allometrischer Beziehungen zwischen den Untersuchungsgrößen Verzweigung, Blätter, männliche Blütenstände und dem Fruchtbehang. In den nachfolgenden Streudiagrammen, 27a bis i, sind die linearen Regressionsfunktionen und die daraus resultierenden Bestimmtheitsmaße für die quantitativen Größen abgebildet. Aus den hierfür entscheidenden Abbildungen 27e, f und h geht jedoch kein

signifikanter Zusammenhang zwischen der jeweiligen Messgröße und dem Fruchtbehang hervor. Gleiches gilt für die Gegenüberstellung von Blatt- bzw. Zweigtrockenmassen zum ermittelten Fruchtbehang.

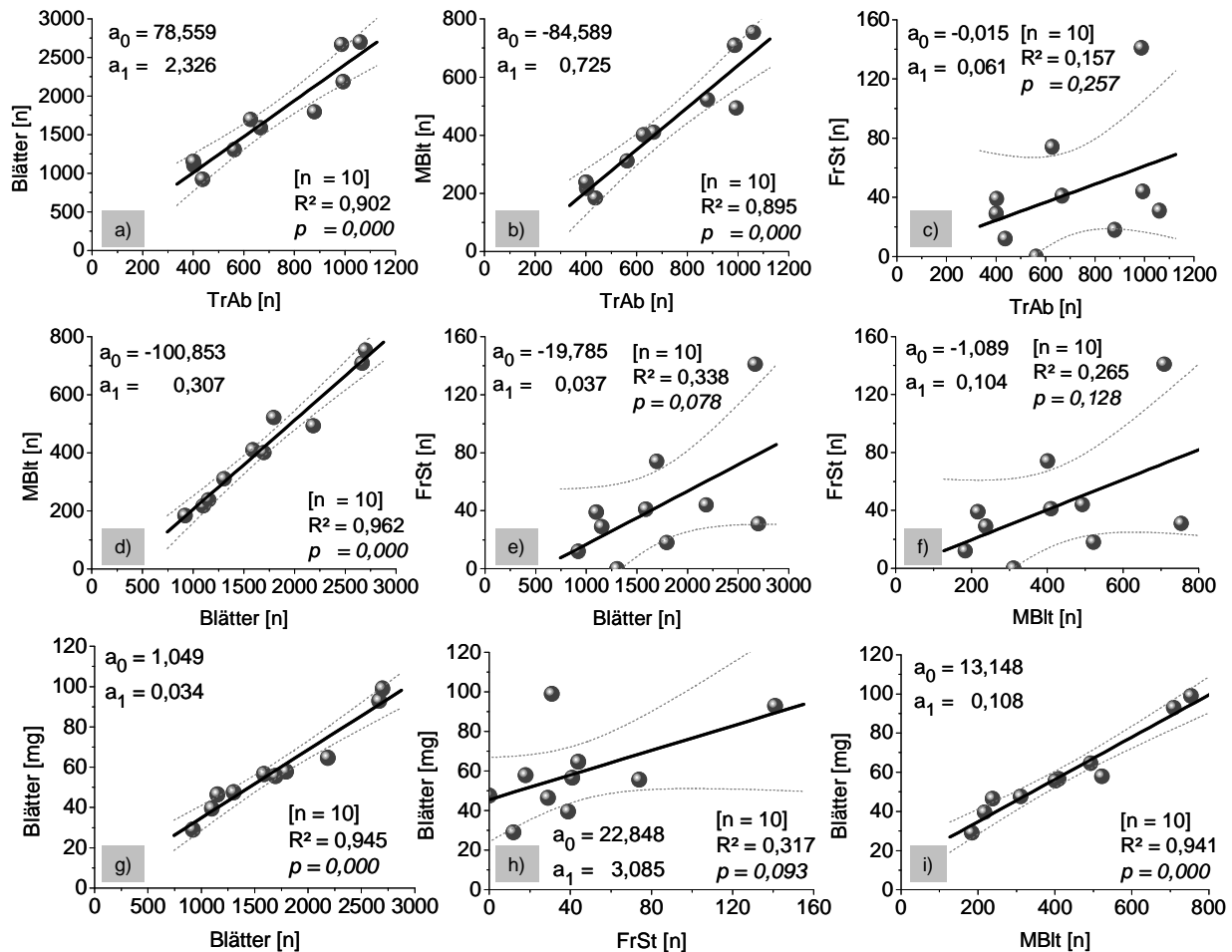


Abb. 27: Die Darstellungen a) bis i) enthalten lineare Zusammenhänge zwischen einzelnen Kronenbestandteilen (Triebabschnitte - TrAb, Fruchtstände - FrSt, Männliche Blütenansätze - MBlt) an zufällig ausgewählten Kronensegmenten der Mutterbäume.

Anhand der Regressionsanalyse lässt sich auch in diesem Fall nur ein schwacher Trend zwischen Kronenbestandteilen und Fruchtbehang mit  $R^2 = 0,317$  nachweisen, der jedoch nicht signifikant ist ( $p = 0,090$ ).

### 3.2.2.2 Probefällungen und Schätzungen des Fruchtbehangs

Die Auswertung der Fruktifikationsansprache anhand der im Abschnitt 2.3.4 beschriebenen Vollaufnahmen hat ergeben, dass die Sand-Birke der Fläche E 5080 Fruchtstände ausgebildet hatte (SCHWARZE 2006). Der 88 jährige Mutterbaum verfügte über einen BHD von 33,8 cm und eine Höhe von 24 m. Für die zweite, ebenfalls 88 jährige Sand-Birke der Fläche G, ergibt sich ein BHD von 43 cm und eine Baumhöhe von 25,7 m. Die ermittelte Anzahl ausgebildeter Fruchtstände beträgt 6508. Für die daraus resultierende Berechnung der tatsächlich produzierten

Diasporen ist davon auszugehen, dass, in Anlehnung an zehn Stichprobennahmen, etwa 450 bis 650 Diasporen in einem Fruchtstand enthalten sind. Damit ergeben sich Diasporenzahlen für die beiden genannten Sand-Birken zwischen 2,3 - 3,3 Millionen (Fläche E) und ca. 2,9 - 4,2 Millionen (Fläche G). Neben diesen Vollbaumannsprachen wurden im Rahmen der genannten Diplomarbeit Schätzungen des Fruchtbehangs mithilfe des Programms BRANCH von CANCINO (2003) durchgeführt. Die entsprechenden Anwendungsrestriktionen und Modellierungsergebnisse sind detailliert in der Diplomarbeit von SCHWARZE (2006) dargelegt. Aus diesem Grund enthält der folgende Abschnitt lediglich eine stark komprimierte Form jener Daten, die unmittelbar in die Fruktifikationsschätzung einfließen sollen. Gemäß der Versuchsanlage und Bestandesauswahl ergeben sich sowohl standörtlich als auch bestandesbezogen geringe Unterschiede zwischen den Versuchsflächen und den darauf befindlichen Mutterbäumen der Sand-Birke. Die Altersspanne der beprobten Mutterbäume lag zwischen 88 und 107 Jahren. Die Durchmesserstreue (BHD) umfasste 27,5 cm bis 53,6 cm. Grundlage der mathematischen Darstellung des Zusammenhangs zwischen BHD und der Anzahl ausgebildeter Fruchtstände bildete in der Arbeit von SCHWARZE (2006) ein Stichprobenumfang von sechs Samenbäumen, der mit großem Aufwand durch die beschriebenen Vollaufnahmen sowie mehrfach wiederholte Stichprobeninventuren erhoben wurde. In Abbildung 28a sind dem jeweiligen Brusthöhen-durchmesser die ermittelten Diasporenmengen je Samenbaum [ $n = 6$ ] gegenübergestellt. Es ergibt sich ein unmittelbarer Zusammenhang, der über eine logistische Funktion beschrieben werden kann. Mit steigendem Durchmesser des Samenbaumes steigt danach auch die Anzahl ermittelter Diasporen. Mit der Einordnung der erfassten Diasporenmengen in drei Klassen des Fruchtbehangs, die sich bereits in Darstellung a) abzeichnen, soll geprüft werden, ob sich diese Aussage noch deutlicher beschreiben lässt.

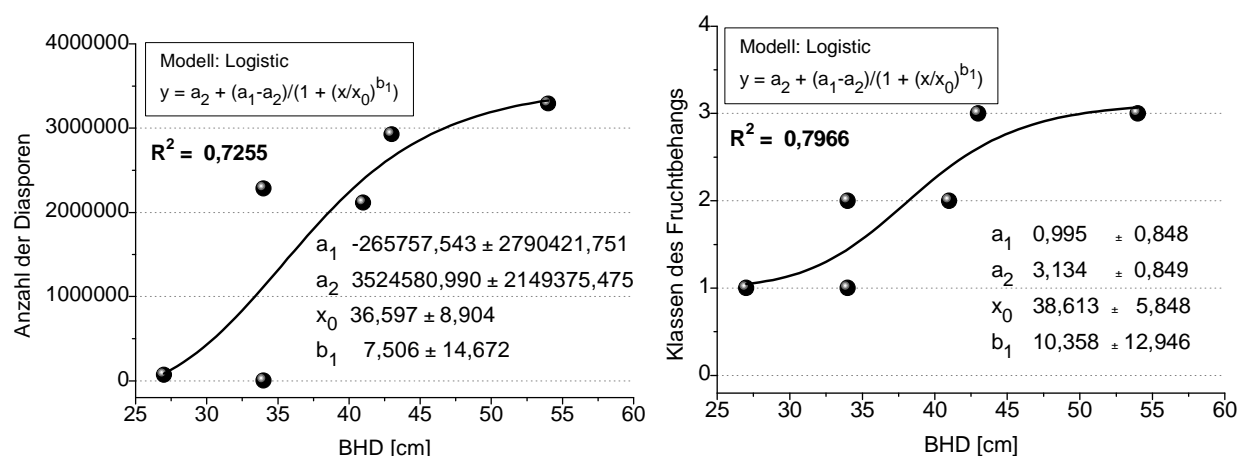


Abb. 28: a) Ergebnisse der empirischen Erhebung des Fruchtbehangs an sechs gefällten Mutterbäumen unterschiedlicher Dimension und b) Ausgleichsfunktion bei einer Einteilung des Fruchtbehangs in Klassen.

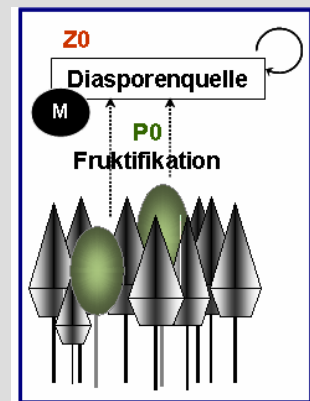
Die ausgewählten Klassen kennzeichnen geringen (1. Klasse:  $> 0 - < 1.2$  Millionen Diasporen), mittleren (2. Klasse:  $\geq 1.2$  Millionen -  $< 2.4$  Millionen Diasporen) und starken (3. Klasse:  $> 2.4$  Millionen Diasporen) Fruchtbehang. In Abbildung 28b ist das Ergebnis der logistischen Ausgleichsfunktion dargestellt. Erkennbar ist die geringfügig verbesserte Anpassung der logistischen Ausgleichsfunktion ( $R^2 = 0,797$ ), die ebenfalls eine langsame Annäherung an einen zurückgehenden Fruchtbehang in geringen Durchmesserbereichen der Mutterbäume zeigt. Der Funktionsverlauf weist darüber hinaus eine deutliche Abflachung (Stagnation) in hohen Durchmesserbereichen  $> 45$  cm auf. Ein weiterführender Vergleich zwischen der begrenzten Verfügbarkeit empirischer Erhebungen und den Modellvorhersagen des Fruchtbehangs mithilfe des Programms WALDSTAT findet sich im Abschnitt 3.3.2.1 (S. 94).



### Fazit: Mutterbäume & Fruktifikation

Die Untersuchungen an fruktifizierenden Sand-Birken der Versuchsflächen im Tharandter Wald haben zu folgenden Ergebnissen geführt:

1) **Wachstumsparameter:** Die Durchmesserentwicklung vorhandener Mutterbäume von *B. pendula* zeigt mit BHD-Werten zwischen 5,7 cm und 63,2 cm, trotz einheitlicher Kriterien zur Auswahl der Versuchsflächen, eine erhebliche Spannweite. Gleiches gilt für die Höhenentwicklung der Sand-Birken. Das arithmetische Mittel der flächenspezifischen Baumhöhen liegt zwischen 20,9 m und 27,5 m. Neben signifikanten Unterschieden hinsichtlich der Entwicklung von Samenbäumen auf den einzelnen Untersuchungsflächen, enthalten auch die Durchmesserklassen von einander abweichende Häufigkeitsverteilungen.



2) **Durchmesser-Höhenbeziehung:** Sowohl die Verwendung der logarithmischen als auch der quadratischen Ausgleichsfunktion für die Beziehung zwischen Durchmesser und Höhe der Sand-Birken auf den Untersuchungsflächen A bis C hat hohe Bestimmtheitsmaße ( $R^2 \geq 0,7$ ) ergeben.

3) **Kronenparameter:** Die ermittelten Kronendimensionen zeigen ebenfalls flächenspezifische Unterschiede. Das mittlere Kronenprozent erreicht Werte zwischen 37 % und 49 %, was einer mittleren vertikalen Kronenausdehnung von 10 m bis 14 m entspricht. In ihrer horizontalen Ausdehnung im Kronenraum erreichen Sand-Birken auf den ausgewählten Untersuchungsflächen durchschnittlich 4 m bis 8 m. Die waldbaulich relevanten Wachstumsgrößen des Kronenraumes (Maximaler Kronendurchmesser - KrDmax, Kronenlänge - KrL, Kronenmantelfläche - KrM) weisen einen straffen linearen Zusammenhang auf. Für Einzelsegmente der Kronen (Blätter, Zweig- und Astrockenmasse, Anzahl männlicher Blütenstände) lassen sich zum Teil starke Allometrien linearer Ausprägung nachweisen.

4) **Fruktifikation:** Mit der Erfassung von Vollbäumen kann die höchst mögliche Genauigkeit der Fruktifikationsansprache realisiert werden, die für beerntete Samenbäume der Flächen E und G zwischen 2,3 und 4,2 Millionen Diasporen je Sand-Birke ergeben hat. Mithilfe einer logistischen Funktion lässt sich der unmittelbare Zusammenhang zwischen Brusthöhendurchmesser (BHD) und Fruchtbehang auf Ebene des Einzelbaumes herstellen.

### 3.3 Diasporenausbreitung

Nachfolgend werden die zeitlichen und räumlichen Komponenten mit einer für die Diasporenausbreitung relevanten Skalierung unterlegt. Flächenspezifische Ausbreitungscharakteristika sollen dargestellt und anschließend in Modellberechnungen integriert werden. Die Ausführungen zu bestandesspezifischen Ausbreitungsmustern haben jedoch nicht den unmittelbaren Vergleich zwischen den Untersuchungsflächen zum Ziel, da die flächenspezifische Ausstattung mit fruktifizierenden Samenbäumen nicht zu allgemein gültigen Aussagen führen kann. Es wird vielmehr angestrebt, die ausgewählten Bestände gleicher Baumarten- und Standortsausstattung als Beispielszenarien zu nutzen. Diese fließen in Erkenntnisse zu zeitlichen und räumlichen Gesetzmäßigkeiten innerhalb dieses Verjüngungsstadiums ein. Eine realitätsnahe Einschätzung des Ausbreitungs- und Verjüngungspotenzials, unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Ausgangsbedingungen für die Samenbäume (Individuenzahl, Mischungsform, Lokalisation, Konkurrenz im Kronenraum etc.), ist eine Zielsetzung der folgenden Ergebnisdarstellungen.

#### 3.3.1 Zeitliche Aspekte

Aussagen zur zeitlichen Ausbreitungsdynamik leiten sich aus den in Tabelle 14a und b dargestellten und monatlich erfassten Diasporendichten ab. Der Stichprobenumfang unterscheidet sich aufgrund der Fallenzahl, die sich durch die beschriebenen Flächenmerkmale ergeben hat. Erkennbar sind die flächenspezifischen Unterschiede der Diasporendichten im gleichen Aufnahmezeitraum. So weisen die Flächen D und F im Untersuchungszeitraum 2003 bis 2004 nicht nur unterschiedlich hohe Werte der mittleren Diasporendichte mit 2.849 Diasporen/m<sup>2</sup> und 1.165 Diasporen/m<sup>2</sup> auf, sondern diese hohen Dichtewerte sind auch innerhalb verschiedener Monate (November und September) erreicht worden (siehe Tabelle 14a). Ähnliches gilt für die Flächen A, B, C und E, deren mittlere Diasporendichten in den Monaten August und September besonders hoch ausfallen. Diese vier Untersuchungsflächen zeigen ebenfalls erhebliche Unterschiede in der absoluten Diasporenanzahl/m<sup>2</sup>. Während für die Flächen B und C mittlere Diasporendichten von maximal 664 Diasporen/m<sup>2</sup> und 613 Diasporen/m<sup>2</sup> erreicht werden, sind diese für die Flächen A und E mit 3.631 Diasporen/m<sup>2</sup> bzw. 2.929 Diasporen/m<sup>2</sup> anzugeben.

Ferner zeigen sich deutliche Unterschiede in den Angaben der Minima und Maxima innerhalb einer Untersuchungsfläche, die sowohl zeitlich als auch räumlich eine erhebliche Dynamik in der Diasporenausbreitung erkennen lassen.

Tab. 14: Arithmetische Mittelwerte, Maxima und Minima der monatlich ermittelten Diasporendichten [m<sup>2</sup>] auf den sechs Untersuchungsflächen A bis F im Tharandter Wald a) für den Zeitraum 2003-2004 sowie b) 2004-2005.

a) Diasporen/m <sup>2</sup>						
Monat/Jahr	Fläche D [n = 82]			Fläche F [n = 125]		
	min	mittel	max	min	mittel	max
Aug 03	226	1.106	19.645	90	1.113	7.353
Sep 03	395	1.900	18.193	55	1.165	11.486
Okt 03	387	2.465	18.015	0	1.044	5.842
Nov 03	6	2.849	11.912	0	528	4.933
Dez 03	2	87	650	0	74	932
Jan 04	0	21	237	0	14	152

b) Diasporen/m <sup>2</sup>												
	Fläche A [n = 30]			Fläche B [n = 30]			Fläche C [n = 30]			Fläche E [n = 67]		
	min	mittel	max	min	mittel	max	min	mittel	max	min	mittel	max
Jul 04	-	-	-	-	-	-	-	-	-	45	299	7.127
Aug 04	1.669	3.631	8.864	304	633	1.162	350	613	1.195	801	2.068	7.973
Sep 04	846	3.346	8.916	120	664	1.217	262	576	1.162	256	2.929	20.774
Okt 04	142	679	1.786	103	194	327	120	230	397	0	1.811	14.977
Nov 04	12	92	191	15	41	84	0	49	95	0	299	2.120
Dez 04	0	46	135	4	40	105	0	24	49	0	115	635
Jan 05	4	23	61	4	18	44	0	11	26	6	63	804
Feb 05	0	8	26	0	4	22	0	3	13	0	27	931
Mrz 05	0	9	29	0	5	24	0	3	14	0	20	642
Apr 05	0	39	1.107	0	2	7	0	1	4	0	2	26
Mai 05	0	4	31	0	2	15	0	1	15	0	6	51
Jun 05	0	1	5	0	0	4	0	0	0	-	-	-
Jul 05	11	100	408	0	42	109	0	15	44	-	-	-
Aug 05	29	100	354	10	41	86	0	15	33	-	-	-
Sep 05	10	43	196	0	16	43	0	8	29	-	-	-
Okt 05	0	35	102	0	10	36	0	11	46	-	-	-
Nov 05	0	1	10	0	1	5	0	0	5	-	-	-
Dez 05	0	2	18	0	1	3	0	0	3	-	-	-

Ein weiterer Aspekt zeitlicher Ausbreitungsdynamik wird durch einen Vergleich der Untersuchungsjahre 2004 und 2005 deutlich, der aufgrund der langen Aufnahmezeiträume auf den Flächen A bis C unmittelbar möglich ist. Auf allen drei Flächen konnten, bei identischem Versuchsaufbau, im Aufnahmejahr 2004 erheblich höhere Diasporenzahlen als im Jahr 2005 festgestellt werden. Ferner zeigt sich, dass im Jahr 2005 über einen Zeitraum von zwei Monaten (Juli und August) ähnliche bzw. identische Werte hoher Ausbreitungsintensität auftreten. Ein starker Rückgang der Diasporendichte lässt sich in beiden Untersuchungszeiträumen 2004 und 2005 für die Monate Dezember bis Juni feststellen, gefolgt von einem abrupten Anstieg in den Monaten Juli bis September. Die nachfolgende Darstellung der relativen Diasporendichten gibt nochmals Aufschluss über den zeitlichen Verlauf der Diasporenfänge. Die relative Diasporendichte (Abbildung 29), die auf Grundlage der monatlichen flächenspezifischen Diasporendichte

berechnet wurde (Erläuterung siehe Abbildungsunterschrift), soll zu einem späteren Zeitpunkt in die Verknüpfung mit meteorologischen Kenngrößen einbezogen werden.

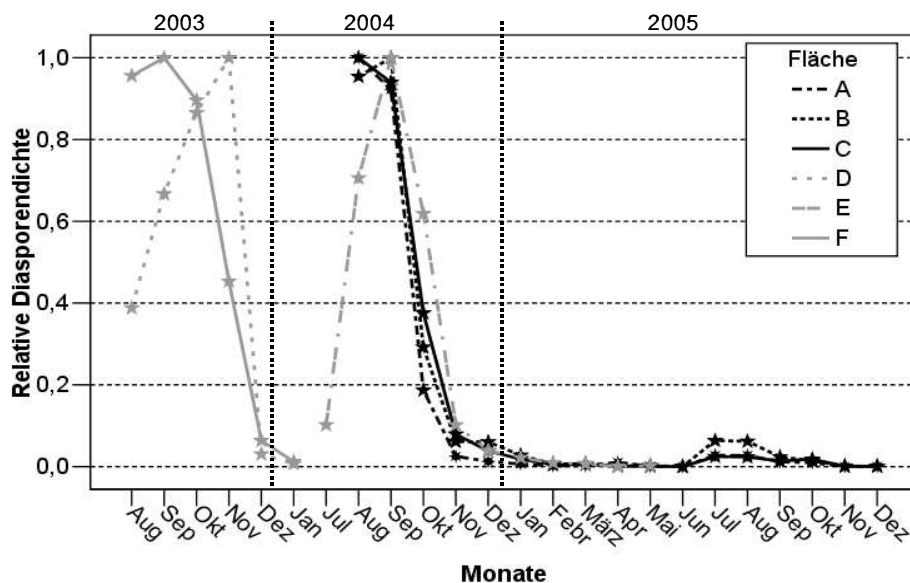


Abb. 29: Zeitlicher Verlauf der relativen Diasporendichte in den Untersuchungsjahren 2003 bis 2005 auf den sechs unterschiedlichen Untersuchungsflächen des Tharandter Waldes. Für die Berechnung der relativen Diasporendichte wurde in Anlehnung an KARLSSON (2001) die mittlere, monatliche Diasporendichte ins Verhältnis zum Maximalwert (= 100 %) der mittleren, monatlichen Diasporendichte jeder Fläche gesetzt.

Die Darstellung zeigt den Rückgang der Diasporendichte im Jahr 2005 gegenüber den Werten des Vorjahres 2004 auf den Untersuchungsflächen A bis C. Innerhalb der drei Monate mit den höchsten Diasporendichten konnten auf diesen Untersuchungsflächen im Mittel lediglich 2,7 % bis 6,6 % der Vorjahreswerte (2004) ermittelt werden.

### 3.3.2 Räumliche Aspekte

In eine umfassende Betrachtung der Ausbreitungs- und Verjüngungsfragen sind räumliche Aspekte einzubeziehen, um kausale Zusammenhänge nachvollziehen und bewerten zu können. Dabei ist die Suche nach einer der Fragestellung angepassten räumlichen Betrachtungsebene von großer Bedeutung (PICKETT et al. 1989, HUNTER 1999, ETTEMA & WARDLE 2002). Grundlage der Analysen zur räumlichen Diasporenausbreitung bildet in den folgenden Ausführungen die Bestandesebene. Dargestellt sind zunächst die summarischen Ergebnisse aller Fallenleerungen auf den sechs Untersuchungsflächen (Abbildung 30; Fläche A bis F), um einen späteren Vergleich zwischen den Ergebnissen der Fallenleerungen und den Modellberechnungen zu ermöglichen.

Den räumlichen Darstellungen können bereits kleinräumige Dichteschwankungen pro  $\text{m}^2$  in Abhängigkeit von der Entfernung zum jeweiligen Samenbaum entnommen werden. Anhand der räumlichen Ausbreitungsmuster sind die Standpunkte der Samenbäume rekonstruierbar. Darüber hinaus kann mithilfe der dargestellten Isolinien für alle sechs Untersuchungsflächen gezeigt werden, dass vergleichsweise kleine Bestandesbereiche über sehr hohe Diasporendichten verfügen.

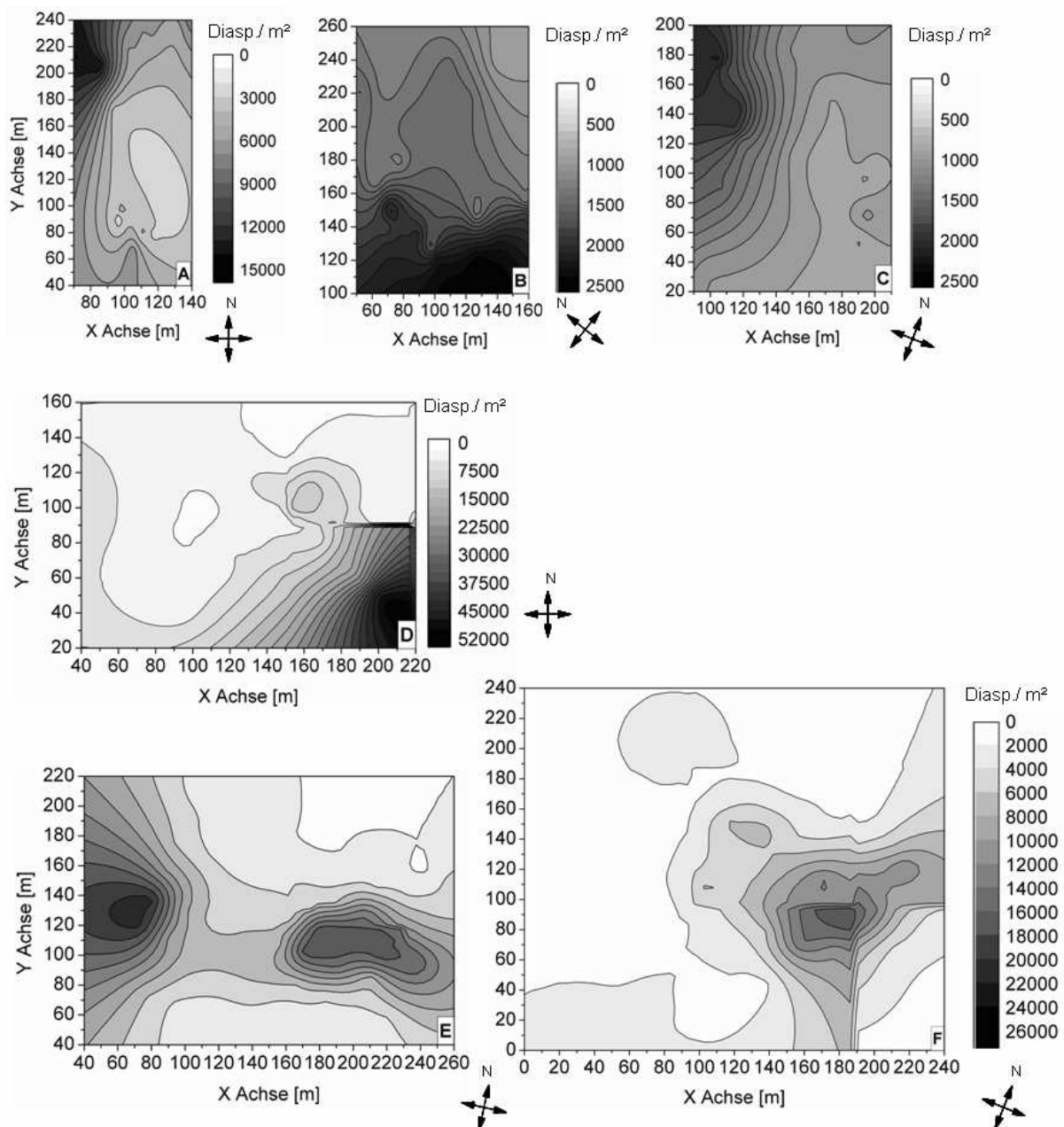


Abb. 30: Räumliche Verteilung der Diasporen [ $\text{m}^2$ ] von *B. pendula* auf den Untersuchungsflächen A bis F. Dabei ist auf die teilweise unterschiedliche Skalierung der Graustufen zu verweisen. Für die Darstellung der Untersuchungsfläche E ist die Legende der Untersuchungsfläche F zu verwenden. (Die Flächenbezeichnungen befinden sich in der unteren rechten Ecke jeder Darstellung.)

Unter Berücksichtigung der unterschiedlichen Untersuchungszeiträume (Fläche D und F: Aug 03 - Jan 04, Fläche E: Jul 04 - Jun 05) und Mutterbaumzahlen in einem Umkreis von  $\pm 150$  m ergeben sich beispielsweise extrem hohe Diasporendichten von bis zu 52.000 pro  $m^2$  für Fläche D. Auf den Flächen E und F werden, bei trupp- bis gruppenweiser Mischung von *B. pendula*, in einem Umkreis von  $\pm 50$  m Diasporendichten von etwa 18.000 bzw. 21.000 pro  $m^2$  erreicht (siehe Abschnitt 2.2.1, S. 31). Richtungseffekte lassen sich aus der grafischen Darstellung nur bedingt ableiten. Daher erscheint die anschließende Modellprognose für eine diesbezügliche Quantifizierung besonders hilfreich. Erkennbar ist eine insgesamt sehr heterogene Diasporendichte, wenn als räumliche Betrachtungsebene die Bestandesfläche zu Grunde gelegt wird.

### 3.3.2.1 Modellierung der Diasporenausbreitung mit WALDSTAT

Zunächst soll kurz auf die Möglichkeit einer vom Durchmesser abhängigen **Fruktifikations-schätzung** im Programm WALDSTAT im Vergleich zu den Ergebnissen (siehe Abschnitt 3.2.2.2, S.86) der Vollbaumberntung und stichprobenbasierten Entnahmen aus dem Programm BRANCH (CANCINO 2003) eingegangen werden. Die verwendeten Funktionen im Programm WALDSTAT wurden im Abschnitt 2.3.5.2 bereits eingehend erläutert. An dieser Stelle ist auf den unterschiedlichen Stichprobenumfang, der den beiden Ansätzen zu Grunde liegt, hinzuweisen. Während die unmittelbare Ansprache der Fruktifikation bzw. das auf Stichproben basierende Verfahren auf einer Grundlage von sechs Samenbäumen beruht, fließen in die nachfolgende Darstellung einer vom Durchmesser abhängigen Fruktifikation die flächenbasierten Schätzungen ( $n = 6$ ) der Alt-bäume von *B. pendula* ein, die auf den Untersuchungsflächen erfasst wurden ( $n = 281$ ). In Ab-bildung 31 sind somit die durchmesserabhängigen Ergebnisse der Fruktifikationsansprache und -schätzung über den Ausgleich einer logarithmischen Funktion (Abschnitt 2.8, S. 66) dargestellt. Die flächenspezifischen Einzelwerte aus der Modellierung mit WALDSTAT können außerdem den Tabellen 15 und 16 entnommen werden. Für die logarithmische Ausgleichsfunktion zwischen dem BHD des Samenbaumes und dem jeweiligen Fruchtbehang ergeben sich für die Parameter  $a_0$  und  $a_1$  Werte von -16.824.320 sowie 5.122.065 mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 = 0,707$  ( $p = 0,036$ ). Vergleicht man diese Vorhersage mit den Berechnungen aus WALDSTAT, dann liegt die größte Übereinstimmung in der anisotropen Modellierung, die mithilfe der allgemeinen von Mises-Funktion durchgeführt wurde (siehe Abschnitt 2.3.5.2, S. 43). Hier ergibt sich ein Funk-tionsverlauf, der deutlich über der Ausgleichsfunktion der Stichprobeninventur nach CANCINO (2003) liegt. Die Parameter, welche sich aus dem logarithmischen Ausgleich der Berechnungen nach der allgemeinen von Mises-Funktion ableiten, sind mit  $a_0 = -6.478.143$  und  $a_1 = 11.626.199$

anzugeben. Das Bestimmtheitsmaß dieser Funktion hat einen Wert von  $R^2 = 0,774$  ( $p = 0,021$ ). Mit der Anwendung dieser Modellansätze zur Schätzung des auf den Einzelbaum bezogenen Fruchtbehangs ergeben sich in einem BHD-Bereich von 20 cm bis 25 cm Werte für den Fruchtbehang  $< 0$ .

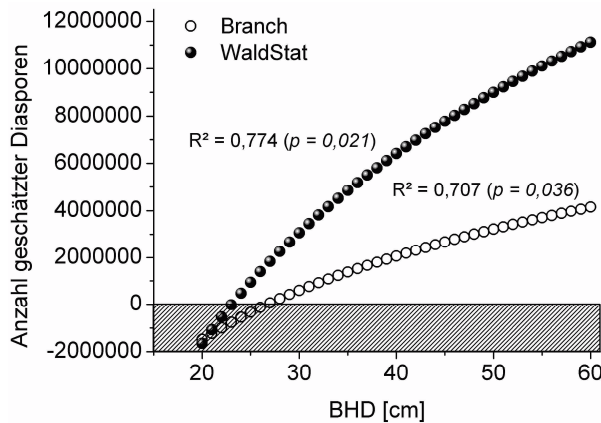


Abb. 31: Modellvorhersagen zur allometrischen Beziehung zwischen BHD und Fruchtbehang mithilfe der Programme BRANCH (CANCINO 2003) und WALDSTAT (NÄTHER & WÄLDER 2003). Als Ausgleich diente die logarithmische Funktion der Form:  $y(\text{BHD}) = a_0 + a_1 \cdot \ln(\text{BHD})$ .

Für die **Modellierung der Diasporenausbreitung** im Programm WALDSTAT wurde die Funktion der Log-Normalverteilung verwandt. Eine Begründung für die Anwendung dieses Modellansatzes ist durch die geringe Diasporenmasse der Baumart *B. pendula* gegeben. Die maximale Ausbreitungsdichte der Diasporen ist daher nicht unmittelbar um den Stammfußpunkt der Samenbäume zu erwarten (CLARK et al. 1998, GREENE et al. 2004). Hinsichtlich der Erläuterung und Bedeutung einzelner Parameter sei an dieser Stelle nochmals auf den Abschnitt 2.3.5.2 im Methodenteil (S. 43) verwiesen.

Zunächst soll eine Modellvorhersage über den jeweils vorliegenden Gesamtzeitraum der Probenahme erfolgen. Wie bereits in den Tabellen 14a und b ersichtlich, ergeben sich sehr unterschiedliche Beprobungszeiträume. Anschließend werden für die Untersuchungsflächen A bis C die Ergebnisse aus monatlichen Modellberechnungen angeführt, die einer detaillierteren Analyse unterzogen werden sollen. Des Weiteren dienen diese monatsbezogenen Betrachtungen als Grundlage für die anschließende Plausibilitätsanalyse anisotroper Vorhersagen. Die vorhandenen Daten für monatspezifische Windrichtungen und Windgeschwindigkeiten finden dabei Berücksichtigung.

### 3.3.2.1.1 Isotrope Modelle

Den isotropen Modellanpassungen ist zu entnehmen, dass die Modellgüte, gemessen am linearen Zusammenhang zwischen realen und geschätzten Werten der Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] mit  $r > 0,5$  ( $p \leq 0,001$ ), trotz sehr unterschiedlicher Werte für die Parameter  $\mu$  und  $\sigma$ , als höchst signifikant einzuschätzen ist. Zwei Gruppen lassen sich hinsichtlich der Modellgüte erkennen: (1) Fläche B,

E und F ( $r > 0,5$ ) sowie (2) Fläche A, C und D ( $r > 0,8$ ). Der Parameter  $\mu$  erreicht Werte zwischen 3,8 und 6,9. *Sigma* nimmt in diesen Schätzungen Werte zwischen 0,2 und 1,4 an. Die mittleren Ausbreitungsdistanzen (MDD - “*Mean Dispersal Distance*“, siehe Abschnitt 2.3.5.2, S. 43) sind in einem Bereich von 37 m bis 67 m angesiedelt. Entsprechend der mittleren Durchmesser aller Mutterbäume, die gleichzeitig auch als Referenzdurchmesser dienen, ergeben sich mittlere Fruktifikationsmengen je Mutterbaum [ $m$ ] von 2,3 Millionen bis 7,4 Millionen Diasporen.

Tab. 15: Übersicht der Parameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ) für die isotrope Verteilung der Diasporen auf den Untersuchungsflächen A bis F. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Mutterbaum (SBI) des angegebenen BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	SBI [n]	BHD [cm]	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	64	33,40	2	3,84	0,34	15.949	15.953	<b>0,832</b>	***	40,8	5.988.992
B	70	26,08	6	6,04	0,96	2.484	2.489	<b>0,588</b>	***	42,8	4.361.639
C	19	27,89	10	6,90	1,41	920	924	<b>0,897</b>	***	37,4	3.044.216
D	30	37,57	8	5,02	0,65	1.319	1.323	<b>0,807</b>	***	45,1	2.341.160
E	83	24,80	3	4,95	0,16	128.364	128.371	<b>0,517</b>	***	66,7	7.349.830
F	15	41,62	6	4,42	0,75	175.479	175.488	<b>0,527</b>	***	37,9	7.398.733

Bezüglich der Strafterme ergeben sich sehr unterschiedliche und somit flächenspezifische Werte. Während die Modellanpassungen der Flächen B, C und D vergleichsweise geringe Strafterme aufweisen, fallen diese für die Flächen A, E und F mit Werten  $> 15.900$  hoch aus. In allen Fällen liegt der Wert des BIC geringfügig über dem AIC (vgl. Abschnitt 2.3.5.2, S. 43).

### 3.3.2.1.2 Anisotrope Modelle

Im Fall der anisotropen Modellanpassung ergibt sich für alle Untersuchungsflächen eine Verbesserung der Korrelationskoeffizienten im Vergleich zum isotropen Fall. Darüber hinaus weisen die Parameter  $\mu$  (3,3 - 4,6) und  $\sigma$  (0,1 - 1,0) geringere Unterschiede zwischen den Modellanpassungen der einzelnen Untersuchungsflächen auf. Das Konzentrationsmaß der Verteilung nimmt in jeder flächenspezifischen Anpassung einen Wert  $0,1 > k < 1,0$  an. Der formgebende Parameter  $v$  der räumlichen Diasporenverteilung liegt in einem Wertebereich zwischen  $-0,9 > v < 0,4$ . Bezogen auf den richtungsgebenden Parameter  $u$  kann somit für alle Untersuchungsflächen eine Ausrichtung der räumlichen Diasporenausbreitung innerhalb des Richtungssektors Nord bis Ost festgestellt werden. Die Flächen B (Himmelsrichtung [Hri]  $1^\circ$ ) und C (Himmelsrichtung  $86^\circ$ ) weisen diesbezüglich die Extremwerte in nördlicher und östlicher Richtung auf. Hinsichtlich der mittleren Ausbreitungsdistanzen (MDD) ergeben sich Werte von 39 m (Fläche A) bis 90



m (Fläche D). Im Rahmen anisotroper Modellanpassungen reichen die Angaben für die mittlere Diasporenproduktion des einzelnen Samenbaumes von 180.000 bis 6.600.000.

Tab 16: Übersicht der Parameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ,  $k$ ,  $u$ ,  $v$ ) für die anisotrope Verteilung der Diasporen auf den Untersuchungsflächen A bis F. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Mutterbaum (SBI) des angegebenen BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fl.	SBI [n]	BHD [cm]	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	$k$	$u$	Hri [Grad]	$v$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	64	33,40	2	3,30	0,67	0,45	0,54	59	-0,89	7.164	7.174	<b>0,928</b>	***	38,75	5.952.244
B	70	26,08	6	4,56	0,58	0,97	1,56	1	0,36	1.329	1.339	<b>0,832</b>	***	77,55	1.062.222
C	19	27,89	10	4,42	0,68	0,97	0,07	86	-0,03	1.254	1.264	<b>0,844</b>	***	85,60	182.892
D	30	37,57	8	3,56	1,03	0,82	1,01	32	0,01	715	724	<b>0,842</b>	***	51,16	5.460.176
E	83	24,80	3	4,34	0,10	0,65	0,77	46	-0,85	133.429	133.444	<b>0,551</b>	***	88,20	2.109.736
F	15	41,62	6	4,26	0,71	0,16	0,85	49	0,01	144.582	144.602	<b>0,629</b>	***	90,20	6.603.280

Im Vergleich zum isotropen Modell weisen die Strafterme AIC und BIC mehrheitlich geringere Werte auf. Eine Ausnahme bilden lediglich die gestiegenen Strafterme der anisotropen Modellanpassungen für Fläche C und E.

### 3.3.2.1.3 Ausbreitungsdistanzen

Neben der Berechnung mittlerer Ausbreitungsdistanzen bietet sich die praxisrelevante Möglichkeit an, ausgehend von der Gesamtdiasporenzahl eines Baumes, relative Anteile abgelagerter Diasporen in Abhängigkeit von der Entfernung zu diesem zu betrachten. Dieser Ansatz geht der Frage nach, in welcher Entfernung etwa 50 % oder 90 % der Diasporen, die einem definierten Samenbaum zugeordnet werden können, abgelagert werden. Grundlage der Berechnungen bildet die Gleichung 12 auf Seite 48 im Abschnitt 2.3.5.2. Mithilfe einer exponentiell steigenden Ausgleichsfunktion (siehe Exponentialfunktion 02, S. 69) werden die berechneten Werte miteinander verbunden und sind in den Abbildungen 32 für den isotropen sowie in Abbildung 33 für den anisotropen Fall dargestellt. Im Fall der isotropen Ausbreitung wird ein großer Anteil der Diasporen auf den Flächen B und C, gemäß der Parameter in Tabelle 15, erst in vergleichsweise hohen Ausbreitungsdistanzen abgelagert. Etwa die Hälfte der Diasporen (50 %) wird auf diesen beiden Flächen nach Schätzung des isotropen Modells in einer Entfernung von mehr als 100 m auf dem Waldboden abgelagert. Die verbleibenden 50 % haben nach mehr als 600 m bzw. 800 m ihr „Ausbreitungsziel“ noch nicht erreicht. Im Vergleich dazu prognostiziert das isotrope Ausbreitungsmodell für die Flächen A sowie D bis F weitaus geringere Distanzen. So werden insbesondere für Fläche A und F bereits in einer Entfernung  $< 50$  m vom Mutterbaum etwa 50 % der Diasporen abgelagert. Von besonderem Interesse für eine realitätsnahe Modellierung

anemochor gesteuerter Samenausbreitung ist die Berücksichtigung des Windeinflusses (u. a. ARADOTTIR et al. 1997, WAGNER 1997). Anhand der flächenspezifischen Darstellungen distanzabhängiger Ablagerungswahrscheinlichkeiten für Diasporen wird deutlich (Abbildung 33), dass diesbezüglich erhebliche Verschiebungen der Anteile abgelagerter Diasporen vorliegen, wenn die Betrachtungen auf die Windrichtung bezogen erfolgen.

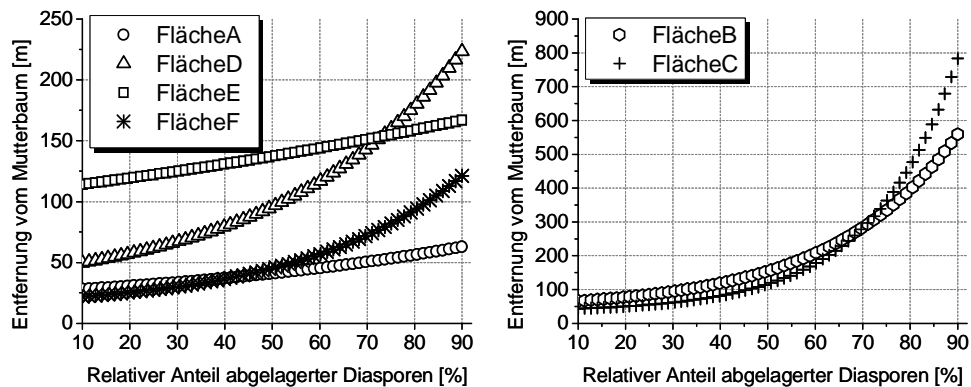


Abb. 32: Flächenspezifischer Verlauf der distanzabhängigen Anteile abgelagerter Diasporen [%] für den isotropen Fall. (Die unterschiedliche Skalierung der Ordinate ist zu beachten.)

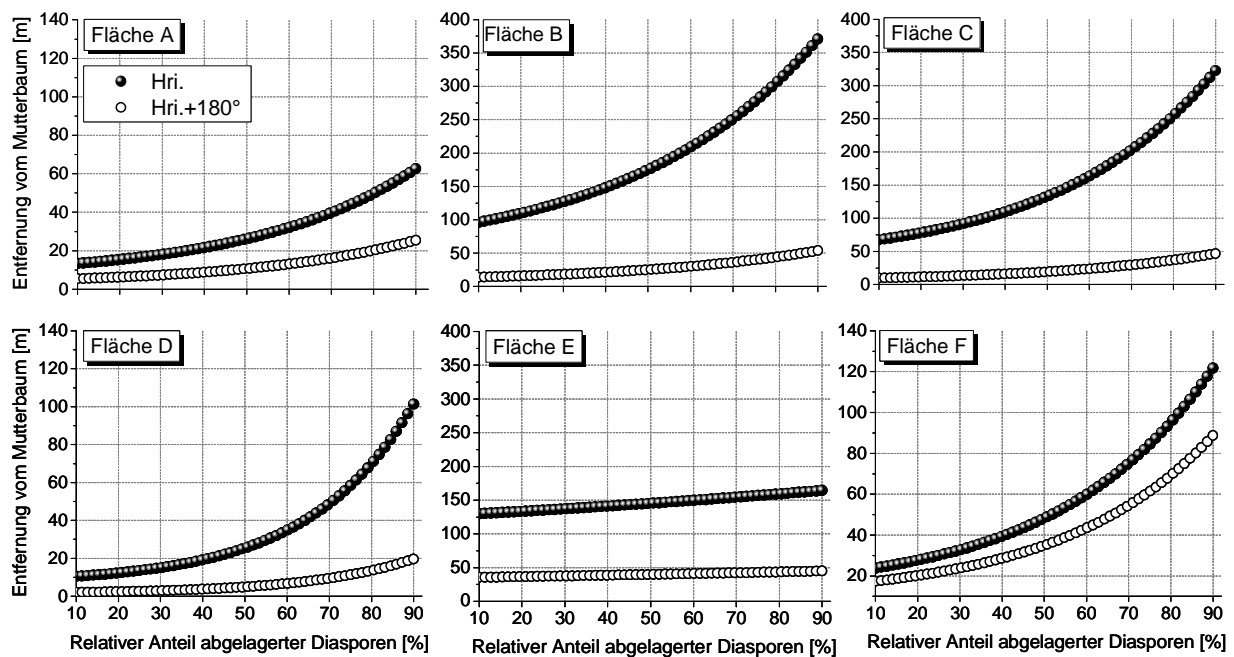


Abb. 33: Flächenspezifischer Verlauf der distanzabhängigen Anteile abgelagerter Diasporen [%] für den anisotropen Fall. Die Abkürzung Hri (Himmelsrichtung) bezeichnet die Ablagerung gemäß der Hauptwindrichtung, während die entgegengesetzte Richtung mit Hri+180° beschrieben ist. (Die Unterschiedliche Skalierung der Ordinate ist zu beachten.)

Entgegen der Hauptwindrichtung (Hri + 180°) verkürzt sich die Ablagerungsdistanz beispielsweise für den Anteil von 50 % der freigesetzten Diasporen um 10 m bis 150 m gegenüber einer Ausbreitung mit der Hauptwindrichtung (Hri). Diese Angaben unterstreichen nochmals die Aussage der anisotropen Modellvorhersagen in Tabelle 16.

### 3.3.3 Monatsbezogene Betrachtungsebene

#### 3.3.3.1 Einflussfaktor Wind

Für eine Klärung kausaler Zusammenhänge zwischen primären Einflussfaktoren wie Windgeschwindigkeit [m/s] und Windrichtung in ihrer Wirkung auf räumliche Ausbreitungsmuster der Diasporen von *B. pendula* ist es sinnvoll, die zeitliche Skala an den Entleerungszyklus der Fallen anzupassen. Die folgenden Ergebnisse schließen jeweils die drei Monate mit größter Ausbreitungsdichte (August bis Oktober 2004, Juli bis September 2005) auf den Untersuchungsflächen A bis C ein. Zunächst erfolgt die Darstellung der monatsbezogenen Werte für Windrichtungen und Windgeschwindigkeiten, deren Einfluss auf die Modellvorhersage zur Diasporenausbreitung mit WALDSTAT anschließend auf der Basis vektorieller Berechnungen für zirkulare Statistik geprüft wird (BATSCHELET 1981, siehe Abschnitt 2.8; S. 66).

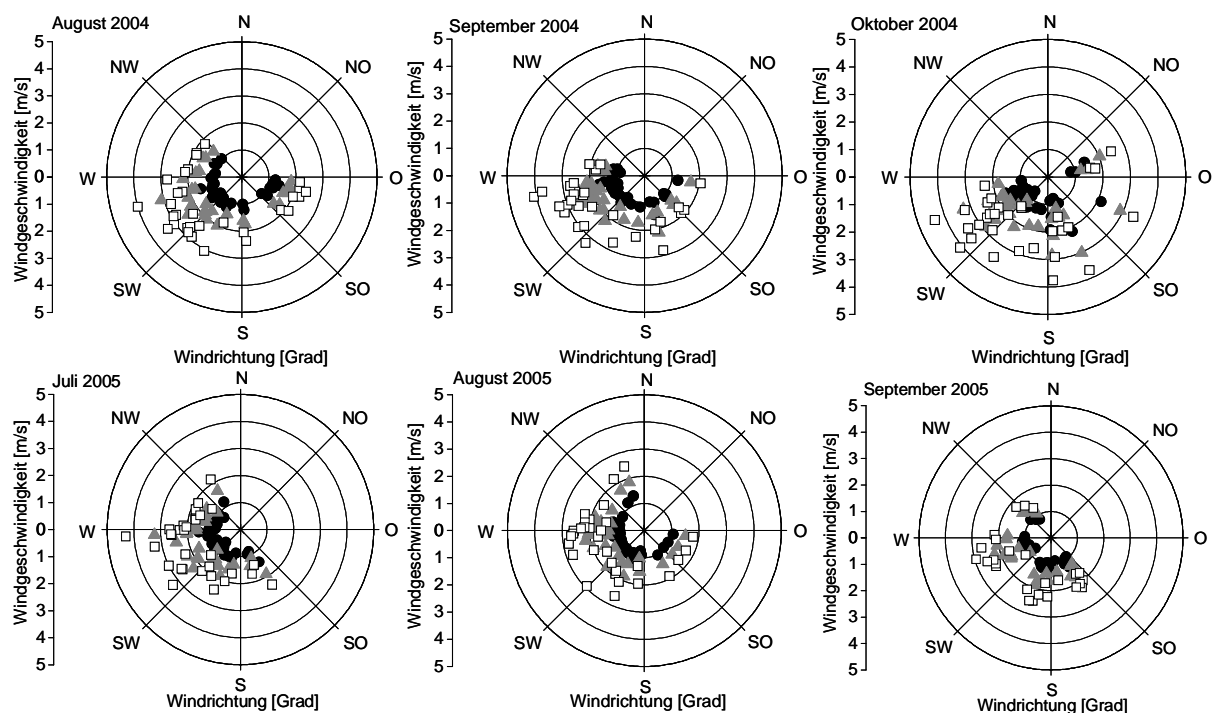


Abb. 34: Zirkulare Darstellung der mittleren Tageswerte für Windrichtung und Windgeschwindigkeit in den Monaten mit höchster Ausbreitungsdichte in den Untersuchungs Jahren 2004 und 2005 (schwarze Kreise - Messhöhe 27 m, graue Dreiecke - Messhöhe 30 m, weiße Quadrate - Messhöhe 33 m); Quelle: Institut für Hydrologie und Meteorologie 2004 - 2005.

Die mittlere monatliche Windrichtung liegt nach diesen Berechnungen in einem Bereich zwischen  $208^\circ$  (Oktober 2004) und  $248^\circ$  (Juli 2005). Damit wird deutlich, dass die Winderignisse im Monatsmittel am Häufigsten aus süd-südwestlicher und west- südwestlicher Richtung auftreten. Von großer Bedeutung sind in diesem Zusammenhang die jeweiligen Streuungen in den Windrichtungswerten. Besonders hohe Standardabweichungen hinsichtlich der Windrichtung innerhalb eines Monats werden im August 2004 ( $s = 63,74$ ) sowie im August 2005 ( $s =$

58,37) und September 2005 ( $s = 57,38$ ) erreicht (siehe Abbildung 34). Den zirkularen Darstellungen kann außerdem entnommen werden, dass ein vertikaler Gradient in den Windgeschwindigkeiten vorliegt. Innerhalb des 6 m umfassenden Messhöhenanstiegs im Bestand (27 m bis 33 m) nimmt die Windgeschwindigkeit um durchschnittlich 1,3 m/s ( $s = 0,575$ ) zu. Im Anschluss an die Ausführungen zur Diasporenausbreitung werden die ermittelten Richtungswerte der beiden Größen Wind und Diasporen nochmals gegenübergestellt (siehe Abschnitt 3.3.3.3.3; S. 106).

### 3.3.3.2 Räumliche Ausbreitungsmuster der Diasporen

Die nachfolgenden grafischen Darstellungen enthalten die monatlichen Ausbreitungsmuster der Diasporendichten [ $\text{m}^2$ ] auf den Untersuchungsflächen. Die isolinienbasierten Darstellungen realer Diasporenverteilungen dienen erneut einer besseren Nachvollziehbarkeit der späteren Modellierung räumlicher Diasporenverteilungen auf den Untersuchungsflächen A bis C. Somit wird den Modellberechnungen eine kurze Beschreibung der realen Verhältnisse auf Bestandesebene vorangestellt. In diesem Zusammenhang sei darauf verwiesen, dass die Skalierung der Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] in den einzelnen Monaten des jeweiligen Untersuchungsjahres für die Darstellung angepasst werden musste.

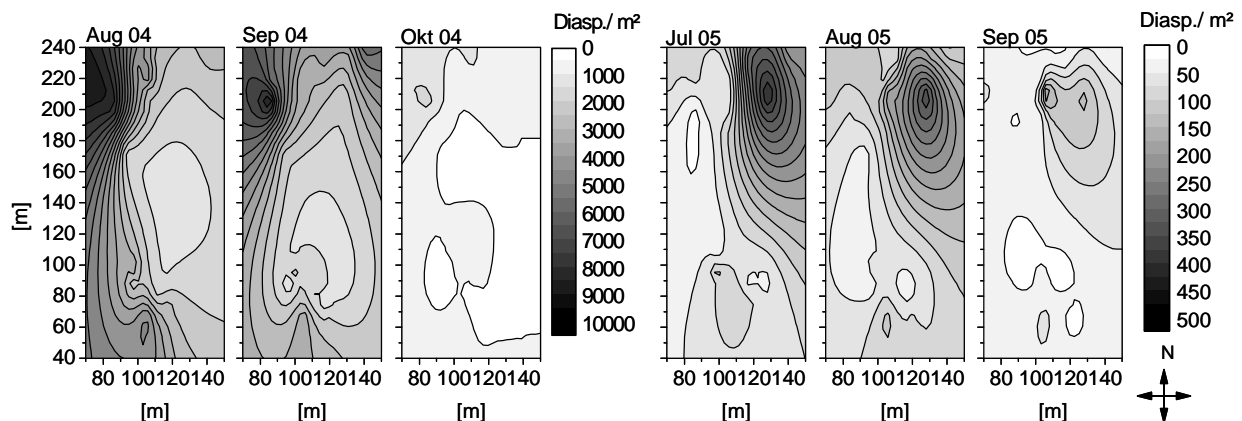


Abb. 35: Räumliche Verteilung der abgelagerten Diasporen auf **Fläche A** in den Monaten höchster Diasporenfreisetzung für die Untersuchungszeiträume 2004 und 2005. (Die unterschiedliche Skalierung ist zu beachten.)

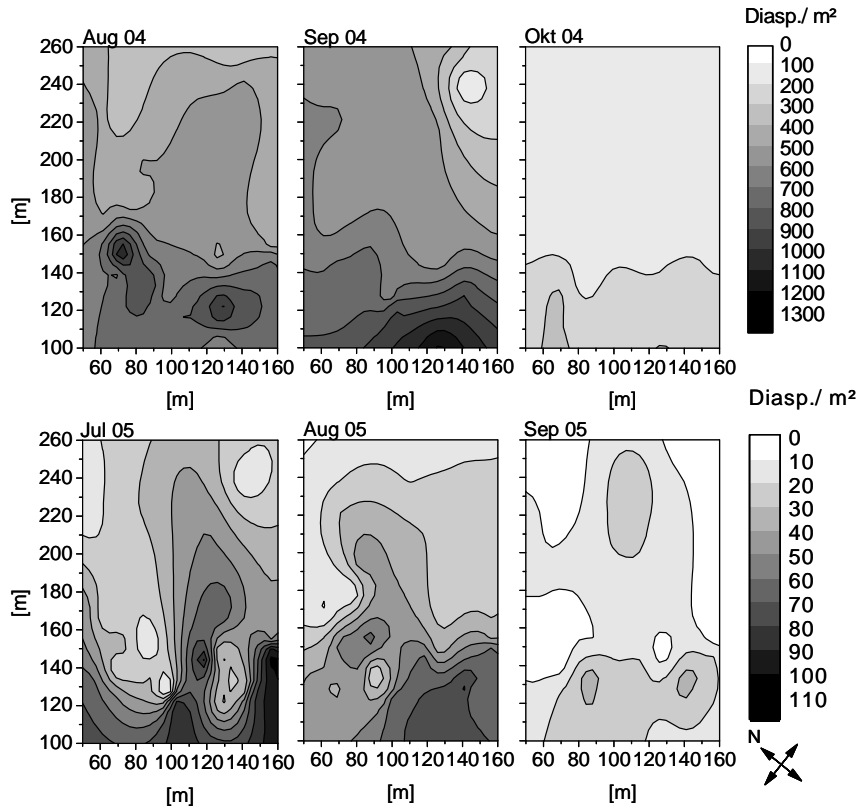


Abb. 36: Räumliche Verteilung der abgelagerten Diasporen auf **Fläche B** in den Monaten höchster Diasporenfreisetzung für die Untersuchungszeiträume 2004 und 2005. (Die unterschiedliche Skalierung ist zu beachten.)

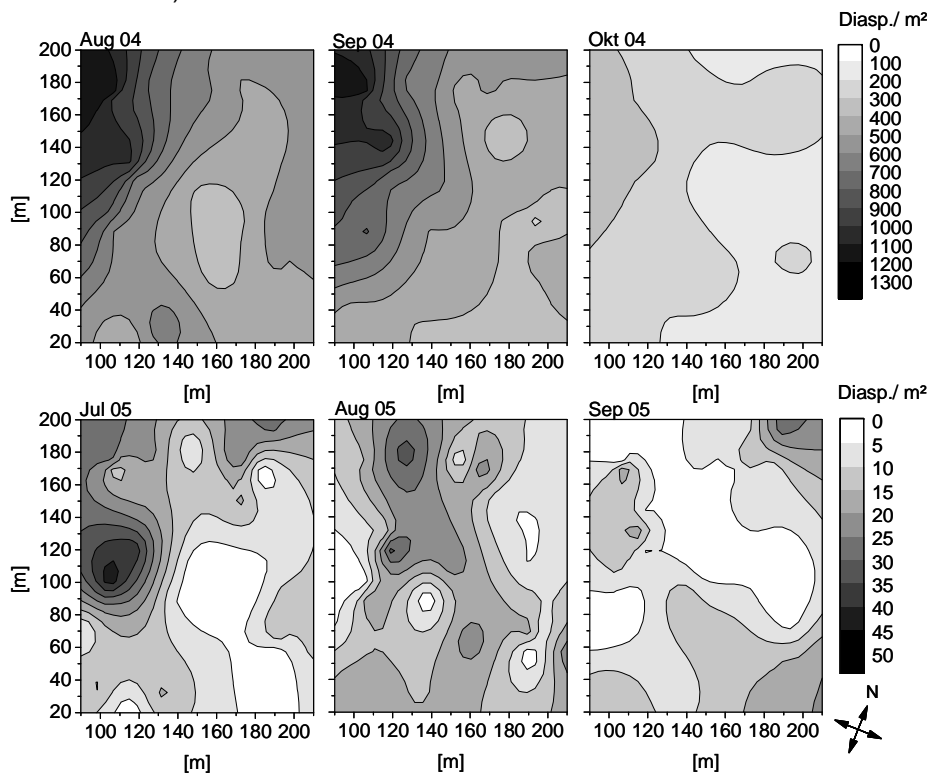


Abb. 37: Räumliche Verteilung der abgelagerten Diasporen auf **Fläche C** in den Monaten höchster Diasporenfreisetzung für die Untersuchungszeiträume 2004 und 2005. (Die unterschiedliche Skalierung ist zu beachten.)

### 3.3.3.3 Ausbreitungsmodelle

Für die Modellierung der monatlichen Diasporenausbreitung wurden jene drei Monate im Untersuchungszeitraum 2004 (August bis Oktober) und 2005 (Juli bis September) ausgewählt, welche die jeweils höchsten Ausbreitungsdichten im Untersuchungsjahr zeigten. Sowohl die isotropen als auch die anisotropen Modelle weisen im Jahr 2004 eine deutlich bessere Anpassungsgüte auf als im Jahr 2005.

#### 3.3.3.3.1 Isotrope Modelle

Erkennbar sind insbesondere im Jahr 2004 die mehrheitlich hohen Parameterwerte für  $\mu$  ( $> 5,5$ ) und  $\sigma$  ( $> 1,0$ ) auf den Flächen B und C. Diese Parameter erreichen für die isotropen Ausbreitungsmodelle der Fläche A im Jahr 2004 lediglich Werte von  $\mu \approx 3,8$  und  $\sigma < 0,5$ . Monatsbezogen treten innerhalb einer Untersuchungsfläche vergleichsweise geringe Schwankungen in den Parametern auf. Dies gilt sowohl innerhalb des Untersuchungsjahres 2004 als auch für den nachfolgenden Untersuchungszeitraum. Im Untersuchungsjahr 2005 weisen die isotropen Modellanpassungen der Parameter, mit  $4,85 \geq \mu \leq 5,87$  und  $0,18 \geq \sigma \leq 0,69$ , flächenübergreifend geringere Abweichungen in den Einzelschätzungen auf (Tabelle 17), sodass die Parameterwerte für Untersuchungsfläche A im Jahr 2005 weitgehend mit den Flächen B und C übereinstimmen.

Tab. 17: Zusammenfassung der isotropen Modellparameter für das Untersuchungsjahr 2004. Übersicht der Parameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ) für die isotrope Verteilung der Diasporen auf den Untersuchungsflächen A bis C. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Samenbaum des entsprechenden BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	Monat	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	Aug	2	3,89	0,29	17.425	17.430	<b>0,788</b>	***	43,19	3.566.128
A	Sep	2	3,77	0,46	11.101	11.105	<b>0,807</b>	***	36,79	3.585.540
A	Okt	2	3,87	0,31	2.963	2.968	<b>0,806</b>	***	42,23	673.294
B	Aug	6	5,52	0,67	1.348	1.352	<b>0,611</b>	***	47,56	3.044.041
B	Sep	6	6,63	1,16	1.749	1.753	<b>0,460</b>	**	40,98	3.015.056
B	Okt	6	6,18	1,03	570	574	<b>0,502</b>	**	41,89	566.148
C	Aug	10	7,25	1,50	936	940	<b>0,819</b>	***	37,06	2.101.407
C	Sep	10	7,10	1,60	764	768	<b>0,888</b>	***	35,07	1.566.601
C	Okt	10	7,20	1,35	594	598	<b>0,665</b>	***	39,39	901.043

Hinsichtlich der geschätzten MDD-Werte ergibt sich monatsbezogen und flächenübergreifend eine geringfügige Steigerung im Untersuchungsjahr 2005 (Tabelle 18). Im Flächenvergleich stehen die mittleren monatlichen Ausbreitungsdistanzen im Jahr 2004 für die Untersuchungsfläche B (41 m bis 48 m) an erster Stelle, gefolgt von Fläche A (37 m bis 43 m) und Fläche C (35

m bis 39 m). Im Untersuchungsjahr 2005 hingegen sind Veränderungen in dieser Reihenfolge erkennbar. Für Fläche A liegen im isotropen Fall hohe monatspezifische MDD-Werte zwischen 50 m und 65 m vor, während dieser Modellansatz, bezogen auf Fläche B (44 m bis 53 m) und C (47 m bis 50 m), geringere mittlere Ausbreitungsentfernungen ausweist. Darüber hinaus ist für den Monat September im Jahr 2004 auf allen Untersuchungsflächen die geringste mittlere Ausbreitungsdistanz geschätzt worden. Ein derart einheitlicher Trend bestätigt sich im Jahr 2005 nicht.

Tab. 18: Zusammenfassung der isotropen Modellparameter für das Untersuchungsjahr 2005. Übersicht der Parameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ) für die isotrope Verteilung der Diasporen auf den Untersuchungsflächen A bis C. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Samenbaum des entsprechenden BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	Monat	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	Jul	2	4,85	0,18	1.565	1.569	<b>0,517</b>	**	64,96	213.903
A	Aug	2	4,95	0,42	921	926	<b>0,463</b>	**	52,31	204.427
A	Sep	2	5,04	0,50	737	741	<b>0,337</b>	<i>n.s.</i>	49,95	97.629
B	Jul	6	5,04	0,69	575	579	<b>0,500</b>	**	44,14	41.579
B	Aug	6	4,88	0,56	378	382	<b>0,711</b>	***	46,77	33.134
B	Sep	6	4,95	0,40	349	353	<b>0,438</b>	*	53,16	10.374
C	Jul	10	5,05	0,61	364	369	<b>0,522</b>	**	46,47	6.728
C	Aug	10	5,37	0,65	336	341	<b>0,189</b>	<i>n.s.</i>	47,30	8.738
C	Sep	10	5,87	0,66	322	326	<b>0,048</b>	<i>n.s.</i>	49,61	11.329

Aus den monatlichen Schätzungen der mittleren Diasporenabgabe eines Einzelbaumes geht hervor, dass nach Aussage des isotropen Modells im Jahr 2004, eine kontinuierliche Abnahme der Ausbreitungsmenge ( $m$ ) auf allen Flächen nachvollziehbar ist. Dieser Trend kann in den Monaten Juli bis September 2005 nur für die Flächen A und B aufgezeigt werden, während die Modellvorhersage der Fläche C eine gegenläufige Entwicklung der abgegebenen Diasporenmenge prognostiziert. Entsprechend der Angaben in Abbildung 29 (S. 92, relative Diasporendichte) fallen die Modellschätzungen für  $m$  im Jahr 2005 bedeutend geringer aus als im Jahr 2004. Innerhalb des Untersuchungszeitraumes 2004 kann von monatlich abgegebenen Diasporen eines Einzelbaumes im Bereich zwischen 670.000 und 3.600.000 ausgegangen werden. Im Gegensatz dazu erreicht das geschätzte, monatliche Ausbreitungsmaximum eines Einzelbaumes im Jahr 2005 einen Wert von etwa 214.000 Diasporen (Fläche A).

Abschließend sei für die isotrope Modellanpassung angemerkt, dass in drei Fällen keine signifikanten Zusammenhänge zwischen realen und geschätzten Daten hergestellt werden konnten. Diese entfallen alle auf das Jahr 2005. Mit der zeitlichen Unterteilung der Modellanpassungen wird für den isotropen Fall keine generelle Verringerung der Straftermwerte erreicht.

Dennoch zeigen sich deutliche, monatspezifische Unterschiede in der Höhe der Strafterme. Erneut liegen die AIC- und BIC-Werte der Fläche C besonders niedrig, während die isotropen Modelle der Fläche A durch besonders hohe Strafterme gekennzeichnet sind.

### 3.3.3.2 Anisotrope Modelle

Im Vergleich zu den isotropen Schätzungen monatlicher Diasporenausbreitung verläuft die Entwicklung der Parameter  $\mu$  und  $\sigma$  in den Jahren 2004 und 2005 weitestgehend ohne Extremwerte. Lediglich Fläche A zeigt 2004 deutlich geringere Werte für  $\mu$  (3,1 bis 3,2), die sich jedoch im nachfolgenden Untersuchungszeitraum an die Schätzwerte für Fläche B und C angleichen. Insgesamt sind die Werte für  $\mu$  im Jahr 2005 somit in einem Bereich zwischen 4,1 und 4,5 angesiedelt (siehe Tabelle 20). Ähnliche Aussagen können für den Parameter  $\sigma$  getroffen werden, der in beiden Untersuchungszeiträumen zwischen 0,2 und 0,8 liegt. Davon abweichende Werte ergeben sich für die Monate August ( $\sigma = 0,02$ ) und September 2005 ( $\sigma = 0,01$ ) auf der Fläche C. Das Konzentrationsmaß erreicht im Jahr 2004 Werte zwischen  $0,49 \geq k \leq 0,98$ . Im unmittelbaren Vergleich dazu zeigt das Untersuchungsjahr 2005 mit  $0,44 \geq k \leq 0,94$  kaum Unterschiede. Der Parameter  $v$  hingegen weist 2005 ausschließlich für die Anpassung im September auf der Fläche B mit -0,02 einen negativen Wert auf. Für das Untersuchungsjahr 2004 ist  $v$  in einem Bereich von -0,69 bis 0,83 angesiedelt.

Tab. 19): Zusammenfassung der anisotropen Modellparameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ,  $k$ ,  $u$ ,  $v$ ) für das Untersuchungsjahr 2004 für die Flächen A bis C. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Samenbaum des entsprechenden BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	Monat	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	$k$	$u$	Hri [Grad]	$v$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	Aug	2	3,10	0,58	0,64	0,62	54	-0,69	5.855	5.865	<b>0,923</b>	***	28,82	3.089.241
A	Sep	2	3,13	0,64	0,49	0,23	77	-0,06	7.945	7.955	<b>0,857</b>	***	26,80	3.062.103
A	Okt	2	3,23	0,83	0,82	0,62	54	-0,33	2.438	2.448	<b>0,827</b>	***	34,28	552.312
B	Aug	6	4,46	0,50	0,92	1,53	2	0,61	1.223	1.233	<b>0,671</b>	***	62,29	336.196
B	Sep	6	4,99	0,40	0,91	1,10	27	0,83	1.136	1.146	<b>0,741</b>	***	95,47	1.288.680
B	Okt	6	4,57	0,56	0,97	1,57	360	0,05	443	453	<b>0,736</b>	***	88,50	111.050
C	Aug	10	4,45	0,49	0,71	0,53	30	-0,04	2.658	2.668	<b>0,423</b>	*	86,22	89.352
C	Sep	10	4,34	0,68	0,89	0,05	87	0,05	1.040	1.050	<b>0,865</b>	***	78,41	88.321
C	Okt	10	4,49	0,66	0,98	0,01	89	-0,09	531	540	<b>0,671</b>	***	92,36	36.788

Für alle Flächen gültige Trendaussagen zur monatlichen Entwicklung der bisher genannten Parameter lassen sich jedoch nicht ableiten. Der richtungsgebende Parameter  $u$  [siehe Hri = Himmelsrichtung in Grad angegeben] bestätigt erneut den räumlichen Ausrichtungsschwerpunkt innerhalb des Sektors Nord ( $360^\circ$ ) bis Ost ( $90^\circ$ ). Diese Aussage trifft für beide Untersuchungs-



jahre zu, wenngleich jede Untersuchungsfläche darüber hinaus eine monatspezifische Ausrichtung aufweist. Fläche B zeigt einen deutlichen Trend in nördlicher Richtung, der in der Modellanpassung 2005 in etwas schwächerer Form ausgebildet ist. Die anisotropen Modellvorhersagen der Diasporenausbreitung der Fläche C für die Monate September (87°) und Oktober (89°) 2004 indessen verdeutlichen eine temporäre, in östlicher Richtung orientierte Ausbreitung. Gleiches gilt für den Zeitraum Juli 2005 auf der Fläche A (90°).

Tab. 20: Zusammenfassung der anisotropen Modellparameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ,  $k$ ,  $u$ ,  $v$ ) für das Untersuchungsjahr 2005 für die Flächen A bis C. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Samenbaum des entsprechenden BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	Monat	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	$k$	$u$	Hri [Grad]	$v$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	Jul	2	4,32	0,34	0,94	0,00	90	0,01	1.535	1.545	<b>0,566</b>	***	64,16	138.835
A	Aug	2	4,41	0,49	0,94	0,53	60	0,74	799	809	<b>0,605</b>	***	55,71	217.278
A	Sep	2	4,38	0,44	0,75	0,39	68	0,94	716	726	<b>0,396</b>	*	57,16	70.725
B	Jul	6	4,52	0,53	0,44	0,72	49	0,56	587	597	<b>0,497</b>	**	90,08	20.548
B	Aug	6	4,11	0,40	0,83	1,34	13	0,76	374	384	<b>0,734</b>	***	42,46	14.945
B	Sep	6	4,27	0,20	0,75	1,02	32	-0,02	321	330	<b>0,627</b>	***	64,27	3.917
C	Jul	10	4,26	0,56	0,81	0,48	62	0,21	372	382	<b>0,506</b>	**	65,67	2.215
C	Aug	10	4,26	0,02	0,44	0,30	73	0,00	317	327	<b>0,335</b>	n.s.	67,50	1.940
C	Sep	10	4,25	0,01	0,88	0,38	68	0,00	325	334	<b>0,427</b>	*	58,27	4.000

Bezüglich der mittleren Ausbreitungsdistanzen kann zunächst festgehalten werden, dass diese im Vergleich zur isotropen Modellanpassung mehrheitlich höhere Werte annehmen. Eine Ausnahme bildet Fläche A im Jahr 2004 mit MDD-Werten zwischen 26,8 m und 34,3 m. Besonders hohe Werte mit  $MDD > 90$  m werden in einzelnen Monaten auf den Flächen B (September 2004, Juli 2005) und C (Oktober 2004) erreicht. Die Schätzungen für  $m$  liegen mehrheitlich unter den Werten des isotropen Modellansatzes. Auffällig ist auch hier der vergleichsweise spät prognostizierte Wert freigesetzter Diasporen für Fläche C im September 2005. Insgesamt treten deutlich monatspezifische aber auch flächenspezifische Unterschiede in den Modellergebnissen auf. Diese bestätigen sich auch für die Betrachtung der berechneten Strafterme. Im Vergleich zum isotropen Modell geht mit der zusätzlichen Einbeziehung von Parametern für den anisotropen Modellansatz im Jahr 2004 eine deutliche Absenkung der Straftermwerte (AIC und BIC) auf allen drei Untersuchungsflächen einher. Im Jahr 2005 hingegen sind kaum Veränderungen der monats- und flächenspezifischen Strafterme im Vergleich zwischen isotropen und anisotropen Modellen zu erkennen.

### 3.3.3.3 Windrichtungsvektoren und Ausbreitungsrichtungen

Unter der Annahme kausaler Zusammenhänge zwischen räumlicher Diasporenausbreitung und den Einflüssen durch Wind bzw. Luftströmungen (Anemochorie), besteht das Ziel der folgenden Darstellungen in einer nachvollziehbaren Gegenüberstellung dieser beiden Größen. Den vorhergehenden Abschnitten ist die Begründung für die Auswahl, der in diese Betrachtungen eingeschlossenen 6 Monate (Jahr 2004: August-Oktober; Jahr 2005: Juli-September), zu entnehmen. Die Ergebnisse der anisotropen Modellvorhersagen (Parameter  $u$  als Richtungsangabe und Parameter  $k$  als Längenangabe des Vektors) werden mit den berechneten monatlichen Richtungsvektoren der Windmessungen verknüpft und grafisch in zirkularer Form abgebildet. Die Vektorisierung des vorliegenden Datenmaterials zur Windgeschwindigkeit und Windrichtung (siehe auch Abbildung 34, S. 99) erfolgte in Anlehnung an BATSCHLET 1981 (siehe Abschnitt 2.8, S.66). In den grafischen Darstellungen der Windrichtungsvektoren sind Windgeschwindigkeiten (y-Achse, relativer Wert, entspricht der Länge der Richtungspfeile) mit den Modellvorhersagen aus WALDSTAT für die mittlere monatliche Windrichtung der Diasporenausbreitung in den oben genannten Zeiträumen kombiniert.

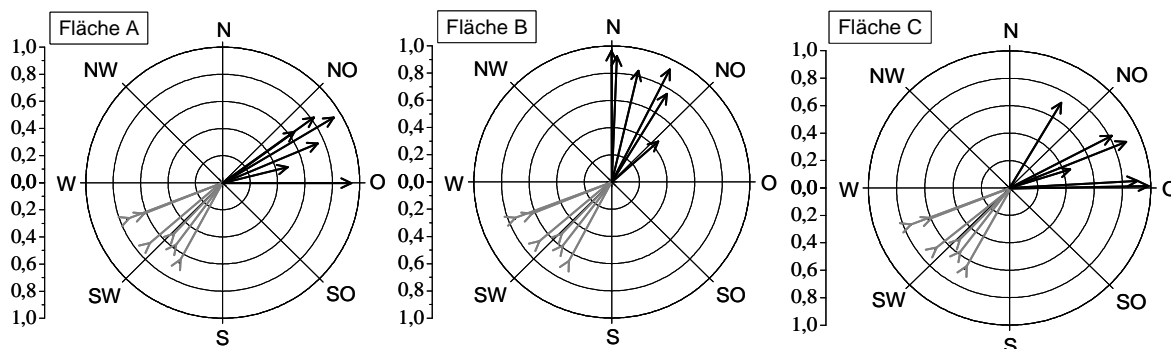


Abb. 38: Vektorisierung der monatlichen Winddaten (grau: Aug - Okt 2004, Jul - Sept 2005) und der modellierten mittleren Diasporenausbreitung (schwarz) für die Untersuchungsflächen A bis C.

Es ergeben sich somit sechs Windrichtungsvektoren für die sechs betrachteten Monate, die in den drei Abbildungen identisch sind (grau). Diesen Daten gegenübergestellt sind die prognostizierten Ausbreitungsrichtungen (WALDSTAT, schwarz), abgeleitet aus dem Parameter  $u$  der von Mises-Funktion. Kombiniert wurde diese Richtungsangabe mit dem Parameter  $k$  (y-Achse, Konzentrationsmaß als relativer Wert), um gleichzeitig eine Aussage über die Stärke der Konzentration richtungsgebundener Diasporenausbreitung ableiten zu können. Erkennbar sind flächenspezifische Ausbreitungsprognosen, die besonders auf der Fläche A einen engen Zusammenhang zwischen monatlicher Hauptwindrichtung und der Modellschätzung für die monatliche Hauptausbreitungsrichtung erkennen lassen. Dies trifft ebenfalls für die Ergebnisse der Fläche C zu.

### 3.3.4 Qualitätsparameter der Diasporen

Neben der Analyse quantitativ-räumlicher bzw. -zeitlicher Größen der Diasporenproduktion und Ausbreitung, üben qualitative Parameter einen erheblichen Einfluss auf die erfolgreiche Entwicklung der Individuen innerhalb des Verjüngungszyklus aus (SHUGART et al. 1992, TANAKA & KOMINAMI, IN: NAKASHIZUKA et al. 2001).

#### 3.3.4.1 Diasporenmasse

Die Masse einzelner Diasporen wird häufig als Qualitätskriterium in die Bewertung des räumlichen Ausbreitungspotenzials und in physiologische Untersuchungen zur Keimfähigkeit einbezogen (SCHÖNBORN 1964, DENSIOW 1973, NYGREN 2003). Als Angaben der Diasporenmasse einer einzelnen Diaspore von *B. pendula* sind für die Untersuchungsflächen D und F arithmetische Mittelwerte von 0,117 mg bzw. 0,120 mg zu nennen. Die Standardabweichung der Diasporenmassen aller gewonnenen Proben ist mit 0,022 (Fläche D) und 0,028 (Fläche F) anzugeben. Angesichts der Streuungen in den Werten, die sich auch monatspezifisch in den Box-Plots der Abbildung 39 zeigen, wird bereits deutlich, dass die Voraussetzungen für die Anwendung einer varianzanalytischen Auswertung (siehe Abschnitt 2.8, S. 66) nicht erfüllt werden. Der folglich angewandte nichtparametrische Kolmogorov-Smirnov-Test für unverbundene Stichproben ergibt für die mittlere Diasporenmasse signifikante Unterschiede zwischen den Flächen auf dem Niveau  $p \leq 0,001$  ( $n_{\text{Gesamt}} = 1152$ , Kolmogorov-Smirnov-Z = 3,352).

#### Zeitliche Betrachtungsebene

Erweitert man die Fragestellung auf einen Vergleich der mittleren Diasporenmasse, bezogen auf die monatspezifischen Werte abgelagerter Diasporen innerhalb einer Untersuchungsfläche, dann ergibt sich für die statistische Auswertung eine veränderte Herangehensweise. Die monatlich freigesetzten Diasporen einer Untersuchungsfläche sind als miteinander verbundene Stichproben zu betrachten. Aus diesem Grund wird der nichtparametrische Friedmann-Test für verbundene Stichproben verwendet. Auch die Transformation der Daten hat keine Varianzhomogenität erzeugt, um parametrische Tests anwenden zu können. Auch in dieser Anwendung ergeben sich signifikante Unterschiede ( $p = 0,000$ ,  $df = 5$ ) zwischen den mittleren Diasporenmassen, d. h. auf beiden Flächen nehmen die Monate August und Oktober die ersten Ränge ein (mittlerer Rang > 4), da sie im Mittel die höchsten mittleren Diasporenmassen aufweisen. Der niedrigste mittlere Rang entfällt auf beiden Flächen auf den Monat Dezember 2004 (mittlerer Rang = 2,5). Hier liegt das arithmetische Mittel der Diasporenmasse bei 0,117 mg (Median: 0,108 mg; Fläche D) und 0,100 mg (Median: 0,099 mg Fläche F). Auf beiden Untersuchungsflächen ist ein Anstieg

der Streuungen in den Verteilungen ab November 2003 zu erkennen. Ferner wird anhand der Mediane deutlich, dass mit Ausnahme des Monats Dezember 2003, für die Fläche F höhere mittlere Diasporenmassen in den monatlichen Messungen ermittelt werden konnten als für die Fläche D.

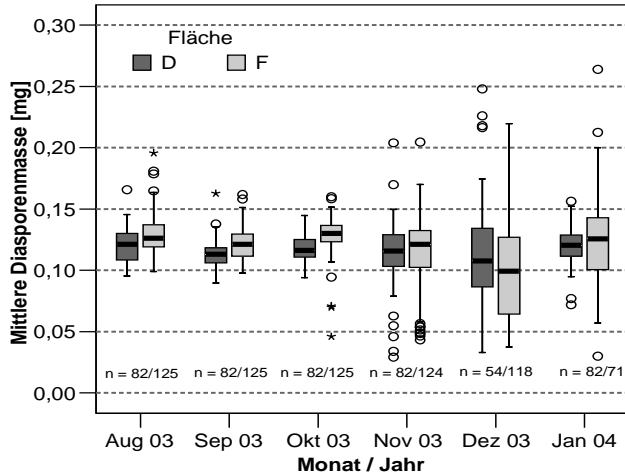


Abb. 39: Entwicklung der Diasporenmasse auf den Untersuchungsflächen D und F im Zeitraum August 2003 bis Januar 2004.

Ein weiterer Aspekt der zeitlichen Betrachtungsebene umfasst den monatsbezogenen Zusammenhang zwischen mittlerer Diasporendichte pro  $m^2$  und der dementsprechenden mittleren Diasporenmasse  $[mg/m^2]$ . Primär stellt sich die Frage, ob quantitative Variabilität gleichzeitig mit der Veränderung der Diasporenmasse einhergeht. Eine monatsbezogene Gegenüberstellung der aus den Fallenleerungen abgeleiteten Werte der genannten Größen zeigt, dass in jedem Fall ein sehr starker linearer Zusammenhang mit einem Bestimmtheitsmaß ( $R^2$ )  $> 0,9$  für beide Untersuchungsflächen besteht (siehe Abbildung 40).

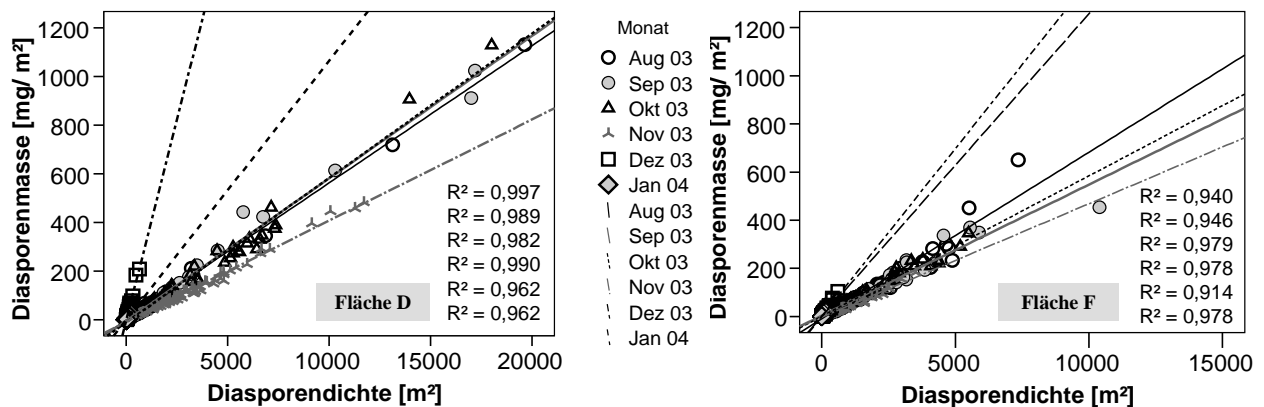


Abb. 40: Linearer Zusammenhang zwischen mittlerer monatlicher Diasporendichte  $[n/m^2]$  und mittlerer monatlicher Diasporenmasse  $[mg/m^2]$  auf den Flächen D und F. Die Reihenfolge der angegebenen Bestimmtheitsmaße entspricht der dargestellten zeitlichen Abfolge.

Der unterschiedliche Verlauf der monatspezifischen Regressionsgeraden verdeutlicht jedoch die Abweichungen in der Diasporenmasse bei vergleichbarer Diasporendichte. Insbesondere in den Monaten Dezember 2003 und Januar 2004 nähert sich der lineare Ausgleich der y-Achse an.

### Räumliche Betrachtungsebene

Insgesamt zeigt die räumliche Verteilung der Diasporenmasse pro  $m^2$  sehr große Übereinstimmung zur Diasporendichte [ $n/m^2$ ], d. h. es liegen sehr ähnliche Verteilungsmuster vor (siehe Abschnitt 3.3.2, S. 92). Lediglich auf der Fläche D ist ein Bereich in nordwestlicher Richtung vorzufinden, der höhere Diasporenmassen aufweist als die quantitative Aufnahme vermuten lässt. Zur Veranschaulichung und besseren Vergleichbarkeit enthalten die nachfolgenden Abbildungen erneut auf Isolinien basierende Darstellungen der räumlichen Verteilung von Diasporendichten [ $m^2$ ] und Diasporenmassen [ $m^2$ ] für das Beispiel der Untersuchungsfläche D.

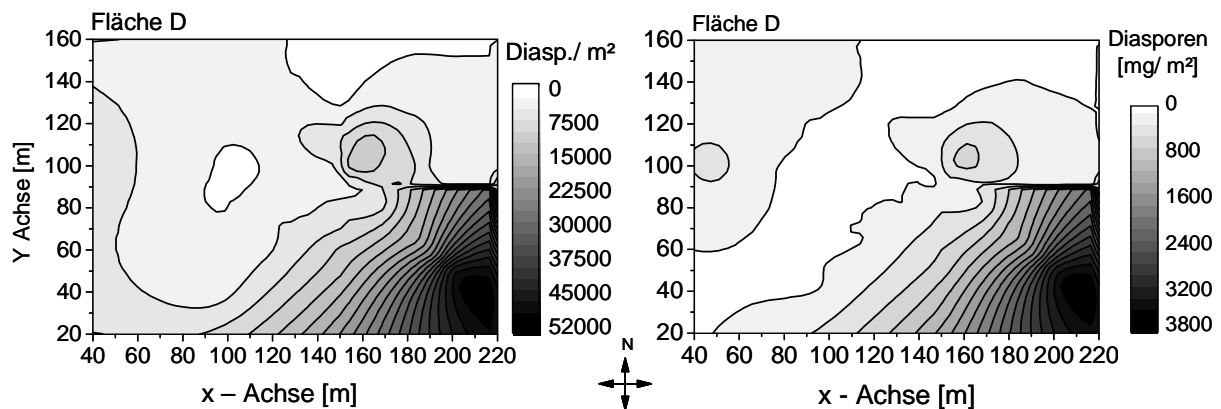


Abb. 41: Räumlichen Verteilung ermittelte a) Diasporendichten [ $n/m^2$ ] und b) Diasporenmassen [ $mg/m^2$ ] auf der Untersuchungsfläche D für den Zeitraum August 2003 bis Januar 2004.

Für eine weitere Betrachtung der Ergebnisse unter räumlichen Gesichtspunkten soll zusätzlich das Verhältnis aus Diasporenmasse [ $mg/m^2$ ] und Diasporendichte [ $n/m^2$ ] gebildet werden. Der so entstandene Quotient bietet die Möglichkeit, die genannten Größen in einen räumlich darstellbaren Wert zu fassen. Anschließend erfolgt die Berechnung der flächenspezifischen Korrelationskoeffizienten für den multiplen linearen Ansatz. Als unabhängige Faktoren dienen in diesem Fall die x- und y-Koordinaten der Fallenstandpunkte auf den Untersuchungsflächen D und F. Als abhängige Variable wird der oben angeführte Quotient eingesetzt. Anhand des linearen Gleichungssystems soll geprüft werden, ob die bereits beschriebenen quantitativen Ablagerungsmuster in ähnlicher Weise für eine Kombination mit der Diasporenmasse auf den Untersuchungsflächen nachvollzogen werden können. Tabelle 21 enthält die berechneten Größen mit den entsprechenden Signifikanzniveaus für Einzelparameter und die gesamte Funktion. Somit besteht die Möglichkeit, die Einflussstärke der raumbeschreibenden Größen (x- und y-Koordinaten) anhand der ihnen zugeordneten Steigungsmaße bzw. Regressionskoeffizienten  $a_1$  und  $a_2$  zu quantifizieren. Zunächst wird deutlich, dass kein einheitlicher Trend in der räumlichen Verteilung für den monatlichen Vergleich innerhalb der Untersuchungsflächen vorliegt. In den regressionsanalytischen Berechnungen für die Fläche D lassen sich in den Monaten August, November und Dezember 2003 keine positionsabhängigen Trends für den Quotienten aus

Diasporenmasse und Diasporendichte nachweisen. Gleiches gilt für die Daten der Monate August und Oktober 2003 sowie Januar 2004 auf der Untersuchungsfläche F. Im Gegensatz dazu ergeben sich für die jeweils verbleibenden Monate (Fläche D: Sep 03, Okt 03, Jan 04; Fläche F: Sep 03, Nov 03, Dez 03) signifikante räumliche Effekte. Im Fall der Fläche D besitzen diese vorrangig eine Abhängigkeit von jener Flächenposition, die durch die y-Achse definiert wird. Zusätzlich wirkt der Einfluss der Konstanten ( $a_0$ ). Insgesamt lässt sich für die vorliegenden Verteilungstrends auf der Fläche D festhalten ( $p \leq 0,01$ ), dass entlang der y-Achse mit zunehmender Entfernung vom Koordinatenursprung eine Absenkung der Diasporenmasse im Verhältnis zur Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] zu verzeichnen ist. Für die Untersuchungsfläche F ergeben sich weitaus geringere Zusammenhänge. Das höchste nachweisbare Bestimmtheitsmaß ( $R^2$ ) erreicht im Monat September lediglich einen Wert von 0,112 ( $p = 0,001$ ).

Tab. 21: Übersicht der Parameter aus der multiplen linearen Regression für den Quotienten aus Diasporenmasse [ $\text{mg}/\text{m}^2$ ] und Diasporendichte [ $\text{n}/\text{m}^2$ ]. Die räumliche Aussagefähigkeit resultiert aus der Verwendung der x- und y - Koordinaten als Parameter in der Regressionsgleichung:  $y = a_0 + a_1 \cdot x \text{ Koordinate} + a_2 \cdot y \text{ Koordinate}$ .

Fläche D											ANOVA
y	$a_0$	$p(a_0)$	$a_1$	$p(a_1)$	$a_2$	$p(a_2)$	$R^2$	korrr. $R^2$	Regression	Residuen	p
Aug 03	0,059	0,000	-0,085	0,448	-0,075	0,504	0,013	-0,012	0,000	0,003	0,603
Sep 03	0,067	0,000	-0,131	0,125	-0,579	0,000	0,351	0,334	0,001	0,001	0,000
Okt 03	0,068	0,000	-0,145	0,106	-0,602	0,000	0,381	0,365	0,001	0,001	0,000
Nov 03	0,040	0,000	0,004	0,973	-0,080	0,480	0,006	-0,019	0,000	0,006	0,777
Dez 03	0,341	0,000	0,010	0,941	-0,338	0,014	0,115	0,080	0,025	0,196	0,440
Jan 04	0,159	0,000	0,079	0,497	-0,327	0,006	0,118	0,091	0,024	0,176	0,016
Fläche F											
Aug 03	0,057	0,000	0,052	0,567	0,021	0,818	0,059	-0,013	0,000	0,006	0,810
Sep 03	0,054	0,000	-0,078	0,368	0,334	0,000	0,112	0,097	0,000	0,001	0,001
Okt 03	0,058	0,000	-0,089	0,322	0,167	0,065	0,032	0,016	0,000	0,004	0,136
Nov 03	0,036	0,000	0,180	0,045	0,138	0,123	0,057	0,041	0,000	0,005	0,029
Dez 03	0,139	0,000	0,252	0,006	-0,162	0,074	0,080	0,064	0,029	0,335	0,008
Jan 04	0,104	0,000	0,239	0,046	-0,090	0,445	0,064	0,037	0,005	0,079	0,104

Der somit beschriebene räumliche Trend der Regressionskoeffizienten bestätigt für die einzelnen Parameter der Untersuchungsfläche F ebenfalls den entscheidenden Einfluss der Entfernung vom Koordinatenursprung entlang der y-Achse. Das positive Vorzeichen des Steigungsmaßes (September 2003,  $a_2 = 0,334$ ,  $p = 0,000$ ) beschreibt jedoch einen Anstieg des Quotienten mit zunehmender Entfernung vom Koordinatenursprung. Überträgt man diesen mathematischen Nachweis auf eine richtungsbezogene Flächenbeschreibung, dann gilt für Fläche D, die über eine Akkumulation an Samenbäumen im südöstlichen Bereich der Bestandesfläche verfügt (siehe Abschnitt 2.2.1, S. 31), dass mit zunehmender Entfernung in nördlicher Richtung (= y-Achse) eine Abnahme des Quotienten nachweisbar ist. Fläche F hingegen, deren Samenbäume

vergleichsweise zentral in der nordwestlich ausgerichteten Fläche (= y-Achse) angeordnet sind, weist einen entgegengesetzten Verlauf auf. Die Anwendung der multiplen linearen Regression wurde für diesen Sachverhalt gewählt, um zu zeigen, dass räumliche Effekte innerhalb einer Bestandesfläche teilweise auch mit einfacheren statistischen Mitteln nachweisbar sind.

### 3.3.4.2 Beschädigungen

Mit der Einschätzung äußerlich sichtbarer Beschädigungen des Samennüsschens wurden erneut zeitliche und räumliche Fragestellungen der Diasporenausbreitung verbunden. Ein wesentlicher Betrachtungsansatz bezieht den Zusammenhang (zeitlich und räumlich) zwischen Diasporendichten [m<sup>2</sup>] und Befalls- bzw. Beschädigungsdichten [m<sup>2</sup>] ein.

#### Zeitliche Dynamik

Der graphischen Darstellung 42 ist die zeitliche Abfolge des Auftretens relativer Anteile beschädigter Diasporen an der insgesamt ermittelten Diasporendichte auf den Flächen A, B, C und E zu entnehmen. Erkennbar sind die deutlichen Unterschiede zwischen den Untersuchungs Jahren 2004 und 2005. Dabei wird ein mittlerer relativer Anteil von 10 % zu keinem Untersuchungszeitraum überschritten. Einzelproben enthielten dennoch bis zu 100 % beschädigte Diasporen. Besonders hohe Anteile beschädigter Diasporen sind auf den Untersuchungsflächen A und C im Juli 2005 aufgetreten. Außerdem waren im Jahr 2005 vergleichsweise hohe mittlere Beschädigungsanteile in den Monaten September (Fläche B:  $\bar{x} = 6,1 \%$ ;  $s = 4,47$ ) und Oktober (Fläche A:  $\bar{x} = 8,1 \%$ ;  $s = 5,38$ / Fläche C:  $\bar{x} = 5,2 \%$ ;  $s = 2,07$ ) zu beobachten.

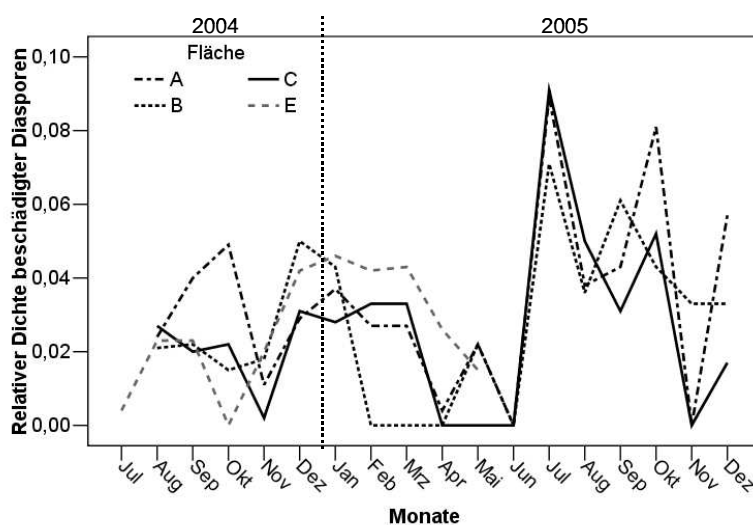


Abb. 41: Relativer Anteil beschädigter Diasporen an der Gesamtdiasporendichte [m<sup>2</sup>] auf den Flächen A, B, C und E bezogen auf den Untersuchungszeitraum 2004 bis 2005.

Im Monat November 2004 und 2005 war dieser Anteil mit Werten von  $< 4\%$  auf allen Flächen niedrig. Gleiches gilt für die Monate April bis Juni 2005. Mithilfe des korrelationsanalytischen Ansatzes kann geprüft werden, ob ein statistisch abgesicherter Zusammenhang zwischen der monatlichen Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] und der Dichte beschädigter Diasporen [ $\text{m}^2$ ] besteht. In Tabelle 22 sind die Ergebnisse der Korrelationsanalyse nach Pearson zusammengefasst.

Tab. 22: Korrelation nach Pearson zwischen monatlicher Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] und Dichte beschädigter Diasporen [ $\text{m}^2$ ] auf den Flächen A, B, C und E getrennt nach Untersuchungszeiträumen. Angegeben sind die Signifikanzniveaus:  $p > 0,05$  n.s.;  $p \leq 0,05^*$ ;  $p \leq 0,01^{**}$  und  $p \leq 0,001^{***}$ .

Fläche	Jahr	Zeitraum	Korrelationskoeffizient $r$	$p$
A	2004	Aug-Dez	0,917	*
B	2004	Aug-Dez	0,987	**
C	2004	Aug-Dez	0,986	**
E	2004	Jul-Dez	0,810	n.s.
A	2005	Jan-Dez	0,863	**
B	2005	Jan-Dez	0,947	**
C	2005	Jan-Dez	0,869	**
E	2005	Jan-Mai	0,977	**

Aus den Ergebnissen der Korrelationsanalyse zeichnen sich sehr starke positive Zusammenhänge ( $p \leq 0,01$ ) zwischen Diasporendichte und der Dichte beschädigter Diasporen ab. Lediglich für die Fläche E im Untersuchungsjahr 2004 sind diese nicht statistisch abgesichert. Ein etwas anderes Bild zeichnet sich für den Zusammenhang zwischen Diasporendichte und relativem Anteil beschädigter Diasporen ab. Auf den Untersuchungsflächen A ( $r = 0,614$ ;  $p = 0,000$ ), C ( $r = 0,437$ ;  $p = 0,016$ ) und E ( $r = 0,546$ ;  $p = 0,000$ ) liegt ein schwächerer linearer Zusammenhang zwischen Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] und dem relativen Anteil beschädigter Diasporen [ $\text{m}^2$ ] vor. Dieser Zusammenhang ist auf der Untersuchungsfläche B nicht mehr nachweisbar ( $r = 0,304$ ;  $p = 0,102$ ; n.s.).

#### Räumliche Verteilung beschädigter Diasporen

Für die vier Untersuchungsflächen (A, B, C und E) ergeben sich die in Abbildung 43 dargestellten räumlichen Verteilungen relativer Anteile beschädigter Diasporen innerhalb des gesamten Untersuchungszeitraumes. Die identische Art der Darstellung lässt einen unmittelbaren Vergleich mit Abbildung 30 auf der Seite 93 zu. Diese enthalten die räumlichen Verteilungen aller abgelagerten Diasporen.

An dieser Stelle sei erneut darauf verwiesen, dass die durchgeführten Berechnungen auf unterschiedlichen Beobachtungszeiträumen basieren (Fläche E = Jul 04 - Mai 05; Fläche A bis C = Aug 04 - Dez 05). Den graphischen Darstellungen sind heterogene Verteilungen zu entnehmen, die kleinräumige Zentren mit erhöhten Beschädigungsanteilen erkennen lassen. Diese nehmen



auf der Fläche A nordöstliche und nordwestliche Flächenbereiche ein. Die Untersuchungsflächen B und E zeigen insgesamt eine hellere Farbgebung in der grafischen Darstellung, die einen geringeren Anteil ( $\leq 4,5\%$ ) und somit insgesamt geringere Beschädigungsraten verdeutlichen. Für die Untersuchungsfläche C ergeben sich ebenfalls zwei Bereiche mit der kleinflächigen Konzentration höherer Anteile schadhafter Diasporen ( $\geq 6,5\%$ ). Ein Prüfung der räumlichen Verteilung beschädigter Diasporendichten [ $\text{m}^2$ ], in Abhängigkeit von den Altbaumentfernungen, lässt Rückschlüsse auf die konkreten Baumpositionen zu (siehe Stammverteilungspläne, S. 380-381).

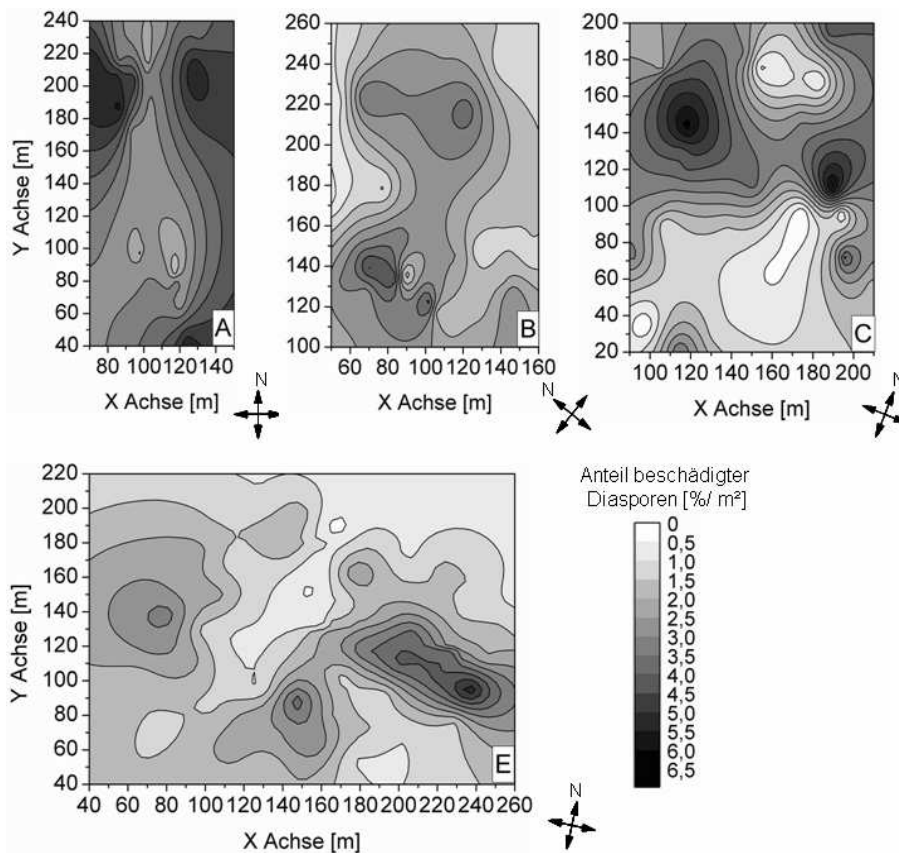


Abb. 43: Räumliche Verteilung beschädigter Diasporen [ $\text{m}^2$ ] auf den Untersuchungsflächen A, B, C sowie E. Der Legende gemäß, kennzeichnen dunkle Bereiche besonders hohe Anteile beschädigter Diasporen.

Um diese Zusammenhänge belegen zu können, wurde erneut auf das Programm WALDSTAT zurückgegriffen (siehe Abschnitt 2.3.5.2, S. 43). In diesem Fall wurden die Dichten beschädigter Diasporen [ $\text{m}^2$ ] als Bezugsgröße gewählt, während alle übrigen Eingangsgrößen mit den allgemeinen Ausbreitungsmodellierungen in Abschnitt 3.3.2.1 (S. 94) identisch sind. Die nachfolgenden Tabellen 23 (isotrope Modellierung) und 24 (anisotrope Modellierung) verfügen ebenfalls über eine Gliederung, die mit Abschnitt 3.3.2.1. vergleichbar ist. Für die isotrope Modellierung zeichnen sich deutliche Unterschiede hinsichtlich der flächenspezifischen Modellgüte ab. Fläche A und C weisen Korrelationskoeffizienten von 0,63 bzw. 0,75 ( $p \leq 0,001$ ) auf. Im

Gegensatz dazu ergibt sich für die Flächen B ( $r = 0,284$ ) und E ( $r = 0,230$ ) keine signifikante Modellanpassung für den isotropen Fall. Die mittleren Ausbreitungsdistanzen (MDD), welche für beschädigte Diasporen geschätzt werden, liegen für den isotropen Ansatz zwischen 30,5 m (Fläche C) und 55,6 m (Fläche B). Die Menge geschätzter Diasporen pro Samenbaum, die eine Beschädigung aufweisen, wird im isotropen Modell mit einem Bereich von 27.868 bis 293.199 angegeben. Die Parameter  $\mu$  (3,40 - 5,34) und  $\sigma$  (0,24 - 1,47) zeigen durchaus vergleichbare Werte zu den Modellanpassungen im Abschnitt 3.3.2.1.

Tab. 23: Übersicht der Parameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ) für die isotrope Verteilung der beschädigten Diasporen auf den Untersuchungsflächen A bis F. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Menge beschädigter Diasporen für einen Samenbaum (SBI) des angegebenen BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	SBI [n]	BHD	$\beta$	$\mu$	$\sigma$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A	64	33,40	2	3,98	0,24	2.553	2.558	<b>0,752</b>	***	45,7	293.199
B	70	26,08	6	5,08	0,37	572	576	<b>0,284</b>	n.s.	55,6	27.868
C	19	27,89	10	5,34	1,47	769	773	<b>0,634</b>	***	30,5	39.970
E	83	24,80	3	3,40	0,56	17.700	17.706	<b>0,230</b>	n.s.	28,8	132.532

Wie im Abschnitt zur allgemeinen Ausbreitungsmodellierung weisen die anisotropen Modelle deutlich bessere Anpassungen auf ( $0,44 \leq r \leq 0,88$ ), die hoch signifikant sind ( $p \leq 0,001$ ). Die mittleren Ausbreitungsdistanzen für beschädigte Diasporen fallen mit Werten zwischen 24,8 m und 76,5 m auf allen Flächen geringer aus als in den Modellschätzungen im Abschnitt 3.3.2.1.2 (S. 96).

Tab. 24: Übersicht der Parameter ( $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ,  $k$ ,  $u$ ,  $v$ ) für die anisotrope Verteilung der beschädigten Diasporen auf den Untersuchungsflächen A bis F. Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Fruktifikationsmenge für einen Samenbaum (SBI) des angegebenen BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche	SBI		$\beta$	$\mu$	$\sigma$	$k$	$u$	Hri		AIC	BIC	$r$	$p$	MDD	
	[n]	BHD						[Grad]	$v$					[m]	$m$
A	64	33,40	2	2,93	0,61	0,43	0,65	53	-0,74	1.766	1.776	<b>0,877</b>	***	24,8	430.748
B	70	26,08	6	4,13	0,14	0,98	0,88	40	0,01	380	390	<b>0,709</b>	***	49,8	7.316
C	19	27,89	10	4,14	0,80	0,83	0,02	89	-0,13	770	780	<b>0,674</b>	***	76,5	6.399
E	83	24,80	3	3,39	0,72	0,74	2,44	310	-0,90	12.130	12.145	<b>0,437</b>	***	44,7	131.569

Die Wertebereiche der Parameter  $\mu$  und  $\sigma$  umfassen Bereiche zwischen 2,93 und 4,14 bzw. 0,14 und 0,80. Der anisotrope Modellansatz schätzt die einzelbaumbezogenen Diasporenmengen, die eine Beschädigung aufweisen, auf Werte zwischen 6.400 und 430.700 Diasporen. Hinsichtlich der geschätzten Hauptausbreitungsrichtung sind die Werte der Untersuchungsflächen A bis C wiederum in nördlicher bis östlicher Richtung orientiert. Im Gegensatz dazu liegt die Hauptausbreitung beschädigter Diasporen auf der Untersuchungsfläche E in nord-westlicher Richtung.

Die Angaben der Strafterme AIC und BIC zeigen auf den Flächen A, B und E deutlich geringere Werte im anisotropen als im isotropen Fall. Lediglich die Modellschätzungen für Fläche C weisen nahezu identische Straftermwerte zwischen isotroper und anisotroper Anpassung auf.

### 3.3.5 Klimatische Umwelteinflüsse und Ergebnisse der Diasporenerfassung

In Anlehnung an die methodischen Ausführungen des Abschnitts 2.3.4 (S. 38) fließen nun in den Bereich der Fruktifikation und Diasporenausbreitung die meteorologischen Kennwerte des Kronenraumes ein (Abbildung 9). Als ausbreitungsrelevante Umweltparameter finden somit die Lufttemperatur in einer Messhöhe von 33 m ( $T_{33m}$ ), die Windgeschwindigkeit (Messhöhen:  $WG_{27m}$ ,  $WG_{30m}$  und  $WG_{33m}$ ) und die relative Luftfeuchte in einer Höhe von 33 m ( $rF_{33m}$ ) Berücksichtigung (INSTITUT FÜR HYDROLOGIE UND METEOROLOGIE 2003-2005). Darüber hinaus erfolgt eine Einschränkung des zeitlichen Betrachtungshorizontes, der sich über die physiologischen Reifeprozesse von Sand-Birkendiasporen ableiten lässt. Das heißt, die Ablösungswahrscheinlichkeit für die einzelne Diaspore steigt mit zunehmendem Reifezustand an. Gleichzeitig verstärkt sich der Einfluss ausbreitungsrelevanter Umweltparameter (z. B. Windgeschwindigkeit). Auf die Problematik der Reife- und Ausbreitungsprozesse und die sich daraus ableitenden Betrachtungszeiträume gehen u. a. VANSELOW (1949), BARTELS (1993) und WHITE (1995) ein. Anhand der Ausführungen dieser Autoren wird deutlich, dass es kaum möglich ist, eine Differenzierung in tatsächliche Reife und daraus resultierende Ausbreitung vorzunehmen. Dies ist auf einen unterschiedlichen Reifezustand der Diasporen innerhalb einer Baumkrone zurückzuführen. Daher wird für die nachfolgende Darstellung, der unmittelbaren Wirkung von Umweltparametern auf die Diasporenausbreitung auf allgemeine Angaben, Ausbreitungszeiträume betreffend, zurückgegriffen (SARVAS 1948, FRIES 1984, SCHÜTT et al. 1992, KARLSSON 2001). Diese bleiben, mit Blick auf die eigenen Ergebnisse zur zeitlichen Ausbreitungsdynamik (siehe Abschnitt 3.3.1, S. 90), auf die Monate August bis November der jeweiligen Untersuchungsjahre begrenzt.

In die Betrachtung der Interaktionen zwischen den genannten Umweltkomponenten fließen jedoch zunächst alle Messwerte ein. Auf Grundlage linearer Zusammenhänge werden in Tabelle 25, differenziert nach Untersuchungsjahr, die Maßkorrelationskoeffizienten nach Pearson und die zugehörigen Signifikanzniveaus ( $p \leq 0,05^*$ ;  $p \leq 0,01^{**}$ ;  $p \leq 0,001^{***}$ ) der Korrelationen abgebildet. Die Windgeschwindigkeiten, gemessen in unterschiedlichen Höhen, (27 m, 30 m, 33 m), werden in diesem Zusammenhang nicht zueinander in Beziehung gesetzt. Aus Tabelle 25 geht ein sehr starker negativer linearer Zusammenhang ( $p \leq 0,01$ ) zwischen den Lufttemperaturwerten und der relativen Luftfeuchte in gleicher Messhöhe hervor. Ein Anstieg der Lufttempe-

ratur in einer Messhöhe von 33 m über dem Waldboden ( $\pm$  über dem Kronenraum) geht demzufolge mit einem Rückgang der relativen Luftfeuchte einher. Dieser Zusammenhang lässt sich in allen drei Aufnahmejahren (2003 bis 2005) auf einem vergleichbaren Niveau nachweisen. Der unmittelbare Einfluss der mittleren Windgeschwindigkeit auf die relative Luftfeuchte ist lediglich in einer Aufnahmhöhe von 33 m nachvollziehbar, da hier Messwerte beider Umweltparameter vorliegen ( $p \leq 0,05$ ). Mit einem Anstieg der Windgeschwindigkeit ist nach den Ergebnissen der Korrelationsanalyse gleichzeitig ein Anstieg der relativen Luftfeuchte verbunden.

Tab. 25: Darstellung linearer Zusammenhänge (Korrelationskoeffizient  $r$  nach Pearson, weiße Felder) zwischen den einzelnen Umweltparametern ( $T_{33m}$ ,  $WG_{27m}$ ,  $WG_{30m}$ ,  $WG_{33m}$  und  $rF_{33m}$ ) die im Kronenraum wirken. Angegeben sind die Signifikanzniveaus (graue Felder):  $p > 0,05$  nicht signifikant,  $p \leq 0,05^*$ ,  $p \leq 0,01^{**}$ ,  $p \leq 0,001^{***}$ .

Klimatischer Einflussfaktor	2003		2004		2005	
	$T_{33m}$ [°C]	$rF_{33m}$ [%]	$T_{33m}$ [°C]	$rF_{33m}$ [%]	$T_{33m}$ [°C]	$rF_{33m}$ [%]
$WG_{27m}$ [m/s]	-0,438	0,417	-0,599	0,399	-0,642	0,481
$p$	0,154n.s.	0,178n.s.	0,040*	0,199n.s.	0,024*	0,113n.s.
$WG_{30m}$ [m/s]	-0,600	0,567	-0,738	0,640	-0,741	0,625
$p$	0,039*	0,055n.s.	0,006**	0,025*	0,006**	0,030*
$WG_{33m}$ [m/s]	-0,680	0,656	-0,776	0,682	-0,769	0,684
$p$	0,015*	0,021*	0,003**	0,015*	0,003**	0,014*
$rF_{33m}$ [%]	-0,952		-0,870		-0,839	
$p$	0,000***		0,000***		0,001***	

Die Wirkung der Windgeschwindigkeit auf die Lufttemperatur hingegen ist anhand der negativen Korrelationskoeffizienten (2003:  $r = -0,60$ ; 2004:  $r = -0,74$ ; 2005:  $r = -0,74$ ) bereits in einem Höhenbereich von 30 m statistisch nachweisbar ( $p \leq 0,05$ ). Sie steigt bei einer Aufnahmhöhe von 33 m nochmals an (2003:  $r = -0,68$ ; 2004:  $r = -0,78$ ; 2005:  $r = -0,77$ ). Eine erhöhte Windgeschwindigkeit führt gleichzeitig zum Absenken der Lufttemperatur.

Diese grundlegenden Zusammenhänge zwischen meteorologischen Kennwerten, die für den Kronenraum bzw. in einem Bereich oberhalb des Kronenraumes vorliegen, sollen anschließend in die Betrachtungen zu mittleren monatlichen Ausbreitungsmengen der Diasporen von *B. pendula* eingehen. Gegenübergestellt sind in Tabelle 26 die für das jeweilige Aufnahmejahr in Monatsintervallen erfassten mittleren Umweltparameter  $T_{33m}$  [°C],  $rF_{33m}$  [%],  $WG_{27m}$  [m/s],  $WG_{30m}$  [m/s] und  $WG_{33m}$  [m/s] sowie die monatlich erhobene mittlere Diasporendichte [m<sup>2</sup>].

Die Ergebnisse der Korrelationsanalyse ergeben vor allem für die Fläche D, verglichen mit den übrigen Untersuchungsflächen, andere Tendenzen im Einfluss der Umweltparameter auf die Diasporenausbreitung. In den Monaten August bis November des Jahres 2003 zeigt sich für die Ergebnisse dieser Fläche D ein negativer linearer Zusammenhang hinsichtlich der gemessenen

Lufttemperatur und der Diasporendichte. Mit einem Anstieg der Lufttemperatur ist ein Absinken der Diasporenfreisetzung verbunden ( $r = -0,961$ ;  $p = 0,039$ ). Die Werte der mittleren Windgeschwindigkeiten in unterschiedlicher Höhe und die relative Luftfeuchte zeigen jedoch einen positiven linearen Zusammenhang zur freigesetzten Diasporenmenge dieser Fläche (Signifikanzniveau  $p \leq 0,05$ ).

Tab. 26: Linearer Zusammenhang (Korrelationskoeffizient  $r$  nach Pearson) zwischen den Umweltparametern im Kronenraum und der mittleren, monatlichen Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] im Zeitraum August bis November 2003 bis 2005. Angegeben sind die Signifikanzniveaus:  $p > 0,05$  nicht signifikant,  $p \leq 0,05^*$ ,  $p \leq 0,01^{**}$ ,  $p \leq 0,001^{***}$ .

Mittelwerte der Umweltparameter						
Jahr	Fläche	T33m [°C]	rF33m [%]	WG27m [m/s]	WG30m [m/s]	WG33m [m/s]
2003	D	-0,961 *	-0,957 *	0,950 *	0,957 *	0,953 *
2003	F	0,591 n.s.	-0,571 n.s.	-0,835 n.s.	-0,847 n.s.	-0,889 n.s.
2004	E	0,795 n.s.	-0,841 n.s.	-0,230 n.s.	-0,891 n.s.	-0,234 n.s.
2004	A	0,919 *	-0,937 *	-0,730 n.s.	-0,987 **	-0,759 n.s.
2004	B	0,909 n.s.	-0,935 n.s.	-0,664 n.s.	-0,999 **	-0,682 n.s.
2004	C	0,952 *	-0,970 *	-0,627 n.s.	-0,993 **	-0,668 n.s.
2005	A	0,803 n.s.	-0,613 n.s.	-0,274 n.s.	-0,525 n.s.	-0,739 n.s.
2005	B	0,754 n.s.	-0,527 n.s.	-0,381 n.s.	-0,582 n.s.	-0,761 n.s.
2005	C	0,355 n.s.	-0,025 n.s.	0,192 n.s.	0,017 n.s.	0,535 n.s.

Alle übrigen Versuchsflächen (A, B, C, E und F) zeigen eine Umkehrung dieser Abhängigkeiten. Der Einfluss auf die Diasporenfreisetzung durch die Windgeschwindigkeit lässt sich auf einem hohen Signifikanzniveau ( $p \leq 0,01$ ) für die Flächen A bis C, jedoch nur in einer Höhe von 30 m, nachweisen. Für die Aufnahmen im Jahr 2003 und 2004 ergibt sich ein negativer Korrelationskoeffizient, der belegt, dass ein Ansteigen der ausgebreiteten Diasporenmenge mit einer Verringerung der relativen Luftfeuchte und niedrigerer Windgeschwindigkeit einhergeht. Im Gegensatz dazu zeigt die Lufttemperatur einen positiven linearen Zusammenhang zur Diasporendichte, der für die Flächen A und C statistisch belegt werden kann ( $p \leq 0,05$ ). Aus den Ergebnissen des Jahres 2005 kann kein Zusammenhang zwischen den geringen Diasporendichten dieses Jahres und den herrschenden Umweltbedingungen nachgewiesen werden.

Eine Erweiterung der Betrachtungen auf qualitative Parameter wie Diasporenmasse [ $\text{mg}/\text{m}^2$ ] und Diasporengüte (Beschädigung) [ $\text{n}/\text{m}^2$ ] erbringt die in Tabelle 27 dargestellten Ergebnisse. Die Verwendung multipler Regressionsansätze ist jedoch nicht möglich, da die erklärenden Parameter Temperatur und relative Luftfeuchte, wie oben beschrieben, teilweise in engem Zusammenhang zueinander stehen (siehe Abschnitt 2.8; Kollinearität, S. 68). Daher folgen die anschließenden Ausführungen einfachen linearen Regressionsansätzen. Den Betrachtungen liegen Datensätze zu Grunde, die in drei Untersuchungsperioden (2003-2005) gewonnen wurden.

Die Prüfung linearer Zusammenhänge zwischen Temperatur ( $T_{33m}$ ), relativer Luftfeuchte ( $rF_{33m}$ ), der mittleren Anzahl beschädigter Diasporen pro  $m^2$  [ $n/m^2$ ] und der mittleren Diasporenmasse [ $mg/m^2$ ] wird auf die Monate August bis November des jeweiligen Untersuchungsjahres begrenzt. Diese Monate werden als Hauptausbreitungszeitraum angesehen.

Tab. 27: Zusammenfassung der Parameter zur linearen Regression zwischen Umweltfaktoren des Kronenraums ( $T_{33m}$ ,  $WG_{27m}$ ,  $WG_{30m}$ ,  $WG_{33m}$  und  $rF_{33m}$ ) und qualitativen Angaben zu den erfassten Diasporen (Mittlere Diasporenmasse/ $m^2$  und Mittlere Anzahl beschädigter Diasporen/ $m^2$ ), bezogen auf die Untersuchungsflächen und -zeiträume. Die hochgestellten Ziffern bezeichnen die betrachteten Untersuchungszeiträume: <sup>1</sup>Zeitraum: August - November 2003, <sup>2</sup>Zeitraum: August - November 2004, <sup>3</sup>Zeitraum: August - November 2005. Angegeben sind die Signifikanzniveaus:  $p > 0,05$  nicht signifikant,  $p \leq 0,05^*$ ,  $p \leq 0,01^{**}$ ,  $p \leq 0,001^{***}$ .

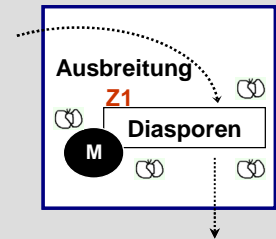
Fläche	Mittelwerte Diasporen		Umwelt		Mittel der Quadrate			
	y	$a_0$	$a_1$	x	r	Residuen	Regression	p
D <sup>1</sup>	Masse [ $mg/m^2$ ]	148,17	-3,83	$T_{33m}$ [°C]	0,899	279,3	2351,7	0,101n.s.
F <sup>1</sup>	Masse [ $mg/m^2$ ]	33,58	1,78	$T_{33m}$ [°C]	0,595	462,7	507,0	0,405n.s.
D <sup>1</sup>	Masse [ $mg/m^2$ ]	-62,45	2,34	$rF_{33m}$ [%]	0,910	251,1	2408,0	0,090n.s.
F <sup>1</sup>	Masse [ $mg/m^2$ ]	127,90	-1,04	$rF_{33m}$ [%]	0,575	479,6	473,3	0,425n.s.
A <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	-19,19	7,75	$T_{33m}$ [°C]	0,742	3093,9	7601,9	0,258n.s.
B <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	-2,76	0,96	$T_{33m}$ [°C]	0,834	25,2	115,5	0,166n.s.
C <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	-4,69	1,19	$T_{33m}$ [°C]	0,982	3,4	179,5	0,018*
E <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	-7,50	4,07	$T_{33m}$ [°C]	0,596	1895,2	2093,1	0,404n.s.
A <sup>3</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	-0,36	0,24	$T_{33m}$ [°C]	0,787	5,7	1,8	0,213n.s.
B <sup>3</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	-0,04	0,06	$T_{33m}$ [°C]	0,675	0,2	0,4	0,325n.s.
C <sup>3</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	0,03	0,04	$T_{33m}$ [°C]	0,590	0,2	0,2	0,410n.s.
A <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	448,52	-4,81	$rF_{33m}$ [%]	0,795	2537,9	8713,8	0,205n.s.
B <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	53,70	-0,58	$rF_{33m}$ [%]	0,870	20,2	125,7	0,130n.s.
C <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	63,57	-0,69	$rF_{33m}$ [%]	0,986	2,6	181,0	0,014*
E <sup>2</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	241,77	-2,57	$rF_{33m}$ [%]	0,651	1695,1	2493,5	0,349n.s.
A <sup>3</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	20,14	-0,23	$rF_{33m}$ [%]	0,803	1,6	5,9	0,197n.s.
B <sup>3</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	4,13	-0,05	$rF_{33m}$ [%]	0,503	0,3	0,2	0,497n.s.
C <sup>3</sup>	Beschädigung [ $n/m^2$ ]	4,83	-0,06	$rF_{33m}$ [%]	0,806	0,1	0,3	0,194n.s.

Hinsichtlich des linearen Zusammenhangs zwischen den genannten Umweltparametern und der mittleren Diasporenmasse [ $n/m^2$ ] ergibt sich für die Untersuchungsfläche F eine Korrelation von  $r = 0,6$  (n.s.). Obwohl diese für Fläche D mit  $r = 0,9$  wesentlich straffer ausfällt, ist sie jedoch ebenfalls nicht signifikant. Von Interesse ist der Verlauf der Regressionsgeraden, die für beide Flächen hinsichtlich der Lufttemperatur [°C] einen entgegen gesetzten Anstieg aufweist, wie am Parameter  $a_1$  erkennbar ist. Für die Fläche F zeichnet sich ein positiver Zusammenhang ab, da mit dem Anstieg der Lufttemperatur auch ein Anstieg der mittleren Diasporenmasse pro  $m^2$  [ $mg/m^2$ ] verbunden ist. Fläche D hingegen weist einen Rückgang der Diasporenmasse pro  $m^2$  mit zunehmender Lufttemperatur [°C] auf. Mit Blick auf die relative Luftfeuchte [%] kehrt sich der

Verlauf der Regressionsgeraden für beide Flächen um. Diese Ergebnisse beziehen sich ausschließlich auf das Untersuchungsjahr 2003. Für die Berechnungen des Zusammenhangs zwischen den Umweltparametern, die im Kronenraum wirken, und den Anteilen beschädigter Diasporen [ $n/m^2$ ] ist ein einheitlicher Verlauf der Regressionsgeraden erkennbar, der sich nur in der Stärke des Zusammenhangs unterscheidet. Für beide Umweltparameter ergibt sich jedoch ausschließlich für die Untersuchungsfläche C eine signifikante Modellabsicherung auf einem Signifikanzniveau von  $p \leq 0,05$ . Generell lässt sich für beide Untersuchungszeiträume festhalten, dass ein Anstieg der Lufttemperatur gleichzeitig mit einer Steigerung der relativen Beschädigungsanteile der Diasporen einhergeht. Ein entgegengesetzter Anstieg der Regressionsgeraden lässt sich für den Zusammenhang zur relativen Luftfeuchte ( $rF33m$  in %) belegen. Mit Ausnahme der Fläche B (2005) ist der lineare Zusammenhang hier als stark bis sehr stark zu bezeichnen ( $0,6 \leq r \leq 1$ , nur für Fläche C<sup>2</sup>:  $p = 0,014$ ).

### Fazit: Diasporenausbreitung

Mithilfe von Diasporenfällen, die über längere Zeiträume auf sechs unterschiedlichen Versuchsflächen des Tharandter Waldes positioniert waren, bestand die Möglichkeit, sowohl zeitliche als auch räumliche Aspekte der Diasporenausbreitung von *B. pendula* zu untersuchen.



#### 1) Zeitliche Aspekte

Unter Berücksichtigung jahresübergreifender Messperioden, mit konkretem Flächenbezug, waren Relationen zwischen Samenjahren und Jahren mit vergleichsweise geringer Fruktifikation bestimmbar. Darüber hinaus wurde deutlich, dass die Hauptausbreitungsmonate jahres- und flächenspezifische Unterschiede aufweisen. Freigesetzte Diasporen konnten zu jedem Zeitpunkt (ganzjährig) beobachtet werden, wenngleich die Diasporendichte der Wintermonate äußerst gering ausfiel.

#### 2) Räumliche Aspekte

Hinsichtlich der Ablagerungsdichten von Diasporen [ $\text{m}^2$ ] konnten flächenspezifische Verteilungsmuster nachvollzogen werden, die einen unmittelbaren Zusammenhang zu den jeweiligen Samenbaumpositionen erkennen ließen. Ferner boten die Modellvorhersagen isotroper und anisotroper Diasporenverteilungen mehrheitlich statistisch abgesicherte Anpassungen an die realen Daten (Signifikanzniveaus  $p \leq 0,001$ ,  $p \leq 0,05$ ). Die mittleren Ausbreitungsdistanzen (MDD) der Diasporen lagen für alle Untersuchungszeiträume und -flächen zwischen 37 m und 90 m. Als Werte der einzelbaumbezogenen Fruchtmengenschätzungen in Abhängigkeit vom BHD ergaben sich nach der Modellanpassung Diasporenmengen für den Einzelbaum von 180.000 bis 7.300.000. Anisotrope Modellanpassungen lieferten eine deutlich höhere Modellgüte. Diese Aussage wurde anhand der berechneten Strafterme (AIC und BIC) bestätigt. Eine Plausibilitätsprüfung der anisotropen Modellvorhersagen war durch die Gegenüberstellung von prognostizierter Hauptausbreitungs- und Hauptwindrichtung möglich. Darüber hinaus wiesen die räumlichen Verteilungsmuster der Diasporendichten, bei zeitlich differenzierter Betrachtung (Monatsebene), deutliche Unterschiede innerhalb einer Fläche auf.

#### 3) Qualität der Diasporen

Mit der Ansprache äußerlich beschädigter Diasporen, die als nicht mehr keimfähig eingeordnet wurden, konnten ebenfalls Aussagen zur zeitlichen und räumlichen Verteilung verknüpft werden. Ihr Anteil an der Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] erreichte in Abhängigkeit von der Untersuchungsfläche maximal 5 % bis 8 %.

#### 4) Umwelteinflüsse

Obwohl der Windrichtungseinfluss unmittelbar nachweisbar war, lieferte die Verknüpfung monatlicher Ausbreitungsdichten mit witterungsabhängigen Größen (Lufttemperatur in 33 m Höhe, relative Luftfeuchte in 33 m Höhe und Windgeschwindigkeit in 27 m, 30 m und 33 m Höhe) nur teilweise gesicherte Erkenntnisse.



### 3.4 Keimung und Keimlingsstadium

Die nachfolgenden Abschnitte stellen eine Zusammenfassung der Ergebnisse dar, die für eine Beschreibung des Keimlingsstadiums in zeitlicher und räumlicher Betrachtungsebene von Bedeutung sind. Aspekte der Samenlagerung bleiben hierbei weitgehend unberücksichtigt. Die Ergebnisse entstammen den folgenden drei methodischen Ansätzen: Laborversuche, Freilandversuche unter Bestandesbedingungen und Gefäßversuche unter Freilandbedingungen (siehe Abschnitt 2.2.1, Abbildung 8, S. 34).

#### 3.4.1 Laborversuche

Die durchgeführten Laborversuche stellen lediglich eine Ergänzung der umfangreichen Freilanduntersuchungen dar. Sie wurden mit der Zielsetzung angelegt, die Keimfähigkeit der Sand-Birken auf den genannten Standorten des Tharandter Waldes einschätzen zu können, da die Auswahl der Samenbäume nicht nach Kriterien einer professionellen Saatgutgewinnung erfolgte (ROHMEDER 1972). Ferner sollten zeitliche Aspekte einbezogen werden, um den Verlauf der Keimfähigkeit während der Hauptausbreitungsmonate zu dokumentieren. Die fehlenden Angaben im Zeitraum Februar bis Juni 2005 resultieren aus einem Mangel an erfassten Diasporen. Abbildung 44 zeigt die mittleren Keimprozentage auf Monatsebene ohne eine separate Berücksichtigung einzelner Flächenangaben. Insgesamt sind hoch signifikante Unterschiede in den Keimprozentagen der Untersuchungsjahre 2003 bis 2005 nachweisbar (nichtparametrischer Kruskal-Wallis-Test,  $df = 2$ ).

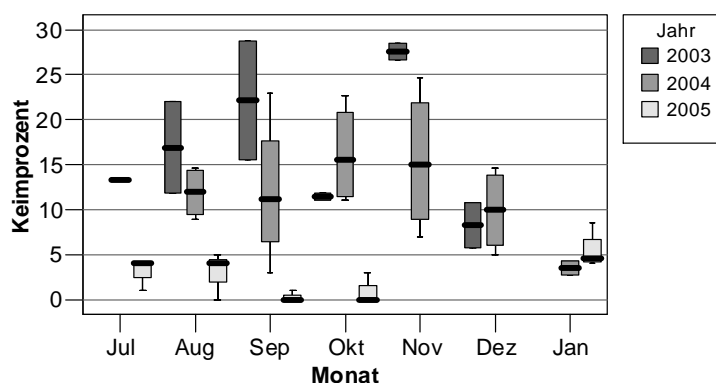


Abb. 44: Zusammenfassende Darstellung der monatlichen Keimprozentage (2003-2005) unter Einbeziehung einer Stichprobe von jeweils 300 Diasporen in 6 Keimgefäßen.

Das arithmetische Mittel aller Aufnahmen ist mit 10,17 % anzugeben. Im November 2003 wird mit 28,7 % die höchste Keimfähigkeit erreicht, während in den Monaten November und Dezember des Untersuchungsjahres 2005 die Keimprozentage den Wert 0 annehmen. Ein Trend für die drei Untersuchungsjahre hinsichtlich der monatlichen Abfolge der Keimprozentage ist nur in den

Untersuchungsjahren 2003 und 2004 erkennbar. In den Monaten Dezember und Januar liegen die Keimprozent mehrheitlich auf einem vergleichsweise niedrigen Niveau ( $\leq 5\%$ ).

### 3.4.2 Freilandversuche unter Bestandesbedingungen

Eine Auswertung der Keimlingsetablierung auf Bestandesebene umfasst auf den Flächen A bis C jeweils 30 Aufnahmeplots von 1 m<sup>2</sup> Größe, die über drei Bodendeckungsvarianten (*Cv*, *Nd*, *Df*) verteilt angelegt wurden. Zusätzlich ist jedem Aufnahmeplot ein Bereich mit freigelegtem Mineralboden zugeordnet.

#### 3.4.2.1 Keimlingsdichte

##### Zeitliche Verteilung

Mithilfe der positionsgenauen Wiederholungsaufnahmen auf den Aufnahmeplots, die über den Zeitraum eines Jahres durchgeführt wurden, ist die zeitliche Dynamik neu aufgelaufener Keimlinge unter Berücksichtigung der jeweiligen Bodendeckungsvariante möglich. Darüber hinaus lassen sich Mortalitätsraten ableiten. Da sich die Keimlingsdichten auf den Untersuchungsflächen aufgrund unterschiedlicher Mutterbaumzahlen und Diasporenablagerungen unterscheiden, sollen die nachfolgenden Betrachtungen vor allem auf die Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten eingehen. Tabelle 28 bietet in dieser Hinsicht einen flächenspezifischen Überblick, der zunächst verdeutlicht, dass die Keimlingsdichten [m<sup>2</sup>] auf freigelegtem Mineralboden auf allen drei Untersuchungsflächen im Mittel die höchsten Werte erreichen. Alle Angaben enthalten nur die neu kartierten Keimlinge im jeweiligen Untersuchungszeitraum. Insbesondere im Monat Mai 2005 werden auf allen drei Untersuchungsflächen für die Bodendeckungsvariante Mb deutlich höhere Keimlingsdichten [m<sup>2</sup>] erreicht. Als arithmetisches Mittel der Mineralbodenvariante aller drei Flächen ergeben sich Keimlingsdichten von 16,5 je m<sup>2</sup>, die im Verlauf des Jahres 2005 auf einen Wert von 0,62 je m<sup>2</sup> sinken. Anhand der Angaben zur jeweiligen Standardabweichung (Mai 2005:  $s = 28,65$ ) wird gleichzeitig die enorme Streuung zwischen den einzelnen Plots in den Monaten, die hohe Keimlingsdichten verzeichnen, deutlich. Zunächst hat der Mittelwertvergleich der Keimlingsdichten, alle Untersuchungsflächen einbeziehend und unter Berücksichtigung der drei Bodendeckungsvarianten *Cv*, *Nd* und *Df* keine signifikanten Unterschiede in den einzelnen Untersuchungszeiträumen erbracht (ANOVA, n.s.). Eine Gegenüberstellung der genannten Bodendeckungsvarianten und der Variante mit freigelegtem Mineralboden zeigt höchst signifikante Unterschiede ( $p \leq 0,000$ ) für die Monate Mai und August 2005. In den Herbstmonaten beider Aufnahmejahre (ANOVA, Oktober 2004:  $p = 0,198$  und Oktober 2005:  $p = 0,619$ ) sind hingegen keine signifikanten

Unterschiede hinsichtlich mittlerer Keimlingsdichten [m<sup>2</sup>] auf *C. villosa*, Nadelstreu und *D. flexuosa* im Vergleich zur Bodendeckungsvariante Mineralboden nachweisbar.

Tab. 28: Keimlingsdichten [m<sup>2</sup>] auf den Bestandesplots der Untersuchungsflächen A, B und C, unterteilt nach Bodendeckungsvarianten und Aufnahmezeitraum (Die jeweilige Bodendeckungsvariante [BV] ist in der ersten Spalte tief gestellt.). Ferner sind mit den Bezeichnungen a und b die Ergebnisse der Mittelwertvergleiche innerhalb eines Untersuchungszeitraumes gekennzeichnet.

Fläche <sub>BV</sub>	Mittlere Keimlingsdichte [m <sup>2</sup> ]							
	Okt 2004		Mai 2005		Aug 2005		Okt 2005	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
A <sub>Cv</sub>	1,60	1,86	1,73	2,81	1,73	2,52	0,27	0,56
B <sub>Cv</sub>	0,00	0,00	0,27	0,56	0,40	0,90	0,00	0,00
C <sub>Cv</sub>	0,13	0,42	0,13	0,42	0,13	0,42	0,13	0,42
<b>Cv</b>	<b>0,58<sup>a</sup></b>	<b>1,30</b>	<b>0,71<sup>a</sup></b>	<b>1,78</b>	<b>0,76<sup>a</sup></b>	<b>1,67</b>	<b>0,13<sup>a</sup></b>	<b>0,41</b>
A <sub>Nd</sub>	4,27	11,69	3,87	6,61	3,33	4,27	0,13	0,42
B <sub>Nd</sub>	0,00	0,00	0,13	0,42	0,13	0,42	0,00	0,00
C <sub>Nd</sub>	0,13	0,42	0,00	0,00	0,27	0,84	0,00	0,00
<b>Nd</b>	<b>1,47<sup>a</sup></b>	<b>6,82</b>	<b>1,33<sup>a</sup></b>	<b>4,11</b>	<b>1,24<sup>a</sup></b>	<b>2,86</b>	<b>0,04<sup>a</sup></b>	<b>0,24</b>
A <sub>Df</sub>	0,67	2,11	0,40	0,90	1,07	2,07	0,00	0,00
B <sub>Df</sub>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,42	0,00	0,00
C <sub>Df</sub>	0,00	0,00	0,40	1,26	0,00	0,00	0,13	0,42
<b>Df</b>	<b>0,22<sup>a</sup></b>	<b>1,22</b>	<b>0,27<sup>a</sup></b>	<b>0,89</b>	<b>0,40<sup>a</sup></b>	<b>1,27</b>	<b>0,04<sup>a</sup></b>	<b>0,24</b>
A <sub>Mb</sub>	14,27	35,17	40,93	39,29	31,47	26,36	1,47	6,60
B <sub>Mb</sub>	1,20	2,38	4,13	4,00	2,27	2,91	0,00	0,00
C <sub>Mb</sub>	1,47	2,87	4,53	5,92	1,20	2,14	0,40	1,22
<b>Mb</b>	<b>5,64<sup>a</sup></b>	<b>21,10</b>	<b>16,53<sup>b</sup></b>	<b>28,65</b>	<b>11,64<sup>b</sup></b>	<b>20,73</b>	<b>0,62<sup>a</sup></b>	<b>3,88</b>

In den bisher dargestellten Betrachtungen sind die Mineralbodenflächen in Kombination mit den Bodendeckungsvarianten der Aufnahmeplots enthalten. Die insgesamt höheren Keimlingsdichten auf der Mineralbodenvariante konnten bereits nachvollzogen werden. Der ausschließlich mineralbodenbezogene Vergleich von Keimlingsdichten bietet darüber hinaus die Möglichkeit den methodischen Ansatz kombinierter Aufnahmeplots zu prüfen. Eine kleinstandörtliche Beeinflussung der Mineralbodenbereiche durch die angrenzenden Bodendeckungsvarianten kann zunächst nicht ausgeschlossen werden. Die Erweiterung des Auswertungsansatzes um einen Vergleich der Mineralbodenflächen untereinander, ergibt bei zeitlicher Auflösung lediglich für den Oktober 2004 (mittlere Keimlingsdichte auf allen Mineralbodenplots von 14,4 [m<sup>2</sup>]) signifikant höhere Werte auf jenen Mineralbodenflächen, die mit *C. villosa* umgeben sind (ANOVA, Post-hoc-Test, Scheffé-Prozedur:  $p = 0,019$ ). Dieser Trend kann für die anderen Untersuchungszeiträume nicht statistisch belegt werden.

Eine diasporeninduzierte Keimlingsdichte [m<sup>2</sup>] über alle Bodendeckungsvarianten hinweg ergibt zunächst nur für die Untersuchungsfläche A einen linearen Zusammenhang zwischen Diasporen- und Keimlingsdichte [m<sup>2</sup>] über den gesamten Betrachtungszeitraum Oktober 2004 bis Oktober

2005 ( $R^2 = 0,448$ ;  $p \leq 0,000$ ). Diese Verbindung ist auf den Flächen B und C auf diesem Wege nicht unmittelbar nachzuweisen.

In Anlehnung an die zuvor beschriebenen Unterschiede in der Keimlingsdichte, in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante soll dieser Aspekt in die nachfolgenden Betrachtungen einfließen. Stellt man für die Aufnahmeplots der drei Untersuchungsflächen gemeinsam (A bis C) die Keimlingsdichte [ $m^2$ ] eines Aufnahmeplots der Diasporendichte [ $m^2$ ] aus den Samenfallen für den Zeitraum gegenüber, in dem beide Größen erfasst wurden (Oktober 2004 bis Oktober 2005), dann ergeben sich in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante hochsignifikante lineare Zusammenhänge. Aus der grafischen Darstellung 45 geht hervor, dass der lineare Ausgleich für die Plots mit der Bodendeckungsvariante *C. villosa* mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 = 0,917$  ( $p \leq 0,01$ ) besonders straff ist. Weiterführende Analysen einer räumlichen bzw. flächenspezifischen Differenzierung der Keimlingsdichten sind dem nachfolgenden Abschnitt zu entnehmen.

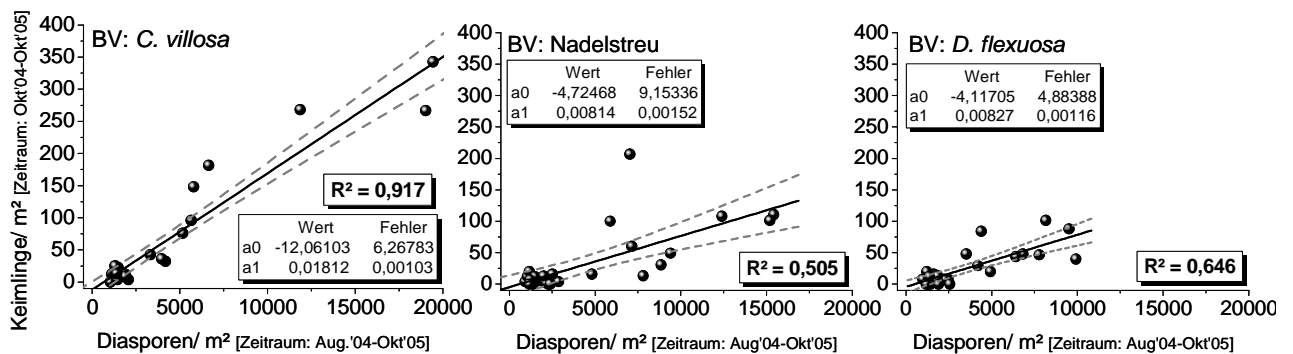


Abb. 45: Linearer Zusammenhang zwischen ermittelter Diasporendichte [ $m^2$ ] aus den Samenfallen und Keimlingsdichte [ $m^2$ ] (Untersuchungsflächen A, B und C zusammengefasst) differenziert nach Bodendeckungsvarianten. Der Stichprobenumfang für jede Bodendeckungsvariante umfasst  $n = 30$ .

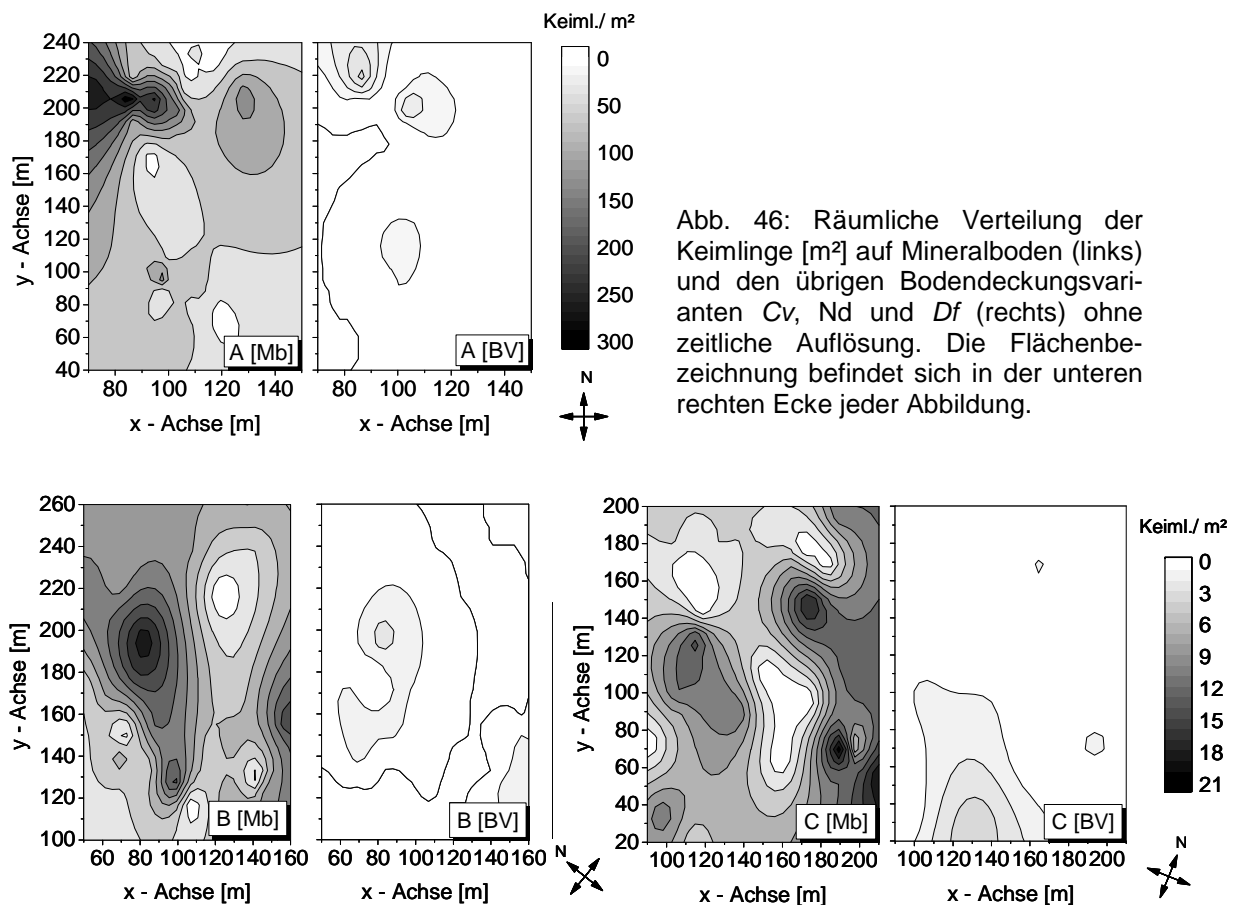
Für die Plots der Bodendeckungsvarianten Nadelstreu (Nd) und *D. flexuosa* (Df) ergeben sich geringere Werte für  $R^2 = 0,505$  und  $R^2 = 0,646$ . In beiden Fällen ist der lineare Ausgleich jedoch mit  $p \leq 0,01$  hoch signifikant. Bezogen auf die Quadranten der Aufnahmeplots mit freigelegtem Mineralboden ( $n = 90$ ) ergibt sich über alle Flächen ein linearer Zusammenhang von  $R^2 = 0,645$  ( $p \leq 0,01$ ) zwischen Diasporendichte und Keimlingsdichte.

Es schließt sich eine Frage an, die auch innerhalb der räumlichen Betrachtung von Relevanz ist: Lassen sich signifikant höhere Diasporeneinträge auf einzelnen Bodendeckungsvarianten nachweisen, da diese beispielsweise näher an den Samenbäumen lokalisiert sind? Anhand der eben dargestellten starken Abhängigkeit zwischen punktuellm Diasporeneintrag und einer entsprechend lokalisierten Keimlingsdichte ist diese Frage teilweise beantwortet, da die ermittelten Diasporendichten unmittelbar von der Entfernung zum Samenbaum abhängen. Wie stark

dieser Effekt jedoch von anderen Umwelteinflüssen überprägt wird, soll Gegenstand des nachfolgenden Abschnitts sein. An dieser Stelle ist zunächst, unabhängig von den Umweltbedingungen, zu prüfen, ob eine ähnliche Verteilung der Keimlinge auf den Flächen vorliegt, wie sie für die Diasporen ermittelt werden konnte.

### Räumliche Verteilung der Keimlinge

Die Untergliederung der räumlichen Betrachtungsebenen ist bedeutsam, um zwischen bestandesrelevanten und mikrostandörtlichen Aussagen unterscheiden zu können (NAKASHIZUKA 2001, ETTEMA & WARDLE 2002). Zunächst soll ein Eindruck zur räumlichen Verteilung unterschiedlicher Keimlingsdichten innerhalb der jeweiligen Bestandesfläche gegeben werden. In den räumlichen Darstellungen werden die Keimlingsdichten [ $\text{m}^2$ ] getrennt nach Mineralboden und den übrigen Bodendeckungsvarianten ( $C_v$ ,  $N_d$ ,  $D_f$ ) dargestellt (Abbildung 46). Abgebildet sind die plotbezogenen Summen der Keimlinge (umgerechnet auf  $1 \text{ m}^2$ ), die innerhalb des Untersuchungszeitraumes kartiert wurden. Sehr dunkle Bereiche kennzeichnen besonders hohe Keimlingsdichten. Zudem sei an dieser Stelle auf die abweichende Skalierung der Keimlingsdichten auf der Fläche A hingewiesen. Erkennbar sind Verteilungsmuster, die sich in charakteristischer Weise für den Einzelbestand herausbilden.



Alle drei Untersuchungsflächen weisen hoch signifikante Unterschiede hinsichtlich der Keimlingsdichte [ $\text{m}^2$ ] zwischen dem Mineralboden und den anderen Bodendeckungsvarianten ( $C_v$ ,  $N_d$ ,  $D_f$ ) auf (ANOVA,  $p \leq 0,05$ ). Mithilfe des Scheffé-Tests können diese beiden homogenen Untergruppen auf allen Flächen ausgeschieden werden. Führt man anschließend, in Anlehnung an die zeitliche Betrachtung innerhalb der Mineralbodenvariante, einen Vergleich durch, der berücksichtigt, dass der freigelegte Mineralboden in der Nähe einer anderen Bodendeckungsvariante lokalisiert ist, dann ergeben sich flächenspezifische Aussagen. Auf der Fläche C liegen keine signifikanten Unterschiede hinsichtlich der Keimlingsdichte [ $\text{m}^2$ ] auf den unterschiedlichen Mineralbodenplots vor (ANOVA,  $p = 0,236$ ), die für den statischen Vergleich über die angrenzenden Bodendeckungsvarianten  $C_v$ ,  $N_d$  und  $D_f$  verschlüsselt wurden. Im Gegensatz dazu weisen auf den Flächen A und B jene Mineralbodenvarianten signifikant höhere Keimlingsdichten auf, die in unmittelbarer Umgebung der Plots mit *C. villosa* angesiedelt sind. Auf der Untersuchungsfläche A ist dieser Unterschied signifikant. Dies konnte im Rahmen einer ein-faktoriellen Varianzanalyse mit der Scheffé-Prozedur für die Mineralbodenbereiche im Umfeld der Bodendeckungsvariante *D. flexuosa* nachgewiesen ( $p = 0,034$ ) werden. Auf der Fläche B gilt dies für die benachbarten Mineralbodenplots der Nadelstreuvariante ( $p = 0,012$ ).

Eine Gegenüberstellung der absoluten Keimlingsdichten auf den unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten der Untersuchungsfläche A ergibt auf den Mineralbodenbereichen maximale Keimlingsdichten innerhalb eines Jahres von 336 Individuen/ $\text{m}^2$ . Im Vergleich dazu werden auf den übrigen Varianten maximale Keimlingsdichten auf der Bodendeckung Nadelstreu mit 47 Keimlingen/ $\text{m}^2$  erreicht. Hinsichtlich der räumlichen Verteilung innerhalb des Bestandes sind auffallend hohe Keimlingsdichten in den nordwestlichen Bestandesbereichen der Fläche A angesiedelt. Dieser Trend trifft sowohl für die Mineralbodenvariante (Abbildung 46: oben links) als auch, unter Berücksichtigung eines veränderten Dichteniveaus, in deutlich geringerem Maße, für die anderen Bodendeckungsvarianten zu (Abbildung 46: oben rechts). Die Mineralbodenbereiche der Fläche B weisen maximale Dichten von 20 Keimlingen/ $\text{m}^2$  auf, die sich räumlich in einem vergleichsweise zentralen Bereich des Bestandes akkumulieren. Auf der Fläche C sind die maximalen Keimlingsdichten auf Mineralboden (24 Keimlinge/ $\text{m}^2$ ) in drei Kernen innerhalb des östlichen Bestandesbereiches konzentriert. Auf den beiden zuletzt genannten Flächen erreicht die Keimlingsdichte der anderen Bodendeckungsvarianten Maximalwerte von 3 Keimlingen/ $\text{m}^2$ , deren Erscheinen sich über einen Zeitraum von einem Jahr erstreckte.

### Räumliche Modellierung mit WALDSTAT

Um die bisherigen Aussagen zur räumlichen Verteilung der Sand-Birkenkeimlinge zu vervollständigen, fließen die erhobenen Daten erneut in die Modellprognosen des Programms WALDSTAT (Abschnitt 2.3.5.2, siehe Seite 43) ein. Für die Gegenüberstellung ermittelter Diasporenablagerung und festgestellter Keimlingsdichte ist bereits ein deutlicher Zusammenhang nachgewiesen worden (siehe Abbildung 45). Des Weiteren hat sich eine differenzierte Behandlung nach Bodendeckungsvarianten als vorteilhaft erwiesen, die in den folgenden Tabellen 29 und 30 erneut aufgegriffen werden soll. In Anlehnung an die Modellierung der räumlichen Diasporenverteilung in Abschnitt 3.3.2.1 sind die nachfolgenden Ergebnisse nach isotropen und anisotropen Modellansätzen zur Abbildung der Keimlingsdichten aus den Samenbaumverteilungen differenziert. Grundsätzlich ist festzuhalten, dass die anisotropen Modellvorhersagen weitaus besser mit den realen Daten korreliert sind als die isotropen Modelle. Dies lässt sich anhand des Korrelationskoeffizienten und der Angaben zum Signifikanzniveau  $p$  nachvollziehen. Die Güte des anisotropen Modellansatzes ist höher. Die geschätzte Keimlingszahl  $m$ , die einem einzelnen Mutterbaum zuzuordnen ist, nimmt in beiden Modellen mit 33.764 - 420.347 (isotrop) sowie 22.856 - 150.450 (anisotrop) vergleichbare Werte an.

Tab. 29: Isotropes Modell (WALDSTAT) der räumlichen Verteilung von Sand-Birkenkeimlingen auf den Untersuchungsflächen A bis C differenziert nach Bodendeckungsvarianten. (Beta ist in allen Fällen = 1.) Angegeben sind die Parameter  $\beta$ ,  $\mu$  und  $\sigma$ . Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Keimlingsmenge für einen Samenbaum des entsprechenden BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 (S. 43) nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fläche <sub>BV</sub>	SBI [n]	BHD	$\mu$	$\sigma$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A <sub>Cv</sub>	64	33,40	4,41	0,27	229	230	<b>0,924</b>	***	53,4	196.355
B <sub>Cv</sub>	70	26,08	5,97	0,11	105	109	<b>0,879</b>	***	70,3	65.688
C <sub>Cv</sub>	19	27,89	4,83	0,07	132	136	<b>0,155</b>	n.s.	70,1	42.270
A <sub>Nd</sub>	64	33,40	4,50	0,01	254	255	<b>0,816</b>	**	70,7	49.304
B <sub>Nd</sub>	70	26,08	6,02	0,02	62	63	<b>0,030</b>	n.s.	42,2	33.764
C <sub>Nd</sub>	19	27,89	4,89	0,25	105	106	<b>0,274</b>	n.s.	60,8	54.856
A <sub>Df</sub>	64	33,40	3,91	0,26	203	204	<b>0,325</b>	n.s.	44,5	67.680
B <sub>Df</sub>	70	26,08	5,95	0,22	75	76	<b>0,385</b>	n.s.	67,5	72.731
C <sub>Df</sub>	19	27,89	5,79	0,42	88	89	<b>0,488</b>	n.s.	57,9	420.347

Deutliche Unterschiede ergeben sich bei der Betrachtung der mittleren Ausbreitungsdistanz MDD [m]. Diese erreicht im isotropen Fall einen Höchstwert von etwa 70 m, während in den anisotropen Vorhersagen höchste MDD-Werte von 340 m erreicht werden. Unterschiede ergeben sich in der Wertigkeit des Parameters  $\sigma$ , der im anisotropen Fall über alle Bodendeckungsvarianten hinweg besonders geringe Werte von  $\leq 0,04$  annimmt. Ähnlich der Modellvorhersagen

zur räumlichen Diasporenverteilung liegen die Werte für  $\mu$  im anisotropen Fall mit 3,75 - 5,70 etwas niedriger als die entsprechenden Ergebnisse der isotropen Modelle ( $3,91 \geq \mu \leq 6,02$ ). Bezüglich der Ausrichtung der anisotropen Verteilung von Birkenkeimlingen wird erneut eine deutliche Konzentration der Keimlingsdichte in nördlicher bis östlicher Richtung durch das Modell geschätzt ( $25^\circ$  bis  $89^\circ$ ).

Tab. 30: Anisotropes Modell (WALDSTAT) der räumlichen Verteilung von Sand-Birkenkeimlingen auf den Untersuchungsflächen A bis C differenziert nach Bodendeckungsvarianten. (Beta ist in allen Fällen = 1.) Angegeben sind die Modellparameter  $\beta$ ,  $\mu$ ,  $\sigma$ ,  $k$ ,  $u$  und  $v$  (siehe Abschnitt 2.3.5.2, S. 43). Die Anpassungsgüte der Modellvorhersage wird durch den Korrelationskoeffizienten  $r$  sowie das Signifikanzniveau  $p$  deutlich. Mit  $m$  wird die geschätzte Keimlingsmenge für einen Samenbaum des entsprechenden BHD's bezeichnet. MDD gibt die mittlere Ausbreitungsdistanz an, deren Berechnung in Abschnitt 2.3.5.2 nachvollzogen werden kann. Zusätzlich werden die Strafterme nach Akaike (AIC) und Bayes (BIC) angegeben.

Fl.-BV	SBI [n]	BHD	$\mu$	$\sigma$	$k$	$u$	Hri [Grad]	$v$	AIC	BIC	$r$	$p$	MDD [m]	$m$
A <sub>Cv</sub>	64	33,40	4,09	0,04	0,25	0,01	89	-0,01	114	116	<b>0,982</b>	***	60,8	150.454
B <sub>Cv</sub>	70	26,08	5,20	0,01	0,77	0,81	44	0,01	107	117	<b>0,761</b>	*	210,2	22.856
C <sub>Cv</sub>	19	27,89	4,48	0,01	0,41	0,21	78	0,67	62	72	<b>0,826</b>	***	104,1	28.224
A <sub>Nd</sub>	64	33,40	4,59	0,02	0,24	0,24	76	-0,27	95	97	<b>0,985</b>	***	96,5	73.641
B <sub>Nd</sub>	70	26,08	5,34	0,01	0,87	1,14	25	-0,03	50	52	<b>0,839</b>	**	221,4	52.735
C <sub>Nd</sub>	19	27,89	5,00	0,03	-0,28	0,12	83	-0,63	89	91	<b>0,603</b>	n.s.	164,3	124.111
A <sub>Df</sub>	64	33,40	3,75	0,02	0,41	0,79	45	0,02	99	101	<b>0,899</b>	***	44,4	56.159
B <sub>Df</sub>	70	26,08	5,70	0,02	0,54	0,79	45	0,22	58	60	<b>0,849</b>	**	338,6	137.437
C <sub>Df</sub>	19	27,89	5,23	0,01	-0,47	0,57	57	0,01	44	46	<b>0,966</b>	***	196,6	53.118

Bezüglich der Strafterme AIC und BIC ergibt sich im Vergleich zwischen isotropen und anisotropen Modellen in allen dargestellten Fällen eine Verringerung der Strafterme für den anisotropen Fall. Insgesamt liegen die Strafterme in einem vergleichsweise engen Bereich, gemessen an den zuvor dargestellten Modellschätzungen für die Diasporenausbreitung (siehe Abschnitt 3.3.3.3, S. 102).

### 3.4.2.2 Keimlingsmortalität

Eine Betrachtung der Mortalitätsraten innerhalb der Keimlingsphase gibt einerseits Aufschluss über die Dynamik dieses frühen Entwicklungsstadiums, andererseits können Aspekte des von SCHUPP (1995) beschriebenen “*seed-seedling conflicts*“ analysiert werden. In den Angaben zur mittleren Keimlingsmortalität sind zeitliche und flächenspezifische (räumliche) Größen verknüpft. Insgesamt ergeben sich über den einjährigen Betrachtungszeitraum auf allen drei Untersuchungsflächen mittlere Mortalitätsraten von 69,26 % (Fläche A), 48,12 % (Fläche B) und 60,67 % (Fläche C). Diese Unterschiede fallen lediglich zwischen den Flächen A und B signifikant aus (T-Test für die Mittelwertgleichheit,  $p = 0,005$ ). Betrachtet man ausschließlich



den zeitlichen Aspekt, so wird deutlich, dass sich die mittlere Mortalitätsrate aller drei Untersuchungszeiträume (siehe Abbildung 47) höchst signifikant voneinander unterscheidet (T-Test für die Mittelwertgleichheit;  $p \leq 0,000$ ). Das Modell der zweifaktoriellen Varianzanalyse für die Kombination der Keimlingsmortalität aus Untersuchungsfläche und Aufnahmezeitpunkt verweist auf höchst signifikante Zusammenhänge ( $df = 8$ ; F-Wert 9,697;  $p \leq 0,000$ ).

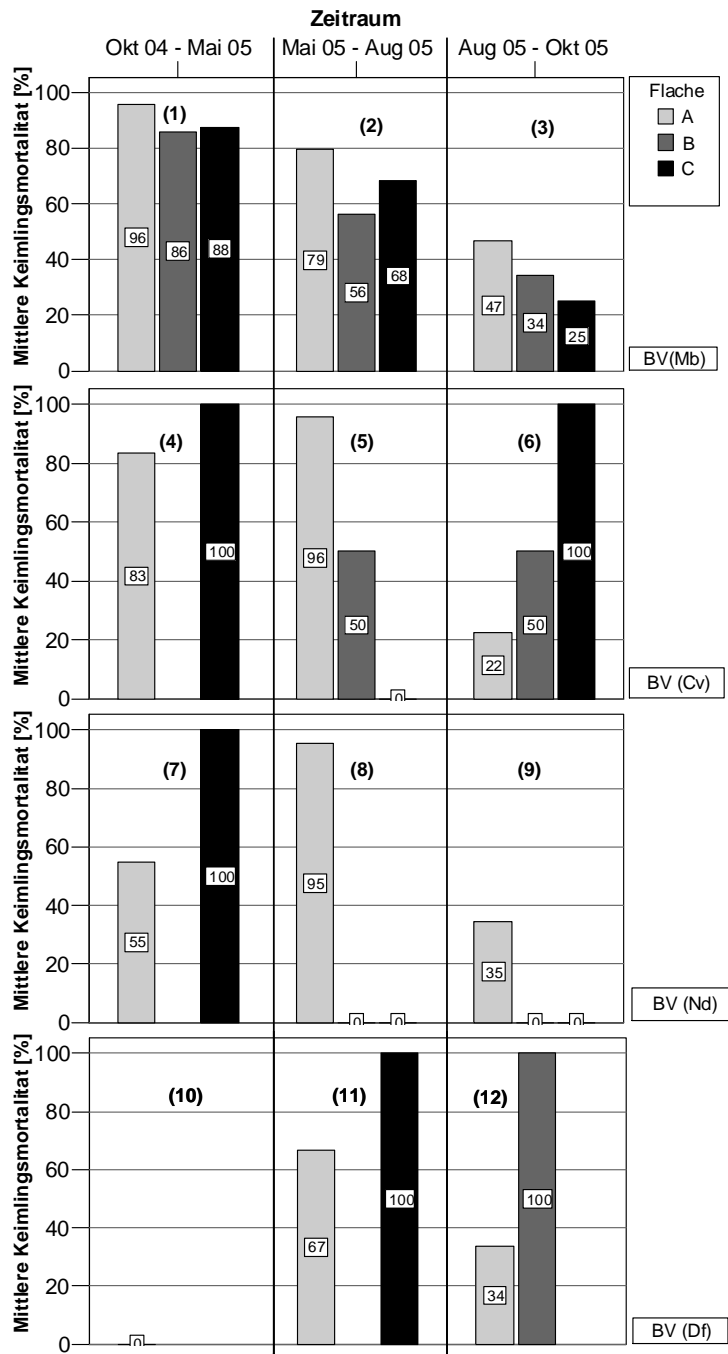


Abb. 47: Mittlere Keimlingsmortalität [%] auf den Flächen A bis C für die vier Bodenbedeckungsvarianten Mb, Cv, Nd und Df in Abhängigkeit vom Untersuchungszeitraum. Fehlende Balken innerhalb einer Zelle zeigen, dass keine Keimlinge vorhanden sind.

Eine besonders hohe mittlere Keimlingsmortalität ist im Zeitraum Oktober 2004 bis Mai 2005 mit 86,9 % ( $s = 31,96$ ) zu verzeichnen. In den Folgeintervallen stellen sich über die Vegetationsperiode des Jahres 2005 mittlere Mortalitätsraten zwischen 70,0 % ( $s = 37,78$ ) und 37,8 % ( $s =$

37,83) ein. Lässt man in die Betrachtung weitere Faktoren einfließen, dann ergeben sich flächenspezifische und von der BV abhängige Angaben zur Keimlingsmortalität. Abbildung 47 enthält zur besseren Strukturierung der Ergebnisse eine Unterteilung der Betrachtungseinheiten in Form einzelner Zellen, die mit 1 bis 12 beziffert sind. Der varianzanalytische Test der Einzelzellen, überprüft die Fragestellung, ob die Mortalitätsrate innerhalb eines Betrachtungszeitraumes, bezogen auf eine Bodendeckungsvariante flächenspezifische Unterschiede erkennen lässt, kann lediglich für einen Fall (Zelle 8: Zeitraum Mai 05 - Aug 05 mit Nd, ANOVA:  $p = 0,000$ ) bestätigt werden. Wenngleich die Mittelwerte einzelner Zellen voneinander abweichen, lassen sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsflächen nachweisbar. Anschließend soll das Hauptaugenmerk auf Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten innerhalb eines Untersuchungszeitraumes gerichtet sein. Hier bestätigt der Mittelwertvergleich über alle Bodendeckungsvarianten nur im ersten Untersuchungszeitraum (Okt 04 - Mai 05) signifikante Unterschiede der Keimlingsmortalität zwischen den Bodendeckungsvarianten auf dem Niveau  $p = 0,014$  (Zellen: 1, 4, 7 und 10; ANOVA). Über eine detaillierte statistische Prüfung der Einzelvarianten ist ausschließlich im ersten Untersuchungszeitraum eine signifikant höhere Mortalität der Keimlinge auf Mineralboden im Vergleich zur Bodendeckungsvariante *D. flexuosa* nachweisbar (T-Test,  $p = 0,001$ ).

### 3.4.2.3 Qualitative Entwicklung der Keimlinge

#### Aufnahmeplots

Die qualitative Einschätzung der Keimlingsentwicklung von *B. pendula* reduziert sich für die Individuen in den Aufnahmeplots auf die Blattentwicklung. Eine Entnahme der Keimlinge war nicht möglich, da gleichzeitig die Keimlingsmortalität kartiert wurde. Angesprochen wurde die Anzahl der zum jeweiligen Aufnahmezeitpunkt entwickelten Primärblätter Methodik 2.4.2, S. 55). Mit der Kartierung der Blattentwicklung wurde im Mai 2005 begonnen. Damit hatte die erste Keimlingskartierung im Oktober 2004 ausschließlich quantitativen Charakter.

Ohne Berücksichtigung zeitlicher und räumlicher Aspekte erreichen die Sand-Birkenkeimlinge im gesamten Untersuchungszeitraum (Mai 05 bis Okt. 05) durchschnittliche Blattzahlen von 1,6 Primärblättern bei Werten für die Standardabweichung von ebenfalls 1,6. Detailliertere Angaben (Tages- oder Wochenbasis) zur altersabhängigen Blattentwicklung der Keimlinge sind aufgrund der vergleichsweise groben Aufnahmeintervallen nicht möglich. Eine Berücksichtigung des zeitlichen Jahreslaufs zeigt, dass die Sand-Birkenkeimlinge im Mai mit einem arithmetischen Mittel von 0,12 signifikant geringere Blattzahlen aufweisen (ANOVA,  $p = 0,000$ ) als in den

Monaten August ( $\bar{x} = 2,97$  Blätter/Keimling) und Oktober ( $\bar{x} = 2,74$  Blätter/Keimling). Die pflanzenbezogenen Unterschiede in der Blattentwicklung für die beiden zuletzt genannten Aufnahmezeitpunkte sind nicht signifikant (Scheffé-Prozedur;  $p = 0,126$ ). Darüber hinaus ist die Entwicklung der Sand-Birkenkeimlinge in Abhängigkeit von der jeweiligen Bodendeckungsvariante von Bedeutung. Für jeden Aufnahmezeitpunkt lassen sich hoch signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Bodendeckungsvarianten nachweisen (siehe Tabelle 31).

Tab. 31: Vergleich der Blattentwicklung zwischen den Bodendeckungsvarianten Mb, Cv, Nd und Df (ANOVA, Einzelvergleich Scheffé-Test) innerhalb eines Aufnahmezeitpunktes (entlang einer Spalte).

Mittlere Blattanzahl der Birkenkeimlinge												
BV	Mai 05 [n = 423]		Aug 05 [n = 404]		Okt 05 [n = 58]		Gesamt [n = 885]					
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s		
<b>Mb</b>	0,11	a	0,33	2,87	a	1,00	2,50	a	0,96	<b>1,50</b>	a	<b>1,55</b>
<b>Cv</b>	0,50	b	0,76	3,84	b	1,34	3,20	a,b	0,84	<b>2,91</b>	b	<b>1,82</b>
<b>Nd</b>	0,10	a	0,40	3,68	a,b	1,07	4,50	b	1,29	<b>1,92</b>	a,b	<b>2,04</b>
<b>Df</b>	0,00	a	0,00	3,00	a,b	1,00	3,33	a,b	0,58	<b>1,95</b>	a,b	<b>1,68</b>
<b>Gesamt</b>	<b>0,12</b>		<b>0,35</b>	<b>2,97</b>		<b>1,05</b>	<b>2,74</b>		<b>1,09</b>	<b>1,59</b>		<b>1,62</b>
ANOVA	0,015		0,000		0,001		0,001		0,000			

Mithilfe der differenzierteren Betrachtungen in den Einzelvergleichen sind insbesondere zwischen den Bodendeckungsvarianten Mineralboden ( $\bar{x} = 1,5$ ;  $s = 1,55$ ) und *C. villosa* ( $\bar{x} = 2,9$ ;  $s = 1,82$ ) deutliche Unterschiede in der Blattentwicklung der Keimlinge nachvollziehbar. Auf den Bodendeckungsvarianten Nadelstreuaufgabe und *D. flexuosa* nimmt die Entwicklung der Laubblätter mit  $\bar{x} = 1,92$  und  $\bar{x} = 1,95$  eine Zwischenstellung der Blattentwicklung ein.

### Erhebungen frei im Bestand

Den methodischen Ausführungen auf S. 34 konnte entnommen werden, dass der unzureichende Stichprobenumfang auf den fest installierten Aufnahmeplots kompensiert werden konnte, indem zusätzliche Sand-Birken unterschiedlicher Entwicklungsstadien auf den genannten Bestandesflächen unter Anwendung identischer Kriterien erhoben wurden (siehe Abschnitt 2.4.2). Der Aufnahmezeitpunkt des Keimlingsstadiums fällt für diese Messungen auf die letzten Tage des Monats August im Jahr 2005. Unter Berücksichtigung der Entwicklung einzelner Blattstadien gelangten Individuen mit 1 bis 4 voll entwickelten Blättern, die eindeutig als Keimlinge aus dem Jahr 2005 angesprochen werden konnten, in die Auswahl. Angesichts des Aufnahmemonats ergibt sich ein erheblicher Mangel an Keimlingen auf den drei Bodendeckungsvarianten, die lediglich 1 Laubblatt voll ausgebildet haben (siehe vorhergehende Tabelle 31). Daher fällt der Stichprobenumfang für dieses Entwicklungsstadium äußerst gering aus (*Cv*:  $n = 3$ ; *Nd*:  $n = 5$ ; *Df*:  $n = 5$ ), während die Sand-Birkenkeimlinge der Blattstadien 2 bis 4 mit einem Stichprobenumfang von jeweils 50 Individuen pro BV belegt sind. Eine Zusammenstellung der erhobenen

Wachstumsgrößen in Abhängigkeit von Blattentwicklung und Bodendeckungsvariante, kann Tabelle 32 entnommen werden. Sand-Birkenkeimlinge mit nur einem entwickelten Primärblatt bleiben aufgrund des sehr geringen Stichprobenumfangs unberücksichtigt.

Die Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten nehmen mit fortschreitender Blattentwicklung der Keimlinge zu. Sand-Birkenkeimlinge, die lediglich zwei Blätter ausgebildet haben, weisen bei den oberirdischen Wachstumsparametern Sprosslänge (SL) und Wurzelhalsdurchmesser (WHD) noch keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten auf. Drei- und vierblättrige Sand-Birkenkeimlinge zeigen jedoch deutliche Entwicklungsunterschiede in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante (ANOVA,  $p \leq 0,001$ ). Dies gilt sowohl für die oberirdische als auch für die unterirdische Entwicklung der Keimlinge. Augenfällig ist in diesem Zusammenhang, dass Sand-Birkenkeimlinge auf *C. villosa* (SL - 3 Blätter:  $\bar{x} = 1,22$  cm; SL - 4 Blätter:  $\bar{x} = 1,57$  cm) in ihrer oberirdischen Entwicklung etwa den Keimlingen auf *D. flexuosa* (SL - 3 Blätter:  $\bar{x} = 1,22$  cm; SL - 4 Blätter:  $\bar{x} = 1,65$  cm) entsprechen. In der unterirdischen Entwicklung gleichen sich hingegen Sand-Birkenkeimlinge auf *C. villosa* (WL - 3 Blätter:  $\bar{x} = 2,14$  cm; WL - 4 Blätter:  $\bar{x} = 2,44$  cm) und Nadelstreuauflage (WL - 3 Blätter:  $\bar{x} = 2,23$  cm; WL - 4 Blätter:  $\bar{x} = 2,75$  cm). Insgesamt erweisen sich Keimlinge, die in Bereichen mit Nadelstreu gewachsen sind, in allen betrachteten Wachstumsgrößen als besonders gut entwickelt.

Tab. 32: Zusammenfassung der Wachstumsparameter (Sprosslänge - SL [cm], Wurzellänge - WL [cm] und Wurzelhalsdurchmesser - WHD [cm]) für Sand-Birkenkeimlinge unterschiedlicher Blattentwicklungsstadien (Anzahl der Blätter 2 bis 4) unter Berücksichtigung der Bodendeckungsvarianten Cv, Nd und Df.

	Blattstadien					
	2 [n = 150]		3 [n = 150]		4 [n = 150]	
	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
<b>SL [cm]</b>						
Cv	1,03 <sup>a</sup>	0,203	1,22 <sup>a</sup>	0,267	1,57 <sup>a</sup>	0,342
Nd	1,00 <sup>a</sup>	0,285	1,48 <sup>b</sup>	0,431	2,20 <sup>b</sup>	0,539
Df	0,99 <sup>a</sup>	0,234	1,22 <sup>a</sup>	0,368	1,65 <sup>a</sup>	0,411
ANOVA	0,703 n.s.		0,000 ***		0,000 ***	
<b>WHD [mm]</b>						
Cv	0,12 <sup>a</sup>	0,032	0,15 <sup>a</sup>	0,032	0,20 <sup>a</sup>	0,042
Nd	0,13 <sup>a</sup>	0,038	0,17 <sup>b</sup>	0,046	0,22 <sup>b</sup>	0,067
Df	0,12 <sup>a</sup>	0,034	0,13 <sup>a</sup>	0,035	0,18 <sup>a</sup>	0,049
ANOVA	0,236 n.s.		0,000 ***		0,003 **	
<b>WL [cm]</b>						
Cv	1,96 <sup>b</sup>	0,756	2,14 <sup>b</sup>	0,896	2,44 <sup>b</sup>	0,837
Nd	1,78 <sup>a,b</sup>	0,600	2,23 <sup>b</sup>	0,724	2,75 <sup>b</sup>	0,776
Df	1,50 <sup>a</sup>	0,545	1,70 <sup>a</sup>	0,553	1,98 <sup>a</sup>	0,756
ANOVA	0,002 **		0,001 ***		0,000 ***	

Das dargestellte Gitternetz der Abbildung 48 beschreibt den Verlauf der Wachstumsparameter SL [cm], WHD [mm] und WL [cm] anhand der Mittelwerte, die sich in Abhängigkeit von der

BV und der Blattanzahl ergeben haben. Der nachfolgenden Tabelle 33 ist zu entnehmen, dass zwischen quantitativer Blattentwicklung und den einzelnen Wachstumsparametern lineare Zusammenhänge bestehen. Insbesondere die SL [cm] zeigt mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 \geq 0,4$  eine deutliche Abhängigkeit von der Blattanzahl ( $p \leq 0,000$ ).

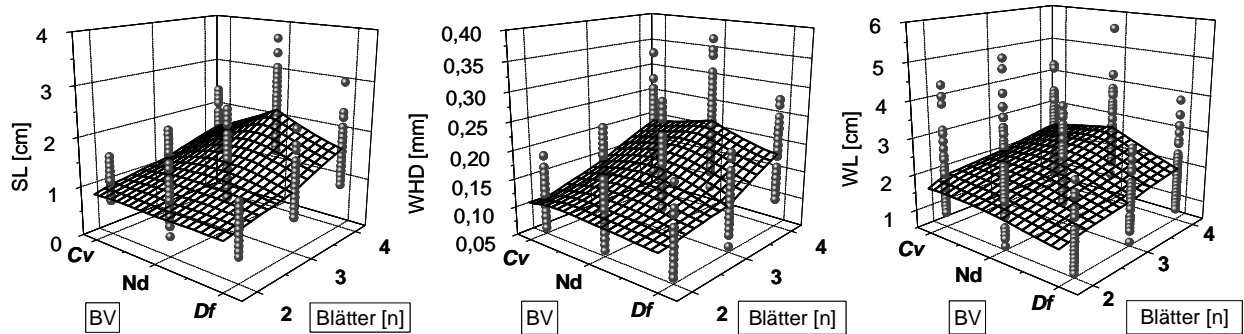


Abb. 48: Darstellung der Zusammenhänge zwischen Blattanzahl [n], Bodendeckungsvariante [BV] und den Wachstumsparametern Sprosslänge (SL in cm), Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) und Wurzellänge (WL in cm) für Sand-Birkenkeimlinge unter Bestandesbedingungen.

Dieser Zusammenhang reduziert sich bei der Betrachtung des WHD's [mm] auf Bestimmtheitsmaße zwischen  $R^2 > 0,32$  (Df) und  $R^2 < 0,44$  (Cv) ( $p \leq 0,000$ ). Hinsichtlich des unterirdischen Wachstumsparameters Wurzellänge [cm] zeichnet sich ein deutlich geringerer Zusammenhang zwischen der Anzahl ausgebildeter Blätter und der vertikalen Wurzelentwicklung ab ( $R^2 < 0,27$ ;  $p \leq 0,001$ ). Unter zusätzlicher Berücksichtigung der Bodendeckungsvarianten wird deutlich, dass Keimlinge auf Nadelstreu vergleichsweise straffe Beziehungen zwischen Blattanzahl und der jeweils dargestellten Wachstumsgröße aufweisen. Im Vergleich dazu zeigen Sand-Birkenkeimlinge, die sich in den Grasvarianten etabliert haben, in ihrer Wurzelentwicklung kaum eine Abhängigkeit von der Blattentwicklung.

Tab. 33: Lineare Zusammenhänge zwischen den Wachstumsparametern Sprosslänge [SL in cm], Wurzelhalsdurchmesser [WHD in mm] und Wurzellänge [WL in cm] und den Blattstadien 1 bis 4 für Sand-Birkenkeimlinge unter Bestandesbedingungen (Aufnahmezeitpunkt August 2005).

Parameter	n	$a_0$	$a_1$	$R^2$	$p$
SL <sub>Cv</sub>	153	0,455 ± 0,081	0,273 ± 0,026	0,429	0,000
SL <sub>Nd</sub>	153	- 0,129 ± 0,123	0,567 ± 0,039	0,568	0,000
SL <sub>Df</sub>	153	0,338 ± 0,097	0,318 ± 0,032	0,397	0,000
WHD <sub>Cv</sub>	155	0,042 ± 0,011	0,038 ± 0,004	0,435	0,000
WHD <sub>Nd</sub>	155	0,038 ± 0,014	0,045 ± 0,005	0,370	0,000
WHD <sub>Df</sub>	155	0,051 ± 0,011	0,031 ± 0,004	0,323	0,000
WL <sub>Cv</sub>	155	1,361 ± 0,241	0,270 ± 0,078	0,073	0,001
WL <sub>Nd</sub>	155	0,839 ± 0,195	0,473 ± 0,064	0,266	0,001
WL <sub>Df</sub>	155	0,985 ± 0,172	0,246 ± 0,056	0,112	0,000

#### 3.4.2.4 Einflüsse des Mikrostandortes

Bei einer umfassenden Betrachtung der Keimlingsentwicklung ist die Beschreibung der mikrostandörtlich wirkenden Einflussfaktoren mit den zur Verfügung stehenden Ressourcen verknüpft. Im englischen Sprachraum hat sich seit längerer Zeit der Begriff der "safe site" (HARPER 1961) auf dem Gebiet der Verjüngungsforschung etabliert. Dieser Begriff umfasst nach HARPER (1977, S.112) folgende Aspekte: „A 'safe site' is envisaged as that zone in which a seed may find itself which provides (a) the stimuli required for breakage of seed dormancy, (b) the conditions required for the germination processes to proceed and (c) the resources (water and oxygen) which are consumed in the course of germination. In addition a "safe site" is one from which specific hazards are absent - such as predators, competitors, toxic soil constituents and pre-emergence pathogens." In Anlehnung an diese Ausführungen setzen sich die nachfolgenden Abschnitte mit einer Auswahl keimlingsrelevanter Umweltgrößen auseinander. Dazu zählen Einflussgrößen wie repräsentative Bodenvegetation, Strahlungsverfügbarkeit und relative Bodenfeuchte.

##### 3.4.2.4.1 Bodendeckungsvarianten und Strahlung

###### Ansprache der Bodenvegetation

Auf den Untersuchungsflächen B und C erfolgte die Kartierung der Vegetation entlang eines 100 m Transektes, um einen Eindruck zur Flächenpräsenz von *C. villosa* und *D. flexuosa* zu erhalten (siehe Abschnitt 2.2.2, S. 33). Darüber hinaus wurden hemisphärische Fotografien und Feuchtemessungen durchgeführt, um Aussagen zur Abundanz und Wüchsigkeit der ausgewählten Grasarten als potenzielle Etablierungskonkurrenz für *B. pendula* abzuleiten. Tabelle 34 fasst zunächst die Ergebnisse der Vegetationskartierungen zusammen, die insbesondere für *C. villosa* und *D. flexuosa* auf den untersuchten Standorten eine Einstufung in die Abundanzklassen 2a bzw. 2b ergaben. Dies lässt sich mit einem flächenbezogenen Dominanzwert von 5-15 % bzw. 16-25 % innerhalb der Krautschicht beschreiben. Lediglich die Verjüngung von *P. abies* verfügt innerhalb der Krautschicht über vergleichbare Anteile. Innerhalb der Kryptogamenschicht zeigt sich auf beiden Untersuchungsflächen eine vergleichbare Dominanz der Moosarten *Brachythecium rutabulum*, *Polytrichum formosum* sowie *Sphagnum fallax* mit jeweils 5-15iger % Dominanz. Unterschiede zwischen den Untersuchungsflächen zeigen sich vor allem im Vorkommen von *Dryopteris dilatata*, *Lophocolea bidentata*, *Mnium hornum* und *Pleurozium schreberi*.

Tab. 34: Zusammenfassung der Vegetationsaufnahmen auf den Untersuchungsflächen B und C aus dem Jahr 2006 (x indifferentes Verhalten, = Überschwemmungszeiger, ~ Zeiger für starken Wechsel im Feuchteregime).

Artbezeichnung	Abundanz			Artspezifische Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992)					
	Fläche B	Fläche C	Lebensform	L	T	K	F	R	N
<b>Strauchschicht (S):</b> Gehölze größer 0,5m bis 5m									
<i>Betula pendula</i>	r	r	P	7	x	x	x	x	x
<i>Betula pubescens</i>	r	r	P	7	x	x	8	3	3
<i>Picea abies</i>	1 - 2m	1 - 2m	P	5	3	6	x	x	x
<i>Pinus sylvestris</i>	r	-	P	7	x	7	x	x	x
<i>Quercus robur</i>	r	-	P	7	6	6	x	x	x
<b>Krautschicht (K):</b> Höhenbereich bis 0,5m bzw. 2,0m (Kräuter, Gräser, Zwergsträucher & Gehölze)									
<i>Acer pseudoplatanus</i>	r - +	-	P	4	x	4	6	x	7
<i>Betula pendula</i>	r - +	r	P	7	x	x	x	x	x
<i>Betula pubescens</i>	r - +	r	P	7	x	x	8	3	3
<i>Picea abies</i>	2a	2a	P	5	3	6	x	x	x
<i>Pinus sylvestris</i>	r - +	-	P	7	x	7	x	x	x
<i>Pinus strobus</i>	r	-	P	-	-	-	-	-	-
<i>Salix caprea</i>	-	r	N, P	7	x	3	6	7	7
<i>Sorbus aucuparia</i>	r	-	P, N	6	5	2	4	7	3
<b><i>Calamagrostis villosa</i></b>	<b>2a</b>	<b>2a</b>	<b>H, G</b>	<b>6</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>7~</b>	<b>2</b>	<b>2</b>
<i>Carex brizoides</i>	+	-	H	2	5	3	5	6	5
<i>Cirsium acaule</i>	-	r	H	9	5	4	3	8	2
<b><i>Deschampsia flexuosa</i></b>	<b>2b</b>	<b>2b</b>	<b>H</b>	<b>6</b>	<b>x</b>	<b>2</b>	<b>x</b>	<b>2</b>	<b>3</b>
<i>Digitalis purpurea</i>	-	r	H	7	5	2	5	3	6
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+	+ - 1	H	5	x	3	x	4	3
<i>Dryopteris dilatata</i>	+	1 - 2m	H	4	x	3	6	x	7
<i>Fragaria vesca</i>	-	r	H	7	x	5	5	x	6
<i>Galium harcyenicum</i>	-	1	H	7	5	2	5	2	3
<i>Galium palustre</i>	r - +	+ - 1	C, H	6	5	3	9=	x	4
<i>Lunaria rediviva</i>	-	r	H	4	5	4	6	7	8
<i>Molinia caerulea</i>	r	+ - 1	H	7	x	3	7	x	2
<i>Phegopteris connectilis</i>	r - +	-	G	2	4	3	6	4	6
<i>Rubus idaeus</i>	r - +	-	n (N)	7	x	x	x	x	6
<i>Trientalis europaea</i>	+	+	G	5	5	7	x	3	2
<i>Urtica dioica</i>	-	r - +	H	x	x	x	6	7	9
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	+	Z	5	x	5	x	2	3
<b>Bodenschicht (Kr - Kryptogamenschicht):</b> Moose									
<i>Aulacomnium palustre</i>	r - +	-	C	7	2	6	7	3	-
<i>Brachythecium rutabulum</i>	2a	2a	C	5	x	5	4	x	-
<i>Calliergon stramineum</i>	-	1	C	8	2	6	8	2	-
<i>Calypogeia muelleriana</i>	-	+ - 1	H	5	3	6	5	3	-
<i>Dicranella heteromalla</i>	1	1	C	5	4	5	4	2	-
<i>Dicranum scoparium</i>	1	1	C	5	x	5	4	4	-
<i>Hylocomium splendens</i>	1	1	C	6	3	6	4	5	-
<i>Lepidozia reptans</i>	-	1	C, H	4	3	5	5	2	-
<i>Lophocolea bidentata</i>	2a	1	C	7	3	5	6	5	-
<i>Lophocolea heterophylla</i>	1	-	C, H	4	3	5	4	3	-
<i>Mnium hornum</i>	1	2a	H	5	3	4	6	3	-
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	2a	C	6	3	6	4	2	-
<i>Polytrichum formosum</i>	2a	2a	H	4	2	5	6	2	-
<i>Sphagnum fallax</i>	2a	2a	C	7	3	6	7	2	-
<i>Tetraphis pellucida</i>	-	1	C	3	3	5	6	1	-
<i>Thuidium tamariscinum</i>	1	-	C	4	4	4	6	4	-

Neben der Erfassung von Dominanzwerten kann eine Auswertung der von ELLENBERG zugeordneten Zeigerwerte herangezogen werden, um zwischen Standort, Kronenschluss des Bestandesgefüges und Dominanz der Arten in der Bodenvegetation eine Verbindung herstellen zu können. Für die Arten der Krautschicht ergibt sich hinsichtlich des mittleren Lichtwertes von 5,35 (Fläche B) und 5,78 (Fläche C) kein signifikanter Unterschied (T-Test für unabhängige Stichproben,  $p = 0,486$ ). Gleiches gilt für die anderen Zeigerwerte nach ELLENBERG, die in keinem Fall signifikante Unterschiede im Flächenvergleich für die Arten der Krautschicht erkennen lassen (T-Test für unabhängige Stichproben,  $p > 0,05$ ; n.s.). Für die Arten der Kryptogamenschicht lässt sich eine identische Aussage treffen. Insgesamt können die Arten aller drei untersuchten Vegetationsschichten den Halbschatt- bis Halblichtpflanzen (Zeigerwert 5 bis 7) zugeordnet werden, die in einem Bereich von 10 % bis 30 % relativer Beleuchtungsstärke anzutreffen sind. Die beobachteten Arten sind insbesondere innerhalb der Strauch- und Krautschicht in vielen Fällen (S: 80 % und K: 32 %) als indifferent in ihrer Feuchtepräferenz (x) charakterisiert. Hinsichtlich der Temperaturzahl ( $T\bar{x}_B = 2,1$ ;  $T\bar{x}_C = 2,1$ ) sind die Arten den Kälte- bis Kühlezeigern zuzuordnen. Als mittlere Kontinentalitätszahl ergibt sich eine subozeanische Bewertung ( $K\bar{x}_B = 4,0$ ;  $K\bar{x}_C = 3,9$ ). Reaktions- und Stickstoffzahl lassen mit Werten von  $\bar{x}_B 2,1 - \bar{x}_C 2,5$  und  $\bar{x}_B 2,7 - \bar{x}_C 3,5$  auf saure und vergleichsweise stickstoffarme Standorte schließen.

#### Ansprache der Humushorizonte

Ein weiterer Aspekt, der über die erfolgreiche Keimung und Etablierung der Sand-Birke entscheiden kann, bezieht sich auf die Horizontmächtigkeit der Humusauflage in den Fichtenreinbeständen. In unmittelbarer Nähe der fest installierten Aufnahmeplots war eine entsprechende Beprobung nicht möglich, da die Umgebung der Aufnahmeplots durch deren Anlage stärker beansprucht war. Um dennoch einen Überblick zur Humusauflage in den ausgewählten Fichtenreinbeständen zu erlangen, wurden erneut, unter den bereits mehrfach genannten Restriktionen (siehe Abschnitt 2.5.1, S. 51) entsprechende Humusproben frei im Bestand aufgenommen. Als Humusformen wurden Übergänge zwischen Moder, rohhumusartigem Moder und in fünf Fällen Rohhumus kartiert. In den Box-Plot-Darstellungen in Abbildung 49 zeichnen sich vergleichbare Anteile der Humushorizonte auf den Untersuchungsflächen A, B und C ab. Die Ansprache des sogenannten „Graswurzelfilzmoders“ (GMO) für die L-Lage der Grasvarianten  $C_v$  und  $D_f$  ist in diesem Zusammenhang zu berücksichtigen (FISCHER & BENS 2001, ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG - ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 2003). Die Gesamthumusmächtigkeit der drei Untersuchungsflächen umfasst folgende Werte: Fläche A  $\bar{x} =$



7,69 cm ( $s = 2,359$ ), Fläche B  $\bar{x} = 6,90$  cm ( $s = 1,688$ ) und Fläche C  $\bar{x} = 6,24$  cm ( $s = 1,472$ ). Ein Flächenvergleich zur Gesamthumusmächtigkeit weist lediglich zwischen Fläche A und Fläche C auf dem Niveau  $p \leq 0,05$  signifikante Unterschiede aus ( $df = 87$ , ANOVA, Scheffé-Prozedur). Unter verjüngungsökologischen Gesichtspunkten sind die Angaben maximaler Humusmächtigkeiten auf den einzelnen Untersuchungsflächen ebenfalls von besonderem Interesse. Diese umfassen Werte zwischen 8,7 cm (Fläche C) und 12,7 cm (Fläche A). Die reine Nadelstreuauflage (L-Lage) besitzt eine mittlere Horizontmächtigkeit zwischen 1,3 cm (Fläche B und C) bis 2,3 cm (Fläche A). Auffällig sind die Streuungen in der Mächtigkeit des Of-Horizonts. Dieser nimmt auf allen Untersuchungsflächen mit einem arithmetischen Mittel von 2,3 cm mehrheitlich den größten Anteil der Humushorizonte ein.

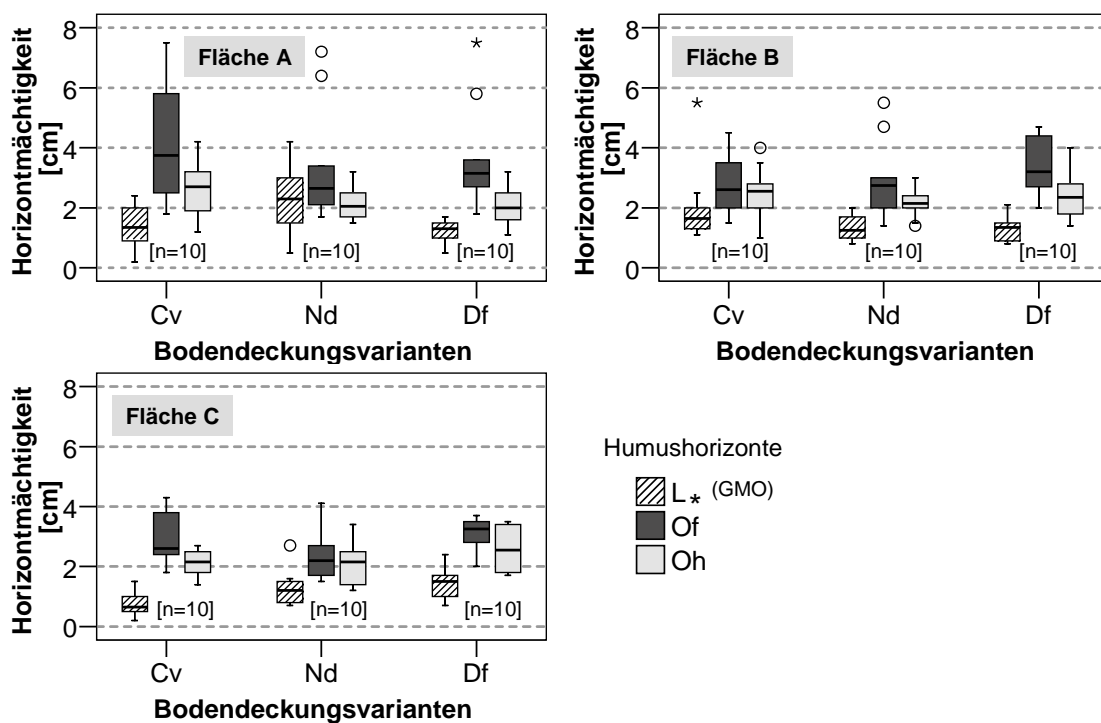


Abb. 49: Box-Plot-Darstellungen der Horizontmächtigkeit von Humusauflagen auf den Untersuchungsflächen A, B und C. (\*Der L-Horizont für die Bodendeckungsvarianten Cv und Df ist gemäß der Arbeitsgruppe Boden (2005) als Sonderhumusform Graswurzelfilzmoder [GMO] ausgeschieden worden.)

Eine Verknüpfung zwischen den Arten der Bodenvegetation bzw. der Nadelstrebereiche, die als Bodendeckungsvarianten ausgewählt wurden (*C. villosa*, *D. flexuosa* und Nd) und den Ergebnissen der Strahlungsmessungen, wird im nachfolgenden Abschnitt hergestellt.

### Räumliche Verteilung der Bodendeckungsvarianten

Mit der gezielten und zugleich flächenrepräsentativen Auswahl der drei Bodendeckungsvarianten (Cv, Nd und Df auf den Flächen A bis C) sind Untersuchungen zum kleinräumigen Wechsel keimungsrelevanter Umweltbedingungen und Konkurrenzsituationen verbunden. Abbil-

Abbildung 50 soll einen Eindruck über die räumliche Verteilung der genannten Bodendeckungsvarianten innerhalb der drei untersuchten Bestandesflächen geben. In diesem Zusammenhang ist darauf hinzuweisen, dass die Ableitung der Verteilung in Form von Isolinien auf den punktuell festgelegten Aufnahmeplots (je Fläche  $n = 30$ ) basiert. Die tatsächliche Verteilung der Arten ist jedoch weitaus heterogener und das Arteninventar wesentlich umfangreicher (siehe Tabelle 34, S. 135). Mit der hier gewählten Darstellungsform soll erneut die Möglichkeit geschaffen werden, vorliegende Einzelinformationen (z. B. Strahlung, Feuchte, Diasporenverteilung, Verjüngungsverteilung) auf räumlicher Ebene abzubilden. Um die Übergänge zwischen den ausgewählten Bodendeckungsvarianten fließender zu gestalten, zeigt die Legende in Abbildung 50 fünf verschiedene Graustufen, wobei zwei Graustufen jeweils als Übergangsbereiche definiert sind. In besonders hell dargestellten Bereichen dominiert *C. villosa*. Die besonders dunklen Bereiche sind vorwiegend durch *D. flexuosa* besiedelt.

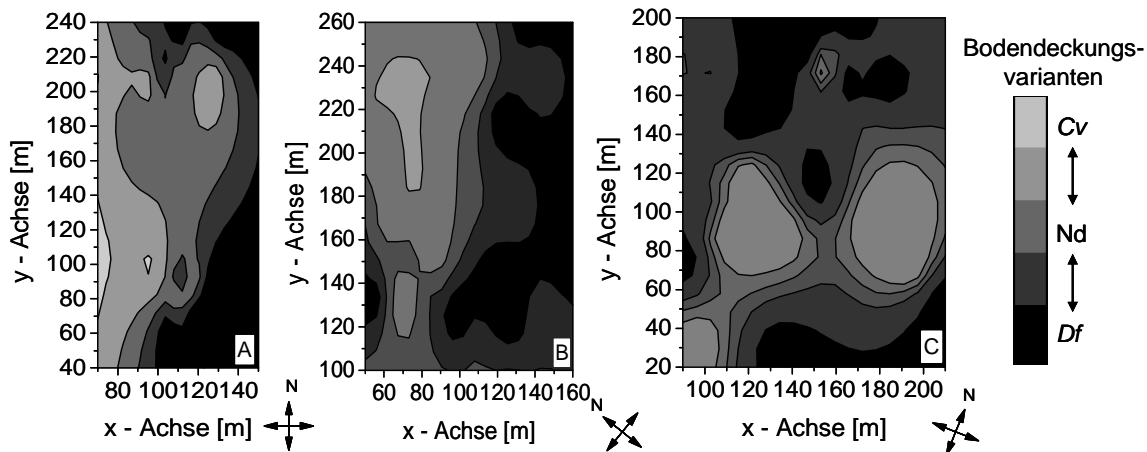


Abb. 50: Räumliche Verteilung der Bodendeckungsvarianten *Cv*, *Nd* und *Df* auf den Untersuchungsflächen A bis C in Anlehnung an die Positionen der Aufnahmeplots. Die Einteilung der Grautöne (siehe Legende) umfasst 5 Farbstufen, um auch die potenziellen Übergänge zwischen den drei Bodendeckungsvarianten zu kennzeichnen. Die Flächenbezeichnung befindet sich im Abbildungsbereich rechts unten.

Angesichts der Graustufen wird deutlich, dass sich die flächenspezifisch ausgebildeten Muster der Bodendeckungsvarianten sehr voneinander unterscheiden können. Auf Fläche C heben sich eindeutige Besiedlungszentren mit *Cv* ab, die sich auf den Flächen A und B eher als länglich ausgeformte Bänder abzeichnen oder als äußerst kleinflächige Bereiche abgrenzen. Mit der Auswertung ebenso punktuell erfasster Strahlungsmessungen bietet sich die Möglichkeit, ebenfalls auf räumliche Verteilungen zu schließen, die wiederum ein bestandsspezifisches Muster erkennen lassen. Hemisphärische Fotos bieten die Möglichkeit differenzierte Strahlungskomponenten zu berücksichtigen (gemeint ist diffuse und direkte Strahlung). Anhand des PARWETTER-Wertes [ $\text{Watt/m}^2$ ], der sich aus einem Anteil von 0,6 PARGESAMT (Mittelwert der gesamten

PAR-Strahlung bei wolkenfreiem Himmel [ $\text{Watt}/\text{m}^2$ ] und 0,4 PARDIFW (Mittelwert der diffusen PAR-Strahlung bei homogen bewölktem Himmel [ $\text{Watt}/\text{m}^2$ ]) zusammensetzt, liegt eine Messgröße vor, die genutzt werden kann, um Aussagen zum photosynthetisch nutzbaren Strahlungsregime am Waldboden abzuleiten. Zunächst bietet sich der Vergleich zwischen den Untersuchungsbeständen an, die aufgrund ihrer standörtlichen und bestandesbedingten Übereinstimmung zur Auswahl gelangten. Der unmittelbare Flächenvergleich zeigt, dass auf den ausgewählten Untersuchungsplots, zunächst ohne Berücksichtigung der einzelnen Bodendeckungsvarianten, auf der Fläche C mit einem arithmetischen Mittel für PARWETTER von  $5,7 \text{ Watt}/\text{m}^2$  ein geringerer Anteil der Strahlung in das Bestandesinnere vordringt. Während die Flächen A und B einen vergleichbaren Wert als arithmetisches Mittel über alle Aufnahmeplots für PARWETTER ( $n =$  jeweils 30 Messpunkte) von  $7,07 \text{ Watt}/\text{m}^2$  bzw.  $7,38 \text{ Watt}/\text{m}^2$  aufweisen.

Die räumliche Verteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung auf den Untersuchungsflächen A bis C (siehe Abbildung 51) zeigt flächenspezifische Muster. Diese weisen einen kleinstandörtlichen Wechsel von Bereichen mit unterschiedlicher Strahlungsverfügbarkeit am Waldboden auf. Die helleren Bereiche mit Werten  $> 15 \text{ Watt}/\text{m}^2$  für PARWETTER sind auf den Flächen A und C relativ zentral gelegen. Auf der Fläche B hingegen konzentrieren sich die Bereiche mit höherer Strahlungsverfügbarkeit auf den nördlichen Bestandesrand.

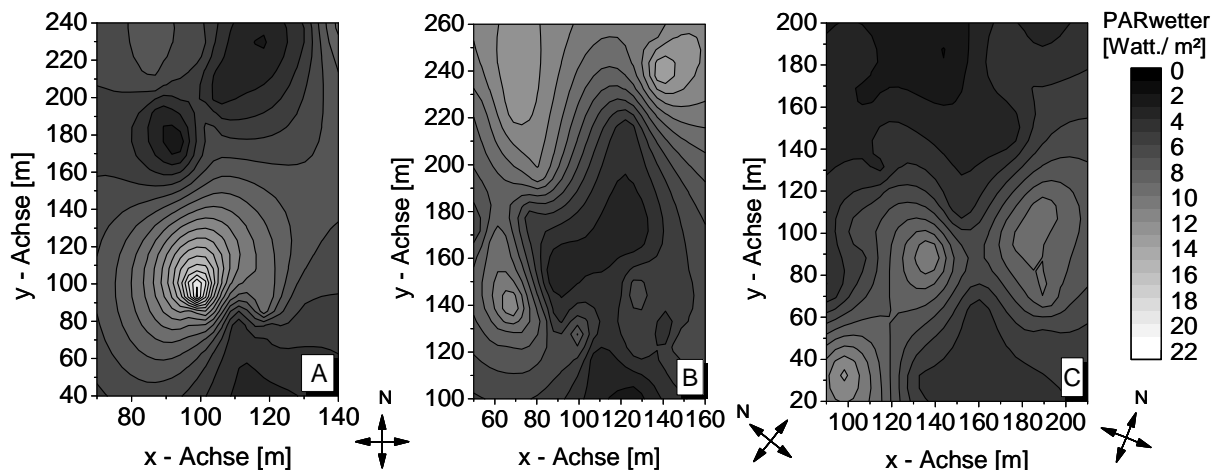


Abb. 51: Räumliche Verteilung der photosynthetisch aktiven Strahlung (PARWETTER) in  $\text{Watt}/\text{m}^2$  auf den Untersuchungsflächen A bis C.

Besonders hohe Anteile von Aufnahmeplots in dunkleren Bereichen  $\leq 5 \text{ Watt}/\text{m}^2$  sind für die Flächen  $A = 43 \%$  und  $B = 53 \%$  nachweisbar. Gleichzeitig fallen hier die Standardabweichungen mit  $5,19$  (A) und  $3,26$  (B) vergleichsweise hoch aus, während diese für Fläche C mit  $2,83$  anzugeben ist. Lediglich  $26,7 \%$  der Probestpunkte von Fläche C liegen im Bereich für PARWETTER  $\leq 5 \text{ Watt}/\text{m}^2$ . Aufnahmeplots, die Strahlungswerte  $> 15 \text{ Watt}/\text{m}^2$  aufweisen, fehlen jedoch gänzlich, da auf dieser Fläche ein Maximalwert für PARWETTER von  $12,52 \text{ Watt}/\text{m}^2$

erfasst wurde. Eine Betrachtung der Strahlungsverhältnisse über alle Aufnahmeplots ergibt jedoch keine signifikanten Unterschiede zwischen den Flächen A bis C (ANOVA,  $p = 0,241$ ). Eine differenziertere Analyse erlaubt die Unterteilung nach Bodendeckungsvarianten (Cv, Nd, Df), deren gezielte Auswahl als Grundlage für das gesamte Versuchsdesign diente (siehe Abschnitt 2.2.1; S. 31). In diesem Fall ergeben sich hoch signifikante Unterschiede zwischen den Werten für PARWETTER auf den drei ausgewählten Bodendeckungsvarianten (ANOVA,  $p \leq 0,000$ ).

Mithilfe des Scheffé-Tests wird die verfügbare PAR-Strahlung auf den Plots mit *C. villosa* als eine Untergruppe ausgeschieden, die sich hoch signifikant von der zweiten Untergruppe, bestehend aus den beiden anderen Bodendeckungsvarianten *D. flexuosa* und Nadelstreu (Scheffé-Prozedur;  $p \leq 0,001$ ) abhebt. Innerhalb der Untergruppe Df und Nd nehmen die Gruppenwerte die Größen 5,440 und 5,096 an, die keine signifikanten Unterschiede aufweisen (Scheffé-Prozedur; n.s.;  $p = 0,924$ ). Eine weitere flächenübergreifende Prüfung (Kruskal-Wallis-Test,  $p = 0,013$ ) innerhalb der Stichprobe einer Bodendeckungsvariante zeigt, dass lediglich die Plots ( $n = 30$ , Fläche A bis C) mit *D. flexuosa* auf der Fläche B signifikant höhere Messwerte aufweisen als auf den Flächen A und C (siehe dazu S. 214 im Diskussionsteil). In Abbildung 52 werden die Aussagen nochmals grafisch unterlegt. Darüber hinaus sind drei Beispiele hemisphärischer Fotos abgebildet, die den mittleren Strahlungswert (PARWETTER in Watt/m<sup>2</sup>) der jeweiligen Bodendeckungsvariante charakterisieren.

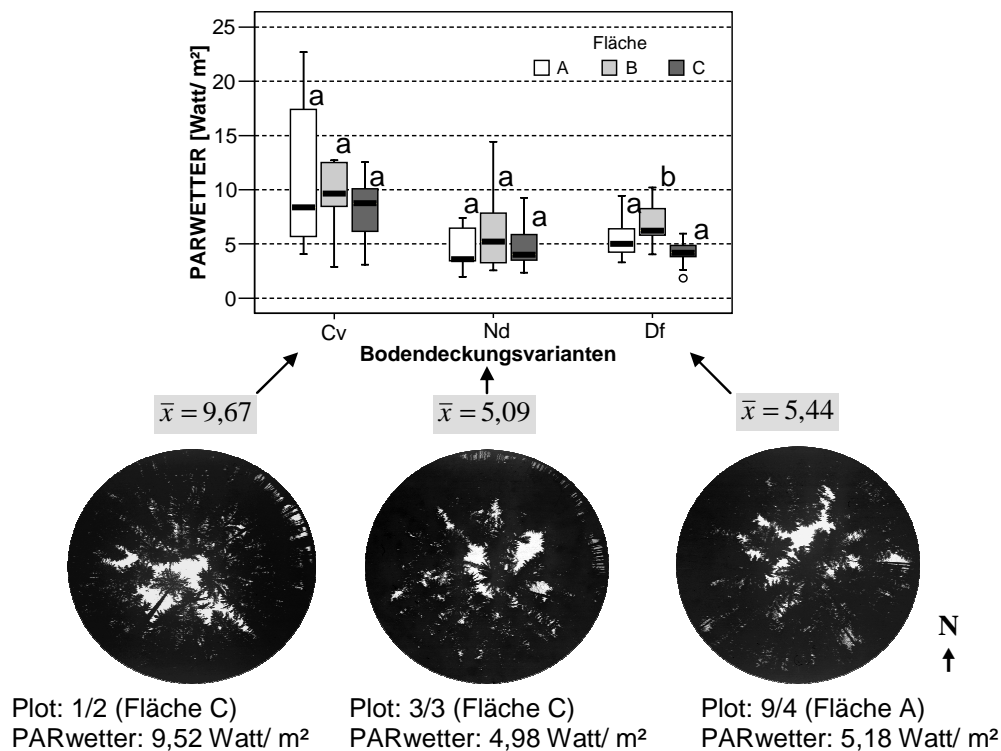


Abb. 52: Strahlungsregime (PARWETTER in Watt/m<sup>2</sup>) auf den Bodendeckungsvarianten *C. villosa* (Cv), Nadelstreuauflage (Nd) und *D. flexuosa* (Df) der drei Untersuchungsflächen A bis C.

Als arithmetisches Mittel des “*Diffuse Site Factor*“ (DIFFSF), der als Maß für den relativen Strahlungszutritt im Vergleich zur Freilandstrahlung gilt, ergeben sich für die jeweils 30 Messpunkte auf den Untersuchungsflächen arithmetische Mittelwerte von 6,0 % (Fläche C), 7,8 % (Fläche A) und 9,4 % (Fläche B). Bezogen auf die Bodendeckungsvarianten, ohne Berücksichtigung der Untersuchungsfläche, unterscheiden sich die Mittelwerte des DIFFSF für Aufnahmeplots mit *Cv* ( $Cv_{DIFFSF} \bar{x} = 10,8 \%$ ;  $s = 4,29$ ) signifikant (ANOVA; Scheffé - Prozedur,  $p = 0,000$ ) von den Bodendeckungsvarianten *Nd* ( $Nd_{DIFFSF} \bar{x} = 5,6 \%$ ;  $s = 2,84$ ) und *Df* ( $Df_{DIFFSF} \bar{x} = 6,8 \%$ ;  $s = 2,12$ ). Eine unmittelbare Gegenüberstellung der flächenspezifischen Messwerte für PARWETTER [Watt/m<sup>2</sup>] und den DIFFSF [%] soll Aufschluss über den Zusammenhang dieser Kenngrößen zur Charakterisierung des verjüngungsrelevanten Strahlungsregimes geben. Aus der nachfolgenden Abbildung 53 kann ein unterschiedlich straffer, flächenspezifischer Zusammenhang (lineare Regression) zwischen den Strahlungskenngrößen nachvollzogen werden.

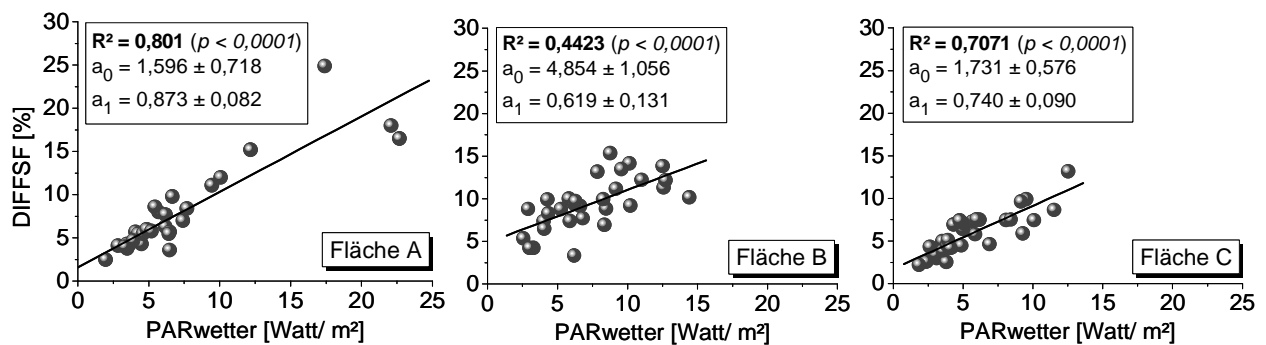


Abb. 53: Darstellung des linearen Zusammenhangs zwischen PARWETTER [Watt/m<sup>2</sup>] und dem DIFFSF [%] der Aufnahmeplots auf den Untersuchungsflächen A, B und C.

Fläche A weist diesbezüglich das höchste Bestimmtheitsmaß mit  $R^2 = 0,801$  ( $p \leq 0,0001$ ) auf. Auffällig sind auch in dieser Darstellung die besonders hohen Strahlungswerte  $> 15$  Watt/m<sup>2</sup> auf der Untersuchungsfläche A, die auf den Flächen B und C nicht erreicht werden. Im Vergleich dazu ist der lineare Zusammenhang zwischen PARWETTER und dem DIFFSF insbesondere auf der Fläche B geringer ausgeprägt. Dies zeigt sich, obwohl auf allen drei Flächen ein höchst signifikanter Zusammenhang zwischen den beiden Messgrößen vorliegt.

#### 3.4.2.4.2 Relative Bodenfeuchte

Die Erhebung der relativen Bodenfeuchte bzw. der oberflächennahen Feuchte (6 cm Tiefe) in den unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten erfolgte im Mai und September des Jahres 2005. Für die Darstellung der Ergebnisse werden ausschließlich relative Angaben verwendet (Faktoren zwischen 0 [0 %] und 1 [100 %]), um Verhältnisunterschiede zwischen den BV zu beschreiben. Zunächst soll der Frage nachgegangen werden, ob sich zwischen den Untersuchungsflächen in

Abhängigkeit von der BV entsprechende Unterschiede nachweisen lassen. Vorab wurde geprüft, ob innerhalb einer BV für den konkreten Messzeitpunkt Unterschiede der relativen Bodenfeuchte nachweisbar sind. Aus Abbildung 54 geht hervor, dass die statistische Prüfung für die Mineralbodenvariante im Mai 2005 ( $p = 0,000$ ) und für die Plots mit *C. villosa* im September 2005 ( $p = 0,002$ ) in zwei von acht Fällen flächenspezifische Unterschiede erbracht haben (ANOVA, Scheffé-Prozedur für den Einzelvergleich).

Aus den nachfolgenden Box-Plot-Grafiken sind darüber hinaus Unterschiede zwischen relativer Bodenfeuchte des Mineralbodens und den anderen Bodendeckungsvarianten ersichtlich. Diese Unterschiede sind auf allen Flächen hoch signifikant (ANOVA,  $p \leq 0,000$ ). Das arithmetische Mittel der Mineralbodenvariante ist für den Monat Mai mit 0,79 und im September mit 0,75 anzugeben. Der Mittelwertvergleich (T-Test) zwischen diesen beiden Messzeitpunkten weist für die Mineralbodenvariante signifikante Unterschiede auf dem Niveau  $p \leq 0,01$  aus. Die Bodendeckungsvarianten *Cv*, *Nd* und *Df* zeigen bei gemeinsamer Betrachtung der Messwerte noch deutlichere Unterschiede in der relativen Feuchte mit  $\bar{x} = 0,56$  (Mai 2005) und  $\bar{x} = 0,47$  (September 2005) zwischen den beiden Messzeitpunkten (ANOVA,  $p \leq 0,000$ ).

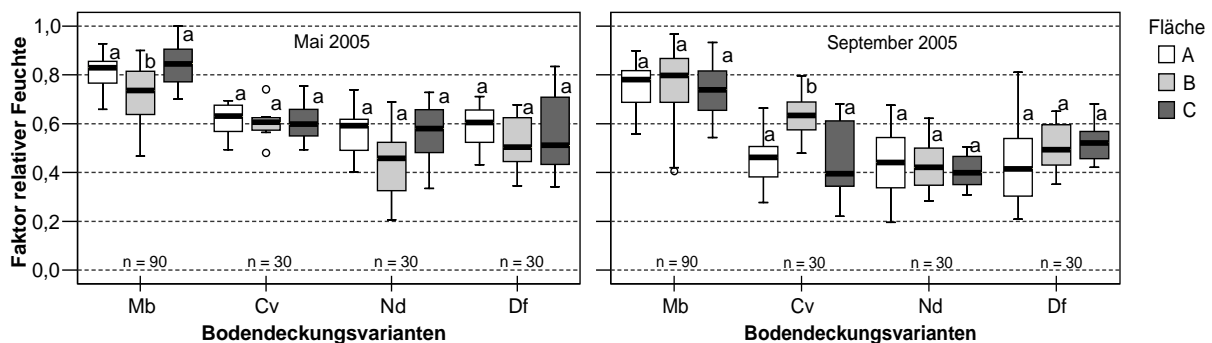


Abb. 54: Vergleich der relativen Bodenfeuchte auf den drei Untersuchungsflächen sowie den unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten Mb, Cv, Nd und Df für die Untersuchungszeitpunkte Mai (links) und September (rechts) 2005. Die Buchstaben kennzeichnen die Ergebnisse des Mittelwertvergleichs (Scheffé-Prozedur;  $p \leq 0,05$ ) zwischen den Untersuchungsflächen bezogen auf die jeweilige Bodendeckungsvariante.

Bezogen auf die Untersuchungsflächen, lassen sich nur im Mai 2005 für die Feuchtemessungen innerhalb der Mineralbodenvariante abweichende Werte für Fläche B belegen (siehe Abbildung 54). Die Scheffé-Prozedur im Rahmen der Varianzanalyse fasst für diesen Fall die Flächen A und C als homogene Untergruppe zusammen. Für eine erweiterte Betrachtung, die Unterschiede im Feuchteregime der einzelnen Bodendeckungsvarianten aufdecken soll, ist es zunächst notwendig zu prüfen, ob aufgrund des Plotaufbaus eine gegenseitige Beeinflussung zwischen den freigelegten Mineralbodenbereichen und den übrigen Bodendeckungsvarianten *Cv*, *Nd* und *Df* besteht. Für die relative Feuchte auf der Bodendeckungsvariante *D. flexuosa* kann kein Zu-

sammenhang zum Aufnahmequadranten mit freigelegtem Mineralboden hergestellt werden, da Korrelationskoeffizienten nach Pearson von 0,216 (Mai,  $p = 0,251$ ) und 0,264 (September,  $p = 0,185$ ) vorliegen. Gleiches gilt für die Bodendeckungsvariante *C. villosa* im Mai 2005 ( $r = 0,176$ ;  $p = 0,353$ ). Im Gegensatz dazu liegen an beiden Messzeitpunkten für die Aufnahmeplots mit Nadelstreu und deren angrenzende Mineralbodenbereiche mittlere Zusammenhänge hinsichtlich der relativen Feuchte vor (Mai:  $r = 0,543$ ;  $p = 0,002$ ; September:  $r = 0,638$ ;  $p = 0,000$ ). Dies trifft auch auf den Messzeitpunkt September für *C. villosa* zu ( $r = 0,537$ ;  $p = 0,002$ ), sodass insbesondere für diese Bodendeckungsvariante keine einheitliche Aussage möglich ist. Differenziertere Analysen in Form von Mittelwertvergleichen zwischen den Bodendeckungsvarianten werden daher auf die drei Varianten *Cv*, *Nd* und *Df* reduziert, ohne die Mineralbodenvariante weiter einzubeziehen. Deren mittlere Feuchtwerte liegen generell höher als auf den anderen Varianten.

Tab. 35: Ergebnisse des Mittelwertvergleichs (ANOVA, Scheffé-Prozedur) der relativen Feuchte für die Bodendeckungsvarianten *C. villosa*, Nadelstreuauflage und *D. flexuosa* für zwei unterschiedliche Aufnahmezeitpunkte.

	<b>Cv</b>	<b>Nd</b>	<b>Df</b>	<b>ANOVA</b>
	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$\bar{x}$	$p$
<b>Mai</b>	0,61 <sup>a</sup>	0,52 <sup>b</sup>	0,56 <sup>a,b</sup>	0,023
<b>Sept</b>	0,51 <sup>a</sup>	0,42 <sup>a</sup>	0,49 <sup>a</sup>	0,038

Die Angaben der Tabelle 35 basieren auf 30 Aufnahmeplots für jede Bodendeckungsvariante zum jeweiligen Untersuchungszeitpunkt. Das arithmetische Mittel der relativen Feuchte in *C. villosa* ist sowohl im Mai als auch im September am höchsten. Es bestehen nach Angaben der einfaktoriellen Varianzanalyse über alle drei Varianten hinweg Unterschiede auf dem Signifikanzniveau  $p \leq 0,05$ . Diese lassen sich jedoch im Einzelnen mittels Scheffé-Prozedur nur für den Monat Mai als homogene Untergruppen der relativen Feuchtwerte nachweisen. Die Bodendeckungsvariante *C. villosa* verfügt über eine signifikant höhere Bodenfeuchte im Vergleich zur Nadelstreuauflage (T-Test,  $p = 0,004$ ). *D. flexuosa* nimmt einen Zwischenbereich ein, der nicht klar abgrenzbar ist (Tabelle 35). Für den Monat September ergeben sich zwischen *Cv* und *Nd* eindeutig abgesicherte Feuchteunterschiede (T-Test,  $p = 0,014$ ), die sich jedoch nicht in der Ausweisung homogener Untergruppen (Scheffé-Prozedur,  $p = 0,055$ ; n.s.) niederschlagen. Ein Vergleich der relativen Feuchte zwischen *Cv* und *Df* bestätigt die bereits in Abbildung 54 erkennbaren Übereinstimmungen im Feuchteregime (T-Test,  $p = 0,683$ ; n.s.). Insgesamt liegen auch im September 2005 signifikante Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten vor (ANOVA,  $p = 0,038$ ).

#### 3.4.2.4.3 Verknüpfung der Faktoren

Das primäre Ziel der Erfassung vielgestaltiger Umweltfaktoren besteht darin, die Option für eine Vernetzung der einzelnen Parameter zu schaffen bzw. diese nachzuvollziehen, da innerhalb natürlicher Systeme stets von Interaktionen zwischen einzelnen Einflussgrößen auszugehen ist (MILES & KINNAIRD 1979, GRANSTRÖM & FRIES 1985, KARLSSON 1996, GREENE et al. 1999). Kausale Zusammenhänge könnten über die Verknüpfung mehrerer Faktoren offen gelegt und erklärt werden. Daher stellt der folgende Abschnitt für das Keimlingsstadium der Sand-Birke eine Verbindung zwischen der Diasporendichte und den erfassten Einflussgrößen relative Bodenfeuchte am Mikrostandort und photosynthetisch aktive Strahlung (PARWETTER) am jeweiligen Aufnahmeplot her. Mithilfe multipler linearer Regressionen (siehe Abschnitt 2.8; S. 66) soll der Einfluss der genannten Größen in ihrer Wirkung auf die Keimlingsdichte quantifiziert werden. Da die Feuchtemessungen in den Monaten Mai und September 2005 ermittelt wurden, bleibt die Einbeziehung der Keimlingsdichten ebenfalls auf diesen Zeitraum begrenzt.

Die durchgeführten Kollinearitätsprüfungen bestätigen über alle Flächen hinweg, dass die unabhängigen Variablen keine gegenseitige Beeinflussung zeigen. Als Maß der Kollinearität liegen Toleranzwerte zwischen 0,7 und 1,0 vor, was fehlende Zusammenhänge zwischen relativer Bodenfeuchte und der Strahlungsverfügbarkeit bestätigt. Gleiches gilt für den VIF (*“Variance Inflation Factor“*), der Werte um 1 annimmt. Somit ist zunächst die Bestätigung erbracht, dass die Korrelationskoeffizienten keine Verzerrung aufweisen.

Der Ergebniszusammenstellung aus den Regressionsberechnungen für alle drei Untersuchungsflächen (A bis C) ist zu entnehmen, dass der Regressionskoeffizient  $a_3$  (0,23 - 0,55), der die relative Bodenfeuchte repräsentiert, flächenübergreifend und für beide Aufnahmezeitpunkte den höchsten Erklärungsanteil im Regressionsmodell einnimmt ( $p \leq 0,001$ ). Lediglich auf den Aufnahmeplots der Fläche C ist dieser Zusammenhang nicht signifikant ( $p(a_3) \approx 0,08$ ). Unter Zusammenfassung aller Untersuchungsflächen liefert die Einbeziehung der abgelagerten Diasporen [ $m^2$ ] ebenfalls einen sehr großen Erklärungsanteil innerhalb des Modells ( $p(a_1) \leq 0,000$ ).

Die Strahlungsverfügbarkeit bietet hingegen in keinem Fall einen abgesicherten Erklärungsansatz für das Auftreten einer bestimmten Keimlingsdichte ( $0,116 \geq p(a_2) \leq 0,887$ ). Insgesamt liefert das multiple lineare Modell im Monat Mai 2005 ( $R^2 = 0,351$ ;  $p \leq 0,000$ ) einen strafferen Zusammenhang zwischen den genannten Parametern als im Monat September 2005 ( $R^2 = 0,140$ ;  $p \leq 0,000$ ). Somit lässt sich die plotspezifische Keimlingsdichte anhand des Diasporeneintrags und der relativen Feuchte für die Bodendeckungsvarianten im Frühjahrsmonat Mai besser erklären. Eine weitere Differenzierung nach Bodendeckungsvarianten führt über alle Untersuchungs-



flächen hinweg lediglich für die Mineralbodenvariante (Mb) zu einer deutlichen Verbesserung der Modellanpassung (Mai 05:  $R^2 = 0,647$ ;  $p \leq 0,000$ / September 05:  $R^2 = 0,217$ ;  $p \leq 0,000$ ).

Tab. 36: Verknüpfung der Keimlingsdichten [ $m^2$ ] mit der Dichte abgelagerter Diasporen [ $m^2$ ], der Strahlungsverfügbarkeit [PARWETTER in Watt/ $m^2$ ] sowie der relativen Bodenfeuchte [%] über den Ansatz einer multiplen linearen Korrelation (Relative Keimlingsdichte =  $a_0 + a_1 \cdot$  Diasporen [ $m^2$ ] +  $a_2 \cdot$  PARWETTER +  $a_3 \cdot$  Relative Bodenfeuchte).

K. [ $m^2$ ]	B		Standardisierte Beta-Koeffizienten						korr. $R^2$	Mittel d. Qu.		ANOVA Sign.	
	$a_0$	$p(a_0)$	$a_1$	$p(a_1)$	$a_2$	$p(a_2)$	$a_3$	$p(a_3)$		$R^2$	Regr.		Resid.
A <sub>Mai 05</sub>	-80,03	0,001	0,433	0,000	-0,04	0,693	0,44	0,000	0,330	0,294	7452,7	810,2	0,000
B <sub>Mai 05</sub>	-4,56	0,167	0,006	0,966	-0,13	0,315	0,55	0,000	0,278	0,239	65,1	9,1	0,000
C <sub>Mai 05</sub>	-0,75	0,600	0,004	0,978	-0,05	0,737	0,23	0,081	0,056	0,006	3,0	2,7	0,350
Ges.	-24,03	0,000	0,545	0,000	0,01	0,887	0,22	0,000	0,351	0,340	9925,5	312,5	0,000
A <sub>Sep 05</sub>	-21,11	0,049	0,049	0,685	0,13	0,303	0,43	0,001	0,200	0,157	2328,8	498,2	0,006
B <sub>Sep 05</sub>	-4,56	0,008	0,356	0,020	0,13	0,348	0,45	0,001	0,193	0,150	20,8	4,7	0,007
C <sub>Sep 05</sub>	-0,69	0,283	0,115	0,407	-0,03	0,831	0,23	0,075	0,070	0,020	1,1	0,8	0,251
Ges.	-11,03	0,009	0,281	0,000	0,11	0,116	0,22	0,002	0,140	0,125	2065,1	217,1	0,000

Außerdem kann der Altbestand einbezogen werden, um den unmittelbaren Einfluss bzw. die Konkurrenz der Altbäume (Gemeine Fichte) auf die Sand-Birkenkeimlinge zu prüfen. Mithilfe der Ergebnisse aus den Aufnahmen im August 2005, die in Abhängigkeit von den drei Bodenbedeckungsvarianten Sand-Birkenkeimlinge hinsichtlich ihrer oberirdischen Wachstumsparameter untersucht wurden (siehe Abschnitt 2.5.1, S. 56), kann ebenfalls nachgewiesen werden, dass innerhalb dieses Entwicklungsstadiums noch keine unmittelbare Beeinflussung durch die Altbäume erkennbar ist (Abbildung 55).

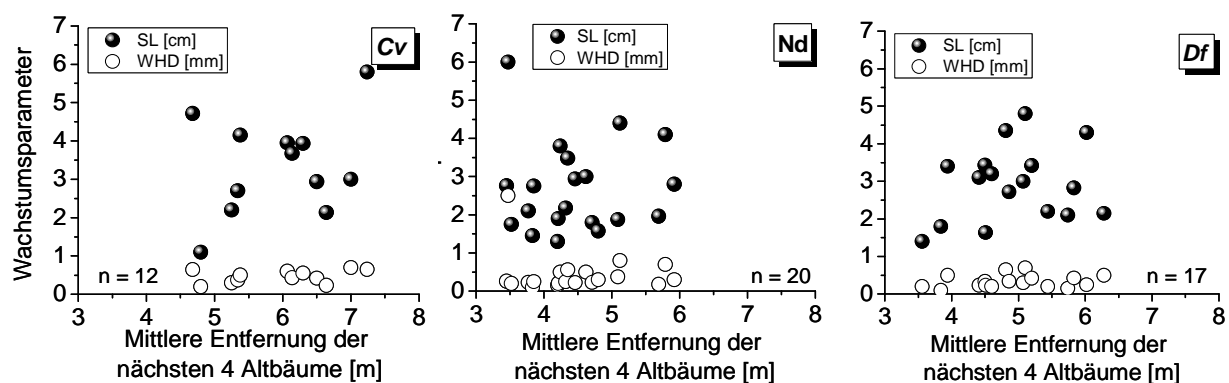


Abb. 55: Darstellung des Zusammenhangs zwischen der mittleren Entfernung der 4 nächsten Altbäume [m] und den Wachstumsparametern Sprosslänge (SL in cm) sowie Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) der Sand-Birkenkeimlinge.

Die dargestellten Streudiagramme enthalten daher keine Ausgleichsfunktion, die signifikante lineare Zusammenhänge zwischen den beschriebenen Größen nachweisen könnte. Diesbezügliche Auswertungen haben für alle Stichproben keine Zusammenhänge (n.s.) auf einem Niveau  $p \leq 0,05$  erbracht.

### 3.4.3 Keimlingsstadium im Gefäßversuch

In den nachfolgenden Auswertungen sind die Messintervalle eins (Ende April 2004 = 4 Wochen nach Aussaat) bis acht (Anfang Oktober, 26 Wochen nach der Aussaat) enthalten. Der Stichprobenumfang der Zählungen umfasst 50 Gefäße pro Bodendeckungsvariante. Eine tatsächliche Einschätzung der Keimlingsmortalität ist anhand dieser Aufnahmen nicht möglich, da eine dauerhafte Markierung der Individuen in den Gefäßen aufgrund der extremen Individuendichten nicht realisierbar war.

#### 3.4.3.1 Wachstumsbedingungen im Jahr 2004

##### Temperatur

Die nachfolgenden Diagramme geben Aufschluss über Verlauf und Streuung der mittleren Tagestemperaturen [°C] und der relativen Luftfeuchte [%], bezogen auf das dargestellte Aufnahmeintervall. Erkennbar ist der nahezu kontinuierliche Anstieg der mittleren Tagestemperaturen von  $\bar{x} = 9,19^{\circ}\text{C}$  im April (4 Wochen nach der Aussaat) auf  $\bar{x} = 19,37^{\circ}\text{C}$  im August (20 Wochen nach der Aussaat). Die Streuungen innerhalb eines Messintervalls sind insbesondere im Monat Juni (10 Wochen nach der Aussaat) hoch. Betrachtet man die stündlichen Minima und Maxima für das Messintervall Juni 2004, dann ergibt sich als niedrigste Temperatur  $0,1^{\circ}\text{C}$  und als vorübergehendes Temperaturmaximum von  $37,5^{\circ}\text{C}$ . Bei stündlicher Messung über den gesamten Untersuchungszeitraum wird ein kurzfristiger Maximalwert von  $42,6^{\circ}\text{C}$  erreicht. Dieser entfällt auf den Monat Juli. Die Standardabweichung der Tagesmittelwerte, 10 Wochen nach der Aussaat, umfasst einen Wert von 3,79. Ähnliche Schwankungen innerhalb der Tagesmitteltemperaturen findet man auch 4 ( $s = 3,32$ ), 8 ( $s = 3,36$ ) und 16 ( $s = 3,28$ ) Wochen nach der Aussaat. Kurzfristig wirkende Temperaturen  $< 0^{\circ}\text{C}$  sind in den Messintervallen 4 ( $T_{\text{min}} = -3,2^{\circ}\text{C}$ ), 8 ( $T_{\text{min}} = -0,7^{\circ}\text{C}$ ) und 26 ( $T_{\text{min}} = -0,4^{\circ}\text{C}$ ) Wochen nach der Aussaat zu verzeichnen.

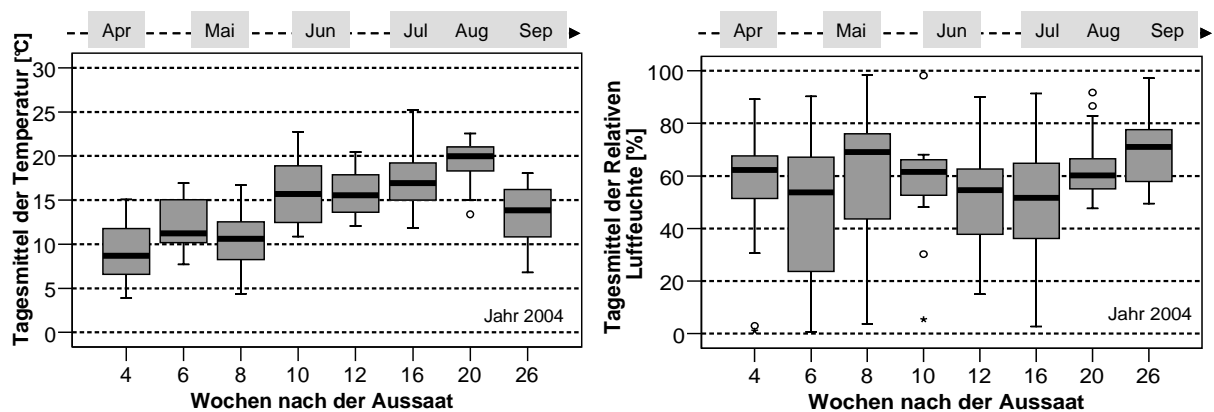


Abb. 56: Darstellung der Tagesmittelwerte für die Temperatur [°C] und relative Luftfeuchte [%] im jeweiligen Aufnahmeintervall (DATA-Logger-Messungen).

### Relative Luftfeuchte

Hinsichtlich der relativen Luftfeuchte liegen die Tagesmittelwerte im gesamten Messzeitraum in einem Bereich zwischen 45 % und 60 %. Eine Ausnahme stellt das letzte Messintervall (26 Wochen nach der Aussaat) dar, das als Tagesmittel der relativen Luftfeuchte 70,9 % aufweist. Die Streuung der relativen Luftfeuchte innerhalb der Messintervalle 6 ( $s = 30,4$ ), 8 ( $s = 24,7$ ) und 16 ( $s = 19,7$ ) fällt besonders hoch aus. In den ersten 6 Messintervallen (4 bis 16 Wochen nach der Aussaat) sinken die Werte der relativen Luftfeuchte im Verlauf eines Tages auf  $< 20$  % ab.

#### **3.4.3.2 Quantitative Entwicklung der Keimlinge im Mitscherlich-Gefäßversuch**

Die kontinuierliche Dokumentation der Keimlingsentwicklung nach der Aussaat im April 2004 bietet die Möglichkeit, unterschiedliche Aspekte zu beleuchten. In einer ausschließlich quantitativ orientierten Auswertung, wie in Abbildung 57, ist zunächst der Verlauf der Keimlingsdichte in Abhängigkeit von den jeweiligen Bodendeckungsvarianten nachvollziehbar. Es wird deutlich, dass die Keimlingsdichte auf den Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage weitaus höhere Werte erreicht als auf den Varianten mit Grasbewuchs. Unter Berücksichtigung der Untersuchungszeitpunkte beschreibt der Einzelvergleich (Mann-Whitney-/U-Test) signifikante Unterschiede in den Keimlingsdichten auf *C. villosa* und Nadelstreuauflage (U-Test,  $p = 0,000$ ). Gleiches gilt für die Keimlingsdichten auf Nadelstreu im Vergleich zu *D. flexuosa*. Die größte Übereinstimmung in der Entwicklung der Keimlingsdichte lässt sich statistisch für die Kombination *C. villosa* und *D. flexuosa* belegen. Hier sind nur für den Zeitraum 6 - 8 Wochen nach der Aussaat signifikante Dichteunterschiede nachweisbar (U-Test,  $p \leq 0,01$ ). Im verbleibenden Aufnahmezeitraum können statistisch keine diesbezüglichen Unterschiede belegt werden.

Der Anstieg der Keimlingsdichte vollzieht sich auf allen Varianten bis in die 10. und 12. Woche (Juni 2004) nach der Aussaat und fällt anschließend unterschiedlich stark ab (Abbildung 57). Die höchsten Medianwerte sind für die Varianten Mineralboden mit 8.228 Keimlinge/m<sup>2</sup> und Nadelstreuauflage mit 4.105 Keimlinge/m<sup>2</sup> (10 Wochen nach der Aussaat) anzugeben. Auf den Bodendeckungsvarianten *Cv* und *Df* werden weitaus geringere Medianwerte der Keimlingsdichte von 716 (12 Wochen nach der Aussaat) bzw. 653 Keimlingen/m<sup>2</sup> (16 Wochen nach der Aussaat) erreicht. Des Weiteren geht mit dem Anstieg der Individuendichte ein Anstieg der Streuung in den Keimlingsdichten innerhalb einer Bodendeckungsvariante einher, die sich in Standardabweichungen zwischen 497 (*Df*) und 4512 (*Mb*) widerspiegeln. Nach einem Untersuchungszeitraum von 26 Wochen ist die Reduktion der Keimlingsdichten, ausgehend vom erreichten Dichtemaximum für die Varianten *Df* mit 83,1 % und *Cv* 77,8 %, besonders stark. Im Gegensatz

dazu verringern sich die Keimlingsdichten innerhalb dieser ersten Entwicklungsphase auf Mb und Nd lediglich um 59 % bzw. 38 % im Vergleich zu den erreichten Maximalwerten.

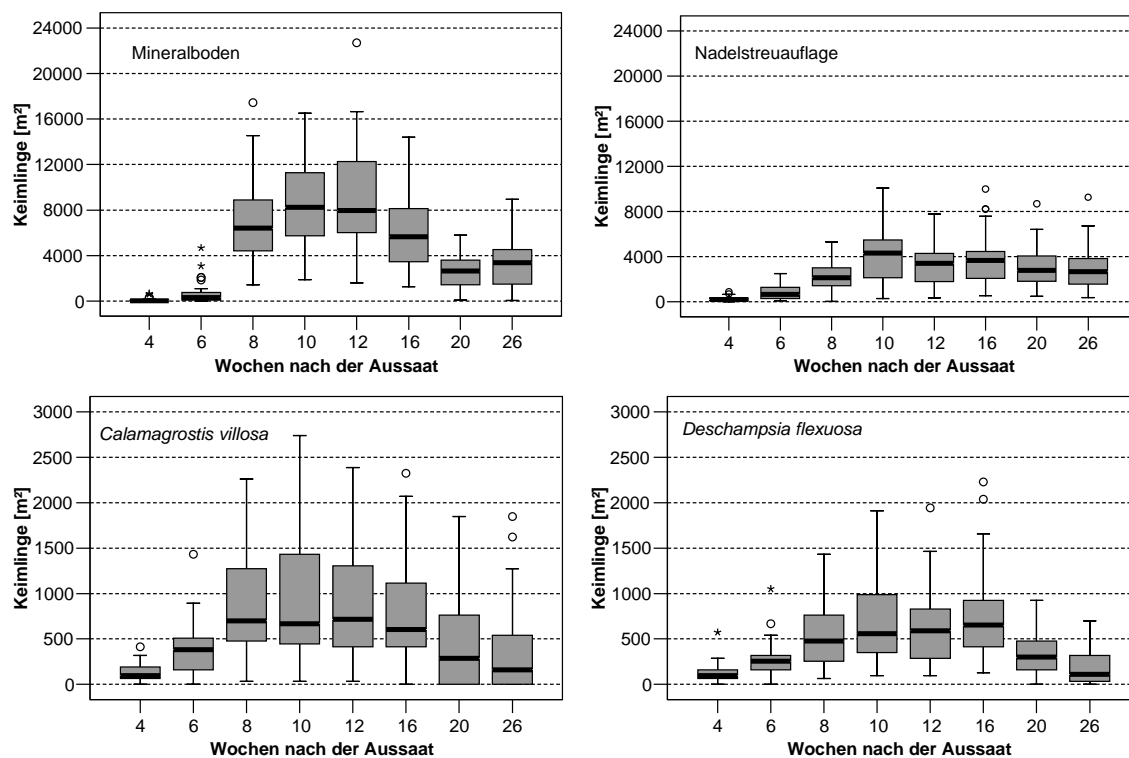


Abb. 57: Box-Plot-Darstellungen für den Verlauf der Keimlingsdichten (*B. pendula*) im Mitscherlich-Gefäßversuch auf den Bodendeckungsvarianten Mineralboden, Nadelstreuauflage, *Calamagrostis villosa* und *Deschampsia flexuosa*. (Die unterschiedliche Skalierung ist zu beachten!)

Unter Anwendung einer multiplen linearen Regression auf die zuvor beschriebenen klimatischen Bedingungen (Temperatur, relative Luftfeuchte) und die beobachteten Mittelwerte der Keimlingsdichten [m<sup>2</sup>], ist insbesondere für die Bodendeckungsvariante Nd mit  $R^2 = 0,638$  ( $p = 0,079$ ) ein hohes Maß an Synchronität nachweisbar. Für die Mineralbodenvariante ( $R^2 = 0,142$ ;  $p = 0,683$ ), *C. villosa* ( $R^2 = 0,235$ ;  $p = 0,512$ ) und *D. flexuosa* ( $R^2 = 0,391$ ;  $p = 0,290$ ) können keine entsprechenden Zusammenhänge nachgewiesen werden. Unter Einbeziehung aller Bodendeckungsvarianten ergibt sich ein signifikanter Zusammenhang ( $R^2 = 0,271$ ;  $p = 0,01$ ) ( $Keimlingsdichte [m^2] = a_0 + a_1 \cdot Temperatur [^\circ C] - a_2 \cdot relative\ Luftfeuchte [\%]$ ) zwischen den genannten Größen.

### 3.4.3.3 Parameter der Keimlingsentwicklung

#### 3.4.3.3.1 Blattstadien

Die Erfassung der Blattentwicklung erfolgte getrennt nach Kotyledonen und Primärblättern und differenziert nach Bodendeckungsvarianten bis zum August 2004 (20. Woche nach der Aussaat). Individuenspezifische Primärblattzahlen wurden separat bis zu einer Entwicklungsstufe von vier

Blättern angesprochen. Für die darauf folgende Entwicklungsstufe sind fünf und mehr Blätter zusammengefasst.

Etwa 12 Wochen nach der Aussaat ist der Anteil an Birkenkeimlingen, die funktionsfähige Keimblätter aufweisen, auf allen Bodendeckungsvarianten unter 20 % gesunken (Abbildung 58). Nach weiteren 8 Wochen verfügt keines der kartierten Individuen über funktionsfähige Keimblätter. Nach 20 Wochen anhaltender Beobachtungsdauer werden spezifische Blattentwicklungsverteilungen für die jeweilige Bodendeckungsvariante erreicht. Auf den Varianten Nd und Df verfügen 43,4 % bzw. 42,6 % der Keimlinge über  $\geq 5$  voll entwickelte Laubblätter. Im Vergleich dazu liegt dieser Wert für Keimlinge auf Mineralboden bei lediglich 6,6 %. Die Sand-Birkenkeimlinge in *C. villosa* nehmen mit einem Anteil von 16,9 %, eine Zwischenstellung ein. Ein großer Teil der Birkenkeimlinge auf Cv (33,1 %) und Mb (35,6 %) verfügt zu diesem Zeitpunkt über nur zwei voll ausgebildete Laubblätter.

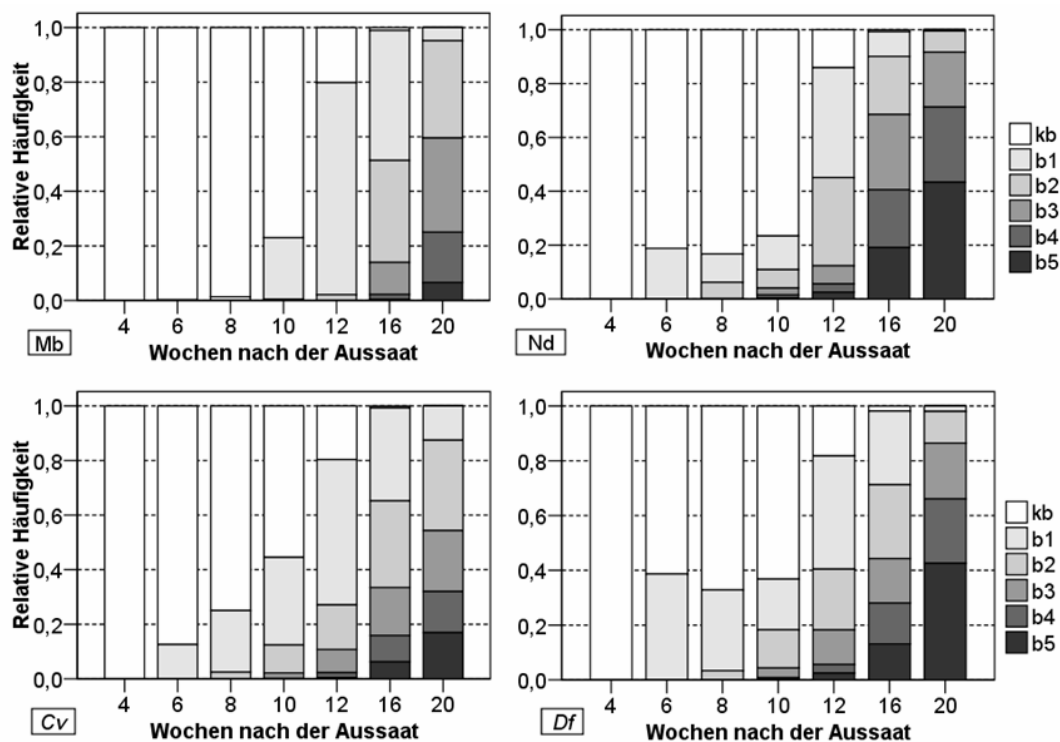


Abb. 58: Verteilung der Blattstadien (relative Häufigkeit) mit fortschreitender Entwicklung der Sand-Birkenkeimlinge auf den Bodendeckungsvarianten Mineralboden (Mb), *C. villosa* (Cv), Nadelstreuaufgabe (Nd) und *D. flexuosa* (Df).

Für einen kategorialen Vergleich zwischen den Bodendeckungsvarianten für die Blattstadien 1 bis  $\geq 5$  wird der Chi-Quadrat-Test genutzt. Aus einer abschließenden Darstellung der Blattentwicklungsverteilung im Jahr 2004 (nach 20 Wochen Entwicklungsdauer), die mithilfe einer 4 (BV) x 5 (b1-5) Felder (= 12 Freiheitsgrade) Kreuztabelle nachvollzogen werden kann, geht die

unterschiedliche Belegung der Felder hervor. Als minimale erwartete Häufigkeit wird der Wert 18,19 angegeben, danach ist keine der Zellen mit einer Häufigkeit von  $< 5$  belegt.

Tab. 37: Kreuztabelle zur Gegenüberstellung beobachteter und erwarteter Häufigkeiten der Blattstadien 1 bis  $\geq 5$  in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten (Mb, Cv, Nd und Df).

BV	absolute Häufigkeit	Blattstadium				
		1	2	3	4	$\geq 5$
Mb	beobachtet	210	1.477	1.462	762	273
	erwartet	137	883	1.110	953	1.101
Cv	beobachtet	90	237	160	108	121
	erwartet	24	151	190	163	188
Nd	beobachtet	23	369	965	1.317	2.047
	erwartet	155	996	1.253	1.075	1.242
Df	beobachtet	11	64	113	130	236
	erwartet	18	117	147	126	146

Bei einer Gegenüberstellung von beobachteten und erwarteten Häufigkeiten wird die Überschätzung im Auftreten weiter entwickelter Blattstadien ( $\geq 5$  Blätter) für die Bodendeckungsvariante Mineralboden deutlich. Für die Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage werden geringere Keimlingszahlen mit 5 und mehr Laubblättern prognostiziert (beobachtet: 2.047 Keimlinge, erwartet: 1.242 Keimlinge). Sowohl die Ergebnisse des Chi-Quadrat-Tests (Wert = 2.734,886;  $p = 0,000$ ) als auch der berechnete Wert in Anlehnung an die Maximum-Likelihood-Theorie (Wert = 2.948,798;  $p = 0,000$ ) weisen auf hoch signifikante Zusammenhänge zwischen den Variablen Bodendeckungsvariante und Blattentwicklung der Sand-Birkenkeimlinge hin. Folglich ist die Unabhängigkeit der beiden Variablen ( $H_0$ : siehe Abschnitt 2.8, S. 66) mit einer sehr geringen Irrtumswahrscheinlichkeit  $< 0,001$  % abzulehnen.

### 3.4.3.3.2 Wachstumsparameter

Am Ende der Vegetationsperiode 2004 (Oktober) wurden jeweils 5 Gefäße aller Bodendeckungsvarianten entnommen, um Aussagen zu einzelnen Wachstumsparametern formulieren zu können. Mit der zufälligen Auswahl der Gefäße ergeben sich folgende Stichprobenumfänge an Sand-Birkenkeimlingen für die jeweilige Bodendeckungsvariante: Mineralboden ( $n = 255$ ), *C. villosa* ( $n = 122$ ), Nadelstreu ( $n = 446$ ) und *D. flexuosa* ( $n = 40$ ). Bei einer Gegenüberstellung von Sprosslänge (SL) und Hauptwurzellänge (WL) wird deutlich, dass auf allen BV die Entwicklung der Wurzellänge ( $\bar{x} = 6,30$  cm;  $s = 5,16$ ) der Sprosslängenentwicklung ( $\bar{x} = 0,70$  cm;  $s = 0,92$ ) überlegen ist (siehe Abbildung 59). Die Streuungen in den Wurzellängen fallen außerdem ungleich höher aus als die Variabilität der Sprosslängen. Da das vorliegende Datenmaterial nicht den Kriterien einer varianzanalytischen Auswertung entspricht, findet

zunächst der nichtparametrische Kruskal-Wallis-Test (H-Test) für den Vergleich der mittleren Pflanzenparameter in den Mitscherlich-Gefäßen unterschiedlicher Bodendeckungsvarianten Anwendung. Der Kruskal-Wallis-Test ( $df = 3$ ) gibt für den Mittelwertvergleich der Gefäße in den vier vorgestellten Bodendeckungsvarianten folgende Unterschiede bei den einzelnen Wachstumsparametern an: SL ( $\bar{x} = 1,33$  cm;  $p = 0,054$ ; n.s.), WL ( $\bar{x} = 7,64$  cm;  $p = 0,066$ ; n.s.), WHD ( $\bar{x} = 0,43$  mm;  $p = 0,026$ ) und Hauptwurzelanzahl (HWZ:  $\bar{x} = 1,21$ ;  $p = 0,015$ ). Da auf diesem Weg jedoch nicht festzustellen ist, ob sich bestimmte Parameter der Sand-Birkenkeimlinge zwischen einzelnen BV signifikant voneinander unterscheiden, stehen zusätzlich multiple Einzelvergleiche (siehe Abschnitt 2.8, S. 66) zur Verfügung. Diese werden im Fall des Keimlingsstadiums in den Mitscherlich-Gefäßen mithilfe der Gleichung 33 (S. 73) berechnet, da die Anzahl der Gefäße (Stichprobenumfang) für alle Bodendeckungsvarianten mit  $n = 5$  gleich ist. In den folgenden Ausführungen werden die berechneten Werte aus dem Einzelvergleich für zwei Bodendeckungsvarianten dem sogenannten Vergleichswert gegenübergestellt. Wie die Lage der Box-Plots und die Angaben der arithmetischen Mittelwerte bzw. der Mediane in der Verteilung vermuten lassen (siehe Abbildung 59), liegt in einzelnen Fällen ein vergleichbares Wachstum der Keimlinge vor. Dies trifft u. a. auf den Vergleich der Sprosslängen zu, die sich für die Keimlinge der Varianten Cv ( $\bar{x} = 1,37$  cm;  $V\% = 89,42$ ), Nd ( $\bar{x} = 0,99$  cm;  $V\% = 96,02$ ) und Df ( $\bar{x} = 1,55$  cm;  $V\% = 67,70$ ) nicht signifikant voneinander unterscheiden (multipler Einzelvergleich auf dem Signifikanzniveau  $p \leq 0,05$ ). Lediglich die Sand-Birken der Mineralbodenvariante (H-Test, Mittlerer Rang 5,4) zeigen ein signifikant geringeres SL-Wachstum als die Keimlinge auf Cv (H-Test, Mittlerer Rang 13,0) und Df (H-Test, Mittlerer Rang 14,8). Für die Unterschiede in der ausgebildeten Wurzellänge der Keimlinge in den einzelnen Bodendeckungsvarianten ergeben sich durch den multiplen Einzelvergleich nur zwischen den Keimlingen der Bodendeckungsvariante Cv und Nd signifikante Unterschiede (Wert des Einzelvergleichs von Cv und Nd  $7,6 > \text{Vergleichswert } 7,1$ ;  $p \leq 0,05$ ). Die Wurzelentwicklung der Sand-Birken auf Mb ( $\bar{x} = 7,12$  cm;  $s = 3,50$ ;  $V\% = 49,37$ ) und Df ( $\bar{x} = 7,11$  cm;  $s = 5,46$ ;  $V\% = 320,41$ ) unterscheidet sich hingegen nicht signifikant (Werte des Einzelvergleichs von Mb und Df  $2,8 < \text{Vergleichswert } 7,1$ ; n.s.). Hinsichtlich der Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) erreichen die Keimlinge in Abhängigkeit von der BV folgende Werte: Mb  $\bar{x} = 0,32$  mm ( $s = 0,23$ ;  $V\% = 73,27$ ), Cv  $\bar{x} = 0,29$  mm ( $s = 0,32$ ;  $V\% = 111,42$ ), Nd  $\bar{x} = 0,52$  mm ( $s = 0,40$ ;  $V\% = 77,31$ ) und Df  $\bar{x} = 0,50$  ( $s = 0,45$ ;  $V\% = 89,44$ ). Signifikante Unterschiede in der Entwicklung des Wurzelhalsdurchmessers liegen zwischen Sand-Birkenkeimlingen der Bodendeckungsvarianten Mb und Nd (Werte des Einzelvergleichs  $8,2 > \text{Vergleichswert } 8,04$ ) sowie Cv und Nd (Werte des Einzelvergleichs  $8,8 > \text{Vergleichswert } 8,04$ ) auf dem Niveau  $p \leq 0,05$  vor. Die Angaben der

Hauptwurzelnanzahl (HWZ) reichen von  $\bar{x} = 1,33$  ( $s = 0,65$ ;  $V\% = 48,89$ ) für Keimlinge in Nadelstreuauflage bis zu  $\bar{x} = 1,03$  ( $s = 0,16$ ) für jene Individuen, deren Wurzel sich in Mineralboden entwickelt hat.

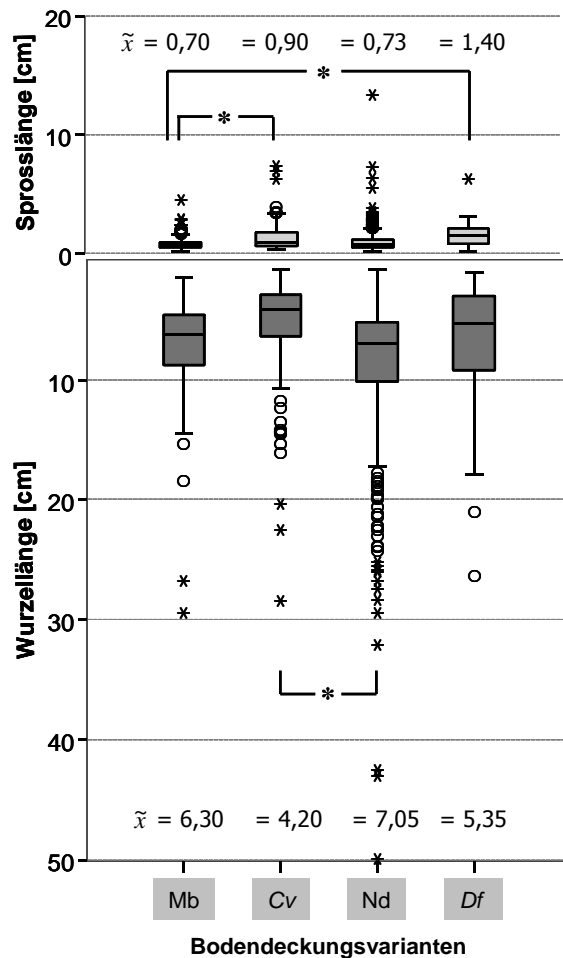


Abb. 59: Ergebnisse der Keimlingsentwicklung im Mitscherlich-Gefäßversuch (2004). Dargestellt sind die Werte aus jeweils 5 Gefäßen, die folgende Keimlingszahlen enthalten haben: Mb = 225, Cv = 122, Nd = 446 und Df = 40. Die Angaben signifikanter Unterschiede basieren auf multiplen Einzelvergleichen zwischen den Gefäßmittelwerten in Abhängigkeit von der jeweiligen Bodendeckungsvariante ( $p \leq 0,05$ ).

Die Hauptwurzelnanzahl der Birkenkeimlinge in Cv ( $\bar{x} = 1,16$ ;  $s = 0,43$ ) unterscheidet sich nach Angaben des multiplen Einzelvergleichs ( $p \leq 0,05$ ) nicht von der Wurzelbildung in Df ( $\bar{x} = 1,18$ ;  $s = 0,45$ ).

### 3.4.3.3 Trockenmassen - Keimlingsstadium

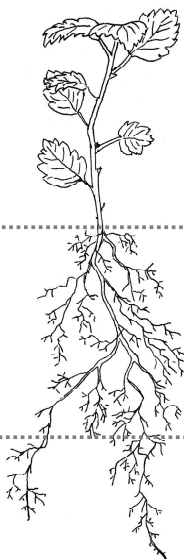
Die zuvor beschriebenen Wachstumsgrößen werden nun durch die Auswertung der Trockenmassenerhebungen ergänzt, die sich in Blatt-, Spross- und Wurzelmassen aufteilen. Bezüglich der statistischen Auswertung wurde in gleicher Weise verfahren wie zuvor bereits erläutert. Eine Ergebniszusammenstellung der ermittelten Trockenmassen für Sand-Birkenkeimlinge findet sich in Tabelle 38. Das arithmetische Mittel der produzierten Trockenmasse kann zunächst, unabhängig von der Bodendeckungsvariante für die oberirdischen Keimlingsbestandteile Blätter und Spross mit 8,49 mg bzw. 3,85 mg je Keimling angegeben werden. Der Anteil der Wurzelmasse umfasst im Mittel 15,48 mg je Keimling. Besonders hoch fallen die Streuungen ( $s =$



61,94) in der Trockenmasse von Keimlingswurzeln aus. Eine Betrachtung der Trockenmassen, in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten, erscheint daher auch in dieser Hinsicht vorteilhaft. Die Rangfolge der ermittelten Trockenmassen für Blätter und Sprosse ist vergleichbar. Sand-Birkenkeimlinge in *D. flexuosa* und Nadelstreuauflage erreichen arithmetische Mittelwerte für die Blattmasse von 12,60 mg bzw. 11,34 mg und für die Sprossmasse 5,17 mg bzw. 4,90 mg pro Keimling. Insgesamt weisen die Trockenmassenwerte für Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvariante Nd besonders starke Streuungen auf (siehe Tabelle 38). Für die Bodendeckungsvariante Mb ergeben sich vergleichsweise geringe mittlere Blatt- ( $\bar{x} = 5,47$  mg) und Sprossmassen ( $\bar{x} = 1,84$  mg). Diese Verhältnisse ändern sich bei der Betrachtung der unterirdischen Trockenmasse, da Keimlinge in Nadelstreu ( $\bar{x} = 20,86$  mg), *D. flexuosa* ( $\bar{x} = 12,56$  mg) und Mineralboden ( $\bar{x} = 11,13$  mg) im Mittel höhere Wurzelmassen zeigen. Individuen in Cv bleiben in ihrer Wurzelentwicklung deutlich zurück. Der angewandte H-Test weist lediglich für die erfasste Wurzeltrockenmasse signifikante Unterschiede ( $p = 0,05$ ) zwischen den Sand-Birkenkeimlingen der vier Bodendeckungsvarianten aus.

Tab. 38: Ergebnisse der Trockenmassebestimmung für Sand-Birkenkeimlinge in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante. Dargestellt sind die Mittelwerte, Standardabweichungen und Variationskoeffizienten der Trockenmassenwerte für alle Pflanzen einer Bodendeckungsvariante, während der Kruskal-Wallis-Test (H-Test: mittlere Ränge und Signifikanzniveaus) auf Grundlage der Gefäßmittelwerte (je BV  $n = 5$ ) durchgeführt wurde.

Trockenmasse [mg]		Mb	Cv	Nd	Df	[n = 863]
		[n = 255]	[n = 122]	[n = 446]	[n = 40]	
<b>Blatt</b> Anteil [%] = 31,63	$\bar{x}$	5,47	6,27	11,34	12,60	8,94
	s	12,27	18,64	38,02	28,79	29,75
	V%	224,31	297,29	335,27	228,49	332,77
	Mittl. Rang	8,8 <sup>3</sup>	6,8 <sup>4</sup>	13,8 <sup>1</sup>	12,6 <sup>2</sup>	
<b>Spross</b> Anteil [%] = 13,62	$\bar{x}$	1,84	3,80	4,90	5,17	3,85
	s	4,07	11,70	22,35	9,83	16,98
	V%	221,12	307,89	456,12	190,13	441,04
	Mittl. Rang	6,0 <sup>4</sup>	8,8 <sup>3</sup>	13,6 <sup>1</sup>	13,6 <sup>1</sup>	
<b>Wurzel</b> Anteil [%] = 54,75	$\bar{x}$	11,13	5,88	20,86	12,56	15,48
	s	24,75	19,35	82,75	27,84	61,94
	V%	222,37	329,08	396,69	221,65	400,13
	Mittl. Rang	10,6 <sup>2</sup>	5,2 <sup>4</sup>	15,8 <sup>1</sup>	10,4 <sup>3</sup>	$p = 0,045^*$
<b>Keimling (gesamt)</b>	$\bar{x}$	18,44	15,95	37,09	30,33	28,28
	s	40,01	49,42	142,30	66,29	107,51
	V%	216,97	309,84	383,66	218,56	380,16
	Mittl. Rang	9,4 <sup>3</sup>	6,0 <sup>4</sup>	14,8 <sup>1</sup>	11,8 <sup>2</sup>	$p = 0,114$ n.s.



Darüber hinaus kann anhand der Angaben zur Verteilung der mittleren Ränge aus dem H-Test die Rangfolge der Wachstumsparameter in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante

nachvollzogen werden. Danach weisen Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvariante Nadelstreu sowohl in der Ausbildung oberirdischer als auch unterirdischer Biomasse [Trockenmasse] eine deutliche Überlegenheit gegenüber den anderen Bodendeckungsvarianten auf. Die Ergebnisse der multiplen Einzelvergleiche zeigen, dass signifikante Unterschiede für Sand-Birken auf Nadelstreu, bezogen auf die Blattmasse, nur gegenüber der Bodendeckungsvariante *C. villosa* statistisch nachweisbar sind (Wert des Einzelvergleichs  $7,0 > \text{Vergleichswert } 5,5; p \leq 0,05$ ). Gleiches gilt für die Blattmasse der Sand-Birkenkeimlinge auf *D. flexuosa* im Vergleich zu *C. villosa* (Wert des Einzelvergleichs  $5,8 > \text{Vergleichswert } 5,5; p \leq 0,05$ ). Der Einzelvergleich liefert mit Blick auf die Sprossmasse keine signifikanten Unterschiede zwischen den Keimlingen der verschiedenen Bodendeckungsvarianten. Eine eindeutige statistische Absicherung geht jedoch aus den multiplen Einzelvergleichen zur Wurzelmasse der Sand-Birkenkeimlinge hervor. Signifikant höhere Wurzelmassen sind in diesem Zusammenhang für die Keimlinge auf Nadelstreu gegenüber den Keimlingen der Bodendeckungsvariante *C. villosa* vorzufinden (Wert des Einzelvergleichs  $10,6 > \text{Vergleichswert } 7,5; p \leq 0,05$ ). Die Unterschiede in der Gesamtkeimlingsmasse sind jedoch weder mithilfe des H-Tests, noch über die multiplen Einzelvergleiche ausreichend für eine statistische Absicherung.

#### 3.4.3.3.4 Analysevariablen - Keimlingsstadium

Mithilfe ausgewählter Analysevariablen, die sich für eine Beschreibung von Allometrien innerhalb des Verjüngungsstadiums unter waldbaulicher Zielstellung anbieten (NIKLAS 1994, AMMER et al. 2004), soll nochmals verdeutlicht werden, in welchem Verhältnis einzelne Wachstumsparameter der Sand-Birkenkeimlinge eine Abhängigkeit zur Bodendeckungsvariante aufweisen. Aus der tabellarischen Darstellung ausgewählter Analysevariablen geht hervor, dass alle linearen Zusammenhänge zwischen den aufgeführten Einzelkomponenten an Einzelpflanzen straff sind (siehe Tabelle 39). In jedem Fall liegt der lineare Zusammenhang auf einem Niveau von  $p \leq 0,01$  für die Korrelation nach Pearson. Dennoch ergeben sich Unterschiede hinsichtlich der Korrelationskoeffizienten. Diese nehmen zunächst unabhängig von der Bodendeckungsvariante für den Zusammenhang zwischen Sprossmasse und Wurzelmasse (SRR) sowie Wurzelmasse und Blattmasse (RLB) mit  $r = 0,963$  besonders hohe Werte an. Gleiches gilt für die Detailbetrachtung der BV, die insbesondere für *Cv* und *Df* mit Korrelationskoeffizienten von  $r = 0,994$  für RLB einen sehr starken linearen Zusammenhang zwischen den Größen abbildet. Die berechneten Quotienten aus Sprosslänge [cm] und WHD [cm], die auch als Stufigkeit bezeichnet werden, erreichen Werte zwischen 21,3 (Nd) und 53,7 (*Cv*).

Tab. 39: Auswahl an Analysevariablen und Darstellung des linearen Zusammenhangs zwischen den Einzelgrößen [LSR - Sprosslänge/Wurzellänge, SRR - Sprossmasse/Wurzelmasse, RLB - Wurzelmasse/Blattmasse, SLSG - Sprosslänge/Sprossmasse, SRL - Wurzellänge/Wurzelmasse, SWHD (Stufigkeit) - Sprosslänge/Wurzelhalsdurchmesser]. (\*\*Die Korrelation ist auf dem Niveau von 0,01 (2-seitig) signifikant. Mit r ist der Maßkorrelationskoeffizient nach Pearson für lineare Zusammenhänge bezeichnet).

Analysevariablen	Mb	r**	Cv	r**	Nd	r**	Df	r**	Gesamt	r**
LSR	0,112	0,795	0,283	0,780	0,122	0,816	0,266	0,615	0,149	0,720
SRR	0,195	0,889	1,380	<b>0,981</b>	0,330	<b>0,982</b>	0,575	<b>0,987</b>	0,458	<b>0,963</b>
RLB	2,809	0,896	0,991	<b>0,994</b>	1,778	<b>0,982</b>	0,907	<b>0,994</b>	1,938	<b>0,963</b>
SLSG	0,986	0,834	1,721	0,843	0,576	0,839	0,626	0,857	0,879	0,761
SRL	1,915	0,646	9,821	0,770	1,664	0,686	1,787	0,599	2,975	0,649
SWHD	26,703	0,844	53,720	0,870	21,341	0,862	36,488	0,875	28,572	0,793

Mithilfe dieser Werte kann im Rahmen der Diskussion die Vergleichbarkeit zu anderen Untersuchungen hergestellt werden, die über einen unmittelbaren Messgrößenvergleich nicht möglich ist (HARMER & ROBERTSON 2003).

#### 3.4.3.4 Standflächen- und Verteilungsberechnungen - Keimlingsstadium

Neben der Umsetzung eines spezifischen Wachstumspotenzials wird die Etablierung der Keimlinge von den vorhandenen “safe sites“ (siehe Abschnitt 1.2; HARPER 1961), aber auch von der Präsenz potentieller Konkurrenten, deren Auftreten zeitgleich oder mit zeitlicher Verzögerung eintreten kann, beeinflusst. Die Reaktion von Pflanzen auf Konkurrenz um Ressourcen (Nährstoffe, Feuchte, Strahlung) und verfügbaren Wuchsraum (ober- und unterirdisch) ist Gegenstand umfangreicher Veröffentlichungen (WEINER 1990, CASPER & JACKSON 1997, WEINER et al. 1998, MERCIER & BAUJARD 1997, HÜHN & LANGNER 1999, FRECKLETON & WATKINSON 2001, WEIGELT & JOLLIFFE 2003, HÜHN 2003, RAYNAUD & LEADLEY 2004, BERGER et al. 2008). Im Rahmen des Mitscherlich-Gefäßversuchs ist die Begrenzung eines potentiell besiedelbaren Raumes unmittelbar gegeben und auf eine kontrollierbare Größe (Oberfläche = 0,031 m<sup>2</sup> = 314 cm<sup>2</sup>, Volumen = 0,005 m<sup>3</sup> = 5655 cm<sup>3</sup>) reduziert. Gleichzeitig stellt sich aufgrund der temporär hohen Keimlingszahlen auf den Bodendeckungsvarianten Mb und Nd die Frage nach effizienter Wuchsraumnutzung, um auf ebene des Einzelindividuums optimale Ressourcenverfügbarkeit zu garantieren und gleichzeitig auftretenden Konkurrenzdruck zu minimieren. Daher bilden individualspezifische Standraumberechnungen, die Ermittlung von Klumpungen innerhalb der räumlichen Verteilung von Sand-Birkenkeimlingen auf vergleichsweise homogenen Ausgangssubstraten und die Analyse daraus resultierender intraspezifischer Konkurrenz den Schwerpunkt der nachfolgenden Abschnitte.

### 3.4.3.4.1 Tessellationsmodelle - Keimlingsstadium

Die Berechnung des potentiellen Standraumes einzelner Sand-Birkenkeimlinge bezieht sich ausschließlich auf die Bodendeckungsvarianten Mb und Nd, da hier hohe Keimlingsdichten in den Mitscherlich-Gefäßen ermittelt werden konnten und ausschließlich intraspezifische Konkurrenz vorliegt. Als Berechnungsgrößen zur Beurteilung der Standraumverfügbarkeit werden Voronoi-Polygone (synonyme Bezeichnungen: Dirichlet Tessellationen, Thiessen-Polygone, siehe Abschnitt 2.6.2, S. 61) herangezogen. Für die Berechnung der Standraumpolygone erfolgte die Ermittlung der Koordinaten aller Keimlinge aus den Fotografien, die mithilfe einer Digitalkamera (Nikon-Coolpix 995) am 16. Juni, 4. August und 28. September 2004 für jeweils zehn zufällig ausgewählte Gefäße der Bodendeckungsvarianten Nd und Mb angefertigt wurden (siehe Abschnitt 2.6.; S. 60). Innerhalb der Standflächenberechnungen wurde eine Flächenreduktion für jedes Gefäß vorgenommen, um potentielle Randeffekte zu verringern. In diesem Zusammenhang soll kurz beleuchtet werden, welcher Stellenwert diesen Randeffekten zukommt. Eine einfache Gegenüberstellung der mittleren flächengewichteten Keimlingszahlen innerhalb des festgelegten zentralen Bereiches im Gefäß im Verhältnis zu den ausgegliederten Randbereichen zeigt, dass bereits nach diesem Kriterium Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten bestehen (Tabelle 40). In diesem Zusammenhang ist die Verbindung der beiden Stichproben zentraler Bereich und Randbereich zu berücksichtigen, die innerhalb eines Gefäßes untersucht wurden und damit nicht unabhängig voneinander sind.

Tab. 40: Gegenüberstellung der mittleren Keimlingsdichten auf den zentralen Bereichen und den Randbereichen der Mitscherlich-Gefäße in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante und den Aufnahmezeitpunkten im Jahr 2004 (T-Test für verbundene Stichproben; Signifikanzniveau:  $p > 0,05$  n.s.;  $p \leq 0,05^*$ ;  $p \leq 0,01^{**}$ ;  $p \leq 0,001^{***}$ ).

Zeitpunkt (2004)	Mb		Nd	
	Zentraler Bereich	Randbereich	Zentraler Bereich	Randbereich
<b>Jun</b>	325,3 (s = 163,94)	389,6 (s = 148,98)	48,9 (s = 31,31)	108,5 (s = 85,57)
<i>p</i>	0,205 n.s.		0,061 n.s.	
<b>Aug</b>	346,4 (s = 174,92)	305,8 (s = 126,52)	37,6 (s = 23,65)	77,2 (s = 61,79)
<i>p</i>	0,484 n.s.		0,103 n.s.	
<b>Sep</b>	174,1 (s = 68,76)	75,0 (s = 54,66)	29,7 (s = 19,08)	62,6 (s = 41,03)
<i>p</i>	0,011*		0,026*	
<b>Gesamt</b>	281,9 (s = 159,37)	256,8 (s = 176,31)	38,7 (s = 25,59)	82,8 (s = 66,02)
<i>p</i>	0,383 n.s.		0,001***	

Während sich aus den zehn Gefäßen (Fläche des einzelnen Gefäßes 314 cm<sup>2</sup>) mit freiliegendem Mineralboden ein arithmetisches Mittel von  $\bar{x} = 282$  Keimlingen (s = 159,4) aus den zentralen Gefäßbereichen ableiten lässt, liegt dieser Wert über alle drei Aufnahmen hinweg in den Randbereichen mit  $\bar{x} = 257$  (s = 176,3) Keimlingen nur geringfügig, jedoch nicht signifikant niedriger (T-Test für verbundene Stichproben; df = 9;  $p = 0,383$ ). Ein entgegengesetzter Trend ist für die

Gefäße mit Nadelstreuauflage abzuleiten. Hier liegt das arithmetische Mittel der Keimlingsdichte aus den zentralen Flächenbereichen bei  $\bar{x} = 39$  ( $s = 25,6$ ) Keimlingen, wenn diese auf die gesamte Gefäßoberfläche umgerechnet werden. Im Vergleich dazu befinden sich, mit im Mittel  $\bar{x} = 83$  ( $s = 66,0$ ), deutlich mehr Sand-Birkenkeimlinge in den Randbereichen der nadelstreu- bedeckten Gefäße (T-Test verbundene Stichproben,  $p = 0,001$ ). Aufgrund dieser teilweise auftretenden Randeffekte, beziehen sich die folgenden Auswertungen ausschließlich auf den zentralen Bereich der Gefäße mit einer Größe von etwa 200 cm<sup>2</sup>. Aus der nachfolgenden Tabelle 41 geht erneut hervor, dass die Keimlingsdichten auf Mineralboden in diesem zentralen Bereich für jeden Untersuchungszeitpunkt signifikant höher sind als auf der Nadelstreuvariante (Mann-Whitney-Test,  $p = 0,000$ ). Daraus leiten sich gleichzeitig geringere Entfernungen zwischen den Sand-Birkenkeimlingen (nn - "nearest neighbor" - mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn) und geringere mittlere Standflächen der einzelnen Pflanze ab. Die mittleren Standflächen eines Keimlings auf Mineralboden liegen zwischen 1,1 cm<sup>2</sup> und 2,8 cm<sup>2</sup>. Keimlinge auf Nadelstreu haben im Mittel einen Standraum zwischen 13,7 cm<sup>2</sup> und 17,6 cm<sup>2</sup> zur Verfügung. Gleiches gilt für die durchschnittliche Entfernung zum nächsten Sand-Birkenkeimling, die für Individuen auf Mineralboden eine Größe von 0,4 cm bis 0,6 cm annimmt.

Tab. 41: Ergebnisse der Voronoi- / Dirichlet-Berechnungen für die zentrale Bezugsfläche [200 cm<sup>2</sup>] der Mitscherlich-Gefäße. (Mit nn = "nearest neighbor" wird die mittlere Entfernung zum nächsten Sand-Birkenkeimling bezeichnet. Der Variationskoeffizient der berechneten Standflächen einzelner Sand-Birkenkeimlinge = V%.)

2004	Mittlere Keimlingsdichte [200 cm <sup>2</sup> ]			nn [cm]			Mittlere Standfläche [cm <sup>2</sup> ]			V%		
	Jun	Aug	Sep	Jun	Aug	Sep	Jun	Aug	Sep	Jun	Aug	Sep
<b>Mb</b>	206,9	220,3	110,7	0,41	0,41	0,63	1,12	1,24	2,83	131,2	182,0	163,7
<b>Nd</b>	31,1	23,9	18,9	1,30	1,24	1,87	16,73	13,72	17,56	129,1	97,5	83,3

Der Variationskoeffizient (V%) der berechneten Standflächengrößen für Sand-Birkenkeimlinge unterscheidet sich im Juni 2004 nicht signifikant in Abhängigkeit von der Bodendeckungs- variante (ANOVA,  $p = 0,937$ ). In den nachfolgenden Monaten August (ANOVA,  $p = 0,001$ ) und September (ANOVA,  $p = 0,000$ ) steigt der Mittelwert des Variationskoeffizienten der Standflächen von Sand-Birkenkeimlingen auf Mineralboden bis zu einem Wert von 182 %. Dieser ist für Keimlinge auf Nadelstreu mit 98 % bzw. 83 % etwa nur halb so groß, d. h. die Variabilität der Standräume sinkt bei gleichzeitigem Rückgang der mittleren Individuendichten. Dieser Zusammenhang kann auch in Abbildung 60 unter Berücksichtigung der Aufnahme- zeitpunkte nachvollzogen werden. Es wird deutlich, dass nur bedingt (Sep 04:  $R^2 = 0,566$ ,  $p = 0,012$ ) ein linearer Zusammenhang zwischen Keimlingsdichte und Variation der Standflächen auf Mineralboden nachweisbar ist. Im Vergleich dazu zeigt sich auf Nd für alle Auswertungs-

zeitpunkte ein positiver Zusammenhang zwischen Keimlingsdichte und mittlerer Variation der Standflächen. Mit zunehmender Keimlingsdichte im zentralen Bereich der Gefäßfläche verstärkt sich also die ungleichmäßige Verteilung der Keimlinge. Der lineare Ausgleich der dargestellten Punktwolke aller Aufnahmezeitpunkte liegt bei  $R^2 = 0,462$  und ist mit  $p = 0,000$  höchst signifikant. Folgt man dem zeitlichen Verlauf der Aufnahmen, so ist eine Verstärkung dieses Effekts von Juni ( $R^2 = 0,358$ ,  $p = 0,073$ ) bis September ( $R^2 = 0,589$ ,  $p = 0,010$ ) für die Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage erkennbar. Weitere Zusammenhänge ergeben sich aus der mathematischen Beziehung zwischen Keimlingsdichte und mittlerer Standfläche, die sich für beide Bodendeckungsvarianten in ähnlicher Weise darstellen. Für den mathematischen Ausgleich der Werte bietet sich eine Potenzfunktion mit negativem Exponenten an (PAPULA 2003).

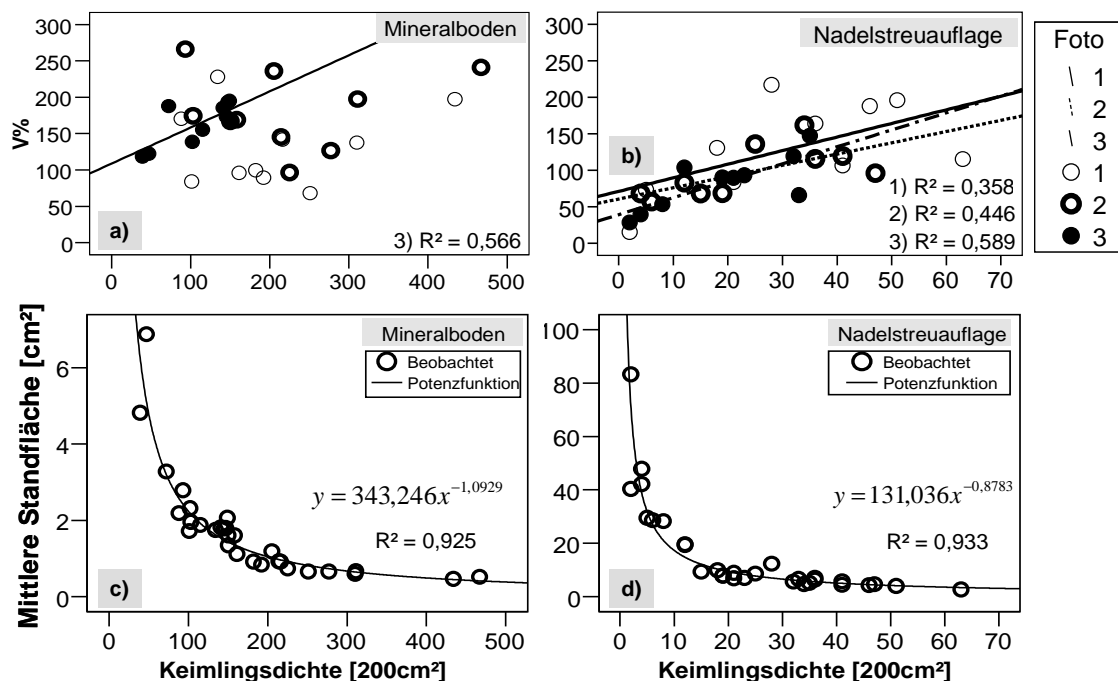


Abb. 60: Zusammenhang zwischen Keimlingsdichte [ $200 \text{ cm}^2$ ] und Variation der Standfläche (V%) für Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvarianten a) Mb und b) Nd; Potenzfunktion zur Darstellung des Zusammenhangs zwischen Keimlingsdichte [ $200 \text{ cm}^2$ ] und mittlerer Standfläche [ $\text{cm}^2$ ] für die Bodendeckungsvarianten c) Mb und d) Nd (Aufnahmezeitpunkte der digitalen Fotos: 1.) Juli 2004, 2.) August 2004, 3.) September 2004).

Die entsprechende Abbildung 60 belegt über die gewählte Modellanpassung einen sehr straffen Zusammenhang zwischen den genannten Größen. Dieser Zusammenhang bestätigt sich sowohl für die Bodendeckungsvariante Mineralboden ( $R^2 = 0,925$ ,  $p = 0,000$ ) als auch für die Variante mit Nadelstreuauflage ( $R^2 = 0,933$ ,  $p = 0,000$ ) auf einem hohen Signifikanzniveau.

### 3.4.3.4.2 Aggregationsindex nach CLARK und EVANS - Keimlingsstadium

Eine zusätzliche Prüfung der räumlichen Verteilung von Sand-Birkenkeimlingen in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante konnte mithilfe des Programms BWINPRO (NAGEL et al. 1995-2003, Version 6.22) realisiert werden. Es bietet die Möglichkeit, den Aggregations-index R von CLARK und EVANS (1954), modifiziert nach DONELLY (1978), zu berechnen (siehe Abschnitt 2.6.3, S. 62). Die berechneten Werte für den Aggregationsindex R sind in Tabelle 42 enthalten und weisen mit arithmetischen Mittelwerten von  $Mb\bar{x} = 0,891$  und  $Nd\bar{x} = 0,883$  nur geringfügige Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten auf (U-Test,  $p = 0,040$ ), wenn der Untersuchungszeitpunkt unberücksichtigt bleibt. Unter Einbeziehung der Untersuchungszeitpunkte ergibt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den ermittelten Aggregationsindices der Bodendeckungsvarianten Mb und Nd (U-Test, n.s.,  $p > 0,05$ ). Erkennbar ist jedoch, dass die Standardabweichung der Index-Werte für die 30 untersuchten Gefäße mit 0,283 bei der Variante mit Nadelstreuaufgabe größer ausfällt.

Tab. 42: Zusammenfassung der berechneten Aggregationsindices R (BwinPro, Version 6.22; NAGEL et al. 1995-2003) für die Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvarianten Mineralboden (Mb) und Nadelstreuaufgabe (Nd).

Aggregationsindex R					
	n	Rmin	Rmax	Rmittel	s
<b>Mb</b>	30	0,658	1,072	0,891	0,088
<b>Nd</b>	30	0,521	1,960	0,883	0,283

Darüber hinaus konnte kein Zusammenhang zwischen Keimlingsdichte und Aggregationsindex R nachgewiesen werden. Gleiches gilt für eine Gegenüberstellung mit den zuvor beschriebenen Variationskoeffizienten.

### 3.4.3.4.3 Constant Yield Law - Keimlingsstadium

Mit der Entnahme von jeweils fünf zufällig ausgewählten Gefäßen der Bodendeckungsvarianten Mb und Nd im Oktober 2004 ist die Prüfung der Zusammenhänge zwischen Keimlingsdichte und Wachstumsparametern verbunden. Die ermittelte Keimlingsdichte ist mit Werten zwischen 668 - 3.056 Birkenkeimlingen/m<sup>2</sup> für die BV mit Mineralboden anzugeben. Auf der Variante mit Nadelstreu konnten 578 - 4.870 Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup> erfasst werden. Geprüft wurde der Zusammenhang zwischen Keimlingsdichte und den Wachstumsparametern Sprosslänge (SL in cm), Wurzellänge (WL in cm), Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) und Trockenmasse der Keimlinge (TM in mg). Die nachfolgende Tabelle 43 verdeutlicht das Fehlen einheitlicher Aussagen für das Keimlingsstadium von *B. pendula*, bezogen auf die genannten Wachstumsgrößen und in Abhängigkeit von der Keimlingsdichte. Unter Berücksichtigung der BV ergibt sich für die

Sprosslängenentwicklung auf Nadelstreu ( $r = 0,940$ ;  $p = 0,017$ ) ein signifikanter linearer Zusammenhang, der sich für die Variante Mineralboden ( $r = -0,783$ ;  $p = 0,117$ ) lediglich andeutet. Die Wachstumsgrößen WL ( $r = -0,892$ ;  $p = 0,042$ ) und WHD ( $r = -0,894$ ;  $p = 0,028$ ) zeigen ausschließlich für die Variante der Nadelstreuauflage einen Zusammenhang, der auf dem Signifikanzniveau  $p \leq 0,05$  abgesichert ist, und besser durch eine exponentielle Funktion beschrieben werden kann.

Tab. 43: Darstellung des Zusammenhangs zwischen Keimlingsdichte und den Wachstumsparametern Sprosslänge (SL in cm), Wurzellänge (WL in cm), Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) und Trockenmasse der Keimlinge (TM in mg) unter Verwendung linearer und nichtlinearer Ausgleichsfunktionen (siehe Abschnitt 2.8, Seite 66).

Keimlingsdichte auf den BV	Funktion	SL [cm]		WL [cm]		WHD [mm]		TM [mg]	
		r	p	r	p	r	p	r	p
Mb [n = 5]	Linear	-0,702	0,186	-0,787	0,114	-0,854	0,066	-0,974	0,005**
	Exp.	-0,783	0,117	-0,826	0,084	-0,876	0,052	-0,979	0,004**
Nd [n = 5]	Linear	-0,942	0,017*	-0,834	0,079	-0,865	0,059	-0,910	0,032*
	Exp.	-0,901	0,036*	-0,892	0,042*	-0,894	0,041*	-0,918	0,028*

Unter Berücksichtigung der BV ergibt sich für die Sprosslängenentwicklung auf Nadelstreu ( $r = 0,940$ ;  $p = 0,017$ ) ein signifikanter, linearer Zusammenhang, der sich für die Variante Mineralboden ( $r = -0,783$ ;  $p = 0,117$ ) lediglich andeutet. Die Wachstumsgrößen WL ( $r = -0,892$ ;  $p = 0,042$ ) und WHD ( $r = -0,894$ ;  $p = 0,028$ ) zeigen ausschließlich für die Variante der Nadelstreuauflage einen Zusammenhang, der auf dem Signifikanzniveau  $p \leq 0,05$  abgesichert ist und besser durch eine exponentielle Funktion beschrieben werden kann. Mit der Gegenüberstellung von Keimlingsdichte und mittlerer Trockenmasse sind die stärksten Zusammenhänge einzelner Wachstumsgrößen verbunden. Dies gilt sowohl für die Sand-Birkenkeimlinge in Mineralboden ( $r = -0,979$ ;  $p = 0,004$ ) als auch für jene auf Nadelstreu ( $r = -0,918$ ;  $p = 0,028$ ). Der exponentielle Ausgleich ist in diesem Zusammenhang in stärkerem Maße statistisch abgesichert. Gemäß der Ausführungen von KIRA (1953), HARPER (1977) und WAGNER (1999) kann mithilfe des “constant or reciprocal yield law“ der Dichtebereich an Individuen bestimmt werden, der eine unmittelbare Senkung der mittleren Trockenmasse von Keimlingen zur Folge hat. Abbildung 61 enthält die logarithmierten Werte der Keimlingsdichte [ $m^2$ ] im Verhältnis zu den Log-Werten der mittleren Keimlingsmasse [mg].

Deutlich erkennbar ist der Dichteeffekt, der eine Verringerung der mittleren Keimlingsmasse (TM in mg) zur Folge hat. Dieser tritt bei Keimlingen auf Mineralboden (etwa 1.000 Keimlingen/ $m^2$ ) früher ein als auf der Nadelstreuvariante (etwa 3.000 Keimlinge/ $m^2$ ). Der Rückgang der mittleren Trockenmasse, charakterisiert durch den Anstieg in der Geraden, fällt jedoch für



die Keimlinge der BV Mineralboden ( $m = -0,01$ ) geringer aus als für die Nadelstreuvariante mit  $m = -0,02$ .

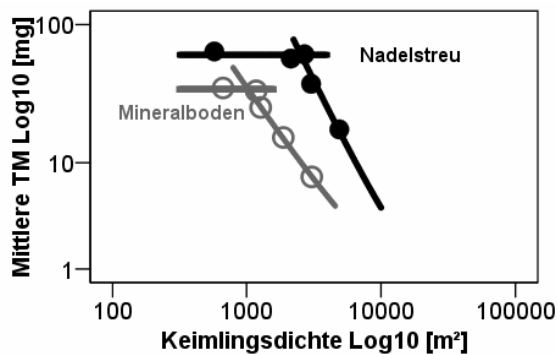


Abb. 61: Gegenüberstellung der logarithmierten Werte der Keimlingsdichte [ $\text{m}^2$ ] und der mittleren Trockenmasse [ $\text{mg}$ ] auf den Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage für Sand-Birkenkeimlinge des Mitscherlich-Gefäßversuchs (in Anlehnung an HARPER 1977; "Constant Yield Law").

#### 3.4.3.4 GINI-Koeffizient - Keimlingsstadium

Als weiterer Weiser für Veränderungen des Pflanzenwachstums, aufgrund intraspezifischer Konkurrenz, gilt der so genannte Gini-Koeffizient ( $G_k$ ), der u. a. von WEINER & THOMAS (1986) für die Prüfung dieses Zusammenhangs verwendet wurde. Die nachfolgende Abbildung 62 zeigt den Zusammenhang (nichtlineare Regression, Abschnitt 2.8, Logarithmusfunktion 02) zwischen Keimlingsdichte und dem berechneten Gini-Koeffizienten für die jeweilige Wachstumsgröße.

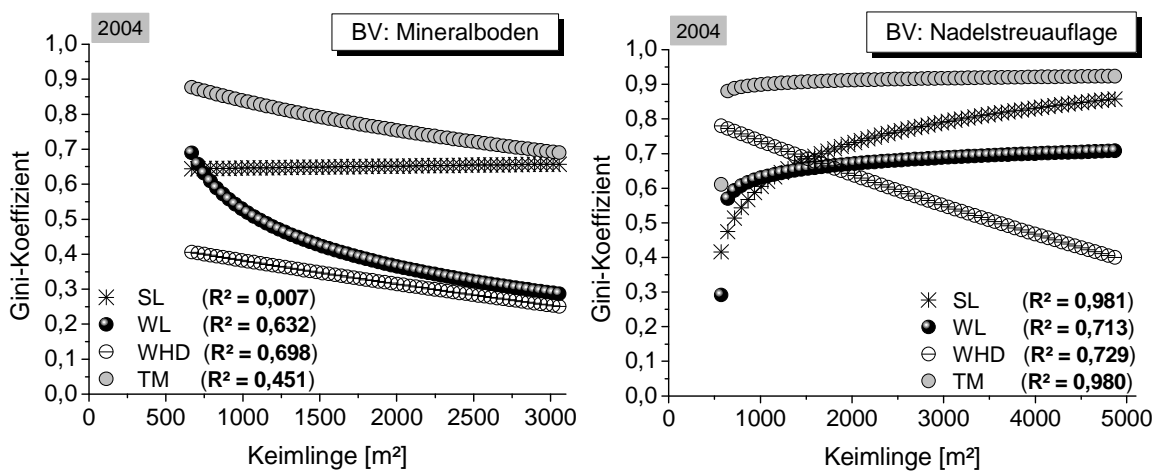


Abb. 62: Darstellung des Zusammenhangs zwischen Keimlingsdichte [ $\text{m}^2$ ] und Gini-Koeffizient als Maß für die Ungleichverteilung der Wachstumsparameter (SL - Sprosslänge, WL - Wurzellänge, WHD - Wurzelhalsdurchmesser, TM - Trockenmasse) von Sand-Birkenkeimlingen auf den Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage.

Sowohl zwischen den Bodendeckungsvarianten als auch hinsichtlich der einzelnen Wachstumsgrößen treten demnach erhebliche Unterschiede auf. Während für die Sand-Birkenkeimlinge auf Mineralboden ein besonders straffer Zusammenhang zwischen Keimlingsdichte und den Wachstumsparametern Wurzellänge und Wurzelhalsdurchmesser vorliegt, gilt dies für die Para-

meter Sprosslänge und Trockenmasse auf der Bodendeckungsvariante Nd. Eben diese Zusammenhänge sind für Keimlinge der Mineralbodenvarianten nicht statistisch abgesichert ( $p > 0,05$ ; n.s.). Angesichts der Bedeutung des Gini-Koeffizienten als Maß, für die Ungleichverteilung der Wachstumsparameter, zeigt sich mit Blick auf den Wurzelhalsdurchmesser und unabhängig von der Bodendeckungsvariante, eine Verringerung des Gk (= gleichmäßigere Verteilung der Wachstumsgröße) mit steigender Keimlingsdichte. Ein ähnlicher Trend zeichnet sich auch für die Wachstumsparameter Wurzellänge und Trockenmasse der Keimlinge auf Mineralboden ab. Im Vergleich dazu steigt mit zunehmender Keimlingsdichte die Ungleichverteilung von Sprosslänge, Wurzellänge und Trockenmasse für Sand-Birkenkeimlinge auf der Nadelstreuvariante an.

### Vergleich unterschiedlicher Kenngrößen im Keimlingsstadium

Da der Gini-Koeffizient (Gk) eine vergleichsweise abstrakte Größe darstellt und auch heute noch unter jenen Fachleuten kontrovers diskutiert wird, die sich eingehend mit Verteilungs- und Konkurrenzrechnungen bei Pflanzen auseinandergesetzt haben, schließt sich eine kurze Darstellung vergleichbarer Kenngrößen an (Sch - Schiefe der Verteilung und V% - Variation innerhalb der Wachstumsparameter), die in der Verjüngungsforschung verwendet werden.

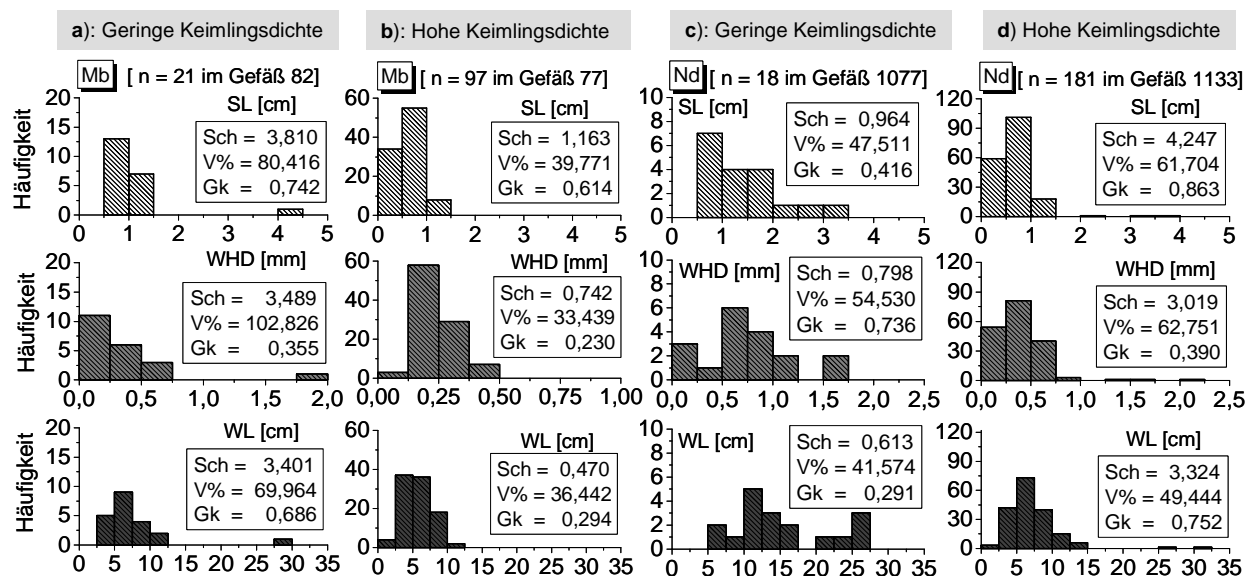


Abb. 63: Beispiele (Mitscherlich-Gefäße) für Häufigkeitsverteilungen von Wachstumsparametern und den entsprechenden Kenngrößen (Gk - Gini-Koeffizient, Sch - Schiefe der Verteilung, V% - Variationskoeffizient) der Sand-Birkenkeimlinge unter Berücksichtigung von Keimlingsdichte und Bodendeckungsvariante.

An der Gegenüberstellung der Häufigkeitsverteilungen von Wachstumsparametern der Sand-Birkenkeimlinge aus Mitscherlich-Gefäßen, die über eine unterschiedliche Keimlingsdichte verfügen, lässt sich die Entwicklung der einzelnen Kenngrößen Gk (Gini-Koeffizient), Sch (Schiefe

der Verteilung) und V% (Variationskoeffizient) nachvollziehen. An diesen Beispielen werden die Unterschiede in Abhängigkeit von der Wachstumsgröße aber auch in Bezug auf die Bodendeckungsvariante deutlich. Beispielsweise steigt der Wert der Verteilungsschiefe auf der BV Nadelstreu mit zunehmender Verjüngungsdichte für alle Wachstumsparameter an. Die Verteilungen der Sand-Birkenkeimlinge in den Mitscherlich-Gefäßen mit Mineralboden weisen im Vergleich dazu einen entgegengesetzten Trend auf, d. h. mit steigender Keimlingsdichte sinkt der Wert für die Schiefe der Verteilung. Analog verhält sich die Entwicklung des Variationskoeffizienten (V%). Die indifferente Entwicklung des Gk geht auch aus diesen Einzelbeispielen hervor. Der Effekt, den die Entstehung einer ausgesprochen linkssteilen und rechtsschiefen Verteilung einzelner Wachstumsparameter innerhalb eines Gefäßes mit sich bringt, ist für die Bodendeckungsvariante Nd weitaus offensichtlicher. In diesem Zusammenhang sei jedoch darauf verwiesen, dass es sich mit  $n = 181$  auch um eine erheblich größere Keimlingsdichte als auf der Bodendeckungsvariante mit Mineralboden ( $n = 97$ ) handelt. Um die Entwicklung der einzelnen Kenngrößen Gk, Sch und V%, die zur Beschreibung einer Verteilung von Wachstumsgrößen dienen, abschließend beurteilen zu können, werden alle Mitscherlich-Gefäße, die im Jahr 2004 entnommen wurden, in eine entsprechende Betrachtung einbezogen. In Tabelle 44 sind die Ergebnisse der linearen Regressionsanalysen zusammengefasst.

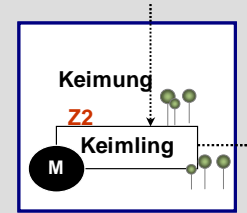
Tab. 44: Parameter der linearen Regressionen zwischen den Kenngrößen Gk (Gini-Koeffizient), Sch (Schiefe der Verteilung) und V% (Variationskoeffizient). Die Regressionsanalysen umfassen jeweils einen Stichprobenumfang von  $n = 5$  für die Bodendeckungsvarianten Mineralboden (Mb) und Nadelstreuauflage (Nd).

Jahr 2004		Parameter								
BV	n	Wachstum	Verteilung	$a_0$	Fehler	$a_1$	Fehler	$R^2$	s	$p$
Mb	5	SL	Gk - Sch	-2,816	2,276	7,274	3,448	<b>0,597</b>	0,904	0,125 n.s.
Mb	5	SL	Gk - V%	-0,416	36,305	88,737	54,999	<b>0,465</b>	14,415	0,205 n.s.
Mb	5	SL	Sch - V%	32,395	5,994	13,008	2,719	<b>0,884</b>	6,705	0,017 *
Mb	5	WHD	Gk - Sch	0,559	3,049	3,553	8,667	<b>0,053</b>	1,254	0,709 n.s.
Mb	5	WHD	Gk - V%	1,870	64,169	188,624	182,400	<b>0,263</b>	26,390	0,377 n.s.
Mb	5	WHD	Sch - V%	27,085	9,730	22,387	4,753	<b>0,881</b>	10,609	0,018 *
Mb	5	WL	Gk - Sch	-1,725	0,709	6,592	1,447	<b>0,874</b>	0,546	0,020 *
Mb	5	WL	Gk - V%	20,233	11,866	57,657	24,229	<b>0,654</b>	9,137	0,098 n.s.
Mb	5	WL	Sch - V%	34,368	3,613	9,471	2,045	<b>0,877</b>	5,438	0,019 *
Nd	5	SL	Gk - Sch	-1,651	3,855	7,001	5,261	<b>0,371</b>	1,837	0,275 n.s.
Nd	5	SL	Gk - V%	33,093	64,212	58,414	87,622	<b>0,129</b>	30,600	0,553 n.s.
Nd	5	SL	Sch - V%	33,619	15,459	12,285	4,057	<b>0,754</b>	16,279	0,056 n.s.
Nd	5	WHD	Gk - Sch	6,118	1,902	-6,113	3,109	<b>0,563</b>	1,014	0,144 n.s.
Nd	5	WHD	Gk - V%	100,422	34,310	-53,655	56,095	<b>0,234</b>	18,298	0,409 n.s.
Nd	5	WHD	Sch - V%	38,374	9,848	12,136	3,573	<b>0,794</b>	9,496	0,043 *
Nd	5	WL	Gk - Sch	0,153	1,925	3,322	3,019	<b>0,288</b>	1,265	0,352 n.s.
Nd	5	WL	Gk - V%	47,671	36,923	23,502	57,913	<b>0,052</b>	24,269	0,712 n.s.
Nd	5	WL	Sch - V%	38,136	17,824	10,957	7,223	<b>0,434</b>	18,751	0,227 n.s.

Die regressionsanalytische Auswertung erzeugt ein weitgehend einheitliches Bild. Es zeigt in Abhängigkeit von der BV Unterschiede zwischen den einzelnen Kenngrößen auf. Für die Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage ergibt sich lediglich für die Schiefe der Verteilung und den Variationskoeffizienten ein signifikanter Zusammenhang mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 = 0,794$  ( $p \leq 0,05$ ). Für die Wachstumsparameter der Keimlinge auf Mineralboden erweist sich der lineare Zusammenhang zwischen Schiefe der Verteilung und Variationskoeffizient in jedem Fall als signifikant ( $R^2 \geq 0,8$ ;  $p \leq 0,05$ ). Der unmittelbare Zusammenhang zwischen dem Gini-Koeffizienten und den anderen Verteilungsmaßen ist lediglich in einem Fall (Wurzellänge der Sand-Birkenkeimlinge auf Mineralboden) statistisch gesichert ( $R^2 = 0,874$ ;  $p = 0,02$ ).

### Fazit: Keimlingsstadium

Folgende Aussagen lassen sich aus den vorgestellten Untersuchungsergebnissen zum Keimlingsstadium von *B. pendula* zusammenfassen:



#### 1) Einflussfaktoren

Der Zusammenhang zwischen BV und Strahlungsregime konnte nachgewiesen werden, während die Feuchtemessungen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten erbracht haben. Effekte der Lufttemperatur und relativen Luftfeuchte auf die Keimlingsentwicklung führten lediglich unter Einbeziehung aller Bodendeckungsvarianten zu einem statistisch abgesicherten Ergebnis.

#### 2) Keimlingsdichte und Mortalität

Die Keimlingsdichte zeigte sowohl in den Freilanduntersuchungen als auch in den Gefäßversuchen eine deutliche Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten. Höchste Keimlingsdichten konnten auf Mineralboden und Nadelstreuauflage nachgewiesen werden. Im Gegensatz dazu fielen die Keimlingsdichten auf den Grasvarianten (*Cv* & *Df*) deutlich geringer aus. Spezifische Mortalitätsraten in Abhängigkeit von der jeweiligen BV waren im Rahmen der Freilandversuche lediglich im Zeitraum Oktober 2004 bis Mai 2005 zu ermitteln. In beiden Versuchsansätzen deuten sich signifikant höhere Keimlingsverluste auf Mineralboden im Vergleich zu den anderen Bodendeckungsvarianten an.

#### 3) Wachstum und qualitative Entwicklung

In Bezug auf den Themenkomplex der Wachstumsparameter von Sand-Birkenkeimlingen lässt sich zusammenfassend feststellen, dass keine generelle Überlegenheit der Entwicklung für eine spezifische Bodendeckungsvariante vorliegt. Dies gilt insbesondere für den Vergleich zwischen Bestandesaufnahmen und Gefäßversuchen. Geht man davon aus, dass mit dem Erreichen besonders hoher Werte für die jeweilige Wachstumsgröße eine positive Bewertung für die weitere Entwicklung verbunden ist, kann das arithmetische Mittel der Rangfolgen, die den vier Wachstumsparametern zuzuordnen sind, wie folgt dargestellt werden: Die Birkenkeimlinge auf Nadelstreu verfügen im Mitscherlich-Gefäßversuch über den höchsten Wert der Wachstumsgrößen, gefolgt von den Individuen auf *Deschampsia flexuosa* (*Df*). Im Vergleich dazu bleiben die Birkenkeimlinge auf Mineralboden und *Calamagrostis villosa* (*Cv*) hinsichtlich der Trockenmasse in gleicher Weise in ihrer Entwicklung zurück.

#### 4) Konkurrenz und Standraum

Mit fortschreitender Entwicklung lassen sich unmittelbare Zusammenhänge zwischen Keimlingsdichte und zur Verfügung stehendem Standraum herstellen. Signifikante Effekte der Keimlingsdichte auf die Wachstumsparameter von Sand-Birkenkeimlingen sind in erster Linie bezogen auf die Trockenmasse nachweisbar. Dies gilt sowohl für Sand-Birkenkeimlinge auf Mineralboden als auch für jene auf Nadelstreu.

### 3.5 Sämlings- und Verjüngungsstadium

In die weiteren Untersuchungen zur Entwicklung der Verjüngungspflanzen von *B. pendula* werden Individuen einbezogen, die älter als 1 Jahr sind. Um den Umfang der Aufnahmen zu beschränken, galt als Aufnahmegrenze eine maximale Sprosslänge von 2 m. Alle weiteren Betrachtungen beziehen sich auf altersspezifische Angaben, die wiederum auf einer zweigeteilten Versuchsanlage unter Freilandbedingungen und der Weiterführung des Mitscherlich-Gefäßversuchs basieren (siehe Abschnitt 2.5.1, S. 56, Versuchsaufbau).

#### 3.5.1 Freilandversuche

Bereits nach Anlage der Aufnahmeplots war davon auszugehen, dass der dort bestehende Stichprobenumfang ( $n = 138$ ) an Birkenverjüngung nicht ausreichen würde, um das altersspezifische Wachstum in ausreichendem Maße dokumentieren und anschließend auswerten zu können. Daher erfolgte Ende September 2005 die Aufnahme weiterer 737 Verjüngungspflanzen auf den Bestandesflächen A bis C sowie G, die eine Altersspanne von zwei bis sechs Jahren umfassten. Hinsichtlich der Individuenauswahl wurden in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten *C. villosa*, Nadelstreu und *D. flexuosa* die bereits beschriebenen Kriterien angesetzt. Die nachfolgenden Darstellungen umfassen erneut sowohl quantitative als auch qualitative Parameter, welche für die Freilandaufnahmen jedoch auf die oberirdische Entwicklung der Verjüngung begrenzt bleiben.

##### 3.5.1.1 Plotgebundene Verjüngungsuntersuchungen im Bestand

Auf den angelegten Plots der drei Untersuchungsflächen konnten insgesamt 40 Birken auf *Cv*, 57 auf *Nd* und 41 auf der Bodendeckungsvariante *Df* ermittelt werden. Das Altersspektrum reicht von 2 bis 16 Jahren. Die Altersverteilung in Abbildung 64 zeigt für die BV *C. villosa* einen Mangel an Sand-Birken in einem Alter von 3 und 4 Jahren. Darüber hinaus fehlen Verjüngungspflanzen auf *Nd*, die älter als 11 Jahre sind. Als arithmetisches Mittel für das Verjüngungsalter ergeben sich in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten folgende Werte: Sand-Birkenverjüngung auf *Cv*  $\bar{x} = 7,6$  Jahre ( $s = 4,331$ ), *Nd*  $\bar{x} = 4,7$  Jahre ( $s = 2,911$ ) und *Df*  $\bar{x} = 6,2$  ( $s = 3,393$ ) Jahre. Über alle Varianten gesehen, ergibt sich somit ein mittleres Verjüngungsalter von 5,9 Jahren ( $s = 3,69$ ).

Um die Altersverteilungen in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten testen zu können, wurden zwei Altersstufen gebildet. Somit sind die Voraussetzungen zur Anwendung des Chi-Quadrat-Tests (erwartete Häufigkeit pro Zelle nicht  $< 5$ ) erfüllt. Der Verteilungstest für die Altersstufen 1 (2 - 8 Jahre) und 2 (9 - 16 Jahre) ergibt einen hoch signifikanten Zusammenhang zwischen BV und Altersverteilung der Verjüngungspflanzen (Chi-Quadrat nach Pearson, Wert =

15,208,  $p = 0,000$ ). Verjüngungspflanzen auf *Cv* und *Df* sind demnach signifikant älter als auf *Nd*.

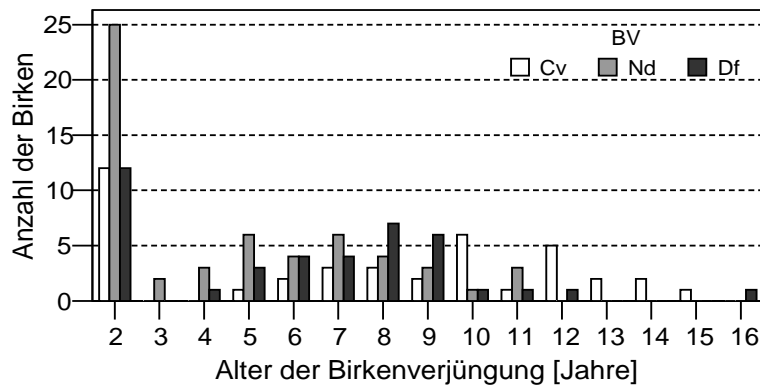


Abb. 64: Altersverteilung der Sand-Birkenverjüngung auf den fest installierten Aufnahmeplots der Fichtenreinbestände unterteilt nach Bodendeckungsvarianten (*C. villosa*, Nadelstreuaufgabe und *D. flexuosa*).

### 3.5.1.1.1 Einflussfaktoren auf Verjüngungsdichte und Mortalität

#### Verjüngungsdichte

Ein Untersuchungsansatz beschäftigt sich, wie auch bei der Entwicklungsstufe der Sand-Birkekeimlinge, mit der Verknüpfung von Verjüngungsdichte [ $\text{m}^2$ ] und relativer Bodenfeuchte bzw. den Strahlungswerten (PARWETTER).

Im Gegensatz zum Keimlingsstadium, das vergleichsweise straffe Abhängigkeiten von den Umweltbedingungen zeigt, sind diese Zusammenhänge bei mehrjährigen Pflanzen nur partiell nachzuweisen. Dies gilt u. a. für die Verknüpfung von Verjüngungsdichte und PAR-Strahlung auf *Nd* (Pearson,  $r = 0,316$ ,  $p = 0,000$ ). Gleiches gilt für die relative Bodenfeuchte (Messung Mai 2005) und die Verjüngungsdichte auf *Cv* ( $r = -0,281$ ,  $p = 0,002$ ). Hier ergibt sich ein negativer linearer Zusammenhang. Unabhängig von den Bodendeckungsvarianten ist hinsichtlich der Verjüngungsdichten eine Spannweite von 0 bis 6 Sand-Birken pro  $\text{m}^2$  zu verzeichnen. Eine Betrachtung in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante ergibt hingegen die folgenden, mittleren Verjüngungsdichten: Birkenverjüngung auf *Cv*  $\bar{x} = 1,27/\text{m}^2$  ( $s = 0,584$ ), *Nd*  $\bar{x} = 1,62/\text{m}^2$  ( $s = 1,364$ ), *Df*  $\bar{x} = 1,52/\text{m}^2$  ( $s = 0,888$ ). In diesem Zusammenhang liegen keine signifikanten (ANOVA,  $p \leq 0,05$ ) Unterschiede in der Verjüngungsdichte zwischen den BV vor.

## Mortalität

Unter Berücksichtigung aller Aufnahmeplots auf den drei Untersuchungsflächen und der darauf befindlichen Verjüngungspflanzen ergeben sich innerhalb eines Jahres (Okt. 2004 bis Okt. 2005) unterschiedliche Mortalitätsraten in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante. An dieser Stelle ist nochmals darauf zu verweisen, dass die Pflanzen der unterschiedlichen BV verschiedene Altersspektren abdecken (siehe Abschnitt 3.5.1.1, S. 166). Das arithmetische Mittel der Mortalitätsrate auf Cv nimmt dabei mit 3,75 % ( $s = 17,38$ ) einen vergleichsweise niedrigen Wert an. Bei Verjüngungspflanzen auf Nadelstreu und *D. flexuosa* sind hingegen Mortalitätsraten von  $\bar{x} = 8,02$  % ( $s = 24,91$ ) und  $\bar{x} = 9,14$  % ( $s = 27,01$ ) zu verzeichnen. Zwischen den Bodendeckungsvarianten der Plotkategorie ohne Mortalität treten durchaus signifikante Unterschiede hinsichtlich der PAR-Strahlung, aber auch der relativen Feuchte auf (siehe Abbildung 65a, 65c).

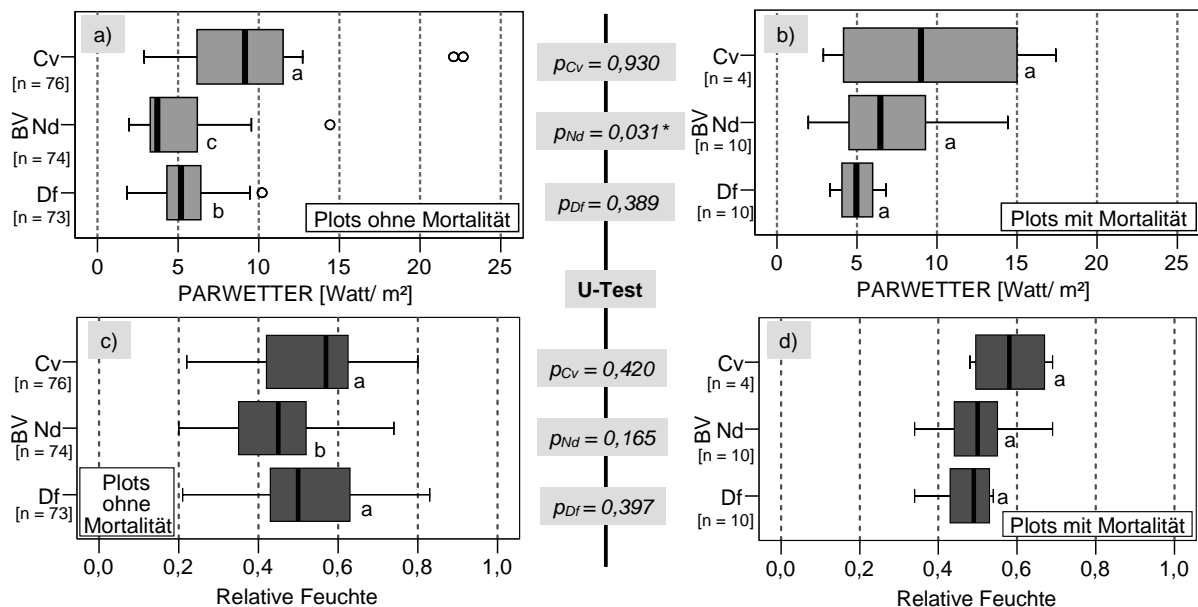


Abb. 65: a-d) Plotbezogene Gegenüberstellung der Mortalität von Sand-Birken in Abhängigkeit von der Strahlungsverfügbarkeit (PARwetter in Watt/m²) und der relativen Feuchte [%].

Nadelstreu-Plots ohne Mortalität in der Sand-Birkenverjüngung sind durch eine signifikant niedrigere PAR-Strahlung und Relative Bodenfeuchte im Vergleich zu den anderen BV charakterisiert. Innerhalb der Plots mit Mortalität in der Sand-Birkenverjüngung treten keine statistisch abgesicherten Unterschiede in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante auf. An dieser Stelle sei auf die großen Unterschiede in den Stichprobenumfängen der Plots mit bzw. ohne Mortalität verwiesen. In den Abbildungen 65a bis 65d sind Aufnahmeplots unterschiedlicher Bodendeckungsvarianten und in Abhängigkeit von den Mortalitätsereignissen (Plots mit versus ohne Mortalität) innerhalb der Sand-Birkenverjüngung dargestellt. Diese Gegenüberstellung führt weder hinsichtlich der PAR-Strahlung noch bezogen auf die relative Feuchte in den



Substraten zu signifikanten Unterschieden (Signifikanzniveaus des U-Tests - grau unterlegt -). Eine Ausnahme bildet der Vergleich zwischen den Plots mit Nadelstreuauflage, die eine signifikant höhere PAR-Strahlung für die Plots mit Mortalität zeigen (U-Test,  $p = 0,031^*$ ).

### 3.5.1.1.2 Wachstumsparameter

Das Wachstum der Verjüngungspflanzen unter Berücksichtigung der Bodendeckungsvarianten lässt zunächst eine starke Altersabhängigkeit erkennen. Diese ist gekennzeichnet durch den kontinuierlichen Anstieg der Wachstumsgrößen Sprosslänge (SL in cm), Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) und absoluter Sprosslängenzuwachs (aZ\_SL in cm) mit zunehmendem Alter. Trotz geringer Stichprobenumfänge innerhalb der Altersstufen sollen die Ergebnisse der plot-bezogenen Aufnahmen kurz dargestellt werden. Die mittlere SL der 2jährigen Sand-Birken über alle Bodendeckungsvarianten hinweg liegt bei 2,6 cm ( $n = 49$ ;  $s = 1,886$ ), während 6jährige Individuen bereits eine mittlere Sprosslänge von 40,9 cm ( $n = 10$ ;  $s = 19,74$ ) erreichen. Aufgrund der geringen Stichprobenumfänge ( $n \leq 2$ ) in den Altersstufen von 13 (SL = 179,1 cm;  $s = 24,6$ ) bis 16 Jahren (SL = 182 cm) ergeben sich starke Streuungen in den Werten, die Aussagen zum Wachstumstrend einschränken. Die altersbedingte Entwicklung gilt analog für die Wachstumsparameter WHD [mm] und aZ\_SL [cm]. Im Alter von 2 Jahren hat die Sand-Birkenverjüngung einen durchschnittlichen WHD von 0,46 mm ( $s = 0,275$ ). Mit 16 Jahren erreichte die eine erfasste Sand-Birke unter Bestandesbedingungen einen WHD-Wert von 13,2 mm. Die Entwicklung des altersspezifisch absoluten Sprosslängenzuwachses, der für jede Pflanze über Einzelmessungen bestimmt wurde, weist aufgrund der geringen Stichproben ebenfalls größere Schwankungen auf. Insbesondere im Alter von 6 Jahren zeigen die 10 erfassten Individuen einen vergleichsweise größeren Zuwachs ( $\bar{x} = 9,2$  cm;  $s = 7,547$ ) als die Sand-Birken in einem Alter von 7 bis 11 Jahren. Schließlich steigt der absolute jährliche Sprosslängenzuwachs ab einem Alter von 12 Jahren erneut an und erreicht einen Wert von maximal 16 cm.

Neben der altersgebundenen Entwicklung des Verjüngungswachstums stellt sich die Frage nach einem Einfluss der Bodendeckungsvarianten. In den nachfolgenden Ausführungen werden die oberirdischen Wachstumsparameter (SL, WHD, aZ\_SL) der Sand-Birkenverjüngung in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante für das Altersspektrum 2 bis 6 Jahre dargestellt. Einerseits soll so der äußerst geringe Stichprobenumfang in den höheren Altersstufen umgangen und andererseits eine Vergleichsbasis mit den ergänzenden Verjüngungsuntersuchungen geschaffen werden. Der Stichprobenumfang des Altersspektrums 2 bis 6 Jahre nimmt in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante folgende Größen an: Cv [ $n = 14$ ], Nd [ $n = 39$ ] und Df [ $n = 20$ ]. In den Abbildungen 66a und 66b ist der altersabhängige Verlauf der Sprosslängen [cm] und

des WHD's [mm] dargestellt. Mithilfe einer Exponentialfunktion (siehe Abschnitt 2.8, S. 66) kann der Zusammenhang zwischen dem Alter und jeweiligen Wachstumsgröße in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante beschrieben werden.

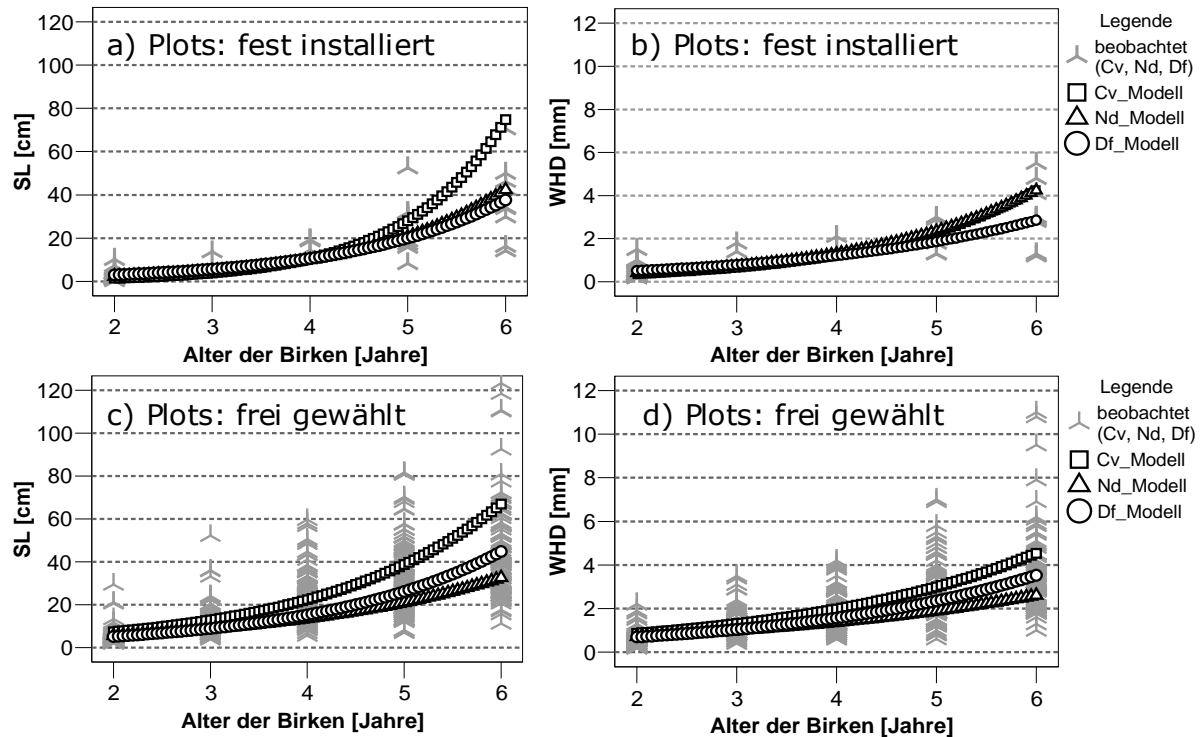


Abb. 66: Darstellung des altersabhängigen Wachstumsverlaufs für Sand-Birken auf den fest installierten Aufnahmeplots (a: SL in cm, b: WHD in mm) und den frei im Bestand durchgeführten Zusatzmessungen (c: SL in cm, d: WHD in mm). Die ermittelten Parameter der Funktionen sind in den Tabellen 45 und 48 enthalten.

Ergänzend sind die Parameter der Ausgleichsfunktionen über dem Alter und die Güte der Anpassungen in Tabelle 45, getrennt nach Bodendeckungsvarianten aufgeführt. Erkennbar ist die hohe Anpassungsgüte des Modells für alle Wachstumsgrößen ( $p \leq 0,000$ ) und Bodendeckungsvarianten. Gleichzeitig wird deutlich, dass Verjüngungspflanzen auf *C. villosa* im Alter von 5 bis 6 Jahren einen erheblichen Wachstumsvorsprung gegenüber den Individuen der anderen Bodendeckungsvarianten aufweisen. Dies gilt in besonderem Maße für die Sprosslänge [cm]. Für den WHD [mm], der für die Variante auf Nadelstreu vergleichbare Werte erreicht (Tab. 45:  $a_1Cv = 0,640 > a_1Nd = 0,584 > a_1Df = 0,426$ ), hat dies hingegen keine Gültigkeit. Nachvollziehbar ist diese Entwicklung auch anhand der Parameter ( $a_1$ ) in Tabelle 45, die sich für Sand-Birkenverjüngung auf Cv vor allem hinsichtlich der Sprosslänge ( $a_1Cv = 0,981 > a_1Nd = 0,722 > a_1Df = 0,632$ ) und des absoluten Sprosslängenzuwachses ( $a_1Cv = 0,657 > a_1Nd = 0,370 > a_1Df = 0,352$ ) wesentlich von den anderen Bodendeckungsvarianten unterscheiden. In den Altersstufen 2 bis 4

sind kaum Unterschiede bezüglich des Verjüngungswachstums in Abhängigkeit von den Boden-deckungsvarianten erkennbar.

Tab. 45: Parameter der Wachstumsfunktion für Sand-Birken im Alter von 2 bis 6 Jahren auf den fest installierten Aufnahmeplots (SL - Sprosslänge [cm], WHD - Wurzelhalsdurchmesser [mm], aZ\_SL - absoluter Sprosslängenzuwachs [cm]).

Parameter der Wachstumsfunktion						
BV	Wachstumsgröße	[n]	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	R <sup>2</sup>	p
Cv	SL [cm]	14	-1,5706	0,9808	0,879	0,000 ***
Nd	SL [cm]	39	-0,5855	0,7221	0,767	0,000 ***
Df	SL [cm]	20	-0,1649	0,6321	0,814	0,000 ***
Gesamt	SL [cm]	73	-0,6726	0,7388	0,774	0,000 ***
Cv	WHD [mm]	14	-2,3855	0,6396	0,879	0,000 ***
Nd	WHD [mm]	39	-2,0558	0,5837	0,686	0,000 ***
Df	WHD [mm]	20	-1,5066	0,4262	0,654	0,000 ***
Gesamt	WHD [mm]	73	-1,9239	0,5198	0,721	0,000 ***
Cv	aZ_SL [cm]	14	-0,9232	0,6567	0,760	0,000 ***
Nd	aZ_SL [cm]	39	-0,1412	0,3697	0,560	0,000 ***
Df	aZ_SL [cm]	20	-0,1229	0,3524	0,462	0,000 ***
Gesamt	aZ_SL [cm]	73	-0,2427	0,3933	0,529	0,000 ***

### 3.5.1.2 Verjüngung in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante

In Anlehnung an die Auswertungen der Aufnahmeplots lassen sich die zusätzlichen Verjüngungsmessungen auf den Untersuchungsflächen A bis C und G in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante auswerten. Tabelle 46 enthält zunächst eine Übersicht der oberirdischen Wachstumsparameter, gegliedert nach Alter und Bodendeckungsvarianten. Im Wesentlichen finden die zuvor beschriebenen Größen, welche für die Verjüngungspflanzen auf den fest installierten Plots ermittelt wurden, eine Bestätigung bzw. aufgrund der gleichmäßigeren Stichprobenumfänge eine Absicherung. Zweijährige Sand-Birken erreichen auf allen BV eine Sprosslänge < 10 cm. Im Alter von 6 Jahren haben Sand-Birken auf Cv ihre Sprosslänge im Mittel etwa auf das Achtfache ( $\bar{x} = 60,3$  cm;  $s = 22,23$ ) erhöht. Auf den BV Nadelstreu und *D. flexuosa* werden nach 6 Jahren mittlere SL von 32,47 cm und 38,32 cm erreicht. Die geringste Steigerung der Wachstumsgrößen ist für die Sand-Birkenverjüngung auf Nd zu verzeichnen, obwohl noch bis zum Alter von 3 Jahren eine Überlegenheit gegenüber den Verjüngungspflanzen auf Df vorliegt. Gleiches gilt für den absoluten Sprosslängenzuwachs, der sich ebenfalls im Alter 4 zu Gunsten der Verjüngungspflanzen auf *D. flexuosa* entwickelt.

Die Abbildungen 66c und 66d enthalten die Streuungen der Wachstumsparameter SL [cm] und WHD [mm] in Abhängigkeit von der Altersstufe und der jeweiligen Bodendeckungsvariante. Anhand der Wachstumsfunktion wird deutlich, dass eine Differenzierung in Abhängigkeit von der BV und den damit verbundenen Umweltbedingungen erst im Alter von 4 Jahren eindeutig

nachvollzogen werden kann. Erkennbar ist darüber hinaus die Zunahme der Streuungen in den Messwerten in den Altersstufen, die sich auch anhand der höheren Standardabweichungen in Tabelle 46 widerspiegeln.

Tab. 46: Angaben zur deskriptiven Statistik der Wachstumsparameter (Sprosslänge - SL in cm, Wurzelhalsdurchmesser - WHD in mm, absoluter Sprosslängenzuwachs - aZ\_SL in cm) für *B. pendula* in den Altersstufen 2 bis 6 Jahre. Außerdem dargestellt die Analysevariable zur Beschreibung des Verhältnisses von Sprosslänge zu Wurzelhalsdurchmesser (SWHD).

BV	Alter	[n]	Wachstumsgrößen						Analysevariable	
			SL [cm]		WHD [mm]		aZ_SL [cm]		SWHD	
			$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s	$\bar{x}$	s
Cv	2	39	7,54	5,36	0,88	0,43	4,35	3,86	86,20	32,41
Cv	3	30	15,47	10,14	1,55	0,77	5,85	3,94	99,39	31,75
Cv	4	52	28,78	11,92	2,19	0,72	8,59	5,30	131,25	33,97
Cv	5	52	44,84	16,96	3,29	1,15	12,18	8,18	137,69	31,33
Cv	6	45	60,27	22,23	4,55	2,01	13,48	10,72	138,59	32,98
Nd	2	73	5,36	2,14	0,70	0,27	2,93	1,58	80,95	26,59
Nd	3	50	11,50	4,82	1,31	0,42	5,15	2,63	88,60	24,90
Nd	4	56	16,14	5,97	1,45	0,48	5,03	2,73	115,71	35,25
Nd	5	58	21,15	8,35	1,94	0,72	4,88	2,78	113,46	37,61
Nd	6	55	32,47	9,22	2,69	0,77	6,31	2,70	126,70	39,98
Df	2	51	4,93	1,91	0,63	0,27	2,47	1,26	85,94	34,59
Df	3	36	11,00	6,45	1,35	0,55	4,98	4,80	81,88	30,78
Df	4	55	20,19	9,40	1,95	0,71	6,85	4,32	103,90	29,80
Df	5	47	29,11	8,35	2,67	1,00	7,05	3,79	113,22	26,45
Df	6	38	38,32	11,82	2,93	0,90	8,09	4,11	132,69	28,40

Auffällig sind hier die hohen Werte der Standardabweichung für den absoluten Sprosslängenzuwachs (aZ\_SL) der Verjüngungspflanzen auf *C. villosa* ( $s = 10,72$ ). Für die Sand-Birkenverjüngung der anderen Bodendeckungsvarianten steigen diese nur unwesentlich mit zunehmendem Alter an (aZ\_SL, Nd:  $s = 2,70$ ; Df:  $s = 4,11$ ). Zusätzlich zu den Wachstumsparametern ist in Tabelle 46 die Analysevariable SWHD zur Beschreibung des Verhältnisses zwischen Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser (Stufigkeit) dargestellt, um das altersspezifische Verhältnis dieser Wachstumsgrößen zu prüfen (AMMER et al. 2004). Ausgehend von einem anfänglichen Wert zwischen 80 und 86, erfolgt mit zunehmendem Alter (6jährig) ein kontinuierlicher Anstieg des SWHD auf Werte zwischen 127 und 139.

Anhand der multiplen Einzelvergleiche wird deutlich, dass die Sand-Birken der verschiedenen Bodendeckungsvarianten altersspezifische Unterschiede in den Wachstumsparametern aufweisen (siehe Tabelle 47). Das Signifikanzniveau für die multiplen Einzelvergleiche wurde gemäß der Ausführungen von SACHS & HEDERICH (2006) angepasst und umfasst einen Wert von  $p \leq 0,000$  (siehe Abschnitt 2.8, S. 66). Zweijährige Pflanzen auf *C. villosa* unterscheiden sich beispielsweise in ihrem Wachstum signifikant von den Varianten mit Nadelstreu und *D. flexuosa*. Dieser

Trend setzt sich auch in den höheren Alterstufen fort. Sand-Birken in *C. villosa* zeigen ein deutlich besseres Wachstum als die Verjüngungspflanzen der anderen Bodendeckungsvarianten. Über alle Alterstufen hinweg weisen die Wachstumsparameter deshalb höchst signifikante Unterschiede auf (siehe Tab. 47), die sowohl im allgemeinen Vergleich (H-Test,  $p \leq 0,000$ ) über alle Bodendeckungsvarianten statistisch belegt sind, als auch im multiplen Einzelvergleich.

Tab. 47: Zusammenfassung des altersspezifischen Wachstumsparameter (Sprosslänge in cm, Wurzelhalsdurchmesser in mm, absoluter Sprosslängenzuwachs in cm und Sprosslänge/Wurzelhalsdurchmesser, Stufigkeit) von Sand-Birken unterschiedlicher Bodendeckungsvarianten. Grundlage der statistischen Auswertung sind multiple Einzelvergleiche, die eine Gegenüberstellung der mittleren Ränge zu einem berechneten Vergleichswert beinhalten (mittlerer Rang > Vergleichswert:  $*p \leq 0,000$ ). Die jeweils berechneten Vergleichswerte sind in der Tabelle durch eine doppelte Umrahmung gekennzeichnet.

Alter 2: Sprosslänge [cm]				Alter 2: WHD [mm]				Alter 2: aZ_SL[cm]				Alter 2: SWHD			
<b>10,91</b>	Cv	Nd	Df	<b>8,86</b>	Cv	Nd	Df	<b>10,94</b>	Cv	Nd	Df	<b>2,17</b>	Cv	Nd	Df
	Cv	17,4*	17,7*		Cv	14,2*	14,3*		Cv	16,1*	18,7*		Cv	2,6*	3,9*
	Nd	10,1*	0,3n.s.		Nd	8,0*	0,1n.s.		Nd	4,7n.s.	2,6n.s.		Nd	4,4n.s.	1,3n.s.
	Df	12,7*	2,6n.s.	<b>7,48</b>		Df	6,2*	2,2n.s.	<b>4,82</b>		Df	10,4*	5,7n.s.	<b>5,77</b>	
															<b>6,40</b>
Alter 3: Sprosslänge [cm]				Alter 3: WHD [mm]				Alter 3: aZ_SL [cm]				Alter 3: SWHD			
<b>22,45</b>	Cv	Nd	Df	<b>21,48</b>	Cv	Nd	Df	<b>15,65</b>	Cv	Nd	Df	<b>14,50</b>	Cv	Nd	Df
	Cv	40,0*	23,6*		Cv	36,8*	11,3n.s.		Cv	27,8*	17,9*		Cv	18,0*	27,1*
	Nd	42,1*	16,4n.s.		Nd	38,2*	25,5*		Nd	35,2*	14,8n.s.		Nd	16,3*	9,1n.s.
	Df	24,7*	17,4n.s.	<b>23,50</b>		Df	18,2n.s.	20,0n.s.	<b>21,36</b>		Df	20,0*	15,2n.s.	<b>19,66</b>	
															<b>12,06</b>
Alter 5: Sprosslänge [cm]				Alter 5: WHD [mm]				Alter 5: aZ_SL [cm]				Alter 5: SWHD			
<b>21,33</b>	Cv	Nd	Df	<b>19,27</b>	Cv	Nd	Df	<b>15,49</b>	Cv	Nd	Df	<b>4,32</b>	Cv	Nd	Df
	Cv	35,0*	27,4*		Cv	32,1*	23,3*		Cv	26,4*	15,0n.s.		Cv	5,1*	7,4*
	Nd	58,8*	7,6n.s.		Nd	55,9*	8,8n.s.		Nd	67,1*	11,4n.s.		Nd	31,1*	2,3n.s.
	Df	34,3*	24,5n.s.	<b>32,44</b>		Df	28,3n.s.	27,6n.s.	<b>30,77</b>		Df	41,4*	25,7n.s.	<b>37,17</b>	
															<b>18,14</b>
Gesamt: Sprosslänge [cm]				Gesamt: WHD [mm]				Gesamt: aZ_SL [cm]				Gesamt: SWHD			

Sand-Birken der Bodendeckungsvarianten Nd und Df zeigen für alle Altersstufen und Wachstumsparameter keine signifikanten Unterschiede in ihrer Entwicklung (multiple Einzelvergleiche,  $p \leq 0,000$ ). Eine diesbezügliche Ausnahme bilden lediglich Sand-Birken im Alter von 4 Jahren, die sich in der Entwicklung des Wurzelhalsdurchmessers zwischen den Bodendeckungsvarianten Nd und Df (Wert des Einzelvergleichs, Alter 4 WHD: Nd und Df 25,5 > Vergleichswert 21,36) auf dem Niveau ( $p \leq 0,000$ ) signifikant unterscheiden.

Ferner zeigen die Parameter der Funktion in Tabelle 48, dass die Parameter der Funktionen für Sand-Birken in den Aufnahmeplots nur zum Teil bestätigt werden können. Der größere Stichprobenumfang, welcher den hier abgebildeten Ergebnissen zu Grunde liegt, führt zu einer Vergrößerung der Funktionsparameter  $a_1$  für alle Bodendeckungsvarianten ( $SL: a_1Cv = 0,547 > a_1Df = 0,536 > a_1Nd = 0,439$ ). Sand-Birkenverjüngung auf Cv setzt sich nun, im Vergleich zu den Aussagen mit Bezug zu den Aufnahmeplots in Tabelle 45, im Wachstum weitaus weniger gegenüber den beiden anderen Varianten ab, obwohl im Alter von 6 Jahren deutliche Entwick-

lungsunterschiede zwischen den Verjüngungspflanzen auf den einzelnen BV erkennbar sind. Anhand der Korrelationskoeffizienten in Tabelle 48 wird deutlich, dass die gewählten Modelle der Exponentialfunktion den Verlauf der Wachstumsparameter wiederum mit großer Genauigkeit abbilden ( $p \leq 0,000$ ).

Tab. 48: Parameter der Wachstumsfunktion für Sand-Birken im Alter von 2 bis 6 Jahren auf den frei im Bestand durchgeführten Ergänzungsaufnahmen (SL - Sprosslänge [cm], WHD - Wurzelhalsdurchmesser [mm], aZ\_SL - absoluter Sprosslängenzuwachs [cm]) in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten (*C. villosa* - Cv, Nadelstreuauflage - Nd und *D. flexuosa* - Df).

Parameter der Wachstumsfunktion						
BV	Wachstumsgröße	[n]	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	R <sup>2</sup>	p
Cv	SL [cm]	218	0,9196	0,5475	0,738	0,000 ***
Nd	SL [cm]	292	0,8503	0,4392	0,728	0,000 ***
Df	SL [cm]	227	0,5856	0,5363	0,755	0,000 ***
Gesamt	SL [cm]	737	0,7570	0,5102	0,697	0,000 ***
Cv	WHD [mm]	218	-0,9731	0,4142	0,692	0,000 ***
Nd	WHD [mm]	292	-0,9767	0,3229	0,608	0,000 ***
Df	WHD [mm]	227	-1,1720	0,4055	0,658	0,000 ***
Gesamt	WHD [mm]	737	-1,0565	0,3813	0,623	0,000 ***
Cv	aZ_SL [cm]	218	0,6793	0,3014	0,272	0,000 ***
Nd	aZ_SL [cm]	292	0,7527	0,1627	0,158	0,000 ***
Df	aZ_SL [cm]	227	0,3197	0,3032	0,336	0,000 ***
Gesamt	aZ_SL [cm]	737	0,5718	0,2546	0,240	0,000 ***

### 3.5.1.2.1 Einfluss der Altbäume

Das Aufsuchen der „freien“ Probepunkte erfolgte einerseits unter strengen Festlegungen hinsichtlich der Ausdehnung der Bodendeckungsvarianten (2 m x 2 m) sowie unter Vermeidung von Verjüngungsbereichen, die mehr als 3 Verjüngungspflanzen aufwiesen. Da an diese Aufnahmen keine unmittelbaren Strahlungsmessungen geknüpft waren, sind die nächsten 4 Altbäume (Gemeine Fichte) des Oberstandes erfasst worden. In den Box-Plots in Abbildung 67a ist die mittlere Altbaumentfernung in Abhängigkeit von der jeweiligen Bodendeckungsvariante dargestellt. Als Vergleichsbasis sind unter Abbildung 67b die flächenübergreifenden Messwerte für PARWETTER [Watt/m<sup>2</sup>] dargestellt.

Die durchgeführte Varianzanalyse bestätigt hoch signifikante Unterschiede in den Entfernungen zu den Altbäumen in Abhängigkeit von den drei ausgewählten Bodendeckungsvarianten (Test auf Homogenität der Varianzen, ANOVA,  $p = 0,000$ ). Für die Bodendeckungsvariante *C. villosa* ergibt sich eine mittlere Altbaumentfernung von  $\bar{x} = 5,31$  m ( $s = 0,923$ ). Die mittleren Altbaumentfernungen der Probepunkte mit Nadelstreu und *D. flexuosa* sind mit  $\bar{x} = 4,21$  m ( $s = 0,888$ ) und  $\bar{x} = 4,60$  m ( $s = 0,833$ ) anzugeben. Den Ergebnissen der durchgeführten Scheffé-Prozedur

entsprechend, bestehen zwischen allen drei Varianten signifikante Unterschiede auf einem Niveau von  $p \leq 0,05$ .

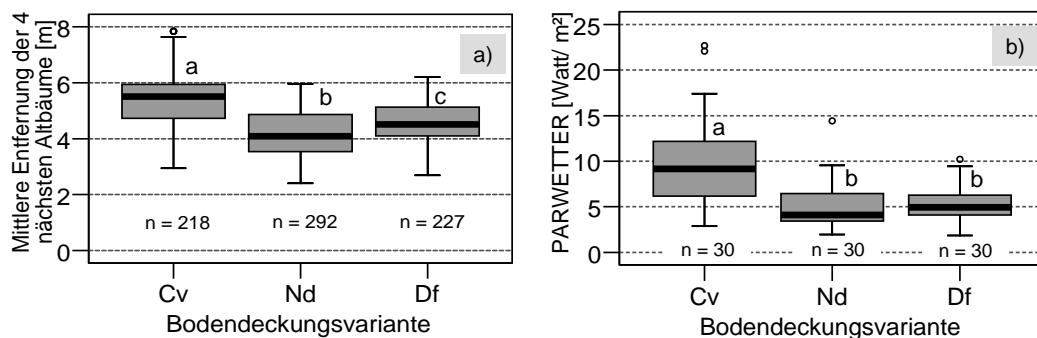


Abb. 67: Box-Plot-Darstellungen für a) die mittlere Entfernung der nächsten 4 Altbäume [m] unter Berücksichtigung der ausgewählten Bodendeckungsvariante und b) die plotbezogenen Messwerte für PARWETTER [Watt/m<sup>2</sup>], alle Versuchsflächen (A, B und C) eingeschlossen.

Die bisherigen Betrachtungen der Verjüngungsentwicklung beziehen sich vorrangig auf eine Einflussgröße (Alter, Bodendeckungsvariante und Entfernung zum Altbaum). Deshalb besteht das Anliegen der nachfolgenden Darstellungen in der Verknüpfung dieser Größen mithilfe multipler linearer Regressionen. Abbildung 68 enthält eine Zusammenfassung der Ergebnisse. Des Weiteren sind in den tabellarischen Auswertungen (siehe Tabelle 49) die nicht standardisierten Koeffizienten angeführt. Die realen Größenrelationen zwischen den Koeffizienten  $a_0$ ,  $a_1$  und  $a_2$  werden beibehalten, um eine Vergleichbarkeit der unabhängigen Erklärungsvariablen mit zunehmendem Alter zu ermöglichen (SACHS & HEDDERICH 2006, siehe Abschnitt 2.8, S. 66).

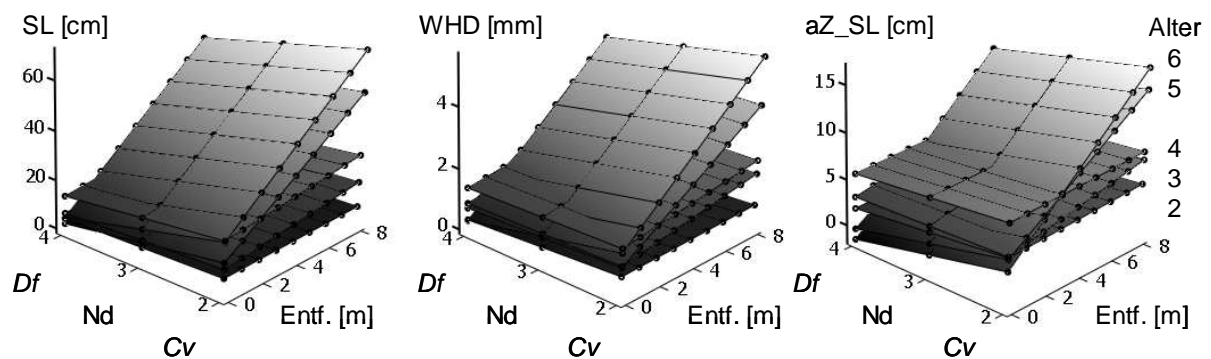


Abb. 68: Zusammenhang zwischen altersspezifischen Wachstumsparametern (Sprosslänge - SL in cm, Wurzelhalsdurchmesser - WHD in mm, absoluter Sprosslängenzuwachs - aZ\_SL in cm) und mittlerer Altbaumentfernung sowie Bodendeckungsvariante (Cv, Nd, Df).

Erkennbar ist unter anderem der größere Erklärungsanteil durch die BV in den ersten Jahren der Verjüngungsentwicklung, während der Einfluss der Altbaumentfernung mit zunehmendem Alter ebenfalls ansteigt (siehe Tabelle 49). Eine besonders starke Reaktion der Verjüngungspflanzen auf den Altbaumeffekt zeigt sich anhand des absoluten Sprosslängenzuwachses bei fünf- und

sechsjährigen Sand-Birken, die mit jedem Meter größerer Entfernung zum nächsten Altbaum des Oberstandes entsprechende Zuwächse leisten.

Tab. 49: Regressionskoeffizienten für den Zusammenhang zwischen Altbaumentfernung, Bodendeckungsvariante und die daraus resultierende Entwicklung der Wachstumsparameter Sprosslänge (SL in cm), Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) und absolutem Sprosslängenzuwachs (aZ\_SL in cm) [ $y = a_0 + a_1 \cdot \text{Altbaumentfernung} + a_2 \cdot \text{BV}$ ]. Dick gedruckte Felder kennzeichnen den signifikanten Einfluss von Altbaumentfernung, Bodendeckungsvarianten oder beiden Größen auf den betrachteten Wachstumsparameter.

y	Nicht standardisierte Koeffizienten						Mittel der Quadrate		ANOVA		
	a <sub>0</sub>	<i>p</i> (a <sub>0</sub> )	a <sub>1</sub>	<i>p</i> (a <sub>1</sub> )	a <sub>2</sub>	<i>p</i> (a <sub>2</sub> )	R <sup>2</sup>	korrr. R <sup>2</sup>	Regression	Residuen	Signifikanz
SL2	9,018	<b>0,000</b>	0,107	<b>0,699</b>	-1,230	<b>0,000</b>	0,080	0,068	70,824	10,204	<b>0,001</b>
SL3	14,029	<b>0,001</b>	0,925	<b>0,124</b>	-1,928	<b>0,030</b>	0,072	0,055	213,600	49,092	<b>0,015</b>
SL4	29,542	<b>0,000</b>	0,907	<b>0,287</b>	-4,028	<b>0,000</b>	0,109	0,098	1007,801	102,594	<b>0,000</b>
SL5	23,686	<b>0,008</b>	5,166	<b>0,000</b>	-5,433	<b>0,000</b>	0,257	0,248	4836,427	181,129	<b>0,000</b>
SL6	37,423	<b>0,001</b>	6,242	<b>0,000</b>	-8,205	<b>0,000</b>	0,307	0,296	7947,777	266,339	<b>0,000</b>
WHD2	1,032	<b>0,000</b>	0,010	<b>0,717</b>	-0,117	<b>0,001</b>	0,074	0,062	0,641	0,101	<b>0,002</b>
WHD3	1,141	<b>0,001</b>	0,099	<b>0,043</b>	-0,067	<b>0,343</b>	0,050	0,034	0,953	0,318	<b>0,054</b>
WHD4	1,764	<b>0,000</b>	0,083	<b>0,160</b>	-0,096	<b>0,168</b>	0,029	0,017	1,175	0,496	<b>0,097</b>
WHD5	1,214	<b>0,074</b>	0,383	<b>0,000</b>	-0,126	<b>0,280</b>	0,143	0,132	13,796	1,076	<b>0,000</b>
WHD6	2,567	<b>0,004</b>	0,516	<b>0,000</b>	-0,568	<b>0,001</b>	0,276	0,265	46,134	1,791	<b>0,000</b>
aZ_SL2	5,430	<b>0,000</b>	0,090	<b>0,650</b>	-0,889	<b>0,000</b>	0,082	0,071	37,344	5,209	<b>0,001</b>
aZ_SL3	4,394	<b>0,052</b>	0,405	<b>0,205</b>	-0,318	<b>0,498</b>	0,021	0,004	17,215	13,941	<b>0,295</b>
aZ_SL4	8,953	<b>0,000</b>	0,072	<b>0,846</b>	-0,828	<b>0,058</b>	0,024	0,012	38,358	19,473	<b>0,143</b>
aZ_SL5	7,345	<b>0,052</b>	1,373	<b>0,011</b>	-1,931	<b>0,003</b>	0,152	0,141	457,614	33,237	<b>0,000</b>
aZ_SL6	5,922	<b>0,192</b>	1,821	<b>0,003</b>	-1,869	<b>0,024</b>	0,146	0,134	541,975	46,806	<b>0,000</b>

Das geschieht in diesen Altersstufen unter dem Einfluss der Altbäume des Oberstandes und der Bodendeckungsvariante, wie anhand der Regressionsparameter in Tabelle 49 an den Wachstumsgrößen Sprosslänge [cm], Wurzelhalsdurchmesser [mm] und absolutem Sprosslängenzuwachs [cm] deutlich wird.

### Relativer Sprosslängenzuwachs

Der Stichprobenumfang ist für frei im Bestand gewählte Verjüngungspflanzen in den einzelnen Altersstufen vergleichsweise hoch. Deshalb kann der relative Zuwachs dieser Sand-Birken, bezogen auf die Sprosslängenentwicklung in der nachfolgenden Abbildung 69 dargestellt werden. Der relative Sprosslängenzuwachs wurde dabei gemäß Abschnitt 2.5.1 für jede Pflanze ermittelt. Abbildung 69a enthält die realen Werte des altersabhängigen relativen Sprosslängenzuwachses getrennt nach BV. Die empirisch erhobenen Werte weisen enorme Streuungen auf. Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten sind in dieser Darstellung jedoch nicht erkennbar. Die Berechnung der gewählten Regressionsgleichungen in Abbildung 69b kann im Methodenteil auf der Seite 69 nachvollzogen werden. Ergänzend zur Darstellung 69a weisen die



Funktionsparameter  $a_0$  vergleichbare Werte auf, die bestätigen, dass keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Verjüngungspflanzen der Sand-Birke in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante bestehen.

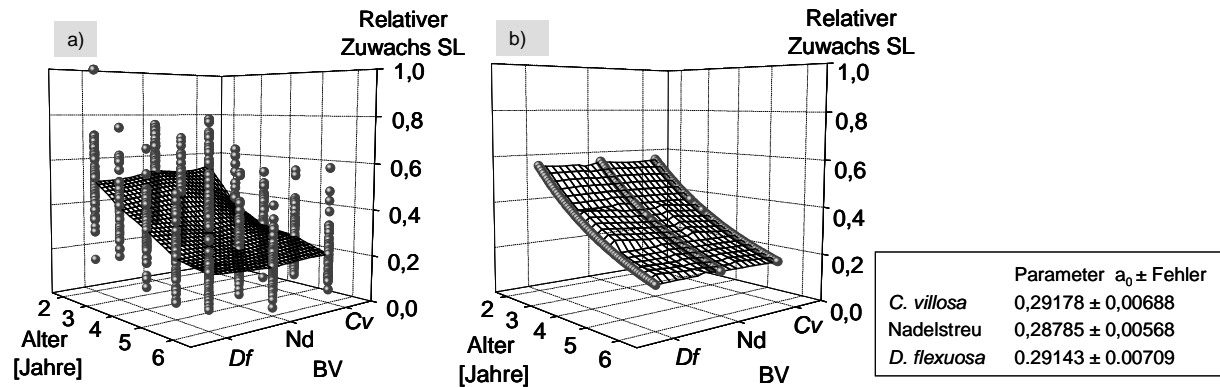


Abb. 69: Gegenüberstellung der realen Verteilung des relativen Sprosslängenwachstums [rel\_SL] in Abhängigkeit vom Alter der Verjüngungspflanzen (a) zum exponentiellen Modell (b), das für die jeweilige Bodendeckungsvariante angepasst wurde.

Die Güte der Modellanpassungen nimmt folgende Werte an:  $R^2_{Cv} = 0,458$  ( $\text{Chi}^2 = 0,01399$ ),  $R^2_{Nd} = 0,561$  ( $\text{Chi}^2 = 0,01399$ ) und  $R^2_{Df} = 0,391$  ( $\text{Chi}^2 = 0,01561$ ). Insgesamt zeigt sich mit zunehmendem Alter ein Rückgang für das relative Sprosslängenwachstums der Verjüngungspflanzen.

### 3.5.2 Verjüngungsstadium im Gefäßversuch

#### 3.5.2.1 Relative Bodenfeuchte

Mit einem freiflächenähnlichen Strahlungszutritt ergibt sich für die Auswertung der Mitscherlich-Gefäßversuche vor allem die Frage nach einem Einfluss der relativen Bodenfeuchte in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante. Die beiden Messzeitpunkte für die Bestimmung der relativen Bodenfeuchte entfallen auf den 13. Juli 2005 und den 09. September 2005. Mit der Entnahme von Gefäßen für die Trockenmassebestimmung ergibt sich auch für diese Auswertung ein reduzierter Stichprobenumfang (siehe Tabelle 50). Gemäß der Referenzwerte zur monatlichen Niederschlagsmenge auf der Freifläche des „Ökologischen Messfeldes“ im Tharandter Wald, ist im Monat August mit höheren Feuchtwerten zu rechnen. Die Niederschlagsmengen im Juli und August 2005 fallen mit 120,8 mm und 88,9 mm vergleichsweise hoch aus. Im September 2005 liegt die Menge des gemessenen Freilandniederschlags mit 47,9 mm weitaus niedriger (INSTITUT FÜR HYDROLOGIE UND METEOROLOGIE 2005). Obwohl die Proben der Bodendeckungsvarianten in den Mitscherlich-Gefäßen mit großer Sorgfalt

ausgewählt wurden, zeigen sich insbesondere innerhalb der Bodendeckungsvarianten *Cv* und *Df* erhebliche Streuungen ( $V\%$  für *Cv* = 65,8 bzw. 97,1; *Df* = 71,6 bzw. 85,0) in den Werten der relativen Bodenfeuchte (siehe Tabelle 50).

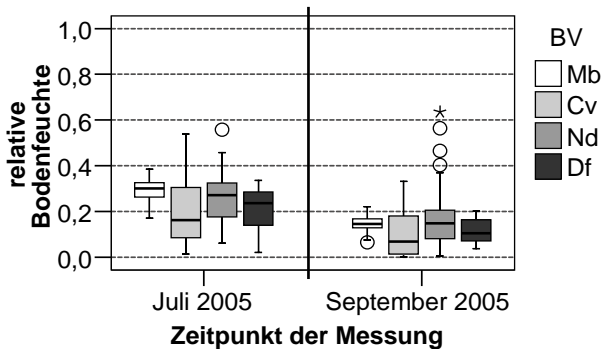


Abb. 70: Darstellung der relativen Bodenfeuchte im Juli und September 2005 für die Bodendeckungsvarianten des Mitscherlich-Gefäßversuchs.

Insgesamt ist jedoch erkennbar, dass alle BV im Juli 2005 mit Mittelwerten zwischen 0,196 und 0,293 eine höhere relative Bodenfeuchte aufweisen als im September 2005 ( $\bar{x} = 0,104$  bis  $\bar{x} = 0,170$ ). Das Datenmaterial erfüllte nicht die Voraussetzungen zur Durchführung einer parametrischen Auswertung, deshalb wird der nichtparametrische Kruskal-Wallis-Test angewandt.

Tab. 50: Angaben zur relativen Bodenfeuchte [%] für die Messzeitpunkte Juli und September 2005 in den Mitscherlich-Gefäßen.

BV	Juli 2005				September 2005			
	n	$\bar{x}$	V%	Mittlerer Rang	n	$\bar{x}$	V%	Mittlerer Rang
<b>Mb</b>	36	0,293	17,99	86,71 <sup>1</sup>	37	0,147	24,49	77,57 <sup>1</sup>
<b>Cv</b>	28	0,196	65,82	49,43 <sup>4</sup>	26	0,104	97,12	50,44 <sup>4</sup>
<b>Nd</b>	45	0,264	40,91	72,53 <sup>2</sup>	45	0,170	82,94	73,50 <sup>2</sup>
<b>Df</b>	27	0,243	71,60	57,28 <sup>3</sup>	26	0,147	85,03	59,85 <sup>3</sup>

Den niedrigsten Rang nehmen sowohl im Juli als auch im August die Bodendeckungsvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* ein. Für beide Messungen ergibt sich über alle BV eine hohe asymptotische Signifikanz von  $p_{\text{JULI}} = 0,001$  (df = 3; Chi-Quadrat = 16,91) bzw.  $p_{\text{SEPTEMBER}} = 0,013$  (df = 3; Chi-Quadrat = 10,81).

### 3.5.2.2 Verjüngungsdichte und Mortalität

Die quantitative Auswertung der Individuendichten auf den noch vorhandenen Gefäßen wurde, dem Keimlingsstadium entsprechend, fortgesetzt (Aufnahmezeitpunkte: 10.05.2005, 12.07.2005, 26.08.2005, 21.10.2005, 29.06.2006). Auch innerhalb dieses Entwicklungsstadiums ist eine, wenn auch geringere, Abnahme der Verjüngungsdichte auf den Gefäßen zu verzeichnen. Die Dichte der Verjüngungspflanzen auf Mb ist auch weiterhin mit den Verjüngungsdichten auf Nd vergleichbar, während die Bodendeckungsvarianten mit Gräsern (*Cv* und *Df*) ebenfalls ähnliche Verjüngungsdichten aufweisen. Aus den Box-Plot-Darstellungen in Abbildung 71 ist außerdem

ersichtlich, dass auf einigen Gefäßen alle Verjüngungspflanzen ausgefallen sind. Seit der Aussaat im April 2004 liegt in diesen Gefäßen folglich eine Mortalitätsrate von 100% vor. Als mittlere Verjüngungsdichten sind für den Monat Mai 2005 (57 Wochen nach Aussaat) folgende Werte anzugeben: Mb 1100 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 1.217,38$ ), Cv 181 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 257,96$ ), Nd 1.684 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 986,35$ ) und Df 147 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 200,47$ ). Anhand der Angaben zur Standardabweichung werden die relativ großen Streuungen der Werte deutlich. Im Verlauf der Aufnahmen sind diese jedoch rückläufig. Innerhalb des Folgejahres 2006 (112 Wochen nach der Aussaat bis Juni 2006) sinkt die Verjüngungsdichte auf allen Gefäßvarianten weiter ab, sodass vor dem endgültigen Versuchsabbau die mehr als 2 Jahre alten Verjüngungspflanzen folgenden Dichtstand erreicht haben: Mb 178 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 138,47$ ), Cv 106 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 133,249$ ), Nd 350 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 211,58$ ), Df 137 Birken/m<sup>2</sup> ( $s = 126,92$ ).

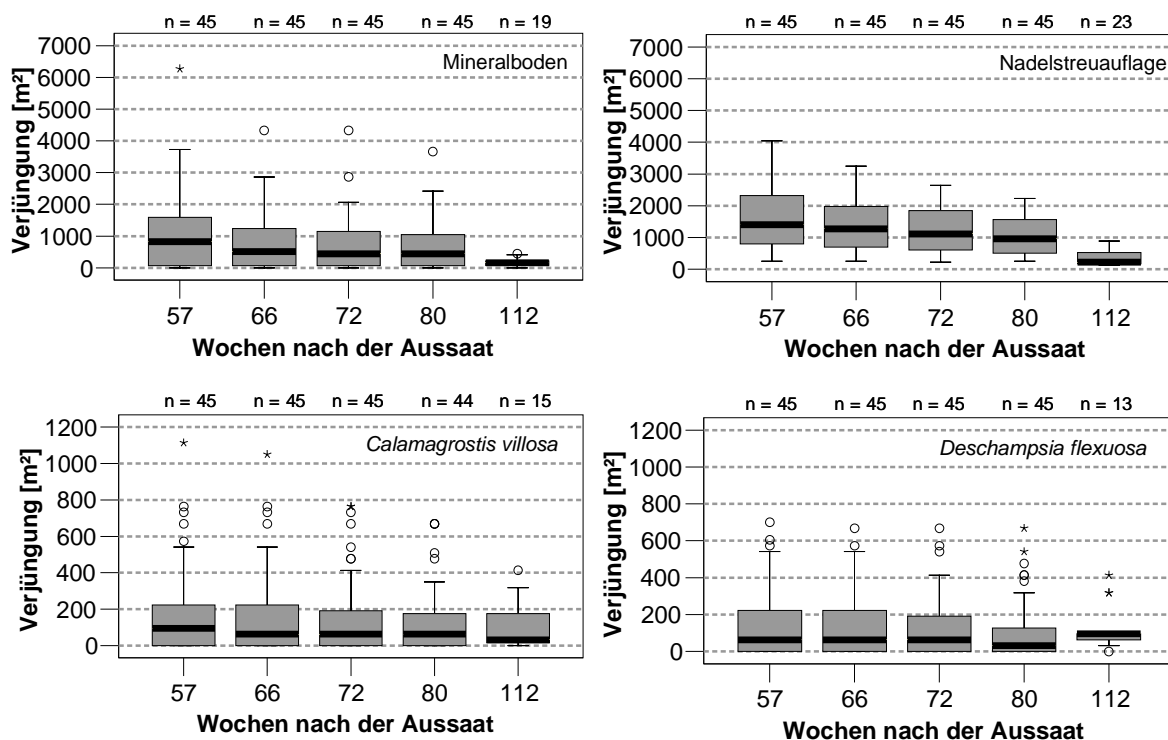


Abb. 71: Die Box-Plot-Darstellungen zeigen die Entwicklung der Verjüngungsdichte auf den unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten der Mitscherlich-Gefäße bis zum endgültigen Abbau des Gefäßversuchs 112 Wochen nach der Aussaat.

Da auf den Mitscherlich-Gefäßen innerhalb dieses Entwicklungsstadiums eine eindeutige Ansprache neu etablierter Individuen (Keimlinge) in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante möglich war, können mittlere Mortalitätsraten der älteren Pflanzen für einen definierten Zeitraum abgeleitet werden (Abbildung 72). In diesem Zusammenhang ergeben sich deutliche Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten, aber auch hinsichtlich der unterschiedlichen Untersuchungszeiträume.

Für eine einheitliche Betrachtung der Mortalitätsraten wurden die Werte der unterschiedlichen Beprobungszeiträume auf eine wöchentliche Mortalität umgerechnet. Der zeitliche Verlauf für das Absterben einzelner Sand-Birken in Abhängigkeit von der BV lässt eine ähnliche Abfolge für die Verjüngung auf *Cv* und *Df* erkennen. Besonders hohe wöchentliche Mortalitätsraten sind hier im Zeitraum August bis Oktober 2005 zu erkennen (*Cv*:  $\bar{x} = 1,819 \%$ ; *Df*:  $\bar{x} = 2,181 \%$ ). Für die Sand-Birkenverjüngung auf Nadelstreu haben sich in Bezug auf die zeitliche Dynamik, relativ ausgeglichene wöchentliche Mortalitätsraten zwischen 1,3 % und 2,1 % ergeben. In den Monaten Mai und Juli 2005 waren die höchsten wöchentlichen Mortalitätsraten für Verjüngungspflanzen auf Mineralboden ( $\bar{x} = 2,99 \%$ ) zu verzeichnen.

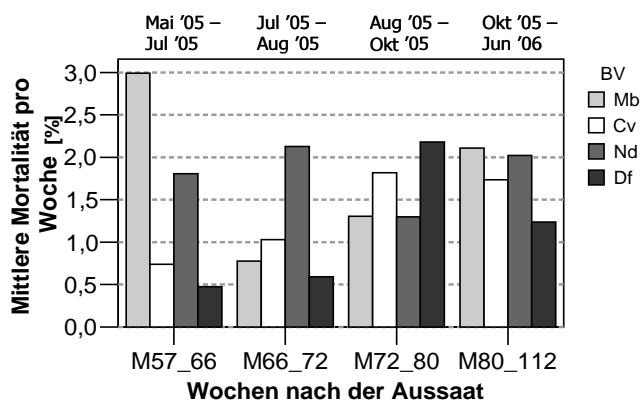


Abb. 72: Entwicklung der wöchentlichen Mortalitätsrate der Sand-Birken für die Untersuchungsintervalle im Zeitraum Mai 2005 bis Juni 2006 des Mitscherlich-Gefäßversuchs.

Ein potenzieller Einfluss der Wintermonate im Betrachtungszeitraum M80 - M112 ist für die Bodendeckungsvarianten nicht generell nachweisbar. Die mittlere wöchentliche Mortalität liegt, unter Berücksichtigung aller Bodendeckungsvarianten, mit  $\bar{x} = 0,91 \%$  niedriger als in allen anderen Beprobungszeiträumen. Berücksichtigt man den gesamten Beprobungszeitraum, dann fällt die mittlere wöchentliche Mortalitätsrate für Birken auf *Nd* ( $\bar{x} = 1,784 \%$ ;  $s = 1,466$ ) und *Mb* ( $\bar{x} = 1,769 \%$ ;  $s = 1,949$ ) tendenziell höher aus als auf *Cv* ( $\bar{x} = 1,270 \%$ ;  $s = 2,258$ ) und *Df* ( $\bar{x} = 1,104 \%$ ;  $s = 2,363$ ).

Ein multipler Einzelvergleich zur Darstellung der Mortalitätsunterschiede zwischen den BV und den Aufnahmezeitpunkten konnte aufgrund der vielen Bindungen (Wertwiederholungen, siehe dazu S. 72) nicht durchgeführt werden. Die Mortalität in den einzelnen Gefäßen wurde daher zwei Mortalitätsklassen zugeordnet, um anschließend die Verteilung in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante testen zu können. In der Kreuztabelle 51 sind die Ergebnisse zur Mortalität, bezogen auf die Bodendeckungsvarianten, gegenübergestellt. Darüber hinaus erfolgt der Vergleich zwischen beobachteter und erwarteter Häufigkeit der Mortalitätsklassen. Erkennbar ist die gute Übereinstimmung zwischen beobachteten und erwarteten Werten in beiden Mortalitätsklassen. Der Chi<sup>2</sup>-Test (Wert = 1,696;  $p = 0,638$  n.s.), dessen Restriktionen zur Fest-

legung von nur zwei separaten Mortalitätsklassen führten (siehe Abschnitt 2.8, S. 66), belegt fehlende Unterschiede in der Verjüngungsmortalität zwischen den Bodendeckungsvarianten innerhalb des gesamten Untersuchungszeitraumes (Mai 2005 - Juni 2006).

Tab. 51: Gegenüberstellung der Mortalitätsklassen (1. Mortalität < 50 % und 2. Mortalität  $\geq$  50 %) für Sand-Birken des Mitscherlich-Gefäßversuchs in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante. Die Angaben zur beobachteten Häufigkeit (grau unterlegt) fassen die Mortalitätsereignisse in den Mitscherlich-Gefäßen innerhalb der 4 Erhebungszeiträume (Mai - Juli 2005, Juli - August 2005, August - Oktober 2005, Oktober 2005 - Juni 2006) zusammen.

BV	absolute Häufigkeit	Mortalitätsklassen	
		Mortalität < 50 %	Mortalität $\geq$ 50 %
Mb	beobachtet	110	18
	erwartet	112	16
Cv	beobachtet	80	14
	erwartet	82	12
Nd	beobachtet	140	18
	erwartet	138	20
Df	beobachtet	85	9
	erwartet	82	12

Unter der Annahme, dass die relative Bodenfeuchte, neben der Bodendeckungsvariante einen zusätzlichen Erklärungsansatz für die Mortalität der Verjüngung in den Gefäßen liefert, soll abschließend eine Verknüpfung dieser Größen vorgenommen werden. Eine Gegenüberstellung der Gefäße, in denen Mortalität zu verzeichnen war mit den Gefäßen, die keine Mortalität in der Verjüngung aufwiesen, erbringt, je nach BV, signifikante Unterschiede im Bodenfeuchteregime (siehe Abbildung 73, grau unterlegt). Im Zeitraum Juli 2005 kann aber ausschließlich für Verjüngungspflanzen der Sand-Birke auf Mb ein statistisch abgesicherter Unterschied in der Bodenfeuchte erbracht werden (ANOVA,  $p = 0,026$ ). Für den zweiten Untersuchungszeitpunkt im September 2005 treten Mortalitätsunterschiede in Abhängigkeit von der relativen Bodenfeuchte in der Variante mit *D. flexuosa* auf (ANOVA,  $p = 0,032$ ).

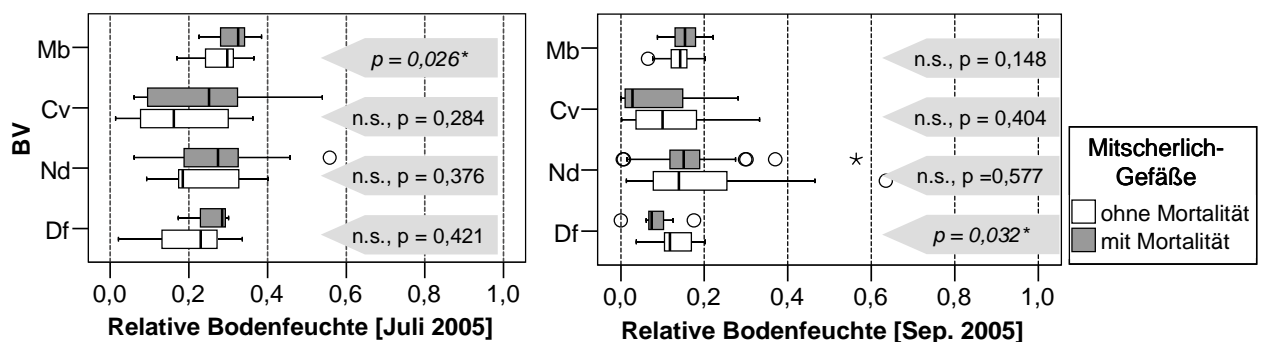


Abb. 73: Box-Plot-Darstellungen der relativen Bodenfeuchte in Abhängigkeit von der BV für die Aufnahmezeitpunkte a) Juli und b) September 2005 (Grau unterlegte Angaben bezeichnen die Ergebnisse der Varianzanalyse bzw. der T-Tests).

Die Zusammenhänge zwischen relativer Bodenfeuchte und der Mortalität von Verjüngungspflanzen im Beprobungszeitraum Juli 2005 können als linear beschrieben werden. Es ergeben sich mit steigender relativer Bodenfeuchte erhöhte Mortalitätsraten für die Variante Mb ( $R^2 = 0,202$ ;  $p = 0,006$ ), während für *Df* ( $R^2 = 0,638$ ;  $p = 0,000$ ) in den Mitscherlich-Gefäßen geringerer relativer Bodenfeuchte eine höhere Mortalität vorliegt. Für die Verjüngung der Bodendeckungsvarianten *Cv* und *Nd* sind keine signifikant abgesicherten Aussagen abzuleiten. Gleiches gilt für die regressionsanalytische Verknüpfung zwischen Bodendeckungsvariante, relativer Bodenfeuchte und Mortalitätsrate.

### 3.5.2.3 Qualitative Parameter

Die Ergebnisse der ermittelten Wachstumsparameter der Sand-Birken zeigen deutliche Unterschiede in Abhängigkeit von der jeweiligen Bodendeckungsvariante. Daher erscheint es angebracht, die Auswertungen zunächst separat zu betrachten und anschließend in die Abfolge des Entwicklungszyklus und die daraus resultierende Bedeutung einzuordnen. Eine Verbindung zwischen quantitativen und qualitativen Größen herzustellen, ist Gegenstand des Abschnitts 3.5.2.4 (S. 189). Den nachfolgenden Box-Plot-Darstellungen sind die Ergebnisse der Spross- und Wurzelentwicklung zu entnehmen, die von den untersuchten Sand-Birken bis zum Oktober 2005 bzw. Juli 2006 erreicht wurden. Ferner werden Unterschiede des Stichprobenumfangs an verfügbaren Verjüngungspflanzen deutlich. Hinsichtlich der mittleren Sprosslänge (SL in cm) zeigen sich wiederum abweichende Entwicklungen in Abhängigkeit von der BV. Sand-Birken auf *Df* erreichen mittlere Werte für SL von 8,32 cm ( $s = 5,951$ ) und auf *Cv* 7,42 cm ( $s = 6,068$ ), während Verjüngungspflanzen auf *Nd* mit  $SL\bar{x} = 6,09$  cm ( $s = 5,858$ ) und *Mb*  $\bar{x} = 4,31$  ( $s = 4,110$ ) in ihrem Wachstum zurück bleiben. Anhand des H-Tests lassen sich jedoch keine Unterschiede in der Sprosslängenentwicklung über alle Bodendeckungsvarianten hinweg nachweisen ( $p = 0,08$  n.s.; Chi-Qu. = 6,82). Deshalb werden erneut multiple Einzelvergleiche herangezogen, die signifikante Unterschiede (siehe Tabelle 52a) zwischen den Sand-Birken auf Mineralboden und den drei anderen Bodendeckungsvarianten belegen. Die Verjüngungspflanzen der Mineralbodenvariante wiesen im Jahr 2005 signifikant geringere Sprosslängen im Vergleich zu den anderen Bodendeckungsvarianten auf ( $p \leq 0,000$ ). Sand-Birken auf Nadelstreu und *D. flexuosa* erreichen in diesem Zusammenhang die höchsten Sprosslängenwerte. Die Rangfolge der Sprosslängenentwicklung ändert sich etwas im Aufnahmejahr 2006. Eine erkennbare Verschiebung in der Sprosslängenentwicklung liegt insbesondere für Verjüngungspflanzen auf *Df* vor. Diese zeigen im Mittel mit  $\bar{x} = 8,85$  cm ( $s = 7,416$ ) die geringsten SL im Jahr 2006, gefolgt von Verjüngungspflanzen auf *Mb* mit  $\bar{x} = 9,97$  cm ( $s = 5,723$ ). Die Sprosslängen der

Birkenverjüngung auf Nd ( $\bar{x} = 14,09$ ;  $s = 10,802$ ) und Cv ( $\bar{x} = 12,66$  cm;  $s = 8,648$ ) haben sich hingegen positiv entwickelt. In Tabelle 52b) sind wiederum die Ergebnisse des multiplen Einzelvergleichs für das Jahr 2006 aufgeführt, die eine unterschiedliche Entwicklung der Sand-Birkenverjüngung auf Mineralboden und *D. flexuosa* (Wert des Einzelvergleichs 12,8 > Vergleichswert 10,4;  $p \leq 0,000$ ) im Vergleich zur Bodendeckungsvariante Nadelstreu (Wert des Einzelvergleichs 18,9 > Vergleichswert 10,4;  $p \leq 0,000$ ).

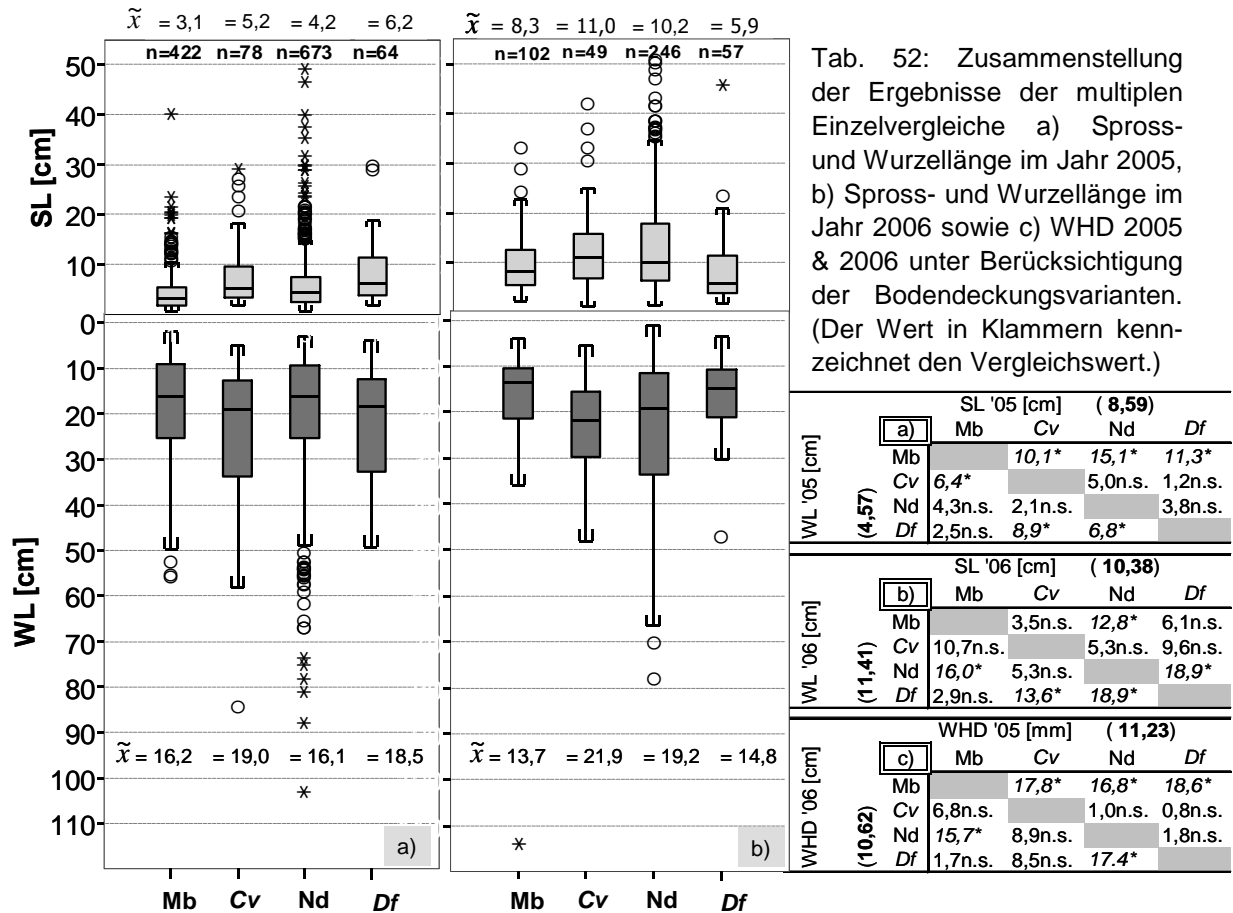


Abb. 74: Box-Plot-Darstellungen für die Entwicklung der Spross- (SL in cm) und Wurzellänge (WL in cm) in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante im a) Oktober 2005 und b) Juli 2006.

Die Wurzellängenentwicklung verhält sich ähnlich der bereits erwähnten Sprossentwicklung. Dies stimmt mit den straffen allometrischen Beziehungen zwischen den Wachstumsgrößen überein (Abschnitt 3.5.2.3.4 Analysevariablen, S. 188). Für die Verjüngungspflanzen, welche im Oktober 2005 entnommen wurden, ergeben sich unter Berücksichtigung aller BV keine signifikanten Unterschiede (H-Test;  $p = 0,588$  n.s.) in Abhängigkeit von der BV. Im Mittel erreichen wiederum Sand-Birken auf Cv ( $\bar{x} = 23,874$  cm,  $s = 14,384$ ) und Df ( $\bar{x} = 22,488$  cm,  $s = 12,349$ ) die höchsten Wurzellängen. Im Vergleich dazu erreichen Birken auf Mb und Nd mit mittleren Wurzellängen von  $\bar{x} = 18,11$  cm ( $s = 11,227$ ) und  $\bar{x} = 19,18$  cm ( $s = 13,52$ ) geringere Werte.

Der multiple Einzelvergleich zur Wurzellängenentwicklung in Tabelle 52a) zeigt, dass u. a. zwischen Mb und Cv (Wert des Einzelvergleichs  $6,4 > \text{Vergleichswert } 4,8; p \leq 0,000$ ) sowie zwischen Df und Cv (Wert des Einzelvergleichs  $8,9 > \text{Vergleichswert } 4,8; p \leq 0,000$ ) signifikante Unterschiede bestehen. Im Jahr 2006 haben sich Verjüngungspflanzen auf Nd ( $\bar{x} = 23,89 \text{ cm}; s = 15,873$ ) bezüglich ihrer Wurzellänge positiv entwickelt. Sand-Birken der Bodendeckungsvariante Cv zeigen weiterhin ( $\bar{x} = 22,64 \text{ cm}; s = 9,410$ ) eine gute Wurzellängenentwicklung. Ferner bestehen keine signifikanten Unterschiede in der Wurzelentwicklung von Sand-Birken auf Mineralboden  $\bar{x} = 16,61 \text{ cm}$  ( $s = 12,360$ ) im Vergleich zu den Verjüngungspflanzen auf Df mit  $\bar{x} = 16,08 \text{ cm}$  ( $s = 7,646$ ). Die Entwicklung des Wurzelhalsdurchmessers in Abhängigkeit von der BV bestätigt im Wesentlichen das Wachstum der vorhergehenden Größen. Die Rangfolge für den WHD im Jahr 2005 gestaltet sich wie folgt: Df  $\bar{x} = 2,08 \text{ mm}$  ( $s = 1,202$ ; mittlerer Rang 38,5)  $>$  Cv  $\bar{x} = 1,86 \text{ mm}$  ( $s = 1,182$ ; mittlerer Rang 37,7)  $>$  Nd  $\bar{x} = 1,49 \text{ mm}$  ( $s = 1,220$ ; mittlerer Rang 36,7)  $>$  Mb  $\bar{x} = 0,98 \text{ mm}$  ( $s = 0,691$ ; mittlerer Rang 19,9).

Es bestehen nach Anwendung des H-Tests hoch signifikante Unterschiede ( $p = 0,007$ ; Chi-Qu. 11,62) im Vergleich aller Varianten. Der multiple Einzelvergleich (siehe Tabelle 52c) für die Entwicklung des WHD von Sand-Birken auf Mb und den anderen drei Bodendeckungsvarianten belegt erneut hoch signifikante Unterschiede. Folgende arithmetischen Mittelwerte des WHD ergeben sich unter Berücksichtigung der Bodendeckungsvarianten: Nd  $\bar{x} = 2,70 \text{ mm}$  ( $s = 1,693$ ; mittlerer Rang 40,3)  $>$  Cv  $\bar{x} = 2,54 \text{ mm}$  ( $s = 1,475$ ; mittlerer Rang 31,4)  $>$  Mb  $\bar{x} = 2,03 \text{ mm}$  ( $s = 0,918$ ; mittlerer Rang 24,6)  $=$  Df  $\bar{x} = 2,03$  ( $s = 0,996$ ; mittlerer Rang 22,9).

### 3.5.2.3.1 Sprosslängenzuwachs

Hinsichtlich des zeitlichen Verlaufs decken die Erhebungen der Wachstumsparameter im Rahmen des Gefäßversuchs einen vergleichsweise kurzen Abschnitt der Entwicklung von Verjüngungspflanzen ab. Im Fall der Gefäßversuche soll die Betrachtung des Sprosslängenzuwachses auf die absoluten Zuwachswerte begrenzt bleiben, da die Interpretation des Verlaufs relativer Zuwachswerte ohne eine ausreichend abgesicherte Zeitreihe als problematisch einzuschätzen ist. Der absolute Sprosslängenzuwachs ( $aZ_{SL}$  [cm]) gibt dennoch Aufschluss über das Wuchspotenzial der Verjüngungspflanzen auf den unterschiedlichen BV. Den Box-Plot-Darstellungen in Abbildung 75 liegen Monatswerte zu Grunde, die aus den unterschiedlichen Erhebungszeiträumen a) 2005 und b) 2006 abgeleitet wurden. Eine Verschiebung in der Rangfolge des Sprosslängenzuwachses in Abhängigkeit von der BV geht deutlich aus der Box-Plot-Darstellungen hervor. Die statistische Absicherung der  $aZ_{SL}$  - Unterschiede mithilfe des Kruskal-Wallis-Tests (H-Test) ist für das Untersuchungsjahr 2005 nicht signifikant ( $p = 0,268$ ;



df = 3). Durch die Gegenüberstellung der Messwerte aus dem Folgejahr zeichnen sich bereits größere Unterschiede in der Sprosslängenentwicklung ab, die auf die BV zurückzuführen sind und sich auch statistisch belegen lassen (H-Test,  $p = 0,027$ ).

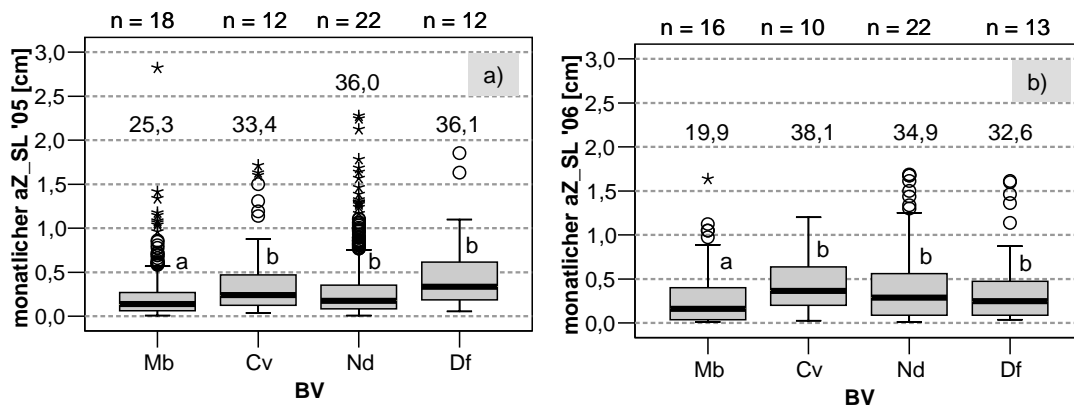


Abb. 75: Box-Plot-Darstellungen des monatlich absoluten Sprosslängenwachstums [cm] a) 2005 (= Okt 04 - Okt 05, 13 Monate) und b) 2006 (Okt 05 - Jun 06, 8 Monate). Mit  $n$  ist die Anzahl der Mitscherlich-Gefäße bezeichnet, deren mittlerer Sprosslängenzuwachs als Grundlage in die statistische Auswertung einbezogen wurde. Abgebildet sind zusätzlich die mittleren Ränge des Kruskal-Wallis-Tests (H-Test) sowie die Ergebnisse der multiplen Einzelvergleiche, die auf einem Signifikanzniveau von  $p \leq 0,000$  angesiedelt sind.

Verjüngungspflanzen der Messperiode 2005 (Oktober 2004 bis Oktober 2005) erreichen auf *Df* mit einem mittleren monatlichen Sprosslängenzuwachs von 0,43 cm ( $s = 0,359$ ) die höchsten Zuwachswerte, gefolgt von Individuen auf *Cv* ( $\bar{x} = 0,38$  cm;  $s = 0,391$ ). Der Unterschied des aZ\_SL zwischen diesen beiden Varianten ist nach Anwendung multipler Einzelvergleiche nicht signifikant (2005: Vergleichswert 6,54 > Wert der Einzelvergleiche 2,7; n.s./2006: Vergleichswert 9,62 > Wert der Einzelvergleiche 5,5; n.s.). Alle Kombinationen mit der Bodendeckungsvariante Mineralboden ( $\bar{x} = 0,23$  cm;  $s = 0,311$ ) weisen im multiplen Einzelvergleich hingegen signifikante Unterschiede auf dem Niveau  $p \leq 0,000$  hinsichtlich des Sprosslängenwachses auf. Dies gilt für beide Untersuchungsjahre. In der Rangfolge des absoluten Sprosslängenwachses unterscheiden sich die Bodendeckungsvarianten in den Untersuchungs Jahren 2005 und 2006. Folgende Rangfolge ergibt sich hinsichtlich der Sprosslängenwachse im Jahr 2005: *Df* (mittlerer Rang 36,1) > *Nd* (mittlerer Rang 36,0) > *Cv* (mittlerer Rang 33,4) > *Mb* (mittlerer Rang 25,3). Im Vergleich dazu zeigt sich für das Jahr 2006 die Rangfolge: *Cv* (mittlerer Rang 38,1) > *Nd* (mittlerer Rang 34,9) > *Df* (mittlerer Rang 32,6) > *Mb* (mittlerer Rang 19,9).

### 3.5.2.3.2 Spross- und Wurzelverzweigungen

Ein weiteres Kriterium zur Ableitung pflanzenphysiologisch plausibler Aussagen basierend auf einer Verbindung von umweltrelevanten und wachstumskundlichen Parametern, stellt die Quantifizierung der Haupt spross- bzw. Hauptwurzelverzweigungen dar. Das methodische Vor-

gehen ist im Abschnitt 2.3.4 (S. 38) genauer erläutert worden. Ein eindeutiger Trend zum häufigeren Auftreten oberirdischer Mehrfachverzweigungen für Verjüngungspflanzen auf Mb ist den Balkendiagrammen 76a und 76b zu entnehmen. Darüber hinaus liegen im unterirdischen Bereich vergleichsweise hohe Werte der mittleren Hauptwurzelnverzweigungen (HptW) mit  $\bar{x}_{2005} = 1,22$  und  $\bar{x}_{2006} = 1,28$  für Sand-Birken auf *Df* vor.

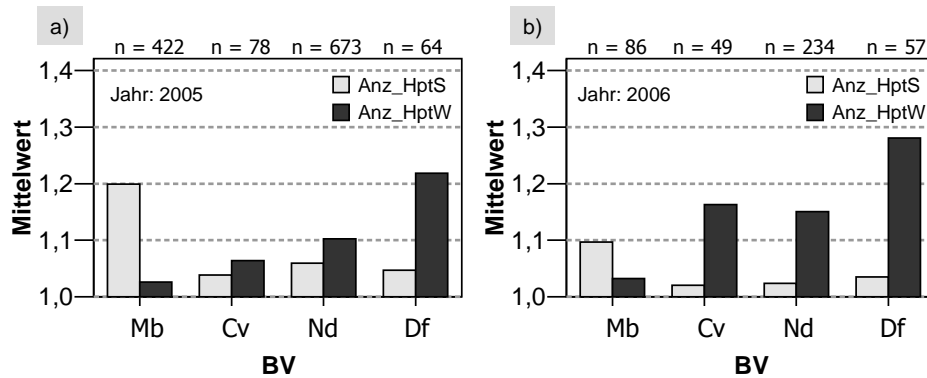


Abb. 76: Mittlere Anzahl der Hauptspross- (HptS) bzw. Hauptwurzelnverzweigungen (HptW) der Sand-Birkenverjüngung in Abhängigkeit von der BV für a) Untersuchungsjahr 2005 und b) Untersuchungsjahr 2006.

Dieser Trend zu höheren Hauptwurzelnanzahlen verstärkt sich mit zunehmender Entwicklung der Verjüngungspflanzen auf *Cv*, *Nd* und *Df*, während die Hauptsprossverzweigung der Pflanzen auf *Mb* rückläufig ist ( $\bar{x}_{2005} = 1,2$ ;  $\bar{x}_{2006} = 1,1$ ). Insgesamt fallen diese Unterschiede zwischen den Aufnahmejahren jedoch nicht signifikant aus (Kolmogorov-Smirnov-Test;  $p > 0,05$ ; n.s.). Der Anteil an Pflanzen mit mehr als einer Hauptwurzel (alle BV eingeschlossen) ist dennoch innerhalb eines Jahres von 7,0 % auf 15,6 % im Jahr 2006 gestiegen. Gleichzeitig ist der Anteil an Verjüngungspflanzen, die mehr als einen Hauptspross besitzen, von 8,7 % (2005) auf 3,0 % (2006) abgesunken.

### 3.5.2.3.3 Trockenmassen - Verjüngungsstadium

Eine Ermittlung der Trockenmasse der Sand-Birkenverjüngung erfolgte analog zu den Messungen im Keimlingsstadium. Die Auswertung wurde, getrennt nach Blatt-, Spross- und Wurzelmasse, am 21. Oktober 2005 (Pflanzen im 2. Jahr, 18. Monate nach Aussaat) und 29. Juni 2006 (Pflanzen im 3. Jahr, 26 Monate nach der Aussaat) durchgeführt. Es bleibt anzumerken, dass die Blätter im Oktober 2005 bereits eine stark fortgeschrittene Ablösung zeigten. Es wurde daher aus Gründen eines zu großen Fehlerpotenzials auf eine Blattmassenermittlung zu diesem Zeitpunkt verzichtet. Ein umfassender Überblick zur ermittelten Trockenmasse der Sand-Birkenverjüngung, in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante, wird in den Tabellen 53a und 53b gegeben. Mit der zufälligen Entnahme einer Stichprobe von Gefäßen geht ein unterschiedlicher

Stichprobenumfang an Verjüngungspflanzen einher. Auffällig ist zunächst, dass mit fortschreitender Zeit nicht zwingend eine Steigerung der mittleren Trockenmasse für einzelne Pflanzenbestandteile auf den Bodendeckungsvarianten verbunden ist (z. B. Sprossmasse auf  $Df_{2005}$ :  $\bar{x} = 150,75$  mg und  $Df_{2006}$ :  $\bar{x} = 107,95$  mg).

Tab. 53: Darstellung der Ergebnisse zur Trockenmassenbestimmung a) im Oktober 2005 und b) im Juni 2006. Angaben zur Rangfolge der Trockenmassen in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante (H-Test). Mit  $n$  ist der Gesamtstichprobenumfang an Verjüngungspflanzen je Bodendeckungsvariante bezeichnet. Für den H-Test wurden hingegen die mittleren Pflanzenparameter je Mitscherlich-Gefäß verwendet (Anzahl der Mitscherlich-Gefäße 2005:  $Mb = 18$ ,  $Cv = 12$ ,  $Nd = 22$ ,  $Df = 12$  sowie 2006:  $Mb = 16$ ,  $Cv = 10$ ,  $Nd = 22$ ,  $Df = 13$ ).

a)		Bodendeckungsvariante				
2005		n = 422	n = 78	n = 673	n = 64	n = 1237
Trockenmasse [mg]		<b>Mb</b>	<b>Cv</b>	<b>Nd</b>	<b>Df</b>	
<b>Spross</b>	$\bar{x}$	39,26	130,76	99,60	150,75	83,63
	s	85,14	276,61	366,08	245,00	290,41
	V%	216,86	211,54	367,55	162,52	347,26
H-Test	Mittl. Rang	24,9 <sup>4</sup>	34,0 <sup>2</sup>	<b>38,7</b> <sup>1</sup>	31,1 <sup>3</sup>	
<b>Wurzel</b>	$\bar{x}$	72,10	250,42	233,31	268,27	181,16
	s	190,41	527,00	1346,00	451,10	1015,21
	V%	264,09	210,45	576,92	168,15	560,39
H-Test	Mittl. Rang	25,3 <sup>4</sup>	35,8 <sup>2</sup>	<b>38,4</b> <sup>1</sup>	29,3 <sup>3</sup>	p = 0,126 n.s.
<b>Gesamt</b>	$\bar{x}$	111,36	381,19	333,06	419,01	264,86
	s	273,88	800,50	1580,94	691,21	1208,52
	V%	245,94	210,00	474,67	164,96	456,29
H-Test	Mittl. Rang	24,9 <sup>4</sup>	35,0 <sup>2</sup>	<b>38,5</b> <sup>1</sup>	30,4 <sup>3</sup>	p = 0,129 n.s.

b)		Bodendeckungsvariante					
2006		n = 101	n = 49	n = 243	n = 57	n = 450	
Trockenmasse [mg]		<b>Mb</b>	<b>Cv</b>	<b>Nd</b>	<b>Df</b>		
<b>Blatt</b>	$\bar{x}$	155,57	418,04	335,68	151,17	280,85	
	Anteil [%]	s	264,40	694,94	567,65	207,33	505,54
	= 30,49	V%	169,96	166,24	169,10	137,15	180,00
H-Test	Mittl. Rang	25,3 <sup>3</sup>	31,1 <sup>2</sup>	<b>39,8</b> <sup>1</sup>	23,2 <sup>4</sup>		
<b>Spross</b>	$\bar{x}$	119,23	240,76	332,95	107,95	246,44	
	Anteil [%]	s	174,25	408,06	650,19	207,97	517,63
	= 26,75	V%	146,15	169,49	195,28	192,65	210,04
H-Test	Mittl. Rang	27,2 <sup>3</sup>	27,4 <sup>2</sup>	<b>40,8</b> <sup>1</sup>	21,9 <sup>4</sup>		
<b>Wurzel</b>	$\bar{x}$	184,59	301,27	554,00	162,21	393,94	
	Anteil [%]	s	304,20	403,76	1115,47	212,07	863,58
	= 42,76	V%	164,80	134,02	201,35	130,74	219,22
H-Test	Mittl. Rang	25,1 <sup>3</sup>	28,1 <sup>2</sup>	<b>40,8</b> <sup>1</sup>	24,0 <sup>4</sup>	p = 0,011**	
<b>Gesamt</b>	$\bar{x}$	459,40	960,06	1222,63	421,33	921,24	
	s	730,62	1462,25	2301,40	596,54	1837,26	
	V%	159,04	152,31	188,23	141,58	199,43	
H-Test	Mittl. Rang	27,9 <sup>3</sup>	32,2 <sup>2</sup>	<b>43,2</b> <sup>1</sup>	22,5 <sup>4</sup>	p = 0,005**	

Anhand der Variationskoeffizienten wird die Abnahme der Streuung in den Trockenmassewerten aller Bodendeckungsvarianten vom Oktober 2005 zum Juni 2006 deutlich. Eine besonders große

Variation in den Messwerten der Trockenmasse zeigt sich für Sand-Birken, die auf Nadelstreu wachsen. Ein unmittelbarer Vergleich zwischen den Aufnahmezeitpunkten ist aufgrund des beschriebenen Blattverlustes nur für die Spross- und Wurzelmassen möglich. Die Ergebnisse des H-Tests (Chi<sup>2</sup>-Wert 5,659;  $p = 0,129$  n.s.) belegen für das Untersuchungsjahr 2005 fehlende Unterschiede in der Gesamttrockenmasse der Verjüngungspflanzen unter Berücksichtigung aller Bodendeckungsvarianten. Der multiple Einzelvergleich weist jedoch eine signifikant geringere ober- und unterirdische Trockenmasse für Sand-Birken auf Mineralboden im Vergleich zu den Bodendeckungsvarianten Cv (Wert des Einzelvergleichs  $10,1 > \text{Vergleichswert } 7,78$ ;  $p \leq 0,000$ ) und Nd (Wert des Einzelvergleichs  $13,6 > \text{Vergleichswert } 7,78$ ;  $p \leq 0,000$ ) nach. Ebenfalls signifikante Unterschiede in der Gesamttrockenmasse sind zwischen den Bodendeckungsvarianten Nd und Df (Wert des Einzelvergleichs  $8,1 > \text{Vergleichswert } 7,78$ ) statistisch nachweisbar. Im Vergleich dazu sind im Folgejahr 2006 bereits anhand des H-Tests hoch signifikante Unterschiede (Chi<sup>2</sup>-Wert 12,882;  $p = 0,005$ ) hinsichtlich der Trockenmasse in Abhängigkeit von der BV nachvollziehbar. Der multiple Einzelvergleich belegt das Auftreten signifikant höherer Spross- und Wurzelmassen für Verjüngungspflanzen auf Nd gegenüber den anderen Bodendeckungsvarianten ( $p \leq 0,000$ ). Lediglich in Bezug auf die Blatttrockenmasse ergibt sich kein signifikanter Unterschied zwischen Nd und Cv (Wert des Einzelvergleichs  $8,7 < \text{Vergleichswert } 9,96$ ; n.s.). Bezogen auf die Verteilung der Trockenmasse auf einzelne Pflanzenbestandteile (Untersuchungsjahr 2006) zeigt sich über alle BV gesehen, dass die Wurzelmasse mit ca. 43 % der Gesamttrockenmasse den größten Anteil einnimmt. Weitere Aussagen zum Verhältnis zwischen einzelnen Wachstumsgrößen sind durch die nachfolgend dargestellten Analysevariablen charakterisiert.

#### 3.5.2.3.4 Analysevariablen - Verjüngungsstadium

Der lineare Zusammenhang zwischen den einzelnen Wachstumsgrößen ist für einige Konstellationen als besonders straff einzuschätzen (Korrelationskoeffizient nach Pearson  $\geq 0,9$ ). Die Ergebnisse sind in Tabelle 54 zusammengefasst. Besonders hohe Korrelationswerte ergeben sich für  $SRR_{2006}$  (Sprossmasse/Wurzelmasse),  $RLB_{2006}$  (Wurzelmasse/Blattmasse) und  $SWHD_{2005\&2006}$  (Sprosslänge/Wurzelhalsdurchmesser) über alle Bodendeckungsvarianten. Vergleichsweise geringe Zusammenhänge lassen sich für LSR (Sprosslänge/Wurzellänge) und SRL (Wurzellänge/Wurzelmasse), d. h. für Analysevariablen deren Bestandteil unter anderem die Wurzellänge ist, nachweisen. An der beispielhaften Betrachtung der Analysevariablen von Oktober 2005 bis Juni 2006 für die Größen SRR - Sprossmasse/Wurzelmasse (Gesamt:  $r_{2005} = 0,586$ ;  $r_{2006} = 0,958$ ) und SWHD (Gesamt:  $r_{2005} = 0,916$ ;  $r_{2006} = 0,936$ ) ist erkennbar, unter

welchen Bedingungen (BV) Verjüngungspflanzen einzelne Pflanzenteile stärker fördern. Das Verhältnis zwischen Sprossmasse und Wurzelmasse (SRR) bestätigt eine größere Wachstumsreaktion im Sprossbereich, da Verjüngungspflanzen auf allen BV einen Anstieg der Analysevariablen im Vergleich zwischen den beiden Untersuchungsjahren zeigen. Sand-Birken auf Nd weisen in dieser Hinsicht die geringste Steigerung zu Gunsten des Sprossaufbaus auf.

Tab. 54: Linearer Zusammenhang der einzelnen Wachstumsparameter in Form von Analysevariablen [LSR - Sprosslänge/Wurzellänge, SRR - Sprossmasse/Wurzelmasse, SLSG - Sprosslänge/Sprossmasse, SRL - Wurzellänge/Wurzelmasse, RLB - Wurzelmasse/Blattmasse, SWHD - Sprosslänge/Wurzeldurchmesser] für Verjüngungspflanzen der Untersuchungsjahre 2005 und 2006. (Alle angegebenen Zusammenhänge sind, mit einer Ausnahme (SRL 2006 für *Df*) auf dem Niveau  $p \leq 0,01$  signifikant).

<b>2005</b>										
Analysevariablen	Mb	r**	Cv	r**	Nd	r**	Df	r**	Gesamt	r**
LSR	0,242	0,782	0,311	0,713	0,317	0,840	0,385	0,749	0,294	0,806
SRR	0,813	0,972	0,597	0,983	0,727	0,561	0,693	0,969	0,746	0,586
SLSG	0,305	0,893	0,196	0,801	0,348	0,784	0,156	0,915	0,314	0,764
SRL	1,199	0,582	0,428	0,586	0,876	0,374	0,341	0,634	0,930	0,357
SWHD	41,72	0,931	38,08	0,898	40,24	0,914	39,10	0,936	40,55	0,916
<b>2006</b>										
Analysevariablen	Mb	r**	Cv	r**	Nd	r**	Df	r**	Gesamt	r**
LSR	0,654	0,399	0,536	0,776	0,619	0,859	0,560	0,679	0,610	0,784
SRR	0,899	0,957	0,820	0,919	0,775	0,970	0,785	0,738	0,809	0,958
RLB	2,004	0,959	1,055	0,863	1,877	0,949	1,060	0,909	1,712	0,882
SLSG	0,137	0,840	0,176	0,914	0,143	0,875	0,236	0,763	0,157	0,858
SRL	0,247	0,360	0,287	0,714	0,202	0,749	0,438	0,238 n.s.	0,251	0,689
SWHD	47,74	0,922	48,48	0,918	49,70	0,942	39,84	0,900	47,89	0,936

Mehrheitlich haben die Verjüngungspflanzen mit fortschreitender Entwicklung verstärkt in die Sprosslängenentwicklung investiert. Im Verhältnis dazu, jedoch das Wachstum des WHD nicht in gleichem Maße gefördert. Daraus resultiert der ansteigende SWHD-Wert. Für die Bodendeckungsvariante *Df* fällt dieser Anstieg des SWHD und damit die Steigerung der Sprosslängenentwicklung vergleichsweise gering aus.

### 3.5.2.4 Standflächen- und Verteilungsberechnungen - Verjüngungsstadium

Zunächst kann ein Zusammenhang zwischen der Verjüngungsdichte innerhalb eines definierten Wuchsräume und den daraus resultierenden Pflanzenparametern hergestellt werden. Zu diesem Zweck wurde erneut der zentrale Bereich des jeweiligen Mitscherlich-Gefäßes in die Auswertung einbezogen [200 cm<sup>2</sup>]. Die nachfolgenden Tabellen 54a und 54b zeigen, dass ein unterschiedlich starker mathematischer Zusammenhang zwischen der mittleren Sämlingsdichte und dem arithmetischen Mittel der Wachstumsgröße jener Sand-Birken, die auf einer definierten Fläche angesiedelt sind, vorliegt. Es sind sowohl zeitliche als auch von der jeweils betrachteten

Wachstumsgröße abhängige Reaktionen in der Individuendichte erkennbar. Die Sand-Birkenverjüngung der Bodendeckungsvarianten Mb und Nd weist im Jahr 2006 einen weitaus geringeren Zusammenhang zwischen Individuendichte und Entwicklung der Wachstumsparameter auf als im Vorjahr. Die Bestimmtheitsmaße der exponentiellen Ausgleichsfunktion (siehe Abschnitt 2.8, Exponentialfunktion 03, S. 69) liegen für die dargestellten Wachstumsgrößen mehrheitlich unter den Werten des Jahres 2005. In beiden Untersuchungsjahren zeichnet sich für die Birkenverjüngung auf Nadelstreuauflage eine stärkere Dichteabhängigkeit des Wachstums ab.

Tab. 54: Zusammenhang zwischen der Sämlingsdichte [m<sup>2</sup>] und den Wachstumsparametern (SL - Sprosslänge, aZ\_SL - absoluter Sprosslängenzuwachs, WL - Wurzellänge, WHD - Wurzelhalsdurchmesser, SM - Sprossmasse, BM - Blattmasse, WM - Wurzelmasse) der Sand-Birken in den Untersuchungsjahren a) 2005 und b) 2006. (Parameter der Funktion:  $y = a_1 \cdot \exp(-a_0 \cdot x)$ ). Mit  $n$  wird die Anzahl der ausgewerteten Mitscherlich-Gefäße bezeichnet. (Dargestellt ist der mittlere Zuwachs in der jeweiligen Gesamtperiode, da der dynamische Prozess des Absterbens nicht dokumentiert werden kann).

a) Jahr	BV	n	Wachstumsgröße	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	R <sup>2</sup>	p
2005	Mb	18	SL [cm]	-0,0005	7,397	0,336	0,012 *
2005	Mb	18	aZ_SL05 [cm]	-0,0006	4,961	0,327	0,013 *
2005	Mb	18	WL [cm]	-0,0003	25,954	0,534	0,001 ***
2005	Mb	18	WHD [mm]	-0,0006	1,797	0,668	0,000 ***
2005	Mb	18	SM [mg]	-0,0010	103,826	0,533	0,001 ***
2005	Mb	18	WM [mg]	-0,0013	230,995	0,608	0,000 ***
2005	Nd	20	SL [cm]	-0,0006	13,247	0,719	0,000 ***
2005	Nd	20	aZ_SL05 [cm]	-0,0005	6,960	0,466	0,001 ***
2005	Nd	20	WL [cm]	-0,0005	36,214	0,714	0,000 ***
2005	Nd	20	WHD [mm]	-0,0006	3,007	0,786	0,000 ***
2005	Nd	20	SM [mg]	-0,0014	408,390	0,709	0,000 ***
2005	Nd	20	WM [mg]	-0,0017	1192,498	0,730	0,000 ***
b) Jahr	BV	n	Wachstumsgröße	a <sub>0</sub>	a <sub>1</sub>	R <sup>2</sup>	p
2006	Mb	16	SL [cm]	-0,0014	14,087	0,267	0,040 *
2006	Mb	16	aZ_SL06 [cm]	-0,0030	3,724	0,419	0,009 **
2006	Mb	16	WL [cm]	-0,0008	19,514	0,084	0,278 n.s.
2006	Mb	16	WHD [mm]	-0,0011	2,668	0,270	0,039 *
2006	Mb	16	SM [mg]	-0,0028	207,789	0,236	0,056 n.s.
2006	Mb	16	BM [mg]	-0,0030	264,553	0,188	0,093 n.s.
2006	Mb	16	WM [mg]	-0,0025	281,907	0,147	0,142 n.s.
2006	Nd	22	SL [cm]	-0,0012	23,117	0,343	0,004 **
2006	Nd	22	aZ_SL06 [cm]	-0,0014	5,294	0,390	0,002 **
2006	Nd	22	WL [cm]	-0,0013	40,259	0,378	0,002 **
2006	Nd	22	WHD [mm]	-0,0012	4,553	0,491	0,000 ***
2006	Nd	22	SM [mg]	-0,0026	740,165	0,274	0,012 *
2006	Nd	22	BM [mg]	-0,0023	741,917	0,303	0,008 **
2006	Nd	22	WM [mg]	-0,0027	1195,367	0,241	0,020 *

Mit einer Ausnahme (Mb: aZ\_SL 2006) ist erkennbar, dass der WHD in stärkerem Maße durch die Individuendichte beeinflusst ist als die übrigen Wachstumsgrößen. Insbesondere für das Jahr 2005 können diesbezüglich mit Bestimmtheitsmaßen von  $R^2 = 0,668$  ( $p = 0,000$ ) für Sand-

Birken auf Mineralboden und  $R^2 = 0,786$  ( $p = 0,000$ ) für Verjüngungspflanzen, die auf der Bodendeckungsvariante mit Nadelstreuauflage erwachsen sind, hoch signifikante Beziehungen nachgewiesen werden.

### 3.5.2.4.1 Tessellationsmodelle - Verjüngungsstadium

Den Ausführungen in Abschnitt 3.4.3.4.1 (S. 156) zur Analyse der Keimlingsentwicklung folgend, wurde für einen Teil an zufällig ausgewählten Gefäßen mit Mb ( $n = 8$ ) und Nd ( $n = 9$ ) die Ermittlung individuenbezogener Koordinaten durchgeführt. Diese sind für jedes Gefäß ermittelt worden. Die Messzeitpunkte 25. August 2005, der 25. Oktober 2005 und der 29. Juni 2006 sind Grundlage der nachfolgenden Auswertung. Tabelle 77 enthält eine Zusammenstellung der Ergebnisse aus den Standraumberechnungen. Die Angaben der mittleren Sämlingsdichte verdeutlichen kaum Unterschiede zwischen 1. und 2. Messung. Die 3. Messung im Juli 2006 weist dagegen eine deutliche Verringerung der Verjüngungsdichte auf. Zwischen den beiden Bodendeckungsvarianten bestehen hinsichtlich der mittleren Verjüngungsdichten keine signifikanten Unterschiede (T-Test,  $p \leq 0,05$ ), wenn der Aufnahmezeitpunkt berücksichtigt wird (1. Aufnahme,  $p = 0,276$ ; 2. Aufnahme,  $p = 0,310$ ; 3. Aufnahme,  $p = 0,527$ ). Die mittlere Entfernung zwischen den Verjüngungspflanzen und die mittlere Standfläche der Einzelpflanze steigt mit verminderter Individuendichte. Von besonderem Interesse ist in diesem Zusammenhang die Entwicklung des standraumspezifischen Variationskoeffizienten. Dieser nimmt für die Standräume der Sand-Birkenverjüngung auf Mineralboden einen Wert zwischen 115 % (2005) und 110 % (2006) an. Im Vergleich dazu fällt der Variationskoeffizient für den Standraum der Verjüngungspflanzen auf Nadelstreu zum Zeitpunkt der 3. Aufnahme mit 51 % (2006) erheblich geringer aus.

Tab. 55: Auswertung der 3 Aufnahmen (25.08.2005, 25.10.2005, 29.06.2006) zur Berechnung der Voronoi-Polygone ( $nn = \text{“nearest neighbor“}$  = mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn innerhalb der Bezugsfläche von 200 cm<sup>2</sup>).

	Mittlere Sämlingsdichte [200 cm <sup>2</sup> ]			nn [cm]			Mittlere Standfläche [cm <sup>2</sup> ]			V%		
	Aug 05	Okt 05	Jul 06	Aug 05	Okt 05	Jul 06	Aug 05	Okt 05	Jul 06	Aug 05	Okt 05	Jul 06
<b>Mb</b>	22,89	21,78	4,33	1,29	1,36	2,68	18,90	21,09	63,74	114,5	112,3	109,2
<b>Nd</b>	17,11	16,33	5,89	1,44	1,46	3,03	17,42	17,62	45,82	96,1	93,2	50,9

Einen weiteren Ansatz zur Bewertung dieser Beziehungen beinhaltet die Verknüpfung der Verjüngungsdichte mit den berechneten Werten zur mittleren Individuenentfernung ( $nn$ ), mittleren Standfläche sowie den entsprechenden Variationskoeffizienten (V%) aus Tabelle 55. Da aufgrund des geringen Stichprobenumfangs keine aufnahmespezifischen Zusammenhänge ermittelt werden konnten, fasst die nachfolgende Darstellung 77 alle drei Aufnahmezeitpunkte

zusammen. Für den Zusammenhang zwischen Sämlingsdichte und Variation der Standflächen ergibt sich in beiden Fällen eine lineare Ausgleichsfunktion, die für Verjüngungspflanzen auf Nadelstreu mit  $R^2 = 0,686$  ( $p = 000$ ;  $F = 54,73$ ) eine höhere Anpassungsgüte besitzt.

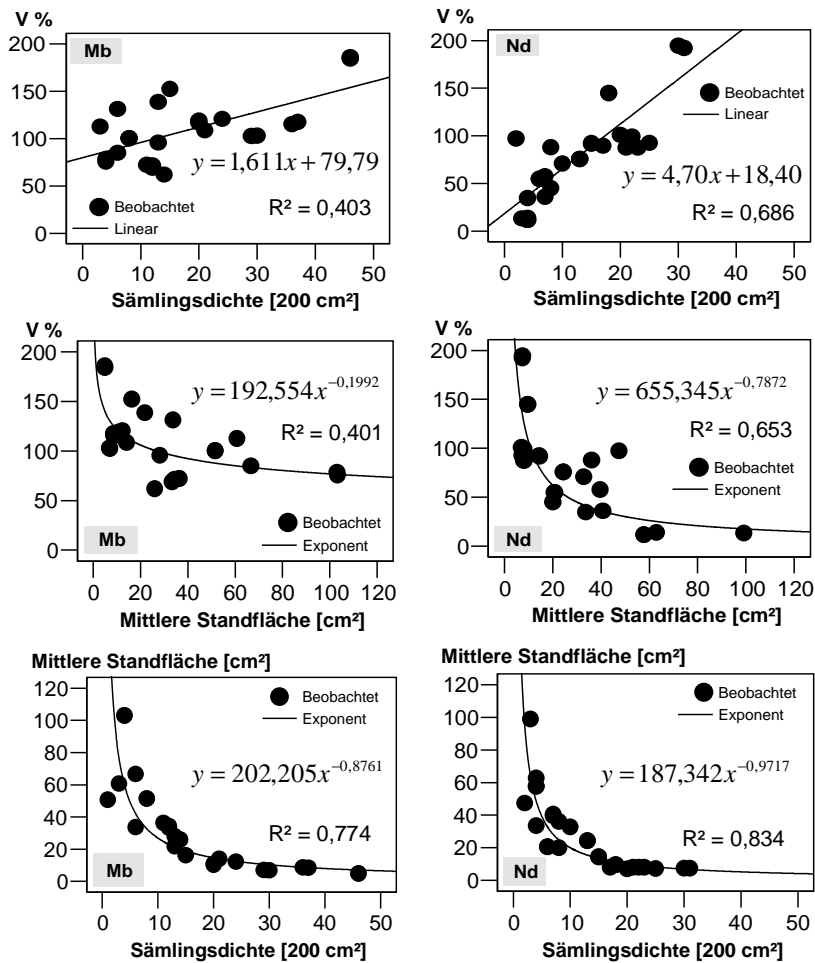


Abb. 77: Zusammenhänge zwischen Sämlingsdichte [n/200 cm<sup>2</sup>], mittlerer Standfläche [cm<sup>2</sup>] und Variationskoeffizient [V%] der Standflächen für die Sand-Birkenverjüngung auf Mineralboden und Nadelstreuauflage.

Dies gilt auch für den Zusammenhang zwischen der mittleren Standfläche und dem Variationskoeffizienten der Standfläche, ebenso für die Sämlingsdichte und der daraus resultierenden mittleren Standfläche. In beiden Fällen ist die Anpassung der Potenzfunktion (Exponentialfkt., siehe Abschnitt 2.8, S. 69) für die Verjüngungspflanzen auf Nadelstreu straffer, jedoch, unabhängig davon, in allen Fällen auf dem Niveau  $p \leq 0,001$  signifikant.

Insgesamt zeichnen sich demnach folgende Tendenzen ab: 1) Mit zunehmender Sämlingsdichte steigt die Variabilität der Standflächengröße linear an. 2) Mit zunehmender mittlerer Standflächengröße sinkt die Variabilität der Standflächengröße. 3) Ein Anstieg der Sämlingsdichte ist außerdem mit einem Absinken der mittleren Standflächengröße verbunden.



### 3.5.2.4.2 Aggregationsindex nach CLARK und EVANS - Verjüngungsstadium

Mit der Einbeziehung des Aggregationsindex  $R$  (n. CLARK & EVANS 1954), bietet sich die Möglichkeit, der tatsächlichen Verteilung der Verjüngungspflanzen innerhalb einer definierten Fläche nachzugehen. Bezogen auf die zeitliche Dynamik der Verjüngungsverteilung wird anhand der Abbildung 78a deutlich, dass für die Bodendeckungsvariante mit Nadelstreuauflage ( $R\bar{x} = 1,10$ ;  $s = 0,346$ ) generell höhere Aggregationsindices erreicht werden als auf der BV mit Mineralboden ( $R\bar{x} = 0,87$ ;  $s = 0,149$ ). Ein statistisch abgesicherter Unterschied zwischen der Aggregation der Verjüngungspflanzen auf Mb und Nd ergibt sich nur für den 3. Messzeitpunkt im Juli 2006 (ANOVA,  $p = 0,003$ ).

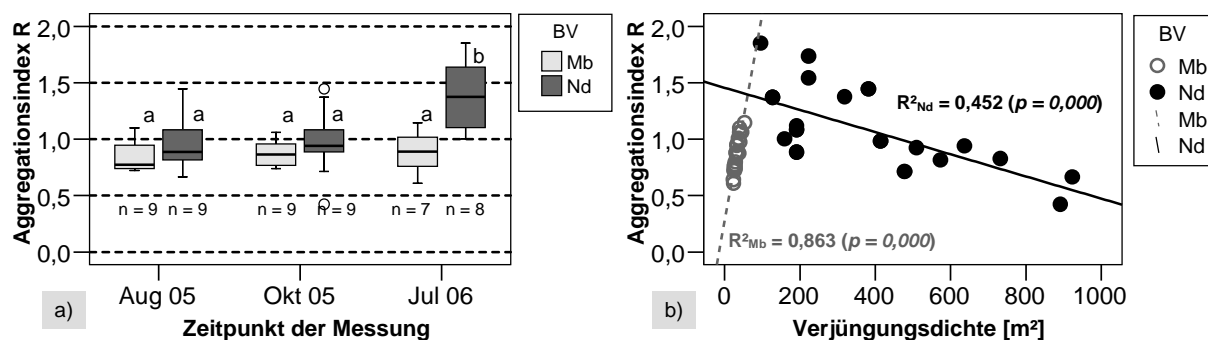


Abb. 78: a) Box-Plot-Darstellung der Aggregationsindices  $R$  nach CLARK & EVANS (1954) für Sand-Birken auf den BV Mineralboden und Nadelstreuauflage; Grafik b) umfasst alle drei Messzeitpunkte sowie das Bestimmtheitsmaß für den linearen Ausgleich zwischen Verjüngungsdichte und Aggregationsindex.

Hier weist die Sand-Birkenverjüngung auf der BV mit Nadelstreuauflage einen mittleren Aggregationsindex  $R$  von 0,89 ( $s = 0,201$ ) auf, während Verjüngungspflanzen auf Mineralboden einen mittleren Wert für  $R$  von 1,39 ( $s = 0,310$ ) annehmen. In Anlehnung an die Skala der Aggregationswerte (siehe Abschnitt 2.6.3, S. 62) geht ein Aggregationsindex  $R > 1$  mit einer gleichmäßigeren Verteilung der Sand-Birkenverjüngung einher. Abbildung 78b kombiniert die Dichte der Sand-Birken [ $m^2$ ] mit den Werten des Aggregationsindex  $R$ . Hieraus geht zunächst deutlich hervor, dass die zufällig ausgewählten Gefäße der Mineralbodenvariante eine Verjüngungsdichte zwischen  $> 20$  und  $55$  Birken/ $m^2$  aufweisen und mit zunehmender Verjüngungsdichte ein linearer Anstieg des Aggregationsindex  $R$  verbunden ist ( $R^2 = 0,863$ ;  $p = 0,000$ ). Dem gegenüber repräsentieren die Mitscherlich-Gefäße der Nadelstreuvvariante eine große Spannweite der Verjüngungsdichte ( $95$  Birken/ $m^2$  bis  $920$  Birken/ $m^2$ ), die einen negativen Verlauf zwischen Verjüngungsdichte und Aggregationsindex  $R$  beinhaltet ( $R^2 = 0,452$ ;  $p = 0,000$ ). Es zeigt sich, dass mit zunehmender Verjüngungsdichte der Wert für den Aggregationsindex  $R$  sinkt.

### 3.5.2.4.3 Constant Yield Law - Verjüngungsstadium

Eine weitere Option zur Bewertung der Zusammenhänge zwischen Verjüngungsdichte und Verjüngungsentwicklung der Sand-Birken, als Weiser für intraspezifische Konkurrenz um Standraum und Ressourcen, bietet das “Constant Yield Law“ (HARPER 1977). Die Gegenüberstellung von mittlerer Verjüngungsdichte und mittlerer Trockenmasse in den Gefäßen ergibt die in den Abbildungen 79a und 79b dargestellten Zusammenhänge. Ergänzend sei nochmals erwähnt, dass unter dem Begriff der mittleren Trockenmasse [TM in mg] lediglich die Werte für Spross- und Wurzelmasse zusammengefasst wurden, weil die Blattmassenerhebung im Jahr 2005 aufgrund zu großer Blattverluste, nicht durchgeführt werden konnte.

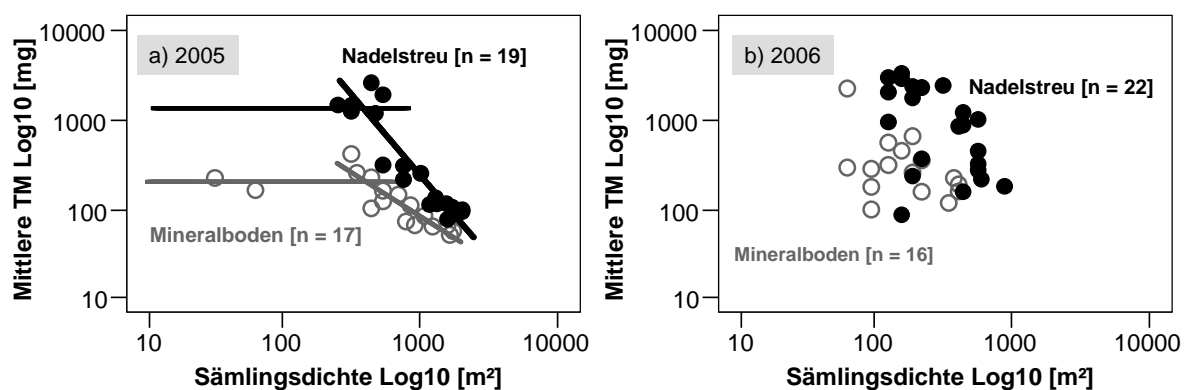


Abb. 79: Darstellung der Sämlingsdichte [Log10 pro m<sup>2</sup>] im Verhältnis zur mittleren Trockenmasse der Sand-Birkenverjüngung [Log10 in mg] in den Untersuchungsjahren a) 2005 und b) 2006.

Während im Jahr 2005, ähnlich der Betrachtungen im Keimlingsstadium (siehe Abschnitt 3.4.3.4.3, S. 159), ein deutlicher Schnittpunkt der beiden Ausgleichsgeraden erkennbar wird, zeichnen sich für das Jahr 2006 lediglich zwei Punktwolken mit vergleichsweise breiter Streuung ab. Von einer dichteabhängigen Gesetzmäßigkeit, die anhand entsprechender Ausgleichsfunktionen abgeleitet werden kann, ist daher abzusehen. Erkennbar ist für das Jahr 2006 zudem die deutliche Verschiebung beider Datensätze der Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage in Bereiche geringerer Sämlingsdichten bei gleichzeitig hohen Trockenmassewerten.

### 3.5.2.4.4 GINI-Koeffizient - Verjüngungsstadium

Abschließend ist auch innerhalb des Sämlings- bzw. Verjüngungsstadiums zu prüfen, ob der Gini-Koeffizient geeignet ist, Aussagen zur dichteabhängigen Verjüngungsentwicklung abzuleiten. Diese werden an den Wachstumsparametern Sprosslänge (SL in cm), Wurzellänge (WL in cm) und Wurzelhalsdurchmesser (WHD in mm) geprüft. Im Untersuchungsjahr 2005 nimmt der mittlere Gini-Koeffizient für beide Bodendeckungsvarianten einen Wert von  $G_k = 0,5$  für die

Parameter WL und WHD an. Die Verteilung der SL-Werte liegt in einem Bereich des Gk von 0,6. Die ermittelten Gini-Koeffizienten des Folgejahres nehmen, für die ausgewählten Wachstumsparameter durchgehend geringere Werte an. Die Ungleichverteilung der Klassenhäufigkeit sinkt. Hinsichtlich der Wurzellänge ergibt sich im Jahr 2006 für beide Boden deckungsvarianten ein Wert von  $G_k = 0,3$ .

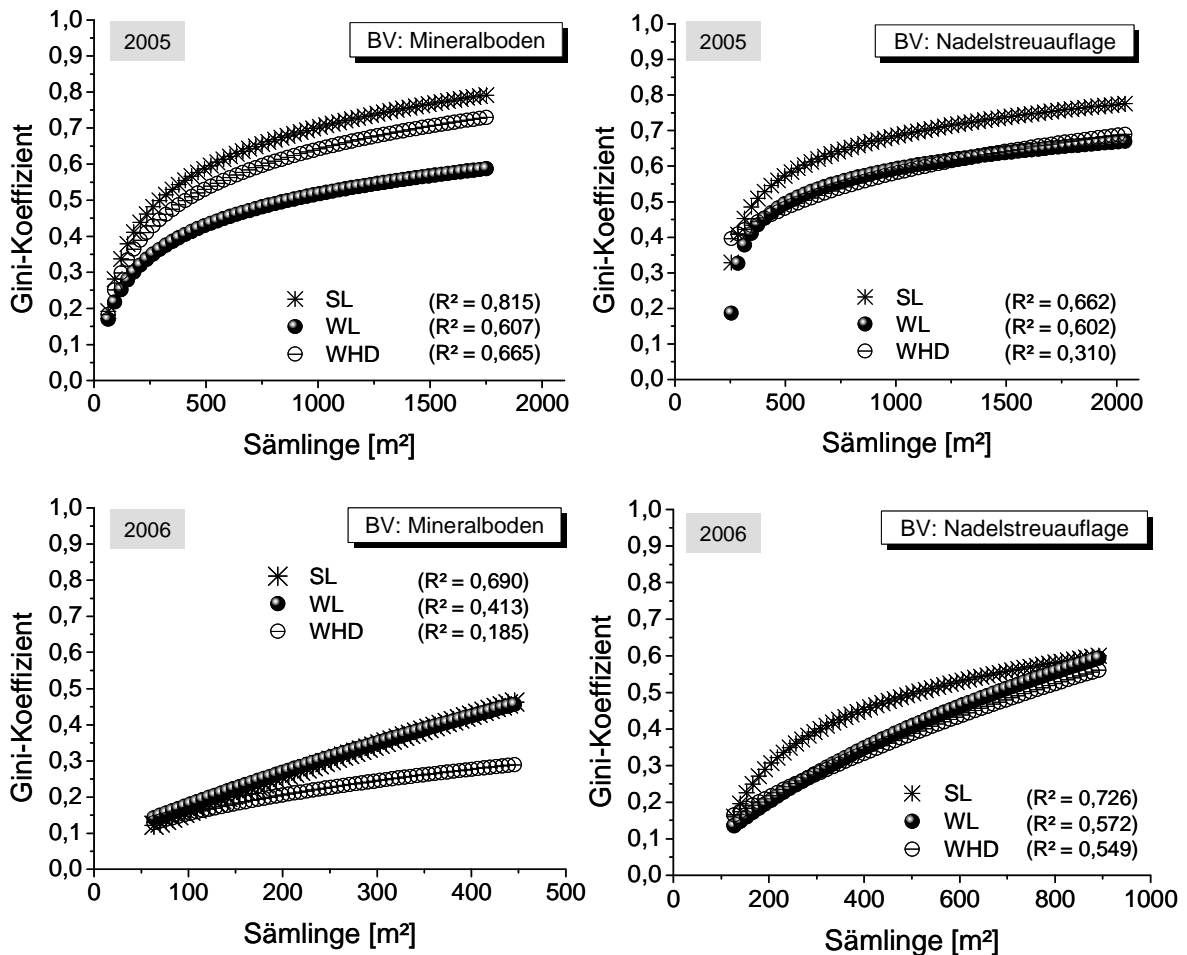


Abb. 80: Zusammenhang zwischen Sämlings- bzw. Verjüngungsdichte [ $m^2$ ] und berechnetem Gini-Koeffizienten ( $G_k$ ) als Maß der Abweichung von einer absoluten Gleichverteilung der betrachteten Wachstumsparameter Sprosslänge (SL in cm), Wurzellänge (WL in cm) und Wurzelhalsdurchmesser (WHD in cm). Als Ausgleichsfunktion dient die Logarithmusfunktion 02 (S. 69).

Die oberirdischen Wachstumsparameter SL und WHD weisen mit  $G_{k_{Mb}} = 0,3$  und  $G_{k_{Nd}} = 0,4$  (ANOVA, n.s.;  $p = 0,075$ ) und  $G_{k_{Mb}} = 0,2$  bzw.  $G_{k_{Nd}} = 0,3$  (ANOVA, n.s.;  $p = 0,063$ ) geringe Unterschiede auf. Abbildung 80 enthält die Untersuchungsergebnisse der Jahre 2005 (Mb:  $n = 20$ , Nd:  $n = 20$ ) und 2006 (Mb:  $n = 16$ , Nd:  $n = 21$ ), deren Skalierungen der Abszisse, aufgrund stark verringerter Sämlingsdichten, z.T. unterschiedlich ausfallen. Zunächst ist unabhängig vom Aufnahmezeitpunkt ein steigender Gini-Koeffizient mit zunehmender Sämlingsdichte erkennbar. Aus den Angaben der Bestimmtheitsmaße für die verwendete Funktion (siehe Abschnitt 2.8, Logarithmusfunktion 02, S. 69) geht die unterschiedliche Güte der Anpassungen hervor. Diese

unterscheidet sich kaum für 1,5 (Jahr der Auswertung 2005) und 2jährige Sand-Birken (Jahr der Auswertung 2006) der Bodendeckungsvariante Nadelstreu. Sand-Birken der Mineralbodenvariante zeigen hingegen eine verminderte Anpassungsgüte der Funktion im Jahr 2006. Das Verlagern der Ausgleichsfunktionen in Bereiche eines geringeren Gini-Koeffizienten, der um einen Wert von 0,5 angesiedelt ist, bestätigt die reduzierte Ungleichverteilung der Klassenhäufigkeit für die ausgewählten Wachstumsgrößen von Verjüngungspflanzen innerhalb eines Mitscherlich-Gefäßes.

### Vergleich der unterschiedlichen Kenngrößen im Sämlings- und Verjüngungsstadium

In Anlehnung an die Auswertung im Keimlingsstadium soll erneut nachvollzogen werden, ob es einerseits eine veränderte Aussagefähigkeit der einzelnen Kenngrößen Gk, Sch (Schiefe der Verteilung) und V% (Variationskoeffizient) gibt und andererseits ein Zusammenhang zwischen diesen besteht (BENDEL et al. 1989). Eine Gegenüberstellung der Häufigkeitsverteilungen für Wachstumsparameter von Sand-Birken, die sich auf Mineralboden bzw. Nadelstreuauflage entwickelt haben, verdeutlicht, insbesondere im Jahr 2005, die dichteabhängigen Veränderungen in den Verteilungen (Abbildung 81). Mit einer geringfügigen Ausnahme (Schiefe der Sprosslängenverteilung auf Mineralboden) steigen alle Kenngrößen mit zunehmender Sämlingsdichte an, obwohl sich die absoluten Werte in Abhängigkeit von den einzelnen Wachstumsparametern und der jeweiligen Bodendeckungsvariante unterscheiden.

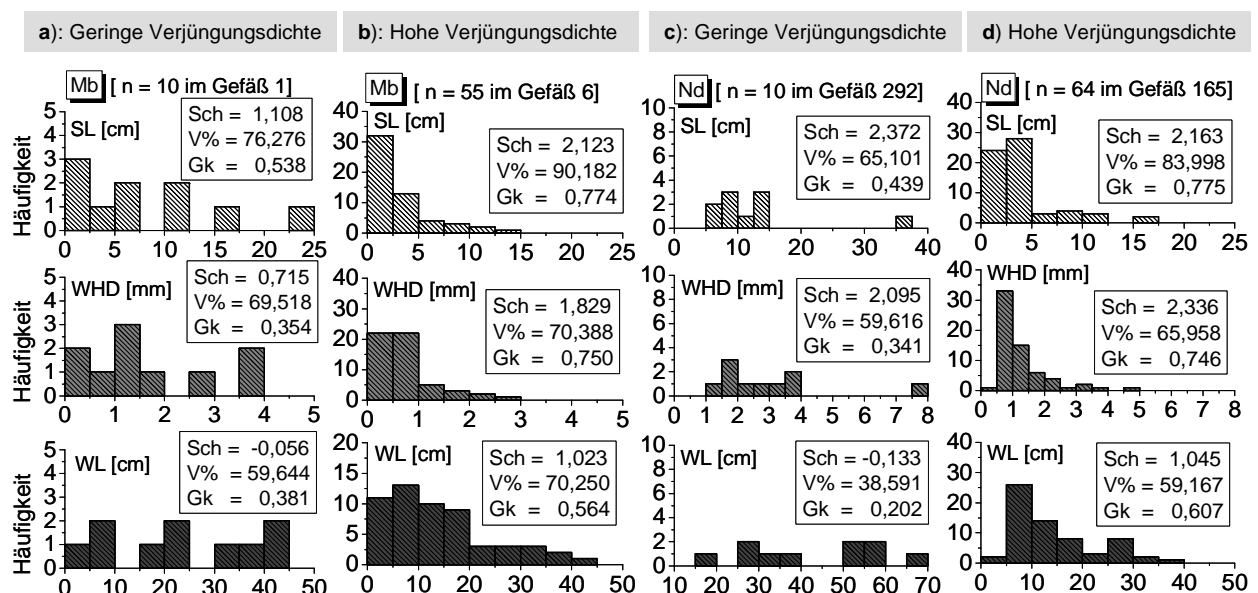


Abb. 81: Ausgewählte Darstellungen zur Häufigkeitsverteilung von Wachstumsparametern (SL, WHD und WL) und entsprechender Kenngrößen (Gk - Gini-Koeffizient, Sch - Schiefe der Verteilung, V% - Variationskoeffizient) der Sand-Birken (Jahr der Entnahme 2005) unter Berücksichtigung von Keimlingsdichten und Bodendeckungsvarianten.

Einjährige Sand-Birken in den Mitscherlich-Gefäßen zeigen eine deutlich erhöhte Ungleichverteilung mit steigender Individuendichte. Sie ist gleichzeitig mit einer einseitigen Verschiebung der Verteilung (linkssteil und rechtsschief) sowie einer Erhöhung der Variation in den Pflanzenparametern verbunden. Diese Aussage trifft (wiederum mit einer Ausnahme) auch auf die zweijährigen Verjüngungspflanzen des Mitscherlich-Gefäßversuchs zu (siehe Abbildung 82). Obwohl die Unterschiede in der Verjüngungsdichte (gering:  $n = 6$ ; hoch:  $n = 14$  bzw.  $28$ ) weitaus niedriger ausfallen als im Jahr 2005, bleiben die genannten Dichteeffekte und die daran gekoppelte Entwicklung der Verteilungskenngrößen ober- und unterirdischer Wachstumsparameter erhalten. Auch in diesem Fall unterscheiden sich die absoluten Werte der Kenngrößen sowohl in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante als auch von dem jeweils betrachteten Wachstumsparameter.

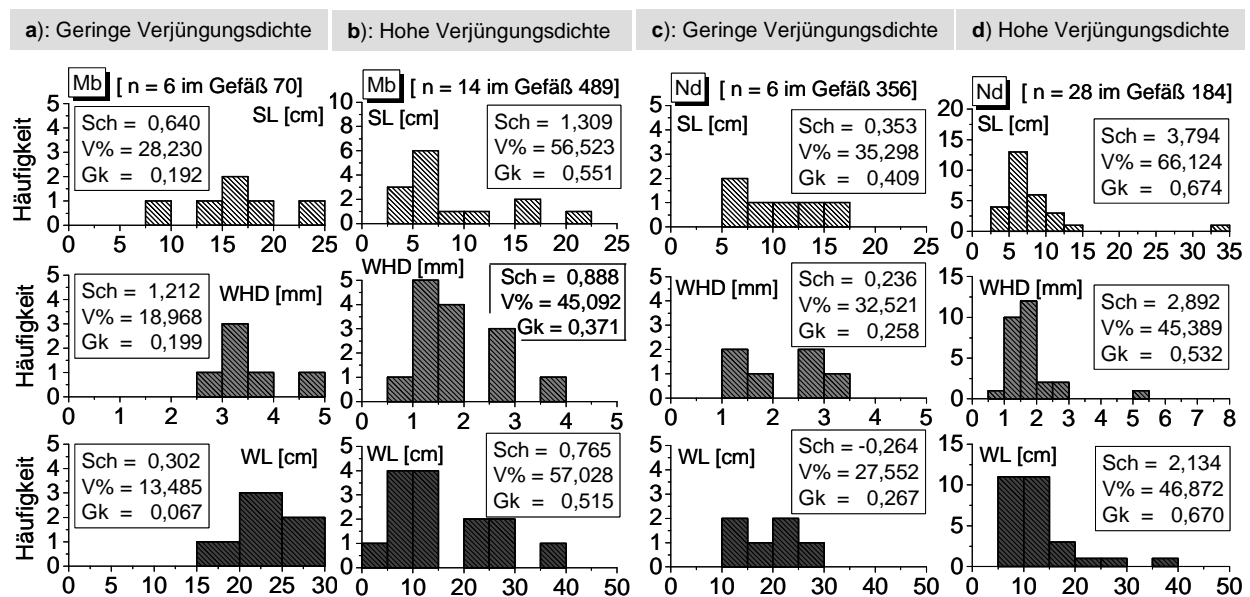


Abb. 82: Ausgewählte Darstellungen zur Häufigkeitsverteilung von Wachstumsparametern (SL, WHD und WL) und entsprechender Kenngrößen (Gk - Gini-Koeffizient, Sch - Schiefe der Verteilung, V% - Variationskoeffizient) der Sand-Birken (Jahr der Entnahme 2006) unter Berücksichtigung von Keimlingsdichten und Bodendeckungsvarianten.

Abschließend stellt sich erneut die Frage, ob mittels regressionsanalytischer Verknüpfung der einzelnen Kenngrößen (Gk, Sch, V%) einer Häufigkeitsverteilung, eine Bestätigung der beispielhaften Darstellungen erfolgen kann. Anhand der vorliegenden tabellarischen Zusammenstellung wird deutlich, dass in beiden Untersuchungsjahren (2005 & 2006), mit lediglich einer Ausnahme, positive lineare Zusammenhänge zwischen den einzelnen Kenngrößen vorliegen. Ein Vergleich zwischen den beiden Untersuchungsjahren zeigt, dass sich die Güte des Zusammenhangs mit zunehmendem Alter der Verjüngungspflanzen nochmals verstärkt. Im Jahr 2006 liegt

das Bestimmtheitsmaß der Regressionsanalysen mehrheitlich über einem Wert von  $R^2 > 0,4$  und auf einem Signifikanzniveau von  $p \leq 0,01$ .

Tab. 56: Parameter der linearen Regression für die Kenngrößen Gk (Gini-Koeffizient), Sch (Schiefe der Verteilung) und V% (Variationskoeffizient) für Sand-Birken aus dem Entnahmejahr 2005. Die Regressionsanalysen umfassen jeweils einen Stichprobenumfang von  $n = 16(15)$  bzw.  $n = 22(21)$  für die Bodendeckungsvarianten Mineralboden (Mb) und Nadelstreuauflage (Nd).

Jahr 2005		Parameter								
BV	n	Wachstum	Verteilung	$a_0$	Fehler	$a_1$	Fehler	$R^2$	s	$p$
Mb	16	SL	Gk - Sch	-0,595	0,771	3,565	1,182	<b>0,394</b>	0,672	0,009 **
Mb	16	SL	Gk - V%	18,721	16,152	89,221	24,772	<b>0,482</b>	14,077	0,003 **
Mb	16	SL	Sch - V%	51,758	8,769	14,181	4,718	<b>0,392</b>	15,232	0,009 **
Mb	16	WHD	Gk - Sch	-0,371	0,671	3,099	1,121	<b>0,353</b>	0,734	0,015 *
Mb	16	WHD	Gk - V%	36,425	11,336	41,748	18,940	<b>0,258</b>	12,399	0,045 *
Mb	16	WHD	Sch - V%	47,163	5,584	9,410	3,383	<b>0,356</b>	11,549	0,015 *
Mb	15	WL	Gk - Sch	-1,237	0,439	3,887	0,882	<b>0,599</b>	0,375	0,001 ***
Mb	15	WL	Gk - V%	20,926	9,796	75,064	19,670	<b>0,528</b>	8,377	0,002 **
Mb	15	WL	Sch - V%	49,808	4,015	11,638	4,703	<b>0,320</b>	10,058	0,028 *
Nd	21	SL	Gk - Sch	0,345	0,484	2,154	0,763	<b>0,296</b>	0,523	0,011 *
Nd	22	SL	Gk - V%	49,621	15,721	41,158	24,700	<b>0,122</b>	17,012	0,111 n.s.
Nd	22	SL	Sch - V%	47,896	7,189	17,095	4,147	<b>0,459</b>	13,348	0,001 ***
Nd	22	WHD	Gk - Sch	-0,468	0,405	3,636	0,716	<b>0,563</b>	0,547	0,000 ***
Nd	22	WHD	Gk - V%	30,529	12,414	67,400	21,961	<b>0,320</b>	16,779	0,006 **
Nd	22	WHD	Sch - V%	44,274	7,339	15,152	4,328	<b>0,380</b>	16,024	0,002 **
Nd	22	WL	Gk - Sch	-0,500	0,386	2,668	0,709	<b>0,415</b>	0,515	0,001 ***
Nd	22	WL	Gk - V%	33,905	6,539	47,132	12,010	<b>0,435</b>	8,726	0,001 ***
Nd	22	WL	Sch - V%	47,086	2,845	12,788	2,586	<b>0,550</b>	7,788	0,000 ***

Tab. 57: Parameter der linearen Regression für die Kenngrößen Gk (Gini-Koeffizient), Sch (Schiefe der Verteilung) und V% (Variationskoeffizient) für Sand-Birken aus dem Entnahmejahr 2006. Die Regressionsanalysen umfassen jeweils einen Stichprobenumfang von  $n = 11$  bzw.  $n = 26$  für die Bodendeckungsvarianten Mineralboden (Mb) und Nadelstreuauflage (Nd).

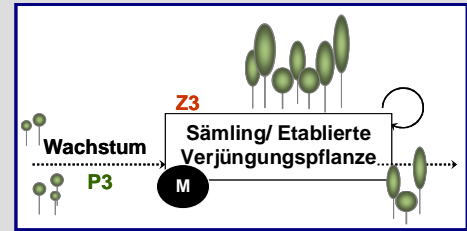
Jahr 2006		Parameter								
BV	n	Wachstum	Verteilung	$a_0$	Fehler	$a_1$	Fehler	$R^2$	s	$p$
Mb	11	SL	Gk - Sch	-0,223	0,297	2,929	0,838	<b>0,576</b>	0,474	0,007 **
Mb	11	SL	Gk - V%	14,593	10,023	101,881	28,279	<b>0,591</b>	16,005	0,006 **
Mb	11	SL	Sch - V%	24,809	4,547	31,210	4,778	<b>0,826</b>	10,439	0,000 ***
Mb	11	WHD	Gk - Sch	-0,079	0,413	2,904	1,542	<b>0,283</b>	0,658	0,092 n.s.
Mb	11	WHD	Gk - V%	16,388	8,031	83,863	30,027	<b>0,464</b>	12,814	0,021 *
Mb	11	WHD	Sch - V%	27,302	5,305	14,546	5,734	<b>0,417</b>	13,369	0,032 *
Mb	11	WL	Gk - Sch	-0,053	0,314	2,220	0,849	<b>0,432</b>	0,490	0,028 *
Mb	11	WL	Gk - V%	11,972	11,158	107,180	30,191	<b>0,583</b>	17,417	0,006 **
Mb	11	WL	Sch - V%	22,956	6,309	35,697	7,070	<b>0,739</b>	13,783	0,001 ***
Nd	21	SL	Gk - Sch	-1,436	0,273	6,106	0,663	<b>0,817</b>	0,510	0,000 ***
Nd	21	SL	Gk - V%	25,856	7,280	71,776	17,703	<b>0,464</b>	13,605	0,001 ***
Nd	21	SL	Sch - V%	43,674	3,710	10,663	2,612	<b>0,467</b>	13,562	0,001 ***
Nd	21	WHD	Gk - Sch	-0,953	0,339	5,304	0,997	<b>0,599</b>	0,734	0,000 ***
Nd	21	WHD	Gk - V%	26,013	5,293	56,964	15,564	<b>0,414</b>	11,466	0,002 **
Nd	21	WHD	Sch - V%	38,056	2,986	7,897	2,346	<b>0,374</b>	11,850	0,003 **
Nd	21	WL	Gk - Sch	-0,760	0,242	3,446	0,703	<b>0,559</b>	0,602	0,000 ***
Nd	21	WL	Gk - V%	32,229	4,353	38,877	12,648	<b>0,332</b>	10,840	0,006 **
Nd	21	WL	Sch - V%	41,024	2,120	10,354	2,372	<b>0,501</b>	9,373	0,000 ***

---

Ein abschließender Rückblick auf die analog durchgeführte Auswertung des Keimlingsstadiums bestätigt die Aussagefähigkeit der Kenngrößen für das einzelne Entwicklungsstadium. Mit fortschreitender Entwicklung der Verjüngungspflanzen erweisen sich die drei betrachteten Kenngrößen Gk, Sch und V% als zunehmend kompatibel in ihrer Aussage.

### Fazit: Sämlingsstadium

Sämlinge und Verjüngungspflanzen der Sand-Birke stellen das abschließende Entwicklungsstadium in den Betrachtungen zum Verjüngungszyklus dar. Folgende Ergebnisse haben sich im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen ergeben:



#### 1) Altersspektrum

Die Altersverteilung der Sand-Birkenverjüngung auf den Aufnahmeplots belegt besonders hohe Anteile an zweijährigen Individuen. Altersstufen  $\geq 10$  Jahre sind hingegen äußerst selten. Erneut zeigt sich die Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten, die spezifische Altersverteilungen der Verjüngungspflanzen aufweisen. Verjüngungspflanzen auf der Bodendeckungsvariante *C. villosa* besitzen mit  $\bar{x} = 7,6$  Jahren ein signifikant höheres Alter als auf den BV *D. flexuosa* ( $\bar{x} = 6,2$  Jahre) und Nadelstreuauflage ( $\bar{x} = 4,7$  Jahre).

#### 2) Verjüngungsdichte und Mortalität

Für Sand-Birken (Alter  $\geq 2$  Jahre) auf den Aufnahmeplots ergeben sich Verjüngungsdichten zwischen 1,0 und 1,5 Individuen/m<sup>2</sup>, deren Mortalität innerhalb des Untersuchungszeitraumes nicht unmittelbar mithilfe der Einflussfaktoren relative Bodenfeuchte und PAR-Strahlung begründet werden kann.

#### 3) Wachstum und Entwicklung unter Bestandesbedingungen

In die Auswertung der Wachstumsparameter wurden 2 bis 6jährige Sand-Birken einbezogen, die in ihrer Entwicklung sowohl alters- als auch vegetationsabhängig signifikante Unterschiede aufweisen. Mittels exponentieller Ausgleichsfunktion lässt sich das Wachstum von SL, WHD und aZ\_SL beschreiben (Regressionsgüte,  $p \leq 0,000$ ). Insbesondere Sand-Birken in Bestandesbereichen mit *C. villosa* besitzen mit zunehmendem Alter eine nachgewiesene Überlegenheit in ihrem Wachstum. Die Wechselbeziehungen zwischen Sand-Birkenverjüngung, Bodendeckungsvarianten und dem Einfluss der Altbäume des Oberstandes sind mittels multipler linearer Regression darstellbar.

#### 4) Wachstum und Entwicklung im Gefäßversuch

Im Rahmen des Mitscherlich-Gefäßversuchs haben sich sowohl Unterschiede bezüglich der Verjüngungsdichte ( $Nd > Mb > Df > Cv$ ) als auch hinsichtlich der ober- und unterirdischen Wachstumsparameter in Abhängigkeit von der BV ergeben. Die wöchentliche Mortalitätsrate 2jähriger Sand-Birken umfasst 1 % bis 2 % und zeigt lediglich eine temporäre Abhängigkeit von der BV bzw. der relativen Feuchte.

#### 5) Konkurrenz und Standraum

Im Untersuchungszeitraum 2005 kann regressionsanalytisch ein Zusammenhang zwischen Individuendichte und Ausbildung unterschiedlicher Wachstumsparameter für Sand-Birken auf den Bodendeckungsvarianten Nd und Mb hergestellt werden ( $p \leq 0,05$ ). Die durchgeführten Standraum- und Konkurrenzrechnungen verdeutlichen einen verminderten Konkurrenzdruck bei sinkender Individuendichte. Anhand des Aggregationsindex R nach CLARK & EVANS ist nachweisbar, dass Sand-Birken auf Nd mit fortschreitender Entwicklung stärker zu einer gleichmäßigeren Verteilung neigen als Verjüngungspflanzen auf Mb.



## 4 Diskussion

### 4.1 Methodendiskussion

#### 4.1.1 Kriterien zur Artbestimmung

Wenngleich im Rahmen der vorliegenden Arbeit nur die Ansprache einfacher, äußerer Merkmale erfolgte, die sich vorrangig auf die Ausbildung der Blattspreite, Blatt- und Zweigbehaarung sowie Knospenbildung stützen, soll in aller Kürze dargestellt werden, warum eine derartige Ansprache überhaupt für notwendig erachtet wurde. Zur Unterscheidung der baumförmigen, europäischen Birkenarten bzw. -unterarten werden morphologische und phänologische Blattmerkmale sowie Trieb- und Blattbehaarungen als geeignete Kriterien benannt (REGEL 1861, BROWN & TULEY 1972, KENNEDY & BROWN 1983). Andere Autoren heben hingegen die Notwendigkeit der Formansprache und Vermessung von Fruchtschuppen und Diasporen hervor, um eine Unterscheidung der Arten vornehmen zu können (MORGENTHALER 1915, PEINADO & MORENO 1989, ENDTMANN 1999).

Die Angaben zur Anzahl der Arten, die weltweit der Gattung *Betula* zugeordnet werden, liegen zwischen 40 und 65 (REGEL 1876, HEGI 1957, KRÜSSMANN 1960, FONTAINE 1970, SHARIK & BARNES 1971, RAULO 1981, RÖHRIG & GUSSONE 1990). Diese unterschiedlichen Aussagen bieten einen ersten Hinweis auf die Schwierigkeiten der exakten Abgrenzung zwischen den Arten dieser Gattung. Als Begründung werden die Hybridisierung, das Auftreten von Varietäten und die zusätzliche Verbreitung von Zuchtformen angeführt (HIBSCH-JETTER 1994). Bezogen auf die Unterscheidung zwischen *B. pendula* Roth und *B. pubescens* Ehrh. zeichnet die gegenwärtige Forschungslandschaft ein sehr geteiltes Bild. Verschiedene Autoren beschreiben das Auftreten intermediärer Übergangsformen, die aus der diploiden [ $2n = 28$ ] *B. pendula* und der tetraploiden *B. pubescens* [ $2n = 56$ ] hervorgehen und als triploide Hybriden [ $2n = 42$ ] in Erscheinung treten (MORGENTHALER 1915, GUNNARSON 1925, BEHRNDT 1951, NATHO 1959, GARDINER & PEARCE 1978). Im Gegensatz dazu sind u. a. die Arbeiten von JOHNSON (1945), EIFLER (1956), NATHO (1959), STERN (1963), EIFLER (1964), JOHNSON (1974), BROWN et al. (1982) und ATKINSON (1992) auf die Problematik steriler Nachkommen bei der künstlichen Kreuzung, aber auch in der Rückkreuzung triploider Nachkommen eingegangen (WHITE 1995, KLEINSCHMIT 1998). Nach Angaben von CLAUSEN (1970) ist die Keimfähigkeit der Diasporen, welche von Individuen, die aus Kreuzungen von *B. pendula* und *B. pubescens* hervorgegangen sind, außerordentlich gering. Darüber hinaus wird beschrieben, dass auch die Bildung spezifischer morphologischer Ausprägungen nicht ausschließlich genetisch begründbar ist, sondern vielmehr durch vorherrschende Standorts-

und Umweltbedingungen modifiziert bzw. überlagert werden kann (DIETRICH 1963, GILL & DAVY 1983, HIBSCH-JETTER 1994). Daher gelangt ENDTMANN (1999) in seinem sorgfältig erstellten Überblick zu diesem Thema zu der Erkenntnis, dass die Frage bestehen bleibt, ob die durchaus nachweisbare Formenvielfalt der Arten auf einer artspezifischen Variabilität beruht oder auf die Ausbildung eines „hybridogenen Formenschwarmes (introgressive Hybridisation)“ zurückzuführen ist. Der Autor erweitert die Ausführungen zu morphologischen Merkmalsausprägungen auf die Gestalt der Borke bei Altbäumen, Aststärken sowie Unterschiede in den Fruchtschuppen und Diasporen. Als Kreuzung zwischen *B. pendula* x *B. pubescens* (Bastard-Birke) wurde *Betula x aschersoniana* HAYEK 1908 (Syn.: *B. hybrida* WETTSTEIN, *Betula x aurata* BORKH.) beschrieben, die eine Mischung der charakteristischen Merkmalsausprägungen enthalten kann.

Ein weiterer Diskussionspunkt bezieht die Frage nachweisbarer standörtlicher und ökologischer Nischen der beiden Birkenarten ein. Den allgemeinen Ausführungen zu den natürlich standorts- und konkurrenzbedingten Vorkommen kann entnommen werden, dass *B. pendula* vorrangig auf ärmeren, mäßig frischen bis frischen Standorten vorkommt. *B. pubescens* bevorzugt wechselfeuchte, vernässte und staunasse Standorte geringer Trophie (GIMINGHAM 1984, PEINADO & MORENO 1989, ELLENBERG 1996). Dennoch betont u. a. SCHMIEDER (1996) das *sympatrische* Vorkommens beider Arten, die in den genannten Fällen in ihrer standörtlichen Einnischung nicht abgrenzbar sind (WAGENITZ 2003). Bezüglich der standörtlichen Beeinflussung morphologischer Merkmale konnten die genannten Autoren keine Belege für die bereits zuvor erwähnten Überprägungen erbringen.

Neben der Unterscheidung beider Birkenarten weisen u. a. SCHMIDT & KLAUSNITZER (2002) darauf hin, dass insbesondere für die Moor-Birke mit *B. pubescens* subsp. *pubescens* (Gewöhnliche Moor-Birke) und *B. pubescens* subsp. *carpatica* (WALDST. et KIT. ex WILLD.) ASCH. et GRAEBN. [Syn.: *B. carpatica* WALDST. & KIT. ex WILLD., *B. pubescens* var. *glabrata* WAHLENB.] (Karpaten-Birke) zwei Unterarten vorliegen, die von einigen Autoren auch als Varietäten ausgewiesen werden. Damit ist ein weiterer Aspekt gegeben, der eine ausschließlich auf morphologischen Merkmalsausprägungen beruhende Artansprache problematisch erscheinen lässt. Diese Ausführungen beziehen sich jedoch vorrangig auf jene Fälle, die keine eindeutige Merkmalsansprache zulassen. Für die eigenen Untersuchungen lassen sich folgende Aussagen zusammenfassen:

- Die vergleichsweise höhere Merkmalskonstanz bei *B. pendula* und die standörtlichen Gegebenheiten (Uf-WM2+/Uf-M2) lassen darauf schließen, dass die vereinfachte

Ansprache der Merkmalsausprägungen als ausreichend gelten kann, um eine für Feldversuche praktikable Unterscheidung der beiden Birkenarten vornehmen zu können.

- Es kann offensichtlich nicht ausgeschlossen werden, dass trotz äußerlich eindeutiger Zuordnung der Verjüngungspflanzen, Hybride vorliegen, die mehrheitlich morphologische Merkmalsausprägungen nur einer Art enthalten.
- Gleiches gilt für die eindeutige Abgrenzbarkeit der standörtlichen Einnischungen beider Arten, die durchaus ein überlagertes (KRÜSSMANN 1960) Vorkommen aufweisen können.

Insgesamt erfolgte die Artunterscheidung im Rahmen der Verjüngungsaufnahmen mit dem Ziel Individuen ausschließen zu können, die augenscheinlich nicht *B. pendula* zuzuordnen sind.

#### **4.1.2 Versuchsaufbau**

Die Unterteilung der Versuchsanlagen zur ganzheitlichen Beschreibung des Verjüngungszyklus von *B. pendula* kann im Methodenteil nachvollzogen werden. Zielstellung des folgenden Abschnitts ist die kritische Prüfung der Versuchsanlagen. Gleichzeitig sollen Fragen der Praktikabilität und Aussagefähigkeit erörtert werden.

##### **4.1.2.1 Auswahl der Untersuchungsflächen**

In Anlehnung an frühere Untersuchungen im Gebiet des Tharandter Waldes, die sich mit der Relevanz der Sand-Birke als Mischbaumart in Fichtenreinbeständen auseinandergesetzt haben, wurden Flächen ausgewählt, die wegen ihrer Standorteigenschaften zu Stabilitätsproblemen für Fichtenaltbestände führen. Gründe sind u. a. temporäre Staunässe und Verdichtungshorizonte (SCHMIDT-VOGT 1987). Angesichts der jüngsten Sturmschäden, die im Januar 2007 durch „Kyrill“ im Tharandter Wald entstanden sind, haben sich diese Bedenken bestätigt. Insbesondere wechselfrische bzw. wechselfeuchte Standorte, die mit Fichtenreinbeständen in einem Alter > 80 Jahre bestockt waren, sind durch Sturmwurf vernichtet worden. Einige Beispiele sind in den nachfolgenden Abbildungen enthalten. Mit großen finanziellen und personellen Aufwendungen wurde und wird gegenwärtig die Wiederbewaldung dieser Bestandesflächen umgesetzt, während vor allem ehemals einzeln eingemischte Sand-Birken auf den Flächen erhalten geblieben sind. Das Verjüngungspotenzial dieser Samenbäume könnte in unterschiedlicher Weise in die waldbauliche Verjüngungsplanung integriert werden, wenn die Kenntnisse ausreichen, um u. a. Fruktifikation, Ausbreitungs- und Keimungspotenzial prognostizieren zu können. Bei der Auswahl geeigneter Fichtenaltbestände für die

Versuchsanlage wurden, neben standörtlichen Aspekten, auch Fragen der Bestandes-homogenität einbezogen.



Abb. 83: Beispiele für Windwurfflächen des Tharandter Waldes, die durch „Kyrill“ 2007 entstanden sind und zuvor mit homogenen Fichtenaltbeständen bestockt waren.

Diese beziehen sich vorrangig auf die vertikale Struktur sowie die höchstens einzelbaumweise Beteiligung von Mischbaumarten wie *P. sylvestris* oder *L. decidua* (siehe Abschnitt 2.2, S.

28). Eine Absicherung dieser Versuchsvorgaben an die Bestandessituation gestaltete sich deutlich unproblematischer als die Vereinbarung von Untersuchungen zur Diasporenausbreitung und gleichzeitig vorgesehenen Aufnahmen zur Keimlings- und Verjüngungsetablierung innerhalb einer Bestandesfläche. Für die geplante Erfassung und Modellierung der Diasporenausbreitung war es notwendig Flächen zu finden, die keinen zu hohen Mischungsanteil an Sand-Birken besaßen. Darüber hinaus sollte die Verteilung der fruktifizierenden Sand-Birken nicht zu stark auf der Fläche geklumpt sein. Die Auswahl einzelbaum- bis truppweiser Mischungsformen war notwendig, um mithilfe der Samenfallen Bestandesbereiche zu identifizieren, die deutliche Entfernungsgradienten zeigen. Gleiches gilt für die einseitig ausgerichtete Erfassung der Diasporen in ihrem räumlichen Bezug zu potenziellen Samenbäumen. Als Beispiele können hier die Untersuchungsflächen C und E genannt werden (Abbildung 84).

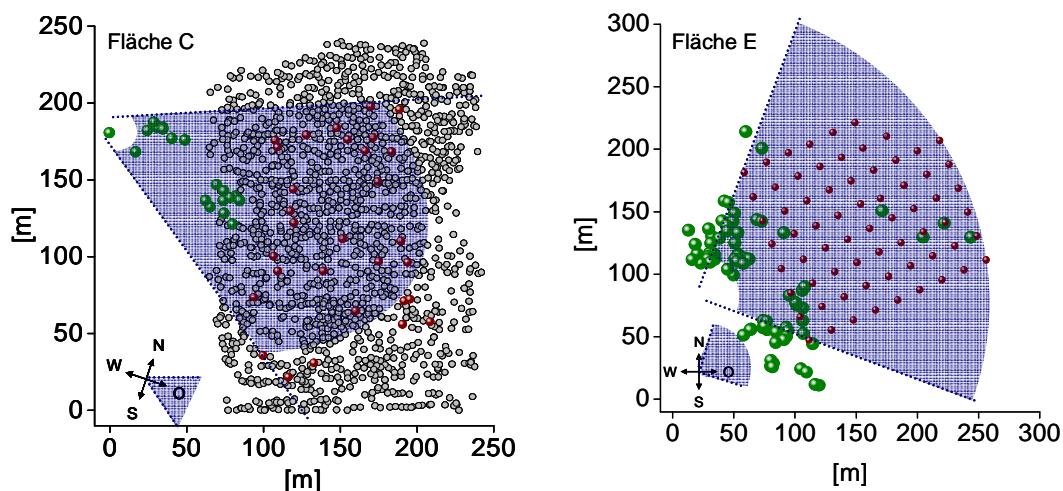


Abb. 84: Darstellung der Problematik einer einseitig ausgerichteten Flächenbeprobung als Grundlage der Ausbreitungsmodellierung (isotrope und anisotrope Modelle) am Beispiel der Untersuchungsflächen C und E. Die Positionen der Samenbäume sind grün gekennzeichnet und die Samenfallen braun.

Anhand der grafischen Darstellungen wird deutlich, dass die Samenbäume auf diesen Flächen vergleichsweise stark geklumpt und mehrheitlich in den angrenzenden Beständen lokalisiert waren. Die anschließende Modellierung isotroper und anisotroper Verteilungen beruht daher auf einem vergleichsweise kleinen räumlichen Ausschnitt gemessen an den potenziellen zirkularen Ausbreitungsmöglichkeiten ( $360^\circ$ ). Die Detailansichten für die beiden dargestellten Beispielflächen enthalten lediglich einen Ausschnitt in süd-östlicher (Fläche C) bzw. nord-östlicher Richtung (Fläche E), der durch das Fallendesign belegt war. Ein Blick auf die Modellierungsergebnisse zeigt, dass sich dieser Umstand teilweise in der Anpassungsgüte für den Gesamtzeitraum auf der Fläche E niederschlägt ( $R^2 = 0,5$ ). Fläche C lässt in der monat-

lichen Modellanpassung des Untersuchungsjahres 2005 Defizite erkennen. Diese lassen sich zusätzlich mit den insgesamt sehr geringen Diasporendichten auf dieser Fläche begründen. Eine abschließende Anmerkung, die Einmessung der Samenbäume betreffend, bezieht sich auf die Festlegung einer Mindestentfernung, um nahezu alle flächenrelevanten Sand-Birken einzubeziehen. Im vorliegenden Fall wurde mit in einer Entfernung von 120 m bis 150 m um die Bestandesfläche bereits ein vergleichsweise großer Bereich gewählt, wenn man bedenkt, dass die berechneten MDD-Werte eine Distanz von 100 m in keinem Fall überschreiten. Fehler in der Modellprognose, die sich aus unberücksichtigten Samenbäumen ergeben könnten, dürften daher als gering einzuschätzen sein.

#### 4.1.2.2 Gefäßversuche

Den methodischen Ausführungen zum Mitscherlich-Gefäßversuch sowie zum Umgang mit gewonnenem Datenmaterial zur Auswertung von Konkurrenz- und Dichteeffekten war bereits zu entnehmen, welche Korrekturen im Versuchsdesign notwendig wurden (S. 34). An dieser Stelle sei auf den Ursprung der Mitscherlich-Gefäße verwiesen, deren Verwendung zunächst auf die Analyse von Wachstumsfaktoren und deren Einfluss auf den Ertrag von Kulturpflanzen, d. h. die landwirtschaftliche Forschung, begrenzt war (MITSCHERLICH 1930; WEISE et al.; IN: MLUV 2006). Eine Verwendung der Mitscherlich-Gefäße für die Untersuchung von Waldbäumen schloss sich jedoch bald an, wie u. a. die zeitnahen Veröffentlichungen von KAMLAH (1929) und COOKE et al. (1931) zeigen. Mit der Anwendung auf veränderte Fragestellungen im Rahmen forstwissenschaftlicher Forschungsfelder sind vielfach längere Verwendungszeiträume verbunden, die neben den Verwendungsvorteilen auch nachteilige Wirkungen für die Versuchsdurchführung verursachen können.

Eine kurze Gegenüberstellung der Vor- und Nachteile von Gefäßversuchen, die, im Rahmen verjüngungsökologischer Untersuchungen, trotz zielorientierter Versuchsanlage auftreten, soll Gegenstand der nachfolgenden Abschnitte sein.

#### Vorteile von Gefäßversuchen für die Bearbeitung konkreter Fragestellungen auf dem Gebiet der Gehölzpflanzen und Verjüngungsforschung:

- Gefäßversuche bieten den Vorteil, einer, je nach Anspruch an die Versuchsanlage, kontrollierten Analyse kausaler Zusammenhänge (HEILMEIER et al. 2000). Einzelne Faktoren oder Ressourcen können nach Bedarf reguliert oder gänzlich unterbunden werden, um die Reaktion der Pflanzen prüfen zu können (RUGE 1966, VÖMEL & VAN DER PAAUW 1972, TEGELBERG et al. 2004, APHALO & RIKALA 2006).

- Es besteht die Möglichkeit, den ursprünglichen Lagerungszustand des Oberbodens bzw. Substrats zu erhalten oder, gegebenenfalls nachträglich, zu modifizieren (SCHRETZENMAYR 1969, HARTIG & LEMKE 2002).
- Insbesondere in sehr frühen Entwicklungsstadien von Pflanzen (Keimung und Keimling), die sowohl auf zeitlicher (tägliche- bis monatliche Einheiten) als auch räumlicher Ebene (z. B. 1 cm<sup>2</sup>) hoch aufgelöste Skalierungseinheiten zu Grunde legen (HARPER 1965, TITUS & DEL MORAL 1998), bieten Gefäßversuche eine sehr gute Möglichkeit zur übersichtlichen und kontrollierten Bearbeitung.
- Ferner sind mehrjährige Untersuchungen unter vergleichbaren Bedingungen (Versuchskontinuität) über das Anlegen von Gefäßversuchen realisierbar. Unter Freilandbedingungen kann die gänzlich unbeeinflusste Anlage dauerhafter Aufnahmeplots nur selten gewährleistet werden.
- Die Etablierung unterschiedlicher Behandlungsvarianten oder die Stratifizierung innerhalb der Versuchsanlage sind leichter umsetzbar als unter Bestandesbedingungen.
- In die Betrachtungen können quantitative und qualitative Parameter in gleicher Weise integriert werden, d. h. eine positionsgenaue Erfassung einzelner Individuen ist leichter handhabbar.

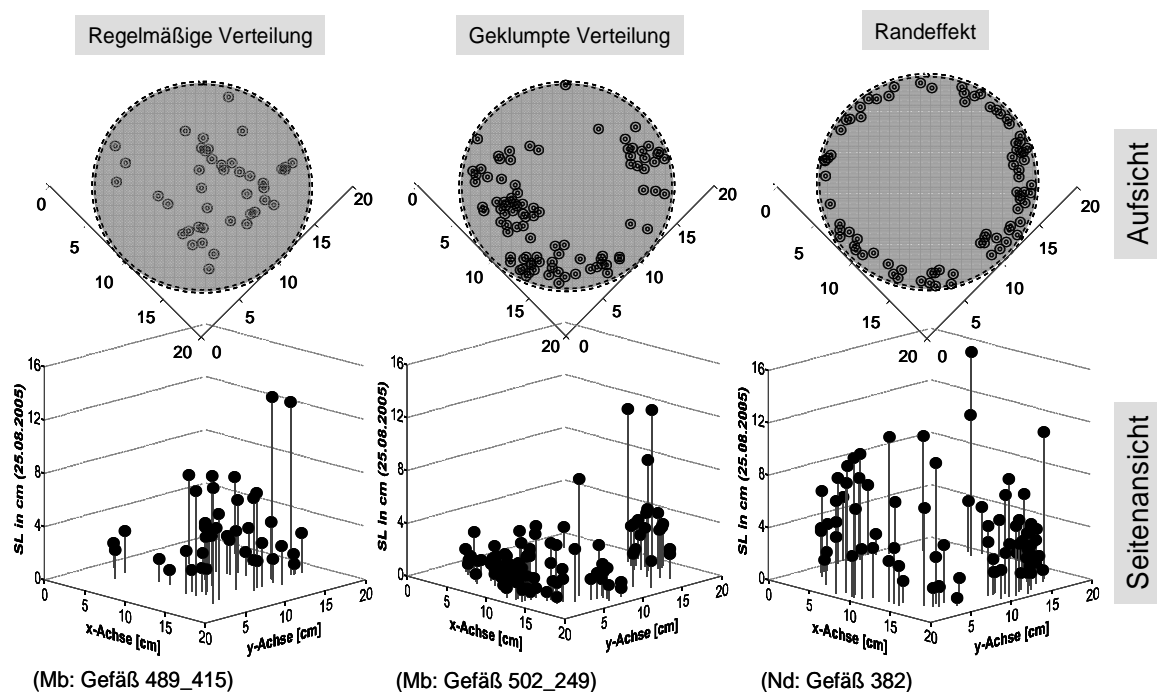


Abb. 85: Beispielhafte Darstellung möglicher Verteilungen von Sand-Birkenkeimlingen auf den Mitscherlich-Gefäßen.

Als **Nachteile** derartiger Versuchsanlagen für die Bearbeitung verjüngungsökologischer Aspekte werden folgende Aussagen angeführt, die z. T. auch in der vorliegenden Arbeit auftraten:

- Eine abgeschlossene Versuchsanlage unter kontrollierten Bedingungen kann, aufgrund einer gezielten Manipulation der Umwelt von Verjüngungspflanzen, nicht mit den Freiland oder Bestandesbindungen gleichgesetzt werden (WEBER-BLASCHKE et al. 2002). Die unmittelbare Übertragbarkeit von Untersuchungsergebnissen ist aus diesem Grund nur sehr bedingt möglich.
- Der Wuchsraum innerhalb eines Gefäßes ist eindeutig definiert, kann sich jedoch bei längerfristigen (mehrjährigen) Untersuchungen als nicht ausreichend erweisen. Von diesem Umstand ist unmittelbar das Wurzelwachstum (vertikal und horizontal), u. U. aber auch die oberirdische Entwicklung der Verjüngungspflanze beeinflusst (Verzweigungsstrukturen, Blattanordnung). Insgesamt besteht daher die Gefahr, dass auftretende Wuchsdepressionen oder Konkurrenzeffekte durch die Wirkung eingeschränkten Wuchsräumens überprägt sind (LYR et al. 1967).
- Die Beschaffenheit des Gefäßes hat einen entscheidenden Einfluss auf Versuchsdurchführung, -bedingungen und die daraus resultierenden Ergebnisse. Neben den verwendeten Gefäßmaterialien, -formen sowie -volumina, bilden der Aufstellungsort, die Verteilung und die Behandlung (Bewässerungs-, Strahlungs- und Temperaturregime) eine entscheidende Rolle.

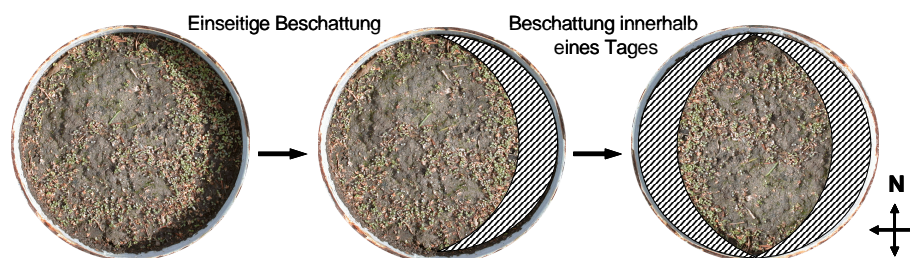


Abb. 86: Darstellung möglicher Randeffekte und der mikrostandörtlichen Rückwirkungen auf die Keimungs- und Etablierungsbedingungen im Mitscherlich-Gefäß.

Hinsichtlich der genutzten Mitscherlich-Gefäße ist abschließend festzustellen, dass in Einzelfällen Randeffekte auftraten. Diese sind auf eine Verdichtung des Substrates bzw. der eingesetzten Bodendeckungsvarianten zurückzuführen. Der Gefäßrand schloss in diesen Fällen nicht mit der Oberfläche der Bodendeckungsvariante ab. Bereits die daraus resultierenden geringfügigen Beschattungen im unmittelbaren Randbereich der Gefäßwand sind als ausreichend anzusehen, um das Mikroklima und somit den Mikrostandort für die Keimung nachhaltig zu beeinflussen (HARPER et al. 1965). Abbildung 86 beschreibt am Beispiel des



Gefäßes 304\_310 (BV: Mineralboden) den Einflussbereich der Beschattung durch den Gefäßrand, der sich darüber hinaus auf das Feuchteregime in den Randzonen des Gefäßes niederschlägt und eine erhöhte Keimlingsdichte verursachen kann. Um diesen Effekt zu vermeiden, ist es bei nachträglicher Betrachtung angebracht, Gefäße zu verwenden, deren Verhältnis zwischen verfügbarer Oberfläche und Randbereich günstiger ausfällt. Kreisförmige Oberflächen erweisen sich in diesem Zusammenhang als nachteilig. Gleiches gilt für das Mikrorelief, das für jedes Mitscherlich-Gefäß individuell ausgeprägt ist, da die ursprüngliche Lagerung der Bodendeckungsvarianten unter Bestandesbedingungen erhalten wurde. Geklumpete Keimlingsverteilungen der Sand-Birke können daher zunächst auf eine vorteilhafte Ausformung des Mikroreliefs zurückgeführt werden (ULANOVA 2000, KNÖRZER 2002). Hinsichtlich des durchwurzelbaren Raumes, definiert durch ein verfügbares Gefäßvolumen von etwa 5.650 cm<sup>3</sup>, ist insbesondere für den Beobachtungszeitraum von 2½ Jahren davon auszugehen, dass hier bereits ein erheblicher Konkurrenzdruck vorliegt (HARMER & ROBERTSON 2003). Dies gilt hauptsächlich, wenn einzelne, besonders vorwüchsige Sand-Birken auf dem jeweiligen Mitscherlich-Gefäß etabliert waren.

#### 4.1.2.3 Bodendeckungsvarianten

Die Auswahl der Bodendeckungsvarianten orientierte sich zunächst an Voruntersuchungen und früheren Arbeiten in naturfernen Fichtenforsten unter vergleichbaren Standorts- und Bestandesbedingungen (SCHLÜTER 1965, SCHRETZENMAYR 1969, SCHMIDT 1993, MÜLLER 2004, HUTH & WAGNER 2006, DENNER 2007, TISCHER 2009). Mit dem Begriff der Bodendeckungsvariante soll verdeutlicht werden, dass die ausgewählten „Boden(be)deckungen“ weder einer rein vegetationskundlichen noch einer bodenkundlichen Definition zuzuordnen sind. Darin liegt eine Begründung, weshalb bereits etablierte Begriffe wie „Fazies“ (FISCHER 1998), „Oberboden“ (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002) oder „Förma“ (KNOERZER 1999) nicht variantenübergreifend verwendet werden konnten. Der vorliegende Untersuchungsansatz folgt nicht vorrangig den Bestrebungen vegetationskundlicher Untersuchungen TÜXENS (1950) und SCHLÜTERS (1965). Die Arbeiten der genannten Autoren besitzen eine herausragende Bedeutung für die Charakterisierung von Forstgesellschaften, um das Vegetationspotenzial dieser stark anthropogen beeinflussten Bestandesbilder zu sammeln und zu systematisieren. Erkenntnisse dieser Arbeiten wurden jedoch unmittelbar in die Auswahl der Bodendeckungsvarianten einbezogen, da sie u. a. belegen, dass es „[...] in überalterten Beständen [...] unter bestimmten Voraussetzungen bei einem Schlußgrad von 0.7 bis 0.5 durch die Faziesbildung von *Deschampsia flexuosa* zur Unterdrückung der spezifischen

*Bodenvegetation in Fichtenforstgesellschaften komme[n]*“ kann (SCHLÜTER 1965). Eine Veränderung der Artenvielfalt insgesamt sowie eine Verschiebung der Stetigkeit und des Deckungsgrades bestimmter Arten werden darüber hinaus als das Endstadium verschiedener Fichten-Forstgesellschaften beschrieben (THOMASIU & PFALZ 1990, LEMKE 1991, WEISBERG et al. 2003). Ausschlaggebend war deshalb die Flächenpräsenz der Bodendeckungsvarianten in den ausgewählten Fichtenaltbeständen des Untersuchungsgebietes, die auf WM2-Standorten der unteren feuchten Lagen angesiedelt waren (HOLEWA 1990). Im Rahmen verjüngungsökologischer Untersuchungen ist die oberflächennahe Beschaffenheit potenzieller Ablagerungsorte für Samen oder Diasporen als entscheidende Einflussgröße anzusehen (HARPER & BENTON 1966, SCHUPP 1995). Mit der erfolgreichen Keimung und einer längeren Entwicklungsdauer, die zur erfolgreichen Etablierung führen kann, tritt an die Stelle der Oberflächenbeschaffenheit auch die Frage nach einem konkurrenzfreien Mikrostandort oder vorhandener Konkurrenz durch Vertreter unterschiedlicher pflanzlicher Gattungen, deren Wirkung sich sowohl unter- als auch oberirdisch entfaltet (KINNAIRD 1974, CASPER & JACKSON 1997, BECKAGE & CLARK 2003). Somit stellt die Auswahl der Bodendeckungsvarianten unter den gegebenen standörtlichen Bedingungen eine Gegenüberstellung zweier Extreme dar. Die Varianten frei gelegter Mineralboden und Nadelstreu zeichnen sich als Bestandesbereiche aus, die keine konkurrierende Vegetation aufweisen, aber dennoch Defizite hinsichtlich der Ressourcenverfügbarkeit aufweisen können. Die Bezeichnung der Bodendeckungsvariante Nadelstreu umschreibt die Ausbildung einer stärkeren L-Lage im Humushorizont wie sie in den noch geschlossenen Bestandesbereichen des Fichtenaltholzes zu erwarten ist (FIEDLER et al. 1985).

Diese sind den Varianten mit *D. flexuosa* und *C. villosa* gegenübergestellt, deren hohes Konkurrenzpotenzial vielfach belegt ist (HEINSDORF 1978, BREDEMEIER & DOHRENBUSCH 1984, HESTER et al. 1991b, HARMER 1996) und im Abschnitt 4.2.4.3 (S. 311) dieser Arbeit eingehend behandelt wird. Aus den Angaben der Vegetationsaufnahmen, die im Ergebnisteil (Abschnitt 3.4.2.4.1, S. 134) dargestellt sind, ist die Präsenz weiterer potenzieller Bodendeckungsvarianten zu entnehmen, deren Abundanz jedoch weitaus geringer ausfällt. Die zusätzliche Auswahl von Bestandesbereichen mit krautiger Vegetation oder vorhandener Verjüngung von *P. abies*, die eine Quantifizierung der Konkurrenz innerhalb der Gehölzverjüngung ermöglicht hätte, würde ein so umfangreiches Versuchsdesign erfordern, das den Rahmen dieser Arbeit übersteigt.

Neben vegetationsgebundenen, verjüngungsökologischen und methodischen Argumenten, die für eine Auswahl der genannten Bodendeckungsvarianten sprechen, erhält die Frage einer

weiterführenden Anwendbarkeit und praktischen Relevanz dieser Bodendeckungsvarianten im Untersuchungsgebiet eine erhebliche Bedeutung (BLANCKMEISTER 1962, LEMKE 1991). In Auflösung begriffene Fichtenaltbestände, deren Stabilität aufgrund langjährig praktizierter Niederdurchforstungen in erster Linie auf einem intakten Bestandesgefüge beruht, sind wegen der standörtlichen Gegebenheiten als besonders gefährdet gegenüber biotischen und abiotischen Schadfaktoren einzuordnen (ZERBE 1992). Aus mittel- bis großflächig wirkenden Störungen entstehen auf wechselfeuchten Standorten mittlerer Trophie Bereiche, die z. B. durch Arten der Kraut- und Strauchschicht wie *C. villosa*, *Epilobium angustifolium* L. (Schmalblättriges Weidenröschen) und *Digitalis purpurea* L. (Roter Fingerhut) dominiert werden (SEYMOUR et al. 2002, LEDER et al. 2007). Die Art der Störung übt dementsprechend einen entscheidenden Einfluss auf zeitliche und räumliche Verteilungen unterschiedlicher Bodendeckungsvarianten aus (BERGER et al. 2004). Mit der Entstehung freigelegter Mineralbodenbereiche ist insbesondere auf großflächigen Windwurfflächen durch aufgestellte Wurzelteller zu rechnen (STEPHENS 1956, JONSSON & ESSEEN 1998, COOPER-ELLIS et al. 1999, ULANOVA 2000). Im Gegensatz dazu stellt der trupp- bis gruppenweise Ausfall von Altbäumen ein besonderes Initial für die Ausweitung bereits vorhandener Bereiche mit *C. villosa*, aber auch *D. flexuosa* dar (JONSSON & ESSEEN 1998, THOMASIIUS & PFALZ 1990, WEISBERG et al. 2003). In Bestandesbereichen, die über lange Zeiträume geschlossen geblieben sind, wird hingegen das kurzzeitige Auftreten dieser Arten nach einer großflächigen Störung weitgehend unterbunden sein (IRRGANG 1988).

Ein weiterer Aspekt, der in diesem Zusammenhang anzuführen ist, steht in unmittelbarem Zusammenhang mit der geteilten Versuchsanlage, die Freiland- und Mitscherlich-Gefäßversuche miteinander vereinbaren sollte (BONNET et al. 2005). Die Gewinnung der Gefäßinhalte unter Erhalt der natürlichen Vegetations- und Substratbeschaffenheit kann für Pflanzen mit ober- und unterirdisch ausgebildeten Verflechtungen der Organe leichter vollzogen werden. Insgesamt wird die Kombination von Freiland- und Gefäßversuchen auf dem Gebiet der Verjüngungsökologie vergleichsweise häufig angewandt. Dies gilt ebenso für die Untersuchung einzelner Phasen des Verjüngungszyklus auf einer Fläche bzw. unter einem einheitlichen Versuchsdesign (NAKASHIZUKA 2001, GIBSON 2006).

### 4.1.3 Klima und Mikrostandort

Zunächst ist hervorzuheben, dass die Klimadaten des Lehrstuhls für Meteorologie vom Ökologischen Messfeld Tharandt eine große Bereicherung darstellt, da sie unter Bestandesbedingungen gewonnen wurden, die den eigenen Versuchsflächen sehr ähnlich und somit repräsentativ für das Untersuchungsgebiet Tharandter Wald sind. Dennoch ist eine Übertragbarkeit und Verschneidung mit den eigenen Messdaten nur sehr bedingt möglich. Diese Verknüpfungsmöglichkeit ist vorrangig auf Abteilungs- bzw. Bestandesebene gegeben wie beispielsweise im Falle der Winddaten. Die räumliche Betrachtungsebene erscheint auch diesbezüglich von großer Bedeutung, trotz eingeschränkter Übertragbarkeit auf die Bestandesebene (GOLDBERG & BERNHOFER 1998, NEBE et al. 1998). Die verwendeten Angaben (Temperatur, relative Luftfeuchte und Wind) in unterschiedlichen Messhöhen (27 m, 30 m, 33 m) im Kronenraum des Fichtenaltbestandes sind nutzbar, um die Relationen der Messgrößen in Abhängigkeit von der vertikalen Bestandesstruktur zu prüfen. Abweichungen, die aufgrund der „Einzigartigkeit“ eines Bestandes auftreten, sind in diesem Zusammenhang schwer zu quantifizieren. Daher bleibt die kritische Suche nach beschreibbaren Größen, die sich zwischen den Beständen unterscheiden und im Rahmen der Ergebnisdiskussion auf den Einzelfall bezogen werden, bestehen. Generell sind folgende Unterschiede zwischen den Bestandesflächen festzuhalten, die sich trotz vergleichbarer Strukturen auf das bestandespezifische Klima auswirken:

- Lage der Bestandesfläche im Gebiet des Tharandter Waldes
- Wuchsklassen und Strukturen angrenzender Bestände
- Struktur des Kronenraumes (Homogenität des Bestandesgefüges, Kronenlänge)
- Mischbaumarten (Verteilung und Arten)
- Homogenität des Standortes

Insbesondere die Kenntnis darüber, dass verjüngungsökologisch relevante Betrachtungseinheiten um ein Vielfaches kleiner aber auch innerhalb eines Bestandes äußerst heterogen ausfallen, führt zur eingeschränkten Übertragbarkeit regionalklimatischer Angaben. Allgemein gehaltene, regionale oder bestandesbezogene Angaben beschreiben lediglich den „klimatischen Rahmen“ für die frühesten Entwicklungsphasen im Verjüngungszyklus. Häufig wird jedoch die Notwendigkeit, diese Heterogenität zu beschreiben und zu quantifizieren, unterschätzt (HARPER 1977, MESSAOUD & HOULE 2006). Trotz umfänglicher Diskussionen zur Mischbestandsbegründung, Konkurrenzregulierung und Artenvielfalt verfolgen nur wenige fachübergreifende Arbeiten die räumliche Erfassung dieser kleinmaßstäblichen He-

terogenität (NICOTRA et al. 1999, DUBÉ et al. 2001, CARLI & DRESCHER 2002, SCHUA et al. 2007, TISCHER 2009).

Eine Erfassung mikrostandörtlich entscheidender Einflussfaktoren für Keimung, Wachstum und Mortalität von Verjüngungspflanzen bezieht neben den Bodendeckungsvarianten das Strahlungs- und Feuchteregime ein. Auch in diesem Zusammenhang erscheint es ratsam, die verwendeten Begriffe nochmals einer Prüfung zu unterziehen. Auch hier sind spezifische Unterschiede, bezogen auf die Entwicklungsstadien, zu berücksichtigen. Zum Zeitpunkt der Diasporenablagerung bilden die bereits erwähnten „*Schutzstellen*“ oder „*safe sites*“ entscheidende räumliche Einflussbereiche mit punktuell optimalen Keimungsbedingungen, die weder durch Prädatoren, Pathogene oder toxische Bodenbedingungen beeinflusst sind (HARPER et al. 1961, SCHUPP 1995). Die Wahrscheinlichkeit zum Überleben der Samen auf diesen Standorten ist, im Vergleich zu anderen Bereichen innerhalb desselben Bestandes, als hoch einzuschätzen. Nach erfolgreicher Keimung und anschließender Entwicklung, die jedoch nicht mit einer erfolgreichen Etablierung gleichzusetzen ist, wächst der räumliche Einflussbereich des einzelnen Individuums in gleichem Maße wie der Wuchs- und Standraum der Pflanze (FOWLER 1988). Die vielfach verwendeten Begriffskombinationen Mikrostandort, Mikroklima oder Mikrohabitat sind meist nicht exakt räumlich quantifizierbar (JONES 1983). Daher wurden sie bereits 1911 von KRAUS als begrenzte räumliche Einheiten beschrieben, die sich je nach Beschaffenheit von den durchschnittlichen Bedingungen der Landschaft bzw. Landschaftseinheit unterscheiden. In der gegenwärtigen Diskussion werden sowohl in klimatologischer (WEISCHET & ENDLICHER 2008) als auch meteorologischer Hinsicht (BENDIX 2004) horizontale, vertikale und zeitliche Skalen für eine Definition des Mikroklimas herangezogen, die den bodennahen Luftraum charakterisieren. Die horizontalen Einheiten liegen zwischen 1 cm und 100 m, während die vertikale Skala zur mikroklimatischen Abgrenzung in einem Bereich zwischen 1 cm und 10 m angesiedelt ist (WEISCHET & ENDLICHER 2008). Als zeitliche Betrachtungseinheit unter klimatischen Gesichtspunkten gilt hier eine Spanne zwischen einer Sekunde und einer Minute, die jedoch ohne entsprechende Messgeräte kaum in dieser Genauigkeit zu dokumentieren ist. Ferner ist davon auszugehen, dass insbesondere die Strahlungsbilanz, die Bodenoberfläche sowie die Bodenbedeckung direkten Einfluss auf das Mikroklima ausüben (KUTTLER 2005). Die Bodenoberfläche (ohne eine lebende Pflanzendecke), häufig auch als Mikrorelief beschrieben, gilt im Rahmen von Feldaufnahmen ebenfalls als schwer erfassbar, da für eine exakte Beschreibung dreidimensionale Koordinaten in hoher Auflösung erforderlich sind (LORENZ 2003). Erst mit der Entwicklung neuer Technologien (z. B. das Verfahren „*laser scanning*“) eröffnen sich zu-

künftig Perspektiven für eine Umsetzung dieser hohen Anforderungen an Freilandmessungen mit sehr feiner Skalierungseinheit (VÀZQUEZ et al. 2005). Ein Verschneiden der räumlichen Angaben des Mikroreliefs mit entsprechenden Angaben zu Feuchte, Temperatur und Strahlungszutritt in gleicher räumlicher Auflösung wären jedoch notwendig, um beispielsweise “*safe sites*“ in der Größe eines Birkensamens beschreiben zu können. In diesem Sinne müsste jener Mikrostandort definiert werden, der die Gesamtheit einwirkender Umweltbedingungen umfasst, welche sich auf das Pflanzenwachstum niederschlagen (Bodenkundliche Kartieranleitung 2005). Da eine derartige Technik bisher nicht verfügbar ist, verfolgen die durchgeführten Strahlungs- und Feuchtemessungen, in Anlehnung an die Definitionen von *Mikro*-Einheiten, eine Abbildung bestehender Heterogenität, die wesentlich von den allgemeinen Angaben auf regionaler oder bestandesbezogener Ebene abweichen.

### Strahlungsmessungen

Strahlungsmessungen, die relative Anteile der Freilandstrahlung innerhalb eines Bestandes ermitteln, werden seit geraumer Zeit unter ökologischen bzw. pflanzenphysiologischen Gesichtspunkten durchgeführt (CIESLAR 1904, EVANS & COOMBE 1959, ANDERSON 1964, MITSCHERLICH 1967, DOHRENBUSCH 1987, AMMER 1996). Die genaue Zielsetzung entsprechender Arbeiten erweist sich hingegen ebenso vielgestaltig wie die verfügbaren Messmethoden und Messgeräte. WAGNER et al. (2004) geben in ihrer zusammenfassenden Darstellung „*Hinweise zur Erfassung von Strahlung und Kronenraumstrukturen*“ einen Überblick der gegenwärtigen technischen Möglichkeiten, dem damit verbundenen finanziellen Aufwand und der erreichbaren Messgenauigkeit. Ferner werden die Vor- und Nachteile unterschiedlicher Messverfahren beschrieben. Aufgrund dieser umfassenden methodischen Abhandlung der genannten Autoren sollen die nachfolgenden Ausführungen auf die Messtechnik der hier vorliegenden Arbeit begrenzt bleiben. Die hemisphärische Fotografie stellt eine Momentanmessung dar, die Strahlungskomponenten im Wellenlängenbereich 380 nm bis 700 nm (Farbe: violett bis tiefrot, n. SITTE et al. 1998) an einem festgelegten Messpunkt erfasst. Kontinuierliche Messungen können im Gegensatz dazu durch den Einsatz von PAR-Sensoren realisiert werden (DOHRENBUSCH 1995). Ein Umsetzen der Messeinrichtung zwischen den Aufnahmeplots eines Bestandes war zur Abbildung der Strahlungsbedingungen auf den drei Hauptuntersuchungsflächen (A bis C) unbedingt notwendig und mithilfe der “*fisheye*“ - Ausstattung leicht umzusetzen. Auf diesem Wege ist die Quantifizierung der Heterogenität bodennah verfügbarer, photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR-Strahlung) möglich. Die ausgebildeten Bodendeckungsvarianten  $N_d$ ,  $C_v$  und  $D_f$  sowie Wachstum und Ver-

jüngungsdichte der Sand-Birken zeigen das Ergebnis dieses Strahlungszutritts (MITSCHERLICH et al. 1967, EBER 1972, HALE 2004, MESSAOUD & HOULE 2006). Die gegenwärtigen Einschränkungen dieser Messtechnik liegen einerseits in der Abhängigkeit von Witterungsbedingungen, andererseits in der rechnergestützten Bildauswertung, die auf einer Zuordnung von Grauwerten beruht (WAGNER & NAGEL 1992). Mit subjektiven Fehlern in der Festlegung der Grauwertabgrenzungen ist im Rahmen der Bildauswertung zu rechnen (WAGNER 1994, WAGNER 1998, HALE & EDWARDS 2001). Um diese kritischen Bereiche zu reduzieren, muss eine möglichst homogene Bewölkung zum Zeitpunkt der Aufnahme garantiert werden (LIEFFERS et al. 1999, SCHWALBE et al. 2006). Dies bedeutet sowohl für die zeitliche und räumliche Flexibilität als auch für die Einsatzplanung eine zusätzliche Belastung (DOHRENBUSCH 1995). Die erforderlichen Referenzmessungen unter Freilandbedingungen können ebenfalls mit Problemen behaftet sein, wenn auch im weiteren Umfeld der Untersuchungsflächen keine Freiflächenbedingungen vorzufinden sind. Darüber hinaus können Ungenauigkeiten auftreten, die zu erwarten sind, wenn in den geschlossenen Bereichen des Fichtenreinbestandes Beleuchtungsstärken von weniger als 10 % der Freilandstrahlung erreicht werden (RICH et al. 1993). Trotz der genannten Fehlerpotenziale, die bei unsachgemäßem bzw. ungeübtem Gebrauch der Technik auftreten können, stellt die Hemisphärische Fotografie gegenwärtig das flexibelste System zur Strahlungsmessung in Waldökosystemen dar (GRACE 1991, HALE 2002). Die Anwendung hemisphärischer Fotos zur Beschreibung mikrostandörtlicher Heterogenität ist u. a. von HARI et al. (1981), CANHAM et al. (1990), TURNER (1990), WANG (2000) und COLLET et al. (2001) erfolgreich praktiziert worden. Aus diesem Grund beruht auch die aktuelle Forschung, nach einer Weiterentwicklung dieser bewährten Technik, auf einer Auswertungsoptimierung durch Umstellung der Aufnahmetechnik von analogen auf digitale Systeme (HALE & EDWARDS 2002, SCHWALBE et al. 2006).

Abschließend ist darauf zu verweisen, dass aufgrund eines außerplanmäßigen Eingriffs in einigen Teilen des Fichtenaltbestandes der Fläche B, mithilfe der Stammfußkoordinaten bereits gefällter Individuen und flächenrepräsentativer Altbaumparameter (Stammverteilungspläne, Kronenraumstrukturen) eine Rekonstruktion der ursprünglichen Strahlungssituation notwendig wurde, da die hemisphärischen Fotos erst nach dem Eingriff erstellt werden konnten. Diese Umrechnung der Messwerte auf der Untersuchungsfläche B wurde mithilfe des Programms tRAYci von BRUNNER (1994) durchgeführt, das die Option zur Modellierung der Strahlungsverfügbarkeit mithilfe vorhandener Stammfußkoordinaten des Altbestandes besitzt (BRUNNER 1998, WAGNER et al. 2004).

### Feuchtemessungen

Aufgrund der erheblichen Anschaffungskosten gestaltet sich die Auswahl der Messgeräte für eine sowohl temporäre als auch räumlich flexible Feuchtemessung noch immer sehr eingeschränkt (HILLEL 2004). Da die Versuchsflächen für jedermann frei zugänglich und somit vor Beschädigungen nicht geschützt waren, konnten keine fest installierten Messeinrichtungen verwendet werden. Neben der in dieser Arbeit verwendeten Frequency Domain Reflectometry (FDR-Sonde), stehen gegenwärtig folgende Messsysteme zur Ermittlung der Bodenfeuchte, des Bodenwassergehaltes (Vol-%, Masse-%) und der Wasserleitfähigkeit zur Verfügung:

- TDR-Sonde (*Time - Domain Reflectometry*)
- Tensiometer & Mikro-Tensiometer,
- Gipsblock- oder Nylonelektroden,
- Neutronensonden,
- *Gamma-Ray* Absorption,
- *Microwave remote sensing*.

Deren Anwendbarkeit musste jedoch aus den genannten Gründen verworfen werden (SCHACHTSCHABEL et al. 2002, HOUSER 2003, SCIPAL et al. 2005, TISCHER 2009). Unabhängig von den verwendeten Messverfahren verweisen viele Arbeiten auf den bestehenden Konflikt zwischen der Bedeutung des Bodenfeuchteregimes im Rahmen ökologischer Forschung und der noch immer begrenzten technischen Genauigkeit bzw. Umsetzbarkeit, woraus sich wiederum erhebliche Einschränkungen für die Modellierung des Bodenwasserhaushaltes ergeben (MENGES et al. 1991, KADMON 1993, PULLIAM 2000, TISCHER 2009). Dennoch erfüllen FDR-Sonden über punktgenaue Messungen zunächst die gewünschte Genauigkeit (GEIB 1995) verjüngungs- und vegetationskundlich orientierter Untersuchungen, die auf Ebene des Mikrostandortes arbeiten. Als methodische Problemschwerpunkte können nach eigener Erfahrung und durch andere Untersuchungen folgende Sachverhalte festgehalten werden:

- Kleinräumig heterogene Bedingungen können auch mit diesem Verfahren nur unzureichend erfasst werden, da für Wiederholungsmessungen ein unberührter Messpunkt verwendet werden muss (NORDMANN 2006, TISCHER 2009).
- Die Streuungen der Angaben zur relativen Feuchte für ausgewählte Bodendeckungsvarianten sind selbst innerhalb einer Variante erheblich (MESSAOUD & HOULE 2006).
- Die vertikale Einstichtiefe der FDR-Sonde (6 cm) beinhaltet unvorhersehbare Größen wie die Humusform (Mächtigkeit und Lagerungsdichte der einzelnen Humushorizonte),



oberflächennahe Starkwurzeln der Altbäume, Skelettanteile, Hohlräume und den heterogenen Bewuchs durch die Bodenvegetation (MALICKI et al. 1996, PAGE & CAMERON 2006).

- Ferner ist eine tatsächlich oberflächennahe Feuchteermittlung, die in entscheidendem Maße den Keimungsvorgang beeinflusst, nicht möglich. AYDIN (2005) wählt daher als Kompromiss ein so genanntes Mikro-Tensiometer mit einer Einstichtiefe von 1 cm, der sich jedoch in der Messgenauigkeit widerspiegelt.

Aus all diesen Einschränkungen und Fehlerpotenzialen leitet sich die Verwendung relativer Feuchtwerte ab, die lediglich eine Orientierungshilfe zur Einschätzung des Feuchteregimes in der jeweiligen Bodendeckungsvariante darstellen.

#### 4.1.4 Samenbäume und Bestimmung des Fruchtbehangs

Im Rahmen waldbaulicher Bestandesbehandlungen verfolgt die Ermittlung des Fruchtbehangs bzw. der Samenproduktion von Waldbäumen mehrheitlich die Zielsetzung einer genauen Prognose des zu erwartenden Verjüngungspotenzials (LÜPKE & RÖHRIG 1972). Waldbauliche Maßnahmen, wie die gezielte Förderung von Samenbäumen vor Einleitung der eigentlichen Verjüngungsetablierung, sind gleichermaßen an eine Einschätzung des Fruktifikationspotenzials geknüpft, wie anschließend durchgeführte Bodenbearbeitungen bzw. Mineralbodenfreilegungen (DOHRENBUSCH 1990, KARLSSON 1996, KARLSSON 2001). Häufig sind auch Fragen der genotypischen und phänotypischen Eignung fruktifizierender Samenbäume im Vorfeld gezielter Maßnahmen zu prüfen (GOTO et al. 2004, TRUONG et al. 2007). Letztendlich ist aber die gezielte Saatgutgewinnung ein bedeutendes Instrument der gegenwärtigen ökologisch und ökonomisch orientierten Waldbaupraxis (ROHMEDE 1972). Aus den genannten Gründen ergeben sich umfangreiche Bestrebungen, die darauf abzielen, Fruktifikationsmechanismen und -ereignisse mit hoher Präzision einschätzen zu können. Wenngleich die Sand-Birke häufig als Baumart beschrieben wird, die stets in umfangreichem Maße fruktifiziert, so ist es dennoch von Bedeutung diese Aussage zu prüfen und das Fruktifikationspotenzial vorhandener Samenbäume mithilfe praxisrelevanter Parameter abschätzen zu können. Eine ausschließlich visuelle Einschätzung des Fruchtbehangs wie sie beispielsweise für Buche, Eiche oder Nadelbaumarten beschrieben wird (LÜPKE & RÖHRIG 1972, PERRY & THILL 1999, GREENBERG & PARRESOL 2000, KARLSSON 2000), ist angesichts der vergleichsweise kleinen Zapfen von *B. pendula* nicht praktikabel. Der Fehler bei einer Zählung am stehenden Samenbaum ist aufgrund der Zapfengröße und der eingeschränkten Sichtverhältnisse in den

voll belaubten Baum als äußerst hoch einzuschätzen. Daher boten sich die folgenden methodischen Ansätze zur Erfassung des Fruktifikationspotenzials an:

- die vollständige Beerntung des gefälltten Baumes,
- die stichprobenorientierte Beprobung einzelner Kronensegmente zur Ableitung allometrischer Beziehungen für weiterführende Schätzungen,
- das Aufstellen von Samenfallen zur Rekonstruktion des Fruktifikations -und Ausbreitungspotenzials mittels Modellprognosen, die ebenfalls auf allometrischen Beziehungen beruhen.

Die noch immer vorherrschenden Defizite bei der Einschätzung der Fruktifikation von Waldbäumen lassen darauf schließen, dass bisher keine der genannten Methoden ein absolut sicheres und zugleich rationales Instrument zur Fruktifikationseinschätzung bildet. Obwohl für einzelne Baumarten bereits gute Prognosemechanismen entwickelt wurden, die aus den genannten Gründen eine Ansprache der Fruktifikationsmenge vereinfachen, kann diese Aussage nicht baumarten- und standortsübergreifend gelten. Jede dieser Methoden weist bezüglich der Umsetzung oder Vorhersagegenauigkeit Schwachpunkte auf, die nachfolgend kurz diskutiert werden sollen.

Eine **vollständige Beerntung** gefälltter Sand-Birken erreichte mit Sicherheit die größte Präzision in der Abschätzung des Fruchtbehangs, bedeutet jedoch den Verlust der Samenbäume, der eine Wiederholungsaufnahme und damit eine Untersuchung der zeitlichen Fruktifikationsdynamik unmöglich macht (KARLSSON 2000, HAGEMEIER 2002). Andererseits ist der extreme Zeitaufwand bei der Beerntung anzuführen, der für die von uns beernteten Altbäume der Sand-Birke etwa 2 bis 3 Tage pro Baum umfasste (SCHWARZE 2006). Da das Jahr 2006 kein starkes Samenjahr für *B. pendula* war und bewusst Bäume aller soziologischer Klassen nach KRAFT beerntet wurden, ist durchaus von einer weiteren Erhöhung des Zeitbedarfs in Jahren umfangreicher Fruktifikation auszugehen. Bedeutsam bei diesem Verfahren ist außerdem der Fällzeitpunkt. Die Reife der Diasporen am Baum sollte nicht soweit fortgeschritten sein, dass sich ein Großteil der Samen während des Fällvorganges ablöst. Hierin liegt das größte Fehlerpotenzial dieser Methode. Eine reale Einschätzung des Reifezustandes ist am stehenden Baum wiederum nicht ganz unproblematisch. Es ist daher für derartige Versuche anzuraten, den Fällzeitpunkt möglichst früh (Juni-August) anzusetzen, wenn im Anschluss keine Keimprüfungen geplant sind.

Ein **stichprobenbasiertes Vorgehen** bietet stets den Vorteil einer Zeitersparnis bei gleichzeitig hoher Schätzgenauigkeit. Daher gelangte u. a. das Programm BRANCH von CANCINO (2003) zur Anwendung. Dieses geht auf das "**Randomized Branch Sampling**" (RBS) zurück

und wurde bereits 1955 von JESSEN zur Schätzung von Fruktifikationsmengen im Obstbau entwickelt. Wie zuvor im Methodenteil (Abschnitt 2.3.4, S. 38) kurz dargestellt und in der Arbeit von CANCINO (2003) detailliert beschrieben, beruht die Auswahl so genannter Pfade an einem Baum, die anschließend beprobt werden, auf zuvor festgelegten Stichprobenverfahren der Wahrscheinlichkeitsrechnung (ZmZ, ZoZ etc.). Als ein Hauptproblem in der Anwendung ergab sich das völlige Fehlen von Vorinformationen, d. h. die bisherige Erprobung des Verfahrens erfolgte, mit Ausnahme der vergleichsweise großfrüchtigen Eberesche (*Sorbus aucuparia* L.), ausschließlich an Nadelbaumarten (CANCINO 2003). Weitere Gründe, die zu einer Modifikation des Stichprobenverfahrens führten, liegen vorrangig in der Kronen- und Verzweigungsstruktur der beprobten Altbäume (Sand-Birke). SCHWARZE (2006) beschreibt in ihrer Diplomarbeit hinsichtlich der Stichprobenauswahl, die durch Verwendung des Programms BRANCH vorgegeben wurde, das Auftreten einer äußerst einseitigen bzw. partiellen Beprobung der Krone. Diese lässt sich anhand der vorhandenen Ausformung der Sand-Birkenkronen durch die mehr als 80 Jahre wirkende Konkurrenz von *P. abies* begründen (HEMERY et al. 2005). Heterogene Kronenausbildungen von *B. pendula* treten sowohl in der vertikalen als auch horizontalen (Licht- und Schattenkrone) Ebene auf und können, je nach ausgewähltem Stichprobenpfad entsprechende Über- und Unterschätzungen bezüglich des Fruchtbehangs einer Einzelbirke verursachen (HAGEMEIER 2002). Aus den genannten Gründen erfolgte die Einteilung in mehrere repräsentative Straten, die bereits im Vorfeld so gewählt wurden, dass die Beprobung innerhalb der Krone nach dem Verfahren von CANCINO (2003) durchgeführt werden konnte. Für die Festlegung eines maximalen Segmentdurchmessers als Kappungsgrenze für die Segmentbeprobung waren ebenfalls keine Voruntersuchungen vorhanden, deshalb beruht der verwendete Durchmesser von  $\leq 2$  cm auf eigenen Voruntersuchungen. Die gewonnenen Ergebnisse zeigen jedoch (siehe Abschnitt 3.2.2, S. 81), dass aufgrund der Verzweigungsstrukturen ein geringerer Segmentdurchmesser zur Schätzung des Fruchtbehangs ausgereicht hätte, um gleichzeitig den Messaufwand zu reduzieren (KAITANIEMI & RUOHOMÄKI 2003). Insgesamt lässt sich für das stichprobenbasierte Vorgehen und die Schätzung verschiedener Kronenparameter auf der Grundlage allometrischer Beziehungen eine parameterabhängige Eignung dieser Verfahren feststellen. Insbesondere die Schätzung der Blütenbildung und Fruktifikation ist neben endogenen Faktoren stark durch temporär wirkende äußere Einflüsse wie Temperatur, relative Luftfeuchte und Konkurrenz im Kronenraum überprägt, was eine Schätzgenauigkeit, die ausschließlich auf allometrischen Beziehungen beruht, stark beeinflussen kann. Daher erscheint die wiederholte Erfassung der Fruktifikation mithilfe von **Samenfallen** auch in einem

abschließenden Vergleich der Methoden besonders geeignet, um sowohl zeitliche Schwankungen als auch das räumliche Ausbreitungspotenzial abzubilden. Ein Verfahren, das bereits unter den verschiedensten Rahmenbedingungen (Region, Untersuchungsflächen, Baumarten) angewandt wurde: SARVAS (1948), LÜPKE & RÖHRIG (1972), GREENE et al. (1999), KARLSSON (2001) und WAGNER et al. (2004). Eine Aussage zur Genauigkeit bei der Anwendung von Fallenfängen erfolgt durch Fruktifikationsschätzungen, deren Basis der Durchmesser ist. Darüber hinaus ist der Einsatz von Modellen notwendig, um über räumliche Wahrscheinlichkeiten (positionsabhängig) eine Zuordnung der Fallenfänge zu einem potenziellen Samenbaum (durchmesser- oder dimensionsabhängig) herstellen zu können (RIBBENS et al. 1994, GREENE et al. 2004). Das Vorhandensein einer entsprechenden *software* wie sie das Programm WALDSTAT darstellt, sollte in jedem Fall gewährleistet sein, wengleich sich die verwendeten Funktionen zur räumlichen Modellierung (siehe Abschnitt 2.3.5.2, S. 43) erheblich unterscheiden können (BULLOCK & CLARKE 2000, DALLING et al. 2002).

#### 4.1.4.1 Modellierung der Diasporenausbreitung

Im Rahmen der Methodendiskussion zur Modellierung der Diasporenausbreitung sollen folgende Ansätze nochmals kritisch hinterfragt werden:

- Ist die Wahl der Log-Normalfunktion für die Modellierung anemochor verbreiteter Baumarten wie *B. pendula* gerechtfertigt?
- Welchen Einfluss auf das Modell üben die zu Grunde gelegten Allometrien und die art-spezifische Geschlechterverteilung von Baumarten aus?
- Wie sind die Streuungen für die ermittelten Funktionsparameter zu bewerten?
- Welche Schätzgenauigkeit wird mit Blick auf die maximalen Ausbreitungsdistanzen (Fernausbreitung) erreicht?

Die Vielfalt an unterschiedlichen Modellansätzen (Log-Normalfunktion, Weibull-Funktion, Exponential-Funktion, 2Dt-Funktion) führt stets zu ebenso umfänglichen Diskussionen um die richtige Verwendung der Modelle (GREENE et al. 2004). Als fundamentalste Annahme gilt nach CANHAM & URIARTE (2006), dass die Dichte von Diasporen oder Samen zunächst mit zunehmender Entfernung vom Samenbaum monoton fällt. Ausnahmen sind häufig bei zoochor verbreiteten Arten oder auch bei sekundärer Ausbreitung anemochorer Arten zu beobachten (MATLACK 1989, PORTNOY & WILLSON 1993). Ein wesentlicher Unterschied zwischen den beiden hauptsächlich verwendeten Modellansätzen Log-Normal und Negativ-Exponential, zur Darstellung der distanzabhängigen Diasporenausbreitung besteht in der Position höchster Ablagerungsdichten. Aus diesem Grund präferieren u. a. GREENE &

CALOGEROPOULOS (In: BULLOCK et al. 2002) und GREENE et al. (2004) die Log-Normalfunktion, da sie ein punktuell Dichtemaximum erst in einiger Entfernung vom Samenbaum vorfinden. Die genannten Autoren identifizierten in ihren Modellprüfungen mithilfe der Likelihood-Methoden und des Strafterms (AIC) eine besonders gute Anpassung an die empirisch gewonnenen Daten unterschiedlicher Pflanzenarten.

Obwohl der Ansatz einer Ausbreitungsfunktion, die einen vom Samenbaum verlagerten höchsten Dichtewert aufweist, für anemochore Arten als besonders plausibel beschrieben wird (FRIES 1984), existieren viele Veröffentlichungen, die eine Exponential-Funktion verwenden (für *Betula* spp. u. a. BJORKBOM 1971, KARLSSON 2001, TANAKA & KOMINAMI, In: NAKSHIZUKA 2002). Wie an den Beispieldarstellungen der Abbildung 87 erkennbar ist, belegen die Parameter der eigenen Modellanpassungen (isotrop) die Verschiebung der höchsten Dichte in einiger Entfernung vom Samenbaum.

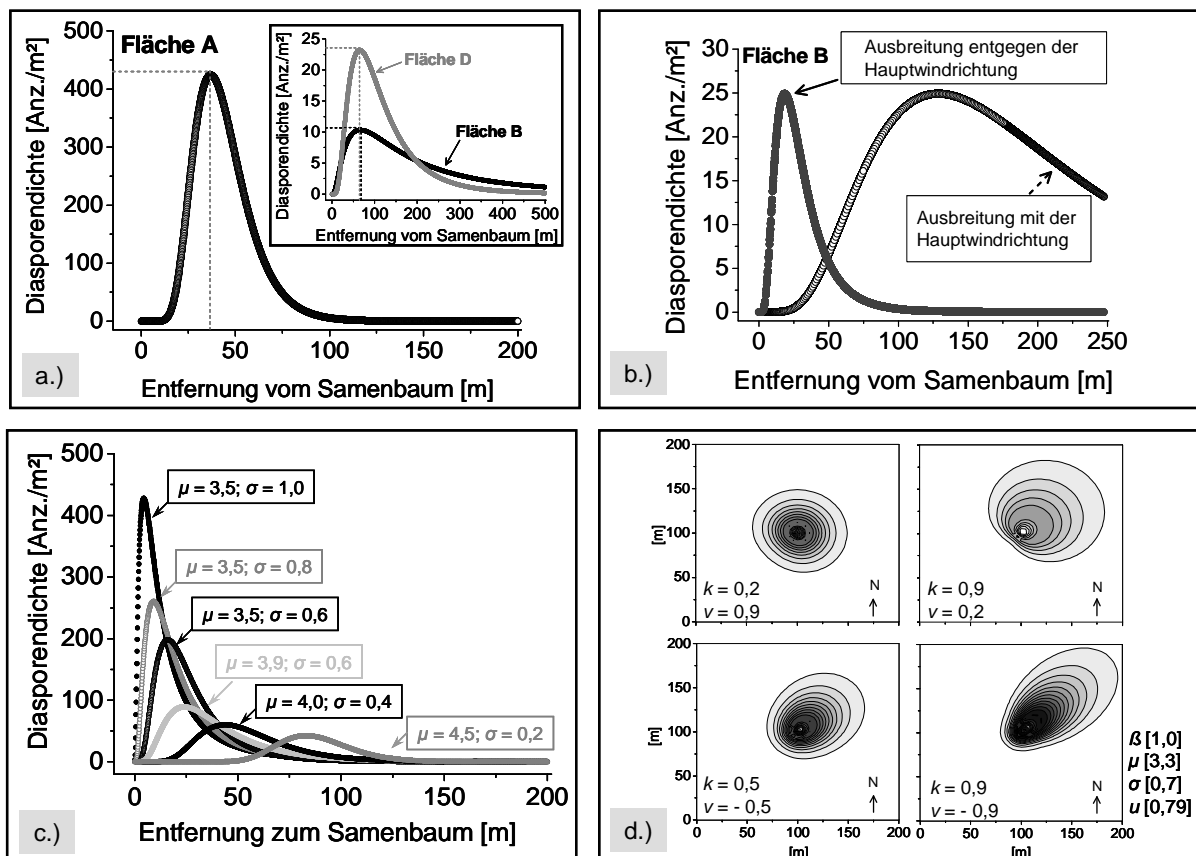


Abb. 87: a.) Beispielhafte Darstellungen für die unterschiedliche Entfernung der maximalen Ausbreitungsdichte vom Samenbaum, die mithilfe des isotropen Modellansatzes und der Log-Normalfunktion darstellbar sind; b.) Verlagerung der maximalen Ausbreitungsdichte in Abhängigkeit von der Windrichtung im anisotropen Fall; c.) Wirkungsweise der Parameter  $\mu$  und  $\sigma$  auf den Funktionsverlauf der Log-Normalfunktion; d.) Wirkungsweise der Parameter  $k$  (Konzentrationsmaß) und  $v$  zur Darstellung der räumlichen Ausbreitung im anisotropen Modellansatz. (Dunkle Bereiche kennzeichnen eine hohe Diasporendichte.)

Die Anwendung der Log-Normalfunktion erscheint vor diesem Hintergrund gerechtfertigt. Dies gilt umso mehr, wenn außerdem der Richtungseffekt berücksichtigt wird. WILLSON & TRAVESET (In: FENNER 2000) führen außerdem an: “*The nature of source (single or multiple individuals) can influence the location of the peak of the curve, [...]*.” Hinsichtlich der biotischen Einflussgrößen innerhalb des Modells (Allometrie zwischen BHD und Fruktifikation) soll an dieser Stelle lediglich erwähnt werden, dass *B. pendula* als Vertreter monözischer (einhäusiger) Baumarten zunächst durchaus geeignet ist, eine derartige Abhängigkeit unterstellen zu können. Dies trifft beispielsweise bei polygamen Arten (z. B. Triözie, Gynodiözie oder Androdiözie der Esche, n. SCHÜTT et al. 1992) nur bedingt zu und erfordert daher eine nochmalige Auswahl tatsächlich fruktifizierender Samenbäume (WAGNER 1997). Dennoch verweisen u. a. CANHAM & URIARTE (2006, S. 66) auf folgende Problematik: “*Finally, it is worth noting that none of the recently published analyses or the tests described here allow for functional relationships that are either asymptotic (i.e., fecundity reaches a plateau at some size), or in which fecundity actually declines at some point with increasing size (senescence)*”. Insgesamt fordern die genannten Autoren daher aus methodischen Gründen eine möglichst breite Durchmesserspreitung der potenziellen Samenbäume. Ferner heben CANHAM & URIARTE (2006) den Widerspruch einer derartig gezielten Auswahl zum Zufallsprinzip des methodischen Ansatzes hervor. Dieser Anspruch konnte in den eigenen Untersuchungen überwiegend umgesetzt werden. Das ist den Streuungen in den Samenbaumdaten in Abschnitt 3.2.1 (S. 78) zu entnehmen. Darüber hinaus wurde sichergestellt, dass ausschließlich fruktifizierende Samenbäume in die Betrachtungen einbezogen wurden, wengleich das Problem einsetzender Seneszenz, angesichts des hohen Alters für eine Pionierbaumart wie *B. pendula*, durchaus besteht. Alle weiteren samenbaumabhängigen Faktoren, die sich teilweise auch auf die Modellschätzungen auswirken, sind Bestandteil der Diskussion im Abschnitt 4.2.1.2 (S. 237). Eine unmittelbare Bewertung der ermittelten Parameter, die zur Beschreibung der Ausbreitungsfunktion dienen, ist aufgrund fehlender Untersuchungen mit identischem Modellansatz schwierig. Häufig sind auch die Modellparameter unzureichend dokumentiert, sodass auch bei Verwendung der Log-Normalfunktion kein Vergleich möglich ist. Allein in der Untersuchung von WAGNER et al. (2004) wurde eine identische Methodik für die Diasporenausbreitung von *B. pendula* angewendet. Sowohl für das isotrope als auch für das anisotrope Modell ergaben sich in der einzelbaum-basierten Untersuchung von WAGNER et al. (2004) für die Parameter  $\mu$  und  $\sigma$  Werte von  $\approx 3$  bzw.  $\approx 1$ . Die Modellanpassungen der Ausbreitungsfunktionen für die Sand-Birken des Tharandter Waldes zeigen deutlich flächenspezifische Unterschiede in den Parametern, die

auch in der zeitlichen Auflösung bestehen bleiben. Erkennbar ist die Verringerung der Werte für  $\mu$  in den anisotropen Modellen im Vergleich zum isotropen Modell. Ein Sachverhalt, der auch in den Modellanpassungen von WAGNER et al. (2004) auftritt. In den Abbildungen 87c.) und d.) können Bedeutung und Wirkung der Parameter nochmals nachvollzogen werden. Da der vorliegende Modellansatz einem stochastischen Punkt-Prozess folgt, waren, u. a. aufgrund von Überlappungen einzelner Ausbreitungsbereiche verschiedener Samenbäume, Parameterunterschiede zu den einzelbaumbasierten Untersuchungen von WAGNER et al. (2004) zu erwarten. Gleiches gilt für den Einfluss standörtlicher Unterschiede und des flächenspezifischen Windregimes. Das Konzentrationsmaß  $k$  liegt mehrfach mit Werten  $> 0,9$  nahe der maximal definierten Grenze von 1,0. Das Auftreten einer deutlichen Windfahne, mit einer starken Konzentration der Diasporen entlang eines schmalen, weit auslaufenden Ablagerungsstreifens, wird in diesen Fällen beschrieben (siehe Abbildung 87d), unter rechts). Bereiche geringer Konzentration, mit gleichzeitig äußerst gering ausgebildeter Hauptausbreitungsrichtung, werden ebenfalls durch die Parameterkombinationen  $k$ ,  $u$  und  $v$  dargestellt (z. B. Fläche F). Während sich anhand des Parameters  $u$  zunächst eindeutige Richtungseffekte benennen lassen, führen diese in Kombination mit den Parametern  $k$  und  $v$  nicht generell zur Ausbildung einer relevanten Windfahne. Eine Beobachtung, die u. a. in der Untersuchung von ARADÓTTIR et al. (1997) ebenfalls bestätigt wurde. Ursachen und Wirkung auftretender Richtungseffekte sind ebenfalls Teil der Diskussion im Abschnitt 4.2.2 (S. 245).

Bleibt die Frage nach der Schätzgenauigkeit maximaler Ausbreitungsdistanzen, die eng mit dem ausgewählten Ausbreitungsmodell verbunden ist. Auch in diesem Fall liegt mit der Funktion 12 (S. 48) eine mathematische Formulierung vor, die mit anderen Untersuchungen lediglich über die eigentliche Ausbreitungsfunktion (Log-Normal) und die Einschätzung der LDD-Werte für *Betula* spp. zu vergleichen ist (siehe ebenfalls Abschnitt 4.2.2, S. 245). Nach LEVIN et al. (2003) weisen die bereits genannten und am häufigsten verwendeten Ausbreitungsfunktionen eine beschränkte Genauigkeit hinsichtlich der LDD-Schätzungen auf. Beispielsweise beschreibt die Exponentialfunktion einen vergleichsweise breiten Funktionschweif, der nach Aussagen von CANHAM & URIARTE (2006) dennoch meist nicht ausreicht, um die empirischen Daten gut abzubilden. Die exakte Quantifizierung der Fernausbreitung wird, wegen des eingeschränkten Wissens um diese Ausbreitungsprozesse, gegenwärtig als unzureichend eingeschätzt (CAIN et al. 2000). Wie der Vergleich der eigenen Modellschätzungen mit anderen Untersuchungen im Abschnitt 4.2.2 zeigt, führt die hier verwendete Funktion zunächst zu durchaus plausiblen Vorhersagen. Diese können jedoch empirisch nicht weiter gehend geprüft werden. Abbildung 87b) zeigt nochmals am Beispiel der Fläche B die

Unterschiede in der Fernausbreitung für *B. pendula*, wie sie in Abhängigkeit von der Ausbreitungsrichtung durch das Modell geschätzt wurden. An dieser Stelle wird nochmals die Bedeutung des Richtungseffekts für die Modellierung anemochor verbreiteter Arten hervorgehoben, obwohl die Integration von Richtungseffekten in Modellschätzungen häufig unberücksichtigt bleibt (HIGGINS et al. 2003, CANHAM & URIARTE 2006).

#### 4.1.5 Keimproben im Labor

Die Keimproben waren unmittelbar mit der Erfassung der Diasporen in den Samenfallen verbunden. Daher waren die Diasporen während der „Lagerung“ in den Fallen, d. h. zwischen den Fallenleerungen, unterschiedlichen Umwelteinflüssen ausgesetzt, die sich auch in den Keimprozenten niederschlagen (LÜPKE & RÖHRIG 1972). Eine mehrtägige Austrocknung des Samens kann eine andere Wirkung haben als beispielsweise vorübergehende Kältephasen in den Wintermonaten, die eine sekundäre Keimruhe induzieren (BLACK & WAREING 1954, FENNER 2002). Diese Versuchsdurchführung konnte jedoch aus folgenden Gründen nicht in anderer Weise gehandhabt werden:

- Unmittelbare Verknüpfung (zeitlich und räumlich) von Diasporenablagerung und Keimung
- Hoher technischer und finanzieller Aufwand sowie die Verfälschung der Fangergebnisse, die bei einer unmittelbaren Entnahme von Fruchständen aus dem Kronenraum entstanden wären
- Sicherheit, dass unter natürlichen Bedingungen abgelöste und somit freigesetzte Diasporen in den meisten Fällen ausgereift sind (SARVAS 1948, SARVAS 1952, ROHMEDER 1972).

Aus diesem Grund geben die angesetzten Keimproben jenes Potenzial zur Keimung unbeschädigter Diasporen wider, das erreicht würde, wenn die Diasporen aus den zu diesem Zeitpunkt gegebenen Freilandbedingungen in optimale Keimbedingungen versetzt werden. Die verwendeten Keimgefäße und Samenmengen bilden den gegenwärtigen technischen Standard, der an die ISTA - Norm (*“International Seed Testing Association“*) von 1993 angelehnt ist (KRÜSSMANN 1997). Als optimale Keimbedingungen werden für *B. pendula* konstante 24°C, bei gleichzeitig kontinuierlicher Feuchte und einer Strahlungsdauer, die Langtagsbedingungen simuliert, beschrieben (SCHUBERT 1998).



#### 4.1.6 Wachstumsparameter und Allometrien im Verjüngungsstadium

Angesichts der Vielzahl messbarer Größen, die in eine Bewertung der Entwicklung des Wachstums von Verjüngungspflanzen einbezogen werden, stellen die hier verwendeten **Pflanzenparameter**, Sprosslänge, Hauptwurzellänge, Wurzelhalsdurchmesser, Blattanzahl, absoluter Sprosslängenzuwachs, Verzweigungen der Hauptwurzel, Sprossmasse, Blattmasse und Wurzelmasse, eine Auswahl dar (AMMER et al. 2004). Das Fehlerpotenzial bei der Erfassung dieser Pflanzenparameter ist insgesamt als gering einzuschätzen. Lediglich bei der Ermittlung unterirdischer Pflanzenparameter (Hauptwurzellänge und Wurzelmasse) muss von geringfügigen Ungenauigkeiten ausgegangen werden, da ein Herauslösen bzw. Herauswaschen der unverholzten Wurzelbestandteile, aus dem vergleichsweise bindigen Substrat der Mitscherlich-Gefäße, auch bei größter Sorgfalt mit Verlusten verbunden ist. Insgesamt besitzen die erhobenen Parameter für die Bewertung der physiologischen Entwicklung einzelner Verjüngungsstadien (Keimlinge, Sämlinge und Verjüngungspflanzen) eine unterschiedliche Relevanz (LYR et al. 1967, LARCHER 1995). Gleiches gilt für die Verhältnisse zwischen den einzelnen Wachstumsgrößen und die daraus abgeleiteten Analysevariablen, deren Bewertung stets an das Entwicklungsstadium der Pflanze geknüpft ist (HEES & CLERKX 2003). Der Entwicklungsfortschritt einzelner Wachstumsparameter und Analysevariablen ist physiologisch begründbar und beruht erneut auf allometrischen Beziehungen, die ein Weiser für die Vitalität und Stabilität der Einzelpflanze, unter Berücksichtigung der jeweiligen Standorts- und Konkurrenzverhältnisse sind (APHALO & LEHTO 2001). Zunächst lässt sich eine kontinuierliche und irreversible Steigerung eines Parameters vom Zeitpunkt  $t_1$  bis zum Zeitpunkt  $t_{1+n}$  mit dem Begriff des Wachstumsprozesses beschreiben (PRETZSCH 2001, WAGENITZ 2003). Mit den Wachstumsprozessen geht jedoch, in Abhängigkeit vom Alter bzw. dem Entwicklungsstadium des pflanzlichen Organismus, eine Proportionsänderung der einzelnen Pflanzenorgane einher (BERTALANFFY 1951). Die unproportionale Entwicklung der einzelnen Parameter gibt gleichzeitig Auskunft über die Formveränderung des pflanzlichen Organismus und wird innerhalb waldwachstumskundlicher Untersuchungen für altersabhängige Einschätzungen zum Wachstumspotenzial von Beständen genutzt.

Nach BERTALANFFY (1951) lassen sich Proportionsverhältnisse zwischen einzelnen Pflanzenparametern (Allometrien) zusätzlich in positive ( $y > x$ ), isometrische ( $y = x$ ) und negative ( $y < x$ ) Allometrien unter Einbeziehung der Wachstumsgeschwindigkeit einteilen. Demnach wird die Dimensionsänderung zweier Wachstumsgrößen  $x$  und  $y$  zueinander betrachtet. In diesem Sinne lassen sich im Rahmen pflanzenphysiologischer und verjüngungsökologischer Untersuchungen die zuvor genannten Wachstumsparameter verwenden. Neben der Ableitung von

Analysevariablen erweisen sich diese Parameter als geeignet, um in entsprechende Wachstumsfunktionen integriert und in die Analyse von Konkurrenzmechanismen einbezogen zu werden.

Ein weitaus größeres Fehlerpotenzial ist mit der **Altersansprache** der Verjüngungspflanzen verbunden. Aufgrund des so genannten „Freien Wachstums“, wie es für die Sand-Birke charakteristisch ist (ROLOFF 2001), erweist sich die Altersansprache durchaus als schwierig und zeitaufwendig. Außerdem sind nur in geringem Maße Illustrationen oder nachvollziehbare Beschreibungen zum methodischen Vorgehen, diesen Sachverhalt betreffend, verfügbar. Diese gehen vorwiegend auf KENNEDY & BROWN (1984) und ROLOFF (2001) zurück. Hilfreich erwiesen sich die Erfahrungen aus vorhergehenden Untersuchungen (HUTH 2002) und die Möglichkeit des unmittelbaren Vergleichs mit den ein- und mehrjährigen Verjüngungspflanzen aus den Mitscherlich-Gefäßen. Den Ausführungen ROLOFFS (2001) ist bereits zu entnehmen, dass eine Ansprache der Triebbasisnarben an Verjüngungspflanzen von *B. pendula* lediglich bis zu einem Alter von bis zu 5 Jahren möglich ist. Diese Angabe hat sich im Rahmen der eigenen Untersuchungen im Wesentlichen bestätigt, wenngleich bereits bei wesentlich jüngeren Individuen die Triebbasisnarben nur eingeschränkt erkennbar waren. Triebbasisnarben, die auf die ursprünglich dichte Ausbildung von Knospenanlagen und abgestorbene Knospenschuppen zurückgehen (ROLOFF 2001), hinterlassen bei der Sand-Birke zum Teil nur schwer erkennbare Rillen auf der Rindenoberfläche. Die jüngsten Triebe der Verjüngungspflanzen unterscheiden sich hingegen von älteren Trieben durch hellere und dichtere Lentizellen auf der grünlich bis bräunlich glänzenden Rinde (siehe Abschnitt 3.1, S. 76). Des Weiteren verkürzt sich entlang der Hauptachse der Abstand zwischen den syllep-tischen Verzweigungen (Seitensprosse) im Verlauf der Vegetationsperiode. Mit Beginn einer neuen Vegetationsperiode sind an der Hauptachse zunächst deutlich größere Abstände zwischen den Seitenzweigen erkennbar, die sich dann zum Ende der Vegetationsperiode erneut verringern.

#### **4.1.7 Standraum- und Konkurrenzrechnungen im Verjüngungsstadium**

Die Analyse der Verjüngungsentwicklung ist abhängig von der Individuendichte [ $n$  je Flächeneinheit], räumlichen Betrachtungseinheiten und der daraus resultierenden Bewertung einer Konkurrenzsituation, die sowohl innerartlich (*intraspezifisch*) als auch zwischenartlich (*interspezifisch*) vorliegen kann (GOLDBERG 1990, MAY & MCLEAN 2007). Eine Erfassung der Konkurrenz im Keimlings- oder Sämlingsstadium von *B. pendula* bleibt aus Gründen des Erhebungsaufwandes und der Relevanz des Mikrostandortes ebenfalls auf eine vergleichs-

weise geringe räumliche Betrachtungseinheit [mm<sup>2</sup>, cm<sup>2</sup>] begrenzt. Gefäßversuche (z. B. Mitscherlich-Gefäße) bilden eine klar abgegrenzte dreidimensionale Betrachtungseinheit. Auf die methodischen Vor- und Nachteile, welche mit Gefäßversuchen verbunden sind, wurden bereits im Abschnitt 4.1.2.2 (S. 206) genauer eingegangen. Eine Vielzahl unterschiedlicher Möglichkeiten zur Quantifizierung der Verjüngungssituation durch Berücksichtigung der Parameter Standraum, Wachstum, Mortalität bzw. Überlebensrate, räumliche Verteilung, Interaktionen und Konkurrenz um Raum und Ressourcen stehen zur Verfügung (DALE 1999, GIBSON 2002, BERGER et al. 2008). Viele Verfahren gehen ursprünglich auf waldwachstumskundliche Fragestellungen zurück, die im Rahmen der Bestandeswirtschaft Entwicklungszeiträume einbeziehen, die weit über die eigentliche Verjüngungsphase (z. B. Dickungsstadium, Jungbestand) hinaus gehen (PRETZSCH 2001, CANHAM et al. 2004). Einige dieser Verfahren, die ausschließlich auf ertragskundlichen Kenngrößen beruhen, erscheinen nur bedingt geeignet, um verjüngungsrelevante Aussagen formulieren zu können, da sich sowohl Allokationen als auch die Bedeutung bestimmter Umweltfaktoren, Ressourcen und Reaktionsmechanismen im Verlauf der pflanzlichen Entwicklung verändern (KEDDY 1989, BERGER et al. 2008). Das methodische Vorgehen zur Erfassung der Konkurrenzmechanismen sollte, gemäß der Ausführungen von WEIGELT & JOLLIFFE (2003) sowie BERGER et al. (2008), die sich eingehend mit der Quantifizierung und Modellierung von Konkurrenz auseinandergesetzt haben, der Frage nachgehen, welche konkrete Aussagefähigkeit die jeweilige Methode besitzt. Die genannten Autoren unterscheiden in diesem Zusammenhang zwischen folgenden Kategorien, die in unterschiedlicher Weise quantifizierbar sind: a) Konkurrenzintensität, b) Konkurrenzeffekte und -reaktionen und c) langfristige Ergebnisse der Konkurrenz. Abbildung 88 skizziert die in dieser Arbeit untersuchten Konkurrenzsituationen für die unterschiedlichen Verjüngungsstadien von *B. pendula* (Keimlinge, Sämlinge, Verjüngungspflanzen). In Anlehnung an GOLDBERG (1990) sowie CASPER & JACKSON (1997) wird unterschieden zwischen dem Effekt, den Pflanzen auf ihre Umwelt (Standort, Ressourcen, andere Pflanzen) ausüben und der daraus resultierenden Reaktion der Pflanzen (Wachstum, Reproduktion, Stagnation, Absterben) in dieser definierten Umwelt. Das eigene methodische Vorgehen und die ausgewählten mathematischen Verfahren sollen nun hinsichtlich der oben genannten Kategorien geprüft werden. Eine Bestimmung der **Konkurrenzintensität** beruht lediglich auf der Gegenüberstellung von Pflanzenparametern (z. B. Biomasse, absoluter und relativer Zuwachs), die repräsentativ für intraspezifische und interspezifische Konkurrenzsituationen sind (WEIGELT & JOLLIFFE 2003). Dieses Vorgehen entspricht waldwachstumskundlichen Ertragsbe-

rechnungen, die z. B. Rein- und Mischbestände unter besonderer Berücksichtigung einer Baumart vergleichen (PRETZSCH 2001).

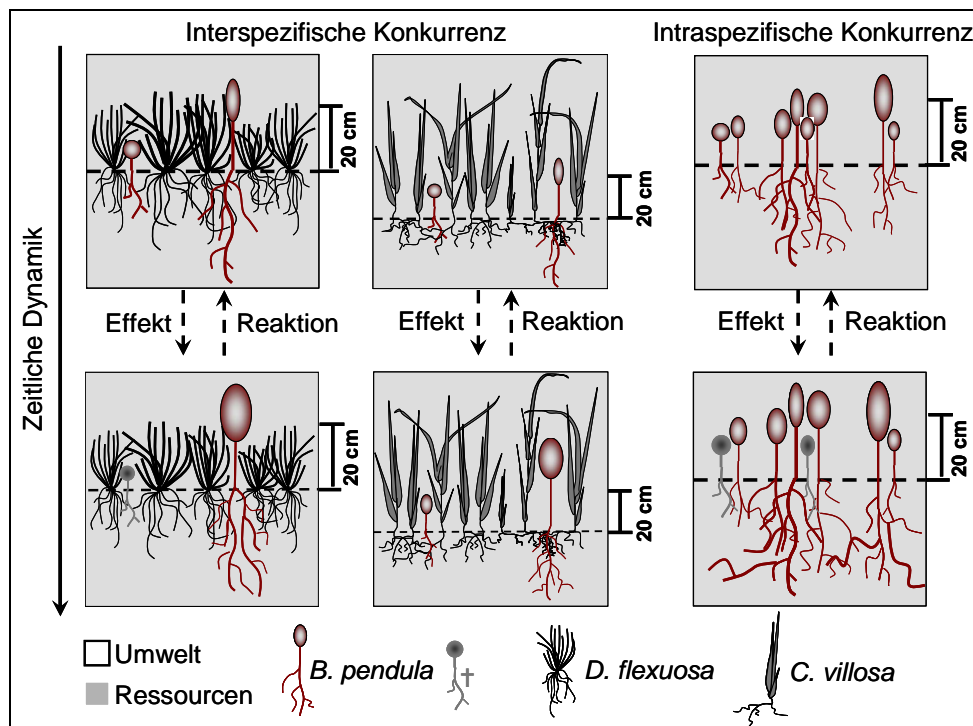


Abb. 88: Schematische Darstellung der untersuchten inter- und intraspezifischen Konkurrenz für *B. pendula* im Keimlings- und Verjüngungsstadium (Verwendung der Begriffe in Anlehnung an GOLDBERG 1990).

Übertragen auf die vorliegenden Verjüngungsuntersuchungen, lässt sich an dieser Stelle der **Vergleich des entwicklungsspezifischen Wachstums von *B. pendula* auf den Bodendeckungsvarianten ohne (Mb, Nd) und mit (Df, Cv) Konkurrenzvegetation** einordnen. Positions- und Dichteeffekte bleiben bei dieser Art der Auswertung unberücksichtigt, wengleich sie unmittelbare Ursache für die Ausprägung der betrachteten Wachstumsparameter sind (BONAN 1991, CONNOLLY et al. 2001). Ein derartiger Vergleich gibt lediglich eine Vorstellung von den Entwicklungsunterschieden, die Verjüngungspflanzen nach einem vergleichsweise kurzen Betrachtungszeitraum im Mittel aufweisen. Mit der genaueren Bestimmung von Pflanzenpositionen, kombiniert mit einer individuenbasierten Ansprache von Verjüngungsparametern, eröffnet sich die Möglichkeit, **Konkurrenzeffekte und -reaktionen** unmittelbar und auf kleinster Flächeneinheit bzw. individuenbezogen zu quantifizieren. Auf diese Weise lassen sich vor allem dichte- und distanzabhängige Entwicklungen beschreiben, die häufig mit den Größen “*self-thinning*“ (Selbstaussdünnung), “*nearest neighbor*“ (mittlere Entfernung zum nächsten Nachbarn) oder “*relative yield law*“ (Gesetz des relativen Ertrags) bzw. “*constant yield law*“ (Gesetz des konstanten Ertrags) hergeleitet werden (HARPER 1977, REJMANEK et al. 1989, WAGNER 1999, MAY & MCLEAN 2007). Bezogen auf die Verjüngung

von *B. pendula* ergibt sich, insbesondere innerhalb des Gefäßversuches, die Möglichkeit, intraspezifische Konkurrenz für die Ebene des Mikrostandortes abzuschätzen. Aussagen zum langfristigen Ergebnis der Konkurrenz ("outcome of competition"), die beispielsweise auf Populationsebene den Mischungsgrad von Arten bzw. den kompletten Ausfall einzelner Arten durch kontinuierlichen Konkurrenzdruck erfassen, sind nicht unmittelbarer Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Ein Aspekt langfristig wirkender Konkurrenzsituationen betrifft die Beeinflussung der Reproduktionsfähigkeit älterer Individuen durch den kontinuierlichen Konkurrenzdruck von *P. abies* im Kronenraum (siehe Abschnitt 4.2.1.1, S. 231).

Weitere Berechnungsmethoden (Gini-Koeffizient, Tessellationsmodelle nach Dirichlet & Voronoi, Aggregationsindex nach Clark & Evans) zur Erfassung der intraspezifischen Konkurrenz sind verwendet worden, um die konkurrenzbedingte Asymmetrie in der Verteilung von Wachstumsparametern, räumliche Heterogenität sowie individuenbasierte Standraumbeobachtungen innerhalb des Verjüngungsstadiums von *B. pendula* abbilden zu können (WEINER & THOMAS 1986, WEINER 1990, FRECKLETON & WATKINSON 2001, PURVES & LAW 2002a, PURVES & LAW 2002b). **Lorentz-Kurve** und **Gini-Koeffizient**, die als Maße für die Ungleichverteilung der Wachstumsgrößen innerhalb einer Population oder Kohorte eingesetzt werden und ursprünglich aus dem Bereich der Ökonomie stammen, gelangten in den 80er Jahren des letzten Jahrhunderts in den Bereich ökologisch orientierter Konkurrenzforschung (WEINER & SOBRIG 1984, WEINER 1985, WEINER & THOMAS 1986, BAUER 2002, FAJVAN et al. 2006). Es war angedacht das methodische Vorgehen, welches sich bis dahin auf die grafische Darstellung von Häufigkeitsverteilungen (Histogramme), Angaben zu Verteilungsschiefe und Variationskoeffizienten stützte, durch die Berechnung des Gini-Koeffizienten zu verbessern. BENDEL & CARLIN (1988) sowie BENDEL et al. (1989) geben jedoch in ihrer kritischen Auseinandersetzung zu diesem Thema den abschließenden Rat, dass eine Kombination mehrerer Kenngrößen, die zur Quantifizierung der Konkurrenz zwischen Pflanzen einer Art zur Verfügung stehen, in jedem Fall anzuwenden ist. Jede der genannten Methoden, so die Autoren, besitzt Schwächen und eine besondere Sensitivität, die standorts-, verteilungs- oder artenabhängig sein können. Die Anwendung der **Tessellationsmodelle**, d. h. die Berechnung von Standraumpolygonen und den entsprechenden Variationskoeffizienten, folgt der Vorstellung von kleinräumiger Heterogenität wie sie u. a. von DALE (1999), HÜHN (2003) und MAY & MCLEAN (2007) im Zusammenhang mit Konkurrenzmechanismen untersucht und modelliert wurde. Diese wird jedoch durch die Berechnung des **Aggregationsindex nach CLARK & EVANS** (1954) ergänzt, da dieser Index ein vielfach verwendetes Maß für die Art der Verteilung in Abhängigkeit von der Individuendichte darstellt. Abschließend bleibt festzuhalten,

dass mit der Wahl unterschiedlicher Methoden zur Quantifizierung der Konkurrenz auch die Prüfung der Aussagefähigkeit verschiedener Herangehensweisen verbunden ist. Dies erscheint speziell vor dem Hintergrund geringer Erfahrungen zur Anwendung der genannten Methoden für eine auf Baumarten bezogene Verjüngungsforschung ratsam (WEINER & THOMAS 1986).

## 4.2 Diskussion der Ergebnisse

Die Diskussion und Einordnung der Ergebnisse folgt erneut den einzelnen Entwicklungsstadien, die in Abbildung 2 (S. 18) zu Beginn dieser Arbeit benannt worden sind. Verbleibende Untersuchungsdefizite und daraus resultierende Forschungsausblicke werden im Abschnitt 4.4 aufgegriffen (S. 336), während Informationen zur Berücksichtigung in der waldbaulichen Praxis im Abschnitt 4.3 (S. 332) zusammengestellt sind.

### 4.2.1 Altbäume von *B. pendula* im Tharandter Wald

Wenngleich ein Stichprobenumfang von insgesamt 388 Altbäumen (inkl. der Untersuchungen von SCHWARZE 2006,  $n = 107$ ) der Sand-Birke mit Sicherheit nicht den Ansprüchen waldwachstumskundlicher Untersuchungen gerecht wird, so kann er angesichts der Ergebnisse doch als ausreichend gelten, um einige wesentliche Erkenntnisse zur gegenwärtigen Situation einzelbaum- bis truppweise eingemischter Sand-Birkenaltbäume in Fichtenreinbeständen des Tharandter Waldes zu liefern. Zunächst erscheint es beachtlich, dass die untersuchten Samenbäume in einem Alter zwischen 87 und 116 Jahren als Pionier- und Lichtbaumart der Konkurrenz durch die Fichte über einen so langen Zeitraum gewachsen waren (SCHWARZE 2006). Die Altersangaben der Forsteinrichtung folgen dabei den Angaben zur Kulturbegründung der Fichte. Der Umstand einer nachträglichen Etablierung von *B. pendula* auf diesen Kulturflächen der Fichte wurde bereits von FIEDLER (1966) aufgegriffen, der Altersunterschiede von bis zu 7 Jahren feststellte. Diese mögliche Abweichung ist auch im Rahmen der weiteren Beurteilung des Wachstums und der Fruktifikation zu beachten, d. h. die jüngsten, der untersuchten Altbäume könnten danach ein Alter von etwa 80 Jahren aufweisen. In diesem Zusammenhang sei der anschließenden Interpretation des Altbaumwachstums eine altersbezogene Betrachtung der Durchmesser-Höhen-Funktionen vorangestellt. Angesichts der enormen Durchmesser- und Höhenvariabilität liegt dennoch die Vermutung nahe, dass jüngere, fruktifizierende Individuen in die Untersuchung einbezogen wurden. Sand-Birken, die sich in nachträglich entstandenen Bestandeslücken oder in der Nähe von Bestandesrändern wesentlich später etabliert haben, sind eine plausible Erklärung für die

extremen Unterschiede in den Wachstumsparametern (YAMAMOTO 1992, HUTH & WAGNER 2006). In den Durchmesser-Höhenkurven aller drei Untersuchungsflächen setzen sich deutlich Mutterbäume ab, die in einem Durchmesserbereich von etwa 10 cm und einem Höhenbereich um 15 m angesiedelt sind. Insbesondere auf der Untersuchungsfläche A wird die Möglichkeit zur Abgrenzung zweier Teilkollektive deutlich. Da Altersunterschiede nicht auszuschließen sind, beziehen die nachfolgenden Darstellungen zur Diskussion der Durchmesser-Höhenverteilungen für die Hauptuntersuchungsflächen A bis C einen Durchmesserbereich  $> 30$  cm ein. Dies erscheint vor dem Hintergrund einer Vergleichbarkeit der Wachstumsparameter mit anderen Untersuchungen in den Altersklassen  $> 80$  Jahre sinnvoll (u. a. TJURIN 1945, KNAPE 1996, LOCKOW 1998).

Die Konkurrenzsituation kann auch anhand der Kronenparameter, die es im nachfolgenden Abschnitt 4.2.1.1 genauer zu diskutieren gilt, eingeschätzt werden. Angesichts der lange gültigen Pflegekonzepte in Fichtenreinbeständen, die eine vollständige Entnahme der verdämmenden Weichlaubbaumarten vorsahen, ist jedoch davon auszugehen, dass eine waldbauliche Förderung von *B. pendula* im Zuge von Pflegemaßnahmen nur sehr sporadisch erfolgte. Als Beleg dafür kann auch die Wahl der Mischungsform (Einzelbaum und Trupp) dienen, die im waldbaulichen Sinne, insbesondere bei einer gleichwertigen Mischung von Licht- und Halbschattbaumart, aufgrund der konkurrenzverstärkenden Randlinieneffekte in kleinen Mischungseinheiten als unvorteilhaft einzuschätzen ist (KRISSEL & MÜLLER 1995, SPELLMANN 1995, NYLAND 2002). Da die Angaben zur Entwicklung sowie die Erfassung ertragskundlicher Parameter mehrheitlich aus Birkenreinbeständen stammen, stellen die nachfolgenden Betrachtungen lediglich eine Behelfsgröße dar und folgen der Frage: „Was wäre mit Blick auf die Samenbaum- und Verjüngungsfunktion möglich, wenn diese Baumart eine gezielte Förderung erhalten hätte?“.

#### 4.2.1.1 Wachstums- und Kronenparameter der Altbäume

Eine Betrachtung der ermittelten **Altbaumhöhen** beider Arten (*P. abies*,  $h\bar{x} = 26 - 29$  m und *B. pendula*,  $h\bar{x} = 21 - 28$  m) verdeutlicht die Überlegenheit der Gemeinen Fichte gegenüber der Sand-Birke. Da *B. pendula* als Lichtbaumart auf eine dauerhafte Beschattung der Krone mit deutlichen Vitalitätseinbußen reagiert und durch die lichte Krone (ca.  $LAI \approx 5,5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ), selbst nur geringe Beschattungseffekte auf den Konkurrenten (*P. abies*,  $LAI \approx 7,6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ ) auszuüben vermag, führen Rückstände oder Gleichrangigkeit der absoluten Höhe zwangsläufig zu Wachstumsdefiziten (THAM 1988, HAGEMEIER 2002, DENISOW & JEGOROW 2005, BERNHOFER et al. 2007). Die Konkurrenzfähigkeit der Sand-Birke in einem Fichtenaltbestand

beruht auf einer soziologischen Stellung, die als vorwüchsig und vorherrschend zu bezeichnen ist (PREVOSTO et al. 1999). Die Höhenentwicklung bildet demnach eine entscheidende Größe, die über Wuchspotenzial und Konkurrenzfähigkeit entscheidet aber auch die Fruktifikation bestimmt, weil gut exponierte Lichtkronenbereiche im Wesentlichen über die Blütenbildung und den Fruchtansatz bestimmen (u. a. KAITANIEMI & RUOHOMÄKI 2003, SCHWARZE 2006, siehe nachfolgender Abschnitt zur Kronenmorphologie). In eine Bewertung der beobachteten Altbaumhöhen können entsprechende ertragskundliche Untersuchungen einbezogen werden. Diese geben eine alters- und teilweise auch standortspezifische Einschätzung des Wuchspotenzials (TJURIN & NAUMENKO 1956, PLONSKI 1956, ANUTSCHIN 1965, ABATUROW 1982, LOCKOW 1998). Eine der umfangreichsten und aktuellsten Arbeiten zum Wachstum der Birkenarten *B. pendula* und *B. pubescens* im nordostdeutschen Tiefland stammt von LOCKOW (1998). Ein Vergleich der eigenen Aufnahmen mit den Bonitätsfächern der Mittelhöhen und Mitteldurchmesser von Sand-Birken (siehe Abbildung 89a und 89b), die mehrheitlich auf Versuchflächen des Bundeslandes Mecklenburg erhoben wurden, bestätigt eine mittlere bis gute Wüchsigkeit der im Tharandter Wald untersuchten Altbäume. Die große Spreitung der Höhen- und Durchmesserentwicklung mit zunehmendem Alter, die auf Bestandesebene mithilfe von Ertragsklassen charakterisiert wird, bestätigt sich auch in den eigenen Untersuchungen.

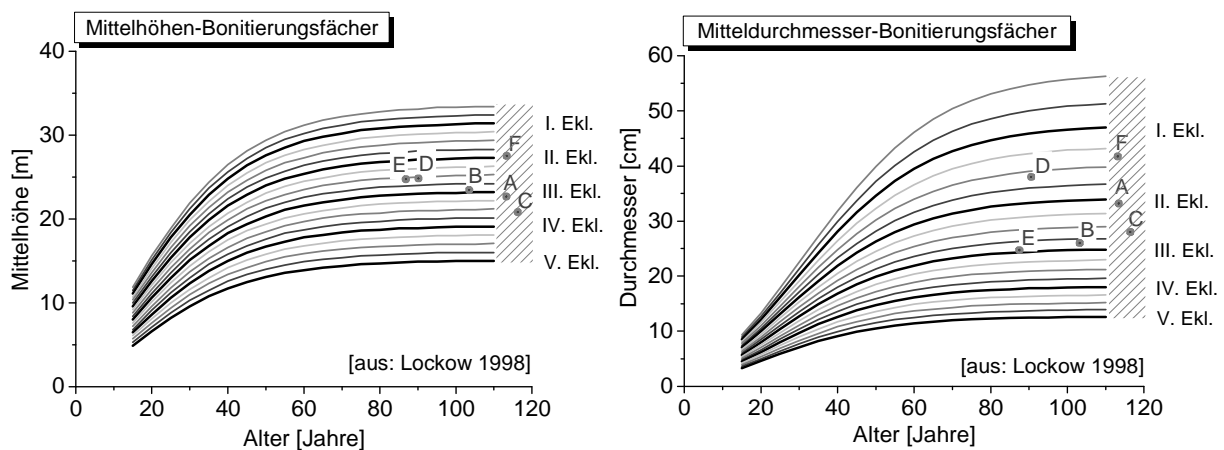


Abb. 89: Darstellung der Bonitätsfächer für a) Mittelhöhen und b) Mitteldurchmesser von *B. pendula* aus der Ertragstafel von LOCKOW (1998). Die Mittelwerte der Ergebnisse auf den Flächen des Tharandter Waldes sind als graue Punkte dargestellt und mit der Flächenbezeichnung versehen.

Die bestandesspezifischen Differenzen zwischen den Minima und Maxima der Höhen- und Durchmesserwerte von *B. pendula* lagen zwischen 10 - 23 m bzw. 31 - 50 cm und lassen, wie bereits erläutert, auf eine größere Altersspanne als den Forsteinrichtungsunterlagen zu entnehmen war, schließen. Der unmittelbare Vergleich mit anderen, ertragskundlich orientierten Untersuchungen zur Sand-Birke gestaltet sich angesichts des hier zu betrachtenden Alters (für



Pionierbaumarten ungewöhnlich hoch) schwierig, da für *B. pendula* eine deutlich geringere natürliche Lebenserwartung angenommen wird (PERALA & ALM 1990, ATKINSON 1992). Daraus resultiert ein steigendes Entwertungsrisiko, das für die Wertholzerziehung der Sand-Birke ebenso entscheidend ist wie für alle anderen Baumarten dieses Wirtschaftsziels (FIEDLER 1965, PUTTONEN 1997, SCHRÖTTER 1998, MATHEIS & WILHELM 2002). Verständlicher Weise strebt man daher aus rein ökonomischen Gründen besonders kurze Produktionszeiträume an, die in der Bewirtschaftung von Mischbeständen, bestehend aus *B. pendula* und Vertretern der Klimax- bzw. Schlußwaldbaumarten, häufig mit dem Begriff der „Zeitmischung“ unterlegt sind (RÖHRIG et al. 2006). Das Wachstum einzelner Birken in Fichtenreinbeständen ist aus wirtschaftlicher Sicht von geringer Relevanz, wenn nicht sehr hohe Qualitäten vorzufinden sind. Vor diesem Hintergrund erhält die Arbeit von FIEDLER aus dem Jahr 1966 einen besonderen Stellenwert. Der Autor formuliert: *„Es erscheint [...] eine Klärung notwendig, wie durch die Beimengung der Birke die Leistung eines Bestandes beeinflusst wird.“* Besonders beachtlich ist die von FIEDLER untersuchte Altersspanne von Fichten-Birken-Mischbeständen in einem Bereich von 20 bis 65 Jahren. Außerdem ist es vorteilhaft, dass der Autor seine Untersuchungen ebenfalls im Tharandt-Grillenburger Wald durchführte. Bezeichnend ist in diesem Zusammenhang die Aussage fehlender Bestandesbeispiele in einem Alter > 65 Jahre, da keine Bestände mit entsprechend hohem Birkenanteil vorhanden waren. Insgesamt weist FIEDLER in seiner Untersuchung nach, dass erst ab einem Stammzahlanteil von  $\geq 70$  % Birke eine Stammzahlreduktion in der Fichte verursacht wird. Deutliche Wachstumseinbußen (BHD oder Grundfläche) in der Fichte treten hingegen ab einem Birkenanteil von 35 % - 50 % ein. Umgekehrt verringert sich der mittlere Birken-durchmesser (Alter 50 und 63 Jahre) um 2 bis 4 cm, wenn der Birkenanteil des Mischbestands > 60 % einnimmt. Vor dem Hintergrund damaliger Massenh Holzproduktion erscheint insbesondere die abschließende Feststellung des Autors von Bedeutung, dass bei steigendem Birkenanteil keine Abnahme der Massenleistung in den untersuchten Beständen nachgewiesen werden konnte. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangte JÖGISTE (1998) für Birken-Fichten-Mischbestände in Estland. Der Autor beschreibt jedoch eine starke Altersabhängigkeit für Unterschiede im Gesamtbestandesvolumen und -ertrag. Erst in einem Bestandesalter von 55 Jahren steigt die Volumenleistung der Bestände mit geringerem Birkenanteil. Insgesamt bestätigen die genannten Autoren den Mangel an Informationen zum Wachstum von Altbirken in Mischung mit der Halbschattbaumart Fichte, obwohl diese Baumartenkonstellation durchaus häufig unter natürlichen Bedingungen vorkommt (HANISCH 1983, KARLSSON 2001, RAUCH 2007).

So ist beispielsweise das Wechselspiel von Mischungsanteilen und Bestandesertrag vergleichsweise gut dokumentiert, Fragen geeigneter Mischungsformen werden hingegen nicht erörtert. Diese könnten Aufschluss darüber geben, ob sich durch ausgewählte Mischungseinheiten Effekte (Ertrag, Volumen, Substrat etc.) zwischen den Baumarten besser und in gewünschter Richtung lenken lassen. Häufig finden sich in den waldwachstumskundlichen Erhebungen zu Altbeständen nur Angaben zu Birkenreinbeständen. Aber auch die ertragskundlichen Untersuchungen von HAUBERG (1950), FRIES (1964), SHVYDENKO et al. (1987) und PREVOSTO et al. (1999), die sich mit dem Wachstum (Massen- und Wertleistung) von *B. pendula* auseinandergesetzt haben, beziehen aufgrund der geringen Lebenserwartung und des beschriebenen wirtschaftlichen Risikokalküls kaum Altersklassen  $\geq 80$  Jahre ein. Insbesondere in den Untersuchungen skandinavischer und russischer Wachstums- bzw. Ertragskundler wird der Einfluss des Standortes als entscheidende Größe für die Entwicklung der Birkenarten hervorgehoben. Aus diesem Grund berücksichtigen die entsprechenden Ertragstabellen in ihrer Bonitierung häufig auch die Standortsgüte, da selbstverständlich auch für die Birke ein deutlich besseres Wachstum auf den kräftigen und reichen Standorten zu erwarten ist (PLONSKI 1981, ABATUROW et al. 1982, KNAPE 1996). Folgende ertragskundlichen Angaben sind aus unterschiedlichen Untersuchungen für *B. pendula* (*B. alba*) in einem Alter von 80 - 100 Jahren verfügbar:

Tab. 58: Vergleich der Mitteldurchmesser (BHD  $\bar{x}$  = 24,8 - 41,6 cm) und Mittelhöhen ( $h \bar{x}$  = 21 - 28 m) aus den Untersuchungen im Tharandter Wald mit den Wachstumsgrößen aus unterschiedlichen ertragskundlichen Untersuchungen für *B. pendula* (*B. alba*) in Altersklassen  $\geq 80$  Jahre.

Autor	Jahr	Region	Alter/ Bonität	Höhe [m]	Durchmesser [cm]
SCHWAPPACH	1903	Nord-Dtl.	80 J./ I.+ II.	26,0 - 20,9	32,0 - 26,5
KNAPE	1996	Nord-Dtl.	> 80 J.	23,0 - 26,0	30,0 - 56,0
<b>Skandinavien</b>					
FRIES	1964	Schweden	75 J.	25,1	30,4
BRAASTAD	1966	Norwegen	(80) 83 - 89 J./ (20) 17	(27,3) 24,3 - 25,1	(33,1) 29,7 - 31,0
TVEITE	1977	Norwegen	80 - 90 J./ 17	22,9 - 24,3	28,2 - 30,7
<b>Skandinavien, Russland, Ukraine &amp; Weissrussland</b>					
TJURIN	1945	Skand.-Russl.	80 - 100 J./ II.	23,6 - 25,2	25,0 - 27,6
SALIKOW	1992	Skand.-Russl.	80 - 100 J./ II.	23,5 - 25,2	24,2 - 26,7
MOICEEW	1971	Nordwestl. Taiga	80 - 100 J./ II.	23,4 - 25,3	24,8 - 27,3
LISCHUK	1987	Ukraine	80 J./ II.	20,7	23,8
BARINSKI et al.	1984	Weissrussland	80 - 100 J./ II.	23,9 - 26,7	22,5 - 30,4

Aus der tabellarischen Zusammenstellung geht hervor, dass die eigenen Untersuchungsergebnisse auch im Vergleich mit anderen Regionen und Wachstumsbedingungen vorrangig der II. Bonität zuzuordnen sind, wenngleich die Altersangaben ihr Maximum bei 100 Jahren erreichen.

Obwohl Mischbestandsuntersuchungen für Altbestände aus Gemeiner Fichte und Sand-Birke mit Blick auf die Holzvermarktung selten sind, gewinnt die Frage der Vorteilhaftigkeit von Mischbeständen unter Berücksichtigung ökologisch-bodenkundlicher und waldschutzrelevanter Aspekte ebenso an Bedeutung wie die daraus resultierenden Funktionen und ihre monetäre Bewertung. Besonders beeindruckende Beispiele zur ökologischen Wirkung (bodenökologische Veränderungen und mikrobielle Bodenaktivität) von Fichten-Birken-Mischungen liefern die Arbeiten von SAETRE (1998), SAETRE (1999), SAETRE & BÅÅTH (2000) und TISCHER (2009). Abschließend sei zum Thema ertragskundlicher Kennwerte auf die Vielzahl an Arbeiten verwiesen, die sich in weitaus jüngeren Entwicklungsstadien mit der Frage eines ökonomisch sinnvollen Mischungsgrades von Fichte und Birke auseinandergesetzt haben. Vor allem in skandinavischen Veröffentlichungen findet dieser Aspekt immer wieder Beachtung (THAM 1994, FAHLVIK et al. 2005). Dabei werden unterschiedliche Mischungsarten und -formen von Fichte und Birke in einer vergleichsweise frühen Bestandesgeschichte (Anwuchs, Dichtung und Gerten- bzw. Stangenholz) einer eingehenden Analyse unterzogen (VALKONEN & VALSTA 2001, FRIVOLD & FRANK 2002). Eine Begründung liegt auch hier im häufigen Auftreten dieser Mischung unter natürlichen Bedingungen und betrifft mehrheitlich die Frage der Mischungsregulierung zu Gunsten der Gemeinen Fichte.

#### Waldwachstumskundliche Kronenparameter

Neben rein ertragskundlichen Betrachtungen, die Aussagen zur bisherigen Entwicklung des Einzelbaumes ermöglichen, lassen Kronenparameter wie Kronenlänge, Kronendurchmesser und Kronenmantelfläche Rückschlüsse zum aktuellen Zustand des Samenbaumes und zur Kronenvitalität als entscheidender Größe für das Fruktifikationspotenzial zu. Die flächenübergreifenden Untersuchungsergebnisse (Fläche D bis I) dieser Arbeit belegen hinsichtlich der Kronenausbildung eine mittlere vertikale Kronenausdehnung der Samenbäume zwischen 37 % und 49 %. Eine Situation, die angesichts des statistischen Flächenvergleichs als einheitlich angesehen werden kann (siehe Tabelle 11, S. 82). Mehrheitlich wird jedoch das Verhältnis zwischen Stammdurchmesser (BHD) und Kronendurchmesser als Maß zur Beurteilung des Einzelbaumwachstums und zur Einschätzung der Konkurrenzsituation genutzt (SIMARD & ZIMONICK 2005). Grundlage dieser allometrischen Beziehung bildet die sog. *“pipe model theory“* von SHINOZAKI et al. (1964), das eine bestimmte Relation zwischen Holzbiomasse (Stamm- und Astholz sowie Grobwurzeln), leitender Querschnittsfläche eines Baumes und den zu versorgenden Assimilationsorganen (Blätter als assimilierende Biomasse) annimmt. Dieser Zusammenhang zeigt sowohl baumarten- als auch altersspezifische Unterschiede in

der Ausprägung, und stellt einen der klassischen Untersuchungsansätze dar, um Aussagen zum Einfluss standörtlicher und durch Konkurrenz bedingte Überprägungen der Einzelbaumentwicklung abzuleiten (MÄKELÄ & HARI 1986, HEMERY et al. 2005). SHINOZAKI et al. (1964) integrierten in ihre Untersuchungen einzelne Individuen folgender Birkenarten, die auf Hokkaido verbreitet sind: *B. ermanii*, *B. maximowiczii* und *B. platyphylla japonica*. Mithilfe der allometrischen Beziehung zwischen Stammquerschnitt und Blattmasse konnten diese Untersuchungen altersspezifische Zusammenhänge nachweisen.

Für *B. pendula*, wie für viele andere Baumarten, wurde bereits in früheren Untersuchungen ein linearer Zusammenhang zwischen BHD und horizontaler Kronenausdehnung belegt (ANUTSCHIN et al. 1965, NAGEL et al. 2002, ILOMÄKI 2003). Betrachtet man zunächst die absoluten Werte des ermittelten Kronendurchmessers, so weist dieser mit 1,7 m bis 12,2 m eine enorme Spannweite (alle Bäume einbezogen) in den Messwerten auf, obwohl die Altbäume vergleichbaren Bestandes- und Standortsbedingungen entstammen. Der Einzelbaum ist offensichtlich sehr unterschiedlichen Konkurrenzbedingungen ausgesetzt, die sich insbesondere in der horizontalen Kronenausbildung widerspiegeln (DAWKINS 1963, MÄKELÄ & VALENTINE 2006, SCHWARZE 2006). Im Mittel liegt der Kronendurchmesser für die über 80jährigen Sand-Birken des Tharandter Waldes jedoch zwischen 5,9 m - 7,7 m. Ähnliche Kronendurchmesser unter Berücksichtigung des Brusthöhendurchmessers belegen u. a. HEMERY et al. (2005) mit Werten von 2,4 m und 9,4 m. ANUTSCHIN et al. (1965) geben für Birken-Mischbestände bereits in einem Alter von 35 bis 45 Jahren Kronendurchmesser zwischen 3,8 m und 7,6 m an. Eine weitere Untersuchung an *B. pendula* stammt von PRÉVOSTO et al. (1999) aus dem französischen Zentralmassiv. Die hier untersuchten Sand-Birkenbestände in einem Alter zwischen 40 und 90 Jahren erreichen in Abhängigkeit von ihrer soziologischen Stellung innerhalb des Bestandesgefüges, einen Kronendurchmesser von 1,5 m bis 8 m auf. Bezüglich des Zusammenhangs zwischen BHD und Kronendurchmesser weisen die genannten Autoren ebenfalls lineare Beziehungen nach, die über sehr hohe Bestimmtheitsmaße ( $R^2 > 0,85$ ) verfügen. Sand-Birken mit  $30 \text{ cm} > \text{BHD} \leq 48 \text{ cm}$  besitzen demnach eine horizontale Kronenausdehnung von 6 - 9 m. Die lineare Funktion von NAGEL et al. (2002) geht von einem durchmesserabhängigen Anstieg der horizontalen Kronenausdehnung aus, die beispielsweise für einen BHD von 30 cm einen Kronendurchmesser von 6,5 m schätzt bzw. für 45 cm Stammdurchmesser (in 1,3 m) einen Kronendurchmesser von 9,6 m annimmt (Parameter der linearen Funktion:  $a_0 = 0,1617$ ;  $a_1 = 0,103$ ). Um zu veranschaulichen, dass sich der Quotient aus Kronendurchmesser und Stammdurchmesser mit zunehmender Stammdimension (bzw. Alter) nur noch geringfügig verändert, stellten HEMERY et al. (2005)

dem BHD den Quotienten aus Kronendurchmesser und BHD gegenüber, der sich mit zunehmendem Durchmesser um einen Wert von 19,0 bewegt. Die eigenen Ergebnisse belegen ferner einen weitaus schwächeren linearen Zusammenhang zwischen BHD und Kronenlänge, der zudem nicht in allen Fällen signifikant ist. Diese Allometrie wird daher auch in weitaus geringerem Maße verwendet, um die Entwicklung der Bäume anhand von Wachstumsrelationen zu beschreiben. DOLEŽAL et al. (2004) ermittelten in etwa 50jährigen Mischbeständen aus *B. platyphylla* und *Larix cajanderi* ebenfalls einen linearen Zusammenhang zwischen BHD und Kronenlänge ( $y = 0,56x - 0,62$ ) mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 = 0,7$ . In den Untersuchungen von KNAPE (1996) in Mecklenburgischen Birkenbeständen (> 80 Jahre) wurden folgende Zusammenhänge zwischen BHD und Kronenlänge ermittelt:  $\text{Kronenlänge} = 9,9615 \cdot \ln(\text{BHD}) - 22,237$  mit einem Bestimmtheitsmaß von  $R^2 = 0,30$ . Diese Werte sind mit den eigenen Untersuchungsergebnissen vergleichbar und bestätigen die geringere Prognosefähigkeit dieser Größe mithilfe des Durchmessers. Das Verschneiden von Kronendurchmesser und Kronenlänge verdeutlicht zudem die geringe Eignung dieser Parameter zur Ableitung genereller Aussagen zur Kronendimension. Mehrheitlich konnten für diese Kronenparameter keine signifikanten Zusammenhänge ermittelt werden, sodass insbesondere aus einer großen Kronenlänge nicht zwingend auf ein entsprechend großes Kronenvolumen bzw. eine große Kronenmantelfläche geschlossen werden konnte. Dies geht auch aus der unmittelbaren Verknüpfung mit der Kronenmantelfläche hervor. Eine Hauptursache für die geringe Aussagefähigkeit der Kronenlänge liegt in der Unterteilung in Licht- und Schattenkronenbereiche begründet, die sich modellhaft aus unterschiedlichen geometrischen Körpern (Lichtkrone - Paraboloid und Schattenkrone - Kegelspitz oder Kegelstumpf) zusammensetzen (HAGEMEIERS 2002, SCHWARZE 2003). Die Ableitung der Mantelflächen zeigt deutliche Unterschiede in der Beeinflussung durch die maximale horizontale Kronenausdehnung (PRETZSCH 2001). Deshalb findet im Rahmen der gegenwärtigen Waldwachstumsmodellierung der Kronendurchmesser besondere Berücksichtigung. Welche Bedeutung den nachgewiesenen allometrischen Beziehungen zwischen Brusthöhendurchmesser, Kronendurchmesser und Kronenmantelfläche mit Blick auf die Fruktifikationsschätzung zukommt, soll im nachfolgenden Abschnitt diskutiert werden.

#### 4.2.1.2 Fruktifikation des Einzelbaumes

Die Fruktifikation bzw. Reproduktionsfähigkeit des Einzelbaumes ist von umwelt- und einzelbaumspezifischen Faktoren abhängig, die in ihrer vielfältigen Wirkungsweise nie allumfassend beschrieben und quantifiziert werden können (FENNER 1985, NIKLAS 1994). Folgende

Aspekte und Einflussfaktoren werden als besonders relevant für die Samenproduktion beschrieben, die mit unterschiedlicher Gewichtung auch auf *B. pendula* übertragbar sind:

- **Parameter des Samenbaumes** (Alter, soziologische Stellung im Bestandesgefüge, Konkurrenzsituation, Vitalität, genetisches Material, Allometrien, Allokationen, Kronenmorphologie und Kronenarchitektur, Bestäubungssystem)
- **Parameter des Standortes** (Nährstoff- und Wasserverfügbarkeit, Exposition)
- **Parameter des Klimas** (Temperatur, Niederschlagsereignisse, Strahlungsverfügbarkeit, Wind).

Wenngleich alle diese Faktoren in unterschiedlichem Maße über den Reproduktions- bzw. Fruktifikationserfolg entscheiden, müssen auch im Rahmen dieser Arbeit diverse Zusammenhänge unberücksichtigt bleiben. Dazu zählen vor allem Aussagen, die das genetische Potenzial, die Quantifizierung der Bestäubung sowie einzelbaumbezogene Klima- und Standorteinschätzungen betreffen. Das Hauptaugenmerk gilt demnach den Eigenschaften des Samenbaumes.

#### Parameter des Samenbaumes

Die Auswertung der ermittelten Wachstumsparameter hat bereits gezeigt, dass die Entwicklung der einzelbaum- bis truppweise eingemischten Sand-Birken unter den gegebenen Bestandesbedingungen zunächst als gut einzuschätzen ist, wenn das **Alter** weitgehend unberücksichtigt bleibt. Angesichts des hohen Alters (> 80 Jahre) ist jedoch bereits von einem Rückgang des Fruktivierungspotenzials auszugehen. Nach Angaben von LYR et al. (1967) sowie GARRETT & GRABER (1995) führt die fortschreitende Seneszenz eines Baumes auch zu einer verminderten Vitalität, die sich vorrangig im Kronenraum auf Verzweigungsstrukturen und Belaubungsdichte niederschlägt (ROLOFF 2001, KAITANIEMI & RUOHOMÄKI 2003). Von einer geringeren Samenproduktion ist demnach, trotz altersbedingt starker Stamm- und Kronendurchmesser, auszugehen, sodass die allometrischen Beziehungen (siehe Ende dieses Abschnitts) zur Fruktivierungsschätzung an Aussagekraft verlieren. LYR et al. (1967, S. 397) fassen die altersbedingte Fruktivierungsentwicklung wie folgt zusammen: „*In der Vollmaturität ist mit einer mehr oder weniger regelmäßigen Blütenbildung zu rechnen, während in der Senilitätsphase die Blühwilligkeit nachläßt, die Pausen zwischen den Samenjahren größer werden und der Hohlkornanteil der Samen steigt.*“ In den Untersuchungen von KAITANIEMI & RUOHOMÄKI 2003 konnte ein weitaus häufigeres Vorkommen abgestorbener Sprosse im Kronenraum von Altbäumen im Vergleich zu jüngeren Wuchsklassen nachgewiesen werden. HALLÉ (1978), ROLOFF (2001), HAGEMEIER (2002) und

SCHNITZLER & CLOSSET (2003) betonen die entwicklungs- und altersabhängigen Veränderungen in der **Kronenarchitektur** von *B. pendula*. Dementsprechend sind die Triebe an Jungpflanzen (Architekturmodell nach RAUH) vorwiegend senkrecht orientiert mit seitenständigen Blüten. Nach der Blühreife werden nur noch endständige Blüten ausgebildet (Modell SCARRONE). Mit fortschreitendem Alter des Baumes stellt sich eine waagerechte Ausrichtung der Triebe ein, die sich nur sekundär aufrichten (Modell TROLL). Für die eigenen Untersuchungen, die sich auch mit einzelnen Kronenbestandteilen und Triebabschnitten mit dem Ziel der Fruktifikationsschätzung auseinandergesetzt haben, leitet sich zunächst aus den Beschreibungen zur Kronenarchitektur ab, dass der nachweislich endständige Blüten- und Fruchtansatz über das Architekturmodell begründbar ist. Angesichts der mittleren Segmentdurchmesser, die als Bezugsgröße für die ermittelten Blatt-, Blüten- und Fruchtstandszahlen gewählt wurden, bestätigt die äußerst geringe Trieb- bzw. Segmentstärke ( $\leq 3$  cm) eine endständige Konzentration der Reproduktions- und Assimilationsorgane im äußersten Kronenmantel. Ein Ergebnis, das die Bedeutung der zuvor beschriebenen Kronenmantelfläche im Lichtkronenbereich für Pionier- und Lichtbaumarten vor dem Hintergrund der Fruktifikation besonders herausstellt. Ein großer Kronenradius und eine daraus resultierende große Kronenmantelfläche ermöglichen die Ausbildung entsprechend vieler endständiger Blüten- und Fruchtstände und erhöhen somit das Reproduktionspotenzial des Einzelbaumes (SCHOEN & ASHMAN 1995). Anhand der logistischen Funktionen zur kumulierten Häufigkeit der Reproduktionsorgane in Abhängigkeit von der Segmentstärke (Abbildung 26, S. 84) wird eine entsprechende Gesetzmäßigkeit deutlich. Ab einer bestimmten Segmentstärke im Kronenraum ( $> 2$  cm) erfolgt keine weitere Steigerung hinsichtlich des Blüten- und Fruchtbehangs. Diese Zusammenhänge belegen die starke Abhängigkeit der Blütenbildung und des Fruchtbehangs von der Kronenarchitektur, stellen aber auch den Zusammenhang zum Aufbau der Triebabschnitte her. KAITANIEMI & RUOHOMÄKI (2003) unterscheiden in ihren sehr detaillierten Untersuchungen die Sprossbildung im Kronenraum von *B. pubescens* spp. *czerepanovii* (Orlova) Hämet-Ahti nach Kurz- und Langtrieben unterschiedlicher Funktion und temporärer Relevanz. Die genannten Autoren formulieren folgende Funktionen von Kurz- und Langtrieben der untersuchten Birkenart: *“Growth takes place via elongation of long-shoot internodes that produce successive single leaves with axillary buds. In autumn, the terminal bud of a long shoot often dies or transforms into a dormant male catkin [...], which matures in spring. In old trees, the majority of leaves are in monopodial short shoots, which usually bear three leaves, and do not elongate more than a couple of millimetres a year. The apical bud in a short shoot includes primordia for leaves flushing in the following year and, in*

*reproductive short shoots, also for usually one female catkin [...]. Short shoots also retain the capacity to convert to a long shoot*". Einflüsse im Kronenraum können sowohl durch die **interspezifische Konkurrenz** von *P. abies* verursacht sein (SCHWARZE 2006) als auch durch **Ressourcenkonkurrenz innerhalb der Krone** entstehen (SACHS et al. 1993). Besonders der Strahlungszutritt in den Kronenraum, verursacht durch die **soziologische Stellung** des Einzelbaumes im Bestandesgefüge (vorherrschend bis unterdrückt) und die Exposition, beeinflussen die Anlage von Blüten- und Fruchtständen (ROHMEDER 1972, KARLSSON 2000). In den Arbeiten von ACATAY (1938) und HAGEMEIER (2002) wurde der unmittelbare Zusammenhang zwischen Fruktifikation und Strahlungszutritt im Kronenraum u. a. am Beispiel von *B. pendula* nachgewiesen. ACATAY (1938) beprobte zu diesem Zweck Birkenkronen entlang ihrer vertikalen Ausdehnung, aber auch unter Einbeziehung der räumlichen Exposition. In einer Entnahmehöhe von 17 m - 18 m (Baumhöhe  $\approx$  19 m) ermittelte der Autor eine 3,8mal höhere Fruchtstandsmasse (insgesamt 163,7 g) als im unteren Kronenraum in 6 m Höhe (Fruchtstandsmasse 42,9 g). Darüber hinaus konnte ACATAY signifikant größere Fruchtstände im Lichtkronenbereich von *B. pendula* nachweisen. Die maximale Trockenmasse der Blätter wurde hingegen in einer Höhe von 10 m ermittelt, was mit den Angaben von HAGEMEIER (2002) weitgehend übereinstimmt.

Neben den funktionalen Bestandteilen der Birkenkronen, die wesentlich über Verzweigungsstrukturen und die Anlage von Blüten- und Blattknospen entscheiden, stellen Allometrien innerhalb der Krone ebenfalls eine Größe zur Abschätzung der Reproduktion dar. Unter dem Begriff **Allometrie** werden in Anlehnung an NIKLAS (1994) die folgenden zwei Definitionsansätze zusammengefasst: "(1) *the growth of a part of an organism in relation to the growth of the whole organism or some part of it, and (2) the study of the consequences of size on organic form and process.*" Mit der Gegenüberstellung unterschiedlicher Kronenbestandteile (Blätter, männliche Blütenstände, Fruchtstände), die an Teilsegmenten gewonnen wurden, ergaben sich lineare Zusammenhänge unterschiedlicher Güte (siehe Abschnitt 3.2.2.1, S. 81). Besonders straffe Zusammenhänge waren u. a. zwischen Blattanzahl, Blattmasse oder der Anzahl an Triebabschnitten und der Anzahl männlicher Blütenstände nachweisbar ( $R^2 > 0,9$ ;  $p \leq 0,000$ ). Im Vergleich dazu erwies sich lediglich die Gegenüberstellung von Blattanzahl und Blattmasse zur Anzahl ermittelter Fruchtstände mit einem Bestimmtheitsmaß von etwa 0,3 als relevant, jedoch nicht als signifikant abgesichert. Als Begründung für fehlende Zusammenhänge zwischen einzelnen Kronenbestandteilen und zur Reife gelangter Reproduktionseinheiten führt NIKLAS (1994) die unterschiedliche Entwicklung der einzelnen Kronenmodule als Reaktion auf wechselnde Umweltbedingungen an. Ferner weist der Autor auf eine



steigende Verzweigungshäufigkeit mit zunehmender Größe der Kronensegmente hin. Somit bestätigt sich der ausgewählte Messpunkt (Durchmesser eines Teilsegments oder Triebabchnitts) als entscheidende Bezugsgröße. Hierin liegt eine Begründung für die pfadabhängige Messung der Segmentdurchmesser bei der Anwendung der RBS-Methode durch CANCINO (2003).

Die allometrischen Beziehungen innerhalb der Krone zur Schätzung des Fruchtbehangs erweisen sich aufgrund der zuvor beschriebenen Variabilität in der Kronenarchitektur, der hierarchischen Ebene sowie der schwer quantifizierbaren äußeren Einflussfaktoren (Umwelt) als wenig praktikabel. Deshalb nutzen die meisten Untersuchungen die **Allometrie zwischen Stammdurchmesser (BHD) bzw. Grundfläche und Fruchtbehang** des Einzelbaumes (GREENE & JOHNSON 1994, GARRET & GRABER 1995, KARLSSON 2000). Dieser Zusammenhang ist für verschiedene Baumarten belegt und bildet gegenwärtig eine wesentliche Eingangsgröße in Modellen zur Fruktifikations- und Ausbreitungsschätzung (KARLSSON 2000). Die Erhebung an Baumarten mit kleinen Fruchtständen ist jedoch mit einem enormen empirischen Aufwand verbunden, wenn der Fruchtbehang des Einzelbaumes mit großer Genauigkeit quantifiziert werden soll. In diesen Fällen sind unmittelbar empirisch gewonnene Daten vergleichsweise selten. Die Art des Zusammenhangs und die daraus resultierende mathematische Formulierung zwischen dem Durchmesser des Samenbaumes und dem Fruchtbehang stellt die entscheidende Zielgröße dieser Untersuchungsansätze dar. Für die gefällten und beprobten Samenbäume der Sand-Birke hat sich ein entsprechender Zusammenhang ergeben, der als logistische Funktion abgebildet werden kann. Vergleicht man den ermittelten Zusammenhang mit den Aussagen anderer Veröffentlichungen, so fällt ein meist linearer Zusammenhang zwischen dem BHD und der Anzahl produzierter Samen auf. Als Beispiele für Untersuchungen, die einen Zusammenhang zwischen den genannten Größen berücksichtigen, seien an dieser Stelle die Arbeiten von:

- KARLSSON (2000) - *Pinus sylvestris* (Alter: 94 - 135 Jahre),
- GARRET & GRABER (1995) - *Acer saccharum* Marsh. (Alter: 20 - 140 Jahre),
- SUTTON et al. (2002) - *Pinus resinosa* Ait. (Alter: max. 150 Jahre),
- BELLOCQ et al. (2005) - *Quercus rubra* L. (Alter: 68 - 179 Jahre) genannt.

Viele andere Forschungsarbeiten schätzen aus Gründen des Erhebungsaufwands die produzierte Samen- oder Diasporenmenge für eine definierte Anzahl von Samenbäumen ausschließlich anhand von Fallenfängen oder Verjüngungsaufnahmen, über Ablagerungs- oder Individuendichten pro m<sup>2</sup> oder ha ein. Für unterschiedliche Birkenarten, aber auch speziell *B. pendula*, liegen verschiedene Versuchsansätze vor, die eine Aussage zur Diasporenproduktion

einzelner Samenbäume formulieren. In Tabelle 59 sind die einzelnen Quellen zusammengefasst, um einen Vergleich mit den eigenen Untersuchungsergebnissen zu ermöglichen. In einigen Fällen ist die genaue Herleitung der Angaben bedauerlicherweise nicht nachvollziehbar.

Tab. 59: Zusammenstellung der Angaben zur einzelbaumbezogenen Diasporenproduktion von *Betula* spp. auf der Grundlage unterschiedlicher Erhebungsmethoden.

Autoren	Jahr	Birkenart	Menge der Diasporen [Samenbaum]
KOHH	1935	<i>B. pendula</i>	1.500.000
ARNBORG (in: HOLM 1994b)	1946	<i>B. pendula</i>	9.000.000 - 10.000.000
KALLINA & ROHMEDER	1949	<i>B. pendula</i>	4.400.000
MESSER	1954	<i>B. pendula</i>	1.200.000 - 2.700.000
POPADYUK et al.	1995	<i>B. pendula</i>	30.000 - 8.000.000
WAGNER et al.	2004	<i>B. pendula</i>	4.500.000 - 7.300.000
DENISOW	2007	<i>B. pendula</i> , <i>B. pubescens</i>	Mastjahr: 3.700.000 - 4.900.000
DENISOW	2007	<i>B. pendula</i>	kein Mastjahr: 40.000 - 50.000
BJORKBOM	1971	<i>B. papyrifera</i> Marsh.	27.239
SAFFORD et al.	1990	<i>B. papyrifera</i> Marsh.	9.000.000 - 10.000.000
ZASADA (in: SHUGART et al.)	1992	<i>B. papyrifera</i> Marsh.	8.400.000
GREENE & JOHNSON	1994	<i>B. alleghaniensis</i> Britt.	12.158

Dennoch wird die enorme Spreitung in den Angaben deutlich, die auch in den Vollbaumerhebungen der eigenen Untersuchungen nachvollziehbar waren (kein Behang bis 4.400.000 Diasporen), jedoch im Wesentlichen mithilfe des Baumparameters (BHD) begründet werden kann. Vor allem die Angaben von DENISOW (2007), der einzelne Samenbäume über mehrere Jahre hinweg beprobt hat, weisen auf die Problematik deutlich ausgeprägter, temporärer Schwankungen in der Diasporenproduktion hin. Diese bleiben für Pionierbaumarten häufig unberücksichtigt. Die angeführten Diasporenmengen von KOHH (1935), KALLINA & ROHMEDER (1949), MESSER (1954), DANTSCHENKO (1982), SAFFORD et al. (1990), ZASADA (In: SHUGART et al. 1992), POPADYUK et al. (1995) und WAGNER et al. (2004) beschreiben die enorme Diasporenproduktion einzelner Samenbäume der Gattung *Betula* spp. Die Notwendigkeit optimaler Rahmenbedingungen, gesteuert durch zahlreiche Einflussfaktoren, wie sie bereits zu Beginn dieses Abschnitts benannt wurden, ist jedoch ebenfalls in den Untersuchungen erkennbar. Aus den Angaben von BJORKBOM (1971) sowie GREENE & JOHNSON (1994) gehen vergleichsweise geringe Diasporenmengen von Einzelbäumen hervor, die sich ohne genauere Kenntnisse der übrigen Einflussgrößen ebenfalls mithilfe der geringen Baumdimensionen (BHD < 15 cm) erklären lassen. WAGNER et al. (2004) untersuchten eine einzeln eingemischte Sand-Birke in einem Kiefernreinbestand mittels sternförmigem Fallendesign und schätzten ebenfalls über räumliche Ausbreitungswahrscheinlichkeiten (WALDSTAT) die Diasporenmenge des Einzelbaumes. Die beprobte Sand-Birke hatte einen BHD von 29 cm und nach Schätzungen der isotropen und anisotropen

Modellansätze lag die Menge produzierter Diasporen im entsprechenden Untersuchungsjahr zwischen 4.500.000 und 7.300.000. Der bisherige Einzelbaumvergleich in der Diasporenmenge zeigt eine große Übereinstimmung mit den eigenen Untersuchungen, lässt jedoch aufgrund der geringen Informationen zur Situation der beprobten Samenbäume in den angeführten Arbeiten keine Prüfung kausaler Zusammenhänge zu. In den nachfolgenden Abschnitten zur zeitlichen und räumlichen Ausbreitung der Diasporen liegt ein größerer Umfang an Quellen vor, die genauere methodische Ausführungen enthalten. Dennoch bleibt abschließend die Frage zu stellen, ob der hier verfolgte Einzelbaumansatz und -bezug angesichts des überproportionalen Aufwands gerechtfertigt ist, wenn Diasporenzahlen pro Flächeneinheit wesentlich leichter zu erheben sind und ebenfalls eine Abschätzung des flächenspezifischen Verjüngungspotenzials ermöglichen. Mit der unmittelbaren Verknüpfung von Diasporenquelle, Umweltparametern und Diasporenmenge ergeben sich vielfältige Möglichkeiten zur Modellierung und Ableitung zielgerichteter Ausbreitungs- und Verjüngungsszenarien, wie sie beispielhaft in Abbildung 80 (S. 265) dargestellt sind. Ohne genaue Kenntnisse dieser kausalen Zusammenhänge sind räumliche Modellansätze nicht mit dem Anspruch eines entsprechenden Plausibilitätsniveaus realisierbar. Angaben zu räumlich heterogenen Ausbreitungsdichten bleiben in ihrer Aussagefähigkeit auf den Einzelfall der gegebenen Bestandesbedingungen begrenzt. Sie sind nur in geringem Maße auf andere Sachverhalte übertragbar.

#### Diasporenverluste durch Beschädigungen, Befall und Hohlkörner

Für eine Kalkulation des potenziellen Diasporeneintrags und der daraus resultierenden Keimlings- und Verjüngungsdichte müssen Diasporenverluste, die sich bereits am Samenbaum einstellen und im Zuge des Ausbreitungsprozesses zu erwarten sind, ebenfalls berücksichtigt werden (FRANIEL & BŁOCKA 2008). Für die Diasporen von *B. pendula* lag der Anteil äußerlich beschädigter Diasporen auf den Untersuchungsflächen des Tharandter Waldes durchschnittlich zwischen 5 % und 8 %. Auffällig waren zudem besonders hohe Beschädigungsanteile im Juli 2005 auf allen drei Untersuchungsflächen (A - C). Als äußerlich sichtbare Schadmerkmale galten hauptsächlich leere Diasporen, beschädigte Samenschalen, Pilzbefall und sichtbarer Insektenbefall. Mit dieser rein äußerlichen Ansprache lässt sich die Ausbildung des Embryos jedoch nur eingeschränkt erfassen (SARVAS 1952). Das führt mit Sicherheit zur Unterschätzung des Anteils schadhafter und somit physiologisch nicht keimfähiger Diasporen. Wie diverse andere Untersuchungen belegen, variiert der Hohlkornanteil für *B. pendula* in einem Bereich zwischen 30 % und 60 % (SARVAS 1952, HOLM 1994b,

FRANIEL & BŁOCKA 2008). Der zeitliche Verlauf in den Diasporenanteilen, die als schadhafte eingestuft wurden, folgt dabei weitgehend einer flächenübergreifenden Synchronität. Diese Synchronität lässt sich nach eigener Einschätzung und den Angaben von GÄBLER (1954) und SKUHRAVA & SKUHRAVY (1963) durch das Auftreten der Birkensamengallmücke (*Oligotrophus betulae*; syn. *Semudobia betulae* (Winnertz.)) erklären (siehe Abbildung 13, S. 50). Der Entwicklungsgang der Gallmücke entspricht weitestgehend dem Verlauf der als beschädigt angesprochenen Diasporen. Die auffällig orangefarbene Larve konnte häufig in den Proben der Diasporenfallen gesichtet werden. Sie entwickelt sich in den Diasporen und führt zu einer deutlichen Verdickung des Samennüsschens (Gallenbildung). Nach der Überwinterung in der Galle erfolgt die Verpuppung im März und April, sodass von diesem Zeitpunkt an bis zur erneuten Besiedlung im Juni ein spürbarer Befallsrückgang in den Untersuchungsergebnissen erkennbar ist. In den Besiedlungs- und Fruktifikationssynchronismen sehen unterschiedliche Autoren eine der Hauptbegründungen für das Auftreten von ausgeprägten Samenjahren in entsprechenden Intervallen (IMS 1990, WALLER 1993, SHIBATA et al. 2002). KELLY (1994; S. 468) leitet in seiner ausführlichen Auseinandersetzung mit den acht grundsätzlichen Hypothesen zur Mastbildung die folgende Zusammenfassung zum Befall ab: „*Large seed crops satiate seed predators, which thus destroy a lower % of crop*“. Der Autor weist jedoch auch darauf hin, dass einige Untersuchungen unter sich verändernden klimatischen Bedingungen einen Anstieg der Verluste in Mastjahren durch Befall nachgewiesen haben (MCKONE et al. 1998). Insgesamt gilt das Wechselspiel zwischen reichlicher Fruktifikation und den davon abhängigen Prädatoren als evolutionsbedingte Entwicklung (IMS 1990). Bezogen auf *B. pendula* schätzen SKUHRAVA & SKUHRAVY (1963) den Befallsanteil durch *Oligotrophus betulae* für einige Regionen tschechischer Birkenwälder auf 30 %. SARVAS (1952), der seine Untersuchungen zusätzlich mit einer mikroskopischen Einschätzung des ausgebildeten Embryos ergänzte, ermittelte einen Anteil von etwa 6,7 % an Diasporen, die durch unterschiedliche Einflüsse wie Pilze, Insekten und sonstige Beschädigungen als nicht mehr keimfähig einzustufen waren. Der Befall durch *Oligotrophus betulae* und andere Insekten stellt nach Auffassung des Autors mit einem Anteil von etwa 3 % eine Hauptverlustgröße am Samenbaum dar. Als weitere Verlustursache führen SARVAS (1952; Befallsanteil etwa 4 %) und HOLM (1994b) den Pilzbefall durch *Sclerotinia betulae* WORONIN (1895, syn. *Ciboria betulae* (WORONIN EX NAVASHIN 1896) W.L. WHITE 1941; *Stromatinia betulae* (Woronin) Naumov 1964) an. Ein Schadbild, das auch in den eigenen Untersuchungen vergleichsweise häufig auftrat und eine so genannte „Mumifizierung“ des Samennüsschens verursacht (GÄBLER 1954). Zu einer differenzierteren Einschätzung gelangt

HOLM (1994a) in seinen aufwändigen Untersuchungen an *B. pendula*, *B. pubescens* ssp. *pubescens* und *B. pubescens* ssp. *tortuosa* im Norden Schwedens, der einen jahres- und regionalspezifischen Oligotrophus-Befall der Samen zwischen 5 % und 70 % dokumentierte. Deutliche Unterschiede hinsichtlich der Beschädigungsanteile von Diasporen zwischen den Untersuchungsjahren 2004 und 2005 ergeben sich auch für die Sand-Birken des Tharandter Waldes. Im Untersuchungsjahr 2004 fiel dieser Anteil deutlich niedriger aus als im Folgejahr. Als Hauptursache sind in erster Linie veränderte Witterungsbedingungen zu nennen, die sich sowohl auf die erfolgreiche Bestäubung als auch auf die Entwicklung von Pilzen und Gallmückenlarven auswirken.

#### 4.2.2 Diasporenausbreitung

Der Begriff der Ausbreitung von Reproduktionseinheiten (Pollen, Samen, Diasporen, vegetative Pflanzenbestandteile) umfasst nach HOWE & SMALLWOOD (1982) im engeren Sinne ausschließlich *“the departure of a diaspore [...] from the parent plant“*. Die methodische Erfassung anemochor ausgebreiteter Diasporen ist hingegen in unmittelbarer Nähe des eigentlichen Ablagerungsortes angesiedelt. SILVERTOWN & CHARLESWORTH (2001) unterteilen daher den theoretischen Ausbreitungsprozess in die Ablösung der Diasporen (des Samens) vom Samenbaum, den Transport und die Ablagerung an einem bestimmten Punkt innerhalb der gewählten Betrachtungseinheit (Landschaft, Waldbestand, Mikrostandort). Der eigentliche Ausbreitungserfolg ist somit im Wesentlichen an den erfolgreichen Reifeprozess in Abhängigkeit von unterschiedlichen Umweltfaktoren gebunden. Gleiches gilt für erforderliche Ausbreitungsvektoren und auftretende Prädatoren (LYR et al. 1967, BONN & POSCHLOD 1998). In evolutionsbiologischer und populationsökologischer Hinsicht liegt die Bedeutung von Pionierpflanzen und -baumarten, zu denen auch die Birkenarten gehören darin, neue Habitate zu besiedeln (WALKER & DEL MORAL 2003). Diese sollen sich von denen der Mutterpflanze unterscheiden und potenziell günstigere Bedingungen für die erfolgreiche Etablierung der Verjüngungspflanzen bieten (HOWE & SMALLWOOD 1982). TANAKA & KOMINAMI (2002) veranschaulichen die besondere Bedeutung dieses räumlichen Ausbreitungsprozesses mit den Worten: *“Seed and pollen dispersal are known to be the only ways plants ‘move’.*“ Die ungerichtete Ausbreitung von anemochor verbreiteten Diasporen wird auch mit den Begriffen der „Kolonisierungs- bzw. Störungshypothese“ unterlegt (PORTNOY & WILLSON 1993, OTTO 1994, GROMTSEV 2002). WILLSON (1992) und NAKASHIZUKA et al. (1995) bezeichnen diesen Mechanismus als „ungerichtete Nischensuche“, da Anemochorie vom vorliegenden Windregime abhängig ist und unter natürlichen Gegebenheiten nicht

zielgerichtet verläuft. Als weitere Funktionen für die Diasporenausbreitung werden die Sicherung des Genflusses und die so genannte „Flucht-Hypothese“ genannt. Letztere folgt der Annahme, dass im unmittelbaren Umfeld des Samenbaumes die höchste Mortalität vorliegt, verursacht durch Pathogene und Herbivore (JANZEN 1970, CONNELL 1971, BURKEY 1994). Eine besonders interessante Untersuchung, die sich der Frage einer möglichen genetischen Einengung eines regionalen Vorkommens von *B. maximowicziana* widmet, stammt von GOTO et al. (2004). Die Autoren prüfen die Hypothese, dass weite Ausbreitungsdistanzen von Pollen und Samen dem Schutz vor genetischer Einengung dienen. Diese genetische Einengung könnte insbesondere beim Auflaufen einer besonders dichten Verjüngung und dem Auftreten abiotischer oder biotischer Faktoren mit negativer Wirkung zu großen Ausfällen in der Verjüngung führen (OKUBO & LEVIN 1989). Als Ergebnis dieser Untersuchung weisen GOTO et al. (2004) eine erwartungsgemäß große Heterogenität in der genetischen Ausstattung der Verjüngung um einzelne Samenbäume nach, die vorrangig mit den großen Ausbreitungsdistanzen des Pollens begründet werden.

#### Zeitliche Dynamik

Hinsichtlich der zeitlichen Dynamik sind zwei Betrachtungsansätze zu berücksichtigen. Einerseits können deutliche Unterschiede in der absoluten Samen- und Diasporenmenge einzelner Jahre auftreten (Mastereignisse), andererseits sind die Reife- und Freisetzungintervalle durch jahresspezifische Witterungsverläufe geprägt (SARVAS 1948). KELLY (1994) weist in seinen Ausführungen darauf hin, dass die Definition einer Mast auf Grundlage einer Population erfolgen muss, da einzelbaumspezifische Aussagen nicht zwingend übertragbar sind (siehe Abschnitt 3.3.1, S. 90). Eine Erkenntnis, die sich in der einzelbaumbezogenen Betrachtung zur Fruktifikation bestätigt hat. Hierin liegt eine weitere Begründung für den selten hergestellten Einzelbaumbezug zur Fruktifikation. Das Auftreten von weiter auseinander liegenden Mastjahren (KELLY 1994) gilt mehrheitlich als charakteristisch für schwer-samige Baumarten wie Buche und Eiche. Für *B. pendula* und *B. pubescens* werden nahezu jährlich starke Fruktifikationsereignisse beschrieben (BURCKHARDT 1867, SCHWAPPACH 1895, ROHMEDEK 1972). Jene Autoren, die sich eingehender mit der Gattung *Betula* und verjüngungsökologischen Fragen beschäftigt haben, weisen immer wieder darauf hin, dass auch für diese Arten starke Samenjahre und Jahre mit äußerst geringer Samenproduktion auftreten (VANSELOW 1949, VON SCHÖNBORN 1964, BJORKBOM et al. 1965, HOLM 1994b). So formuliert SARVAS (1948): *“In forestry literature, the option has often found expression, that birch produces plentiful crops almost every year. This option is however evidently false”*. Eine

Begründung für das Auftreten von Fruktifikationsintervallen unterschiedlicher Intensität wurde bereits mit der oben erläuterten Hypothese zum Befall gegeben. Als weitere Begründung dafür, dass auch Pionierbaumarten wie die Sand-Birke nicht in jedem Jahr in gleicher Intensität zur Diasporenproduktion befähigt sind, werden die pflanzenspezifischen „Reproduktionskosten“ angeführt. Diese „Reproduktionskosten“ erfordern einen hohen Ressourcen- und Energieaufwand, der von einer höher entwickelten Pflanze nicht in jeder Vegetationsperiode realisiert werden kann (KELLY 1994). Aus der theoretischen Auseinandersetzung von IMS (1990) geht das äußerst komplizierte und schwer interpretierbare Geflecht biologischer, ökologischer und klimatischer Einflussfaktoren hervor. Diese führen zu einer periodischen und mehrheitlich synchronen Reproduktion. Die eigenen Untersuchungen bestätigen das Auftreten von Fruktifikations- und Ausbreitungsintervallen, die sich u. a. in dem Vergleich zwischen den Aufnahmejahren 2004 und 2005 für die Flächen des Tharandter Waldes abzeichnen. Der relative Anteil der Diasporen im Untersuchungsjahr 2005 lag lediglich zwischen 3 und 7 % des Vorjahres. Dies sind Werte, die in gleicher Weise den langfristigeren Untersuchungen von FRIES (1984; 7 - 9 Jahre) zu entnehmen sind. In diesen Untersuchungen liegen die Unterschiede zwischen einem ausgeprägten Samenjahr und weniger produktiven Samenjahren zwischen 3,1 % und 6,3 % (*B. pendula*) sowie 7,7 % und 12,1 % (*B. pubescens*). BJORKBOM et al. (1965) teilen die Samenjahre für *B. papyrifera* in folgende Stufen ein: 1.) mittlerer Behang - einige Diasporen an allen Bäumen, aber bis zu 75 % des maximalen Fruchtbehangs an einigen Bäumen, 2.) guter Behang - 61 - 90 % des maximalen Fruchtbehangs und 3.) starker Fruchtbehang - 91 - 100 % des maximalen Fruchtbehangs. Diese relative Abstufung sagt zunächst wenig über die absoluten Werte einer maximal möglichen Diasporenproduktion. Als Bezugsgröße gelten hier häufig Angaben zur Diasporendichte [m<sup>2</sup> oder ha] (siehe auch nachfolgender Abschnitt). Zudem sollte die Trennung der Begriffe „Samenreife“ und „Samenfall“ erfolgen, da die maximale Samenablösung erst mit ± vollständiger Reife eintritt (WHITE 1995). Als Zeitraum des „Samenabfalls“ für *B. pendula* werden von ROHMEDE (1972) die Monate August bis Anfang Oktober angegeben. Dieser Zeitraum hat sich für die vorliegende Untersuchung als Zeitraum maximaler Diasporenfreisetzung im Wesentlichen bestätigt. Trotzdem konnte auf einem vergleichsweise niedrigen Niveau eine ganzjährige Diasporenfreisetzung beobachtet werden. Die Beobachtungen von FABER (1982): „So fliegt z. B. ein Teil der Samen nicht aus, sondern bleibt am Zapfen sitzen“ finden demnach ihre Bestätigung. Auffällig waren jedoch flächenspezifische Abweichungen von der mehrheitlich synchron verlaufenden Ausbreitung, die innerhalb eines Jahres auftraten. Besonders starke Abweichungen zeigte in diesem Zusammenhang die Untersuchungsfläche D

mit einer maximalen Diasporenfreisetzung im Monat November 2003. Zu ähnlichen, flächenspezifischen Abweichungen gelangten FRIES (1984; *B. pendula* und *B. pubescens*) und KARLSSON (2001; *B. pendula*) in ihren Untersuchungen. Beide Autoren ermittelten innerhalb eines Untersuchungszeitraums für verschiedene Probeflächen ebenfalls unterschiedliche Monate mit maximaler Diasporenausbreitung (Juli bis November). Gleiches gilt für die Aufnahmen von ZASADA et al. (In: SHUGART et al. 1992), die für *B. papyrifera* ebenfalls flächenspezifisch maximale Ausbreitungszeiträume (September - November) nachweisen konnten. Auch in den Untersuchungen zur Papier-Birke wurden ganzjährig freigesetzte Diasporen von den genannten Autoren festgestellt. Unter Einbeziehung mehrjährig beprobter Untersuchungsflächen wird deutlich, dass die zeitlichen Ausbreitungsintervalle große Differenzen aufweisen. BJORKBOM et al. (1965) ermittelten als jahresspezifischen Hauptausbreitungszeitraum in ihrer dreijährigen Untersuchung (*B. papyrifera*) in zwei Aufnahmejahren den Monat August und einmal den Monat Oktober. Als abweichendes Beispiel von der Hauptausbreitungszeit in den Herbstmonaten ist die Untersuchung von FORD et al. (1983) an *Betula uber* (Ashe) zu nennen. Diese Birkenart kommt im Süd-Westen des amerikanischen Bundesstaates Virginia vor. Die Autoren stellten fest, dass für *Betula uber* erst in den Monaten Januar und Februar eine maximale Diasporenausbreitung zu verzeichnen war. Einen Erklärungsansatz für die langen Ausbreitungszeiträume bis in die Wintermonate und das folgende Frühjahr hinein, stammt von MATLACK (1989) sowie GREENE & JOHNSON (1997). Diese Autoren haben sich mit der sekundären Diasporenausbreitung von *B. alleghaniensis* und *B. papyrifera* auseinandergesetzt. Sie wiesen weitaus größere Ausbreitungsdistanzen auf Schneefeldern und unter entsprechendem Windeinfluss nach. Dies ist wiederum für frühsukzessionale Baumarten besonders vorteilhaft (siehe auch nachfolgender Abschnitt 4.2.2.1, S. 254). Nachdem anhand der eigenen Untersuchungsergebnisse und über den vorliegenden Literaturvergleich festgestellt werden konnte, dass zwischen den Untersuchungsjahren enorme Unterschiede in der Diasporenproduktion zu beobachten sind, aber auch erhebliche Abweichungen hinsichtlich der Zeitpunkte des Samenfalls vorliegen, stellt sich die Frage nach einer Erklärung dieser temporären Schwankungen. Eine Ursachenanalyse dafür, warum auftretende Mastjahre für Birkenarten bisher selten untersucht wurden, ist bereits gegeben worden. SARVAS (1952), dessen umfangreiche Arbeiten zu *B. pendula* und *B. pubescens* viel zitiert sind, hat sich vorrangig den Aspekten der Blüte und Pollenbildung in Abhängigkeit von klimatischen Faktoren wie **Temperatur** und **relativer Luftfeuchte** gewidmet. Unter den regionalen Gegebenheiten (Finnland) war in dieser Untersuchung ein Temperaturanstieg ( $> + 10^{\circ}\text{C}$ ) über mindestens 3-5 Tage entscheidend, der meist im Monat



Mai einsetzte. Gleichzeitig sank die relative Luftfeuchte auf Werte  $< 50\%$  ab. Abschließend stellte SARVAS (1952) die hohe Konzentration der Pollenfreisetzung über wenige Stunden und Tage als besonders charakteristisch für Sand- und Moor-Birke heraus. Im Gegensatz dazu bezeichnet der Autor als ungünstige Witterungsbedingungen “[...] *primarily rainy and exceptionally cold weather*” (SARVAS 1952, S.12).

In der eigenen Untersuchung legt ein Vergleich mit den Niederschlags- und Temperaturwerten des Vorjahres den Schluss nahe, dass die besonders warmen und trockenen Bedingungen des Jahres 2003 positiv auf die Fruktifikation der Birke wirkten. Die fehlende Bestäubung durch das isolierte Vorkommen einzelner Samenbäume gilt für anemochore Pionierbaumarten wie *Betula* spp. nur in Ausnahmefällen als limitierender Faktor einer erfolgreichen Fruktifikation (SILVERTOWN & CHARLESWORTH 2001). Nach Angaben von WALLIN et al. (1991) und HOLM (1994a) legen Birkenpollen Distanzen von 55 km bis 600 km zurück. Dennoch besteht auch bei der monözischen (einhäusigen) Baumart Sand-Birke in stark isolierten Vorkommen die Gefahr der Selbstung, die erfahrungsgemäß zu einer verminderten Samenqualität führt (ACATAY 1938, HOLM 1994a). Ein eindrucksvolles Beispiel stammt von HOLM (1994a), der stark regionalspezifisch geprägte Bestäubungsabhängigkeiten und Embryonalentwicklungen in den Diasporen nachweisen konnte. Gleiches gilt für den Modellansatz von KELLY et al. (2001) für *B. alleghaniensis*. Im Vergleich dazu konnten SHIBATA et al. (2002) für *B. grossa* keinen Zusammenhang zwischen Pollenfreisetzung und Fruktifikationsmenge nachweisen.

Das Zusammenspiel von Temperatur und relativer Luftfeuchte folgt in den gemäßigten Breiten dem genannten Muster, das bei einem Anstieg der Lufttemperatur (Sonnentage ohne Niederschlag) zu einer Absenkung der relativen Luftfeuchte führt (FLEMMING 1994). Dies geht auch aus den dargestellten Ergebnissen der Klimastation im Tharandter Wald hervor (siehe Seite 116-117). In allen drei Untersuchungsjahren 2003 - 2005 ergaben sich diesbezüglich signifikante Zusammenhänge, die sich neben dem Einfluss auf die Pollenfreisetzung und die erfolgreiche Samenproduktion (Mastjahre) auf den Reife- und Ablösungszeitpunkt (Freisetzung, Ausbreitung) auswirkten (RANTA et al. 2005). Weitgehend synchrone Ausbreitungszeiträume ergeben sich deshalb auch innerhalb einer Birkenart. Der unmittelbare Zusammenhang zwischen den klimatischen Faktoren (Temperatur und relative Luftfeuchte) und der Diasporenfreisetzung ließ sich in den Untersuchungen des Tharandter Waldes jedoch nur bedingt nachweisen. Auf den Untersuchungsflächen A und C ergaben sich positive signifikante Zusammenhänge (linear) zwischen der Temperatur und der mittleren Diasporendichte innerhalb des Hauptausbreitungszeitraumes (Juli bis November). Der Effekt einer

steigenden relativen Luftfeuchte, der sich in einer gleichzeitig verminderten Diasporenfreisetzung zeigte, konnte ebenfalls auf den genannten Untersuchungsflächen nachgewiesen werden. Zu diesen Aussagen gelangten auch FORD et al. (1983) in ihren Untersuchungen an *B. uber*. FABER (1982) konnte im Rahmen seiner Untersuchungen ebenfalls den unmittelbar positiven Zusammenhang zwischen geringer relativer Luftfeuchte, hoher Lufttemperatur und verstärkter Diasporenausbreitung von *B. pendula* belegen. Wie sich anhand der Ergebnisse zeigt, stellt der **Windeinfluss** auch in diesem Zusammenhang einen besonders guten Indikator für die Ausbreitungsvorhersage dar, obwohl die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungsflächen zunächst widersprüchlich erscheinen. Für die Untersuchungsfläche D ergab sich ein positiver Zusammenhang zwischen der Windgeschwindigkeit, die in einer Höhe von 30 m gemessen wurde und der Menge erfasster Diasporen zu einem bestimmten Aufnahmezeitpunkt. Im Vergleich dazu wiesen die Ergebnisse der Untersuchungsflächen A bis C einen genau entgegengesetzten Trend auf. Dies lässt sich mit der bereits erfolgten Ausbreitung von Diasporen in den Monaten August und September erklären. In den genannten Monaten traten weitaus seltener stärkere Windereignisse auf als in den Monaten Oktober und November. Deshalb muss dieser Zusammenhang auf den Untersuchungsflächen A bis C zwangsläufig ausbleiben. Die Samenbäume der Untersuchungsfläche D besaßen noch sehr spät im Jahresverlauf (Oktober und November) einen großen Teil ihrer Diasporen. Diese wurden erst mit den einsetzenden Herbststürmen ausgebreitet. Ursache für den späten Ausbreitungszeitraum kann eine verzögerte Reife sein, die sich durch standörtliche Gegebenheiten (Lage der Fläche), Konkurrenzsituationen im Kronenraum oder die Vitalität des Einzelbaumes begründen lassen (ROLOFF 2001, KAITANIEMI & RUOHOMÄKI 2003, SCHWARZE 2006). Die Wirkung der Windgeschwindigkeit ist mit der jeweiligen Windrichtung zu kombinieren. Somit entfalten Windgeschwindigkeit und Windrichtung ihre Wirkung auf den Kronenraum der Sand-Birke in Abhängigkeit von der Exposition des Bestandes und der Wuchsklasse angrenzender Bestände. Diese können bei entsprechender Höhe, Belaubung und Bestockungsgrad eine erhebliche Reduktion der Windgeschwindigkeit verursachen (FLEMMING 1994, OTTO 1994). Auffällig ist in den eigenen Ergebnissen die deutliche Begrenzung nachweisbarer Windeinflüsse auf eine Messhöhe von 30 m. Zudem bleibt anzumerken, dass die verfügbaren Messwerte nicht auf den Untersuchungsflächen selbst gewonnen wurden. Abweichungen des Windregimes auf den Untersuchungsflächen sind deshalb denkbar. Die unmittelbar positive Wirkung der Windgeschwindigkeit auf die Menge anemochor ausgebreiteter Diasporen wurde u. a. von FORD et al. (1983), ARADÓTTIR (1997) und TACKENBERG (2001) nachgewiesen. Eine genaue Quantifizierung spezifischer Schwellenwerte der Wind-

geschwindigkeit [m/s], die überschritten werden muss, um eine Freisetzung der Diasporen zu garantieren, ist jedoch kaum möglich. Der Reifezustand der Diasporen am jeweiligen Samenbaum, aber auch innerhalb einer Baumkrone kann sehr variabel sein (ACATAY 1938). TACKENBERG et al. (2003) wiesen außerdem nach, dass nicht nur die Windgeschwindigkeit, sondern auch die Aufwinde und Verwirbelungen für die Ausbreitung verantwortlich sind. RANTA et al. (2005) fassten die Erkenntnisse zur Pollenausbreitung, witterungsabhängigen Fruktifikation und Mast in einem Modell für *B. pendula* und *B. pubescens* zusammen. Die Autoren nutzten Daten der finnischen Versuchsstationen. Sie erreichten in ihrer Modellvorhersage eine hohe Genauigkeit bezüglich der Prognose jährlicher Pollenfreisetzung, die in Einschätzungen zur Fruktifikationswahrscheinlichkeit einbezogen wurden.

#### Räumliche Ausbreitungsmuster auf Bestandesebene

Viele Autoren, die sich mit der Diasporenausbreitung befasst haben, betonen die zeitliche und räumliche Kopplung von Ausbreitungsmechanismen und ihre ganzheitliche Betrachtung. Auf diese Weise sind Aussagen zur Diasporenausbreitung abzuleiten (HOULE & PAYETTE 1990, NATHAN et al. 2001, MCEUEN & CURRAN 2004). Als Folge zeitlich variierender Umweltbedingungen verändern sich auch die räumlichen Ausbreitungsmuster, die nach WILLSON & TRAVESET (In: FENNER 2000) und in Anlehnung an JANZEN (1970) mit dem Begriff des “*seed shadow*“ beschrieben werden. Mit der vergleichsweise einfachen Isoliniendarstellung im Abschnitt 3.3.2 (S. 92) konnten diese Verteilungsmuster aufgezeigt werden. Die Wesentlichen Aussagen dieser Darstellungen umfassen mit Blick auf die Baumart Sand-Birke:

- bestandesindividuelle Ausbreitungsmuster der Diasporen in Abhängigkeit von Samenbaumstandpunkten,
- eine extreme Variabilität hinsichtlich der abgelagerten Diasporendichten innerhalb einer Bestandesfläche,
- das Initial oder den Ausgangspunkt für alle weiteren verjüngungsökologischen Betrachtungen.

Eines der Hauptprobleme für die räumliche Erfassung und Prognose anemochor verbreiteter Diasporen geringer Größe liegt nach CLARK et al. (1998) in der Überlappung der Ablagerungsbereiche. Diese entstehen durch das räumlich nahe Vorkommen von Samenbäumen. Eine Situation, die auf allen Untersuchungsflächen in mehr oder weniger starker Ausprägung vorliegt. Mit der Quantifizierung von Ablagerungsdichten [m<sup>2</sup> oder ha] der Diasporen sind weiterführende Prognosen für das Verjüngungspotenzial dieser Baumart unter entsprechenden Umweltbedingungen verbunden (HOWE & SMALLWOOD 1982). Gleichzeitig eröffnen räum-

liche und distanzabhängige Betrachtungen die Möglichkeit zur Bewertung von Ausbreitungseffizienz (TANAKA & KOMINAMI, in: NAKASHIZUKA 2002). Diese Erkenntnis fassen WILLSON & TRAVESET (in: FENNER 2000) wie folgt zusammen: “*Two factors then can be used to describe seed shadows - the relationship of seed numbers or density to distance from seed source and the directionality with respect to the source.*” Die folgenden Abschnitte berücksichtigen diesen Ansatz. Sie stellen die eigenen Ergebnisse in einen Vergleich mit anderen Untersuchungen ähnlicher Zielsetzung. Für die Untersuchungsflächen des Tharandter Waldes ergaben sich ebenfalls kleinräumige Akkumulationen von Diasporen der Sand-Birke. Es entstanden Bereiche mit sehr hohen Diasporendichten [m<sup>2</sup>]. Auf den Untersuchungsflächen B und C erreichte die maximale Diasporendichte 2.500 Diasporen [m<sup>2</sup>]. Im gleichen Aufnahmezeitraum wurden auf der Fläche A bis zu 15.000 Diasporen [m<sup>2</sup>] ermittelt. Extreme Diasporendichten mit Werten von 26.000 - 52.000 Diasporen [m<sup>2</sup>] lagen hingegen auf den Flächen D, E und F vor. Zunächst fällt in den Darstellungen (Abbildung 30, S. 93) die kleinflächige Ausdehnung der Bereiche mit besonders hoher Diasporendichte auf, gemessen an der jeweiligen Gesamtbestandesfläche. Die vergleichsweise abrupten Übergänge der dargestellten Isolinien lassen auf einen schnellen Abfall der Diasporendichte mit zunehmender Entfernung vom Ausbreitungszentrum schließen. Bereiche mit geringer und mittlerer Diasporendichte [m<sup>2</sup>] nehmen weitaus größere Flächen ein. Insgesamt wird mit dem Begriff Ausbreitungs- oder Ablagerungsmuster (“*seed shadow*“) demnach eine starke Heterogenität in der Diasporendichte von *B. pendula* beschrieben. Auch unter dem gegebenen Betrachtungsansatz muss eine Einbeziehung zeitlicher Komponenten erfolgen. Dies zeigen die monatlichen Darstellungen des Abschnitts 3.3.3.2 (S. 100-101). Die räumlichen Einzeldarstellungen der Hauptausbreitungsmonate in den Untersuchungs Jahren 2004 und 2005 lassen eine starke Dynamik in den Ausbreitungsdichten erkennen. Der räumliche Wechsel besonders hoher Diasporendichten innerhalb einer Untersuchungsfläche kann ebenfalls mit der veränderten (jahresspezifischen) Fruktifikation einzelner Samenbäume erklärt werden (HOULE 1998). Besonders deutlich geht dies aus einer Gegenüberstellung der räumlichen Diasporenverteilung auf der Untersuchungsfläche A hervor. Im Untersuchungs Jahr 2004 erfolgte der Haupteintrag der Diasporen von den Samenbäumen aus nordwestlicher Richtung, während im Untersuchungs Jahr 2005 die Hauptausbreitungsquelle im Nordosten der Fläche liegt. Außerdem führt die insgesamt stark verminderte Diasporenproduktion des Jahres 2005 zu weitaus heterogeneren Ausbreitungsmustern auf den Untersuchungsflächen B und C. HOULE (1998) formulierte für die Fruktifikation von *B. alleghaniensis* in diesem Zusammenhang “[...] *in years of low seed production, only subset of the dominant trees produce, creating a seed rain*

*spatial pattern very different from that of mast years [...]“*. Zu vergleichbaren Ergebnissen für die Heterogenität der Diasporendichte auf einer definierten Bestandesfläche gelangten auch TANAKA & KOMINAMI (in: NAKASHIZUKA 2002) in japanischen Mischbeständen. In diesen Beständen ist u. a. *B. grossa* beteiligt. Die genannten Autoren verwendeten in ihrer grafischen Darstellung ebenfalls Isolinien, die bereits nach 10 m bis 20 m um den Samenbaum eine Reduktion der Diasporendichte [m<sup>2</sup>] von 6.000 auf 1.000 Diasporen [m<sup>2</sup>] aufzeigten. Auch in diesem Fall belegt die bestandesbezogene Betrachtung, dass lediglich ein kleiner Kernbereich um den Samenbaum eine hohe Dichte an Diasporen aufweist. Etwa 80 % der gesamten Bestandesfläche verfügte in der genannten Untersuchung über eine Diasporendichte von weniger als 100 Diasporen [m<sup>2</sup>]. LEVINE & MURRELL (2003) bezeichnen den Bereich hoher Diasporendichten als *“dispersal kernel“*. Weiter gefasst, beinhaltet dieser Bereich auch die Wahrscheinlichkeit zum Diasporentransport um einen Samenbaum und die Ablagerung in einer bestimmten Distanz. Weitere Beispiele für bestandesbezogene Ausbreitungsmuster anemochor ausgebreiteter Diasporen gehen auf JOHNSON (1988; für *Fraxinus* spp. und *Acer* spp.) und CLARK et al. (1999; *Betula* spp.) zurück. Für eine waldbauliche Bewertung sind diese Angaben entscheidend. Unter Einbeziehung potenzieller Risikofaktoren und Mortalitätsraten sind auf diesem Wege Kalkulationen zur Ablagerungsdichte möglich, die für eine ausreichend dicht etablierte Sand-Birkenverjüngung als notwendig erachtet wird. Viele Angaben aus älteren Untersuchungen zur Diasporendichte von *Betula* spp. gehen auf Erhebungen in Birkenreinbeständen zurück. Die einzelbaumweise Erfassung fruktifizierender Samenbäume setzte erst mit den Bestrebungen einer räumlichen Modellierung ein, die auf Mischbestände ausgerichtet war. Trotzdem können die Angaben aus Birkenreinbeständen genutzt werden, um die ermittelten Diasporendichten einzelbaum- bis truppweise eingemischter Samenbäume zu bewerten. Vor diesem Hintergrund ist es wichtig darauf zu verweisen, dass die meisten Untersuchungen ihre Angaben zu mittleren Diasporendichten auf eine konkrete Untersuchungsfläche beziehen. Als waldbaulicher Richtwert erscheint dieses Vorgehen zunächst akzeptabel. Die zuvor beschriebene Heterogenität in den Ausbreitungsmustern wird auf diese Weise jedoch stark vernachlässigt. Welche Folgen damit für die Ableitung waldbaulicher Behandlungsstrategien verbunden sind, wird Gegenstand des nachfolgenden Abschnitts 4.2.2.2 (S. 263) sein. SARVAS (1952) hat in seinen Untersuchungen, die sich über einen Zeitraum von 6 Jahren erstreckten, mittlere Diasporendichten zwischen 10.000 und 72.000/m<sup>2</sup> in einem 45 Jahre alten Birkenreinbestand ermittelt. SAFFORD et al. (1990; zit. in: PERALA & ALM 1990a) differenzieren ihre diesbezügliche Aussage, indem sie in Jahren geringer Diasporenproduktion von etwa 250 Diasporen/m<sup>2</sup> ausgehen und in Mastjahren von  $\geq 9.000$  Diasporen/m<sup>2</sup>.

SHUGART et al. (1992) berufen sich auf Untersuchungen von KOSKI & TALLQUIST aus dem Jahre 1978. Über einen Beobachtungszeitraum von 10 Jahren wiesen die Autoren Gesamtdichten abgelagerter Diasporen (*B. pendula*, syn. *B. verrucosa*) von 560/m<sup>2</sup> bis 76.000/m<sup>2</sup> nach. Ebenfalls in unterschiedlichen Beobachtungsjahren (1984-1989) konnte HOLM (1994b) mittlere Diasporendichten für *B. pendula* zwischen 100/m<sup>2</sup> und 2.750/m<sup>2</sup> feststellen. Vergleichbare Angaben zur Diasporendichte von *B. maximowicziana* stammen von OSUMI & SAKURAI (1997). Die Unterschiede in der Dichte abgelagerter Diasporen erreichten in dieser Untersuchung bis zu 4.500/m<sup>2</sup>. In den Aufnahmen von HOULE (1999) an *B. alleghaniensis* ergaben sich über einen Zeitraum von 7 Jahren, je nach Fruktifikation der einzeln bis truppweise eingemischten Samenbäume, jahresspezifische Diasporendichten zwischen 738/m<sup>2</sup> und 28.130/m<sup>2</sup>. Besonders hohe Werte von 21.000 Diasporen/m<sup>2</sup> sind auch der Untersuchung von FRIES (1984) zu entnehmen. Diese Angabe bezieht der Autor allein auf den Hauptausbreitungsmonat September des angegebenen Untersuchungsjahres. FABER (1982), der seine Untersuchungen in 15 - 20jährigen Birkenbeständen durchführte, gibt Diasporendichten von 8.400/m<sup>2</sup> und 10.450/m<sup>2</sup> an. Vergleicht man zunächst diese eher pauschalen Angaben zur beobachteten Diasporendichte in Birkenreinbeständen mit den Untersuchungsergebnissen des Tharandter Waldes, so können diese in Altbaumnähe als durchaus gleichwertig eingestuft werden. Kausalitäten der anemochor gesteuerten räumlichen Ausbreitung lassen sich jedoch nicht ohne Berücksichtigung der Samenbaumpositionen und des Windeinflusses abbilden. Gleiches gilt für eventuelle Gesetzmäßigkeiten, die es erst ermöglichen, Ergebnisse des einzelnen Bestandes auf andere Bestandessituationen zu übertragen. Veränderte Rahmenbedingungen müssen in diesen Fällen zwingend berücksichtigt werden. Aus diesem Grund setzt sich der folgende Abschnitt mit den Ausbreitungsmodellen auseinander. Wesentliche Kenngrößen wie MDD, LDD und Richtungseffekte bilden dabei einen Betrachtungsschwerpunkt.

#### 4.2.2.1 Modellschätzungen

Grundlage räumlicher Modelle für anemochor gesteuerte Ausbreitungsszenarien ist die Annahme, dass sich die distanzabhängige Ablagerung von Diasporen durch Größe und Form der Diasporen, Höhe des Samenbaumes, Windgeschwindigkeit und Dichte der umgebenden Vegetation erklären lässt (FENNER 1985, NATHAN et al. 2001). Nach LEVINE & MURRELL (2003) erscheint es darüber hinaus notwendig zwischen dem Ausbreitungsprozess ("dispersal") und der endgültigen Ablagerung von Diasporen ("trapping") zu unterscheiden. Insbesondere die Auseinandersetzung mit mittleren und maximalen Ausbreitungsdistanzen

unterstreicht die Plausibilität dieses Ansatzes. Der rein mechanistische Ansatz geht auf die Anfänge der Ausbreitungsmodellierung zurück (RIDLEY 1930, MURRAY 1986, BURROWS 1986). Dieser stößt jedoch in seiner Aussagefähigkeit an Grenzen, da sich Ausbreitungsbewegungen einzelner Diasporen nur bedingt mit der gewünschten Präzision abbilden lassen (NATHAN et al. 2001). Ferner erscheint mit Blick auf waldbauliche und verjüngungsökologische Fragestellungen vielmehr das eigentliche Ausbreitungsergebnis von Interesse. Der exakte Bewegungsablauf einer Diaspore unter dem Einfluss unterschiedlicher Luftströmungen und Sinkgeschwindigkeiten ist unter waldbaulichen Gesichtspunkten zunächst von untergeordneter Bedeutung (NORBERG 1973, HORN et al. 2001, TACKENBERG 2001). Die mathematische Beschreibung von Ausbreitungsfunktionen, daraus ableitbare Dichte- und Richtungsangaben und das Wissen um mittlere oder maximale Ausbreitungsdistanzen sind vor dem Hintergrund verjüngungsökologischer Fragestellungen hingegen von besonderer Relevanz. Daher enthält der Ergebnisstil dieser Arbeit Modellanpassungen für den gesamten Aufnahmezeitraum, aber auch separate Betrachtungen der Hauptausbreitungsmonate (Abschnitt 3.3, S. 90). Die kritische Auseinandersetzung mit den verwendeten Funktionen für die isotropen und anisotropen Ausbreitungsansätze kann dem Abschnitt 4.1.4.1 (S. 220) entnommen werden. Gleiches gilt für die Einschätzung der einzelnen Funktionsparameter.

#### Mittlere Ausbreitungsdistanzen (MDD)

Als praxisrelevante Kenngröße von Ausbreitungsmodellen dient häufig die mittlere Ausbreitungsdistanz (MDD). So beschreibt beispielsweise GIMINGHAM (1984) ganz allgemein eine effektive Ausbreitungsdistanz für Diasporen von *Betula* spp. von etwa 2 Altbaumlängen. Insbesondere für die sehr leichten Diasporen von Pionierbaumarten wie *Betula* spp. sind in älteren Veröffentlichungen Ausbreitungsdistanzen von mehreren 100 Metern beschrieben. Diese werden zurückgelegt, um günstige Besiedlungsräume zu erreichen (FIRBAS 1949). MÜLLER-SCHNEIDER (1977) setzten in ihrer Definition die Grenze zwischen Nah- und Fernausbreitung bei einem Wert von 100 m. Aus den eigenen Modellschätzungen (Log-Normalfunktion) der isotropen und anisotropen Verteilungen für den Gesamtausbreitungszeitraum leiten sich MDD-Werte in einem Bereich von 37 m bis 90 m ab. Für keine Untersuchungsfläche des Tharandter Waldes ergibt sich gemäß der Modellschätzung eine mittlere Ausbreitungsdistanz, die einen Wert von 100 m überschreitet. Dies steht zunächst im Kontrast zu allgemeineren Ausführungen von SARVAS (1948; *B. pendula*) und DENISOW (1973; *B. pendula*), die Ausbreitungsdistanzen von 200 m bis 400 m feststellten. SARVAS (1948) betont jedoch, dass in einem Umkreis von maximal 50 m die höchsten Diaspo-

rendichten erreicht werden. Hierin liegt der grundsätzliche Unterschied zwischen Untersuchungen, die sich ausschließlich mit der Ausbreitungsentfernung von *Betula* spp. auseinandergesetzt haben und jenen Angaben, die distanzabhängige Ablagerungsdichten betrachten. Viele ältere Untersuchungen beruhten auf distanzabhängigen Erhebungen der Diasporen. Sie verfolgten jedoch noch nicht das Ziel diese Daten in weiterführende Modelle einfließen zu lassen. Die nachfolgende Tabelle 60 zeigt eine große Übereinstimmung zwischen den eigenen Ergebnissen, Modellprognosen und anderen Untersuchungen. Für die eingehende Interpretation der Ausbreitungsdistanzen ist es wichtig die wesentlichen Rahmenbedingungen zu kennen. So unterschieden DENISOW et al. (1973) in ihren Studien zur Sinkgeschwindigkeit und Ausbreitungsentfernung von Diasporen nach Erstablagerung (ca. 110 m), Hauptablagerungsbereich (ca. 165 m) und weitester Ablagerung (ca. 250 m) bei einem konstanten Wert der Windgeschwindigkeit von 3,5 m/s. Die witterungsbedingte Ablösungsmenge der Diasporen war bereits Gegenstand des Abschnitts 4.2.2 (S. 254). Die russischen Autoren wiesen bei einer konstanten Windgeschwindigkeit von 15m/s eine enorme Steigerung der ursprünglichen Ausbreitungsdistanzen nach (Erstablagerung 480 m, Hauptablagerungsbereich 705 m und weiteste Ablagerung 1.060 m). Als durchschnittliche Diasporenmasse geben DENISOW et al. (1973) Werte von 0,13 mg bis 0,21 mg an.

Tab. 60: Übersicht der Ausbreitungsdistanzen, die für Diasporen von *Betula* spp. in verschiedenen Untersuchungen ermittelt wurden. Mit <sup>1)</sup> sind Untersuchungen gekennzeichnet, die explizit Angaben zur mittleren Diasporenausbreitungsdistanz (MDD) enthalten.

Autor	Jahr	Birkenart	Ausbreitungsdistanzen [m]
SARVAS	1948	<i>B. pendula</i>	50 - 192
DENISOW et al.	1973	<i>B. pendula</i>	110 - 250
FRIES	1984	<i>B. pendula</i>	60 - 100
PERALA	1987	<i>B. pendula</i>	50 - 90
KARLSSON	2001	<i>B. pendula</i>	40 - 100
DANIELS	2001	<i>B. pubescens</i>	30 - 50
SAFFORD et al.	1965	<i>B. papyrifera</i>	40 - 100
BJORKBOM	1971	<i>B. papyrifera</i>	ca. 50
RANDALL <sup>1)</sup>	1974	<i>B. papyrifera</i>	21,1
ZASADA	1985	<i>B. papyrifera</i>	50 - 100
CLARK et al. <sup>1)</sup>	1998	<i>B. alleghaniensis</i>	37,1
RIBBENS <sup>1)</sup>	2003	<i>B. alleghaniensis</i>	30,5
GREEN et al. <sup>1)</sup>	2004	<i>B. alleghaniensis</i>	26,9 - 33,8
GREEN et al. <sup>1)</sup>	2004	<i>B. populifolia</i>	36,2 - 45,5
TANAKA et al.	1998	<i>B. grossa</i>	80 - 100
FORD et al.	1983	<i>B. uber</i>	20 - 100

Die genannten Autoren betonen außerdem den unterschiedlichen Wirkungsgrad der Windgeschwindigkeit auf die Ausbreitungsdistanz, wenn der Samenbaum vergleichsweise frei steht oder innerhalb eines geschlossenen Bestandesgefüges. GREEN & JOHNSON (1997) wiesen in



ihren Untersuchungen mithilfe eines so genannten Windtunnels für *B. alleghaniensis* und *B. papyrifera* nach, dass mit einer mittleren Windgeschwindigkeit von etwa 2,4 - 2,6 m/s eine erfolgreiche Ausbreitungsbewegung der Diasporen einsetzt.

Betrachtet man die Ergebnisse der monatspezifischen Modellschätzungen mittlerer Ausbreitungsdistanzen und die entsprechenden Angaben zur Windgeschwindigkeit im gleichen Zeitraum, dann deutet sich lediglich im Oktober 2004 für die anisotrope Schätzung des MDD-Wertes ein entsprechender Einfluss an. Erneut ist auf einzelbaumbezogene Einflussfaktoren wie Reifeszustand der Diasporen, Baumhöhe und Konkurrenz im Kronenraum hinzuweisen, die auf die Ausbreitungsdistanzen wirken. FABER (1982) und KARLSSON (2001) führten ihre Ausbreitungsuntersuchungen an Bestandesrändern durch („*edge effect*“). Sie beschreiben den deutlichen Abfall in der Diasporendichte, der in einer Entfernung von etwa 25 m einsetzt. In einer Entfernung von  $\geq 90$  m näherte sich die von KARLSSON (2001) gewählte Exponentialfunktion einer Diasporendichte von Null an. Gleiches gilt für die Untersuchungen von BJORKBOM (1971) und FORD et al. (1983) an *B. uber* und *B. papyrifera*. Obwohl die Diasporen der Birkenarten alle mit symmetrischen Flügeln ausgestattet sind („Gleitflieger“ nach BURROWS 1986) und eine äußerst geringe Masse besitzen, gelten ihre Ausbreitungsdistanzen als begrenzt. In Anlehnung an die Ergebnisse der isotropen Ausbreitungsmodelle für die Untersuchungsflächen A bis F des Tharandter Waldes kann dies als bestandes- und standortsübergreifend angenommen werden. Die Parameter der Ausbreitungsfunktion bestätigen die Aussagen empirischer, aber auch modellierter Diasporenverteilungen, die in der Nähe der Samenbäume besonders hohe Diasporendichten belegen (FRIES 1984, KARLSSON 2001). Vorhandene Angaben zur mittleren Ausbreitungsdistanz (MDD) für Birkenarten bestätigen vorrangig die Ergebnisse der isotropen Modellaussagen mit Werten zwischen 37 m und 66 m (RANDALL 1974, CLARK et al. 1998, RIBBENS 2003, GREENE et al. 2004). Mit der räumlichen Differenzierung in windabhängige Ausbreitungsdistanzen (Anisotropie) geht in den meisten Fällen eine Steigerung der mittleren Ausbreitungsdistanzen in der Modellvorhersage einher. Die MDD-Werte für Diasporen auf den Untersuchungsflächen des Tharandter Waldes verzeichnen, mit Ausnahme der Fläche A, einen deutlichen Anstieg der mittleren Ausbreitungsdistanzen. Die modellbezogenen Kontrollmechanismen (Strafterme AIC & BIC) weisen außerdem eine verbesserte Modellgüte aus. Diese wird gleichzeitig durch einen hohen Korrelationskoeffizienten bestätigt. Den gleichen Effekt erzeugt die richtungsbezogene Modellierung unter Berücksichtigung einzelner Ausbreitungsmonate. Trotzdem sind für einzelne Monate bessere Anpassungen mit dem isotropen Modell erreicht worden (z. B. Fläche C: August und September 2004 sowie Fläche C: Juli 2005). Der richtungsgebundene Windein-

fluss besitzt demzufolge für die Untersuchungsfläche C weniger Relevanz als auf den anderen Flächen. Als Begründungen könnten das Versuchsdesign (siehe Abschnitt 4.1.2, S. 203), die Lage der Fläche oder die großräumige „Einbettung“ der Untersuchungsfläche in Fichtenaltbeständen gelten. Zu ähnlichen Aussagen gelangte FABER (1982) für seine eingemischten Samenbäume der Sand-Birke. Der Autor fand in einem westlich gelegenen Fichtenbestand besonders hohe Diasporendichten für *B. pendula*. Er begründete dieses Ergebnis mit der windablenkenden Wirkung vorgelagerter Fichtenbestände. In der vorliegenden Untersuchung besitzen die fruktifizierenden Sand-Birken der Fläche C die geringste mittlere Baumhöhe. Eine Einordnung der Samenbäume als nur noch mitherrschende Bestandeglieder liegt daher nahe. Dies führt außerdem zur Annahme einer vergleichsweise geringen Angriffsfläche im Kronenbereich, die einen entsprechenden Fruchtbehang aufweist und für die Wirkung des Windes zugänglich ist. Durch Wind verursachte Richtungseffekte lassen sich in diesen Fällen schwerer nachweisen.

#### Richtungseffekte

Die Einbeziehung des Einflussfaktors Wind hat sich im Rahmen der Modellierung als vorteilhaft erwiesen. Eine verbesserte Aussagefähigkeit anisotroper Modelle ist angesichts der bereits erläuterten und entsprechend vorausgesetzten Kausalität anemochorer Prozesse plausibel. Diese Zusammenhänge wurden bereits empirisch für *Betula* spp. in den Untersuchungen von BJORKBOM (1971), FABER (1982), FORD et al. (1983), FRIES (1984), ARADÓTTIR et al. (1997) und WAGNER et al. (2004) belegt. FRIES (1984) stellte entlang der Transekte in nördlicher und östlicher Richtung eine deutlich höhere Konzentration an Diasporen fest. Gleiches gilt für die Untersuchung von BJORKBOM (1971), der in unterschiedlichen Aufnahmejahren eine erhöhte Diasporendichte [ $\text{m}^2$ ] für *B. papyrifera* entlang des östlich orientierten Transekts, das auf eine angrenzende Kahlschlagsfläche führte, nachweisen konnte. Es bleibt zu präzisieren, ob sich mittels anisotroper Modellansätze sowohl richtungs- als auch distanzabhängige Effekte nachvollziehen lassen. Aus den Parametern  $k$ ,  $v$  und  $u$  der allgemeinen von Mises-Funktion lassen sich diesbezügliche Aussagen ableiten. Diese wurden durch die zirkularen Darstellungen (Abbildung 38, S. 106) für die Hauptausbreitungsmonate der Untersuchungsflächen A, B und C veranschaulicht. Danach liegen die geschätzten Hauptausbreitungsrichtungen des verwendeten Modells stets in einem Bereich von  $360^\circ - 90^\circ$ , also in nördlicher bis östlicher Richtung. Dieser Bereich ist entlang der Hauptwindrichtung orientiert und belegt den unmittelbaren Einfluss des Windes auf die Diasporenausbreitung auf den Untersuchungsflächen. Die vektorisierte Gegenüberstellung von Windgeschwindigkeit und Konzentrationsmaß  $k$  (Wind-

fahne der Diasporenausbreitung) zeigt außerdem eine gute Übereinstimmung zwischen diesen beiden Größen. Derart straffe Beziehungen finden sich in Untersuchungen und Modellansätzen zur anemochoren Diasporenausbreitung nur selten, da die Komplexität der abhängigen und unabhängigen Größen als sehr hoch eingeschätzt wird (NATHAN et al. 2001). Wie bereits gezeigt werden konnte, ist die Einflussgröße Wind durch ein Wechselspiel aus Windgeschwindigkeit, Windrichtung, relativer Luftfeuchte und Lufttemperatur geprägt. Zusätzlich weisen HIGGINS et al. (2003) und TACKENBERG et al. (2003) auf den Einfluss vertikaler Windbewegungen hin, die einen größeren Erklärungsanteil in Ausbreitungsmodellen einnehmen können. Eine besonders detaillierte Untersuchung zur richtungsabhängigen Diasporenausbreitung von *B. pubescens* auf Island stammt von ARADÓTTIR et al. (1997). Die Autoren unterscheiden als wesentliche Haupteinflüsse „feuchte“ Meereswinde (180° - 200°) und „trockene“ Festlandswinde (45°). Die relative Luftfeuchte schlägt sich nachweislich in den Ausbreitungsentfernungen und dem Ausbreitungserfolg der Diasporen von *B. pubescens* nieder. Insgesamt werden nach Angaben der Autoren besonders hohe Ausbreitungsdistanzen nur beim Auftreten der stärkeren Windereignisse aus Richtung des Festlandes (geringe relative Luftfeuchte) erreicht. Auch in dieser Untersuchung ergeben sich Ausbreitungsrichtungen, die dem Verlauf der Hauptwindrichtung sehr genau folgen. Besonders interessant ist die Anmerkung, dass sich der Richtungseffekt durch die Konzentration der Windfahne mit zunehmender Entfernung vom Samenbaum verstärkt. Ebenfalls sehr gute Modellanpassungen für anemochor verbreitete Diasporen lieferten die Untersuchungen von WAGNER et al. (2004) für *B. pendula* und *Fraxinus excelsior*. Für eine einzelne Sand-Birke in einem Kiefernreinbestand ergaben sich vergleichbare Parameter zu den eigenen Untersuchungen. Die Hauptausbreitungsrichtung lag bei 13°, und das Konzentrationsmaß  $k$  erreichte einen Wert von 0,48. Die Modellanpassung wies einen Korrelationskoeffizienten für den anisotropen Fall auf, der mit  $r = 0,893$  ebenfalls auf eine hohe Modellgüte hinweist. Die populationsökologische Funktion der Diasporenausbreitung durch Windeinfluss soll im folgenden Abschnitt besprochen werden. Hier steht die Bedeutung besonders weiter Ausbreitungsdistanzen im Zentrum der Betrachtungen.

#### Aussagefähigkeit maximaler Ausbreitungsdistanzen (LDD)

Im oberen Teil dieses Abschnitts wurden Angaben zur Diasporenausbreitung zitiert, die angesichts der enormen Entfernungen mit Sicherheit nicht als mittlere Ausbreitungsdistanzen zu bezeichnen sind. Ein Blick auf die eigenen Ergebnisse zur „Long-Distance Dispersal“ (LDD) belegt durchaus die Wahrscheinlichkeit für einzelne Diasporen, Distanzen von mehreren hun-

dert Metern zurückzulegen. Beispielsweise benennen NATHAN et al. (2001), HIGGINS et al. (2003) und TACKENBERG et al. (2003) einen Wert von etwa 1.000 m als pauschalen Orientierungswert für die maximale Ausbreitungsentfernung anemochorer Arten. Für diesen Teilaspekt der Diasporenausbreitung haben sich erneut flächenspezifische Modellvorhersagen ergeben (Abschnitt 3.3.2.1.3, S. 97). Im isotropen Fall wies die Modellschätzung für die Flächen B und C eine Entfernung von 550 m bis 800 m aus. In dieser Entfernung wurden etwa 90 % aller Diasporen eines Samenbaumes abgelagert. In der Betrachtung der anisotropen Modelle wurden die Ablagerungswahrscheinlichkeiten der Hauptausbreitungsrichtung und der entgegengesetzten Richtung (Drehung um 180°) gegenübergestellt. Mit zunehmender Entfernung vom Samenbaum verstärkte sich der Unterschied zwischen den beiden Ausbreitungsrichtungen, da entgegen der Hauptwindrichtung ein Großteil der Diasporen bereits bei einer wesentlich geringeren Entfernung abgelagert wurde. Ein Effekt, der offensichtlich flächenübergreifend vorhanden ist. Der Ausbreitungskern (*“dispersal kernel“*) um den jeweiligen Samenbaum gestaltet sich zunächst einheitlich in beiden Ausbreitungsrichtungen (LEVINE & MURRELL 2003). Sind etwa 40 % bis 50 % der Diasporen eines Samenbaumes abgelagert, öffnet sich jedoch eine erhebliche Schere zwischen den beiden Ausbreitungsrichtungen. Der Hauptwindrichtung entgegengesetzt werden 90 % der Diasporen bereits in einer Entfernung von < 30 m abgelagert. Eine Ausnahme stellte lediglich die Fläche F dar. Insgesamt erreichten nach Schätzung des anisotropen Modells jene Diasporen, die mit dem Verlauf der Hauptwindrichtung (nach Nordosten orientiert) ausgebreitet wurden, maximale Ausbreitungsentfernungen zwischen 60 m und 375 m. Eine Prognose für die Ablagerung von 100 % der Diasporen eines Samenbaumes wurde aus methodischen Gründen unterlassen. Da das Hauptproblem dieser Modellierung noch immer in der exakten Prognose (siehe auch Abschnitt 4.1.4.1, S. 220) des Funktionsschweifs (*“tail of seed dispersal curve“*) besteht (BULLOCK & CLARKE 2000, CAIN et al. 2000, GREENE et al. 2004, TRAKHTENBROT 2005). Grundsätzlich existiert zwischen der Darstellbarkeit maximaler Ausbreitungsdistanzen von Diasporen eine erhebliche Diskrepanz zwischen empirisch gewonnenen Daten und der ökologischen Bedeutung, die von vielen Forschern dieser Fernausbreitung zugeordnet wird (BONN & POSCHLOD 1998). Der Begriff LDD ist nicht einheitlich belegt, sodass einige Autoren von 95 % und andere von 99 % (CAIN et al. 2000, HIGGINS et al. 2003) abgelagerter Diasporen eines Samenbaumes ausgehen, um die maximalen Ausbreitungsdistanzen zu modellieren. Die Schwierigkeit besteht jedoch darin, dass immer nur eine Annäherung an die tatsächlich maximale Ausbreitungsdistanz erfolgt (BULLOCK & CLARKE 2000). Die Anzahl jener Diasporen fröhsukzessionaler Baumarten, die extreme Entfernungen zurücklegen, ist als

äußerst gering einzuschätzen. Dies geht aus dem distanzabhängigen Funktionsverlauf der Modellanpassungen hervor. Obwohl dieser Anteil an Diasporen so gering ist, nimmt er im Rahmen der Ausbreitung eine wichtige Funktion ein. Die Bedeutung maximaler Ausbreitungsdistanzen ist u. a. an folgende Punkte geknüpft (PORTNOY & WILLSON 1993, CAIN et al. 2000, GOTO et al. 2004, POWELL & ZIMMERMANN 2004, TRUONG et al. 2007):

- Besiedlung von Inselhabitaten oder die Erstbesiedlung von Flächen (Rekultivierung und Sukzession),
- genetische Ausstattung und Erhalt von Populationen,
- holozäne Rückwanderungsgeschwindigkeiten,
- Ausbreitung invasiver Arten unter naturschutzfachlichen Gesichtspunkten,
- Bedeutung der Besiedlungsgeschwindigkeit im Rahmen weltweiter klimatischer Veränderungen.

Eine Betrachtung der LDD-Werte schließt die genannten Punkte ein, führt jedoch auch zur Frage der Skalierung räumlicher Betrachtungen (MCEUEN & CURRAN 2004) und zum Begriff der „Ausbreitungseffizienz“ (TRAKHTENBROT 2005). Eine zusammenfassende Einordnung und Bewertung dieser Aspekte für die Baumart Sand-Birke im Gebiet des Tharandter Waldes soll Gegenstand der Diskussion im nachfolgenden Abschnitt 4.2.2.2 sein.

Ein Aspekt, der im Zusammenhang mit maximalen Ausbreitungsdistanzen für Pionierbaumarten eine Besonderheit darstellt, ist die so genannte sekundäre Ausbreitung von Diasporen über das Vorkommen ausgedehnter Schneefelder. Insbesondere in den nördlichsten Arealen von *Betula* spp. stellt nach Ansicht von BENZIE (1959), MATLACK (1989) sowie GREENE & JOHNSON (1997) diese Art der Ausbreitung eine wesentliche Größe für das Erreichen maximaler Ausbreitungsdistanzen dar. Es handelt sich um einen Ausbreitungsmechanismus, der sich an die Ablagerung der Diasporen anschließt. Auch hier bestand lange Zeit ein Informationsdefizit, da empirische Daten fehlten. Die Möglichkeit zur sekundären Diasporenausbreitung von *Betula* spp. wurde bereits in älteren Veröffentlichungen beschrieben. GREENE & JOHNSON (1997) belegten in ihrem Freilandversuch sekundäre Ausbreitungsdistanzen für *B. alleghaniensis* und *B. papyrifera* von 86 m in nur 5 Stunden. Auch bei dieser Art der Ausbreitung stellt der Windeinfluss eine entscheidende Größe dar. Die sekundäre Ausbreitung der Birkenarten entlang von Schneefeldern wird außerdem durch die Oberflächenbeschaffenheit des Schnees sowie die Bestockungssituation der Fläche mitbestimmt. Die kombinierte Modellierung der beiden Ausbreitungsmechanismen gestaltet sich nach Ansicht der Autoren besonders schwierig. In die sekundäre Ausbreitungsmodellierung gehen ebenfalls schwer quantifizierbare Faktorenkomplexe ein. Insgesamt beobachteten GREENE & JOHNSON (1997) eine

Erhöhung der Ausbreitungsdistanzen auf 250 m. Ein letzter Aspekt, der mit Blick auf maximale Ausbreitungsdistanzen von *Betula* spp. genannt werden soll, bezieht sich auf die Ausführungen von BONN & POSCHLOD (1998). Diese gehen grundsätzlich davon aus, dass extreme Ausbreitungsdistanzen, die sonst kaum in plausibler Weise erklärt werden können, stets auf eine Kombination mehrerer Ausbreitungsmechanismen (Hydrochorie, Zoochorie etc.) zurückgehen. Nur auf diese Weise lassen sich auch extreme Ausbreitungssprünge von mehreren Kilometern erklären.

#### Ausbreitung in Abhängigkeit von Diasporeneigenschaften

Morphologische Eigenschaften von Diasporen sind vielfältig, da sie stets dem Ziel der Ausbreitungsoptimierung in Abhängigkeit vom jeweiligen Ausbreitungsvektor folgen. Um den ökologischen Ausbreitungsstrategien von Baumarten gerecht zu werden, die überlebens- und reproduktionsnotwendig sind, lassen sich die Diasporen fröhsukzessionaler Baumarten als zahlreich, leicht und flugfähig charakterisieren (MURRAY 1986). Die Eigenschaften der Diasporen von *B. pendula* ähneln in dieser Hinsicht sehr den Eigenschaften der anderen Birkenarten (KRÜSSMANN 1949, ENDTMANN 1999). AUGSPURGER & FRANSON (1987) weisen jedoch darauf hin, dass bereits kleine und zunächst unscheinbare Unterschiede im Diasporenaufbau enorme Effekte auf Ausbreitungsprozesse und -distanzen ausüben können. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit bestätigen deutliche Streuungen in der Größe von Diasporenflügeln und -nüsschen. Gleiches gilt für die Masse einer einzelnen Diaspore. Diese erreicht je nach Samenbaum, Reife- und Gesundheitszustand Werte zwischen 0,025 mg und 0,270 mg. Zu vergleichbaren Ergebnissen gelangten auch KRÜSSMANN (1949), DENISOW (1973), HIBSCH-JETTER (1994) und ENDTMANN (1999). Angesichts dieser kleinen und sehr leichten Diasporen stellt sich die Frage, ob Eigenschaften wie Masse oder Beschädigungen der Flugeinheiten überhaupt einen Einfluss auf deren räumliche Ausbreitung ausüben. Ursachen, Anteile und zeitlicher Verlauf auftretender Beschädigungen wurden bereits in einem vorhergehenden Abschnitt diskutiert (4.2.1.2, S. 237). In diesem Zusammenhang kann ein Querverweis auf die mittlere Diasporenmasse (siehe Abschnitt 3.3.4.1, S. 107) als ergänzende Erklärung dienen. Für die Wintermonate (Übergang zwischen den Untersuchungsjahren 2003 und 2004) zeichnete sich von November bis Januar eine auffällige Streuung in der Diasporenmasse ab. Im Vergleich dazu erwies sich die Diasporenmasse in den Hauptausbreitungsmonaten August bis Oktober als verhältnismäßig konstant. Zum einen kann die Überwinterung der *Oligotrophus*-Larve in den Diasporen einen gewissen Erklärungsanteil für die heterogene Diasporenmasse (erhöhte Diasporenmasse) der Wintermonate liefern. Zum anderen ist es plausibel, dass nach

Beendigung des Hauptausbreitungszeitraumes der Sand-Birkendiasporen vorrangig spät nachgereifte, unbefruchtete oder unvollständig ausgebildete Diasporen den Anteil mit besonders leichter Masse bilden (SARVAS 1948, HOLM 1994b).

Trotz der allgemein geringen Diasporenmasse belegen die räumlichen Darstellungen beschädigter Diasporen andere Ausbreitungsmuster als die Darstellungen für alle erfassten Diasporen (Abschnitt 3.3.4.2, S. 111). In den Abbildungen 43 (S. 113) heben sich deutlich Bereiche ab, die durch einen höheren Anteil beschädigter Diasporen gekennzeichnet sind. Geht man davon aus, dass mehrheitlich der Befall durch *Oligotrophus betulae* für die Beschädigung verantwortlich ist, dann ergibt sich gemäß der „Flucht-Hypothese“ nach JANZEN (1970) und CONNELL (1971) ein erhöhter Befall im unmittelbaren Umfeld der Samenbäume. Ein Abgleich mit den Samenbaumpositionen (siehe Anhang 1a-1d, S. 382-383) bestätigt diese Hypothese nur teilweise, da jeder Samenbaum einen unterschiedlichen Befallsgrad aufweisen kann. Die Ergebnisse der Ausbreitungsmodellierungen für beschädigte Diasporen belegen eine deutliche Verringerung der mittleren Ausbreitungsdistanzen (siehe Tabelle 23-24, S. 114). Dies gilt insbesondere für die anisotrope Verteilung. Aufgrund von Deformationen an den Flügeln und Nüsschen der Diasporen, die mit dem Befall der Birkensamengallmücke verbunden sind (siehe Abbildung 13, S. 50), kann von einer verminderten Transportfähigkeit durch Luftströmungen und Wind ausgegangen werden. Gleiches gilt für andere mechanische Beschädigungen an den Diasporen. Damit bestätigt sich die Aussage mechanistischer Ausbreitungsmodelle, die den Transportverlauf einzelner Diasporen nachzeichnen und als Ergebnis kleinster morphologischer Veränderungen eine eingeschränkte Flugfähigkeit prognostizieren (BURROWS, in: MURRAY 1986).

#### **4.2.2.2 Waldbauliche Relevanz der Ausbreitungsmodelle**

Das vorliegende Datenmaterial zur Diasporenausbreitung von *B. pendula* bietet die Möglichkeit ausschließlich populationsökologisch, aber auch waldbaulich orientierte Rückschlüsse zu ziehen. Wie bereits dargestellt, beziehen populationsökologische Betrachtungen vorrangig die Bedeutung maximaler Ausbreitungsdistanzen, ihre Funktion mit Blick auf die Überlebensfähigkeit und die erreichbare Ausbreitungsgeschwindigkeit innerhalb eines definierten Landschaftsbereiches ein. Häufig stellt sich auch die Frage, ob die eingeschränkte Präsenz einer Art auf ein Fruktifikations- und Ausbreitungsdefizit zurückzuführen ist oder nachfolgende Entwicklungsstadien als limitierende Faktoren anzusehen sind (WILLSON & TRAVESET, In: FENNER 2000). Abschließend kann diese Frage für die vorliegenden Untersuchungen erst am Ende dieser Arbeit beantwortet werden (siehe Abschnitt 4.2.5.1, S. 329). An dieser Stelle ist

jedoch festzuhalten, dass sowohl in der zeitlichen als auch räumlichen Ausbreitung der Diasporen von *B. pendula* deutliche „Engpässe“ auftreten können. Hinsichtlich der zeitlichen Ebene waren jährliche Fruktifikationsunterschiede nachvollziehbar, die eine stark eingeschränkte „Diasporenzufuhr“ für umliegende Bestandesflächen zur Folge haben. Diese bestandesbezogenen und zugleich räumlichen Ausbreitungsdefizite sind mittels empirischer Daten nachvollziehbar. Eine allgemeinere Verwendung dieses Datenmaterials wird jedoch erst durch Integration in entsprechende Ausbreitungsmodelle möglich. Zur Veranschaulichung dieser Ausführungen wurden auf Grundlage der Parameter für Fläche A vier Beispielszenarien erstellt. Diese enthalten eine unterschiedliche Anzahl, Dimension (BHD) und Position von Samenbäumen auf einer Fläche von vier Hektar (siehe Abbildung 80). Da sich der anisotrope Modellansatz für die anemochor ausgebreiteten Diasporen der Sand-Birke bewährt hat (siehe Abschnitt 3.3.2.1.2, S. 96), folgen die dargestellten Szenarien nur diesem Modellansatz. Abbildung 80a enthält einen 45 cm starken, zentral gelegen Samenbaum, der eine deutlich windbeeinflusste Diasporenausbreitung in nordöstlicher Richtung erkennen lässt. Zu beachten ist der vergleichsweise geringe Flächenbereich, den eine einzelne Sand-Birke erheblicher Dimension (Diasporenanzahl:  $m = 5.000.000$ ) mit einer entsprechend hohen Diasporendichte „versorgen“ kann. Nur sehr kleine Flächenbereiche weisen Diasporendichten  $\geq 2.000$  [m<sup>2</sup>] auf. Auch durch die Aggregation mehrerer Samenbäume im Flächenzentrum erhöht sich die Diasporendichte nur punktuell (Abbildung 80b). Auch in diesem Szenario bleiben große Teile der Bestandesfläche ohne einen Diasporeneintrag von *B. pendula*. Im Szenario der Abbildung 80c wurde die Anzahl der Samenbäume auf 7 erhöht. Durch die truppweise Anordnung der Samenbäume verfügt bereits ein größerer Bereich über eine Diasporendichte von etwa 1.500 - 2.000 Diasporen [m<sup>2</sup>]. Trotzdem bleiben große Teile ohne Diasporeneintrag, da die Diasporendichte in einer Entfernung von etwa 50 m vom Samenbaum sehr stark abfällt (siehe auch Abschnitt 3.3.2.1.3, S. 97). Flächig auftretende Überlappungsbereiche der Ausbreitungskerne existieren nach der Modellschätzung erst bei regelmäßiger Verteilung der 7 Samenbäume auf der Fläche (Abbildung 80d). Diese Überlappungsbereiche erhöhen zunächst die flächige Präsenz von Diasporen. In den nachfolgenden Abschnitten wird jedoch zu diskutieren sein, ob eine Diasporendichte von 400-800 [m<sup>2</sup>] in den Überlagerungsbereichen eine waldbaulich nutzbare Verjüngungsdichte erwarten lässt. Je nach waldbaulicher Verjüngungsstrategie für *B. pendula* innerhalb der Fichtenaltbestände oder in ihrem Umfeld kann die Aggregation entsprechender Diasporendichten sinnvoll sein (z. B. Szenario 80b. und 80c.). Dies trifft beispielweise auf bereits vorhandene Bestandeslücken zu. Soll jedoch die Option zur Ausbreitung und Präsenz in der Verjüngung flächig vorhanden sein, dann ist es



angebracht die Samenbaumpositionen wie im Szenario 80d „anzuordnen“. Für eine Optimierung des gewünschten Samenbaumeinflusses auf der jeweiligen Fläche lassen sich mit den Erkenntnissen aus der Modellierung entsprechende Szenarien und grundsätzliche Strategie entwickeln (KELLOMÄKI et al. 1987, WAGNER 2008, GRAICHEN 2008). Durch Modifizierung der entscheidenden Einflussgrößen wie Position, Windexposition oder Dimension der Samenbäume können auch Extreme (Mastjahre, Sturm etc.) vor einer praktischen Anwendung erprobt werden.

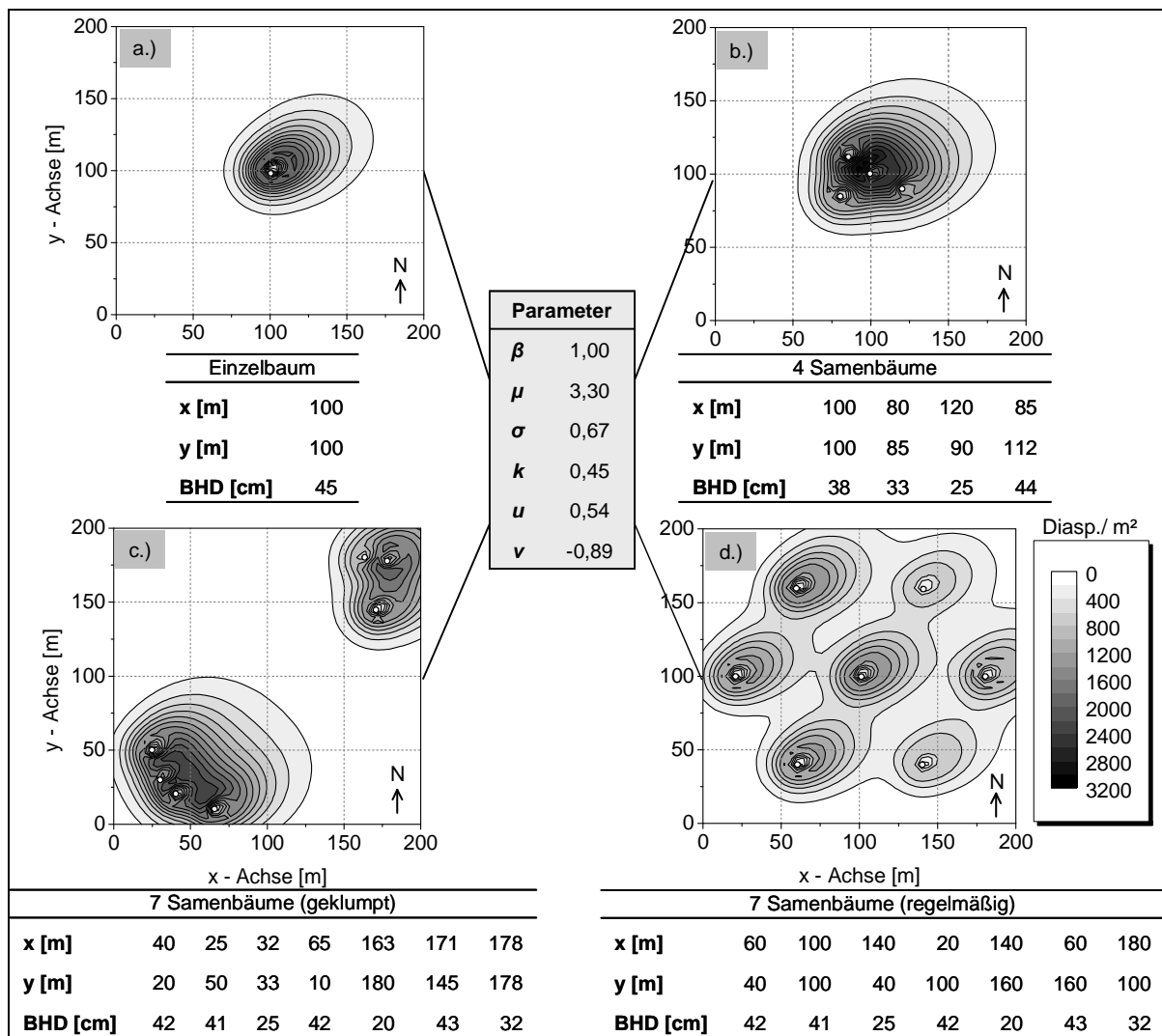


Abb. 80: Darstellung verschiedener Szenarien von Samenbaumpositionen und daraus abgeleitete anisotrope Verteilungen der Diasporen. Die Modellparameter wurden in Anlehnung an die Untersuchungsfläche A verwendet. Samenbaumpositionen sind als weiße Kreise dargestellt. Die Bedeutung der einzelnen Parameter kann den Abschnitten 2.3.5.2 (S. 43) und 4.1.4.1 (S. 220) entnommen werden.

### 4.2.3 Charakterisierung der Bodendeckungsvarianten

Die gezielte Auswahl der Bodendeckungsvarianten, daraus resultierende standörtliche, mikro-klimatische und bestandesabhängige Wechselwirkungen lassen sich nutzen, um verjüngungs-ökologisch relevante Bedingungen zu identifizieren (JONES 1983). Diese können anschließend in eine mögliche Interpretation der quantitativen und qualitativen Entwicklung von *B. pendula* einfließen (siehe Abschnitt 4.2.4.1 und 4.2.4.2). In Anlehnung an das von HUTCHINSON (1957) formulierte Konzept der „n-dimensionalen ökologischen Nische“ wird versucht, die erhobenen Umweltfaktoren in ihrer Bedeutung für die Etablierung von *B. pendula* einzuordnen. Obwohl die Anmerkung von PULLIAM (2000) gerechtfertigt ist, dass bereits GRINNELL (1917) und ELTON (1927) den Begriff der Nische verwendet haben, diesen jedoch aus einer anderen, möglicherweise treffenderen Perspektive definierten. Die Autoren nutzten den Begriff der Nische “[...] to refer to a place or ‘recess’ in the environment that has the potential to support a species” (PULLIAM 2000, S. 351). Der Altbestand führt in diesem Zusammenhang ebenso zur Abwandlung der „fundamentalen Nische“ von *B. pendula* wie die Betrachtung der Bodendeckungsvarianten mit Grasbewuchs (*C. villosa* und *D. flexuosa*). In beiden Betrachtungsansätzen sind Aspekte interspezifischer Konkurrenz enthalten. Sodass die gewonnenen Ergebnisse dazu dienen, einen Teil der von HUTCHINSON (1957) als „reale Nische“ bezeichneten Etablierungsbereiche für die Sand-Birke unter den gegebenen Bedingungen charakterisieren zu können. Die Einbeziehung der Größe „Ausbreitung“ relativiert außerdem die grundlegende Feststellung, dass die „reale Nische“ einer Art stets geringer ausfällt als die „fundamentale Nische“. Auch in diesen Betrachtungen stellt die räumliche Ebene eine wesentliche Größe dar, die in eine derartige Interpretation einzubeziehen ist (CLARK et al. 1998, PULLIAM 2000). Gegenstand der nachfolgenden Abschnitte ist zunächst die Beschreibung der Bedingungen potenzieller Nischen in den untersuchten Fichtenaltbeständen des Tharandter Waldes. Ohne eingehende Auseinandersetzung mit den mikrostandörtlichen Gegebenheiten (Bodendeckungsvarianten) ist die weitere Darstellung des Wachstums und der Entwicklung von *B. pendula* in den ausgewählten Beständen nicht schlüssig. Die verjüngungsökologisch relevanten Bereiche umfassen den Altbaumeinfluss, die Beschreibung der Mikrostandorte ohne Begleitvegetation und die potenzielle Konkurrenzvegetation von *B. pendula*. Am Ende des jeweiligen Abschnitts ist eine Zusammenfassung der wesentlichen Merkmale für die ausgewählten Bodendeckungsvarianten enthalten, die sich auf eigene Ergebnisse, aber auch auf das Literaturstudium stützt.

#### 4.2.3.1 Wirkungen des Altbestandes auf die Bodendeckungsvarianten

Die vertikale und horizontale Struktur des Altbestandes ist ausschlaggebend für alle folgenden räumlichen Betrachtungseinheiten. Insbesondere Kronenschluss, Bestockungsgrad und vorhandene nachgeordnete Bestandesschichten stellen Größen dar, die auf Bestandesebene Rückschlüsse zu potenziellen Etablierungsbereichen von Verjüngungsbaumarten zulassen. Dies gilt in gleicher Weise für das Auftreten bestimmter Vegetationsgruppen der Kraut- und Moos-schicht. Dabei stellen pauschale Aussagen zum Gesamtbestand (z. B. Bestockungsgrad eines Bestandes) lediglich Orientierungshilfen dar, die kaum strukturbedingte Aussagen zulassen. Die ausgewählten Fichtenreinbestände des Tharandter Waldes sind gekennzeichnet durch eine ausgeprägte Einschichtigkeit. Dieser Strukturmangel kann zunächst als ein grundlegender Unterschied zu naturnahen und natürlichen Fichtenwäldern festgehalten werden (ELLENBERG 1996, HANISCH 1983, MITCHELL et al. 2002, ØKLAND et al. 2003). Dennoch sind auch in Fichtenforsten deutliche Mosaikstrukturen in der Verjüngungsschicht und der Verteilung der Bodenvegetation zu beobachten. Diese werden unmittelbar über die Standpunkte und Verteilungen (z. B. regelmäßig oder geklumpt) der Altbäume gesteuert (SPELLMANN 1995, ØKLAND & EILERTSEN 1993, SAETRE 1999, WAGNER 2008). Viele Untersuchungen haben sich deshalb mit der Erfassung von Bestandeslücken als potenziellen Besiedlungsbereichen für Naturverjüngung auseinandergesetzt. Diese werden auch als „*hot spots*“ der Artenvielfalt in der Bodenvegetation von Reinbeständen beschrieben (JONSSON & ESSEEN 1998, MÜLLER & WAGNER 2003, HUTH & WAGNER 2006). An dieser Stelle sei jedoch darauf verwiesen, dass eine vorhandene Bestandeslücke nicht zwangsläufig mit einer erhöhten Diversität in der Bodenvegetation verbunden sein muss, wenn die Konkurrenzkraft und Dominanz einer Art dazu führen, die überwiegende Mehrheit anderer Arten zu verdrängen. Bestandeslücken in homogenen Fichtenforsten stellen, neben bestehenden Randeffekten, die durch angrenzende Flächen verursacht sind und einzelbaumweise Mischungen im Oberstand, meist die einzigen „Strukturelemente“ dar. Nachweislich verringert sich der Einfluss und die Konkurrenz-wirkung des einzelnen Altbaumes im Bestandesgefüge mit zunehmender Entfernung (WU et al. 1985, KÜHLMANN-BERENZON & HJORTH 2007, SCHUA et al. 2007, WEHNERT 2007, TISCHER 2009). Mit zunehmender Lückengröße und Entfernung zum jeweiligen Altbaum steigt demnach das Potenzial zur Ansiedlung anderer Arten mit geringerer Konkurrenz-kraft (KITTRIDGE et al. 1941, HARTMANN 1951, NORDMANN 2006, TISCHER 2009). Hinsichtlich der Altbaumeffekte und -wirkungen ist jedoch die Differenzierung in ober- und unterirdische Wirkungsfelder angebracht (WU et al. 1985, WAGNER 2008). Als Begründung gelten Unter-schiede in der Intensität und in den faktoren- und ressourcenspezifischen Distanzeffekten

(Wirkungsbereich). Beispielsweise ist davon auszugehen, dass der Schattenwurf (oberirdische) eines Altbaumes eine räumlich weitreichendere Wirkung entfalten kann als der unmittelbare Einflussbereich des Wurzelraumes (unterirdisch). Bezogen auf die eigenen Untersuchungen ist erkennbar, dass sich in altbaumfreien Bereichen mit nachweislich verstärktem Strahlungszutritt eine Dominanz der Bodendeckungsvariante *C. villosa* einstellt (siehe Abschnitt 3.5.1.2.1, S. 174). In der räumlichen Betrachtung sind auf diese Weise, trotz der punktuell verteilten Aufnahmeplots, bestandesspezifische Verteilungsmuster der ausgewählten Bodendeckungsvarianten nachvollziehbar. Durch *D. flexuosa* dominierte Bereiche weisen eine mittlere Altbaumentfernung von 4,6 m auf. Dies geht mit einem deutlich verringerten Strahlungsgenuss einher. Von besonders starken Altbaumwirkungen ist für die Bodendeckungsvariante Nadelstreu auszugehen, da hier sowohl oberirdisch (geringste Strahlungsverfügbarkeit) als auch unterirdisch (geringste relative Feuchte) deutliche Effekte in den Messungen nachgewiesen werden konnten. Zu vergleichbaren Ergebnissen gelangten FISCHER et al. (2002) sowie ØKLAND et al. (2003), die Fichtenbestände (natürliche und anthropogene) hinsichtlich ihrer Artenvielfalt in der Kraut- und Strauchschicht prüften. Die genannten Autoren untersuchten gleichzeitig ressourcenbedingte Kausalitäten (pH-Wert, Bodenfeuchte, Lückendynamik etc.) für die Präsenz der Arten. Sie bestätigten, dass vor allem Bestandesbereiche, die durch den Dichtstand der Altbäume einen geringen Strahlungszutritt und gleichzeitig niedrigere Bodenfeuchtwerte in den dickeren Nadelstreuauflagen aufwiesen, schlechte Etablierungs- und Überlebensbedingungen für andere Arten (Strauch-, Kraut- und Moosschicht) boten (MACHADO & REICH 1999).

Andere Untersuchungen aus skandinavischen und russischen Fichtenwäldern bestätigen das eingeschränkte oder fehlende Arteninventar der Bodenvegetation in besonders stammzahlreichen und dunklen Bestandesbereichen (TARKHOVA & IPATOV 1975, BUSBY et al. 1978, HANNERZ & HÅNELL 1997).

#### 4.2.3.2 Bodendeckungsvarianten ohne Bodenvegetation

Obwohl die Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage keine Begleitvegetation aufwiesen, unterschieden sie sich in ihrer räumlichen **Präsenz, Entstehung** und in ihrer **Wirkung** als potenzielle Besiedlungsnische für die Sand-Birke (HÖRNBERG et al. 1997, KUULUVAINEN & JUNTUNEN 1998, KUULUVAINEN & KALMARI 2003). Die Mineralbodenvariante wurde gezielt auf den Untersuchungsflächen angelegt. Deshalb ist eine Quantifizierung der natürlich entstandenen Anteile freigelegten Mineralbodens und die räumliche Verteilung auf den Untersuchungsflächen nicht Gegenstand der Ergebnisdiskussion. Es bleibt den-

noch die Frage zu stellen, wann freiliegender Mineralboden unter biotischen oder abiotischen Einflüssen in natürlichen Fichtenwäldern oder anthropogen stark beeinflussten Fichtenforsten entsteht. Außerdem ist von Interesse wodurch diese Bereiche charakterisiert sind, und welche Flächenanteile sie einnehmen können. Die Freilegung von Mineralbodenbereichen ist eng mit der Sukzessionsforschung und der Dokumentation von Störungen unterschiedlichen Ausmaßes verbunden. Großflächige Störungen in Vegetationszonen, die über ausgedehnte Nadelbaumbestände verfügen, sind in diesem Zusammenhang vor allem Waldbrände, Sturmwurfereignisse oder auch Insektenkalamitäten (TROEDSSON & LYFORD 1973, KUULUVAINEN 1994, GROMTSEV 2002, WALKER & DEL MORAL 2003). Eine vollständige Zerstörung oder Verlagerung der Humushorizonte, die jedoch meist nicht flächendeckend und mit gleicher Intensität auftritt, führt zur Exposition des Mineralbodens (WHITE 1979, PICKETT et al. 1989, KUPFERSCHMID-ALBISETTI 2003, FAJVAN 2006). SKOGLUND & VERWIJST (1989, zit. in: KUULUVAINEN & KALMARI 2003) wiesen das häufigere Vorkommen von *B. pendula* und *B. pubescens* auf den Mineralbodenbereichen umgekippter Wurzelteller nach. Zu vergleichbaren Aussagen gelangen CARLTON & BAZZAZ (1998) hinsichtlich der Verjüngungsetablierung von *B. papyrifera* und *B. alleghaniensis*. FISCHER et al. (2002) ermittelten für die Verjüngung von *B. pendula* und *B. pubescens* auf den Sturmwurfflächen des Nationalparks Bayerischer Wald ähnliche Effekte. Die Tiefenwirkung einer derartigen Störung (vertikale Betrachtungsebene) kann von großer Bedeutung in Bezug auf die Wiederbesiedlung (vegetativ oder generativ) und Artenzusammensetzung in Kraut- und Moosschicht sein (RYDGREN et al. 2004). Weitere Humusverlagerungen können durch Erosion, Lawinen oder anderweitig verursachtes Hangrutschen begründet sein, wenn beispielsweise extreme Witterungseinflüsse auf besonders hängiges Gelände mit geringer Bodenpflanzendecke einwirken.

Eine zusätzliche Berücksichtigung der räumlichen Ebene führt zu Fragen der Rückbesiedlungsgeschwindigkeit, Artenzusammensetzung, Dominanz von Arten und Strukturierung von Habitaten, Landschaftselementen oder Beständen. Auf kleinster Betrachtungsebene (Mikrostandort, siehe Abschnitt 4.1.3, S. 212) kann bereits der kleinflächige Verlust von Kraut- und Moosschicht als Störung bezeichnet werden (HARPER et al. 1965, RYDGREN et al. 2004). Die Relevanz einer derartigen Störung erscheint auf Bestandes- und Landschaftsebene zunächst unbedeutend (FAJVAN 2006). Nur wenige Arbeiten geben Auskunft über die Anteile von reinen Nadelstreu- und Mineralbodenbereichen in Fichtenwäldern. Eine sehr detaillierte Beschreibung der Mikrohabitate stammt von KUULUVAINEN & KALMARI (2003). Die Autoren ermittelten für 99 % ihrer Aufnahmeplots das Vorhandensein reiner Nadelstreubereiche mit einem mittleren Deckungsanteil zwischen 34 % und 37 %. Mineralbodenflächen waren ledig-

lich auf 2 % bis 3 % der 300 Aufnahmeplots vorzufinden. Ihr Deckungsanteil erreichte im Mittel lediglich 1,1 - 1,3 % in den Aufnahmeplots. Gleiches gilt für Arbeiten, die eine Verteilung von Mineralboden oder Nadelstreubereichen auf der Bestandesfläche dokumentieren. Räumlich kausale Zusammenhänge wie Positionen der Altbäume, Relief, Strahlungs- und Niederschlagsmengen werden ebenfalls sehr selten analysiert. Als Ausnahme sind u. a. die Arbeiten von SAETRE et al. aus den Jahren 1998, 1999 und 2000 zu nennen, die eine räumliche Verteilung der Streu in Mischbeständen untersucht haben, um die daraus resultierende Bedeutung für Nährstoffverfügbarkeit, Bodenvegetation und mikrobielle Aktivität ableiten zu können. Einen ähnlichen Ansatz verfolgten WÄLDER et al. (2008). In ihren Aufnahmen zur Sukzession großflächig geschädigter Fichtengebirgswälder der Schweiz dokumentierte KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003) die Verteilung der Bodenbedeckung. Da es sich hier um Untersuchungsflächen in Höhenlagen zwischen 1.200 m und 1.600 m ü. NN mit einer stärkeren Inklination handelt, erreichten die Mineralbodenbereiche Anteile von bis zu 75 % an der Gesamtfläche.

Im Gegensatz dazu sind Fragen der Streuproduktion in Abhängigkeit von den Standorts- und Bestandesbedingungen vergleichsweise gut untersucht. Sie beziehen sich jedoch vorrangig auf die Biomasseproduktion einer definierten Fläche. Dieser Ansatz erlebt im Rahmen der Klimaforschung und CO<sub>2</sub>-Bilanzierung gegenwärtig eine Renaissance. Ältere Untersuchungen geben eine flächenbezogene Streuproduktion in Fichtenreinbeständen in der Altersspanne von 70 bis 140 Jahren mit 1.500 kg bis 3.000 kg pro Hektar und Jahr an (KRUTZSCH 1852, EBERMAYER 1876, MORK 1942). Diese Angaben sind jedoch im Rahmen verjüngungsökologischer Untersuchungen nur bedingt nutzbar. Eine Besiedlungs- und Überlebenswahrscheinlichkeit von Verjüngungspflanzen kann nur über die Anteile potenzieller Ablagerungs- und Etablierungsorte in Kombination mit dort vorherrschenden Umweltbedingungen abgeleitet werden (HARPER et al. 1965). Die **Horizontmächtigkeit** der Humusaufgabe (L-Lage) stellt deshalb eine bessere Bezugsgröße dar, die in eine Charakterisierung dieser Bodenbedeckungsvarianten einzubeziehen ist (CHRISTIE & ARMESTO 2003). Im Rahmen der eigenen Untersuchungen hat sich gezeigt, dass die Mächtigkeit reiner Fichtennadelstreu deutlichen Schwankungen unterworfen ist, die in einem Bereich zwischen 0,5 cm und 4,2 cm liegen. Vergleichbare Ergebnisse haben KOCH & MAKESCHIN (2004) für einen 70jährigen Fichtenreinbestand des Erzgebirges ermittelt, der eine durchschnittliche Auflagemächtigkeit von 2 cm aufwies. Insbesondere die Arbeit von NORDMANN (2006), die ebenfalls in einem Fichtenreinbestand des Tharandter Waldes mit vergleichbarer Standortsgüte (Uf-M2 und Uf-WM2) angesiedelt war, verfügt über konkrete Angaben zur Mächtigkeit der Of- und Oh-Horizonte in

der Humusaufgabe. In den femelartig bewirtschafteten Bestandesbereichen der genannten Untersuchung haben sich über alle 63 Messpunkte mittlere Horizontmächtigkeiten von 3,1 cm (Of) und 3,3 cm (Oh) ergeben. Der Autor verweist jedoch auf die enorme Variation in der Horizontmächtigkeit, die im Of-Horizont durch eine Spannweite der Werte von 0,5 cm - 8 cm und im Oh-Horizont 1 cm - 12 cm belegt ist. SALAMON et al. (2008) haben für einen 120jährigen Fichtenreinbestand in Niedersachsen einen durchschnittlichen Wert für L- und Of-Horizonte von 4,04 cm ermittelt. In 30jährigen Fichtenbeständen, die als Nachfolge einer Buchengeneration auf künstlichem Wege etabliert wurden, fanden CASSAGNE et al. (2004) bereits eine Horizontmächtigkeit der Nadelstreuaufgabe von 0,5 cm bis 2,5 cm. In naturnahen Fichtenwäldern sind Nadelstreuaufgaben von 3 bis 6,5 cm nachgewiesen worden (DOLEŽAL et al. 2004). Auch für die räumliche Verteilung der Nadelstreu gilt ein Rückgang in der Horizontmächtigkeit mit steigender Entfernung zum Altbaum. Häufig sind sehr starke Nadelstreuaufgaben im unmittelbaren Umfeld der Altbäume zu beobachten (TISCHER 2009).

Ein weiterer Aspekt, der ebenfalls in die eigenen Untersuchungen einbezogen wurde, umfasst die Erhebung **photosynthetisch aktiver** (PAR) und **diffuser Strahlung** (DIFFSF) über den Bestandesbereichen mit unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten. Bereiche mit Nadelstreuaufgabe weisen mit einem Mittelwert von 5 Watt/m<sup>2</sup> die geringste Strahlungsverfügbarkeit auf. Aufgrund höherer Stammzahldichten in diesen Altbestandspartien, die aufgrund ihres Kronenschlusses eine deutliche Verminderung der Strahlungsverfügbarkeit verursachen, konnte sich hier keine Bodenvegetation ansiedeln. Dementsprechend liegen für diese unbesiedelten Bereiche auch die geringsten mittleren Altbaumentfernungen (Fichte) vor (siehe Abschnitt 3.5.1.2.1, S. 174). Dieser Altbaumeinfluss ist u. a. abhängig von der Kronenausdehnung (horizontal & vertikal), Kronenmorphologie und Benadelungsdichte (KOPPEL & OJA 1984, KRANIGK et al. 1994, BRUNNER 1998). SAETRE (1999) weist mithilfe eines so genannten Einflusskoeffizienten nach, dass mit zunehmender Annäherung an die Fichten des Altbestandes ein deutlicher Rückgang der Strahlungsverfügbarkeit am Waldboden verbunden ist. Neben den horizontalen Unterschieden in der Strahlungsverfügbarkeit kann mithilfe von vertikalen Strahlungsprofilen die Reduktion der PAR-Strahlung entlang der Stammachse nachempfunden werden (PARKER et al. 1989). Im Sinne der erfolgreichen Entwicklung von Verjüngungspflanzen bedeutet jedes zusätzliche Sprosslängenwachstum vorteilhaftere Bedingungen gegenüber konkurrierenden Individuen (WAGNER 1999, AMMER 2000). Dies gilt insbesondere in Bereichen mit sehr geringer Strahlungsverfügbarkeit. Für die Strahlungssituation in Fichtenforsten stellt sich die Frage, welche und wie viele Arten der Bodenvegetation oder der Verjüngungsschicht bei einer relativen Strahlungsverfügbarkeit von  $\pm 5\%$

noch lebensfähig sind. Eine dauerhafte Etablierung von Lichtbaumarten kann unter diesen Bedingungen weitgehend ausgeschlossen werden (OTTO 1994).

Die **Feuchtegehalte** bzw. die **Wasserspeicherkapazität** der Bereiche ohne Bodenvegetation sind wesentlich durch die Lagerungseigenschaften bestimmt. Da die vorliegenden Mineralbodenbereiche durch eine geringe Korngrößenfraktion (Lehm, Ton und Schluff) charakterisiert waren, kann von vergleichsweise hohen Feuchtegehalten ausgegangen werden (JALOTA & PRIHAR 1998, NORDMANN 2006, TISCHER 2009). Dies hat sich anhand der relativen Feuchtwerte bestätigt. Die Wasserverfügbarkeit für frühe Entwicklungsstadien der Sand-Birke kann jedoch aufgrund des geringen Porenvolumens im Bodengefüge stark eingeschränkt sein. AYDIN et al. (2005, S. 91) beschreiben die Evaporation einer freiliegenden Mineralbodenoberfläche als “[...] *evaporation of water surrounding the soil particles as thin films and filling the pore spaces between them*“. Ferner gehen die Autoren von einer schnellen oberflächennahen Verdunstung aus, die unmittelbar nach einem Niederschlagsereignis entsteht. Eine Unterbrechung der Evaporation tritt ein, wenn die Wasserlieferung aus den tiefer gelegenen Mineralbodenbereichen hinter der oberflächennahen Abgabe zurückbleibt. In diesen Fällen weist die Mineralbodenoberfläche eine Austrocknung auf, die insgesamt zu einer Reduktion der Evaporationsrate führt (CAMPBELL 1985).

Das zunächst positive Feuchteregime des Mineralbodens kann durch die starke Bindigkeit des Substrats und den auftreffenden Niederschlag zu Verdichtungsbereichen an der Substratoberfläche führen (HILLEL 2004, NORDMANN 2006). Dieses Phänomen war sowohl unter Bestandesbedingungen als auch im Gefäßversuch für die Mineralbodenvariante zu beobachten. Für das Keimlingsstadium der Sand-Birke resultierte daraus eine Verstärkung des Eindringwiderstandes der Radikula. Außerdem lagerten sich als Folge stärkerer Niederschlagsereignisse so genannte „Hosen“ um den Wurzelhals der Keimlinge an (siehe Abbildung 81a). Diese Anlagerung und Verkrustung des Mineralbodens um das unverholzte Hypokotyl der Sand-Birkenkeimlinge führte zu eingeschränkter Photosynthese und Wachstumsreduktionen. In einigen Fällen waren Absterbeerscheinungen durch Pilzbefall zu beobachten. Pilzbefall trat jedoch mehrheitlich auf der Nadelstreuvariante auf (Abbildung 81b). Starke Niederschläge hatten auf der Mineralbodenvariante außerdem mechanische Beschädigungen an den Keimlingen zur Folge, die teilweise aus dem Substrat herausgelöst wurden. Ähnliche Beschreibungen sind in den Ausführungen von RAMANN (1890), GANSSEN (1937) und KARLSSON (1996) zu finden. Eine Berücksichtigung des Zeitpunktes stärkerer Niederschlagsereignisse erscheint vor diesem Hintergrund ebenfalls von großer Bedeutung zu sein. Eine Verdichtung der Mineralbodenoberfläche vor dem erfolgreichen Eindringen der Keim-



wurzel verursacht ebenfalls ungünstige Bedingungen für das Keimlingsstadium. Ein Vergleich der relativen Feuchtwerte in der Bodendeckungsvariante Nadelstreu zeigte signifikante Unterschiede für den Monat Mai 2005 (vgl. Tabelle 35, S. 143). Zu diesem Zeitpunkt war die Nadelstreuauflage folglich trockener als die anderen Bodendeckungsvarianten. In älteren Arbeiten wird bereits die Streumächtigkeit als wesentlicher Einflussfaktor auf die Verdunstung und Wasserspeicherkapazität von Nadelstreu angeführt (EBERMAYER 1900, STÄLFELT 1937). Beschrieben wird die anfängliche Konstanz der Verdunstung mit steigender Streuauflage von mehr als 5 cm Mächtigkeit. Bei mehr als 20 cm Streuauflage kann der größte Teil des Wassers von der Streuschicht zurückgehalten werden.



Abb. 81: a) Sand-Birkenkeimling mit „Hosen“, die durch Anlagerung des Mineralbodens nach einem starken Niederschlagsereignis entstanden sind. b) Pilzbefall auf der Bodendeckungsvariante mit Nadelstreu.

Da die Streuauflagen in den Fichtenreinbeständen des Tharandter Waldes keine Horizontmächtigkeiten der L-Lage  $> 5$  cm aufwiesen, kann eine effektive Wasserspeicherung durch die Nadelstreu nicht angenommen werden. Die lockere Lagerungsart der Nadelstreu und das damit verbundene Porenvolumen führen zu einer vergleichsweise schnellen oberflächennahen Verdunstung, die für den unmittelbaren Prozess der Keimung eine entscheidende Größe darstellt (AHLGREN & AHLGREN 1981, ULBRICHTOVÁ et al. 2006). Oberflächennahe Feuchtemessungen auf heterogenen Substraten mit großem Porenvolumen gelten noch immer als besonders problematisch in der technischen Umsetzung (TISCHER 2009). Aus diesem Grund muss die vorherige Anmerkung zunächst eine Hypothese bleiben.

Untersuchungen von RAMANN (1906; in: AALTONEN 1948) belegen die Vorteilhaftigkeit insgesamt dünner Humusdecken (L-, Of-, Oh-Lage), da sie schwächere Niederschlagsereignisse absorbieren. Bei stärkeren Niederschlägen ergeben sie durch den unmittelbar angrenzenden Mineralbodenbereich stärkere Eindringwiderstände. Der Autor stellt darüber hinaus fest, dass unmittelbar nach einem Niederschlagsereignis Kraut- und Moosschichten (Transpiration) höhere Verdunstungsverluste aufweisen als die Streuschicht (Evaporation). NORDMANN (2006) belegte in diesem Zusammenhang eine Verbesserung der Humusfeuchte des Fichtenreinbestandes, wenn die Of- und Oh-Lagen eine größere Horizontmächtigkeit besaßen als die

L-Lage. Eine weitere wichtige Einflussgröße auf die Oberflächenfeuchte und den Keimungserfolg bildet nach WITTICH (1938) und GREIFFENHAGEN (2005) der Benetzungswiderstand der Nadeln. Das auftreffende Niederschlagswasser bleibt nicht dauerhaft an den Nadeln haften und dringt vergleichsweise schnell in tiefere Nadelstreu- und Humusbereiche vor. Es wird hingegen unmittelbar auf der Nadeloberfläche verdunstet, wenn das Niederschlagsereignis nur kurzfristig wirkt (KINNAIRD 1974). Zu vergleichbaren Aussagen gelangten CORNETT et al. (2000) bei der Gegenüberstellung des Keimungserfolges von *Thuja occidentalis* auf unterschiedlichen "safe sites" wie Moderholz, Birken-, Thuja-Streu und Mineralboden. Die substratabhängigen Feuchtemessungen haben auch in diesem Fall geringste Wassergehalte auf den Streuvarianten ergeben. In dem genannten Versuch verursachten oberirdische Feuchtegaben nur geringfügige Veränderungen in der Feuchtekontinuität der Streuvarianten. Vergleichsweise geringe Niederschlagsmengen führten daher nicht zu einer überproportionalen Absenkung der gespeicherten Feuchtemengen in der Streu.

Die oberflächennahen Feuchtebedingungen reiner Fichtennadelstreu sind daher in besonderem Maße von kontinuierlichen Wassergaben abhängig. Eine erfolgreiche Entwicklung von Sand-Birkenkeimlingen ist an diese kontinuierliche Oberflächenfeuchte gebunden (GUERDAT 1997). Erfolgreich gekeimte Sand-Birken finden in der Bodendeckungsvariante Nadelstreu einen geringen Eindringwiderstand vor, der eine schnelle und problemlose Ausbildung der unterirdischen Pflanzenorgane bewirkt. Ein weiterer Einflussfaktor, der sich auf den Feuchtehaushalt der oberflächennahen Bereiche in der Nadelstreuvariante niederschlägt, beruht auf der großen Nähe zu den Altbäumen des Hauptbestandes. Untersuchungen, die sich mit der vertikalen Feinwurzelverteilung in Fichtenaltbeständen auseinandergesetzt haben, belegen die Akkumulation der Feinwurzeldichten in den oberflächennahen Humusbereichen (KREUTZER 1981, NIELSEN & MACKENTHUN 1991, PUHE 1994, AMMER 2000, MÜLLER & WAGNER 2003, AMMER & WAGNER 2005). Dies gilt umso mehr, je stärker die Tiefendurchwurzelung der Altbäume durch ungünstige Standortbedingungen (Verdichtungshorizonte) gehemmt ist. Die Gemeine Fichte reagiert auf diesen Standorten bekanntlich mit einer verstärkt horizontalen Wurzelausbreitung, um die eigene Stabilität zu sichern (SCHMIDT-VOGT 1987-1991, siehe auch Abbildung 83, S. 204). Für die Sand-Birkenverjüngung der Bodendeckungsvariante Nadelstreu besteht deshalb eine erhebliche unterirdische Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe. Schließlich bleibt zu erwähnen, dass die potenzielle **Nährstoffverfügbarkeit** in den beiden Bodendeckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage ebenfalls für die weitere Entwicklung der Verjüngungspflanzen von Bedeutung ist (SMOLANDER et al. 2005).

### Bodendeckungsvariante Mineralboden:

**Natürliche Entstehung: Störungsregime**

**Zeitliche Skala** (Intervalle & Dauer)

**Räumliche Skala** (Ausdehnung & Verteilung)

ganzfächig

größere Teilflächen

kleinfächig, geklumpt

kleinfächig, regelmäßig

**Strahlungsverfügbarkeit & Feuchtehaushalt:**

> Unter natürlichen Bedingungen ist die Strahlungsverfügbarkeit auf freiliegendem Mineralboden meist kurzfristig höher als auf anderen BV (im Extremfall = Freiflächenbedingungen). Begründbar ist dieser erhöhte Strahlungsgenuss mit dem Auftreten von Störungen, die mehrheitlich den Altbestand betreffen.

> Das Wechselspiel zwischen Bodenwassergehalt (Masse-% oder Vol-%) und Boden wird im Wesentlichen bestimmt durch äußere Feuchtezufuhr (Niederschläge, Grundwasser), bodenchemische und -physikalische Eigenschaften (Bodenart, Lagerung, Plastizität). Durch den störungsbedingten Ausfall pflanzlicher Organismen (Altbäume, Bodenvegetation) steigt der Wassergehalt im Boden.

[Aaltonen 1948, Parker et al. 1989, Canham et al 1990, Rehfues 1990, Schachtschabel et al. 2002]

**Mikrorelief & Oberflächenbeschaffenheit:**

Als entscheidende mikrostandörtliche Einflussgrößen (mm<sup>2</sup>, cm<sup>2</sup>) für die Keimung und Keimlingsentwicklung gelten:

- > Oberflächenrauigkeit (Hügel und Mulden, 'pits and mounds'),
- > infiltrationsbedingte Zerstörungen der Aggregate, oberflächennahe Verschlammungen und Verkrustungen,
- > Verdichtungen, die den zukünftigen Wasser- und Gasaustausch vermindern,
- > Anteile organischer Bestandteile (Nadelreste, Wurzeln etc.).

[Ramann 1890, Ulanova 2001, Hillel 2004, Vázquez et al. 2005]

[In Anlehnung an: McIntosh 1961, Pickett & White 1985, Schaeztl et al. 1989, Ulanova 2001, Ettema & Wardle 2002, Walker & del Moral 2003, Rydgren et al. 2004, Scipal et al. 2005]

### Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage:

**Räumliche Verteilung:**

- > Insgesamt besteht eine Abhängigkeit zwischen **räumlicher Verteilung** (horizontal & vertikal) der Nadelstreuauflage (+ tiefer liegende Humushorizonte Of, Oh) und Bestandesstrukturen, Standortseigenschaften und Klima.
- > Bodenkundliche Untersuchungen, die ausschließlich Angaben von Bestandesmittelwerten für die **Auflagemächtigkeit** einbeziehen, ermöglichen keine Einschätzung zur räumlichen Heterogenität innerhalb eines Bestandes.
- > Eine Steigerung der Auflagemächtigkeit wird durch einen hohen Bestockungs- und Kronenschlussgrad hervorgerufen. Eine geringe Entfernung der Altbäume zu Probepunkten mit Nadelstreuauflage war nachweisbar.

**Reduktion der Strahlungsverfügbarkeit (vertikaler Gradient)**

Relative Beleuchtungsstärke [%] 0% 100%

Höhe [m]

Horizontmächtigkeit der L-Lage

← Die Wasserverfügbarkeit sinkt durch den Altbameinfluss, aber die Wasserspeicherfähigkeit der Nadelstreu- und Humusauflage ist abhängig von der Horizontmächtigkeit

> Die Auflagemächtigkeit (L-Lage) der Untersuchungsflächen (Fichtenreinbestände) schwankt zwischen 0,5 cm und 4,2 cm.

[Krauß & Großkopf 1928, Saetre 1999, Saetre & Bääth 2000, Koch & Makeschin 2004, Nordmann 2006]

**Strahlungsverfügbarkeit & Feuchtehaushalt:**

- > Die Verfügbarkeit photosynthetisch aktiver Strahlung (PARwetter) erreichte über Nadelstrebereichen im Mittel zwischen 4,4 Watt/m<sup>2</sup> - 6,1 Watt/m<sup>2</sup>. Diese weisen somit die geringsten Strahlungswerte innerhalb des Bestandesgefüges auf.
- > Hinsichtlich des vertikalen Strahlungsgradienten ist von einer maximalen Reduktion der relativen Beleuchtungsstärke durch den Kronenraum des Fichtenoberstandes auszugehen.
- > Neben der reduzierten Strahlungsverfügbarkeit verursacht eine geringe Altbaumdistanz ( $\bar{x}$  = 4,2m) eine Reduktion der Wasserverfügbarkeit, die sich in den Ergebnissen beider Messzeitpunkte nachweisen lässt.
- > Die Horizontmächtigkeit der Nadelstreuauflage (sowie der Of- und Oh-Lage) gelten als entscheidende Einflussgrößen für die Verdunstung bzw. Wasserspeicherfähigkeit.

[Wittich 1952, Baumgartner 1955, Chroust 1965, Schulze 1977]

**Oberflächenbeschaffenheit:**

- > Benetzungswiderstand
- > Ablagerungsnischen durch kleinräumige Oberflächenunterschiede und die Ablagerung von Feinreisig und Zapfen

**Eigenschaften:**

Alle Eigenschaften der Nadelstreu sind von Standort, Bestandesgefüge und Baumalter abhängig. Folgende Eigenschaften werden besonders häufig zur Beurteilung der Nadelstreu herangezogen:

- **C/N-Verhältnisse** (zwischen 42 und 49)
- **pH-Werte** (L-Lage) zwischen 3,0 und 4,5
- Aschegehalte, K<sub>2</sub>O, Na<sub>2</sub>O, CaO, MgO, Fe<sub>2</sub>O<sub>3</sub>, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>, SO<sub>3</sub>, SiO<sub>2</sub>.

[Hesselman 1926, Müller 1934, Wittich 1939, Mork 1942, AK Standortskartierung 1980, Kanerva 2008]

Abb. 82: Zusammenfassende Darstellung verjüngungsrelevanter Eigenschaften für die Boden- deckungsvarianten a) Mineralboden und b) Nadelstreuauflage.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnten jedoch keine entsprechenden Bodenanalysen durchgeführt werden, deshalb bleibt an dieser Stelle nur ein kurzer Verweis auf andere Untersuchungen. Arbeiten, die Analysen zum Aufschluss von Fichtennadelstreu zum Gegenstand haben, nennen folgende Faktoren, die einen Einfluss auf die Zusammensetzung der Nadeln ausüben: Alter des Bestandes, Alter der Nadeln (Nadeljahrgänge), Standortseigenschaften, Bestandesschluss und Strahlungsverhältnisse im Bestand (HESSELMAN 1926, WITTICH 1944, KOCH & MAKESCHIN 2004). Die Angaben dieser Untersuchungen zum pH-Wert von Fichtennadelstreu liegen in einem Bereich zwischen 4,0 und 4,3 (HESSELMAN 1926, KOCH & MAKESCHIN 2004). Das C/N-Verhältnis wird mit Werten zwischen 42 und 49 angegeben (WITTICH 1944), während die ermittelten Aschegehalte der Trockensubstanz in Abhängigkeit von der Höhenlage der Bestände von 6,86 % bis 8,04 % reichen (WITTICH 1939, MORK 1942). Insgesamt sind die zusätzlichen Nährstoffgaben der Fichtenstreu als positiv zu werten, wenn die notwendigen Zersetzungs- und Mineralisationsprozesse in ausreichender Geschwindigkeit ablaufen. Nur dann kann das Nährstoffpotenzial durch Keimlinge und Verjüngungspflanzen in adäquater Form genutzt werden.

#### 4.2.3.3 Bodendeckungsvarianten mit Bodenvegetation

Für die Beurteilung der **Präsenz** und **Dominanz** von *C. villosa* und *D. flexuosa* in den untersuchten Fichtenreinbeständen des Tharandter Waldes soll ein kurzer Vergleich mit anderen Arbeiten vorangestellt werden. Anschließend werden Einzelaspekte (Faktorenkombinationen) der Bodendeckungsvarianten genauer beleuchtet. Vegetationskundliche Erhebungen zur Artenvielfalt und Dominanz in Fichtenforsten (Fichtenforst-Typen) des Tharandter Waldes gehen u. a. auf WAGNER (1960, zit. in: HOLEWA 1990) und HOLEWA (1990) zurück. Der standörtlich vergleichbare (Stammstandortsformengruppe Uf-WM2) „Wollige[r] Reitgras-Draht-Schmielen-Typ“ ist nach diesen Untersuchungen durch einen Deckungsgrad für *C. villosa* von 30 % bis 60 % gekennzeichnet. *D. flexuosa* weist einen Deckungsgrad zwischen 30 % und 55 % auf (HOLEWA 1990). FISCHER et al. (2002) vergleichen Fichtenbestände im Nationalpark Bayerischer Wald mit Flächen, die vom Sturm (1983) geworfen und anschließend beräumt wurden. Die Autoren weisen über einen Zeitraum von 10 Jahren auf den beräumten Sturmwurfflächen einen kontinuierlichen Anstieg des Deckungsgrades für *C. villosa* (35 % im Jahr 1988 - 53 % im Jahr 1998) nach. In den nicht betroffenen Fichtenbeständen lag dieser Anteil zwischen 4 % und 19 %. *D. flexuosa* war hingegen in den ungeschädigten Fichtenbeständen mit einem Deckungsgrad von 1 bis 10 % deutlich präsenter als auf den beräumten Flächen mit nur 1 %. Neuere Untersuchungen von

DENNER (2007), die in 90 - 120jährigen Fichtenforsten des Erzgebirges durchgeführt wurden, belegen die hohe Stetigkeit der genannten Grasarten. Diese sind in 98,5 % (*C. villosa*) und 100 % (*D. flexuosa*) der Fälle präsent. Gleichzeitig umfasst der mittlere Deckungsgrad (Dominanzen) von *C. villosa* in diesen Fichtenbeständen 7,2 %. Der Deckungsgrad von *D. flexuosa* wurde von DENNER (2007) mit 21 % angegeben. Diese Ergebnisse weisen eine gute Übereinstimmung mit den eigenen Untersuchungen auf, die mittlere Dominanzwerte in einem Bereich von 5 % - 15 % für *C. villosa* und 16 % bis 25 % für *D. flexuosa* ergeben haben. Im Vergleich dazu ermittelte SAßMANNSHAUSEN (1993) mittlere Deckungsgrade zwischen 43 % - 57 % für *D. flexuosa* in einem 73jährigen Fichtenreinbestand des Harzes (Wuchsgebiet „Niedersächsischer Harz“). *C. villosa* erreichte in dieser Untersuchung lediglich einen Deckungsgrad von 1,3 % - 3,2 %. Gleiches gilt für die fichtendominierten Gebirgsflächen in der Schweiz, die *C. villosa* in einem Anteil zwischen 2 und 10 % der Gesamtfläche enthielten (KUPFERSCHMID-ALBISETTI 2003).

Die **räumliche Verteilung** jener Bestandesbereiche, die einen Deckungsgrad von 100 % für die Bodendeckungsvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* aufwiesen, lassen sich durch die Kombination unterschiedlicher Umweltfaktoren (Strahlungsverfügbarkeit, Feuchte- und Nährstoffhaushalt) charakterisieren. Ein System, das ELLENBERG et al. (1992) für die Verwendung der so genannten Zeigerwerte zu Grunde legt, um die ökologische Nische der einzelnen Arten beschreiben zu können. Eine Quantifizierung der einzelnen Faktoren und Ressourcen, die für die Dominanz der Arten entscheidend sind, ist hingegen schwierig. Als ein Hauptproblem der Beschreibung standörtlicher Heterogenität gilt die räumliche Erfassung mikrostandörtlicher Bedingungen. Die Diskrepanz zwischen bestandesbezogenen und wesentlich geringer skalierten Betrachtungseinheiten wird auf diese Weise offengelegt (ETTEMA & WARDLE 2002, PICKETT et al. 2005, MESSAOUD & HOULE 2006). Eine hohe Auflösung und nahezu punktuelle Betrachtung wäre notwendig, um die mikrostandörtlichen Bedingungen auch mit Blick auf die Bodenvegetation abzubilden. Die gegenwärtige Forschung arbeitet in einer räumlichen Auflösung von mehreren Metern oder Dezimetern. Im letztgenannten Fall wird aus methodischen Gründen selten vollflächig vorgegangen. Eine genaue Abgrenzung der Wirkungsbereiche einzelner Einflussfaktoren ist überaus schwierig, da die Übergänge meist fließend sind.

Das **Strahlungsregime** gilt als eine wesentliche Steuerungsgröße der Artenvielfalt und Artmächtigkeit am Waldboden (MONSI & SAEKI 1953). Dem Wolligen Reitgras (*C. villosa*) ist nach ELLENBERG et al. (1992) ein Lichtzeigerwert von 6 zuzuordnen. Dies ist gleichzusetzen mit einer seltenen Präsenz, wenn die relative Beleuchtungsstärke unter einen Wert von 20 %

absinkt. Gleiches gilt für die Einordnung der Drahtschmiele (*D. flexuosa*). Da die Autoren selbst den Hinweis geben, dass Zeigerwerte lediglich „heuristischen Charakter“ haben und keinen Ersatz für empirisch erhobene Messwerte darstellen, besteht häufig der Anspruch einer Unterlegung verfügbarer Zeigerwerte mit entsprechenden Messungen. Eine Vielzahl an Untersuchungen bleibt ausschließlich auf die Verjüngungspflanzen orientiert. Diese geben vorrangig Auskunft über den Zusammenhang zwischen Strahlungsverfügbarkeit und Verjüngungsentwicklung. ELLENBERG (1939) führt selbst ein Beispiel für die Verteilung der relativen Beleuchtungsstärke am Waldboden und die daraus resultierende Verteilung bzw. Abundanz der einzelnen Arten in der Strauch- und Krautschicht an. Aus diesen räumlichen Betrachtungen resultieren charakteristische mosaikähnliche Verteilungen, die jedoch nicht allein auf eine Steuerung durch die Strahlung zurückzuführen sind. Für einen Vergleich der strahlungsabhängigen Verteilung von *C. villosa* und *D. flexuosa* können die bereits erwähnten Untersuchungen von SABMANNSHAUSEN (1993) und DENNER (2007) herangezogen werden. In beiden Arbeiten wurde ebenfalls der Versuch unternommen vegetationskundliche Parameter wie Blühverhalten, Artenvielfalt, Deckungsgrad und Stetigkeit in anthropogen geprägten Fichtenbeständen über Strahlungsmessungen zu beschreiben.

In der Arbeit von SABMANNSHAUSEN (1993) wurden strahlungsbedingte Veränderungen (DIFFSF) des Deckungsgrades von *D. flexuosa* und *Vaccinium myrtillus* zwischen den Aufnahmezeitpunkten 1990 und 1992 erfasst. Als Ergebnis waren lediglich für die Heidelbeere, nicht aber für die Drahtschmiele strahlungsbedingte Veränderungen des Deckungsgrades nachweisbar. Insgesamt lag der DIFFSF für den undurchforsteten Fichtenreinbestand, mit einem Bestockungsgrad von 0,8 in einem Bereich zwischen 6,6 % und 19,5 % (arithmetisches Mittel des DIFFSF = 11,8 %). Zu vergleichbaren Ergebnissen gelangte DENNER (2007), der einen Median für die Verteilung des DIFFSF von 10 % in den Fichtenaltbeständen ermittelte. Gleichzeitig lagen die Werte der PAR-Strahlung in einem Bereich von 4 Watt/m<sup>2</sup> - 20 Watt/m<sup>2</sup> (DENNER 2007). Diese Angaben weisen eine große Übereinstimmung mit den eigenen Untersuchungsergebnissen auf (siehe Abschnitt 3.4.2.4.1, S. 134). Auf den Aufnahmeplots mit einem Deckungsgrad von 100 % *C. villosa* war ein signifikant höherer Strahlungszutritt nachweisbar. Damit hoben sich diese Bestandesbereiche von den anderen Bodendeckungsvarianten ab. Dieses Ergebnis stellt eine Präzisierung der ursprünglichen Einordnung nach ELLENBERG et al. (1992) dar, die für beide Grasarten identische Lichtzeigerwerte angeben (siehe auch Tabelle 34, S. 135). Zu ähnlichen Aussagen gelangen SCHMIDT (1993), VAČEK et al. (1999), MALCOVÁ et al. (1999), HALE (2004) und WILD et al. (2004), die eine erhöhte Stetigkeit im Vorkommen von *C. villosa* auf einen höheren Anteil verfügbarer

Strahlung zurückführen. BOLTE & BILKE (1998) sowie FISCHER & BENS (2001) haben in ihren Untersuchungen ebenfalls gezeigt, dass sich die Dominanz von *C. villosa* und *D. flexuosa* in Abhängigkeit von der verfügbaren Strahlung deutlich unterscheidet. PYŠEK (1992), dessen Untersuchungen vorrangig auf Sukzessionsflächen angesiedelt waren, verweist neben der räumlichen Einnischung der beiden Grasarten auf einen zeitlichen Wechsel in der Dominanz (Deckungsgrad), der ebenfalls mit der vergleichsweise höheren Schattentoleranz von *D. flexuosa* begründet werden kann. Die zahlreichen Untersuchungen tschechischer Kollegen verdichten die Aussage der Steuerung von *C. villosa* über die Strahlungsverfügbarkeit (PYŠEK 1991, SAMEK 1988, PYŠEK 1992). HANNERZ & HÅNELL (1997) konnten in ihrem Vergleich zur Entwicklung der Bodenvegetation auf Kahlschlags- und Schirmschlagsflächen anhand des vorgefundenen Deckungsgrades (Untersuchungszeitraum 8 Jahre) zeigen, dass sowohl *D. flexuosa* als auch *Calamagrostis purpurea* von den Freiflächenbedingungen des Kahlschlags deutlich profitierten. Eine besonders aufschlussreiche Arbeit zum vertikalen Strahlungsgradienten der Verjüngungsschicht (bis 1,6 m über dem Waldboden) stammt von SHROPSHIRE et al. (2001). Die Autoren belegen mithilfe von Strahlungsmessungen eine hohe Transmission des Bodenbewuchses, die bei *Calamagrostis canadensis* bereits in einer Höhe von etwa 20 cm einsetzt. *Betula papyrifera* zeigte hingegen erst ab 40 cm eine entsprechende Wirkung. Die Autoren führen dies auf die Belaubung und den morphologischen Gesamthabitus zurück, der zu einem erhöhten Strahlungsrückhalt befähigt. Die gegenseitige Konkurrenzwirkung um verfügbare Strahlung entscheidet sich demnach auch innerhalb der Strauch- und Krautschicht durch wenige Zentimeter Höhenunterschied.

In den Ausführungen zur **Wasserverfügbarkeit** und **Bodenfeuchte** auf den Bestandesbereichen mit Pflanzendecke muss auf die zusätzlichen Verluste des Wasserhaushalts durch die Transpiration der Vegetation hingewiesen werden. Transpirationsverluste durch eine geschlossene Grasdecke sind seit längerer Zeit belegt (BÜHLER 1918, WITTICH 1938, PEER 1976). Bevor jedoch die Rückwirkungen der Vegetation auf den Standort aufgezeigt werden, sind zunächst die Ansprüche der Grasarten *C. villosa* und *D. flexuosa* an die Wasserverfügbarkeit des Mikrostandortes einzubeziehen. Nach ELLENBERG et al. (1992) wird *D. flexuosa* ein indifferentes Verhalten gegenüber einem bestehenden Feuchteregime zugeordnet. Von einer weiten Amplitude oder einem regional abweichenden Verhalten auf diese Ressource ist folglich auszugehen. SCHRETZENMAYR (1970) bestätigt diese Angaben für *D. flexuosa* in seinen Untersuchungen. Im Vergleich dazu wird *C. villosa* mit der Bezeichnung 7~ explizit als Wechselfeuchtezeiger (nach ELLENBERG: „*Schwergewicht auf gut durchfeuchteten, aber nicht nassen Böden*“) ausgewiesen. Als besonders vorteilhaft für die Dominanz

des Wolligen Reitgrases wird eine ausreichende Frühjahrsfeuchte beschrieben. Auf weniger feuchten und wärmeren Standorten ist hingegen nicht mehr mit einer Massenvermehrung zu rechnen (SCHRETZENMAYR 1970). Aus den Untersuchungen PYŠEKS (1992) ist außerdem abzuleiten, dass *C. villosa* bei konstant oberflächennahem Wasserstand eine rückläufige Präsenz besitzt. Im Gegensatz dazu dominiert *D. flexuosa* unter derartigen Feuchtebedingungen aufgrund seiner besseren Anpassungsfähigkeit. Hinsichtlich der physiologischen und morphologischen Ausbildung weist *C. villosa* sowohl in der Pflanzenhöhe als auch in der Ablagerungsdichte der Blattbiomasse deutliche Einschränkungen mit zunehmender Feuchte des Standortes auf (PYŠEK 1992). Die eigenen Angaben zur relativen Feuchte für die Bodendeckungsvariante *C. villosa* umfassen höhere Werte als die Bodendeckungsvarianten Nadelstreu und *D. flexuosa*. Der Unterschied in den Feuchtwerten zwischen den beiden Varianten mit Grasbewuchs ist jedoch nicht signifikant. Betrachtet man die Rückwirkung dieser Bodendeckungsvarianten auf den Feuchtehaushalt der Mikrostandorte, so ergeben sich artspezifische Unterschiede in den räumlichen Wirkungsbereichen. Diese sind wesentlich von der Frage bestimmt, ob ober- und unterirdischer Wuchsraum ausgefüllt wird und Biomasseakkumulationen vorliegen (ENDTMANN 1970, IRRGANG 1988). Eindeutige Feuchteverluste verursacht durch die Arten *D. flexuosa* und *C. epigeios* konnten bereits von PEER (1976) in einer eigens dafür etablierten Versuchsanlage nachgewiesen werden. Der Effekt des Feuchteverlustes verstärkte sich mit anhaltender Trockenperiode. Dieser temporäre Wirkungsaspekt ist bei einem Vergleich der beiden Bodendeckungsvarianten nicht zu unterschätzen, da *D. flexuosa* immergrün ist, während bei *C. villosa* die oberirdischen Organe im Herbst absterben. Somit können in Bereichen mit *C. villosa* in einem größeren Zeitraum keine Transpirationsverluste auftreten (AALTONEN 1948). Ein weiterer Aspekt, der in einigen älteren Untersuchungen aufgegriffen wird, beschreibt die Kombination von Gräsern und Moosen in ihrer Wirkung auf den Wassergehalt des Bodens (BÜHLER 1918, WITTICH 1938). Im Rahmen der eigenen Untersuchungen enthielten vorrangig Bereiche mit *C. villosa* einen hohen Deckungsgrad von *Sphagnum spec.* in der Mooschicht. Dies führt aufgrund der enormen Wasserspeicherfähigkeit der Moose zu einer Verringerung der Transpirationsverluste auf diesen Mikrostandorten. Eine gut ausgebildete Mooschicht kann demnach Transpirationsverluste über einen begrenzten Zeitraum kompensieren (GRANSTRÖM 1987).

Weitere, standortsbezogene Betrachtungsschwerpunkte für Mikrostandorte, die durch *C. villosa* oder *D. flexuosa* dominiert sind, beinhalten die **Nährstoffausstattung** und **Azidität**. Auch in diesem Fall ist zwischen den Standortsansprüchen der Grasarten und ihre Rückwirkungen auf den Mikrostandort zu unterscheiden. Den allgemeinen Angaben zufolge



gelten beide Grasarten als so genannte Säurezeiger, die nur ausnahmsweise auf neutralen Böden vorkommen (ELLENBERG 1996).

Detailliertere Untersuchungen, die in diesem Zusammenhang zu nennen sind, stammen u. a. von SCHRETZENMAYR (1969), SCHRETZENMAYR (1970), PEER (1976) und LEMKE (1991). Ein flächendeckendes Massenvorkommen von *C. villosa* im herzynischen Raum ist nach Angaben dieser Autoren an rohumusreiche Standorte und vergleichsweise geringe pH-Werte geknüpft. Ähnliche Erkenntnisse wurden im Rahmen der Rauchschadensforschung gewonnen. Diese hat sich zwangsläufig intensiv mit der Frage einer flächendeckenden Besiedlung ehemals fichtenbestockter Flächen durch das Wollige Reitgras auseinandergesetzt (PYŠEK 1992). Die Dominanz dieser Art gegenüber anderen Arten der Bodenvegetation wird als besonders hoch eingestuft, wenn eine hohe Bodenazidität vorliegt. Als Bodenazidität wird eine starke Auswaschung basischer Kationen ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ) verstanden (SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 2002). Untersuchungen von SCHULZE et al. (1989), VOSÁTKA & DODD (1998) und MALCOVÁ et al. (1999) begründen die Fähigkeit dieser Grasarten zur Besiedlung dieser sauren Standorte mit der Ausbildung symbiontischer Pilzmyzele. Eine Fähigkeit, die nach entsprechenden Experimenten in stärkerem Maße von *D. flexuosa* umgesetzt werden kann. BABELSBERG-PÅHLSSON (1995) wies in ihren Untersuchungen zum standortsabhängigen Vorkommen der Drahtschmiele eine weite Amplitude hinsichtlich der Bodenazidität und des pH-Wertes nach. Das natürliche Vorkommen von *D. flexuosa* in bodensauren Buchenwäldern blieb jedoch bei dieser Untersuchung auf einen pH-Wertbereich zwischen 3,9 und 5,2 begrenzt. Eine maximale Häufigkeit war in einer pH-Wertklasse von 4,3 zu finden. Ähnliche Ergebnisse beschrieb BABELSBERG-PÅHLSSON (1995) in ihren Gewächshausversuchen, die sich mit der Keimung und Entwicklung von *D. flexuosa* beschäftigten. Höchste Keimungs- und Entwicklungsraten wurden erneut in einem pH-Wertbereich von 4,4 und 5,0 festgestellt. Besonders geringe pH-Werte verursachten vor allem Einschränkungen in der Wurzelbildung von *D. flexuosa* (KNAPP 1958, GRERUP & TYLER 1993). Die umfangreichen Untersuchungen von IRRGANG (1988) in einem Fichtenreinbestand des Tharandter Waldes bestätigen das Auftreten von *D. flexuosa* und *C. villosa* bei besonders geringen pH-Werten. IRRGANG (1988) dokumentierte pH-Werte um 2,8 (KCl) bzw. 3,3 ( $\text{H}_2\text{O}$ ) in der Humusaufgabe des Fichtenreinbestandes. Außerdem betonen sowohl HÖHNE & FIEDLER (1963) als auch IRRGANG (1988) die Rückwirkungen von *C. villosa* auf den Standort. Diese lassen sich durch das Absterben oberirdischer Pflanzenbestandteile außerhalb der Vegetationsperiode beschreiben. Die intensive Auseinandersetzung mit den ausgewählten Grasarten, die als Konkurrenzvegetation für *B. pendula* angesehen werden, belegt große Wissensdefizite in diesem Bereich.

**Bodendeckungsvariante *Calamagrostis villosa*:****Oberirdische Eigenschaften:**

- Die Angaben zur Pflanzenhöhe reichen von 50 cm bis 100 (150) cm. Als Sprossdichten dieser rasenbildenden Grasart sind in Fichtenbeständen bis zu 900/m<sup>2</sup> festgestellt worden.
- Das Ausbreitungspotenzial ist durch die Ausbreitungsfähigkeit, der besonders flugfähigen Diasporen und die vegetative Vermehrung begründet. Die Hauptkeimzeit fällt in die Frühjahrsmonate des Folgejahres nach einer Überdauerung der Diasporen in der Bodensamenbank. Die Keimfähigkeit liegt zwischen 20% - 70%.



- Das flächendeckende Vorkommen kann vorrangig mit einer erhöhten Strahlungsverfügbarkeit ( $\bar{x} = 9,7 \text{ Watt/m}^2$ ) in vorhandenen Bestandeslücken begründet werden, ist jedoch gleichzeitig mit einer erhöhten Bodenfeuchte verbunden. Eine Vergesellschaftung mit Moosen war ebenfalls häufig auf WM2+ Standorten zu beobachten.

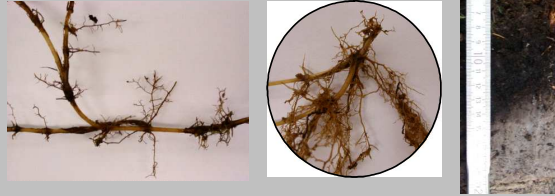


- Darüber hinaus war die Ausbildung einer Ablagerungsschicht aus abgestorbenen Pflanzenbestandteilen und Nadelstreu zu beobachten, die auch als Graswurzelfilz-Moder bezeichnet wird.

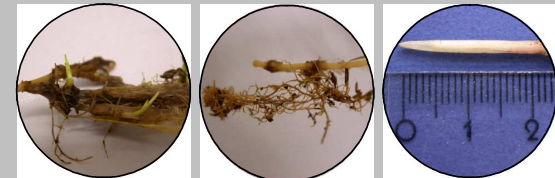
[Thieme 1969, Schretzenmayr 1970, Endtmann 1976, Fiala 1989, Ellenberg 1990, Pyšek 1991, 1993, Bonn & Poschold 1998]

**Unterirdische Eigenschaften:**

- Rhizome und Ausläufer von *C. villosa* besitzen eine sehr hohe Regenerationsfähigkeit. Sie bilden die Hauptausbreitungseinheiten (vegetativ) und werden in sog. „Suchrhizome“ und „Bestockungsrhizome“ unterteilt.



- Die Durchwurzelungstiefe ist abhängig von den Standortbedingungen, erreicht jedoch mehrheitlich Tiefen zwischen 15 cm und 20 (30) cm. Die maximale Durchwurzelungsdichte wird in den ersten 5 cm erreicht. „Suchrhizome“ können innerhalb eines Jahres horizontale Ausbreitungsdistanzen von 1,0 bis 1,4 m zurücklegen.



- Die unterirdische Trockenmasse (Rhizome & Wurzeln) kann in Fichtenbeständen Werte zwischen 290g/m<sup>2</sup> - 2850g/m<sup>2</sup> erreichen.

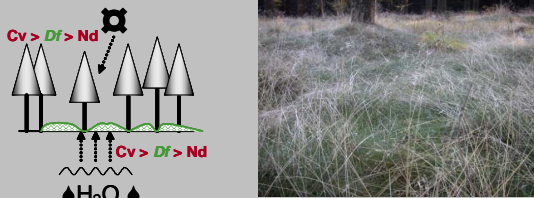
[Schretzenmayr 1969, Irrgang 1988, Klapp & Opitz von Boberfeld 1990, Pyšek 1992, 1993, Polomski & Kuhn 1998, Prach et al. 2001]

**Bodendeckungsvariante *Deschampsia flexuosa*:****Oberirdische Eigenschaften:**

- Die Angaben zur Pflanzenhöhe reichen von 10 cm bis 35 (60) cm. Als Sprossdichten dieser horstbildenden Grasart (Horstdurchmesser ~ 20 cm) sind bis zu 3200 Sprosse/m<sup>2</sup> festgestellt worden.



- Ein flächendeckendes Vorkommen als „bodenabschließende Filzschicht“ (Graswurzelfilz-Moder) wird in Abhängigkeit von der Strahlungsverfügbarkeit ausgebildet, die in den eigenen Untersuchungen bei einem arithmetischen Mittel (PARwetter) von 5,4 Watt/m<sup>2</sup> angesiedelt waren.



- Eine generative Vermehrung unter Bestandesbedingungen wird als selten beschrieben. Es kommt vorrangig zur Ausbildung steriler Rasen in einem mehrheitlich geschlossenen Fichtenbestand. Die Keimfähigkeit der Diasporen wird in Abhängigkeit vom pH-Wert des Substrates mit 60 % bis 80 % angegeben.

[Hesmer & Mayer 1950, Lux 1956, Schretzenmayr 1969, Prielipp 1984, Bahlsberg-Pählsson 1995, AK Standortskartierung 1996]

**Unterirdische Eigenschaften:**

- Über den anemochoren Ausbreitungsmechanismus werden jedoch lediglich Ausbreitungsdistanzen von 1m (im Bestand) bis 2 m (Freifläche) zurückgelegt. Untersuchungen zur Samenbank im Boden belegen Dichten von 100 bis 600 Samen [m<sup>2</sup>].

- *D. flexuosa* bildet unterirdisch Ausläufer und Kriechsprosse aus, die horizontal eine maximale Länge von 40 cm erreichen. Im Gegensatz dazu schwanken die Angaben der vertikalen Durchwurzelungstiefe zwischen 7 cm und 100 cm.

- Die Überdauerung der Rhizome im Boden ist auch ohne Ausbildung oberirdischer Organe über einen Zeitraum von 30 bis 40 Jahren möglich.



- Die verfügbaren Untersuchungen zur Wurzelbildung sind häufig mit bodenchemischen Fragestellungen (pH-Werte, Al, Ca, Mg - Gehalte) verknüpft.

[Hesselman 1926, Schretzenmayr 1969, Hester et al. 1991, Polomski & Kuhn 1998]

Abb. 83: Zusammenfassende Darstellung verjüngungsrelevanter Eigenschaften für die Bodendeckungsvarianten a) *Calamagrostis villosa* und b) *Deschampsia flexuosa*.

Um Konkurrenzvorteile für Baumarten wie *B. pendula* einschätzen zu können, ist es jedoch notwendig Kenntnisse zum ökologischen Verhalten der Konkurrenzvegetation zu besitzen. Arbeiten, die sich mit den Interaktionen zwischen Altbestand, Bodenvegetation und Verjüngungsbaumarten auseinandersetzen liegen bisher nur vereinzelt vor (WAGNER et al. 2009).

#### Bodendeckungsvarianten im Mitscherlich-Gefäßversuch

Nach eingehender Betrachtung der Bodendeckungsvarianten unter Bestandesbedingungen soll kurz auf die veränderten Bedingungen innerhalb des Gefäßversuchs eingegangen werden. Anschließend ist zu bewerten, ob sich daraus ebenfalls veränderte Wuchsbedingungen für *B. pendula* ableiten lassen. Zunächst ist festzuhalten, dass auf den Mitscherlich-Gefäßen freiflächenähnliche Bedingungen vorherrschten. Diese gewährleisteten einen uneingeschränkten Strahlungszutritt, waren jedoch bestehenden Klimaextremen (Frost, Hitze, Starkregen) in ihrer uneingeschränkten Wirkung ausgesetzt. Dieser Wechsel klimatischer Extreme erinnert stark an jene Bedingungen, die auf natürlich entstandenen Freiflächen oder Kahlschlagsflächen vorherrschen (FLEMMING 1994, LEDER 2007). Besondere Beachtung erlangt jedoch das begrenzte Volumen der Mitscherlich-Gefäße. Evaporations- und Transpirationsverluste können nicht von der Pflanze durch das Feuchtereservoir tieferer Bodenschichten ausgeglichen werden. Daher müssen sich längere Trockenperioden insbesondere auf den Gefäßen negativ auswirken, die über einen flächendeckenden Bewuchs mit *C. villosa* oder *D. flexuosa* verfügen. Diese Annahme bestätigt sich angesichts der hohen Anteile an Mitscherlich-Gefäßen mit *Cv* († = 56 %) oder *Df* († = 60 %), die einen kompletten Ausfall der Sand-Birken und der Bodenvegetation aufwiesen. Das Wachstum der Bodendeckungsvarianten wurde durch die gute Strahlungsverfügbarkeit angeregt. Der begrenzte Gefäßraum führte gleichzeitig zu einem kontinuierlichen Ressourcenverbrauch (Nährstoffe & Wasser). Als besonders problematisch für die Gefäße der Mineralbodenvariante ist die Oberflächenverdichtung einzuschätzen. Wie bereits erwähnt, ist diese auf extreme Niederschlagsereignisse und das ungehinderte Auftreffen der Regentropfen auf die Bodenoberfläche zurückzuführen. Anschließende Trockenperioden verstärkten diesen Effekt durch die zusätzliche Verkrustung des Bodengefüges. Diese Extreme sind unter Bestandesbedingungen nur kleinflächig vorzufinden (ULANOVA 2000).

#### **4.2.4 Entwicklung der Verjüngungsstadien**

Angesichts der Einflussfaktoren, Reaktionen und Wechselwirkungen in den einzelnen Entwicklungsstadien der Sand-Birke, die anhand der Ergebnisse nachvollziehbar sind, gehen die weiteren Diskussionsabschnitte auf diese verjüngungsrelevanten Teilaspekte ein. Diese flie-

ßen anschließend in die ganzheitliche Betrachtung zum Verjüngungszyklus von *B. pendula* ein (siehe Abschnitt 4.3, S. 332).

#### 4.2.4.1 Quantitative Entwicklung und Mortalität

Wie bereits in den Darstellungen zur Fruktifikation und Diasporenausbreitung eingehend erläutert, weist die Sand-Birke bezüglich ihrer Lebenszyklusstrategien alle wesentlichen Merkmale einer Pionierbaumart auf (GIMINGHAM 1984). Entsprechend der Kriterien von MACARTHUR & WILSON (1967) folgen Individuen der Art *B. pendula* der Strategie „r-selektierter Individuen“, die unter günstigen Bedingungen und über vergleichsweise kurze Zeiträume zu einem raschen Populationswachstum befähigt sind. Dies wird nicht nur anhand der Fruktifikations- und Ausbreitungsmechanismen deutlich, sondern auch in den hohen Keimlings- und Sämlingsdichten, die sich unter optimalen Umweltbedingungen einstellen können (SARVAS 1948). Aussagen zur Lagerungsfähigkeit fließen ebenfalls in derartige Betrachtungen ein (LECK et al. 1989). Unter diesem Gesichtspunkt sind die Definitionen optimaler Umweltbedingungen zu unterscheiden. Dies gilt gleichermaßen für das Niveau der Individuendichte zwischen Keimlings-, Sämlings- und nachfolgenden Verjüngungsstadien (SCHUPP 1995). Vergleichsweise eindeutige Aussagen sind in diesem Zusammenhang zur Strahlungsverfügbarkeit formuliert worden (CATOVSKY & BAZZAZ 2000). Gekennzeichnet durch eine geringe Schattentoleranz, beruhen Etablierungs- und Konkurrenzfähigkeit der Sand-Birke gegenüber anderen Arten auf einer Überlegenheit in der Individuendichte. Das enorme Wuchspotenzial stellt einen weiteren Vorteil unter diesen Bedingungen dar. Zusätzliche Untersuchungen auf Freiflächen des Tharandter Waldes wurden im Rahmen der eigenen Arbeit nicht durchgeführt, da die Aufnahmen des Mitscherlich-Gefäßversuchs eine entsprechende Vergleichsgrundlage bilden. Der unmittelbare Vergleich zwischen Keimlings- und Sämlingsdichten der beiden Versuchsansätze ist jedoch nur eingeschränkt möglich, da die quantitativen Unterschiede in den abgelagerten Diasporen je Flächeneinheit erheblich sind. Daher gilt es in den nachfolgenden Betrachtungen die eigenen Ergebnisse mit ähnlichen Versuchsansätzen zu vergleichen. Im Anschluss können waldbaulich orientierte Bewertungen abgeleitet werden, die Auskunft über das Verjüngungspotenzial auf den Untersuchungsflächen geben.

Gefäß- und Gewächshausversuche anderer Autoren sowie Freilandhebungen haben gezeigt, dass die ermittelten Keimlingsdichten der Mitscherlich-Gefäßversuche auch unter natürlichen Bedingungen realisiert werden (SARVAS 1950). Das Verhältnis zwischen Saatmenge (191.000 Diasporen/m<sup>2</sup>) und den maximalen Keimlingsdichten von 8.000 - 16.000 [m<sup>2</sup>] auf den Boden-

deckungsvarianten Mineralboden und Nadelstreuauflage lassen auf Keimprozent von mindestens 4 % und 8 % schließen. Die Keimlingsdichten auf den Bodendeckungsvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* repräsentieren nur ein Keimprozent um 1,0. Das Verhältnis zwischen Diasporeneintrag [m<sup>2</sup> oder ha] und daraus erfolgreich entwickelten Keimlingen ist vergleichbar mit anderen, gezielt angelegten Freilandexperimenten und Gewächshausversuchen. Diese wurden u. a. von DE ATRIP & O'REILLY (2007) und WILLOUGHBY et al. (2007) durchgeführt. Erstere testeten unterschiedliche Aussaat und Abdeckungsvarianten für die Verbesserung der Auflaufprozente von *B. pubescens*. Die Autoren ermittelten in Abhängigkeit von der jeweiligen Behandlung maximale Keimlingsdichten zwischen 197 [m<sup>2</sup>] und 512 [m<sup>2</sup>]. Dies entspricht einem Keimprozent von 5 % - 13 %. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten WILLOUGHBY et al. (2007), die ein erfolgreiches Ankommen von Birkenkeimlingen (*B. pendula* und *B. pubescens*) unter Verwendung unterschiedlicher Saatedichten testeten. Mit einer Aussaatmenge von 30.000 keimfähigen Diasporen pro Hektar (= 3 Diasporen/m<sup>2</sup>) konnten Keimlingsdichten zwischen 10.128 (= 1,0 Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup>) und 1.446 (= 0,15 Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup>) pro Hektar etabliert werden. Davon waren im zweiten Jahr nach der Saat noch 1.650 (= 0,17 Birkensämlinge/m<sup>2</sup>) bis 207 (0,02 Birkensämlinge/m<sup>2</sup>) Birkensämlinge pro Hektar auf den Untersuchungsflächen dieser Autoren vorzufinden. Die genannten Untersuchungen stehen im Zusammenhang mit der Anlage von Birkenplantagen und Birkenreinbeständen auf Freiflächen. Trotz des Freiflächencharakters und der daraus abzuleitenden vollen Strahlungsverfügbarkeit wiesen WILLOUGHBY et al. (2007) eine starke Standortabhängigkeit in den Keimlingsdichten nach. Aus Sicht der Autoren wird diese vorrangig durch den Feuchtehaushalt bestimmt. FABER (1982) stellte in seinen detaillierten Untersuchungen zur Brachflächenbesiedlung durch Pionierbaumarten ebenfalls die Keimlingsdichten auf unterschiedlichen Varianten gegenüber, die er als „Gras-Flächen“ und „Mineralboden-Flächen“ bezeichnete. Der Autor beschrieb Keimlingsdichten für *B. pendula* auf der Mineralbodenvariante, die im Saumbereich des angrenzenden Bestandes (ca. 8 m Entfernung) zwischen 2.296 [m<sup>2</sup>] und 1.038 [m<sup>2</sup>] lagen. Aufnahmen der Sämlingsdichten im Jahr 1980 ergaben dort auf Flächen mit freigelegtem Mineralboden Verjüngungsdichten zwischen 861 und 1.056 Birken [m<sup>2</sup>]. In den bestandesferneren Freiflächenbereichen (Entfernung > 8m) fielen die Keimlingsdichten in der genannten Untersuchung mit 757 und 1.692 Sand-Birken [m<sup>2</sup>] deutlich niedriger aus. Gleiches galt für die Sämlingsdichten (677 - 859 Sand-Birken/m<sup>2</sup>) auf der Freifläche. Die so genannten „Gras-Flächen“ (u. a. *Arrhenatherum elatius*, *Deschampsia caespitosa*, *Agrostis tenuis*) wiesen auch im bestandesnahen Saumbereich in der Untersuchung von FABER (1982) eine ebenso starke Reduktion in Keimlings- und Säm-

lingsdichten der Sand-Birke auf. Mit Werten von 162 - 272 Keimlingen [m<sup>2</sup>] und 125 - 135 Sämlingen [m<sup>2</sup>] waren diese Ergebnisse mit den Untersuchungen im Tharandter Wald und in den Mitscherlich-Gefäßen vergleichbar. Im Wesentlichen findet sich in den Aufnahmen von FABER (1982) eine Bestätigung für die Abhängigkeit der Verjüngungsverteilung von Samenbaumentfernungen und Bodendeckungsvarianten. Dieses Ergebnis bildet auch eine Kernaussage der eigenen Untersuchungen. Über den Ansatz der Bodensamenbanken verfolgten CATOVSKY & BAZZAZ (2000) die Ermittlung der Keimlingsdichten von *B. lenta*, *B. alleghaniensis*, *B. papyrifera* und *B. populifolia*. Mithilfe von Bohrproben wurden in einer Tiefe bis 15 cm die Diasporen der genannten Birkenarten erfasst. Der untersuchte Hauptbestand war durch *Tsuga canadensis* dominiert und enthielt einzeln eingemischte Birken. CATOVSKY & BAZZAZ (2000) bestimmten das Keimlings- und Verjüngungspotenzial unter modifizierten Bedingungen (Strahlungsverfügbarkeit, Stickstoffhaushalt, pH-Werte des Substrates). Es ergaben sich erstaunlich hohe Keimlingsdichten, die zwischen 142 und 320 Birken [m<sup>2</sup>] enthielten (4 verschiedene Arten zusammengefasst). Als Strahlungsvarianten wurden 1,5 % und 60 % PAR-Strahlung gegenübergestellt. Gleichzeitig gelangten die Autoren zur Erkenntnis unmittelbarer Wechselwirkungen zwischen Strahlungszutritt und Bodentemperatur. Dabei verursachten mikrobielle Aktivität und zusätzliche Stickstoffgaben eine deutliche Steigerung der pH-Werte. Dieser Erklärungsansatz für das Auftreten besonders hoher Keimlingsdichten von Pionierbaumarten stimmt mit den Ausführungen von NYGREN (2003), PERALA & ALM (1990) und OSUMI & SAKURAI (1997) überein. Eine erfolgreiche Keimlingsetablierung hängt demzufolge nicht primär von der Strahlungsverfügbarkeit ab. Mit Blick auf die bestandesbezogenen Keimlingsdichten für *B. pendula* auf den Untersuchungsflächen des Tharandter Waldes leitet sich hieraus eine Begründung für die Keimlingsetablierung in Bereichen mit *C. villosa* ab. Trotz signifikant höherer Strahlungsverfügbarkeit in den Bestandesbereichen, die durch *C. villosa* dominiert waren, konnten keine höheren Individuendichten für *B. pendula* nachgewiesen werden. Hinsichtlich der bestandesbezogenen Keimlingsdichten, die räumlich und zeitlich entsprechenden Schwankungen unterworfen sind, lassen sich Parallelen zu anderen Arbeiten herstellen. Tabelle 61 enthält einen kurzen Überblick von Untersuchungen mit Keimlings- und Sämlingsdichten für unterschiedliche Birkenarten. Bedeutsam für einen Vergleich mit den eigenen Ergebnissen sind Beschreibungen der Rahmenbedingungen. Diese umfassen z. B. den Bestandaufbau (F - Freifläche, Kahlschlag; Sch - Altholzschirm; L - Bestandeslücke; B - geschlossener Bestand) und die Einbeziehung der Samenbäume (Grfl. - Grundfläche; Entf. - Entfernung vom Aufnahmepunkt; N - Anzahl der Samenbäume bzw. Anzahl abgelagerter Diasporen). Vielfach erfolgte keine eindeutige Tren-

nung der Entwicklungsstadien. In einigen Fällen wurden auch mehrjährige Individuen noch mit dem englischsprachigen Begriff “*seedling*“ - für Keimling belegt. Anhand einiger Beispiele soll die alters- und entwicklungspezifische Einordnung der Verjüngungspflanzen von *Betula* spp. an dieser Stelle kurz beleuchtet werden. Diese erschwert auch in allen nachfolgenden Betrachtungen den unmittelbaren Vergleich mit den Untersuchungen des Tharandter Waldes. Die tabellarische Einordnung orientiert sich daher auch an Altersangaben und pflanzenphysiologischen Parametern, die den einzelnen Untersuchungen entnommen wurden. In den Aufnahmen von KARLSSON (2001), KUULUVAINEN & KALMARI (2003) und HARMER et al. (2004) konnten beispielsweise Verjüngungsdichten zwischen 0,2 und 5 Sand- oder Moor-Birken pro m<sup>2</sup> (2.000 - 50.000 Verjüngungspflanzen/ha) nachgewiesen werden. LINDER et al. (1997) ermittelten in den 12 untersuchten Fichtenbeständen im nördlichen Teil Schwedens Verjüngungsdichten (Pflanzen zwischen 0,1 - 1,3 m Sprosslänge) für *Betula* spp. zwischen 0,004 und 0,057 [m<sup>2</sup>].

Tab. 61: Zusammenstellung von Untersuchungen, die Angaben zur Keimlings- und Verjüngungsdichte der Gattung *Betula* enthalten.

Art [lat.]	Stadium			Bestand			Mutterb./ Diasp.			Dichte [m <sup>2</sup> ]	Autoren [Jahr]	
	K	S	V	F	Sch	L	B	Grfl.	Entf.			N
<i>B. ermanii</i>			X								2,6	KIKUZAWA (1988)
<i>B. lenta</i>			X				X				0,4 - 1,5	BUSING (1994)
<i>B. lenta</i>			X				X	X			0,03 - 0,13	SULLIVAN & ELLISON (2006)
<i>B. maximow.</i>	X	X	X	X			X	X		X	15 - 215	OSUMI & SAKURAI (1997)
<i>B. maximow.</i>				X			X	X	X		4,09	SHIN & SHIBUYA (2007)
<i>B. maximow.</i>			X	X						X	1,2 - 1,5	GOTO et al. (2004)
<i>B. papyrifera</i>			X	X			X	X			0,04 - 2,8	ROY et al. (2000)
<i>B. papyrifera</i>			X	X	X						172 - 197	ZASADA et al. (1977)
<i>B. papyrifera</i>			X				X				0,04	BATTLES & FAHEY (2000)
<i>B. pendula</i>	X			X	X		X	X			0,2 - 4	KARLSSON (2001)
<i>B. pendula</i>	X	X	X	X							> 0,2	HARMER et al. (2004)
<i>B. pendula</i>	X	X	X				X	X			0,2	KUULUVAINEN & KALMARI (2003)
<i>B. pendula</i>	X				X				X	X	0,01 - 62	HARMER et al. (2005)
<i>B. pendula</i>	X	X		X					X	X	66 - 2296	FABER (1982)
<i>B. pend./pub.</i>	X				X			X			0,2 - 460	KINNAIRD (1974)
<i>B. pubescens</i>	X		X	X					X		2,3 - 21,3	DANIELS (2001)
<i>B. utilis</i>	X	X					X	X			0,09 - 0,68	SHRESTHA et al. (2007)

Diese Angaben sind den eigenen Ergebnissen auf den ungestörten Bodendeckungsvarianten (0,04 - 1,62 Sand-Birkenkeimlinge und -sämlinge/m<sup>2</sup>) zunächst sehr ähnlich. Die Untersuchung von KARLSSON (2001) lässt aufgrund der zeitlichen Differenzierung in den Aufnahmen eine klare Zuordnung der Sand-Birken in die Stadien Keimling, Sämling oder etablierte Verjüngungspflanze zu. KUULUVAINEN & KALMARI (2003) erfassten hingegen Verjüngungspflanzen von *B. pubescens* mit einer Sprosslänge von 3 - 30 cm, die nach Aussage der Autoren die früheste Entwicklungsphase bereits überschritten hatten. HARMER et al.

(2004) definierten im Vergleich dazu Keimlingsklassen in einem Sprosslängenbereich zwischen  $> 0,3$  und  $< 1,5$  m. Birkensämlinge werden in der genannten Untersuchung durch eine Sprosslänge von  $\geq 1,5$  m charakterisiert.

Die Variabilität in der Entwicklung und die phänotypische Plastizität von Pionierbaumarten in der Verjüngungsphase (siehe Abschnitt 4.2.4.3, S. 311) sind stark von den lokalen Gegebenheiten geprägt. Direkte Rückschlüsse auf Alter und Wuchsleistung sind aus diesem Grund erschwert. Bezogen auf die Verjüngungsdichte besitzt der Literaturvergleich daher in einigen Fällen nur begrenzte Aussagefähigkeit. Zum Stellenwert mikrostandörtlicher Einflüsse auf die Verjüngungsdichte herrscht jedoch große Einigkeit. Entsprechende Untersuchungen heben mehrheitlich die Bodenverwundung und Mineralbodenfreilegung als Steuerungsgröße zur Erhöhung der Individuendichten von *Betula* spp. hervor (ROY et al. 2000 für *Betula papyrifera*, SHIN & SHIBUYA 2007 für *Betula maximowicziana*, LORENZETTI et al. 2008 für *Betula alleghaniensis*). Die eigenen Untersuchungen führen in beiden Versuchsansätzen für das Keimlingsstadium zu einer Bestätigung dieser Aussage. Bei genauerer Betrachtung ist dieser Sachverhalt jedoch nicht auf den gesamten Verjüngungszeitraum und jeden Standort übertragbar. Signifikant höhere Individuendichten für *B. pendula* auf der Mineralbodenvariante (0,6 - 16,5 Sand-Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup>) der Bestandesplots belegen die positive Wirkung für das Keimlingsstadium im Vergleich zu den anderen BV (0,04 - 1,5 Sand-Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup>). Signifikante Unterschiede in der Individuendichte auf den einzelnen Bodendeckungsvarianten *Cv*, *Nd* und *Df* waren unter Bestandesbedingungen weder für das Keimlings- noch für das Sämlings- oder Verjüngungsstadium nachweisbar (Abschnitt 3.5.1.1.1, S. 167).

Obwohl die Ausgangssituation für die Keimlingsetablierung auf Mineralboden zunächst für die Besiedlung vorteilhaft ist, so stellt sie dennoch keine Garantie für kontinuierlich hohe Verjüngungsdichten dar (LORENZETTI et al. 2008). Weitere Prozesse, die auf den zunächst günstigen Mineralbodenbereichen eine deutliche Reduktion der Keimlingsdichten verursachen können, sind die Rückbesiedlung anderer Arten der Bodenvegetation (vegetative und/oder generativ) und die daraus resultierende interspezifische Konkurrenz (FABER 1982, HESTER et al. 1991b). An diese Situation sind Keimlinge, die sich in bereits vorhandener Bodenvegetation etablieren konnten, bereits adaptiert. Je nach Ausdehnung der störungsbedingten Mineralbodenbereiche (Kahlschläge und sonstige Freiflächen) treffen Witterungsextreme (Frost & Trockenphasen) ohne eine Abmilderung durch einen lockeren Kronenschirm des Oberstandes auf die Sand-Birkenkeimlinge (OLESKOG & SAHLÉN 2000). Dieser Umstand erklärt beispielsweise die höheren Anteile mehrfach verzweigter Haupt- und



Terminalsprosse für Sämlinge auf den Mitscherlich-Gefäßen mit Mineralboden (siehe Abschnitt 3.5.2.3.2, S. 185). Trotzdem bleibt festzuhalten, dass Keimlingsdichten der Birkenarten auf Mineralbodenbereichen häufig um ein Vielfaches höher sind als auf anderen Bodendeckungsvarianten (KUULUVAINEN & JUNTUNEN 1998, HARMER et al. 2004, LORENZETTI et al. 2008). Diese quantitative Überlegenheit gilt für das Keimlingsstadium der Birkenarten unabhängig von den Strahlungsbedingungen. Diese Gegenüberstellung von Freiland- und Bestandeserhebungen wurde auch in anderen Untersuchungen nachvollzogen. LORENZETTI et al. (2008) fanden eine steigende Etablierungsrate proportional zum Grad der Bodenverwundung (Mineralboden 93,4 %, Nadelstreu 8,4 %), obwohl die Bereiche mit Mineralboden auf den untersuchten Bestandeslücken mit einem Flächenanteil zwischen 2,5 % und 20,2 % deutlich unterrepräsentiert waren.

In der tabellarischen Zusammenstellung (siehe Tabelle 61, S. 287) sind auch Angaben zu den Samenbäumen (Grundfläche, Anzahl, Entfernung) enthalten, die in allen genannten Analysen auf unterschiedliche Weise Berücksichtigung fanden. Sie dienen ebenfalls als Erklärungsansatz für vorgefundene Verjüngungsdichten. KARLSSON (2001) belegte in seiner Arbeit den gemeinsamen Einfluss von Bodenverwundung und Dichte des Altbestandsschirmes, der vorrangig aus Gemeiner Fichte (*P. abies*) bestand. Darüber hinaus stellte KARLSSON (2001) Unterschiede im Auftreten höchster Keimlingsdichten in Abhängigkeit vom jeweiligen Untersuchungsjahr fest. Im ersten Jahr nach Versuchsanlage etablierten sich auf den gering überschirmten Flächen mehr Keimlinge (2 - 4 Sand-Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup>) als im 2. Jahr. Das Folgejahr der Untersuchung von KARLSSON (2001) erbrachte höchste Keimlingsdichten (4,5 Sand-Birkenkeimlinge/m<sup>2</sup>) auf den stark überschirmten Bereichen. Die abschließenden Verjüngungsdichten der genannten Untersuchung zeigten nahezu identische Werte (unbearbeitet  $\approx 0,5$  Sand-Birken/m<sup>2</sup>, Mineralboden  $\approx 0,55$  Sand-Birken/m<sup>2</sup>). Verjüngungspflanzen von *B. pendula* wiesen unter Freiflächenbedingungen ähnliche Dichten auf, obwohl ein Teil der Flächen über eine Bodenbearbeitung verfügte. Das Wechselspiel zwischen möglichen, waldbaulichen Einflussgrößen, die zu vergleichbaren Ergebnissen in der Verjüngungsdichte führen, wird besonders durch eine Gegenüberstellung von geringer Überschirmungsvariante ohne Bodenbearbeitung ( $\approx 0,5$  Sand-Birken/m<sup>2</sup>) und höchster Überschirmungsvariante mit Bodenbearbeitung ( $\approx 0,4$  Sand-Birken/m<sup>2</sup>) deutlich. Vergleichbare Ergebnisse, die den Überschirmungseinfluss der Altbäume in die Betrachtungen einbeziehen, stammen von ZASADA et al. (1977) und PERALA & ALM (1989), die für *B. papyrifera* eine starke Abhängigkeit zwischen Verjüngungsdichte, Wachstum und Überschirmung durch den Altbestand nachgewiesen haben. Die Verjüngungsdichte von *B. papyrifera* erreichte in diesen Untersuchungen auf

überschirmten Flächen mit Bodenbearbeitung 172 Keimlinge/m<sup>2</sup> und auf Freiflächen gleicher Behandlung 197 Keimlinge/m<sup>2</sup> (ZASADA et al. 1977). KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003) ermittelte auf Gebirgsstandorten, die nach einem großflächigen Ausfall der Fichte (Borkenkäferkalamität) durch Birken besiedelt wurden, jahresspezifische Keimlingsdichten zwischen 0 und 0,25 Keimlinge [m<sup>2</sup>]. Diese Keimlingsdichten waren ebenfalls stark von vorhandenen Bodendeckungsvarianten (z. B. Mineralboden und Totholz, *Oxalis acetosella*, *Polytrichum formosum*, *Hylocomium splendens*, *Rubus idaeus*, *Calamagrostis villosa*, *Deschampsia flexuosa*) abhängig. Insgesamt erreichte die mittlere Verjüngungsdichte der Sand-Birke innerhalb des 7jährigen Beobachtungszeitraumes Werte um 0,4 Individuen [m<sup>2</sup>]. Vorteile für die Verjüngungsdichte von *B. pendula* durch eine möglichst geringe Altbestandsüberschirmung, bestehend aus Koniferen, führt bereits HAGNER in seinen Untersuchungen aus dem Jahr 1962 an. Die Bedeutung der Kombination aus Strahlungsverfügbarkeit und Feuchte-regime geht ebenfalls aus der Arbeit von ROY et al. (2000) hervor, die auf einer Kahlschlagsfläche Keimlingsdichten für *B. papyrifera* zwischen 0,04 und 2,8 Individuen [m<sup>2</sup>] ermitteln konnten. Die räumliche Verteilung war in dieser Untersuchung sowohl durch die Entfernung zum jeweiligen Samenbaum als auch durch das Feuchteregime beeinflusst.

Die unmittelbare Verknüpfung zwischen der „Diasporenzufuhr“ durch fruktifizierende Samenbäume und den daraus resultierenden Keimlings- und Sämlingsdichten ist mit Blick auf die quantitativen Etablierungserfolge ebenso bedeutsam wie das Vorhandensein geeigneter Mikrostandorte (CRAWLEY 2000). In Anlehnung an ökologische Modelle zur Entwicklung von Pflanzenpopulationen verursacht der Samen- und Diasporeneintrag an einer bestimmten Position das Auflaufen einer daraus resultierenden Keimlingsdichte, die sich proportional zur abgelagerten Diasporendichte verändert (siehe Abbildung 84a). Für unterschiedliche Birkenarten konnte dieser Zusammenhang bereits von FRIES (1984), SKOGLUND & VERWIJST (1989), HESTER et al. (1991a) und OSUMI & SAKURAI (1997) als linear nachgewiesen werden. Dies gilt auch für die Erhebungen im Gebiet des Tharandter Waldes.

Über den Anstieg der linearen Funktion entscheiden wiederum die Bodendeckungsvariante und die Keimungs- und Etablierungsbedingungen auf den vorgefundenen Mikrostandorten. Dieses Ergebnis wurde auch von OSUMI & SAKURAI (1997) für *B. maximowicziana* mit der Gegenüberstellung gestörter und ungestörter Standortbereiche bestätigt. Auch in der mehrjährigen Betrachtung dieser Autoren findet sich ein nahezu paralleler Verlauf der Ausgleichsfunktionen in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante. Denkbar ist auch, dass dieser Funktionsverlauf aufgrund begrenzt verfügbarer Mikrohabitate oder Schutzstellen bei einer überproportionalen Steigerung des Diasporeneintrags begrenzt ist (SATTERTHWAITE 2007).

Sodass bei Erreichen eines bestimmten Ablagerungsniveaus nicht mehr mit einem Anstieg der Keimlingsdichten zu rechnen ist, weil alle keimungs- und keimlingsrelevanten Schutzstellen bereits besetzt sind (SCHUPP 1995).

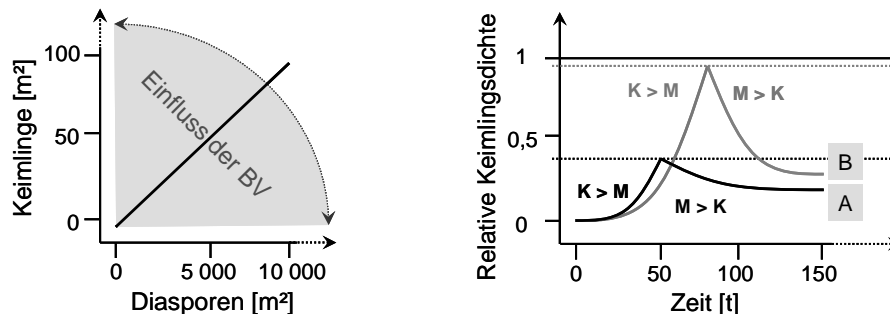


Abb. 84: a) Linearer Zusammenhang zwischen Diasporendichte und Keimlingsdichte, der durch den Einfluss der Bodendeckungsvarianten gesteuert wird. b) Modifizierte Darstellung (n. CRAWLEY 2000) zum zeitlichen Verlauf der Keimlingsdichte in zwei unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten A und B.

Die hohen Keimlingsdichten auf der BV Mineralboden in den Mitscherlich-Gefäßen lassen jedoch vermuten, dass dieses Dichtemaximum unter besonders günstigen Bedingungen und über einen begrenzten Zeitraum noch weitaus höhere Werte als 20.000 Sand-Birkenkeimlinge [m²] annehmen kann. Die Berücksichtigung der zeitlichen Ebene ermöglicht einerseits eine Einschätzung der pflanzenphysiologischen Entwicklungsfortschritte, sie lässt andererseits Rückschlüsse auf die Kontinuität einer bestimmten Individuendichte zu. Der abrupte Rückgang in der Individuendichte, der auf den Mitscherlich-Gefäßen zu beobachten war, gibt Auskunft darüber, wann die Keimungsrate und somit die Dichte der Keimlinge einer Population (Kohorte) unter die Mortalitätsrate sinkt (CRAWLEY 2000, SILVERTOWN & CHARLESWORTH 2001). Die schematische Darstellung dieser Zusammenhänge in Abbildung 84b verdeutlicht den Einfluss unterschiedlicher Bodendeckungsvarianten (bezeichnet mit A und B) oder Mikrohabitate auf den zeitlichen Verlauf der Keimlingsdichte. Beispiel A entspricht dabei etwa dem Entwicklungsverlauf der Individuendichte von Sand-Birken (Mitscherlich-Gefäßversuch) auf der Bodendeckungsvariante Nadelstreu. Beispiel B kennzeichnet hingegen den Verlauf der Individuendichte auf Mineralboden. Im Vergleich zu den Keimlings- und Sämlingsdichten unter Bestandesbedingungen ist die Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage in den Gefäßversuchen ebenfalls durch hohe Individuendichten gekennzeichnet (Maximum  $\approx 10.000$  Sand-Birkenkeimlinge/m²). Auffällig ist außerdem der schwächere Rückgang in der Individuendichte im Verlauf des längerfristigen Beobachtungszeitraumes. Daraus leitet sich eine Kontinuität in der Besiedlungsdichte von *B. pendula* auf Nadelstreu ab. Ein Erklärungsansatz für die Unterschiede zwischen den Besiedlungsdichten

der Nadelstreuvariante unter Bestandesbedingungen und Freiflächenbedingungen liegt in der Strahlungsverfügbarkeit, die mit zunehmender Entwicklung über die dauerhafte Etablierung der Sand-Birkensämlinge entscheidet. Ein Faktor, der unter Bestandesbedingungen (siehe Abschnitt 4.2.3.2) zur entscheidenden Größe wird, da in den Nadelstreubereichen nachweislich die geringste Strahlungsverfügbarkeit zu erwarten ist. Dies ist kombiniert mit einer erheblichen Altholzwurzelkonkurrenz im Oberboden (PUHE 1994, AMMER 2000, MÜLLER 2003, AMMER & WAGNER 2005). Die geringen Keimlings- und Sämlingsdichten der Bodendeckungsvarianten *Cv* und *Df*, die sich sowohl unter Bestandesbedingungen, aber auch in den Mitscherlich-Gefäßen abzeichneten, gehen vorrangig auf die starke interspezifische Konkurrenz der BV zurück. Diese wirken sowohl auf die unterirdische als auch oberirdische Ressourcenverfügbarkeit (siehe Abschnitt 4.2.3.3., S. 276). KINNAIRD führte bereits 1974 sehr detaillierte Untersuchungen zur Etablierung der Keimlinge und Sämlinge von *B. pendula* und *B. pubescens* auf unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten unter lichtem Birkenschirm (Schottisches Hochland) durch. Der Autor konnte nachweisen, dass in grasdominierten Flächen, die einen Anteil von 22 % der Gesamtflächen repräsentierten, lediglich Keimlingsdichten von durchschnittlich 0 - 0,2 Individuen [m<sup>2</sup>] nachgewiesen werden konnten. Im Vergleich dazu lag der Anteil der Mineralbodenflächen bei nur 1,6 %. Auf diesen Mineralbodenbereichen wurden jedoch mittlere Keimlingsdichten von 130 Individuen [m<sup>2</sup>] erfasst. Die höchsten Individuendichten für *B. pendula* und *B. pubescens* mit 460 Keimlingen [m<sup>2</sup>] ermittelte KINNAIRD (1974) jedoch in Bereichen mit Torfmoosen (*Sphagnum spec.*), deren Anteil nur 0,3 % der Gesamtfläche umfasste. In der genannten Untersuchung erreichte die Keimlingsdichte sowohl auf Mineralboden als auch in Torfmoosen Werte um 3.400 Individuen [m<sup>2</sup>]. Diese Angaben sind durchaus mit den Ergebnissen des Mitscherlich-Gefäßversuchs vergleichbar.

Zur Verjüngungsdichte von *B. pendula* auf den genannten Versuchsanlagen sind folgende Kernaussagen festzuhalten:

- Keimlings- und Sämlingsdichten im Mitscherlich-Gefäßversuch geben auch im Vergleich zu anderen Freiflächenuntersuchungen an *Betula* spp. Auskunft über das hohe Besiedlungspotenzial dieser Baumart. Die Ressource Feuchte muss jedoch kontinuierlich vorhanden sein und die Strahlung für dominante Individuen uneingeschränkt verfügbar.
- Unterschiede in der Individuendichte (Keimlinge, Sämlinge) sind in Abhängigkeit von der BV unter Bestandes- und Freiflächenbedingungen nachweisbar. Angesichts der geringeren Keimlingsdichten unter Bestandesbedingungen erhalten Faktoren wie die Bodenverwundung und das Fruktifikationspotenzial der Samenbäume eine erhebliche Bedeutung.

### Bodensamenbank

Ein Teilaspekt, der für die räumliche Verteilung der Bodenvegetation (speziell der Gräser) ebenso bedeutsam ist wie für die Gehölzarten, umfasst den Eintrag an Samen und Diasporen, aber auch deren Lagerungsfähigkeit in der Bodensamenbank. Eine kurze Auseinandersetzung mit dieser Problematik erscheint angebracht, um die Konkurrenzfähigkeit der Pionierbaumart auch in dieser Hinsicht einordnen zu können. Datenmaterial aus den eigenen Untersuchungen liegt in diesem Fall nicht vor. Der Begriff Bodensamenbank ist definiert als “[...] *those seeds that can remain dormant for a period of time in the surface soil until their germination is triggered by an environmental change [...]*” (ARCHIBOLD 1989). Das Konkurrenzpotenzial von Arten beruht neben der Samenproduktion, Ausbreitung und Etablierung auf der Fähigkeit ungünstige Bedingungen längerfristig in der Bodensamenbank zu überdauern (SULLIVAN & ELLISON 2006). Von Pionierbaumarten wird allgemein angenommen, dass ihre Befähigung zum Aufbau dauerhafter Bodensamenbanken sehr begrenzt ist (ATKINSON 1992, PERALA & ALM 1990, OSUMI & SAKURAI 2002). Nach BEWLEY & BLACK (1994) und THOMPSON et al. (1997) sind folgende 4 Typen von Bodensamenbanken zu unterscheiden:

- 1) Übergangssamenbanken (“*transient seed bank*“), deren Samen weniger als 1 Jahr überdauern;
- 2) Kurzfristige Samenbanken, deren Samen etwa 1 Jahr im Boden überdauern können;
- 3) Langfristige Samenbanken, deren Samen 5 und mehr Jahre überdauern können;
- 4) Präsenz-Samenbanken, die keiner Kategorie zuzuordnen sind.

BERGER et al. (2004) sehen für *B. pendula* eine Einordnung in die 1. und 2. Kategorie der Samenbanken vor. In diesen Untersuchungen, die das Ziel einer Gegenüberstellung der Bodensamenbanken von Fichtenreinbeständen und Buchen-Fichtenmischbeständen verfolgten, bildete *B. pendula* die häufigste Baumart in der Bodensamenbank der Fichtenreinbestände. Die Diasporendichte der Bodensamenbank umfasste 728 - 1.039 abgelagerte Diasporen/m<sup>2</sup> in einer Tiefe bis 5 cm. SULLIVAN & ELLISON (2006) ermittelten für die Samenbank in Beständen mit *Tsuga canadensis* bis zu 14 Diasporen/m<sup>2</sup> (Tiefe bis 5 cm) von *B. alleghaniensis*, *B. lenta* und *B. papyrifera*. GRABER & THOMPSON (1978) fanden in Birken-Buchen-Mischbeständen unterschiedlichen Alters eine unterschiedliche Dichte an Samen von *B. papyrifera* in der Bodensamenbank, die ihr Maximum (1.340 Diasporen/m<sup>2</sup>) in einem Bestand von 38 Jahren erreichte. In 200jährigen Beständen gleicher Mischungsintensität waren nur noch 20 Diasporen/m<sup>2</sup> von *B. papyrifera* in der Bodensamenbank vorhanden. Die Birkenarten galten damit als häufigste Baumart der Bodensamenbank. In den Untersuchungen von HESTER et al. (1991a), die in den Birkenbeständen der schottischen Hochlagen angesiedelt

waren, wurden u. a. die Bodensamenbanken, der Keimungserfolg und die Mortalität von *Betula* spp. und *D. flexuosa* untersucht. Ein linearer Zusammenhang zwischen den fruktifizierenden Samenbäumen und den ermittelten Keimlingsdichten aus der Bodensamenbank konnte durch HESTER et al. (1991c) nachgewiesen werden. Interessant sind auch die hohen Diasporendichten für *D. flexuosa* (100 bis 600 Diasporen/m<sup>2</sup>) auf diesen Hochlandstandorten. Außerdem wird die begrenzte Aussagefähigkeit rein quantitativer Betrachtungen deutlich, die den zeitlichen Aspekt der Lagerungsdauer vernachlässigen.

Aspekte der dauerhaften Lagerung von Samen (Diasporen) der Waldbaumarten sind bisher vergleichsweise wenig untersucht, da sie stets mehrjährige Aufnahmeintervalle erfordern und auch in der technischen Umsetzung schwierig sind. Aus diesem Grund ist auch die zuvor erwähnte Zuordnung von *Betula* spp. nach THOMPSON et al. (1997) viel diskutiert, da u. a. JUNTILA (1976), GRANSTRÖM & FRIES (1985), GRANSTRÖM (1987) und OSUMI & SAKURAI (1997) in ihren Arbeiten zu sehr unterschiedlichen Ergebnissen gelangten. Die angegebene Lagerungsdauer für *Betula* spp. reicht in diesen Untersuchungen von 1 bis 12 Jahren. Zusätzlich ergeben sich erhebliche Unterschiede in den Angaben zum Keimfähigkeitsverlust innerhalb eines definierten Zeitraums. GRANSTRÖM & FRIES (1985) beobachteten auch nach einer 5jährigen Lagerungsdauer im Boden noch einen Keimungserfolg von 24 %. Ähnliche Ergebnisse ermittelten OSUMI & SAKURAI (1997) für *B. maximowicziana*, deren Diasporen nach 6jähriger Lagerung eine Keimfähigkeit von 17 % aufwies. Insgesamt formulieren die genannten Autoren einen Komplex folgender Faktoren, die enorme Unterschiede für die Lagerungsdauer der Diasporen von Pionierbaumarten hervorrufen können:

- Lagerungstiefe
- Entfernung vom Samenbaum
- Strahlungszutritt und Feuchteregime
- Substrat und Bodenvegetation
- Kontinuität der Bestockung im Oberstand
- Präsenz von Prädatoren und Pilzen.

Auch unter optimalen Lagerungsbedingungen für das Saatgut von Pionierbaumarten wurden Ergebnisse erzielt, die einen vergleichsweise geringen Verlust der Keimfähigkeit über einen Zeitraum von 5 bis 10 Jahren garantieren (SCHÖNBORN 1964, MARQUIS 1966, CLAUSEN 1970).

### Mortalität

Betrachtungen zur Mortalität innerhalb des Verjüngungszyklus stehen nicht im Zusammenhang mit der Seneszenz, deshalb sind vorrangig exogene Faktoren zu analysieren, die zum Absterben einzelner Individuen oder Individuengruppen (Kohorten) führen (HUTCHINSON 1978). Mit der Kenntnis dieser Ursachen können Möglichkeiten zur waldbaulichen Steuerung von Verjüngungsprozessen verbunden werden. Eine Unterscheidung von zeitlich verzögerten Effekten und unmittelbar wirkenden Faktoren, die zum sofortigen Absterben von Verjüngungspflanzen führen, erscheint in diesem Zusammenhang ebenfalls sinnvoll. Als Mortalitätsursachen mit sofortiger Wirkung gelten abiotische und biotische Faktoren, in deren Folge eine phänologisch erkennbare Beschädigung von Keimlingen oder Sämlingen auftritt. Diese führt unmittelbar zum Verlust von Pflanzenbestandteilen, die eine lebenserhaltende Funktion ausüben. PRITTINEN et al. (2003) wiesen in ihren Untersuchungen an 2 bis 3jährigen Verjüngungspflanzen der Sand-Birke eine Erhöhung der Mortalität um 98 % durch die unmittelbare Schadeinwirkung von Insekten und Mäusen nach. Eine Mortalitätsursache, die auf den Untersuchungsflächen des Tharandter Waldes nicht relevant war. Ergänzend sei an dieser Stelle erwähnt, dass die zuvor genannten Autoren hoch signifikante Mortalitätsunterschiede zwischen verschiedenen Genotypen der Sand-Birke nachweisen konnten. Für die Analyse von Mortalitätsursachen ist erneut die Betrachtung einzelner Entwicklungsstadien zielführend. Dies hat sich bereits in den Erhebungen zur Beschädigungsrate der Diasporen gezeigt (siehe Abschnitt 3.3.4, S. 107). Innerhalb der einzelnen Verjüngungsstadien können Verluste der Radikula (Keimling), Beschädigungen des noch unverholzten Hypokotyls (Keimling, tw. Sämling) oder der assimilierenden Organe (Sämlinge) zu Absterbeerscheinungen führen, die ein weiteres Überleben oder eine Regeneration unmöglich machen. Diese irreparablen mechanischen Beschädigungen (z. B. Verbiss, Abknicken, Fraßschäden durch Insekten) können demnach zum völligen Absterben von Verjüngungspflanzen führen. Eine eingeschränkte Ressourcenverfügbarkeit (Wasser, Strahlung, Nährstoffe) entfaltet im Gegensatz dazu erst mit einiger zeitlicher Verzögerung eine entsprechend negative Wirkung auf die Verjüngungspflanze. Diese eingeschränkte Ressourcenverfügbarkeit kann sowohl durch standörtliche Veränderungen als auch durch die Konkurrenz mit anderen Individuen (intra- oder interspezifisch) verursacht sein (siehe Abschnitt 4.2.4.3, S. 311). Pionierbaumarten weisen innerhalb des Verjüngungsstadiums besonders hohe Mortalitätsraten auf. Aufgrund fehlender Reservestoffe im Samen sind sie zeitnah durch die Ressourcenverfügbarkeit gesteuert (FENNER 1985). Den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit kann entnommen werden, dass *B. pendula* vor allem im Keimlingsstadium Mortalitätsraten von annähernd 100 % aufweist (siehe

Abschnitt 3.4.2.2, S. 128). Ähnlich hohe Ausfallraten zeigen Untersuchungen von KINNAIRD (1974), der eine Keimlingsmortalität für *B. pendula* von 80 - 90 % innerhalb der ersten 3 Jahre beschreibt. Untersuchungen von SKOGLUND & VERWIJST (1989) sowie WILLOUGHBY et al. (2007) bestätigten Individuenverluste für *B. pendula* und *B. pubescens* im Übergang zwischen den Entwicklungsstadien Diaspore, Keimling, Sämling und Verjüngungspflanze von 94,5 bis 100 %. BENABDELLAH (1997) ermittelte für die Freiflächensaaten auf den immissionsgeschädigten Flächen der Erzgebirgskammlagen mittlere Mortalitätsraten (über alle Behandlungsvarianten) für Birkensämlinge von 74,3 %.

Trotzdem ergeben sich Mortalitätsunterschiede, die flächenspezifisch oder abhängig von der Bodendeckungsvariante sind. Außerdem entscheiden häufig zeitliche Komponenten über das endgültige Absterben von Verjüngungspflanzen (z. B. dauerhafter Trockenstress). Diese Unterschiede lagen zwischen 0 % und 100 % und lassen bereits erkennen, dass die pflanzenindividuellen Erklärungsansätze (Einzelpflanze) für Mortalitätsursachen sehr weit gefasst werden müssen. HARPER & BENTON (1966), AHLGREN & AHLGREN (1981) und CORNETT et al. (2000) beschreiben als wesentliche Einflussgröße die Oberflächenfeuchte des Keimsubstrats. Diese Ressource steuert die erfolgreiche Keimung, aber auch das weitere Überleben der Keimlinge. Demnach bestimmt die oberflächennahe Feuchte der einzelnen Bodendeckungsvarianten im Wesentlichen die Überlebenswahrscheinlichkeit der Sand-Birkenkeimlinge (KINNAIRD 1974, SKOGLUND & VERWIJST 1989). HEWITT & KELLMAN (2004) wiesen in ihren Untersuchungen an *B. alleghaniensis* ebenfalls als eine Hauptursache für die ermittelte Mortalität innerhalb der ersten zwei Lebensjahre auftretenden Trockenstress nach.

Darüber hinaus bleibt festzuhalten, dass das Feuchteregime insgesamt witterungsbedingten und somit starken zeitlichen Schwankungen unterworfen ist. Im Abschnitt 4.2.3 zur Charakterisierung der Bodendeckungsvarianten wurden die Unterschiede im Feuchteregime zwischen den BV mit und ohne Bodenvegetation deutlich. Obwohl die Unterschiede der Bodenfeuchtemessungen zwischen den Bodendeckungsvarianten vergleichsweise gering ausfielen und die relativen Angaben zur Bodenfeuchte nicht unmittelbar auf das pflanzenverfügbare Wasser schließen lassen, so war doch temporär ein Zusammenhang zwischen Mortalitätsrate und Feuchte nachweisbar (siehe Abschnitt 3.4.2.4.2, S. 141 und Abschnitt 3.5.2.1, S. 177). Dies gilt insbesondere für das Keimlingsstadium unter Bestandesbedingungen. Die Mortalitätsraten für Sand-Birkenkeimlinge auf der BV Nadelstreuaufgabe fielen im Vergleich zu den übrigen BV geringer aus. Im Sämlings- und Verjüngungsstadium lagen sie mit etwa 8 % auf dem Niveau der Bodendeckungsvariante *Df*. Auffallend rückläufige Mortalitätsraten (Sämlinge und Verjüngung 4 %) zeigten Sand-Birken auf *C. villosa*. Diese Entwicklung kann



auf die zunehmend positive Wirkung der Strahlungsverfügbarkeit zurückgeführt werden. Folglich übt die Strahlung einen immer stärkeren Einfluss auf die Überlebenswahrscheinlichkeit von Pionierbaumarten aus (SKOGLUND & VERWIJST 1989). CATOVSKY & BAZZAZ (2000) wiesen gleichermaßen für die Verjüngung der Birken-Arten *B. lenta*, *B. alleghaniensis*, *B. papyrifera* und *B. populifolia* eine starke Strahlungsabhängigkeit in der Mortalität nach. Bei einer Strahlungsverfügbarkeit von lediglich 1,5 % PAR-Strahlung lag die Mortalitätsrate um 96 %, während ein Strahlungsgenuss von 60 % PAR-Strahlung eine Mortalitätsrate von 25 % verursachte. KOBE et al. (2002) konnten den strahlungsabhängigen Mortalitätseffekt selbst bei 2 bis 3jährigen Gelb-Birken (*B. alleghaniensis*) nachweisen, obwohl diese Birkenart eine relativ hohe Schattentoleranz besitzt (ERDMANN 1990). Die Mortalität der Kontrollvariante lag in der Untersuchung von KOBE et al. (2002) zwischen 47 und 52 %. In den Mitscherlich-Gefäßen, die eine uneingeschränkte Strahlungsverfügbarkeit repräsentierten, waren ebenfalls hohe Mortalitätsraten vorzufinden. Diese wurden anhand des kontinuierlichen Rückgangs in der Keimlings- und Sämlingsdichte nach Erreichen des Maximalwertes deutlich. Für jede Bodendeckungsvariante stellte sich dieser Maximalwert auf einem anderen Dichteniveau ein (siehe Abschnitt 3.4.3.2, S. 147). Auch der steile Abfall in der Keimlingsdichte unter den Freiflächenbedingungen des Mitscherlich-Gefäßversuchs kann als anfänglich geringer Einfluss der Strahlung auf die Mortalität gewertet werden. Die besonders starke Verringerung der Keimlingsdichte auf der Bodendeckungsvariante Mineralboden weist auf Feuchte- und Temperaturwerte hin, aber auch auf intraspezifische Konkurrenz (LORENZETTI et al. 2008). Zu ähnlichen Aussagen gelangten FABER (1982), KARLSSON (2001) und SUZUKI et al. (2003). Im Rahmen seiner 4 Jahre umfassenden Aufnahmen, die unterschiedliche Überschirmungsgrade und Bodendeckungsvarianten mit Blick auf die Verjüngungsdichte von *P. abies*, *P. sylvestris* und *B. pendula* gegenüberstellten, konnte KARLSSON (2001) kontinuierlich hohe Mortalitätsraten (58 - 73 %) für Sand-Birken auf den Mineralbodenbereichen nachweisen. Die übrigen unberührten Bestandesbereiche waren vorrangig durch *D. flexuosa* dominiert. Auf ihnen wiesen Sand-Birkenkeimlinge und Verjüngungspflanzen weitaus geringere Mortalitätsraten auf. Gleiches gilt für die bereits dargestellten Ergebnisse von FABER (1982), der in den Wintermonaten deutlich geringere Ausfallraten für Sand-Birkenkeimlinge der „Gras-Fläche“ ( $\approx 20$  %) im Vergleich zur Mineralbodenvariante ( $\approx 44$  %) beschreibt. Die Übergangszeit zwischen Frühjahr und Sommer war in der Untersuchung von FABER durch höhere Mortalitätsraten für Sand-Birkenkeimlinge der „Gras-Flächen“ (28 %) gekennzeichnet. Sand-Birkenkeimlinge der Mineralbodenvariante besaßen in dieser Zeit mit etwa 19 % eine geringere Mortalitätsrate. Eine

Beobachtung, die aufgrund der vergleichsweise groben Beprobungsintervalle in der eigenen Untersuchung nicht nachweisbar war. Die dichteabhängige Mortalität, die vorrangig für die Mineralbodenvariante der Mitscherlich-Gefäße unterstellt werden kann, wurde in ähnlicher Weise von KIKUZAWA (1988) für Verjüngungspflanzen von *B. ermanii* nachgewiesen. Diese zeigten noch in einem Alter von mehr als 9 Jahren dichteabhängige Mortalitätsraten (“*self-thinning*“) von 40 % bis 75 %. Eine Ausnahme gegenüber den genannten Untersuchungen bilden die Ergebnisse von YLI-VAKKURI (1961, zit. in: KUULUVAINEN & KALMARI 2003). Der Autor ermittelte sowohl höhere Keimlingsdichten für *B. pendula* auf Mineralboden als auch höhere Überlebensraten. Gleiches gilt für die Angaben zur Mortalitätsrate der Keimlinge ( $\approx$  10 - 50 %) von *B. pendula* auf Mineralboden, die KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003) ihrem Verjüngungsmodell zu Grunde legt. Mortalitätsraten unter Stresssituationen (z. B. Konkurrenz) haben ERÄNEN & KOZLOV (2009) an Verjüngungspflanzen von *B. pubescens* ssp. *czerepanovii* untersucht. Diese Mortalitätsraten lagen ebenfalls in einem Bereich zwischen 25 % und 80 %. Insgesamt bleibt die hohe Variabilität in der Mortalität des Keimlingsstadiums unter Bestandesbedingungen auffällig. Im Sämlingsstadium zeichnen sich, trotz der interspezifischen Konkurrenz die strahlungsbedingten Überlebensvorteile für *B. pendula* auf der Bodendeckungsvariante *C. villosa* ab. Die hier erreichten Verjüngungsdichten sind jedoch mit Blick auf die waldbauliche Relevanz zu diskutieren (siehe Abschnitt 4.3, S. 332). Ferner wird anhand der Ergebnisse die entwicklungs- und altersbedingte Abnahme der Mortalitätsraten deutlich. Mit zunehmender Etablierungsdauer sinkt die Wahrscheinlichkeit für die einzelne Verjüngungspflanze bereits durch geringe Schwankungen der äußeren Einflüsse abzusterben (SCHUPP 1995).

#### 4.2.4.2 Qualitative Entwicklung

Die Bewertung der Entwicklung von Verjüngungspflanzen basiert, neben den bereits dargestellten Verjüngungsdichten, auf der Einschätzung der Pflanzenentwicklung. Als wesentliche Parameter, die in verjüngungsökologischen Untersuchungen häufig zur Beurteilung der Verjüngungsentwicklung herangezogen werden, gelten das Spross- und Wurzelwachstum, der Wurzelhalsdurchmesser, die Blattentwicklung sowie die Vitalität (AMMER et al. 2004). Diese Wachstumsgrößen werden in entsprechend angelegten Gewächshaus- und Laborversuchen verwendet, aber auch unter Freilandbedingungen angesprochen. Als Ursachen gelten die vergleichsweise einfache empirische Erfassung dieser Größen und die relativ klare Abgrenzung kausaler Zusammenhänge. Diese sind trotz vorhandener Interaktionen zwischen abiotischen und biotischen Einflussfaktoren den entsprechenden Pflanzenreaktionen zuzuordnen.

Nach MOHR & BRENNECKE (2006) wird insbesondere der Pflanzenphysiologie, die sich primär mit diesen Fragestellungen auseinandersetzt ein gewisses Kausalitätsprinzip unterstellt. Dieses Prinzip von „Ursache und Wirkung“ lässt sich jedoch nicht immer problemlos erfassen, da die angesprochenen Beziehungen und Systeme sehr komplex sind. Dabei können einzelne Wachstumsgrößen in unterschiedlicher Weise aufgenommen werden. Ihre Aussagefähigkeit unterscheidet sich je nach Versuchsansatz. Beispielsweise können die unterirdischen Pflanzenorgane (Wurzel) nach Länge, Verzweigung, feinen und groben Bestandteilen oder auch hinsichtlich ihrer Masse bewertet werden. Diese vielfältige Einschätzung gilt gleichermaßen für die oberirdischen Bestandteile eines pflanzlichen Organismus (LYR et al. 1967). Weitere Aspekte, die für die Aussagefähigkeit und Einordnung der ermittelten Wachstumsgrößen von entscheidender Bedeutung sind, beinhalten die Funktionen der Wachstumsgrößen und deren Beziehungen zueinander (NIKLAS 1994). Diese **Beziehungen der Wachstumsgrößen (Allometrien)** eines Organismus wurden bereits im Zusammenhang mit der Entwicklung der Samenbäume aufgegriffen (siehe Abschnitt 4.2.1.1, S. 231). Die Beschreibung der allometrischen Beziehungen soll jedoch für die Entwicklungsstadien der Keimlinge, Sämlinge und Verjüngungspflanzen zusätzlich um die Darstellung von Allokationen erweitert werden. Der Begriff **Allokation** bezeichnet *„die Aufteilung der von einem Organismus aufgenommenen oder synthetisierten Stoffe auf verschiedene Bereiche bzw. Funktionen“* (WAGENITZ 2003). Allokationen sind häufig artspezifisch und darüber hinaus abhängig vom jeweiligen Entwicklungsstadium der Pflanzen und von Umwelteinflüssen (u. a. ERICSSON 1995). Vor diesem theoretischen Hintergrund gilt es nun die ermittelten Ergebnisse für die Verjüngungsstadien von *B. pendula* einzuordnen und zu bewerten. Eine konsequent unabhängige Betrachtung von quantitativen Parametern wie Individuendichten und Konkurrenzmechanismen ist durch die genannten Wechselwirkungen zwischen den Größen kaum realisierbar.

Innerhalb des Keimlingsstadiums von *B. pendula* hat sich gezeigt, dass die Erfassung der **Anzahl vollständig ausgebildeter Blätter** als Weiser für einen entsprechenden Entwicklungszustand herangezogen werden kann. Viele Untersuchungen unter Labor- und Gewächshausbedingungen nutzen die Blattfläche der Verjüngungspflanzen, um den Entwicklungserfolg einschätzen zu können (CRABTREE & BAZZAZ 1993, APHALO & LEHTO 2001, TEGELBERG et al. 2004, APHALO & RIKALA 2006). Dieser Ansatz wurde in der vorliegenden Arbeit für das frühe Entwicklungsstadium Sand-Birke nicht gewählt, weil die Pflanzen zunächst nicht entnommen werden sollten. Insbesondere für das Keimlingsstadium hat es sich als vorteilhaft erwiesen die Blattmasse und die Blattanzahl zu erfassen. Dieses Vorgehen

wurde u. a. auch in Untersuchungen von CATOVSKY & BAZZAZ (2000, *Betula* spp.), GILBERT et al. (2001) sowie HEWITT & KELLMANN (2004, *B. alleghaniensis*) gewählt. Hintergrund bildet in jedem Fall die Funktion der Blätter als Assimilationsorgane. Deren Quantität entscheidet in der ersten Phase der Verjüngungsentwicklung über die Effizienz der Photosyntheseleistung und somit über die Überlebenswahrscheinlichkeit in der gegebenen Umwelt. Die extreme Mortalitätsrate innerhalb des Keimlingsstadiums war bereits Gegenstand des vorhergehenden Diskussionsabschnitts. Den Ergebnissen der bestandesbezogenen Untersuchungen auf den Aufnahmeplots konnte entnommen werden, dass nach einer drei- bis viermonatigen Entwicklungsdauer durchschnittlich drei bis vier Blätter ausgebildet waren. Signifikante Unterschiede ergaben sich zwischen der Bodendeckungsvariante *C. villosa* und den Mineralbodenbereichen. Die Bodendeckungsvarianten Nadelstreu und *D. flexuosa* nahmen eine Zwischenstellung ein. Bestandesbereiche mit *C. villosa* waren gleichzeitig durch einen signifikant höheren Strahlungsgenuss gekennzeichnet, sodass die zahlreichere Entwicklung der Assimilationsorgane eine plausible Folge der Bedingungen an diesen Mikrostandorten darstellt. Innerhalb des Mitscherlich-Gefäßversuchs, der eine relative Freilandstrahlung von 100 % repräsentierte, ergaben sich für einen vergleichbaren Zeitraum (3 - 4 Monate) bereits deutliche Unterschiede in der Blattanzahl (Abschnitt 3.4.3.3.1, S. 148). Besonders geringe Blattanzahlen wiesen jene Sand-Birkenkeimlinge auf, die in Mitscherlich-Gefäßen mit Mineralboden aufwuchsen. Auf den Bodendeckungsvarianten Nadelstreu und *D. flexuosa* verfügten nach 4 Monaten bereits 15 % - 20 % der Keimlinge über mehr als 5 Blätter. Dieser Trend hat sich in der fortlaufenden Entwicklung (20 Wochen nach der Aussaat) noch weiter verstärkt. Eine unmittelbare Steuerung der Blattanzahl durch den Strahlungshaushalt wiesen auch CATOVSKY & BAZZAZ (2000) für verschiedene Arten der Gattung *Betula* spp. nach. Keimlinge, die einer geringeren Strahlungsverfügbarkeit ausgesetzt waren, hatten nach der ersten Vegetationsperiode lediglich 1 bis 2 Blätter ausgebildet. Im Vergleich dazu erreichten die Birkenkeimlinge bei hohem Strahlungszutritt Blattzahlen zwischen 2 und 60 je Pflanze. Auch die Streuung innerhalb der Blattentwicklung stieg somit erheblich an. HEWITT & KELLMANN (2004) stellten in ihren Freilanduntersuchungen an *B. alleghaniensis* nach einer viermonatigen Entwicklung ebenfalls standortspezifische Unterschiede fest. Gelb-Birkenkeimlinge hatten innerhalb des Bestandesgefüges im Mittel 7,5 Blätter ausgebildet. Keimlinge, die an einem Bestandesrand mit erhöhtem Strahlungszutritt lokalisiert waren, wiesen hingegen durchschnittlich 17,5 Blätter auf. Ein weiteres Beispiel stellt der Gewächshausversuch von APHALO & LEHTO (2001) dar, die ebenfalls in Abhängigkeit vom Strahlungsgenuss eine Steigerung der Blattanzahl für Sand-Birkenkeimlinge von durchschnittlich 5 auf

etwa 10 nachweisen konnten. Die Autoren kombinierten ferner die Einflussfaktoren Strahlung und Nährstoffverfügbarkeit miteinander. Sie stellten dadurch eine weitere Steigerung der Blattanzahl fest. Den Ausführungen zu unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten konnte bereits entnommen werden, dass von einer besseren Nährstoffversorgung der Sand-Birkenkeimlinge auf der Nadelstreuvariante im Vergleich zum Mineralboden auszugehen ist (Abschnitt 4.2.3.2, S. 268 und 4.2.3.3, S. 276). In beiden Varianten wirkte ausschließlich die intraspezifische Konkurrenz. Durch die stärkere Aggregation der Sand-Birkenkeimlinge auf der Bodendeckungsvariante mit Mineralboden wirkte sich dies auch auf die erfolgreiche Ausbildung der oberirdischen Assimilationsorgane aus (APHALO & RIKALA 2006). Die geringe oberirdische Wirkung interspezifischer Konkurrenz durch *D. flexuosa* verursachte keine entsprechenden Einschränkungen in der Blattentwicklung. Ausschlaggebend war jedoch die Relation zu anderen Wachstumsgrößen. Eine entsprechende Gegenüberstellung der Ergebnisse unter Bestandesbedingungen bestätigt trotz gleicher Blattanzahl unterschiedlich ausgebildete Wachstumsgrößen (Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser und Wurzellänge) für die Sand-Birkenkeimlinge in der Bodendeckungsvariante *D. flexuosa*. Nach GILBERT et al. (2001) besteht ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen der Blattanzahl im Keimlingsstadium und der Mortalitätswahrscheinlichkeit. Ein gut entwickelter Assimilationsapparat erhöht demnach die Reaktionsfähigkeit gegenüber ungünstigen Umweltbedingungen und führt zu unmittelbaren Konkurrenzvorteilen (VAN HEES & CLERKX 2003). Die anhaltend positive Wirkung der Bodendeckungsvariante Nd, bei uneingeschränktem Strahlungsgenuss, bleibt auch für den weiteren Entwicklungsverlauf der Sand-Birkenverjüngung bestehen. Diese Sand-Birken erwiesen sich im Mitscherlich-Gefäßversuch in quantitativer und qualitativer Hinsicht auch in der weiteren Entwicklung als überlegen. Von besonderem Interesse waren in diesem Zusammenhang die Ergebnisse der Keimlinge und Verjüngungspflanzen auf der Bodendeckungsvariante Mineralboden. Aussagen zur quantitativen Überlegenheit der Sand-Birkenkeimlinge wurden bereits diskutiert, während die geringen Wachstumserfolge der Einzelpflanzen kontinuierlich anhielten. Ohne genaue Aussagen zum Elementgehalt der Mineralbodenvariante treffen zu können, liegen Begründungen für auftretende Wachstumsdepressionen in einer mangelhaften Nährstoffversorgung und schwer zu mobilisierenden Wassergehalten. Zu vergleichbaren Aussagen gelangten TUBBS & OBERG bereits 1966 in ihren Untersuchungen an *B. alleghaniensis*. Sie analysierten die Entwicklung der Gelb-Birke im Keimlingsstadium in Abhängigkeit von den einzelnen Horizonten (Humus-, A-, B- und C-Horizonte) eines Podsol. Die Ergebnisse zeigen eindrucksvoll, dass mit steigendem Mineralbodenanteil ein stetiger Rückgang der ober- und unterirdischen Wuchsleistung einhergeht.

Die Blattmasse ist in den Untersuchungen von TUBBS & OBERG (1966) in stärkerem Maße betroffen als die Spross- und Wurzelmasse der Gelb-Birkenkeimlinge. Folglich erwiesen sich offengelegte Mineralbodenbereiche nicht in jedem Fall als besonders vorteilhaft für Etablierung und Wachstum von *Betula* spp. Eine differenziertere Betrachtung erscheint auch in dieser Hinsicht sinnvoll, da Komplexität und zeitliches Aufeinandertreffen entscheidender Faktoren einen sehr unterschiedlichen Etablierungserfolg bewirken können. Als frühsukzessionale und mehrheitlich schattenintolerante Baumarten verfügen die meisten Vertreter der Gattung *Betula* spp. über ein ausgeprägt rasches Jugendwachstum, das sie befähigt einen entsprechenden Wachstumsvorsprung gegenüber später angesiedelten, aber konkurrenzstärkeren Arten zu realisieren (LEDER 1992, RÖHRIG et al. 2006). Viel ist bereits über das hohe Wuchspotenzial der Birke unter Freiflächenbedingungen geschrieben worden, wodurch ihr Verwendungsschwerpunkt in Europa seit geraumer Zeit in Behandlungskonzepten mit verkürzten Umtriebszeiten (u. a. Vorwaldgefüge, Niederwald, Kurzumtriebsplantagen, Zeitmischungen) angesiedelt ist (z. B. CARLOWITZ 1713, HEGER 1952, LEDER 1992, KUPFERSCHMID-ALBISETTI 2003, JOHANSSON 2007). Deshalb ist es besonders interessant einen Vergleich zwischen der freiflächenbezogenen Entwicklung und dem Wuchspotenzial von Verjüngungspflanzen unter Bestandesbedingungen herzustellen. Zunächst sollen die Betrachtungen mit der **Sprosslängenentwicklung** von Sand-Birkenkeimlingen in den Mitscherlich-Gefäßversuchen und unter Bestandesbedingungen eingeleitet werden. An dieser Stelle sei nochmals darauf verwiesen, dass der Gefäßversuch nur bedingt für einen unmittelbaren Vergleich mit direkten Freiflächenuntersuchungen geeignet ist (siehe auch Abschnitt 4.1.2.2, S. 206). Die Beprobung der Sand-Birkenkeimlinge unter Bestandesbedingungen ergaben mittlere Sprosslängen (Entwicklungsdauer etwa 5 Monate) zwischen 1,0 cm und 2,2 cm. Sand-Birkenkeimlinge in den Mitscherlich-Gefäßversuchen erreichten nach einer Entwicklungsdauer von etwa 6 Monaten im Mittel geringere Sprosslängen zwischen 0,5 cm und 1,6 cm. In der weiteren Entwicklung steigerten die Sand-Birken in den Mitscherlich-Gefäßen ihre Sprosslängen durchschnittlich um 4,8 cm bis 14,1 cm. Als maximal erreichte Sprosslänge für Sand-Birken innerhalb des Gefäßversuchs wurden 52 cm ermittelt. Für die altersabhängigen Sprosslängenmessungen unter Bestandesbedingungen ergaben sich durchschnittliche Werte für 6jährige Verjüngungspflanzen zwischen 35 cm bis 60 cm (max. 120 cm). Auch in der Sprosslängenentwicklung zeigten sich Sand-Birken in der Bodendeckungsvariante *C. villosa* als deutlich überlegen, gefolgt von den Bestandesbereichen mit *D. flexuosa* und Nadelstreuaufgabe. Das Wachstumspotenzial von *B. pendula* kann auf guten Standorten und unter Freiflächenbedingungen die angegebenen Messwerte um ein Vielfaches über-

steigen. Dies sollen die dargestellten Wachstumsfunktionen nach BENGTSOON (1971), LEDER (1992), KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003) und DENISOW & JEGOROW (2005) in Abbildung 85 belegen. Das Wuchspotenzial der Sand-Birke ermöglicht demnach Sprosslängen, die innerhalb der ersten 6 Jahre zwischen 150 cm und 400 cm liegen können. In ihren Modellansätzen unterteilten POPADYUK et al. (1995) die erste Wachstumsdekade von *B. pendula* in zwei separate Intervalle, die in den ersten 5 Jahren einen mittleren jährlichen Höhenzuwachs von 27,3 cm und im Folgeintervall 65,5 cm erwarten lassen. Wenngleich sich die Autoren auf empirische Daten berufen, so finden sich leider keine weiteren Angaben zu den ursprünglichen Rahmenbedingungen der dargestellten Daten.

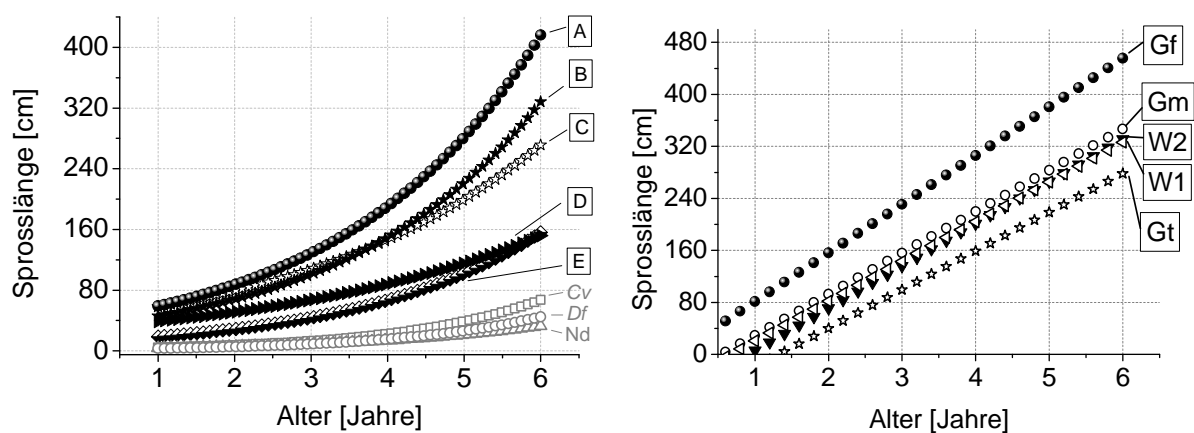


Abb. 85: a) Gegenüberstellung der Sprosslängenentwicklung von Sand-Birken im Tharandter Wald und in den Untersuchungen unter Freiflächenbedingungen von (A) DENISOW & JEGOROW (2005), (B und C) LEDER (1992), (D) BENGTSOON (1971), (E) KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003). Die Parameter der Exponentialfunktion sind im Anhang 2 (S. 383) enthalten. b) Darstellung der Ergebnisse von FIEDLER aus dem Jahr 1962 auf unterschiedlichen Standorten des Erzgebirges (Standortsform: G - Grundgebirgsstandorte, W - wechselfeuchte Standorte).

Ungeachtet der geringen Verjüngungsdichten in Bestandesbereichen des Tharandter Waldes, die durch *C. villosa* dominiert sind, erwiesen sich dort die Umweltbedingungen als vorteilhaft für die oberirdische Entwicklung der Pionierbaumart. Die zunehmende Bedeutung des Strahlungsregimes geht auch aus dem dargestellten Wachstumsverlauf hervor, der eine zunehmend stärkere Differenzierung der Sprosslängenentwicklung in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante offenbart (Abbildung 85). HEWITT & KELLMAN (2004) fanden bereits im Keimlingsstadium von *B. alleghaniensis* einen deutlichen Effekt der Strahlungsverfügbarkeit auf die Sprosslängenentwicklung. Die Wachstumsunterschiede der Gelb-Birkenkeimlinge unter Bestandesbedingungen und in den helleren Bereichen des Bestandesrandes erreichten Werte zwischen 4,5 cm und 7,5 cm. Wesentlich größere strahlungsabhängige Entwicklungsunterschiede erzeugten CATOVSKY & BAZZAZ (2000) an Birkenkeimlingen. Bei einem relativen Strahlungsgenuss < 1,5 % wurde eine Sprosslänge von 1 cm nicht mehr über-

schritten. Mit einer Strahlungsverfügbarkeit von 60 % der Freilandstrahlung steigerten die genannten Autoren die Sprossentwicklung auf einen bis zu 300fachen Wert. Bezogen auf das unterschiedliche Strahlungsregime unter Bestandesbedingungen belegen u. a. Arbeiten von YAMAMOTO (2000), KARLSSON (2001), HUTH (2002) und SEIWA (2007) die deutliche Wachstumssteigerung von Verjüngungspflanzen der Gattung *Betula* spp. in größeren Bestandeslücken oder unter lichtem Altholzschirm. Auch einzelne Arten der Bodenvegetation nehmen unter diesen Bedingungen in ihrer Präsenz (Abundanz und Stetigkeit) deutlich zu. An dieser Schnittstelle sollte das waldbauliche Wissen um eine gezielte Steuerung des Strahlungshaushaltes ansetzen, um eine Verjüngungsoption für Baumarten mit geringer Schattentoleranz offen zu halten. Gleichzeitig sollte die ankommende Bodenvegetation auf ein „verträgliches“ Niveau reduziert bleiben. Tiefergehende Aussagen zu waldbaulichen Handlungsstrategien sind in den Abschnitten 4.3 (S. 332) und 4.4 (S. 336) enthalten.

Ähnliche Aussagen zur Sprossentwicklung unter Konkurrenz von Grasarten formulierte FABER (1982). Der Autor konnte in seinen Untersuchungen an *B. pendula* sowohl für das Keimlings- als auch für das Sämlingsstadium ebenfalls größere Sprosslängen an Individuen feststellen, die in unterschiedlichen Gräsern (Grünlandbrache: u. a. *Agrostis tenuis*, *Agropyron repens*, *Dactylis glomerata*, *D. flexuosa*, *D. caespitosa*) aufgewachsen waren. Als mittlere Sprosslänge von Sand-Birkenkeimlingen gibt FABER (1982) für die „Grasflächen“ Werte von 15,5 cm - 21,04 cm an. Die Keimlinge der „Mineralbodenflächen“ erreichten Sprosslängen zwischen 14,6 cm - 18,6 cm. Dieser Trend setzte sich auch im Folgejahr fort, sodass in der genannten Veröffentlichung die 2jährigen Sand-Birken der „Grasflächen“ eine durchschnittlich 3,5 cm stärkere Höhenentwicklung besaßen als die Individuen der Mineralbodenvariante. KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003) wies hingegen in ihren Untersuchungen auf ursprünglich fichtenbestockten Sukzessionsflächen eine reduzierte Höhenentwicklung für *B. pendula* in Abhängigkeit von der Grasvegetation nach. Im Vergleich dazu wurde für die Bereiche mit Mineralboden und Bewuchs durch *Oxalis spec.* von einer weitaus besseren Sprosslängenentwicklung der Sand-Birkenverjüngung ausgegangen.

Neben der oberirdisch erkennbaren Reaktion von Jungpflanzen stellt sich ebenfalls ein umweltbedingtes Wachstum der **unterirdischen Pflanzenorgane (Wurzel)** ein. Dies bleibt häufiger unberücksichtigt, weil sich hier die empirische Datenerhebung wesentlich schwieriger gestaltet. Spross-Wurzelrelationen (Masse oder Länge) stellen eine Bezugsgröße dar, die über das Verhältnis der Wachstumsgrößen zueinander Aussagen zu standörtlichen Gegebenheiten und zum Wuchspotenzial der Verjüngungspflanzen zulassen (LYR et al. 1967, AMMER et al. 2004). Die Beprobung der Wurzelentwicklung unter Bestandesbedingungen konnte nur



für das Keimlingsstadium realisiert werden. Unter diesen Bedingungen bildeten Sand-Birkenkeimlinge insbesondere in der Bodendeckungsvariante *D. flexuosa* signifikant geringere Wurzellängen aus. Ein Einfluss, der sich im Rahmen des Mitscherlich-Gefäßversuchs sowohl für das Keimlings- als auch für das Sämlingsstadium der Sand-Birken nachweisen ließ. Außerdem war das Wurzelwachstum auch in der Bodendeckungsvariante *C. villosa* in geringerem Maße vorangeschritten als auf der Bodendeckungsvariante mit Nd. Beispielsweise hatten einzelne Sand-Birkenkeimlinge der Variante mit Nadelstreu bereits Hauptwurzellängen von > 40 cm erreicht. Damit werden die bereits dargestellten Sprosslängen um ein Vielfaches übertroffen. Die eingeschränkte Wurzelentwicklung unter dem Einfluss der beiden Grasarten war insgesamt auffällig. Um jedoch einen Vergleich mit anderen Untersuchungen ziehen zu können, werden in der weiteren Diskussion vor allem die Relationen und relativen Anteile der Pflanzenbestandteile aufgegriffen. Artspezifische Verschiebungen im Spross-Wurzelverhältnis  $\left[\frac{s}{w}\right]$  von Jungpflanzen lassen nach LYR et al. (1967) auf die unterschiedliche Wirkung von Umweltbedingungen schließen. Weitere Autoren (MARQUIS 1966, CRABTREE & BAZZAZ 1993, ERICSSON 1995, CATOVSKY & BAZZAZ 1999, VAN HEES & CLERKX 2003), die sich in gezielten Versuchen mit Teilaspekten des Ursache-Wirkungsgefüges von Verjüngungspflanzen der Gattung *Betula* spp. auseinandergesetzt haben, formulieren folgende Kernaussagen, die mit den eigenen Ergebnissen verglichen werden sollen:

- Die Strahlungsverfügbarkeit steuert u. a. das Verhältnis von Spross und Wurzel. Erhöhte Strahlungsverfügbarkeit fördert die Entwicklung des Wurzelwachstums überproportional im Vergleich zum Sprosswachstum. Umgekehrt führt eine starke Beschattung zu einer deutlichen Reduktion des Wurzelwachstums im Vergleich zur oberirdischen Sprossentwicklung.  $\boxed{\uparrow \left[\frac{s}{w}\right] \leq 1}$
- Eine besonders ungünstige Wasserverfügbarkeit im Boden (Substrat) führt zu einer gesteigerten Wurzel Ausbildung und verursacht eine erhöhte Erschließung des Wurzelraumes.  $\boxed{\downarrow \left[\frac{s}{w}\right] \leq 1}$
- Eine gute bis sehr gute Nährstoffverfügbarkeit verbessert das Pflanzenwachstum insgesamt, steigert jedoch das Sprosswachstum in besonderem Maße.  $\boxed{\uparrow \left[\frac{s}{w}\right] > 1}$

Vorab sei hinsichtlich der Vergleichbarkeit von Allokationswerten einer Baumart oder Gattung auf die folgende Aussage von KRAMER & KOZLOWSKI (1979; S.590) verwiesen: “Nevertheless, plants of various species have characteristic root-shoot ratios, indicating a rather constant ratio between annual increments of roots and stems. [...] Unfortunately, the most efficient root-shoot ratio often is disturbed by unfavorable environmental factors or

*cultural treatments*“. Vor diesem Hintergrund erscheint der Versuch berechtigt bestimmte Allokationsmuster vergleichen zu können, wenngleich diese stets durch komplexe Einflussfaktoren (Strahlung, Feuchte, Nährstoffverfügbarkeit, Individuendichte, Konkurrenz etc.) geprägt sind.

Über alle Bodendeckungsvarianten hinweg ergab sich folgende Reihung für die relativen Anteile (Gesamttrockenmasse = Wurzelmasse, Blattmasse, Sprossmasse) der Pflanzenbestandteile eines durchschnittlichen Sand-Birkenkeimlings im Mitscherlich-Gefäßversuch: **WM 55 % > BM 32 % > SM 13 %**. Insgesamt wies demzufolge die Wurzelmasse den größten Anteil an der Gesamtkeimlingsmasse auf. Dies lässt sich auch über die Analysevariablen nachvollziehen (Abschnitt 3.4.3.3.4, S. 154). Für die etwa 2,5 Jahre alte Sand-Birkenverjüngung, die im Jahr 2006 aus dem Mitscherlich-Gefäßversuch entnommen und vermessen wurde, konnte zunächst keine Veränderung in der Reihenfolge der genannten Größen festgestellt werden. Trotzdem war eine Verschiebung der Trockenmassenanteile zu Gunsten der Sprossmasse (SM) zu beobachten: **WM 43 % > BM 30 % > SM 27 %**, die sich hauptsächlich durch die Reduktion der Wurzelmasse erklären lässt. Die hohen Wurzelmassenanteile an der Gesamtmasse von Verjüngungspflanzen sind auch in den Untersuchungen von WEIH (2000) zu finden. Die Wurzelbildung wurde hier durch erhöhte Stickstoffgaben und ein entsprechendes Temperaturregime gesteuert. Unter Berücksichtigung der Bodendeckungsvariante (Abbildung 86) zeichneten sich trotzdem unterschiedliche Allokationsmuster in der Biomasse von Verjüngungspflanzen ab. Auffällig ist zunächst die Übereinstimmung der Allokationen im Keimlingsstadium, wenn eine Unterteilung in die Kategorien ohne und mit konkurrierender Grasvegetation (*Cv* und *Df*) vorgenommen wird. Der Wurzelmassenanteil lag für Sand-Birkenkeimlinge ohne Konkurrenzvegetation etwa doppelt so hoch wie die Blattmasse (**WM = 2·BM**). Im Vergleich dazu fielen die Anteile von Blattmasse und Wurzelmasse der Sand-Birkenkeimlinge in den BV mit Grasvegetation etwa gleich aus (**BM = WM**). Darüber hinaus lag die Sprossmasse dieser Sand-Birkenkeimlinge wesentlich höher als auf den Varianten ohne interspezifische Konkurrenz. Folgt man den oben angeführten Aussagen zur Allokation, dann ergibt sich als Rückschluss für alle Bodendeckungsvarianten eine ausreichende Strahlungsverfügbarkeit, die aus den Bedingungen des Gefäßversuchs resultiert (LYR et al. 1967, MARQUIS 1966). Dennoch reduziert die oberirdische Konkurrenz der Grasarten *C. villosa* und *D. flexuosa* diese Strahlungsmenge, wenn die Keimlinge erst wenige Wochen alt sind. Folge ist eine verringerte Wurzelmasse im Verhältnis zur Blatt- und Sprossmasse. Dieser Zusammenhang wurde bereits von KRAMER & KOZLOWSKI (1979) beschrieben. Alle 2,5jährigen Verjüngungspflanzen

zeigten eine deutliche Reduktion der Wurzelmasse zu Gunsten der Sprossmasse. Somit hat der Sprossmassenanteil an der Gesamt-pflanzenmasse für alle Sand-Birken der unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten einen nahezu identischen Wert angenommen.

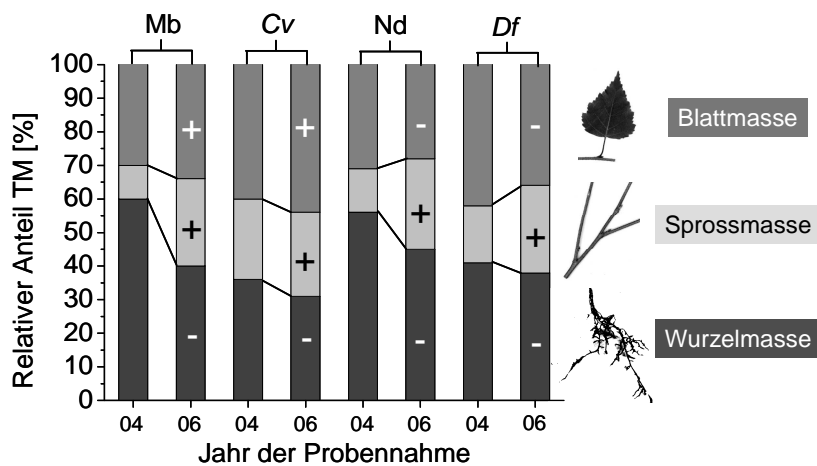


Abb. 86: Gegenüberstellung der Relationen von Trockenmassenanteilen für Blätter, Sprosse und Wurzeln der Sand-Birken in den Untersuchungsjahren 2004 und 2006.

Ob dieser vergleichsweise kurze Entwicklungszeitraum bereits als repräsentativ für die altersabhängige Verlagerung der Biomasseproduktion einer Pflanze in die oberirdischen Pflanzenbestandteile (Blatt- und Sprossmasse) angesehen werden kann, bleibt an dieser Stelle unbeantwortet (KRAMER & KOZLOWSKI 1979). Aus den Untersuchungen von JOHANSSON (2007), der 12jährige Sand- und Moor-Birken vollständig beprobt hat, sind die folgenden Anteils- werte der Trockenmassen überliefert: Stamm- und Stammfuß 63 - 70 %, Blätter 5 - 7 %, Äste 10 - 15 % und Wurzeln 8 - 10 %. Für die reine Mineralbodenvariante beprobter Gelb- Birkenkeimlinge erhielten TUBBS & OBERG (1966) Anteile von 42,8 % Blattmasse und je 28,6 % für Spross- und Wurzelmasse, d. h. vergleichsweise hohe Blattmassenanteile. Besonders interessant ist in diesem Zusammenhang der Blick auf die eigenen Untersuchungsergebnisse und die anhaltend hohe Blattmasse für Sand-Birken auf der Bodendeckungsvariante *C. villosa*. Blatt- und Wurzelmassen der Verjüngungspflanzen auf *D. flexuosa* nehmen weiterhin etwa gleiche Anteile ein. Als Ursache für die hohen Wurzelmassenanteile für Sand-Birken- keimlinge der Mineralbodenvariante wurde bereits die geringe Nährstoffausstattung ange- führt. Aber auch das geringe Porenvolumen des bindigen Substrats und die daraus resultierend erschwerte Verfügbarkeit des Bodenwassers in der Mineralbodenvariante könnten Gründe für höhere Wurzelmassenanteile dieser Sand-Birkenkeimlinge sein. Diese Entwicklung konnte bereits von HOULE (1965) und TUBBS & OBERG (1966) für *B. alleghaniensis* sehr detailliert nachvollzogen werden. Die Vorteile der Humusauflagen für die Entwicklung der Ver- jüngerungspflanzen, wenn keine Einschränkungen in der Strahlungsverfügbarkeit vorliegen,

werden in diesen Veröffentlichungen explizit betont. Eine weitere Ursache für die geringe Sprossentwicklung (Länge und Masse) der Sand-Birkenkeimlinge auf Mineralboden, die aus den Betrachtungen nicht ausgeschlossen werden kann, geht aus Abbildung 76 (S. 186) hervor. Nach Gegenüberstellung der Mehrfachspresse und -verzweigungen von Hauptwurzeln besaßen insbesondere Sand-Birkensämlinge (Jahr 2005) der Mineralbodenvariante mehr als einen Hauptspross. Es war zu beobachten, dass bereits im Jahr 2004 durch die jahreszeiten-spezifischen Temperaturextreme, die sich auf der besonders ungeschützten Mineralboden-variante stärker auswirken konnten, verhältnismäßig viele Keimlinge einen Verlust des Hauptsprosses oder der Terminalknospe aufwiesen. Aufgrund des vergleichsweise späten Auflaufens der Keimlinge auf Mineralboden (siehe Abbildung 57, S. 148), der langsameren Entwicklung und verzögerten Verholzung des Sprosses konnten Temperaturextreme eine stärkere Wirkung entfalten. Weit in ihrer Entwicklung fortgeschrittene Verjüngungspflanzen der anderen Bodendeckungsvarianten waren diesen Witterungsextremen gegenüber weniger anfällig (LUORANEN et al. 2004, SOLFJELD & JOHNSEN 2006). Die gute Regenerationsfähigkeit der Birkenarten ist allseits bekannt und führte somit zu einer vervielfachten Hauptsprossbildung, die sich insbesondere 2005, aber auch noch im Jahr 2006 nachvollziehen lässt (BENGTSSON 1971, LEDER 1992). Insgesamt verursachten diese äußeren Einflüsse auf der Mineralbodenvariante auch eine deutliche Reduktion der Sprossmassen für Sand-Birkenkeimlinge im Jahr 2004. Mit großer Sicherheit hat sich dies auch auf die entsprechenden Angaben zur Blatt- und Sprossmasse niedergeschlagen.

Abschließend bleibt dennoch zu prüfen, welche Sand-Birken der einzelnen Entwicklungsstadien sich in ihrem **absoluten Wachstum** unter Berücksichtigung der Bodendeckungsvarianten und der dort vorherrschenden Umwelteinflüsse als besonders wüchsig erwiesen haben. Ausgehend von den allgemeinen **Wachstumsallometrien** konnten statistisch hoch signifikante Zusammenhänge zwischen den einzelnen Wachstumsgrößen mithilfe der Analysevariablen dokumentiert werden (siehe Abschnitte 3.4.3.3.4, S. 154 und 3.5.2.3.4, S. 188). Untersuchungen von CRABTREE & BAZZAZ (1993), APHALO & LETHO (2001) und SEIWA (2007) bestätigten diese Zusammenhänge für *Betula* spp. Insgesamt haben sich dennoch deutliche Unterschiede in der Wuchsleistung herausgebildet, die für den Mitscherlich-Gefäßversuch und die Untersuchungen unter Bestandesbedingungen gelten. Mit durchschnittlich 28 mg Trockenmasse lag die Keimlingsentwicklung der Sand-Birken im Jahr 2004 in den Mitscherlich-Gefäßen erheblich unter den Angaben, die aus anderen Untersuchungen zu entnehmen sind. Eine Ausnahme bilden die Ergebnisse von HARTIG & LEMKE (2002). Zweijährige Verjüngungspflanzen erreichten auf Nadelstreu mittlere Sprossmassen von 460 mg

und Wurzelmassen von 975 mg. Im Vergleich dazu lag die Trockenmasse der Sand-Birken auf Mineralboden auch nach 2jähriger Entwicklungsdauer bei einem Wert von nur 90 mg. Die Autoren wiesen außerdem deutlich verringerte Wurzelmassen für *B. pendula* auf den Grasvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* nach. In den Untersuchungen von CRABTREE & BAZZAZ (1993) erreichten die vier untersuchten Birkenarten unter Gewächshausbedingungen bereits in der ersten Vegetationsperiode eine Gesamttrockenmasse zwischen 464 mg und 1.101 mg mit zusätzlichen Düngegaben. Gleiches gilt für die Ergebnisse von TEGELBERG et al. (2004), deren Sand-Birkenkeimlinge etwa 250 mg bis 278 mg Trockenmasse produzierten. In den ebenfalls kontrollierten Versuchsansätzen von APHALO & LETHO (2001) besaßen die Sand-Birkenkeimlinge mittlere Trockenmassen zwischen 88 mg und 546 mg. Auch in diesem Versuch wurde das Wachstum der Pflanzen über verschiedene Strahlungs- und Stickstoffgaben gesteuert. Werte dieser Größenordnung wurden von den Verjüngungspflanzen in der eigenen Versuchsanlage erst im zweiten Jahr (2005: 265 mg und 2006: 921 mg) erreicht, da weder zusätzliche Düngegaben noch besondere Feuchte- oder Temperaturbehandlungen angesetzt wurden. Die Unterschiede in der Biomasseproduktion zwischen Keimlingen und Sämlingen in den einzelnen Bodendeckungsvarianten bestätigen eindrucksvoll die Überlegenheit der Pflanzen auf der Nadelstreuvariante. Dieser Wachstumsvorsprung im Mitscherlich-Gefäßversuch war in allen drei Auswertungszeiträumen vorhanden, obwohl die Verjüngungsdichte ebenfalls hohe Werte erreichte, die mit jenen auf Mineralboden vergleichbar waren. Als Ursachen dieser Entwicklungsvorteile auf der Bodendeckungsvariante mit Nadelstreu sind die guten bodenphysikalischen Eigenschaften wie Durchwurzelbarkeit, Porenvolumen und Wasserhaltefähigkeit der Humushorizonte zu nennen (HOYLE 1965, TUBBS & OBERG 1966), aber auch die Nährstofffreisetzung durch Mineralisation. Letzteres wird durch die unmittelbare Wirkung von Sonneneinstrahlung, Temperatur und Niederschlag zusätzlich begünstigt (siehe auch Abschnitt 4.2.3.2, S. 268). Besonders anschaulich werden diese Effekte an den Verjüngungspflanzen der BV mit Nadelstreu. Mit zunehmender Entwicklung der Verjüngungspflanzen unterscheidet sich dieses Bild besonders stark auf den Bestandesbereichen mit Nadelstreu. Als guter Weiser gilt in diesem Zusammenhang der Wurzelhalsdurchmesser der Verjüngungspflanzen (AMMER et al. 2004). Das „sekundäre Dickenwachstum“ von Verjüngungspflanzen wird bei auftretenden Versorgungsengpässen (Strahlung, Wasser, Nährstoffe) bekanntlich schneller eingestellt als andere Wuchsleistungen. Kennzeichen dafür ist auch eine ungünstige Stufigkeit (Sprosslänge zu Wurzelhalsdurchmesser - SWHD) der Verjüngungspflanzen. Aus den Analysevariablen zum Keimlingsstadium in den Mitscherlich-Gefäßen geht hervor, dass Sand-Birkenkeimlinge mit SWHD

21,3 einen geringen Wert für die Stufigkeit aufweisen. Im Vergleich dazu fällt dieser Wert für Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvariante *C. villosa* mit 53,7 mehr als doppelt so hoch aus. Dies lässt auf einen vergleichsweise geringen WHD-Wert schließen. Dieser Zustand verändert sich auf allen Bodendeckungsvarianten des Mitscherlich-Gefäßversuchs mit zunehmender Entwicklung der Verjüngung. Die SWHD-Werte nehmen im Jahr 2006 alle einen Wert von etwa 40 bis 50 an. Die bestandesbezogenen Aufnahmen belegen für alle Verjüngungspflanzen, unabhängig von der Bodendeckungsvariante eine altersabhängige Steigerung der Stufigkeit auf Werte zwischen 120 - 133. Eine überproportionale Förderung des Sprosswachstums ist somit nachvollziehbar. Nach Angaben von LÜPKE (1991) und WAGNER & RÖKER (2000) sind diese Werte für Jungwüchse von Laubbaumarten als vergleichsweise normal einzuschätzen. Dennoch sei auf die vorgefundene kontinuierliche Steigerung der Werte verwiesen, die jedoch unter Bestandesbedingungen keine auffälligen Verschiebungen durch den Einfluss der Bodendeckungsvarianten und ihrer Umwelt erkennen lassen. Der unmittelbare Vergleich von 2jährigen Sand-Birken im Mitscherlich-Gefäßversuch und unter Bestandesbedingungen belegt doppelt so hohe WHD-Werte für Pflanzen auf *C. villosa* und Nadelstreu unter freiflächenähnlichen Bedingungen. Zweijährige Sand-Birken auf *D. flexuosa* haben sogar ein dreimal höheres WHD-Wachstum gezeigt als unter Bestandesbedingungen. Die freiflächenähnlichen Bedingungen des Gefäßversuchs haben sich positiv auf die Durchmesserentwicklung der Verjüngungspflanzen ausgewirkt.

Abschließend soll auf die **relative Wachstumsrate** (RGR) eingegangen werden, um das Wuchspotenzial der Sand-Birken unter den gegebenen Bedingungen einschätzen zu können. Die Bedeutung der relativen Wachstumsrate wird von SEIWA (2007) in folgende Worte gefasst: “*Seedling relative growth rate (RGR) is a key variable reflecting shade tolerance, successional status, and the regeneration niche of plants in their natural habitats [...]*“. Den bestandesbezogenen Ergebnissen ist ein kontinuierlicher Rückgang im relativen Sprosslängenzuwachs von *B. pendula* mit fortschreitendem Alter zu entnehmen. Erstaunlich ist in diesem Zusammenhang der nahezu identische Verlauf der relativen Wachstumsgröße auf allen Bodendeckungsvarianten. Die Bedeutung dieses Zuwachsverlaufs für eine Baumart, die als ausgesprochene Pionierbaumart gilt und daher ein ausgeprägtes Höhenwachstum in der Jugendphase realisieren muss, um konkurrenzfähig zu bleiben, kann nur als existenziell bezeichnet werden (FIEDLER 1962, LEDER 1992). Mit dem Einsetzen der Höhenkulmination von *B. pendula* muss je nach standörtlichen Gegebenheiten bereits in einem Alter von 8 bis 10 Jahren gerechnet werden (FIEDLER 1962). Das waldbauliche Zeitfenster einer möglichen und effizienten Konkurrenzsteuerung ist demnach vergleichsweise kurz (RÖHRIG et al. 2006).

Trotzdem die Strahlungsverfügbarkeit in Bestandesbereichen mit *C. villosa* nachweislich höher war, wirkte sich dies nicht nachhaltig auf das Zuwachspotenzial aus. Ausgeprägte Stagnationen in der Sprossentwicklung sind gleichermaßen von KARLSSON et al. (2005) für zweijährige Pflanzen durch den Einfluss eines Fichten- und Kieferschirmes belegt worden. Gleichzeitig ist ein erneuter Anstieg der Mortalitätsrate zu erwarten. SEIWA (2007) wies in seinen Verjüngungsuntersuchungen an *B. platyphylla* var. *japonica* in unterschiedlichen Bestandeslücken einen entsprechenden Zusammenhang zwischen relativer Wachstumsrate, Strahlungsverfügbarkeit und Mortalitätsrate nach. Zu ähnlichen Erkenntnissen gelangte WAGNER (1999) auf die Baumarten Esche und Buche bezogen.

#### 4.2.4.3 Bedeutung der Konkurrenz

Die methodischen Ausführungen und die dichte- bzw. wachstumsabhängigen Darstellungen haben bereits einen kurzen Überblick zur Vielfalt und Aussagefähigkeit einzelner Konkurrenzaspekte mit explizit verjüngungsökologischem Hintergrund gegeben. Auf dieser Grundlage sollen nun die vorliegenden Ergebnisse zur Konkurrenzsituation von *B. pendula* einer genaueren Betrachtung und Bewertung unterzogen werden. Zunächst stellt sich wiederum die Frage, ob eine Analyse der Konkurrenzsituationen die Trennung einzelner Entwicklungsstadien erfordert. Eine treffende Antwort geben u. a. WATKINSON et al. (1983) und OWENS & NORTON (1989), die den Mangel an entsprechenden Untersuchungen zum Keimlings- und Sämlingsstadium hervorheben. Mit der Verschiebung von Einflussfaktoren, Wachstumsallokationen, zeitlichen und räumlichen Dimensionen gehen auch veränderte Konkurrenzsituationen einher (HARPER 1977).

#### Intraspezifische Konkurrenz

In die Bewertung von Konkurrenzsituationen fließen bereits dargestellte Komponenten wie Wachstumsparameter, Angaben zur Individuendichte und daraus resultierende Aussagen zur räumlichen Verteilung der Keimlinge und Sämlinge ein (WEINER et al. 2001). Zusätzlich besteht durch den Vergleich der Entwicklungsstadien die Möglichkeit zur Einbeziehung der zeitlichen Dynamik. Wie die Ergebnisse zur intraspezifischen Konkurrenz innerhalb des Keimlingsstadiums von *B. pendula* erkennen lassen, ergeben sich sowohl deutliche Unterschiede in Abhängigkeit von der jeweiligen Bodendeckungsvariante als auch in der Aussagefähigkeit angewandter Konkurrenzmaße. Angesichts der anfänglich besonders hohen Keimlingsdichten auf der Bodendeckungsvariante Mineralboden erscheint es plausibel, dass sowohl die mittlere Entfernung zum nächsten Keimling (nn in cm) als auch die berechneten

Standflächen (Polygone) im Vergleich zu den Sand-Birken auf Nadelstreuaufgabe signifikant geringer ausfallen (SHUGART et al. 1992, KARLSSON 2001). Ein Gegenüberstellung der Keimlingsdichten, die insbesondere auf Mineralboden extreme Werte (etwa 10.000 bis 20.000 Keimlinge/m<sup>2</sup>) erreichten, mit den Sämlingsdichten der nachfolgenden Aufnahmezeitpunkte bestätigt diese Entwicklung (siehe Abschnitt 4.2.4.1, S. 284).

Die begrenzte Verfügbarkeit an Stand- und Wuchsraum gilt auch nach SILVERTOWN & DOUST (1993) in frühen Entwicklungsstadien als primäre Ressource, deren Folge ein eingeschränktes Wachstum ist. Hierin besteht ein Hauptunterschied zwischen den Freilandbedingungen des Mitscherlich-Gefäßversuchs und den Konkurrenzbedingungen innerhalb des Bestandesgefüges (RICARD et al. 2003). Unter Bestandesbedingungen baut der „Wettbewerb“ um verfügbare Strahlung den größten Konkurrenzdruck zwischen den Pflanzen der bodennahen Bestandesschichten, zu denen auch Keimlinge und Sämlinge von *B. pendula* zählen, auf (AMMER 1996, MAY & MCLEAN 2007). Eine dichteabhängige Wuchsraumknappheit ist für die Sand-Birkennaturverjüngung unter dem Altbestandseinfluss von *P. abies* anhand der gewonnenen Ergebnisse nicht zu erwarten. Im Bestandesgefüge dominieren andere Konkurrenzaspekte, z. B. die Altbaumkonkurrenz und interspezifische Konkurrenzmechanismen der Bodendeckungsvarianten. Innerhalb eines Mitscherlich-Gefäßes mit Mineralboden oder Nadelstreu verfügten hingegen alle Individuen (Kohorte) über eine vergleichbare ökologische Amplitude und präferierten somit ein identisches Ressourcenspektrum. Der Begriff Kohorte umschreibt in Anlehnung an OLDEMANN (1990) alle gleichaltrigen Individuen einer Art, die in einem Ökosystem lokalisiert sind. Übertragen auf das Nischenkonzept von HUTCHINSON (1978), das auf einer Gegenüberstellung von zwei oder mehreren Arten beruht, stellt intraspezifische Konkurrenz folglich eine nahezu hundertprozentige Überlappung der fundamentalen Nische (*“fundamental niche“*) dar. Daraus leitet sich auf Grundlage kleinräumig verfügbarer Ressourcen eine extreme Wirkung intraspezifischer Konkurrenzmechanismen ab. Die hohen Keimlingsdichten unter Freiflächenbedingungen auf den BV Mineralboden und Nadelstreuaufgabe führten durch die enorme Standraumkonkurrenz außerdem zu einer erhöhten Mortalitätsrate. Diese schlägt sich unter Berücksichtigung der zeitlichen Dynamik in einer Reduktion der Individuendichten nieder (BEGON et al. 1996). Dieser Ausdünnungsprozess beruht in erster Linie auf der Erweiterung der Standraumansprüche in einem begrenzten Raum, die mit dem Wachstumsprozess von Pflanzen verbunden sind (YODA et al. 1963, WATKINSON 1980, WEINER 1984, KIKUZAWA 1988). Abbildung 88 (siehe Abschnitt 4.1.7, rechte Darstellung, S. 228) enthält eine stark vereinfachte Darstellung möglicher Konkurrenzsituationen, die innerhalb eines definierten Betrachtungszeitraumes zum Ab-



sterben einzelner Individuen führen. Diese absterbenden Individuen verfügten nicht über einen ausreichenden räumlichen Einflussbereich, der eine stagnierende oder verringerte Wachstumsreaktion benachbarter Sand-Birken hervorgerufen hätte. Nach SILVERTOWN & CHARLESWORTH (2001, S.93) kann dieser räumliche Interaktionsbereich als *”the area over which a plant is able to influence or be influenced by others [...]”* beschrieben werden. Ausführungen zur intraspezifischen Konkurrenz sind demnach stets mit den Begriffen Individuendichte oder Anzahl der Pflanzen pro Flächeneinheit verknüpft. Außerdem sind verjüngungsökologische Untersuchungen an Fragen der räumlichen Verteilung, vertikale Hierarchien und artspezifische Reaktionen der Keimlinge und Sämlinge gebunden. Dies gilt in besonderem Maße für die Verjüngungsphase, da existenzielle Prozesse und Veränderungen in sehr kurzen Zeiteinheiten ablaufen (HARPER 1977). Gegenüber der prozessorientierten Beschreibung intraspezifischer Konkurrenz stellt die Arbeit mit dem Gesetz konstanter Erträge (*“Constant Yield Law“*) eine Momentaufnahme dar, die keine Prozessbeschreibung umfasst, sondern Konkurrenz-Dichteeffekte (*Competition-Density effect, C-D effect*, FIRBANK & WATKINSON 1990) abbildet (SHINOZAKI & KIRA 1956, SHINOZAKI & KIRA 1961).

Der unmittelbare Zusammenhang zwischen Dichte [ $\text{cm}^2$ ] und mittlerer Standfläche einer einzelnen Sand-Birke ließ sich sowohl für die unterschiedlichen Entwicklungsstadien als auch variantenübergreifend durch **Tessellationsmodelle** nachweisen (Abschnitte 3.4.3.4.1, S. 156, 3.5.2.4.1, S. 191). BROWN (1965) definierte die dargestellte Polygonfläche der Einzelpflanze im ökologischen Sinne als jene Fläche, die potentiell verfügbar ist für die erfolgreiche Nutzung von Wasser, Nährstoffen und Strahlung. Der ermittelte Zusammenhang zwischen Pflanzendichte und mittlerer Standfläche entspricht den Ausführungen von HARPER (1977) und BERGER et al. (2008). Ein Vergleich der Entwicklungsstadien zeigt, dass sich dieser unmittelbare Zusammenhang mit zunehmendem Wachstum der Sand-Birken auf beiden Bodendeckungsvarianten etwas verringert. Gleichzeitig stieg im Entwicklungsverlauf die mittlere Standfläche an. Eine Fragestellung, die sich aus dieser Entwicklung ableitet, umfasst die gleichzeitige Veränderung der Keimlings- und Sämlingsanordnung in den Mitscherlich-Gefäßen. Die nachfolgende Diskussion der Ergebnisse soll jedoch verdeutlichen, dass Angaben zur mittleren Standfläche der Pflanzen in einem begrenzten Raum nicht zwangsläufig Aussagen über die Verteilung der Pflanzen zulassen (HÜHN & LANGNER 1999, MUCINA et al. 2000).

Daher bildet die Gegenüberstellung der Individuendichte zum relativen Variationskoeffizienten der Standflächengröße (siehe Abschnitt 3.4.3.4.1 und 3.5.2.4.1) einen ersten Anhaltspunkt zur Einschätzung der räumlichen Verteilung (HUTCHINGS & DISCOMBE 1986, MERCIER

& BAUJARD 1997, HÜHN 2003). Insgesamt verstärkte sich der positive lineare Zusammenhang zwischen Pflanzendichte und Variation der Standräume auf beiden Bodendeckungsvarianten (Mb und Nd) mit fortschreitender Entwicklung. Besonders dicht besiedelte Mitscherlich-Gefäße verfügten über eine höhere Standraumvariabilität. Dies führt zunächst zur Annahme einer stärker geklumpten oder unregelmäßigeren Verteilung. Der Nachweis einer dichteabhängigen Standraumverteilung ist nach kontinuierlich fortschreitender Dichtereduktion (Keimling  $\rightarrow$  Sämling) über die Verringerung der Standflächenvariation (V%) erbracht. Auf beiden Bodendeckungsvarianten war dieser Effekt nachvollziehbar. Im Einzelfall gilt es jedoch auch den theoretischen Hintergrund des Schutzstellenkonzepts zu prüfen (HARPER 1977, SCHUPP 1995). Mit Blick auf das Keimlingsstadium von *B. pendula* ist der vergleichsweise späte Nachweis eines Zusammenhangs zwischen Keimlingsdichte und Standflächenvariation für die Variante Mineralboden auffällig. Erst im September des Jahres 2004 tritt nachweislich eine dichteabhängige Standflächenvariation ein. Die zeitliche Verzögerung ist einerseits mit den sehr hohen Keimlingsdichten auf der Mineralbodenvariante zu begründen (HARPER 1977), steht andererseits mit der großen Oberflächenhomogenität des Substrats in Beziehung. Auf der kleinsten räumlichen Ebene verjüngungsökologischer Betrachtungseinheiten - der Schutzstelle ("safe site") - können für den Vergleich der Oberflächenbeschaffenheit von Mineralboden und Nadelstreu die Ausführungen von WITTICH (1952) und HARPER et al. (1965) einbezogen werden. Eine größere Variabilität in der Schutzstellenverfügbarkeit eines Mitscherlich-Gefäßes mit Nadelstreuauflage geht nach Ansicht dieser Autoren auf die erhebliche Heterogenität in der Lagerung der Nadelstreu (Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit) sowie oberflächenabhängige Benetzungswiderstände zurück. Diese resultieren aus einem unterschiedlichen Zersetzungsfortschritt der einzelnen Fichtennadeln. Darüber hinaus kann aufgrund der geringen Diasporengröße von einer aggregierten Ablagerung in Zwischenräumen der Nadelstreuauflage ausgegangen werden. Durch auftreffende Niederschläge verstärkt sich zusätzlich das „Einspülen“ der Diasporen in vorhandene Hohlräume (HARPER et al. 1965). Dieser vertikale Verlagerungsprozess folgt den Erkenntnissen aus Arbeiten von SHELDON (1974) und SULLIVAN & ELLISON (2006). Über die Einbeziehung des **Aggregationsindex nach CLARK & EVANS** (1954) erlangen die Aussagen zur Verteilung der Keimlinge und Sämlinge jedoch nur zum Teil eine Bestätigung. Die Notwendigkeit zur Betrachtung einzelner Entwicklungsstadien wird anhand dieser Ergebnisse besonders deutlich. Sand-Birkenkeimlinge wiesen mit einem Aggregationswert von  $R \approx 0,9$  für beide Bodendeckungsvarianten (Mb und Nd) einen Trend zur geklumpten Verteilung auf. Nur die Angabe der Standardabweichung bestätigt eine größere Heterogenität in den gefäß-

spezifischen Verteilungsmustern der Bodendeckungsvariante Nadelstreu. Dichteabhängige Effekte auf die Verteilung und die Wachstumsparameter können für das Keimlingsstadium auf diesem Wege nur bedingt nachgewiesen werden. Folgt man den Ausführungen von HARTGERINK & BAZZAZ (1984), PACALA & SILANDER (1987) und IBANEZ & SCHUPP (2001), dann liegt die Hauptbegründung der räumlichen Verteilung von Keimlingen in der Verteilung geeigneter Schutzstellen. Diese entscheiden über eine erfolgreiche Keimung ebenso wie über das Überleben jener Keimlinge, die durch besonders günstige Bedingungen einen Vitalitäts- und Entwicklungsvorsprung gegenüber den nächsten Konkurrenten erlangt haben. Erst im Sämlingsstadium und im Verlauf der weiteren Verjüngungsentwicklung wird deutlich, welche Faktoren auf den unterschiedlichen Bodendeckungsvarianten einen entscheidenden Einfluss auf die räumliche Präsenz der Sand-Birken ausüben. Den Ergebnissen der Wachstumsparameter konnte der eindeutige Wuchsvorsprung von Sand-Birken auf Nadelstreuauflage gegenüber der Mineralbodenvariante entnommen werden. Verknüpft man diese Erkenntnisse mit der Entwicklung des Aggregationsindex in den Untersuchungsjahren 2005 und 2006, dann ergeben sich zwei wesentliche Interpretationsansätze. Diese betreffen Unterschiede einer **zeitlich gestaffelten Konkurrenzintensität** und daraus resultierende **Wirkungen des Konkurrenz-Dichteeffekts** auf den Bodendeckungsvarianten.

Ausgehend vom Keimungserfolg gewährleisteten die geringeren Keimlingsdichten der Nadelstreuvariante einen fortlaufenden Ausbau des Wuchsvorsprungs gegenüber der Mineralbodenvariante. Damit setzt auf der Nadelstreuvariante eine vergleichsweise frühe Etablierung jener Sämlinge und Verjüngungspflanzen ein, die sich bereits während des Keimlingsstadiums im intraspezifischen Konkurrenzprozess behauptet haben. Somit folgt der Aggregationsindex für Sand-Birken auf Nadelstreu in der fortschreitenden Entwicklung (2004 bis 2006) zunehmend dem Wert einer gleichmäßigeren Verteilung ( $R > 1$ ). Eine „Auflösung“ der Aggregate des Keimlingsstadiums ist in diesem Zusammenhang zu beobachten. Zu ähnlichen Ergebnissen gelangten u. a. KENKEL (1988) und KIKUZAWA (1988; *B. ermanii*). Sand-Birken, die auf Mineralboden erwachsen sind, zeigten hingegen eine ausgesprochene Konstanz in den berechneten Aggregationsindices, die sich fortwährend in den Bereich einer geklumpten Verteilung ( $R < 1$ ) einordnen lassen. Zudem zeichnen sich Sand-Birken der Bodendeckungsvariante Mineralboden durch vergleichsweise geringe Streuungen in den Wachstumsparametern aus, die auch nach einer zweijährigen Entwicklungsdauer ein relativ homogenes Verjüngungsbild geben (WEINER et al. 2001). Konkurrenzeffekte, die zur eindeutigen Dominanz einzelner Sand-Birken auf der Mineralbodenvariante führen, lagen zum Zeitpunkt der letzten Probennahme nur sehr vereinzelt vor. DOLEŽAL et al. (2004) gelangten ebenfalls zur

Erkenntnis eines anfänglich homogenen Verjüngungsbildes für *B. platyphylla* auf freiliegenden Mineralbodenbereichen, obwohl bei genauerer Betrachtung Alter und Durchmesser der Verjüngungspflanzen eine größere Variabilität aufwiesen als die Sprosslänge. Nach Ansicht der Autoren setzt erst mit beginnender Strahlungskonkurrenz eine erkennbare Höhendifferenzierung ein. Der anhaltende Wachstumsprozess der Verjüngungspflanzen wird demzufolge in einem absehbaren Zeitraum auch in den aggregierten Bereichen zu einer verstärkten Differenzierungsphase führen (WEINER & THOMAS 1986). SWINNING & WEINER (1998) beschrieben in diesem Zusammenhang eine konkurrenzinduzierte Verstärkung der Größenvariation innerhalb einer Population oder Kohorte. Das Wechselspiel zwischen geringer Entfernung zum nächsten Nachbarn bei gleichzeitig fortgesetztem Wachstumsprozess und gesteigerter Konkurrenzintensität gilt als vielfach beschriebene Gesetzmäßigkeit (WEINER & THOMAS 1989a & b, MERCIER & BAUJARD 1997). Die wiederkehrende Konkurrenzintensität ist bestimmt durch die Entwicklungsgeschwindigkeit der Verjüngungspflanzen und die daraus resultierende Mortalitätsrate. Auch auf der Bodendeckungsvariante mit Mineralboden würde sich die Verteilung der Verjüngungspflanzen demzufolge nach einer Phase hoher Konkurrenzintensität wieder an eine größere Gleichmäßigkeit annähern, da nicht nur rein pflanzenphysiologische Faktoren zur Standraumregulation beitragen. Auch im Sinne des übergeordneten Populationserhalts verfolgt die natürlich gelenkte Selektion eine großräumige Verteilung potenziell fruktifizierender Individuen. Obwohl die Sand-Birken in einem einzelnen Gefäß lediglich eine Kohorte bilden, folgen die Differenzierungsprozesse dennoch den natürlichen Gesetzmäßigkeiten (OLDEMAN 1990).

Ein Beispiel für die extreme Verzögerung dieses Prozesses, der schließlich mit einem überproportionalen Verlust an Verjüngungspflanzen einhergehen kann, ist für das dichte Auflaufen von Fichten- oder Buchennaturverjüngung überliefert. Der langwierige Differenzierungsprozess in besonders dichten und relativ gleichmäßig aufgewachsenen Individuen führt schließlich zur Stagnation und flächigen Absterbeerscheinungen, da keine Pflanze einen ausreichenden Wuchsvorsprung erlangen kann, um sich dauerhaft durchzusetzen (YASTREBOW 1996). Ein derartiges Dichteextrem mit dem daran gebundenen, verzögerten Ausdünnungsprozess in sehr frühen Entwicklungsstadien ist insbesondere für die Pionierbaumart *B. pendula* denkbar.

Neben der räumlichen Verteilung beeinflusst intraspezifische Konkurrenz das Wachstum des einzelnen Keimlings oder Sämlings ebenso nachhaltig wie die **Verteilung der Wachstumsparameter** innerhalb einer Population oder Kohorte (BONAN 1991). Die Beschreibung ressourcen- und konkurrenzbedingter Wachstumsparameter ist eng mit den Begriffen der

Asymmetrie und Symmetrie verbunden. Nach WEINER (1990) meint symmetrische Konkurrenz, dass der Konkurrenzeffekt von großen und kleinen Individuen in gewissem Sinne ausgeglichen ist, d. h. proportional zu ihrer Größe ausfällt. Als asymmetrische oder auch einseitige Konkurrenz wird demnach jene Situation bezeichnet, die ein größeres über ein kleineres Individuum dominieren lässt. In diesem Fall hat die Konkurrenzwirkung des kleineren Individuums kaum einen Effekt auf das Wachstum des größeren Konkurrenten (SILVERTOWN & CHARLESWORTH 2001). Nach gegenwärtigen Modellannahmen lässt sich daher eine absolut asymmetrische Konkurrenzsituation damit beschreiben, dass ein großes Individuum in keinem Fall durch kleinere Individuen beeinflusst ist (WEINER 1990). Dieser theoretische Hintergrund ist notwendig, um Pflanzenreaktionen im Vorfeld prognostizieren und experimentell prüfen zu können. Unter natürlichen Bedingungen ist nicht von einem Auftreten absoluter Symmetrie oder Asymmetrie auszugehen (WEINER et al. 2001). Für die Einschätzung asymmetrischer Konkurrenzsituationen werden im Allgemeinen **Verteilungsmaße wie Schiefe, Variation oder Ungleichheit (Gini-Koeffizient)** genutzt. Ihre Eignung war Gegenstand der Methodendiskussion im Abschnitt 4.1.7 (S. 226). WEINER & THOMAS (1986) weisen darauf hin, dass von vielen Autoren das Vorliegen der Verteilungsschiefe für Wachstumsparameter unterschiedlicher Pflanzenpopulationen beschrieben wird, außer für jene des Keimlings- und Sämlingsstadiums von Gehölzen. Die Mehrheit konkurrenzbezogener Untersuchungen ist auf einjährige Arten konzentriert. Diese verweilen angesichts zeitlich begrenzter Entwicklungszyklen nur sehr kurzfristig im Keimlingsstadium und nähern sich schneller ihrer endgültigen Verteilung an (OBEID et al. 1967, OGDEN 1970, WEINER & WIGHAM 1988). Im Keimlingsstadium der Sand-Birken lassen sich nur schwer einheitliche Aussagen über die drei verwendeten Verteilungsmaße formulieren. Mithilfe der beispielhaft dargestellten Histogramme (Häufigkeitsverteilungen) konnte nur für die Sand-Birkenkeimlinge der Nadelstreuaufgabe ein Anstieg der Variabilität (V%) in den Wachstumsparametern mit erhöhter Keimlingsdichte und einer gleichzeitig ansteigenden Verteilungsschiefe kombiniert werden. Erneut treten sowohl Unterschiede in der Entwicklung einzelner Wachstumsparameter als auch in Abhängigkeit von der Bodendeckungsvariante auf. Da sich die Allokationen der Sand-Birkenkeimlinge (Abschnitt 3.4.3.3.3, S. 152; 3.5.2.3.3, S. 186) durch den Einfluss der Bodendeckungsvarianten deutlich unterscheiden, sind Abweichungen in der ober- und unterirdischen Konkurrenzreaktion zu erwarten (WEINER 2004). Für Sand-Birkenkeimlinge der Mineralbodenvariante konnte kein dichteabhängiger Zusammenhang zur Verteilungsschiefe hergestellt werden. Dies erscheint vor dem Hintergrund einer gleichmäßigen Größenverteilung in den extrem dichten Keimlingsaggregaten plausibel. Besonders

dominante Individuen fehlen in dieser Verteilung und führen daher nicht zur Asymmetrie, dichteabhängigen Verteilungsschiefe oder Ungleichverteilung. Im Vergleich dazu wiesen Sand-Birkensämlinge und Verjüngungspflanzen für beide Bodendeckungsvarianten eine deutlich dichteabhängige Ausprägung der Wachstumsparameter in den Verteilungsmaßen auf. Der Verlauf des mathematischen Zusammenhangs zwischen Verjüngungsdichte und Gini-Koeffizient folgt der Modellierung von BONAN (1991). Der Autor geht von einer ursprünglich zufälligen Samenverteilung aus und beschreibt in seinen Simulationsergebnissen den genannten Zusammenhang. Die Unterschiede zwischen ober- und unterirdischen Verteilungsmaßen fallen jedoch gering aus. Die stärkere dichteabhängige Ungleichverteilung in der Sprossentwicklung von *B. pendula* nimmt jedoch nicht die Größenordnung an, die in den Untersuchungen von DOLEŽAL et al. (2004) nachgewiesen werden konnten.

Alle verwendeten Kenngrößen zur Charakterisierung der Verteilungen belegen einheitlich diese dichteabhängige Wachstumsreaktion, die auch WEINER & THOMAS (1986), BENDEL et al. (1989) und WEINER (1990) eingehend in ihren Arbeiten erläuterten. Eine Erhöhung der Individuendichte in einem begrenzten Raum geht gleichzeitig mit einer verstärkten Variation der Wachstumsparameter und einer zunehmenden Ungleichverteilung einher. Nach THOMAS & WEINER (1989b) tritt durch die steigende Asymmetrie in der Verteilung der Wachstumsparameter besonders dicht etablierter Verjüngungspflanzen eine überproportionale Mortalität in den geringeren Klassen der Verteilung auf. Zu vergleichbaren Ergebnissen gelangte KIKUZAWA (1988) in einem natürlich verjüngten Bestand von *B. ermanii*, den er über einen Zeitraum von 6 Jahren analysierte. Die Mortalitätsrate war dabei stark an die Durchmesserentwicklung gebunden. Dies repräsentiert den vermehrten Ausfall dominierter Individuen mit geringen Wachstumsraten. Mit Blick auf den Pioniercharakter der Gattung *Betula* und die daraus abzuleitende Bedeutung der Strahlungsverfügbarkeit ist das frühe Auftreten einer vertikalen Hierarchie in der Sprossentwicklung besonders ausgeprägt. Einzelne vorwüchsige Sand-Birken profitierten bereits im 2. Lebensjahr in hohem Maße von ihrem oberirdischen Wuchsvorsprung und beschleunigten fortwährend eine zunehmende Ungleichverteilung in ihrem unmittelbaren Einflussbereich. Aus diesen Überlegungen ist abzuleiten, dass trotz der bestehenden Freilandbedingungen in den Mitscherlich-Gefäßen eine kleinsträumige Strahlungskonkurrenz vorliegt, die nach Ansicht von BRADSHAW (1965), HARA (1988), CANNELL & GRACE (1993) sowie STOLL & BERGIUS (2005) durch den dreidimensionalen Wirkungsbereichs der Ressource Strahlung hervorgerufen wird. Kombiniert mit der **phänotypischen Plastizität** der Verjüngungspflanzen verstärkt zunächst die Asymmetrie in der Verteilung der oberirdischen Pflanzenparameter. Unter phänotypischer Plastizität versteht BRADSHAW (1965)

die morphologische Reaktionsfähigkeit der Pflanzen gegenüber benachbarten Individuen, die insbesondere bei der oberirdischen Ressource Strahlung zur Geltung kommt. Höhere Pflanzen, die auch als modulare Organismen bezeichnet werden, besitzen die Fähigkeit mit einzelnen Pflanzenteilen (Modulen) (Blättern, Triebabschnitten und Zweigen) auf das bestehende Ressourcenangebot zu reagieren (HARPER 1977, AMMER 2000, WEINER 2004). Die anfängliche räumliche Verteilung der Verjüngungspflanzen entscheidet schließlich über Dauer und Intensität von Konkurrenzintervallen und die Verteilung der Wachstumsraten (THOMAS & WEINER 1989a und 1989b). Phänotypische Plastizität gilt darüber hinaus als ein Ansatz, um die längerfristige Überdauerung von Verjüngungspflanzen unter starkem Konkurrenzdruck und eingeschränkter Ressourcenverfügbarkeit zu begründen. Ein Beispiel wäre das Keimlingsstadium der Sand-Birke auf der Bodendeckungsvariante Mineralboden. STOLL & BERGIUS (2005) belegen am Beispiel des Keimlingsstadiums von *Arabidopsis thaliana* L. eine vertikale Positionsveränderung der oberirdischen Organe, um eine Optimierung der Strahlungsverfügbarkeit zu erreichen (siehe Abbildung 87b). Überträgt man diesen Sachverhalt auf die dichtesten Bereiche von *B. pendula*, dann erscheint eine zeitlich begrenzte Überdauerung der Keimlinge möglich, wenn der Assimilationsapparat in noch frei verfügbaren Wuchsraum orientiert werden kann. Besonders beachtenswert ist der Positionsunterschied zwischen ober- und unterirdischen Pflanzenorganen. ROSS & HARPER (1972) bewiesen in ihren Untersuchungen an Keimlingen von *Dactylis glomerata* ebenfalls, dass bis zu einer bestimmten Dichte der verfügbare Raum für die Keimlinge entscheidender ist als die exakte Position innerhalb des begrenzten Wuchsraumes.

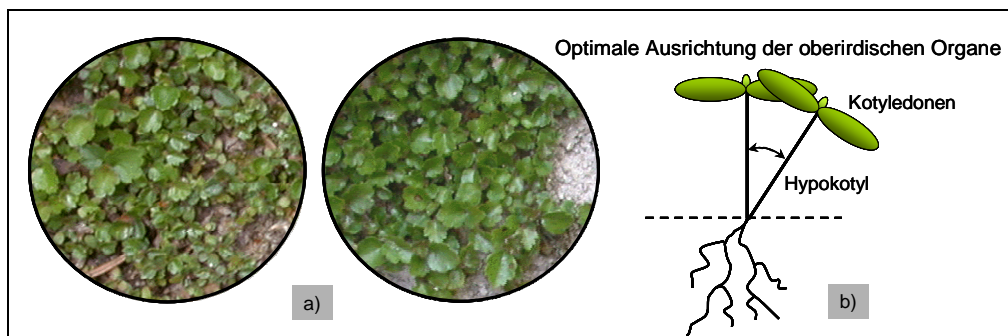


Abb. 87: a) Gefäßauschnitte, die einen extrem dichten Bereich mit Keimlingen von *B. pendula* repräsentieren und b) Plastizität der Keimlinge in Anlehnung an STOLL & BERGIUS (2005).

THOMAS & WEINER (1989a) sehen in diesen Überlebensmechanismen unter anhaltendem Konkurrenzdruck auch ein Potenzial zur verbesserten Anpassungsfähigkeit an sich wandelnde Umweltbedingungen. Unter evolutionären und genetischen Gesichtspunkten ist das Überleben konkurrenzierter und an eine mangelhafte Ressourcenverfügbarkeit angepasster Individuen mit einer natürlichen Risikostreuung verknüpft. Modelle, die initiale Verteilungsszenarien (z.

B. gleichmäßig, zufällig, geklumpt) und Verteilungssymmetrien (asymmetrisch versus symmetrisch) in ihrer zeitlichen Dynamik abbilden, verweisen auf entsprechende Abweichungen in praktischen Experimenten und unter natürlichen Bedingungen (DALE 1999, STOLL & BERGIUS 2005). HIRANO & KIRA (1965) ermittelten bei ihren Untersuchungen an *Prunus persica* diesbezüglich unterschiedliche Wachstumsreaktionen zwischen Freiland und Gewächshausversuchen.

Den abschließenden Nachweis für die Wirkung von Konkurrenz-Dichteeffekten lieferten die Ergebnisse der unmittelbaren **Verknüpfung zwischen Keimlings- und Sämlingsdichten mit den mittleren Wachstumsgrößen** (siehe Tabelle 43, S. 160 und 54, S. 190). Gleiches gilt für die Angaben zum **Gesetz des konstanten Ertrags** (KIRA et al. 1953). Erstere beschreiben für die Auswertung in den Jahren 2004 und 2005 den Verlauf einer negativen Exponentialfunktion, d. h. mit zunehmender Individuendichte sinkt die mittlere Trockenmasse signifikant ab. Auf der Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage besteht dieser Zusammenhang auch für die Wachstumsparameter Sprosslänge, Wurzellänge und Wurzelhalsdurchmesser.

Der Gesamtertrag (Trockenmasse der Sand-Birken pro Gefäß) bleibt bis zu einer bestimmten Keimlings- und Sämlingsdichte konstant, um anschließend als Folge des Dichteeffekts kontinuierlich abzusinken. Das frühere Eintreten dieses Effekts für Keimlinge der Mineralbodenvariante ist mit den vorhergehenden Aussagen zur Keimlingsdichte unter gleichzeitig homogener Pflanzenentwicklung vereinbar. Der absolute Ertrag an produzierter Biomasse (Trockenmasse) von Sand-Birken innerhalb eines Mitscherlich-Gefäßes, fiel dabei für Keimlinge und Sämlinge auf der Bodendeckungsvariante Mineralboden niedriger aus als auf Nadelstreu. Einmal mehr begründet sich die unterschiedliche Wuchsleistung der Sand-Birken durch das Dichteniveau der Verjüngungspflanzen und die Bodendeckungsvarianten (BEGON et al. 1996). Eine Ertragssteigerung für die Sand-Birken der Bodendeckungsvariante mit Mineralboden bei Erhalt der hohen Individuendichten wäre nur über eine zusätzliche Ressourcenzufuhr möglich (DONALD 1951, WATKINSON 1984). Daher repräsentieren die ertragsbezogenen Ergebnisse auch den ressourcenbedingten Einfluss der Bodendeckungsvarianten auf das Wachstum der Sand-Birken.

#### Interspezifische Konkurrenz

Die Entwicklung quantitativer und qualitativer Wachstumsparameter für Sand-Birkenkeimlinge und -sämlinge in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* ist bereits in den vorherigen Abschnitten diskutiert worden. Die teilweise beobachteten Entwicklungseinbußen (z. B. Wurzelwachstum) können in erster Linie als Konkurrenz-



effekte durch die konkurrierenden Grasarten (*C. villosa* und *D. flexuosa*) interpretiert werden. Trotzdem sollte unterschieden werden, ob quantitative (**Dichteeffekte**) und (oder) qualitative Effekte (**Wachstums- und Entwicklungseffekte**) durch die Konkurrenz der Gräser hervorgerufen werden. Weitere Aspekte, die es in diesem Zusammenhang zu berücksichtigen gilt, umfassen die Differenzierung in ober- und unterirdische Wirkungsfelder, Rahmenbedingungen des Mikrostandortes und das Entwicklungsstadium (ULANOVA et al. 2007). Der Konkurrenzeffekt der BV auf die Individuendichte der Keimlinge und Sämlinge der Sandbirke war über beide Versuchsansätze (Bestandesuntersuchungen und Gefäßversuche) nachvollziehbar. Diasporen, deren Ablagerungsort auf geschlossene Bereiche von *D. flexuosa* fiel, fanden in dieser Hinsicht besonders nachteilige Bedingungen vor. Bereiche mit *C. villosa* wiesen im Vergleich dazu unter Bestandesbedingungen etwas höhere Keimlingsdichten von *B. pendula* auf. Innerhalb des Gefäßversuchs unterschieden sich diese Werte kaum. Als entscheidender Faktor in dieser ersten Entwicklungsphase am Waldboden wird auch in anderen Untersuchungen mehrheitlich der fehlende Kontakt zwischen Radikula und Substrat hervorgehoben (HARPER et al. 1965, KINNAIRD 1974). Dieser Substratkontakt wird bei sommergrünen Grasarten wie *C. villosa* vorrangig durch das Ausbilden einer starken und schwer zu durchdringenden Schicht abgestorbener Blattmasse verhindert. Ähnliche Zusammenhänge wurden von MILLETT et al. (2006) für *B. pubescens* auf Mikrostandorten mit *Molinia caerulea* beschrieben. Gleiches gilt für die Untersuchung von CATER & CHAPIN (2000) an *B. papyrifera* und den geringen Etablierungserfolgen auf *Calamagrostis canadensis*. Für die Konkurrenzwirkung der Drahtschmiele gilt hingegen die Ausbildung extrem dichter, flächendeckender Bereiche. Diese sind nach eigenen Beobachtungen in ihrer vertikalen Lagerungsmächtigkeit (oberirdisch 5 bis 10 cm) von der Radikula eines Sandbirkenkeimlings kaum zu durchdringen. Eine ausgeprägte Wasserspeicherfähigkeit lassen die unregelmäßig angeordneten Blattpolster der Drahtschmiele ebenfalls vermischen. Die extreme Reduktion der Individuendichte von *B. pendula* im Keimlingsstadium kann auch in den nachfolgenden Stadien nicht mehr kompensiert werden. Den Ausführungen zum Verlauf der Verjüngungsdichte und Mortalität auf der BV *D. flexuosa* konnte dies ebenso entnommen werden (Abschnitt 4.2.4.1, S. 284).

Umso bedeutsamer erscheint die Auseinandersetzung mit der qualitativen Entwicklung der Verjüngungspflanzen, die bereits im vorgehenden Abschnitt 4.2.4.2 (S. 298) Diskussionsgegenstand war. Diese Auseinandersetzung soll nun um das unmittelbare Wirkungsspektrum der Konkurrenzvegetation *C. villosa* und *D. flexuosa* ergänzt werden, da sich die Reaktionen der Verjüngungspflanzen auf die beiden Grasarten in einigen Bereichen unterscheiden. Auffällig

war beispielsweise die überproportionale Entwicklung der oberirdischen Pflanzenbestandteile von Sand-Birken, die unter der Konkurrenz von *C. villosa* aufgewachsen waren (ULANOVA et al. 2007). Ein Effekt, der sich an den Wachstumsverläufen älterer Verjüngungspflanzen deutlich nachvollziehen ließ, weil er sich mit zunehmender Entwicklung verstärkte. Dennoch erscheint es an dieser Stelle sinnvoll zwei wesentliche Wirkungsfelder zu unterscheiden. In der ersten Phase des Keimlingsstadiums wirkt der Konkurrenzdruck zunächst durch ein eingeschränktes oder vorteilhaftes Feuchteregime. Das kleinstandörtlich verursachte Wechselspiel aus Transpiration und Evaporation beeinflusst den Wasserhaushalt des Mikrostandortes nachhaltig. Mit zunehmender Entwicklung der Keimlinge und Verjüngungspflanzen wird für die Pionierbaumart Sand-Birke die Ressource Strahlung zum limitierenden Faktor. Die Sprosslänge der konkurrierenden Grasart übt, kombiniert mit dem Übershirmungseffekt des Altbestandes, in dieser ersten Phase der Sprosslängenentwicklung einen entscheidenden Einfluss aus. In den Übersichtsdarstellungen 83a und 83b (S. 282) wurden die charakteristischen Eigenschaften von *C. villosa* und *D. flexuosa* zusammengefasst. Diese zeigen eine deutlich überlegene durchschnittliche Sprosslänge von *C. villosa* gegenüber *D. flexuosa* (u. a. PYŠEK 1991, BOLTE 1999). Darüber hinaus ergaben die durchgeführten Strahlungsmessungen in Bestandesbereichen mit *C. villosa* eine signifikant höhere Strahlungsverfügbarkeit. Diese vergleichsweise gute Strahlungsverfügbarkeit ist für das oberirdische Wachstumspotenzial und die Vitalität von *C. villosa* ebenfalls vorteilhaft. Gleiches gilt für Sand-Birken, die dem Einflussbereich der Blätter und Sprosse von *C. villosa* entwachsen sind. Demnach existiert ein vertikaler Übergangsbereich innerhalb der Grasvegetation, der für Verjüngungspflanzen geringer Sprosslänge eine erhebliche Abschirmung von Strahlung verursachen kann. CATER & CHAPIN (2000) ermittelten eine Strahlungsreduktion durch *C. canadensis* von bis zu 90 %. Diese „Strahlungsbarriere“ besitzt auf Bereichen mit *D. flexuosa* aufgrund der kleineren Sprosslänge dieser Art eine geringere Dimension, führt jedoch nach dem Überwinden nicht zu einem gleichwertigen Strahlungsgewinn. Grund ist die Übershirmung des Altbestandes, die für etablierte Sand-Birken über der Bodenvegetation eine erneute Strahlungsreduktion bedeutet (KÜBNER 1999). Dieser anfängliche Abschirmungseffekt durch die Bodenvegetation kann auch in abgeschwächter Form für den Mitscherlich-Gefäßversuch angenommen werden. Als Folge dieser Strahlungskonkurrenz konzentrierte die Verjüngung ihr Wuchspotenzial auf die oberirdischen Pflanzenbestandteile (Sprosslänge und -masse, Blattmasse). Diese Entwicklung ist bereits für verschiedene Birkenarten unter veränderten Standortsbedingungen dokumentiert worden (HARMER & ROBERTSON 2003, DEHLIN et al. 2004, HARMER et al. 2005). Von den genannten Autoren wurde angemerkt, dass sich dieser Konkurrenzeffekt an

Vertretern der Gattung *Betula* spp. aufgrund ihrer starken Strahlungsabhängigkeit besonders eindrucksvoll abzeichnet. Dabei wurden ebenfalls Unterschiede in der Reaktion auf die jeweils konkurrierende Art festgestellt. So beobachteten beispielsweise HARMER et al. (2005) eine extreme Reaktion im Sprosswachstum der Sand-Birke auf die Konkurrenz von Brombeerarten. Ein eindrucksvolles Beispiel zur interspezifischen Konkurrenz der Gehölzverjüngung bildet die Arbeit von DEHLIN et al. (2004). Die Autoren kombinierten die intra- und interspezifische Konkurrenz von Sand-Birke, Gemeiner Kiefer und Gemeiner Fichte mit unterschiedlichen Beschattungs- und Nährstoffvarianten. Dabei führten beide Konkurrenzszenarien für die Birkenkeimlinge zu einer enormen Steigerung der Sprossentwicklung mit zunehmender Beschattung. Gleichzeitig war eine verringerte Wurzelentwicklung zu verzeichnen. Diese Allokationseffekte bestätigten sich auch in den eigenen Untersuchungen für beide Varianten mit interspezifischer Konkurrenz. CALLAWAY et al. (2003) hoben in diesem Zusammenhang die verminderte mechanische Stabilität der Birkenkeimlinge hervor, wenn durch die Konkurrenzwirkung eine Verschiebung der Allokation zu Ungunsten der Wurzelbildung und des Wurzelhalsdurchmessers verursacht wird. Über die geringe Biomasse, hohe Sprosslängen und geringste Wurzelhalsdurchmesser der Sand-Birkenkeimlinge in *C. villosa* wurde dieser Effekt erkennbar. Einen weiteren Hinweis auf starken interspezifischen Konkurrenzdruck liefert nach Ansicht von HARMER & ROBERTSON (2003) sowie DEHLIN et al. (2004) die Wurzelmorphologie. Vor allem die Verzweigung der Wurzeln, die Anzahl der Wurzelspitzen und der Anteil mykorrhizierter Wurzelspitzen veränderten sich nachweislich unter dem Einfluss der Konkurrenzvegetation. Die geringen Wurzelmassen für Sand-Birken in den Bodendeckungsvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* lassen auf einen entsprechenden Konkurrenzeffekt schließen. Da alle Sand-Birkenkeimlinge fotografisch dokumentiert wurden, ermöglichen die nachfolgenden Abbildungen 88 einen Eindruck zur Wirkung der Wurzelkonkurrenz. Auffällig waren sehr feine und kaum verzweigte Wurzeln für Sand-Birkenkeimlinge in der Bodendeckungsvariante mit *C. villosa*. Dies galt auch für die Hauptwurzeln. Im Vergleich dazu besaßen Sand-Birken auf *D. flexuosa* sowohl im Jahr 2005 als auch 2006 eine besonders starke Verzweigung der Hauptwurzeln. Diese Verzweigung kann ebenfalls als Ergebnis unterirdischer Wurzelkonkurrenz durch das schwer durchdringbare Geflecht der oberbodennahen Wurzeln von *D. flexuosa* gewertet werden (Abschnitt 4.2.3.3, S. 276). Der Anteil an Wurzelspitzen und weiteren Verzweigungen war nach eigenem Eindruck nicht höher als in der Bodendeckungsvariante *C. villosa*. HARMER & ROBERTSON (2003) ermittelten eine Reduktion der Wurzellänge von bis zu 70 % durch die Konkurrenz von Gräsern. Ein unmittelbarer Vergleich mit der konkurrenzbedingten Wurzelentwicklung unter

Bestandesbedingungen wurde in der vorliegenden Arbeit nicht hergestellt. Angesichts der größeren Wahrscheinlichkeit stärker wirkender **Altbaumwurzelkonkurrenz** in Bereichen mit *D. flexuosa* kann davon ausgegangen werden, dass hier zusätzlicher Konkurrenzdruck entsteht.

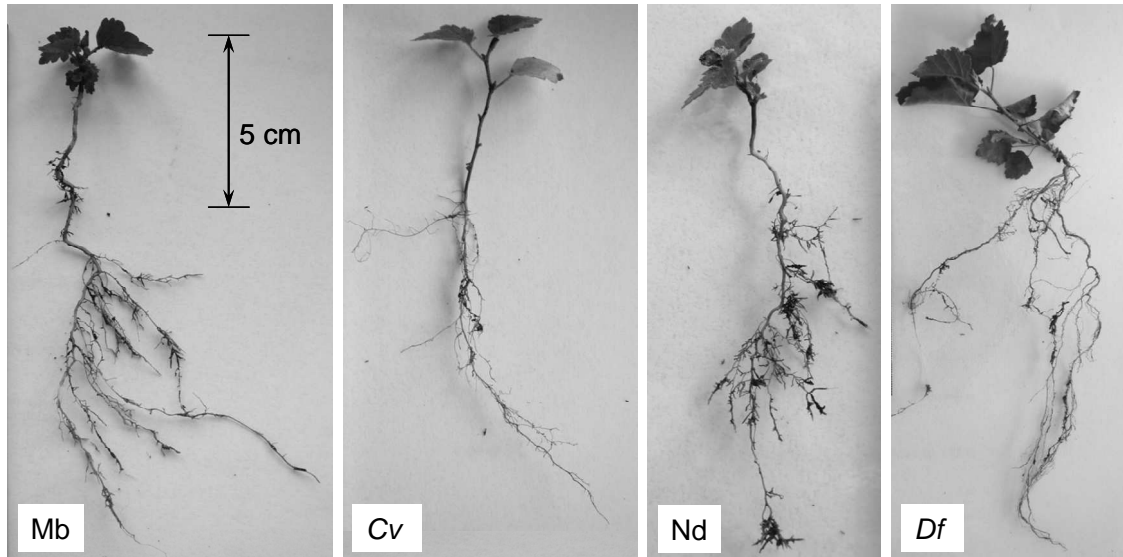


Abb. 88: Fotografien repräsentativer Sand-Birkenkeimlinge (2004) aus den Bodendeckungsvarianten des Mitscherlich-Gefäßversuchs.

Aus den umfassenden Betrachtungen der Konkurrenzwirkung ausgewählter Bodendeckungsvarianten lassen sich besonders ungünstige Besiedlungsbedingungen der Sand-Birke auf *D. flexuosa* belegen.

#### 4.2.5 Ganzheitliche Betrachtung des Verjüngungszyklus

Ausgehend von einer ganzheitlichen Bedeutung des Verjüngungszyklus, dessen einzelne Entwicklungsstadien in den vorhergehenden Abschnitten eingehend behandelt wurden, sollen die einzelnen Erkenntnisse nun in eine abschließende Betrachtung münden. Aus den vorhergehenden Diskussionsabschnitten kann ein umfangreiches Detailwissen zu einzelnen Verjüngungsstadien der Gattung *Betula* spp. entnommen werden (ZASADA et al., in: SHUGART et al. 1992). Ein Umstand, der auch auf andere Baumarten zutrifft, da häufig angestrebt wird eine möglichst vollständige Beschreibung einzelner Verjüngungsstadien und der ihnen zugeordneten Prozesse zu liefern (LÜPKE & RÖHRIG 1972, AMMER 1996, SCHALL 1998). Zielsetzung dieses Vorgehens ist stets eine erhöhte Vorhersagegenauigkeit und Risikoabschätzung in Fragen der Verjüngungsetablierung. Des Weiteren fließen diese Erkenntnisse gegenwärtig in Verjüngungsmodelle ein, deren Zielsetzungen ebenso vielgestaltig sind wie ihre räumliche und zeitliche Aussagefähigkeit (DEY et al. 1996, SCHALL 1998, SOLOMON &

LEAK 2002, GORLET-FLEURY et al. 2005, LEXERØD 2005, LISCHKE & LÖFFLER 2006, ORDOÑEZ et al. 2006). Viele dieser Untersuchungen heben die Bedeutung räumlicher und zeitlicher Betrachtungsebenen innerhalb des Verjüngungszyklus hervor, deren Ursachen durch die zeitliche Abfolge der Entwicklungsstadien, aber auch durch den kleinräumigen Wechsel begründet sind. Außerdem sind die Wechselwirkungen zwischen abiotischen und biotischen Einflussfaktoren innerhalb des jeweiligen Entwicklungsstadiums so komplex, dass eine umfassende Beschreibung zum gegenwärtigen Zeitpunkt als nicht realisierbar gilt. DEY et al. (1996) formulierten daher: *“One reason for the lack of predictive regeneration models may be the seeming unpredictability of the regeneration process”*. Dies kann als eine Begründung angesehen werden, warum die Analyse des Verjüngungszyklus einer Baumart oder anderer Pflanzenarten stets zur Betrachtung einzelner Verjüngungsstadien zurückkehrt. Ein Anspruch auf Vollständigkeit kann auch für die vorliegende Arbeit bei Weitem nicht gelten. Die nachfolgende Diskussion räumlicher und zeitlicher Betrachtungseinheiten sowie die entsprechenden Wirkungsgefüge biotischer und abiotischer Einflussfaktoren vermitteln einen entsprechenden Eindruck von dieser Problematik.

#### Räumliche und zeitliche Betrachtungseinheiten innerhalb des Verjüngungszyklus

Eine Orientierung zur Abfolge der einzelnen Verjüngungsstadien war zu Beginn dieser Arbeit aus Abbildung 2 (S. 18) zu entnehmen. Zunächst bleibt festzuhalten, dass sich die Unterteilung in relevante Verjüngungsstadien für die Baumart Sand-Birke als durchaus zutreffend erwiesen hat. Trotzdem haben sowohl die eigenen Untersuchungen als auch die Auseinandersetzungen mit der Literatur einen Eindruck von der Ergänzungsfähigkeit dieser Entwicklungsabfolge vermittelt. ZASADA et al. (in: SHUGART et al. 1992) integrierten in ihre Zusammenstellung zum Verjüngungszyklus von Baumarten Borealer Wälder zusätzlich Aspekte der Blütenbildung sowie die vegetative Vermehrung. Auch diese Autoren unterscheiden zeitliche und räumliche Betrachtungsschwerpunkte. Die modifizierte Darstellung in Abbildung 89 ist an die ursprüngliche Abbildung 2 angelehnt. Sie verfolgt das Ziel zeitliche und räumliche Betrachtungsebenen auf den Verjüngungszyklus von *B. pendula* anzuwenden. Der Samenbaum als Ausgangspunkt des dargestellten Verjüngungszyklus bildet die erste **räumliche Betrachtungseinheit**. Einerseits stellen einzelne Samenbäume eine punktuelle Größe dar, wenn als räumliche Betrachtungsebene die Bestandesfläche gilt. Andererseits wird durch die Diasporenabgabe ein erheblicher Ortswechsel vollzogen, der nicht nur durch die horizontal zurückgelegte Ausbreitungsdistanz, sondern auch durch die Überwindung eines vertikalen Gradienten geprägt ist (HORN et al. 2001, NATHAN et al. 2001, LEVIN et al. 2003). Mit diesem

Ortswechsel ist zugleich ein Wechsel der abiotischen und biotischen Umwelteinflüsse verbunden. Das Mikroklima im Kronenraum ist in stärkerem Maße durch freiflächenähnliche Witterungsextreme geprägt als das Bestandesinnenklima oder das Mikroklima am Waldboden. Die räumliche Betrachtungseinheit Kronenraum kann aufgrund der schwierigen Zugänglichkeit nur bedingt in Teilsegmente zerlegt werden. Dies haben die eigenen Ergebnisse gezeigt, aber auch die Untersuchungen von ACATAY (1938), HAGEMEIER (2002) und CANCINO (2003). Gleiches gilt für das Mikroklima in einzelnen Kronenbereichen, sodass Ansprachen tatsächlicher Reifebedingungen für einzelne Fruchtstände am Samenbaum und deren exakte Lokalisation gegenwärtig nur eingeschränkt möglich sind. Wesentliche Betrachtungseinheit in diesem Entwicklungsstadium bleibt somit vorerst der Samenbaum und seine wachstumsbedingten Eigenschaften.

Mit dem Eintreten in den Ausbreitungsprozess wird die räumliche Betrachtungseinheit, speziell bei anemochor verbreiteten Arten wie *B. pendula*, deutlich erweitert. Einzelbaumbetrachtungen dienen in diesem Zusammenhang vor allem der genauen Positionsbestimmung fruktifizierender Samenbäume in einem zuvor definierten Raum. Dieser kann je nach Zielsetzung der Untersuchung weit über die Bestandesgrenzen hinausgehen (PENNANEN & KUULUVAINEN 2002). Auch die eigenen Untersuchungen und die daraus abgeleiteten Ausbreitungsszenarien haben gezeigt, dass angrenzende Bestandesflächen stärker von der Ausbreitung beeinflusst sein können (siehe Abschnitt 4.2.2, S. 245). Ausschlaggebend sind erneut abiotische Faktorenkomplexe, die sich jedoch in ihrer Konstellation verändert haben, z. B. relative Luftfeuchte, Windgeschwindigkeit und Windrichtung. Ferner konnten im Rahmen dieser Arbeit auch morphologische Veränderungen an den Diasporen ermittelt werden. Diese üben einen wesentlichen Einfluss auf die räumliche Ausbreitung aus. Mit der Ablagerung der Diasporen werden bodennahe Bereiche erreicht, die durch andere Bedingungen als der Kronenraum gekennzeichnet sind. Zudem gewinnen Mikrostandorte, die so genannten Schutzstellen (*“safe sites“*), an Bedeutung (HARPER 1977, SCHUPP 1995). Mit Blick auf die räumliche Betrachtungsebene verschiebt sich der großflächigere Betrachtungsschwerpunkt der Diasporenausbreitung auf eine mikrostandörtliche und somit sehr kleinflächige Einheit (MANNING et al. 2007). Dies gilt jedoch nur für die qualitative Beschreibung der Schutzstellen und die Gegenüberstellung abgelagerter Diasporendichten und daraus resultierender Keimlings- und Verjüngungsdichten (Abschnitt 3.4.2, S. 122). Für diese Analysen ist es notwendig die Keimungsbedingungen auf wenigen Quadratmillimetern einschätzen zu können. Der wesentliche Einfluss von Oberbodenfeuchte, Temperatur und Eindringwiderstand der Radikula auf den vorgefundenen Bodendeckungsvarianten erwies

sich für keimfähige Diasporen von *B. pendula* als entscheidende Größe für eine erfolgreiche Keimung (HARPER et al. 1961, ZASADA et al., in: SHUGART et al. 1992).

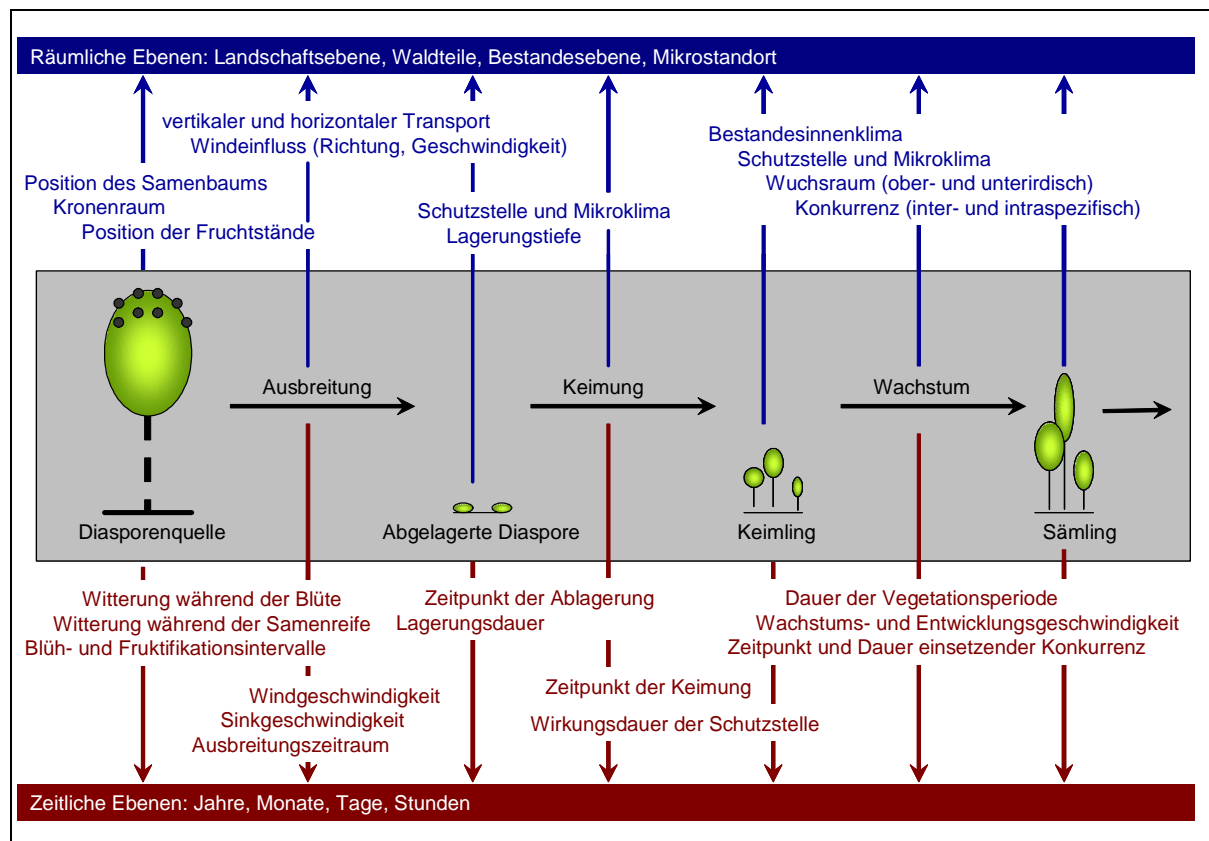


Abb. 89: Schematische Darstellung räumlich und zeitlich relevanter Betrachtungsebenen und Faktorenkombinationen in den einzelnen Entwicklungsstadien von *B. pendula*.

Punktuelle Ablagerungsorte bilden vor diesem Hintergrund die räumlich entscheidende Ebene. Folgt man jedoch einem primär quantitativen Betrachtungsansatz, dann ändert sich der räumliche Maßstab erneut. Dies gilt zum einen für die Präsenz besonders vorteilhafter Mikrostandorte auf der Fläche, zum anderen für die räumlichen Ausbreitungsmuster der Diasporen. Zielsetzung dieser Betrachtungen ist es, bestandesrepräsentative Aussagen zum Verjüngungspotenzial der Flächen zu erhalten (NAKASHIZUKA 2001, NYLAND 2002). Der Diasporeneintrag und die Samenbaumdichte finden dabei Berücksichtigung (LÜPKE & RÖHRIG 1972, KELLOMÄKI et al. 1987, KARLSSON 2001, WAGNER 2008). Gemäß den Ausführungen zur theoretischen Ökologie von CRAWLEY (in: MAY & MCLEAN 2007) handelt es sich hierbei um ein räumliches Aufeinandertreffen dieser beiden Bereiche (keimfähige Diaspore und Mikrostandort), deren räumlicher Abweichungsgrad in der Verteilung letztlich über den Keimungs- und Verjüngungserfolg entscheidet. Dieser zweigeteilte Betrachtungsansatz bleibt auf räumlicher Ebene je nach Zielsetzung und Fragestellung der Untersuchung auch für die nachfolgenden Entwicklungsstadien bestehen. Aussagen zur Einzelpflanze sind stets von den

unmittelbar mikrostandörtlich wirkenden Bedingungen abhängig. Sie steigen in ihrer räumlichen Dimension mit dem gesteigerten Wuchsraum des Individuums (Höhe, Kronen- und Wurzelraum). Neben entscheidenden Umweltfaktoren des Standorts und Klimas nehmen konkurrenzbedingte Interaktionen in ihrer räumlichen Wirkung zu. Dies ist abhängig von der Verjüngungsdichte und der Begleitvegetation (LANDHÄUSSER & LIEFFERS 1999). Eine Besonderheit stellt in diesem Zusammenhang die zusätzliche „Belegung“ des Wurzelraumes dar. Danach gewinnt innerhalb des Verjüngungszyklus eine weitere räumliche Dimension zunehmend an Bedeutung - der unterirdische Wuchsraum. In den ersten Jahren nach der Etablierung nimmt dieser Bereich einen enormen Stellenwert für die Entwicklung der Verjüngungspflanzen ein (LYR et al. 1967, LARCHER 1995). Bezogen auf die physiologische Ausstattung der Einzelpflanze hat sich gezeigt, dass Wurzelmorphologie und Wurzelmasse entscheidend durch den Einfluss der Konkurrenz geprägt sind (Abschnitt 4.2.4.3, S. 311). Auch wenn diese Betrachtungen für die Einzelpflanze existenziell sind, so bleiben sie doch bei der bestandesbezogenen oder großflächigeren Bewertung (z. B. Bestände, Waldgebiete, Landschaftsebene) des Verjüngungserfolgs in vielen Fällen unberücksichtigt.

Eine tatsächliche Trennung zwischen räumlichen und zeitlichen Aspekten erscheint insgesamt nicht sinnvoll, ist jedoch häufig methodisch bedingt oder durch detailfixierte Ursachenanalysen hervorgerufen. Denn auch für die **zeitliche Ebene** ergibt sich ein ähnlicher Wechsel in den Betrachtungseinheiten (Abbildung 89). So entscheiden über die erfolgreiche Blütenbildung und Fruktifikation der Samenbäume nur wenige Tage einer bestimmten Witterung. Das daraus resultierende Fruktifikationsintervall entfaltet hingegen seine Wirkung auf den Verjüngungserfolg und die daran geknüpften waldbaulichen Behandlungsstrategien über weit- aus längere Zeiträume (LARCHER 1995, NYLAND 2002). Die zeitlichen Aspekte der Diasporenreife und -ausbreitung wurden bereits eingehend im Abschnitt 4.2.2 (S. 245) analysiert. Beide Prozesse verlaufen nachweislich über mehrere Monate. Gleiches gilt für die „Aufbewahrung“ der Diasporen in der Bodensamenbank, trotzdem dieses Thema besonders kontrovers diskutiert wird (GRANSTRÖM & FRIES 1985, HESTER et al. 1991). Eine deutlich kürzere Betrachtungseinheit entfällt auf die eigentlichen Ablagerungs- und Keimungsprozesse. Die vorteilhaften Bedingungen der Mikrohabitate (Schutzstellen) sind nach FOWLER (1988) innerhalb sehr geringer Zeiteinheiten enormen Schwankungen unterworfen, die den Schutzstelleneffekt aufheben. Beispielweise entscheiden bereits wenige Stunden über die erfolgreiche Entwicklung eines Keimlings, wenn die Radikula aus der Testa (Samenschale) ausgetreten ist. Anhaltende Trockenperioden oder Überhitzungen unter Freiflächenbedingungen führen zum Vertrocknen der Keimwurzel, wenn diese nicht innerhalb kürzester Zeit



den Bodenkontakt herstellen kann (HARPER et al. 1965, KINNAIRD 1974). Das extrem kurzfristige Zeitfenster des genannten Prozesses kann als einer der Hauptgründe angesehen werden, warum insbesondere dieses Entwicklungsstadium sehr hohe Mortalitätsraten verzeichnet (ZASADA et al., in: SHUGART et al. 1992, FLEURY et al. 2005). Als weitere Ebene ist der Mikrostandort anzusehen. Das späte Ankommen von Diasporen auf günstigen Mikrostandorten erhöht die Wahrscheinlichkeit, dass diese bereits durch andere Individuen der gleichen oder anderer Arten besetzt sind. An dieser Stelle erweist sich bereits ein konkreter Zeitpunkt als ausschlaggebende Größe für den Besiedlungserfolg. Für die Bedingungen und Interaktionen der ausgewählten Bodendeckungsvarianten *C. villosa* und *D. flexuosa* gelten diese Betrachtungen gleichermaßen. Daraus leitet sich ein konkurrenzbedingtes Spannungsfeld geringster zeitlicher Dimension zwischen *B. pendula* und den genannten Grasarten ab. Mit zunehmendem Entwicklungsfortschritt der Verjüngungspflanze erhöht sich gleichermaßen die zeitliche Wirkungsebene der überlebensnotwendigen Ressourcen und Einflussfaktoren.

So vermag beispielsweise ein Sand-Birkenkeimling den mehrtägigen akuten Wassermangel des Mikrostandortes kaum zu kompensieren. Im Vergleich dazu ist eine mehrjährige Verjüngungspflanze in der Lage über einen weitaus größeren Zeithorizont das Auftreten geringer Wasserverfügbarkeit zu überbrücken. Ähnlich den Ausführungen zur räumlichen Betrachtungseinheit leiten sich aus waldbaulicher Perspektive entsprechende Verjüngungszeiträume ab (NYLAND 2002, RÖHRIG et al. 2006). Diese umfassen, mit Blick auf die Sand-Birke als Vertreter fröhsukzessionaler Baumarten, ein sehr begrenztes Zeitfenster (VANSELOW 1949). Der nachfolgende Abschnitt 4.2.5.1 dient der abschließenden Bewertung des Verjüngungspotenzials von *B. pendula* unter den standörtlichen und bestandesbezogenen Gegebenheiten des Untersuchungsgebietes, um letztendlich Schlussfolgerungen für die waldbauliche Praxis ableiten zu können (Abschnitt 4.3, S. 332).

#### **4.2.5.1 Bewertung des Verjüngungspotenzials von *B. pendula***

Auch für eine abschließende Bewertung des Verjüngungspotenzials von *B. pendula* im Untersuchungsgebiet ist es sinnvoll einzelne Entwicklungsstadien zu berücksichtigen. Ein solches Vorgehen bietet die Möglichkeit besonders kritische Stadien mit überproportional hohen Verlusten zu benennen, aber auch die Beeinflussbarkeit der Mortalitätsursachen abzuschätzen. Mit der Kenntnis erfolversprechender Regulationsmechanismen verbindet sich die Ableitung einer praktikablen Verjüngungsförderung. Jene Strategien, die vor allem als wald-

baulich relevant für das Untersuchungsgebiet einzustufen sind, werden im Abschnitt 4.3 vorgestellt. Im Rahmen verjüngungsökologischer Betrachtungen wird der Verjüngungserfolg häufig durch die Angabe der Übergangswahrscheinlichkeiten oder relativer Überganganteile zwischen den Stadien quantifiziert. Dieser Weg wurde u. a. von KOBE et al. (1995), SOLOMON & LEAK (2002), NAKASHIZUKA (2001) und KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003) beschritten. Das empirische Datenmaterial, welches die Grundlage dieser Betrachtungen bildet, ist auch in den genannten Modellansätzen von unterschiedlicher Güte und beruht zu großen Teilen auf Angaben, die losgelöst von den eigenen Untersuchungsflächen und Versuchsanlagen aus der Literatur entnommen wurden.

Auch die eigenen Untersuchungen weisen Defizite durch die eingeschränkte zeitliche Auflösung der Keimlings- und Verjüngungsdaten unter Bestandesbedingungen auf. Aus diesem Grund enthält das nachfolgende Flussdiagramm lediglich die relativen Angaben quantitativer Übergänge in das jeweils nächste Entwicklungsstadium. Die Untersuchungen unter Bestandesbedingungen sind dabei durch die Ergebnisse des Mitscherlich-Gefäßversuchs repräsentiert. Dieser Versuchsansatz bildet, trotz seiner methodischen Einschränkungen die Verhältnisse unter Freiflächenbedingungen ab. Die Unterschiede zwischen den Bodendeckungsvarianten werden ebenfalls dargestellt (Abbildung 90). Außerdem sind die geringen Anteile erfolgreich gekeimter und sich als Keimling fortentwickelnder Sand-Birken erkennbar. Insgesamt werden in keinem anderen Entwicklungsstadium des Verjüngungszyklus ähnlich hohe Mortalitätsraten erreicht. Des Weiteren zeigen sich noch einmal die besonders großen Unterschiede in den Übergängen der Freiflächenvarianten (Mitscherlich-Gefäßversuch). Im Gegensatz dazu sind die Ergebnisse der bestandesbezogenen Erhebungen insgesamt ausgeglichener.

Unterlegt man die Diasporenproduktion eines Samenbaumes beispielsweise mit einem konkreten Wert von **(1) 5.000.000 Diasporen**, dann ergeben sich für die einzelnen Stadien des Verjüngungszyklus etwa folgende Wertebereiche: **(2) Anteil freigesetzter und äußerlich unbeschädigter Diasporen 4.750.000 - 4.600.000**, **(3) Keimung & Keimlinge 237.500 - 46.000**, **(4) Sämlinge 97.375 - 920** und **(5) Verjüngungspflanzen älter als 1 Jahr 93.480 - 147**. Diese Angaben besitzen keinen Flächenbezug, zeigen dennoch, dass allein durch den Einfluss der Bodendeckungsvarianten und den daraus resultierenden Umweltbedingungen sowie Ressourcen (Strahlung, Wasser, Nährstoffe) erhebliche Unterschiede des Verjüngungserfolgs zu verzeichnen sind. Aus den umfangreichen Diskussionen zur räumlichen Verteilung der Diasporen lässt sich eine extreme Verringerung dieser Werte mit zunehmender Ent-

fernung vom Samenbaum prognostizieren. In einer Entfernung > 50 m treten nur noch geringe Diasporendichten auf (siehe auch Abschnitt 4.2.2.2, S. 263). Die Wahrscheinlichkeit für eine, von 50 oder 100 Sand-Birkendiasporen [m<sup>2</sup>] das Stadium einer 6jährigen Verjüngungspflanze zu erreichen, läuft in diesen Bereichen gegen Null.

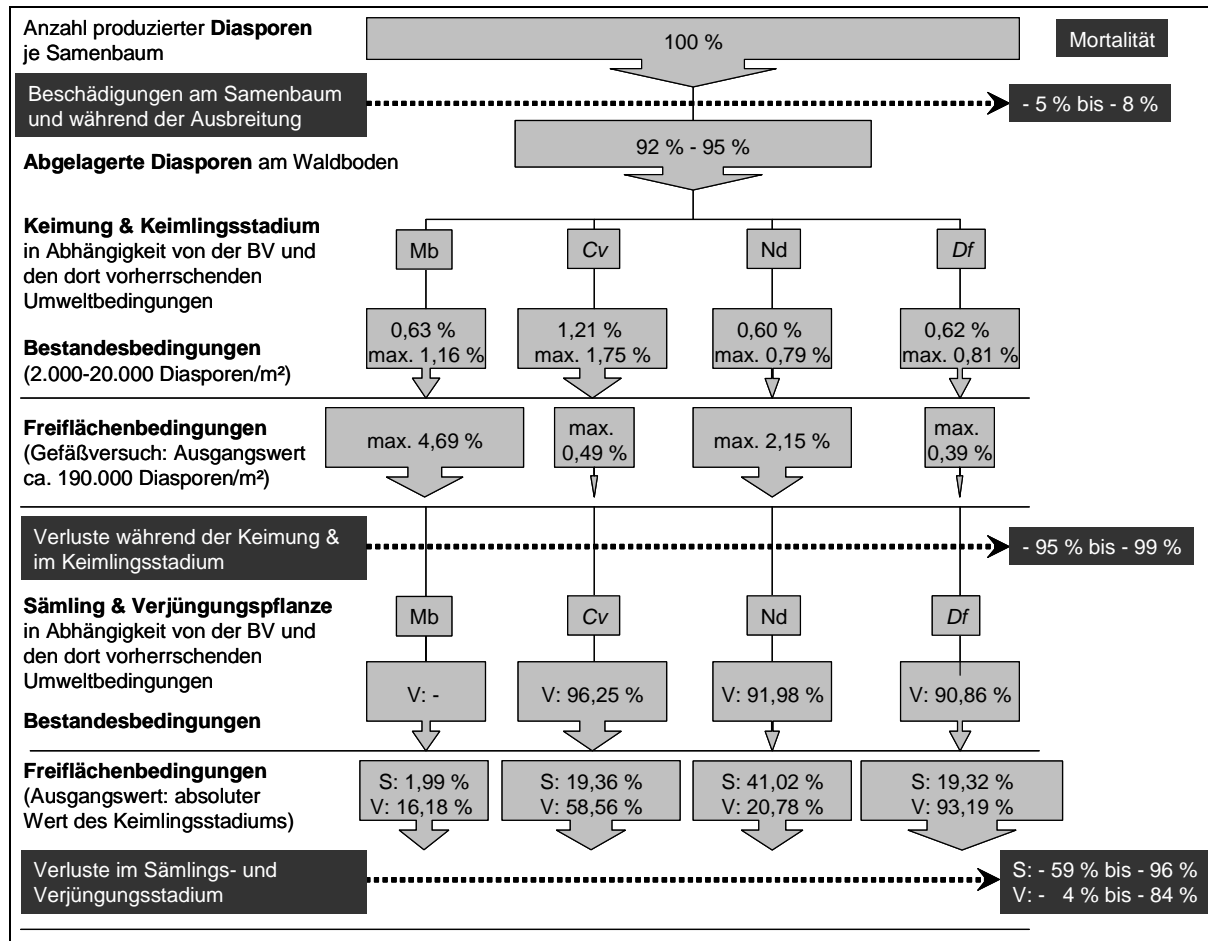


Abb. 90: Flussdiagramm zur Darstellung relativer Anteile von Sand-Birken (Diasporen, Keimlinge, Sämlinge, Verjüngungspflanzen), die das jeweils nachfolgende Entwicklungsstadium erreichen. Dunkel unterlegt sind die Mortalitätsanteile des jeweiligen Entwicklungsstadiums unter Bestandes- und Freiflächenbedingungen (Mitscherlich-Gefäßversuch). Mit *max.* wird der höchste Datenwert für *B. pendula* innerhalb der Bodendeckungsvarianten Mb, Cv, Nd und Df bezeichnet.

Wenn man bedenkt, dass im Rahmen dieser Arbeit nur ein Teil der vorkommenden Mortalitätsursachen und Risiken erfasst werden konnten, ist unter natürlichen Bedingungen von noch höheren Ausfallraten auszugehen (HERLING 2005, WILLOUGHBY et al. 2007). Abschließend bleibt der relative Vorteil freiflächenähnlicher Bedingungen für den quantitativen Verjüngungserfolg hervorzuheben. Abbildung 90 verdeutlicht nochmals die konkurrenzbedingte Einschränkung, trotz ausreichender Strahlungsverfügbarkeit, da die untersuchten Grasarten *D. flexuosa* und *C. villosa* in gleicher Weise von den vorteilhaften Bedingungen profitieren. Insbesondere die Übergänge von der abgelagerten Diaspore in das Keimlings-

stadium belegen die Vorteile der grasfreien Bodendeckungsvarianten (Mb und Nd). Der unmittelbare Vergleich zwischen den Übergängen in das Stadium der etablierten Verjüngungspflanzen unter Bestandesbedingungen und im Gefäßversuch ist jedoch kaum möglich, da die Verjüngungspflanzen der Aufnahmeplots ein breiteres Altersspektrum repräsentierten (2 - 6 Jahre). Aufgrund der geringen Stichprobe in den Alterstufen 2 und 3 wurde daher auf eine entsprechende Trennung verzichtet.

Insgesamt ist das Verjüngungspotenzial von *B. pendula* im Untersuchungsgebiet als hoch einzuschätzen. Die Präsenz und Diasporenproduktion der Samenbäume stellt dabei den „Motor“ für den gesamten Verjüngungszyklus dar. Die vorgefundenen Verjüngungssubstrate und die daraus resultierenden Mortalitätsraten reihen sich in die Erkenntnisse aus anderen Untersuchungsgebieten ein. Der folgende Abschnitt 4.3 diskutiert dennoch Möglichkeiten zur Verbesserung dieses Verjüngungspotenzials und einer gezielten waldbaulichen Steuerung.

#### **4.3 Schlussfolgerungen für die waldbauliche Praxis**

In der vorliegenden Arbeit wurden Teilaspekte zum Verjüngungszyklus und speziell zur Verjüngungssituation von *B. pendula* im Gebiet des Tharandter Waldes bearbeitet, die eine Vielzahl von Anknüpfungspunkten für die waldbauliche Praxis bieten. Ein wesentlicher Behandlungsschwerpunkt zielte auf die Mischungssituation der vorhandenen Sand-Birken-samenbäume inmitten fichtendominierter Altbestände ab. Das zuvor dargestellte Flussdiagramm verdeutlichte die Steuerungsfähigkeit des Diasporeneintrags über die Samenbäume, da der Verlust von Diasporen am Samenbaum und während der Ausbreitung im Vergleich zu den übrigen Entwicklungsstadien als gering einzuschätzen ist. In der Vergangenheit bestand diese waldbauliche Steuerung zumeist in einer Entnahme aller Birken, die im Zuge der Nadelbaumkulturen und der flächigen Bodenverwundung gute Etablierungsbedingungen vorfanden (HEGER 1952, FIEDLER 1962). Zudem wurde der Verjüngungsvorteil für *B. pendula* durch die Beseitigung der Konkurrenzvegetation (auch gegenüber der Begleitvegetation wie *Calamagrostis* spp.) und die intensive Flächenbearbeitung automatisch gestärkt (LIEFFERS & STADT 1994). Vor dem Hintergrund der gegenwärtigen finanziellen und personellen Ausstattung forstlicher Betriebe erscheinen weder die flächige Bodenbearbeitung noch die vollständige Entnahme flächig eingemischter Birkenaturverjüngung gerechtfertigt. Vielmehr gilt es waldbauliche Steuerungsmöglichkeiten für das Verjüngungspotenzial von *B. pendula* zu finden. Diese sollten die Option zur Nutzung bei unkalkulierbaren Störungsereignissen sichern, jedoch gleichzeitig einen gewissen Grad räumlicher und zeitlicher Steuerung zulassen. Ein Ansatz, der bereits bei GAYER (1886) und KÖSTLER (1953) zu finden ist und von

WAGNER (2004) um Aspekte waldbaulich begründeter Funktionalität ergänzt wurde. Mit der Feststellung: „[...] Nachhaltigkeit erfordert also Waldzustände, die - nach möglichst gering zu haltenden vorbereitenden Arbeiten - eine wie auch immer geartete Funktionserfüllung in der Zukunft erlauben“ wird von WAGNER (2004) ein Vorgehen beschrieben, das Extreme in der Behandlung ablehnt, um auch künftigen Generationen eine risikoarme, waldbauliche Handlungsfreiheit zu garantieren. Bezogen auf die Baumart Sand-Birke ergeben sich somit Behandlungskonzepte, die eine gezielte und vor allem frühe Förderung mindestens trupp- bis gruppenweise eingemischter Individuen anstreben sollten. Es ist müßig in diesem Zusammenhang über vergleichsweise schlechte Vermarktungschancen für Sand-Birken im Untersuchungsgebiet zu diskutieren, wenn diese durch seneszenzbedingte Entwertungen verursacht sind (MATHEIS & WILHELM 2002). Das Charakteristische einer Pionierbaumart besteht - wie allgemein bekannt - in einem vergleichsweise kurzen Lebensalter gepaart mit geringer Konkurrenzfähigkeit (GIMINGHAM 1984, PERALA & ALM 1990, ATKINSON 1992). Daher muss insbesondere aus wirtschaftlichen Gründen eine äußerst frühe Förderung der Vitalität und des Wachstums qualitativ guter Individuen erfolgen. Dies gilt umso mehr, wenn *B. pendula* mit einer Halbschattbaumart wie *P. abies* gemischt ist. Diese Situation ist speziell im Tharandter Wald sehr häufig vorzufinden. Die kontinuierliche Handhabung größerer Mischungseinheiten erscheint vor dem Hintergrund immer größer werdender Betreuungsaufgaben der örtlichen Wirtschaftler ein praktikablerer Ansatz als die einzelbaumweise Selektion ausgewählter Sand-Birken in sonst homogenen Fichtenbeständen (SPELLMANN 1995).

So genannte „Randlinieneffekte“, die eine Einschätzung des vorherrschenden Konkurrenzdrucks im Kronenraum ermöglichen, werden auf diese Weise deutlich reduziert (KRISSEL & MÜLLER 1990). Darüber hinaus ist sicherzustellen, dass die ausgewählten Samenbäume der Sand-Birke in ihrer soziologischen Stellung innerhalb des Bestandesgefüges kontinuierlich den vorherrschenden und herrschenden Bestandesgliedern (Baumklassensystem nach KRAFT 1 und 2) angehören (HARVEY et al. 2002, RÖHRIG et al. 2006). Aus den nachgewiesenen Zusammenhängen zwischen Kronenraum, Dimension des Schaftes und Konzentration des Fruchtbehangs in den konkurrenzfreien unbeschatteten Außenbereichen der Krone, lässt sich eine erste altbaumbezogene Steuerungsmöglichkeit für das Vorkommen von *B. pendula* ableiten. Neben der gezielten Förderung bietet sich für die entgegengesetzte Strategie auch der Weg einer gezielten Unterdrückung an, der jedoch gleichzeitig die bereits erwähnte Option zur Nutzung dieser Baumart in Störungsfällen extrem reduziert oder vollkommen ausschließt. Der letztere Weg wird in der Praxis häufig in der Befürchtung beschritten, die Pionierbaumart in ihrem unkontrollierten und dominanten Vorkommen zu einem späteren

Zeitpunkt nicht mehr regulieren zu können. Auch in dieser Hinsicht bietet die vorliegende Arbeit mehrere Ansatzpunkte, die je nach Entwicklungsstadium in eine zielorientierte waldbauliche Steuerung der Verjüngung münden. Weitere Informationen zum räumlichen Verjüngungspotenzial bieten die Untersuchungen zur Diasporenausbreitung. Die einfachen Beispielszenarien zur räumlichen Ausbreitung der Diasporen von *B. pendula* im Abschnitt 4.2.2.2 (S. 263) belegen deutlich ausgeprägte Richtungseffekte, die hauptsächlich auf den Windeinfluss (Windrichtung und Windgeschwindigkeit) zurückzuführen sind. Entgegen der weit verbreiteten Ansicht extremster Ausbreitungsdistanzen hat sich ferner gezeigt, dass Bereiche mit besonders hoher Diasporenkonzentration lediglich in einem Umkreis von 30 m bis 50 m um den Samenbaum vorzufinden sind. Das so genannte Konzentrationsmaß  $k$ , das für den anisotropen (richtungsabhängigen) Modellansatz Verwendung fand, verstärkt den Eindruck kleinflächiger Konzentration besonders hoher Diasporendichten. Gleiches gilt für die isolinienbasierten Darstellungen der Diasporenverteilungen in den Beständen (siehe Abschnitt 3.3.3.2, S. 100). BJORKBOM (1971) und ARADÓTTIR et al. (1997) betonen in ihren Arbeiten zur Diasporenausbreitung von *Betula* spp. die Notwendigkeit gewonnene Erkenntnisse zwingend in die waldbauliche Planung und vorhandene Managementkonzepte einfließen zu lassen. Diese Konzepte zielen wiederum auf eine genaue Betrachtung der Samenbäume ab, da deren Position und Verteilung innerhalb einer Bestandesfläche oder eines Waldgebietes über jene Bereiche entscheiden, auf denen mit einem verstärkten Anflug von *B. pendula* zu rechnen ist. Die zuvor beschriebenen Samenbaumaggregate bieten hier erneut die Möglichkeit einer guten Einschätzung der Ablagerungswahrscheinlichkeit bei gegebener Hauptwindrichtung, sodass vergleichsweise leicht zu bestimmen sein wird, ob innerhalb der Bestandesflächen oder darüber hinaus mit einem entsprechenden Diasporenanflug zu rechnen ist. Diese Vorgehensweise findet seit langer Zeit in allen klassischen Verjüngungsverfahren, die vorrangig mit schwersamigeren Baumarten arbeiten Verwendung (EBERHARD 1922, VANSELOW 1949, MOSANDL 1984, FLEDER 1987, WAGNER 1999). Umso erstaunlicher ist es, dass samenbaumbezogene Verfahren bei anderen anemochor verbreiteten Baumarten wie beispielsweise Kiefer oder Lärche als anerkannte Waldbautechnik praktiziert werden (WIEDEMANN 1948, LÜPKE & RÖHRIG 1972, KELLOMÄKI et al. 1987), während ein derartiges Vorgehen für *Betula* spp. offensichtlich als nicht praktikabel gilt. Die Optimierung der Samenbaumposition mit Blick auf eine bestimmte Bestandes- oder Waldflächensituation und ein konkretes Verjüngungsziel sollten demnach angestrebt werden (GRAICHEN 2008, WAGNER 2008). Mit der gleichmäßigen Verteilung der Samenbäume auf einer Bestandesfläche eröffnet sich die Option ebenso gleichmäßige Verjüngungsbereiche zu initiieren, wenn die entscheidenden

Einflussfaktoren (z. B. Strahlungsverfügbarkeit und Altholzwurzelkonkurrenz) ebenfalls homogen sind. In den in Auflösung befindlichen Fichtenreinbeständen bestehen erfahrungsgemäß große Unterschiede im Kronenschluss und den daraus resultierenden Bedingungen am Waldboden (KÜBNER 1991, PUHE 1994, HUTH & WAGNER 2006). In Abhängigkeit von der Größe vorhandener Störungsbereiche, die sowohl anthropogenen als auch natürlichen Ursprungs sein können, breiten sich vorrangig *C. villosa* und die Verjüngung von *P. abies* aus. Die vorliegenden Ergebnisse belegen vergleichsweise geringe Verjüngungsdichten von *B. pendula* in diesen Bereichen. Eine Kombination aus Bodenverwundung und ausreichend großen Kronendachlücken bietet besonders vorteilhafte Bedingungen für die Etablierung von *B. pendula*. Die hohe Konkurrenzfähigkeit von *C. villosa* und *D. flexuosa* erweist sich in diesen Bestandesbereichen auch für die Sand-Birke als Verjüngungshemmnis. In dieser Hinsicht entscheidet wiederum die vorhandene Diasporendichte über das zahlreiche Auflaufen der Verjüngung, die sich aufgrund der erhöhten Strahlungsverfügbarkeit in den Bestandeslücken vergleichsweise gut entwickelt, wenn sie sich in der oberirdischen Konkurrenz gegenüber *C. villosa* durchsetzen kann. Eine nutzbare Vorverjüngung mit Sand-Birke in diesen vorhandenen Störungsbereichen anfälliger Fichtenforste zu etablieren, bietet die Möglichkeit biologische Rationalismen zu nutzen (MITCHELL et al. 2002). Auf diese Weise entstehen strukturierte Bereiche in einem sonst homogenen Bestandesgefüge, die sich auch durch die Integration einer Mischbaumart als vorteilhaft für das Bodengefüge, die Artenvielfalt der Bodenvegetation und die zukünftige Bestandesstabilität erweisen wird (SAETRE 1998, SAETRE 1999, RYDGREN et al. 1998, ØKLAND 1999, ØKLAND et al. 2003, RYDGREN et al. 2004, KREYER & ZERBE 2006, TISCHER 2009). Hat sich eine ausreichend dichte Vorverjüngung in den Bestandeslücken etabliert, so sollte diese ebenso gefördert werden wie dies bei anderen Baumarten häufig mit großem Aufwand praktiziert wird. Eine einseitige Steuerung der Naturverjüngung zu Gunsten flächig auflaufender Fichtennaturverjüngung führt auch in der nächsten Generation zu den überwunden geglaubten Problemen auf diesen flachgründigen und wechselfeuchten Standorten. Die Zielsetzungen nachhaltiger Bestandeswirtschaft bleiben auf diese Weise ebenfalls unerreichbar (STÄDTLER 1998, THOMASIU 1999, SPELLMANN 2001, VOLZ 2006, WAGNER 2006). Darüber hinaus zeigen die Ergebnisse äußerst moderate Verjüngungsdichten für *B. pendula* in den untersuchten Fichtenbeständen, die keinerlei Anlass zur Regulation gegenüber anderen Verjüngungsbaumarten geben. Das „ungeregelte“ Verjüngungspotenzial der Sand-Birke entfaltet sich erst bei der Entstehung von Freiflächen und sollte auch in diesen Fällen in seiner vielfach positiven Wirkung genutzt werden (HEGER 1952, HERING 1997, FISCHER 1998, KOCH & BRANG 2005, LEDER 2007). In

diesem Zusammenhang bleibt anzumerken, dass nicht die Sand-Birke als Problem entstandener Freiflächen anzusehen ist.

Vielmehr stellen die ungeeignete Baumartenwahl, fehlende Strukturen und eine mangelhaft ausgebildete Einzelbaumstabilität das Resultat einer über lange Zeiträume praktizierten, einseitig ausgerichteten Bestandesbehandlung dar (BLANCKMEISTER 1962).

#### 4.4 Ausblick

Die vorliegende Arbeit stellt einen Fundus dar, der verjüngungsökologisch relevante Aspekte zusammenführt, um den waldbaulich geregelten Umgang mit einer Pionierbaumart wie *B. pendula* anzuregen. Das übergeordnete Ziel, die entscheidenden Stadien im Verjüngungszyklus der Sand-Birke möglichst umfassend abzubilden, kann als nur bedingt erreicht angesehen werden. Dies gilt insbesondere für die zeitliche Auflösung der Untersuchungseinheiten in den Verjüngungsstadien Keimling, Sämling und etablierte Verjüngungspflanze. Für eine zusammenhängende Modellierung des Verjüngungszyklus und das Erreichen ausreichender Vorhersagegenauigkeiten erscheint eine durchgehend hohe Präzision in den zeitlichen Betrachtungseinheiten zwingend notwendig, da die Dynamik von Verjüngungsprozessen besonders hoch ist (HARPER 1977). GIBSON (2006) zeichnet in seinen theoretischen Überlegungen zum methodischen Vorgehen ein klares Bild, das die Konstruktion von einzelstadienbezogenen *“life tables“* als notwendig erachtet. Der bisher erfolgreich beschrittene Weg extremer Vereinfachung der Zusammenhänge, um Prozesse nachvollziehen und modellhaft beschreiben zu können, sollte nun mit empirischen Daten unterlegt werden. Dazu bietet es sich an, das Hauptaugenmerk erneut auf Einzelbestandteile zu lenken, die bisher weitgehend unberücksichtigt geblieben sind. Im Falle der Sand-Birke sind beispielsweise Fragen der Lagerungsfähigkeit von Diasporen unter Bestandesbedingungen noch immer unbeantwortet oder sehr widersprüchlich (THOMPSON & GRIME 1979, GRANSTRÖM 1987). Gleiches gilt für die gelenkte Naturverjüngung unter Freiflächenbedingungen, die häufig nicht in der gewünschten Form gelingt und mit den Worten von GUERDAT (1997, S.44) umschrieben werden kann: *„Warum die Birke in diesem Versuch so schlecht gekeimt hat, ist die Hauptfrage dieses Versuchs. Normalerweise verjüngt sie sich in der Natur in sehr grossen Mengen problemlos“*. Die immer wieder vorgefundene Ablehnung gegenüber dieser Baumart zeugt zumeist von Unsicherheit und Unkenntnis im waldbaulichen Umgang. Angesichts unsicherer Prognosen der klimatischen Entwicklung und daraus resultierender Strategien zur Baumartenwahl sollten Pionierbaumarten eine hohe Priorität in der waldbaulichen Akzeptanz erhalten. Sie werden aufgrund ihrer ökologischen Anpassung an unvorhergesehene Störungen



dafür Sorgen, dass der Ausfall anderer Baumarten, die an klimatische und standörtliche Extreme in weitaus geringerem Maße adaptiert sind, kompensiert wird. Angesichts steigender Unsicherheit in den waldbaulichen Behandlungsstrategien und aus Gründen der Risikominimierung gilt es das Baumartenspektrum nicht nur zu erweitern, sondern auch aufrecht zu erhalten (IRRGANG 2002, WAGNER & FISCHER 2007). Aus den genannten Gründen ist die Sand-Birke in vielfacher Hinsicht eine zukunftsfähige Baumart. Es ist unsere Aufgabe herauszufinden, was sie letztendlich dazu befähigt sich unter extremen Bedingungen so erfolgreich zu verjüngen (HANNERZ & HÅNELL 1997). Im Sinne GAYERS, der bereits 1886 feststellte, dass „Mischwald“ allen „Zeitläufen gerecht“ ist, sollte die freiflächenorientierte Verjüngung von *B. pendula* durch weitere waldbauliche Behandlungsstrategien ergänzt werden. Die erfolgreiche Integration von Pionierbaumarten in bestehende Bestandesgefüge stellt einen zukunftsfähigen Weg dar, um dem angestrebten Nachhaltprinzip tatsächlich gerecht zu werden.

## 5 Zusammenfassung

### Ziele der Arbeit

Das primäre Ziel der vorliegenden Arbeit bestand in einer möglichst umfassenden Beschreibung einzelner Entwicklungsstadien im Verjüngungszyklus von *Betula pendula* Roth. Dabei waren die lokalen Bestandes- und Standortbedingungen im Untersuchungsgebiet in besonderer Weise zu berücksichtigen. Des Weiteren sollten Optionen zur waldbaulichen Integration der Sand-Birkenverjüngung in bestehende Behandlungskonzepte für in Auflösung befindliche Fichtenaltbestände aufgezeigt werden.

### Untersuchungsgebiet

Der Tharandter Wald liegt im Freistaat Sachsen (50° 55' - 50° 00' n. Br., 13° 25' - 13° 35' ö. L.) und umfasst eine Fläche von etwa 6.000 ha. Das von der Baumart Fichte dominierte Gebiet kolliner bis submontaner Höhenstufe (350 - 420 m ü. NN) wird der „Unteren Nordostabdachung des Erzgebirges“ zugeordnet. Als Untersuchungsflächen wurden wechselfeuchte (wechselfrische) Standorte mittlerer Trophie gewählt, die von einschichtigen Fichtenbeständen in einem Alter von  $\geq 80$  Jahren bestockt waren. Einzelne bis truppweise eingemischte Samenbäume der Sand-Birke (*B. pendula*) bildeten eine Grundvoraussetzung für die Flächenauswahl.

### Methodisches Vorgehen

Das methodische Vorgehen konzentrierte sich auf die verjüngungsökologisch relevanten Entwicklungsstadien (fruktifizierender Samenbaum, Diaspore, Keimling, Sämling und etablierte Verjüngungspflanze) der Sand-Birke. Die Wachstumsparameter der vorhandenen Samenbäume wurden durch Untersuchungen zum Fruchtbehang unterlegt. Der mehrstufige Versuchsansatz zur Erfassung einzelner Verjüngungsstadien stützte sich auf Bestandesaufnahmen, Gefäß- und Laborversuche. Erhebungen auf Bestandesebene erfassten die Diasporenausbreitung mithilfe von Samenfallen und dokumentierten die Keimlings- und Verjüngungsstadien von *B. pendula* auf entsprechend etablierten Aufnahmeplots (1 m x 1 m). Darüber hinaus umfassten die Aufnahmen Strahlungs- und Feuchtemessungen und die Charakterisierung der Bodenvegetation. Für die Einschätzung des mikrostandörtlichen Umfeldes wurden exemplarisch Bodendeckungsvarianten (Mineralboden, Nadelstreuauflage, *Calamagrostis villosa* CHAIX (GMEL.) und *Deschampsia flexuosa* L. (TRIN.)) ausgewählt, die als besonders repräsentativ für reine Fichtenbestände des Erzgebirges gelten. Für die räumliche Modellierung der Diasporen und Keimlinge auf Bestandesebene stand das Programm WALDSTAT (NÄTHER & WÄLDER 2003) zur Verfügung. Im Rahmen des Mitscherlich-Gefäßversuchs wurden gleichermaßen quantitative und qualitative Entwicklungen von Sand-Birkenkeimlingen und -sämlingen erhoben. Der Einfluss ausgewählter Bodendeckungs-

varianten wurde in diesen Betrachtungen berücksichtigt. Neben zahlreichen Pflanzenparametern (Spross-, Blatt- und Wurzelentwicklung, Allokationen, Allometrien) waren kleinstandörtliche und räumliche Verteilungen dieser Verjüngungspflanzen von vorrangiger Bedeutung. Als Verteilungs- und Konkurrenzmaße auf Ebene des Mikrostandortes dienten Tessellationsmodelle, der Aggregationsindex nach CLARK & EVANS, der GINI-Koeffizient und das “*Constant Yield Law*“.

### Ergebnisse

➤ Die Erfassung der **Samenbaumparameter** von *B. pendula* führte zu flächenspezifischen und signifikanten Unterschieden in der Dimension, Höhe und soziologischen Stellung. Für die Darstellung der Durchmesser-Höhenverteilungen erwiesen sich logarithmische und quadratische Funktionen gleichermaßen als geeignet. Das Kronenprozent erreichte im Mittel Werte zwischen 37 % und 49 %. Die einzelnen Kronenparameter (Kronendurchmesser, Kronenlänge und Kronenmantelfläche) zeigten straffe lineare Zusammenhänge. Innerhalb der Kronenstrukturen (z. B. Blatt- und Zweigtrockenmasse) ließen sich zum Teil allometrische Beziehungen nachweisen. Im Rahmen der Vollbaumberntung war ein durchmesserabhängiger Fruchtbehang nachweisbar, der für den Einzelbaum eine Anzahl zwischen 2,3 und 4,2 Millionen Diasporen erreichte.

➤ Mit den Erhebungen zur zeitlichen **Ausbreitungsdynamik** der Diasporen waren durch mehrjährige Untersuchungszeiträume, auch für eine Pionierbaumart wie *B. pendula*, stärkere Samenjahre nachzuweisen. Die räumliche Modellierung der anemochoren Diasporenausbreitung belegte erwartungsgemäß bessere Modellanpassungen für den anisotropen (richtungsgebundenen) Modellansatz. Dennoch zeichneten sich sowohl jahres- als auch flächenspezifisch deutliche Unterschiede in der Modellgüte ab. Als maximale Diasporendichte pro m<sup>2</sup> wurde ein Wert von 20.700 Diasporen ermittelt. Die mittleren Ausbreitungsdistanzen (MDD - “*Mean Dispersal Distances*“) lagen nach Modellschätzung für die gesamten Beprobungszeiträume und unter Berücksichtigung aller Versuchsflächen zwischen 37 m und 90 m. Die durchschnittliche Diasporenproduktion eines Einzelbaumes lag nach Angaben des Modells in einem Bereich von 180.000 bis 7.400.000. Die Qualitätsansprache an den Diasporen ergab einen Anteil von etwa 5 % bis 8 % äußerlich Schadhafte. Der unmittelbare Windeinfluss auf Hauptausbreitungsrichtung und -entfernung konnte ebenfalls nachgewiesen werden.

➤ Untersuchungen zum **Keimlingsstadium** zeigten deutliche Abhängigkeiten zwischen den ausgewählten Bodendeckungsvarianten, der Keimlingsdichte und dem Keimlingswachstum. Sand-Birkenkeimlinge waren sowohl unter Bestandesbedingungen als auch unter den freiflächenähnlichen Bedingungen des Mitscherlich-Gefäßversuchs auf der Variante mit Mine-

ralboden besonders dicht aufgelaufen, blieben jedoch stark in ihrer weiteren Entwicklung zurück. Als besonders wüchsig erwiesen sich Keimlinge auf den Bodendeckungsvarianten mit Nadelstreuauflage und in *D. flexuosa*. Sand-Birkenkeimlinge der Bodendeckungsvarianten ohne Konkurrenz durch Bodenvegetation (Mb, Nd) besaßen eine längere Hauptwurzel und eine höhere Wurzelmasse (56 % - 60 % der Gesamtmasse). Die oberirdische Allokation (Blatt- und Sprossmasse) fiel hingegen für Sand-Birkenkeimlinge in den Bodendeckungsvarianten mit *C. villosa* und *D. flexuosa* höher aus. Verteilungs- und Konkurrenzenerhebungen in den Gefäßversuchen erbrachten signifikante Zusammenhänge zwischen Keimlingsdichte, Standraum und Wachstum der Einzelpflanze.

➤ Das **Sämlingsstadium** und die älteren Verjüngungspflanzen wiesen einen deutlichen Rückgang in der Mortalität auf. Die Erhebungen im Bestand ergaben ein unterschiedliches Durchschnittsalter für Sand-Birken auf den einzelnen Bodendeckungsvarianten (*C. villosa* 7,6 Jahre, *D. flexuosa* 6,2 Jahre und Nadelstreu 4,7 Jahre). Die wachstumsrelevanten Umweltbedingungen wie Strahlungsverfügbarkeit, Feuchteregime und Entfernung zum nächsten Altbaum unterschieden sich außerdem in Abhängigkeit von den als repräsentativ eingestuften Bodendeckungsvarianten unter Bestandesbedingungen. Das bestandesbezogene Wachstum der Sand-Birken in einem Alter von 2 bis 6 Jahren ließ sich durch eine exponentielle Funktion mit hoher Anpassungsgüte ( $p \leq 0,000$ ) abbilden. Innerhalb des Mitscherlich-Gefäßversuchs haben sich ebenfalls Unterschiede in der Individuendichte, den Mortalitäts- und Wachstumsraten in Abhängigkeit von den Bodendeckungsvarianten ausgebildet. Höchste Verjüngungsdichten wurden nach einem 2,5jährigen Entwicklungszeitraum auf der Bodendeckungsvariante Nadelstreuauflage erreicht. Die Allokationen in der Trockenmasse näherten sich hingegen in den unterschiedlichen Varianten stärker an. Ein dichteabhängiges Wachstum konnte in der letzten Aufnahme nicht mehr nachgewiesen werden.

Abschließend bleibt festzuhalten, dass die ermittelten Untersuchungsergebnisse in Abhängigkeit vom jeweiligen Verjüngungsstadium die zeitliche und räumliche Präsenz, Konkurrenz- und Entwicklungsfähigkeit der Sand-Birke in Fichtenaltbeständen des Tharandter Waldes charakterisieren. Sie belegen eine kleinstandörtliche Heterogenität in den untersuchten Beständen, die sich nachhaltig auf die Etablierung der hier untersuchten Pionierbaumart auswirkt. Anhand der räumlichen Modellierung lässt sich die zu erwartende Verteilung von Diasporen und Keimlingen in Abhängigkeit von den Positionen der Samenbäume prognostizieren. Insgesamt ergibt sich aus den vorliegenden Ergebnissen ein vergleichsweise hohes Verjüngungspotenzial für *B. pendula*, das sich durch waldbauliche Maßnahmen effizient nutzen ließe. Ein detailliertes Wissen über die einzelnen Verjüngungsstadien bietet zudem die Möglichkeit einer gezielten waldbaulichen Steuerung der Baumart und zur Risikoabschätzung des Verjüngungserfolgs unter den gegebenen Rahmenbedingungen. Bei

einer wachsenden waldbaulichen Unsicherheit im Umgang mit unterschiedlichsten Klimaprognosen, die sich in ihrer Wirkung regionalspezifisch erheblich unterscheiden können, sollte die Sand-Birke als Misch- und Vorwaldbaumart unbedingt berücksichtigt werden. Um dem viel zitierten Anspruch an die Nachhaltigkeit waldbaulichen Handelns gerecht zu werden, muss die Option zur Integration von *B. pendula* gewährleistet bleiben, auch für künftige Generationen und bei sich wandelnden Ansprüchen an den Wald.

## 6 Summary

### Objectives

The main goal of this study was to describe comprehensively the particular stages of the regeneration cycle of *Betula pendula* Roth. Investigations were carried out in local stand and site conditions of a research area in South-East Germany (Tharandter Forest) are considered. In this context options for integrating Silver birch regeneration into silvicultural management concepts of old Spruce stands (*Picea abies* L.) with lacking vitality are pointed out.

### Research area

The Tharandter Forest is located (50°00'N, 13°35'E.) in Saxony (South-East Germany) with an area of around 6.000 ha. It is dominated by Norway spruce stands, and ranges from colline to submontane altitudinal belt (350 to 420 m a.s.l.). These sites are part of the northern declivity of the Ore Mountains. Mono-layered Norway spruce stands with soils of medium trophicity and well drained, but featured highly variable soil moisture levels during the growing season were selected for this study. The stand age was  $\geq 80$  years. Seed trees of Silver birch were mixed as single trees or small groups.

### Methodical aspects

The methodical work was concentrated on relevant regeneration aspects like fructification of seed trees, diaspores, seedlings, saplings and established regeneration of Silver birch. Growth parameters of seed trees and the amount of fructification were used to quantify allometric relationships. The multi-level research design was based on measurements under stand conditions, pot and laboratory experiments. Seed traps and plots (1m x 1m) were located in spruce stands with regard to different stages of Silver birch development. Therefore micro-environmental growth conditions like soil humidity and photosynthetic active radiation were measured, and plants of ground cover characterized. As examples of ground cover variants with highest presence in homogeneous spruce stands mineral soil, needle litter, *Calamagrostis villosa* CHAIX (GMEL.) und *Deschampsia flexuosa* L. (TRIN.) were chosen. Using the program WALDSTAT (NÄTHER & WÄLDER 2003) spatial distribution of dispersed seeds (diaspores) and seedlings could be modelled. Additionally pot experiments were done to compare quantitative and qualitative development of birch seedlings between stand and open site conditions. Regeneration density, number of leaves, shoot and root growth and allocations were measured as important growth parameters to evaluate single plant development under different environmental conditions. Finally, spatial distribution of seedlings in microsites and intraspecific competition were calculated by tessellation models, aggregation indices after CLARK & EVANS, GINI-coefficient and 'constant yield law'.

### Main results

- Measurements on **seed trees** of *B. pendula* indicate stand specific differences significantly in dimension, height and biosocial position of trees within the birch population (crown classes). For specific height-dbh curves logarithmic and quadratic equations were adapted. The relative crown length for seed trees was between 37 % and 49 %. Allometric relationships between crown parameters (e.g. crown diameter, crown length and crown surface) were strongly correlated. In specific cases crown structures (e.g. dry mass of leaves and twigs) were also correlated, certainly with different grades. Direct seed counting of felled seed trees provided the relationships between dbh and number of seeds. Counted seeds for single Silver birch trees ranged between 2.300.000 - 4.200.000.
- As one result of seed trapping huge varieties in seed production of Silver birch were detectable between years with different seed potential. Spatial modeling of **seed dispersal** supported strong influences caused by wind (direction and speed). Hence, best fitted model estimations were found for anisotropic scenarios. The maximum in seed density was recorded with 20.700 seeds per m<sup>2</sup>. As data for 'Mean Dispersal Distances' (MDD) the program WALDSTAT calculated between 37 m and 90 m. Furthermore the amount of seeds produced by a single tree was estimated with 180.000 - 7.400.000 depending on dbh. Physical quality evaluations for seeds have shown a mean proportion of damaged and not germinable seeds between 5 % and 8 %.
- Direct effects of ground cover variants have been identified for **seedling** density and growth. Seedling density was highest on mineral soil for both, stand conditions and pot experiment, but these birch seedlings developed slowly compared with individuals in the other ground cover variants. The best growth was realized by birch seedlings in needle litter and *D. flexuosa*. Regarding to root length and mass, birches in ground cover variants without grass competition (mineral soil and needle litter) have shown a significant better development of underground parts. Root dry mass of these birch seedlings reached proportions between 56 % and 60 % of whole plant dry mass. By contrast the aboveground dry mass (leaves and shoot) was higher for birches competing with grasses. Overall results of birch seedling distribution and competition were significant correlations between densities, space, and growth per single plant.
- For **saplings** and established birch regeneration a notable decrease in mortality rates were found. According to regeneration analyses under stand conditions age distributions in Silver birch regeneration have been controlled by ground cover variants and their environment conditions. The average age of Silver birch seedlings was high in areas with *C. villosa* (7.6 years) and low in needle litter (4.7 years). Furthermore growth influencing environmental

conditions like light, humidity, and distance of old spruce trees have shown differences between variants in ground cover. The growth of regenerated Silver birches at the age of 2 to 6 years under those stand conditions can be described by an exponential function with high degree of adaptation ( $p \leq 0,000$ ). There were also differences in sapling densities, mortality and growth rates caused by ground cover variants in the pot experiments. After 2.5 years maximum regeneration densities in pots were registered on ground covers with needle litter. Allocations in regeneration dry mass were less influenced by ground cover variants than in previous stages. Density dependent growth rates could not be proved during last measurements.

Finally, the presented results provide the opportunity to characterize temporal and spatial presence of different regeneration stages of Silver birch, its potential of competition and further development in old Norway spruce stands of the Tharandter Forest. They document heterogeneous structures of micro-environmental conditions in these spruce stands, which have sustainable effects on regeneration establishment of this studied pioneer tree species. On the basis of spatial modeling it is possible to estimate spatial distribution of seeds and seedlings depending on seed tree positions. Overall the results involve a high potential of successful regeneration in Silver birch, which opens up promising vistas for silvicultural management. More detailed knowledge in particular regeneration stages induces possibilities for selective control in silviculture with Silver birch. Additionally, estimating the regeneration risks and the success under given surrounding conditions will be more precisely. Considering uncertainty in giving prognoses for climate change Silver birch should be integrated in silvicultural strategies because of its role as admixed tree species and pioneer crop combined with comparably high resilience against warming. In terms of silvicultural sustainability we have to secure all the alternatives for future generations to regenerate and integrate tree species. This seems to be more important under changing demands on forests and forest management.



## 7 Literaturverzeichnis

- AALTONEN, V.T. (1948): Boden und Wald. Unter besonderer Berücksichtigung des nordeuropäischen Waldbaues. Berlin: Parey, 457 S.
- ABATUROW, U.D.; SVORIKINA, K.W.; ILJUSCHENKO, A.F. (1982): Birkenwaldtypen in der südlichen Taiga. (Типы березовых лесов центральной части южной тайги). Moskau: Verlag der Wissenschaft, 153 S. (in Russisch)
- ACATAY, A. (1936): Untersuchungen über Menge und Güte des Samenansatzes in verschiedenen Kronenteilen einheimischer Waldbäume. Diplomarbeit an der TU-Dresden, Forstw., Tharandt, 53 S.
- ACATAY, A. (1938): Untersuchungen über Menge und Güte des Samenansatzes in verschiedenen Kronenteilen einheimischer Waldbäume. Tharandter Forstliches Jahrbuch **89**: 265-364.
- AHLGREN, C.E.; AHLGREN, I.F. (1981): Some effects of different forest litters on seed germination and growth. Canadian Journal of Forest Research **11**(3): 710-714.
- AHOLA, V.; LEINONEN, K. (1999): Responses of *Betula pendula*, *Picea abies*, and *Pinus sylvestris* seeds to red/far-red ratios as affected by moist chilling and germination temperature. Canadian Journal of Forest Research **29**: 1709-1717.
- AKAIKE, H. (1974): A New Look at the Statistical Model Identification. IEEE Transactions on Automatic Control **19**(6): 716-723.
- ALCANTARA, J.M.; REY, P.J.; VALERA, F.; SÁNCHEZ-LAFUENTE, A.M. (2000): Factors shaping the seedfall pattern of a bird-dispersed plant. Ecology **81**(7): 1937-1950.
- AMMER, CH. (1996): Konkurrenz um Licht - zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. Forstliche Forschungsberichte, Schriftenreihe der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Universität München und der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft **158**, 198 S.
- AMMER, CH. (2000): Untersuchungen zum Einfluss von Fichtenaltbeständen auf die Entwicklung junger Buchen. Berichte aus der Holz- und Forstwirtschaft, Aachen: Shaker Verlag, 185 S.
- AMMER, CH.; BRANG, P.; KNOKE, T.; WAGNER, S. (2004): Methoden zur waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen. Forstarchiv **75**(3): 83-110.
- AMMER, CH.; WAGNER, S. (2005): An approach for modelling the mean fine-root biomass of Norway spruce stands. Trees **19**: 145-153.
- AMMER, CH.; MOSANDL, R. (2007): Which grow better under the canopy of Norway spruce - planted or sown seedlings of European beech? Forestry **80**(4): 385-395.
- ANDERSON, M.C. (1964): Studies of the woodland light climate: I. The photographic computation of light conditions. Journal of Ecology **52**(1): 27-40.
- ANKER, P. (2002): The Context of Ecosystem Theory. Ecosystem **5**: 611-613.
- ANONYMUS (1985): Bjørk osp or Veiledning for det praktiske skogbruk. Institutt for Skogsskjøtsel Norges Landbrukshøgskole, 3. Auflage, 187 S.
- ANUTSCHIN, N.P. et al. (1965): Селекция быстрорастущих пород. Москва: Издательство "Лесная промышленность", 100 Стр.
- APHALO, P.J.; LEHTO, T. (2001): Effect of lateral far-red light supplementation on the growth and morphology of birch seedlings and its interaction with mineral nutrition. Trees - Structure and function **15**: 297-303.
- APHALO, P.J.; RIKALA, R. (2006): Spacing of silver birch seedlings grown in containers of equal size affects their morphology and its variability. Tree Physiology **26**: 1227-1237.
- ARADÓTTIR, Á.L.; ROBERTSON, A.; MOORE, E. (1997): Circular statistical analysis of birch colonization and the directional growth response of birch and black cottonwood in south Iceland. Agricultural and Forest Meteorology **84**: 179-186.
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (1980): Forstliche Standortsaufnahme. 4. Auflage, Münster-Hiltrup: Landwirtschaftsverlag.
- ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG-ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (2003): Forstliche Standortsaufnahme - Begriffe, Definitionen, Einteilungen, Kennzeichnungen, Erläuterungen. 6. Aufl., Eching bei München: IHW-Verlag, 352 S.
- ARCHIBOLD, O.W. (1989): Seed banks and vegetation processes in coniferous forests. In: LECK, M.A.; PARKER, V.T.; SIMPSON, L.R. (Eds.): Ecology of Soil Seed Banks. San Diego: Academic Press: 107-122.

- ARNBORG, T. (1946): Om vartbjorkens och glasbjorkens standortskrav. – Skogen: 163-165.
- ATKINSON, M.D. (1992): *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. Journal of Ecology **80**: 837-870.
- AUGSPURGER, C.K.; FRANSON, S.E. (1987): Wind Dispersal of Artificial Fruits Varying in Mass, Area, and Morphology. Ecology **68**(1): 27-42.
- AYDIN, M.; YNAG, S.L.; KURT, N.; YANO, T. (2005): Test of a simple model for estimating evaporation from bare-soils in different environments. Ecol. Model. **182**: 91-105.
- BALDOCCHI, D.; COLLINEAU, S. (1994): The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopies: spatial and temporal attributes. In: CALDWELL, M.M.; PEAREY, R.W. (Eds.): Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants-Ecophysiological Processes Above- and Below-Ground. San Diego, CA: Academic Press: 21-72.
- BALSBERG-PÅHLSSON, A.-M. (1995): Growth, radicle and root hair development of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. seedlings in relation to soil acidity. Plant and Soil **175**: 125-132.
- BARINSKI, W.F.; MOICJENKO, F.P. (1984): Ход роста нормальных осинового древостоев. Нормативные материалы для таксации леса Белорусской ССР. М.: Госкомлес: 113-117.
- BARKMAN, J.J.; DOING, H.; SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. Acta Bot. Neerl. **13**: 394-419.
- BARTELS, H. (1960): Über die Physiologie der Samenkeimung. Der Forst -und Holzwirt **18**: 363-366.
- BARTELS, H. (1993): Gehölkunde. Einführung in die Dendrologie. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 336 S.
- BATHEN, K.; IRRGANG, S. (2004): Dynamics of gaps and their integration in the conversion of pure Norway spruce stands -actively created gaps-: 176-186. In: FÜRST, C.; BITTER, A.W.; EISENHAUER, D.-R.; MAKESCHIN, F.; RÖHLE, H.; ROLOFF, A.; WAGNER, S. (Eds.): Sustainable Methods and Ecological Processes of a Conversion of Pure Norway Spruce and Scots Pine Stands into Ecologically Adapted Mixed Stands. Joint Research Project 'Future Oriented Forestry', Region Saxony, Supported by the Federal Ministry for Education and Research (BMBF), Heft **20**, Germany.
- BATSCHLET, E. (1981): Circular Statistics in Biology. London-New York-Toronto-Sydney-San Francisco: Academic Press, 371 S.
- BATTLES, J.J.; FAHEY, T.J. (2000): Gap dynamics following forest decline: a case study of red spruce forests. Ecol. Appl. **10**(3): 760-774.
- BAUER, S. (2002): Modelling competition with the field-of-neighbourhood approach – from individual interactions to population dynamics of plants. Dissertation Fachbereich Biologie der Phillips-Universität Marburg, 96 S.
- BAUMGARTNER, A. (1956): Über die Unterschiede in den klimatischen Wuchsbedingungen einer freien und einer birkenüberstellten Wiederaufforstungsfläche. Forstwiss. Centralblatt **75**: 223-239.
- BEATTY, S.W. (1984): Influence of Microtopography and Canopy Species on Spatial Patterns of Forest Understory Plants. Ecology **65**(5): 1406-1419.
- BECKAGE, B.; CLARK, J.S. (2003): Seedling survival and growth of forest tree species: the role of spatial heterogeneity. Ecology **84**: 1849-1861.
- BEGON, M.; HARPER, J.L.; TOWNSEND, C.R. (1996): Ökologie - Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften. Basel-Boston-Berlin: Birkhäuser Verlag, 750 S.
- BEICHELT, F.E.; MONTGOMERY, D.C. (2003): Teubner-Taschenbuch der Stochastik: Wahrscheinlichkeitstheorie, Stochastische Prozesse, Mathematische Statistik. Wiesbaden: B.G. Teubner Verlag/GWV Fachverlag GmbH, 450 S.
- BELLOCQ, M.I.; Jones, C.; Dey, D.C.; Turgeon, J.J. (2005): Does the shelterwood method to regenerate oak forests affect acorn production and predation? For. Ecol. Manag. **205**: 311-323.
- BENABDELLAH, B. (1997): Steuerung der sekundären Sukzession mit waldbaulichen Mitteln in den Kammlagen des Erzgebirges. - Sektion Waldbau -, 12. Tagung der Sektion Waldbau: 27-28.
- BENDEL, R.B.; CARLIN, B.P. (1988): Parametric relationships among the skewness coefficient, the coefficient of variation and the Gini coefficient for common distributions. Department of Statistics. University of Connecticut, Storrs, Connecticut Technical Report: 88-15.
- BENDEL, R.B.; HIGGINS, S.S.; TEBERG, J.E.; PYKE, D.A. (1989): Comparison of skewness coefficient, coefficient of variation, and Gini coefficient as inequality measures within populations. Oecologia **78**: 394-400.

- BENDIX, J. (2004): Geländeklimatologie. Berlin-Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 284 S.
- BENZIE, J.W. (1959): Sugar Maple and Yellow Birch Seed Dispersal; L.S.IvE.S. Technical Note No. 561.
- BERG V., K.H.E. (1854): Zur Geschichte des Forsteinrichtungswesens in Sachsen – Die auf dem Tharandter Walde ausgeführten Taxations- und Forsteinrichtungsarbeiten. Tharandter Forstliches Jahrbuch Bd. 10, S. 1
- BERGER, T.W.; SUN, B.; GLATZEL, G. (2004): Soil seed banks of pure spruce (*Picea abies*) and adjacent mixed species stands. *Plant and Soil* **264**: 53-67.
- BERGER, U.; PIOUS, C.; SCHIFFERS, K.; GRIMM, V. (2008): Competition among plants: Concepts, individual-based modelling approaches, and a proposal for a future research strategy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **9**: 121-135.
- BERGMANN, J.-H. (1993): Birkenvorwald. - Die Begründung von Birkenvorwäldern mit Hilfe von Schneesaaten. *Der Wald* **43**(6): 188-189.
- BERTALANFFY V., L. (1951): Theoretische Biologie - Stoffwechsel und Wachstum. II. Band. Verlag A. Franck AG, 418 S.
- BEVINGTON, J. (1986): Geographic differences in the seed germination of paper birch (*Betula papyrifera*). *American Journal of Botany* **73**(4): 564-573.
- BEWLEY, J.D. (1997): Seed Germination and Dormancy. *The Plant Cell* **9**: 1055-1066.
- BEWLEY, J.D.; BLACK, M. (1994): Seeds - Physiology of Development and Germination. 2. Aufl. New York-London: Plenum Press, 445 S.
- BIBER, P.; HERLING, H. (2002): Modellierung der Verjüngungsdynamik als Bestandteil von einzelbaumorientierten Waldwachstumsmodellen, Jahrestagung der Sektion Ertragskunde im Deutschen Verband Forstlicher Forschungsanstalten in Schwarzburg, Tagungsbericht: 194-216.
- BINGHAM, C.; MARDIA, K.V. (1978): A small circle distribution on the sphere. *Biometrika* **65**(2): 379-389.
- BJORKBOM, J.C.; MARQUIS, D.A.; CUNNINGHAM, F.E. (1965): The variability of paper birch seed production, dispersal, and germination. USDA For. Serv. Northeast For. Exp. Sta. Res. Pap. NE-41, 8 S.
- BJORKBOM, J.C. (1967): Seedbed-preparation methods for Paper Birch. U.S. Forest Service Research Paper NE-79, Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, 15 S.
- BJORKBOM, J.C. (1968): Planting Paper Birch in Old Fields in Maine. U.S. Forest Service Research Paper NE-103, Northeastern Forest Experiment Station, Upper Darby, 11 S.
- BJORKBOM, J.C. (1971): Production and germination of paper birch seed and its dispersal into a forest opening. Res. Pap. NE-209, USDA For. Serv. Northeast For. Exp. Sta., 14 S.
- BLACK, M.; WAREING, P.F. (1954): Photoperiodic Control of Germination in Seed of Birch (*Betula pubescens* Ehrh.). *Nature* **4432**: 705-706.
- BLANCKMEISTER, J. (1962): Entwicklung und Ziele der Fichtenwirtschaft im Erzgebirge. In: Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin (Hrsg.): Probleme der Waldökologie unter besonderer Berücksichtigung der Fichtenwirtschaft im Mittelgebirge. Tagungsberichte Nr. **53**: 33-48.
- BOLTE, A. (1999): Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff- und Nährelementevorräten der Waldbodenflora - Verfahren, Anwendung und Schätztafeln. Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt 7, Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 129 S.
- BOLTE, A.; BILKE, A. (1998): Wirkung der Bodenbelichtung auf die Ausbreitung von *Calamagrostis epigejos* in den Kiefernforsten Nordostdeutschlands. *Forst und Holz* Jg.**53**: 232-236.
- BONAN, G.B. (1991): Density Effects on the Size Structure of Annual Plant Populations: An Indication of Neighbourhood Competition. *Annals of Botany* **68**: 341-347.
- BONN, S.; POSCHLOD, P. (1998): Ausbreitungsbiologie der Pflanzen Mitteleuropas. Grundlagen und kulturhistorische Aspekte. UTB Große Reihe. Wiesbaden: Quelle & Meyer, 404 S.
- BONNET, V.H.; Schoettle, A.W.; Shepperd, W.D. (2005): Postfire environmental conditions influence the spatial pattern of regeneration for *Pinus ponderosa*. *Can. J. For. Res.* **35**: 37-47.
- BORTZ, J. (1999): Statistik für Sozialwissenschaftler. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag, 836 S.

- BOSEL, H. (1992): Modellbildung und Simulation - Konzepte, Verfahren und Modelle zum Verhalten dynamischer Systeme. Mit SIMPAS Simulator für Turbo Pascal und einem Systemzoo von 50 Modellen. Braunschweig/Wiesbaden: Vieweg Verlag, 400 S.
- BOSSHARD, W. (1986): Kronenbilder. Eidgenössische Anstalt für das forstliche Versuchswesen. Birmensdorf, Switzerland: 98 S.
- BOTKIN, D.B.; JANAK, J.F.; WALLIS, J.R. (1972): Some ecological consequences of a computer model of forest growth. *J. of Ecol.* **60**: 849-872.
- BRAASTAD, H. (1966): Volumtabeller for bjørk. *NISK* **21**: 23-78.
- BRADSHAW, A.D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advanced Genetics* **13**: 115-155.
- BRADSHAW, F.J. (1992): Quantifying edge effect and patch size for multiple - use silviculture - a discussion. *Forest Ecology and Management* **48**: 249-264.
- BRANDTBERG, P.-O.; LUNDKVIST, H.; BENGTSSON, J. (2000): Changes in forest-floor chemistry caused by a birch admixture in Norway spruce stands. *Forest Ecology and Management* **130**: 253-264.
- BRANDTBERG, P.-O.; BENGTSON, J.; LUNDKVIST, H. (2004): Distributions of the capacity to take up nutrients by *Betula* spp. and *Picea abies* in mixed stands. *Forest Ecology and Management* **198**: 193-208.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie - Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wien-New York: Springer-Verlag, 865 S.
- BREDEMEIER, M.; DOHRENBUSCH, A. (1984): Ausbreitung der Drahtschmiele (*Avenella flexuosa* Parl.) in Fichtenaltbeständen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **156**(3): 41-47.
- BROSIUS, F. (2004): SPSS 12. Bonn: MITP-VERLAG, 1034 S.
- BROWN, G.S., (1965): Point density in stems per acre. *N. Z. For. Serv. For. Res. Note* **38**: 1-11.
- BROWN, I.R.; TULEY, G. (1971): A study of a population of birches in Glen Gairn. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* **41**: 231-245.
- BROWN, I.R.; KENNEDY, D.; WILLIAMS, D.A. (1982): The occurrence of natural hybrids between *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. *Watsonia* **14**: 133-145.
- BRUNNER, A. (1994): Ökologische Lichtmessung im Wald. *Forstarchiv* **65**: 133-138.
- BRUNNER, A. (1998): A light model for spatially explicit forest stand models. *Forest Ecology and Management* **107**: 19-46.
- BUCKLEY, Y.M.; BROCKERHOFF, E.; LANGER, I.; LEDGARD, N.; NORTH, H.; REES, M. (2005): Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *Journal of Applied Ecology* **42**: 1020-1030.
- BUGMANN, H. (1994): On the ecology of mountainous forests in a changing climate: a simulation study. PhDthesis No.10638. Swiss Federal Institute of Technology Zürich, Switzerland. 258 S.
- BUGMANN, H. (1996): A simplified forest model to study species composition along climate gradients. *Ecology* **77**: 2055-2074.
- BÜHLER, A. (1918): Der Waldbau. Nach Wissenschaftlicher Forschung und Praktischer Erfahrung. Ein Hand- und Lehrbuch. (2 Bände). Stuttgart: Eugen Ulmer.
- BULLOCK, J.M.; CLARKE, R.T. (2000): Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* **124**: 506-521.
- BULLOCK, J.M.; KENWARD, R.E.; HAILS, R.S. (2002): *Dispersal Ecology*. Blackwell Publishing, 458 S.
- BURCKHARDT, H. (1867): Säen und Pflanzen - Ein Beitrag zur Holzerziehung. 3. Aufl., Hannover: Verlag Rümpler, 735 S.
- BURKEY, T.V. (1994): Tropical tree species diversity: a test of the Janzen-Connell model. *Oecologia* **97**: 533-540.
- BURROWS, F.M. (1975): Wind-borne seed and fruit movement. *New Phytologist* **75**: 405-418.
- BURROWS, F.M. (1986): The aerial motion of seeds, fruits, spores, and pollen. In: Murray, D.R. (Eds.) *Seed Dispersal*. Orlando, FL: Academic: 1-47.
- BUSBY, J.R.; BLISS, L.C.; HAMILTON, C.D. (1978): Microclimate control of growth rates and habitats of the boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomium splendens*. *Ecological Monograph* **48**: 95-110.
- BUSING, R.T. (1994): Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. *Vegetatio* **115**: 19-27.

- BUSING, R.T.; MAILLY, D. (2004): Advances in spatial, individual-based modelling of forest dynamics. *Journal of Vegetation Science* **15**: 831-842.
- BWI<sup>1</sup> (1989): Bundeswaldinventur von 1986-1989. Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz. (BMELV). Referat Öffentlichkeitsarbeit - Berlin.
- BWI<sup>2</sup> (2002): Bundeswaldinventur von 2001-2002. Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Verbraucherschutz (BMELV). Referat Öffentlichkeitsarbeit - Berlin.
- BYERS, J.A. (1992): Dirichlet tessellation of bark beetle spatial attack points. *Journal of Animal Ecology* **61**: 759-768.
- BYERS, J.A. (1996): Correct calculation of Dirichlet polygon areas. *Journal of Animal Ecology* **65**: 528-529.
- CAIN, M.L.; MILLIGAN, B.G.; STRAND, A.E. (2000): Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany* **87**(9): 1217-1227.
- CALOGEROPOULOS, C.; GREENE, D.F.; MESSIER, C.; BRAIS, S. (2003): Refining tree recruitment models. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 41-46.
- CAMPBELL, G.S. (1985): *Soil Physics with Basic: Transport Models for Soil-Plant systems*. Amsterdam-Oxford: Elsevier, 150 S..
- CANCINO, J.O.C. (2003): Analyse und praktische Umsetzung unterschiedlicher Methoden des Randomized Branch Sampling. Dissertation. Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen. 191 S.
- CANCINO, J.O.C.; SABOROWSKI, J. (2005): Comparison of randomized branch sampling with and without replacement at the first stage. *Silva Fennica* **39**(2): 201-216.
- CANHAM, C.D., DENSLOW, J.S., PLATT, W.J., RUNKLE, J.R., SPIES, T.A.; WHITE, P.S. (1990): Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Can. J. For. Res.* **20**: 620-631.
- CANHAM, C.D., LEPAGE, P.T.; COATES, K.D. (2004): A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can. J. For. Res.* **34**: 778-787.
- CANHAM, C.D.; URIARTE, M. (2006): Analysis of neighborhood dynamics of Forest Ecosystems using likelihood methods and modelling. *Ecological Applications* **16**(1): 62-73.
- CANNELL, M.G.R.; GRACE, J. (1993): Competition for light: detection, measurement and quantification. *Can. J. For. Res.* **23**(10): 1969-1979.
- CARLI, A.; DRESCHER, A. (2002): Die Verbesserung der Humusaufgabe durch Laubbäume - das Beispiel sekundärer Fichtenforste in der SE - Steiermark (Österreich). *Mitt. naturwiss. Ver. Steiermark. Band* **132**: 153-168.
- CARLOWITZ, V. H.C. (1713): *Sylvicultura oeconomica - Anweisung zur wilden Baum= Zucht*. Reprint der Ausgabe Leipzig: Braun, 1713, 432 S.
- CARLTON, G.C.; BAZZAZ, A. (1998): Resource congruence and forest regeneration following an experimental hurricane blowdown. *Ecology* **79**(4): 1305-1319.
- CASPER, B.B.; JACKSON, R.B. (1997): Plant competition underground. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 545-570.
- CASSAGNE, N.; BAL-SERINBM M.-C.; GERSA, CH.; GAUQUELINA, T. (2004): Changes in humus properties and collembolan communities following the replanting of beech forests with spruce. *Pedobiologia* **48**: 267-276.
- CASTILLO, F.J.; MILLER, P.R.; GREPPIN, H. (1987): Extracellular biochemical markers of photochemical oxidant air pollution damage to Norway spruce. *Experientia* **43**: 111-115.
- CATOVSKY, S.; BAZZAZ, F.A. (1999): Elevated CO<sub>2</sub> influences the responses of two birch species to soil moisture: implications for forest community structure. *Global Change Biology* **5**: 507-518.
- CATOVSKY, S.; BAZZAZ, F.A. (2000): The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stands. *Journal of Ecology* **88**: 100-112.
- CHAVE, J. (1999): Study of structural, successional and spatial patterns in tropical rain forests using TROLL, a spatially explicit forest model. *Ecological Modelling* **124**: 233-254.
- CHERTOV, O.G.; KOMAROV, A.S.; KAREV, G.P. (1999): *Modern Approaches in Forest Ecosystem Modelling*. (Hrsg.) EFI - European Forest Institute Research Report **8**, Brill-Leiden-Boston-Köln.
- CHRISTIE, D.A. & ARMESTO, J.J. (2003): Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *Journal of Ecology* **91**: 776-784.

- CIESLAR, A. (1904): Einiges über die Rolle des Lichtes im Walde. Mitt. aus dem forstl. Versuchswes. Österreichs, 105 S.
- CLARK, J.S.; JI, Y. (1995): Fecundity and Dispersal in Plant Populations: Implications for structure and diversity. *The American Naturalist* **146**(1): 72-111.
- CLARK, J.S.; MACKLIN, E.; WOOD, L. (1998): Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* **68**(2): 213-235.
- CLARK, J.S.; BECKAGE, B.; CAMILL, P.; CLEVELAND, B.; HILLERISLAMBERS, J.; LICHTER, J.; MCLACHLAN, J.; MOHAN, J.; WYCKOFF, P. (1999a): Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* **86**(1): 1-16.
- CLARK, J.S.; SILMAN, M.; KERN, R.; MACKLIN, E.; HILLERISLAMBERS, J. (1999b): Seed Dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests. *Ecology* **80**(5): 1475-1494.
- CLARK, J.S.; LEWIS, M.; MCLACHLAN, J.S.; HILLERISLAMBERS, J. (2003): Estimating Population spread: What can we forecast and how well? *Ecology* **84**(8): 1979-1988.
- CLARK, P.J.; EVANS, F.C. (1954): Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* **35**: 445-453.
- CLAUSEN, K.E. (1970): Germination of Yellow and Paper Birch seeds after 8 years storage. Research Note NC-87. North Central Forest Experiment Station, Forest Service - U.S. Department of Agriculture. Minnesota, 2 S.
- COLLET, C.; LANTER, O.; PARDOS, M. (2001): Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Ann. For. Sci* **58**: 127-134.
- CONNELL, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In: DEN BOER, P.J.; GRADWELL, G.R. (Eds.), *Proceedings of the advanced study institute in dynamics of numbers in populations* Centre for Agricultural Publishing and Documentation: Wageningen: 298-310.
- CONNOLLY, J.; Wayne, P.; Bazzaz, F.A. (2001): Interspecific Competition in Plants: How Well Do Current Methods Answer Fundamental Questions? *American Naturalist* **157**(2): 107-125.
- COOKE, D.A. (1931): Mitscherlich pot method of testing soils. Proc. Ann. Meet. Hawaiian Sugar Planters Assoc. **51**: 396-409.
- COOPER-ELLIS, S.; FOSTER, D.R.; CARLTON, G.; LEZBERG, A. (1999): Forest response to catastrophic wind: Results from an experimental hurricane. *Ecology* **80**(8): 2683-2696.
- CORNETT, M.W.; REICH, P.B.; PUETTMANN, K.J.; FRELICH, L.E. (2000): Seedbed and moisture availability determine safe sites for early *Thuja occidentalis* (Cupressaceae) regeneration. *American Journal of Botany* **87**(12): 1807-1814.
- COTTA, H. (1817): *Anweisung zum Waldbau*. Dresden: Arnoldische Buchhandlung, 209 S.
- COTTA, H. (1820): *Anweisung zur Forsteinrichtung und Forstertragsbestimmung: zu den Vorlesungen im Winterhalbjahr von 1819 bis 1820*. Dresden: Verlag Meinhold, 48 S.
- COX, F. (1971): Dichtebestimmung und Strukturanalyse von Pflanzenpopulationen mit Hilfe von Abstandsmessungen. - Ein Beitrag zur methodischen Weiterentwicklung von Verfahren für Verjüngungsinventuren. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Nr.87*, Reinbek bei Hamburg: Kommissionsverlag Buchhandlung Max Wiedebusch, 182 S.
- CRABTREE, R.C.; BAZZAZ, F.A. (1993): Seedling Response of Four Birch Species to Simulated Nitrogen Deposition: Ammonium vs. Nitrate. *Ecological Applications* **3**(2): 315-321.
- CRAMER, J.A. (1798): *Anleitung zum Forst-Wesen - nebst einer ausführlichen Beschreibung von Verkohlung des Holzes, Nutzung der Torfbrüche*. Braunschweig: Schul-Buchhandlung, 304 S.
- CRAWLEY, M.J. (2000): Seed predators and plant population dynamics. In: *Seeds, The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. FENNER, M. (Eds.) (2nd edition), Wallingford: CAB International: 167-182.
- CRAWLEY, M.J. (2007): Plant Population Dynamics. In: MAY, R. & MCLEAN, A.: *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Oxford: Oxford University Press: 62-83.
- CZÁRÁN, T. (1998): *Spatiotemporal models of population and community dynamics*. London: Chapman & Hall, 284 S.
- DANIELS, J. (2001): Ausbreitung der Moorbirke (*Betula pubescens* Ehrh. agg.) in gestörten Hochmooren der Diepholzer Moorniederung. *Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen*. Band **27**: 39-49.
- DANTSCHENKO, A.M. (1982): Береза. Алма-Ата: Издательство „Кайнар“, 72 Стр.

- DALE, M.R.T. (1999): Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology. Cambridge University, UK. 326 S.
- DALLING, J.W.; HUBBELL, S.P. (2002): Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 557-568.
- DALLING, J.W.; MULLER-LANDAU, H.C.; WRIGHT, S.J.; HUBBELL, S.P. (2002): Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical pioneer species. *Journal of Ecology* **90**: 714-727.
- DAWKINS, H.C. (1963): Crown diameters: their relation to bole diameter in tropical forest trees. *Commonwealth Forestry Revue* **42**: 318-333.
- DE ATRIP, N.; O'REILLY, C. (2007): Effect of seed coverings and seed pretreatments on the germination response of *Alnus glutinosa* and *Betula pubescens* seeds. *Eur. J. Forest Res.* **126**: 271-278.
- DEHLIN, H.; NILSSON, M.-CH.; WARDLE, D.A.; SHEVTSOVA, A. (2004): Effects of shading and humus fertility on growth, competition, and ectomycorrhizal colonization of boreal forest tree seedlings. *Can. J. For. Res.* **34**: 2573-2586.
- DENGLER, A. (1935): Waldbau auf ökologischer Grundlage - ein Lehr- und Handbuch. 2.,verb. Aufl., Berlin: Springer, 556 S.
- DENISOW, A.K.; DENISOW, S.A.; KUDRJAWZEW, E.K. (1973): Anemochorie bei Moor -und Sandbirke. *Lesnoi Zhurnal* Nr.3: 6-9.
- DENISOW, S.A.; JEGOROW, W.M. (2005): Естественное возобновление сосны в пензенской области. Йошкар-Ола: MapГТУ, 167 С.
- DENISOW, S.A. (2007): Schriftliche Mitteilung zur Höhenentwicklung von *Betula pendula* auf Sukzessionsflächen des Wolgagebiets.
- DENNER, M. (2007): Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus in der Dübener Heide und im Erzgebirge auf die Bodenvegetation - Ermittlung phytozönotischer Indikatoren für naturschutzfachliche Bewertungen. *Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt* 29, Ulmer Verlag, Stuttgart. 402 S.
- DEY, D.C.; Johnson, P.S.; Garrett, H.E. (1996): Modeling the regeneration of oak stands in the Missouri Ozark Highlands. *Can. J. For. Res.* **26**(4): 573-583.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie - Grundlagen und Methoden. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 683 S.
- DIETRICH, H. (1963): Untersuchungen zum ökologischen und genetischen Birkenproblem. *Silvae Genetica* **12**: 110-124.
- DITTMAR, H. (1910): Der Waldbau - ein Leitfaden für den Unterricht und die Wirtschaft, ein Handbuch für den Privatwaldbesitzer. Neudamm, 279 S.
- DITTRICH, K. (1993): Der sächsische Wald - Zur Dynamik holzvorratsbildender Waldstrukturen. *AFZ-DerWald* **43**(1): 15-17.
- DOHRENBUSCH, A. (1987): Kann die "relative Beleuchtungsstärke" die Lichtverhältnisse im Wald zuverlässig charakterisieren? *Forstarchiv* **58**: 24-27.
- DOHRENBUSCH, A. (1990): Die Verjüngungsentwicklung der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Bericht einer langfristigen Beobachtung im Solling. *Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt*, Bd. 97, Verlag: Sauerländer's Verlag Frankfurt a. M., 70 S.
- DOHRENBUSCH, A. (1995): Überlegungen zur Optimierung der Strahlungsmessung im Wald. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **166**(6): 109-114.
- DOLEŽAL, J.; ISHII, H.; VETROVA, V. P.; SUMIDA, A.; HARA, T. (2004): Tree Growth and Competition in a *Betula platyphylla-Larix cajanderi* Post-fire Forest in Central Kamchatka. *Annals of Botany* **94**: 333-343.
- DONALD, C.M. (1951): Competition among pasture plants. I. Intraspecific competition among annual pasture plants. *Australian Journal of Agricultural Research* **2**: 355-376.
- DONNELLY, K.P. (1978): Simulations to determine the variance and edge effect of total nearest-neighbour distance. In: Hodder, I.R. (Hrsg.) *Simulation methods in archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 91-95 S.
- DOVČIAK, M.; REICH, P.B.; FRELICH, L.E. (2003): Seed rain, safe sites, competing vegetation, and soil resources spatially structure white pine regeneration and recruitment. *Canadian Journal of Forest Research* **33**: 1892-1904.

- DUBÉ, A.P.; Fortin, M.J.; Canham, C.D.; Marceau, D.J. (2001): Quantifying gap dynamics at the patch mosaic level using a spatially-explicit model of a northern hardwood forest ecosystem. *Ecol. Model.* **142**: 39-60.
- EBER, W. (1972): Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluss auf die Bodenvegetation. Diss. Univ. Göttingen.
- EBERMAYER, E. (1876): Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues. Berlin.
- EBERMAYER, E. (1900): Der Einfluß der Wälder auf die Bodenfeuchtigkeit. Stuttgart.
- EICHELMANN, U. (2004): Institut für Hydrologie und Meteorologie. Schriftliche Mitteilung und Datenübertragung.
- EICHELMANN, U. (2008): Institut für Hydrologie und Meteorologie. Schriftliche Mitteilung und Datenübertragung.
- EIFLER, I. (1956): Artkreuzungen bei Birken. *Der Züchter* 26 (11): 342-346.
- EIFLER, I. (1958): Kreuzungen zwischen *Betula verrucosa* und *Betula pubescens*. *Der Züchter* **28**(7): 331-336.
- EIFLER, I. (1960): Untersuchungen zur individuellen Bedingtheit des Kreuzungserfolges zwischen *Betula pendula* und *Betula pubescens*. *Silvae Genetica* **9**: 159-165.
- EIFLER, I. (1964): Untersuchungen zum Bestäubungsvorgang und der Samenentwicklung bei Birkenkreuzungen. *Der Züchter* **34**(8): 305-312.
- EISENHAUER, D.-R.; KURTH, CH; BERGER, A. (2004): Conversion of Pure Pine Stands on Sites of Non Coniferous Forest Ecosystems Including stand Succession. Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt, Sustainable Methods and Ecological Processes of a Conversion of Pure Norway Spruce and Scots Pine Stands into Ecologically Adapted Mixed Stands, Heft 20, 2004, 153–166.
- EK, A.R.; MONSERUD, R. (1974): FOREST: a Computer Model for Simulating the Growth and Reproduction of Mixed Species Forest Stands. Research report R2635, School of Natural Resources, Wisconsin University, 88 S.
- ELLENBERG, H. (1939): Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. *Mitt. Florist. Soziol. Arb. Gem. Niedersachsen* **5**: 3-135.
- ELLENBERG, H. et al. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - *Scripta Geobotanica XVIII*, 2., verb. und erw. Aufl., Verlag Erich Goltze, Göttingen, 258 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5., stark veränd. u. verb. Aufl., Stuttgart, UTB für Wissenschaft : Botanik, Ökologie, Agrar- und Forstwissenschaften, Geographie, 1095 S.
- ELTON, C.S. (1927): *Animal Ecology*. London: Sidgwich & Jackson.
- ENDRES, M. (1922): *Handbuch der Forstpolitik mit besonderer Berücksichtigung der Gesetzgebung und Statistik*. 2. Aufl. Berlin: Verlag von Julius Springer, 903 S.
- ENDTMANN, K.J. (1970): Untersuchungen zur Keimlings- und Jugendentwicklung wichtiger Forstunkräuter. Ein Beitrag zu ihrer sicheren Bekämpfung. *Archiv für Forstwesen* **19**(3): 255-267.
- ENDTMANN, K.J. (1999): Beiträge zur Biodiversität der Sandbirke (*Betula pendula* Roth) und verwandter Sippen. *Beiträge zur Gehölkunde*: 8-25.
- ERÄNEN, J.K.; KOZLOV, M.V. (2009): Interactions between mountain birch seedlings from differentiated populations in contrasting environments of subarctic Russia. *Plant Ecol* **200**: 167-177.
- ERDMANN, G.G. (1990): Yellow Birch. 22 S.
- ERICSSON, T. (1995): Growth and shoot: root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* **168-169**: 205-214.
- Eßbach, T.; Denner, M.; Schmidt, P.A. (2007): Eignung forstlicher Maßnahmen zur Erfüllung der Schutzziele in Buchenwäldern der NSG Goldberg und Gottesberg (Oberes Westergelbge). *Naturschutzarbeit in Sachsen* **49**: 47-58.
- ETTEMA, C.H.; WARDLE, D.A. (2002): Spatial soil ecology. Review: *Trends in Ecology & Evolution* **17**(4): 177-183.
- FABER, R. (1982): Beiträge zur natürlichen Wiederbewaldung von Brachflächen. Dissertation an der Georg-August-Universität Göttingen, 200 S.



- FAHLVIK, N.; AGESTAM, E.; NILSSON, U.; NYSTRO, K. (2005): Simulating the influence of initial stand structure on the development of young mixtures of Norway spruce and birch. *Forest Ecology and Management* **213**: 297–311.
- FAJVAN, M.A.; PLOTKIN, A.B.; FOSTER, D.R. (2006): Modeling tree regeneration height growth after an experimental hurricane. *Can. J. For. Res.* **36**: 2003-2014.
- FALKENGREN-GRERUP, U.; TYLER, G. (1993): Soil chemical properties excluding field-layer species from beech forest mor. *Plant and Soil* **148**: 185-191.
- FENNER, M. (1985): *Seed Ecology*. London-New York: Chapman & Hall, 151 S.
- FIEDLER, F. (1962a): Das Höhenwachstum junger Birken im Vorwaldgefüge auf verschiedenen Standorten. *Archiv für Forstwesen* **11**(7): 860-876.
- FIEDLER, F. (1962b): Die Bedeutung der Birke als Vorwaldbaumart, ihre massenbildenden Faktoren und ihre Wachstum in den verschiedenen Stufen natürlicher Waldgesellschaften. *Probleme der Waldökologie unter besonderer Berücksichtigung der Fichtenwirtschaft im Mittelgebirge*. Nr. 53: 87-95.
- FIEDLER, F. (1962c): Die Entwicklung des Vorwaldgedankens unter besonderer Berücksichtigung der Birke. *Archiv für Forstwesen* **11**(2): 174-190.
- FIEDLER, F. (1966): Zuwachs und Ertrag im Fichten-Birken-Mischbestand. *Archiv für Forstwesen* **15**(3): 283-291.
- FIEDLER, C.E.; MCCAUGHEY, W.W.; SCHMIDT, W. (1985): Natural regeneration in Intermountain spruce-fir forests - a gradual process. *USDA For. Serv. Res. Pap. INT-343*, 12 pp.
- FIEDLER, F. (1987): Ertragskundliche Wertung von Birken-Ertragsprobestflächen im Staatlichen Forstwirtschaftsbetrieb Kamenz im Vergleich zu den Ertragstafeln Tjurin und Oikarinen. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Technischen Universität Dresden* **36**(6): 217-224.
- FIEDLER, F.; HUNGER, W. (1970): *Geologische Grundlagen der Bodenkunde und Standortslehre*. Dresden: Verlag Theodor Steinkopf Dresden, 382 S.
- FIEDLER, H.-J.; SCHMIEDEL, H. (1962): Beitrag zur Kenntnis der Böden des Tharandt-Grillenburger Waldes.- I. Allgemeine standörtliche Grundlagen. *Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie zu Dresden, Jahrbuch*. Dresden & Leipzig, Theodor Steinkopf: 125-143.
- FIEDLER, H.-J.; SCHMIEDEL, H. (1963): Beitrag zur Kenntnis der Böden des Tharandt-Grillenburger Waldes. - II. Die Bodenbildung im Bereich von Quarzporphyr und Grauem Gneis. *TU-Dresden, Fachrichtung Forstwissenschaften Tharandt, Sonderband*, Staatliches Museum für Mineralogie und Geologie zu Dresden, Dresden – Leipzig. Verlag Theodor Steinkopf. 9-37.
- FIRBANK, L.G.; WATKINSON, A.R. (1987): On the analysis of competition at the level of the individual plant. *Oecologia* **71**: 308-317.
- FIRBANK, L.G.; WATKINSON, A.R. (1990): On the effects of competition: from monocultures to mixtures. pp. 165-192. In: GRACE, J.; TILMAN, D. (Eds.): *Perspectives on Plant Competition*. New York: Academic Press 484 S.
- FIRBAS, F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte von Mitteleuropa nördlich der Alpen, 1. Bd. *Allgemeine Waldgeschichte*. -Gustav-Fischer Jena, 480 S.
- FISCHBACH V., C. (1892): Zur besseren Würdigung der Birke. *Forstwiss. Cbl.* 14: 69-77.
- FISCHER, H. (1998): *Acker-Erstaufforstungen - Bestandesbegründung, Wachstum und Ökologie an Fallbeispielen*. Hainholz Forstwissenschaften, Bd. 2, zugl. Dissertation der Universität Göttingen. 324 S.
- FISCHER, H.; BENS, O. (2001): Artenkombination und assoziierte Artmerkmale der Bodenvegetation innerhalb einer unechten Eichen-Zeitreihe (*Quercus petraea* Liebl.). *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **173**(1): 8-14.
- FISCHER, A.; LINDNER, M.; ABS, C.; LASCH, P. (2002): Vegetation dynamics in Central European forest ecosystem (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica* **37**: 17-32.
- FISHER, N.I. (1995): *Statistical analysis of circular data*. Cambridge: Cambridge University Press, 277 S.
- FLEDER, W. (1987): Erziehungsgrundsätze für Buchenbestände. *Forst- und Holzwirt* **42**(5): 107-111.
- FLEMMING, G. (1994): *Wald, Wetter, Klima – Einführung in die Forstmeteorologie*. 3. Aufl., Berlin: Dt. Landwirtschaftsverlag GmbH, 136 S.
- FOWLER, N.L. (1988): What is a safe site? - Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology* **69**(4): 947-961.

- FONTAINE, F.J. (1970): Het Geslacht *Betula*; bijdrage tot een monografie. *Belmontia* **13**: 99-180.
- FORD, R.H.; SHARIK, T.L.; PERET, P.P. (1983): Seed dispersal of the endangered virginia round-leaf birch (*Betula uber*). *Forest Ecology and Management* **6**: 115-128.
- FRANIEL, I.; BŁOCKA, A. (2008): The Seeds Quality of *Betula pendula* Roth and *Betula obscura* Kotula from Semi-Natural and Anthropogenic Habitats. *Pakistan Journal of Biological Sciences* **11**(11): 1455-1460.
- FRECKLETON, R.P.; WATKINSON, A.R. (2001): Asymmetric competition between plant species. *Functional Ecology* **15**: 615-623.
- FRIES, G. (1964): Vårthjörkens production i Svealand och södra Norrland. Yield of *Betula verrucosa* Ehrh. in Middle Sweden and Southern North Sweden. *Studia Forestalia Suecica* **14**, 1-103 S.
- FRIES, G. (1984): Den frosldda bjorkens invandring pi hygget (Immigration of birch into clearfelled areas). *Sver. Skogsvarvsfdrb. Tidskr.*, **82**(3/4): 35-39.
- FRISCHBIER, N. (2004-2007): Die räumliche Verteilung von Ausprägungen ökologisch relevanter Merkmale in Mischbeständen (Mosaik von Indikatoren). Deutsche Forschungsgemeinschaft.
- FRITZ, H.W. (1999): Feinwurzel-Verteilung,-Vitalität,-Produktion und -Umsatz von Fichten auf unterschiedlich versauerten Standorten. *Forschungszentrum Waldökosysteme der Universität Göttingen, Reihe A, Bd. 165*
- FRITZSCHE, P. (2005): Darstellung der Pflanzengesellschaften und Standortfaktoren in einem wirtschaftlich genutzten Fichtenreinbestand unter besonderer Berücksichtigung naturschutzfachlicher und wirtschaftlicher Aspekte. Studienbegleitende Belegarbeit.
- FRIVOLD, L.H.; FRANK, J. (2002): Growth of mixed birch-coniferous stands in relation to pure coniferous stands at similar sites in south-eastern Norway. *Scand. J. For. Res.* **17**:139-149.
- GANSSEN, R.H. (1937): Die Bedeutung des Bodentyps für Forstwirtschaft und Praxis. *Z. Forst- und Jagdwes.* **69**: 273-356.
- GARDINER, A.S.; PEARCE, N.J. (1978): Leaf shape as an indicator of introgression between *Betula pendula* and *B. pubescens*. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh* **43**: 91-103.
- GARRETT, P.W.; GRABER, R.E. (1995): Sugar Maple Seed Production in Northern New Hampshire. Research Paper NE-697. Radnor, PA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station. 6 S.
- GAYER, K. (1886): *Der gemischte Wald. Seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst – und Gruppenwirtschaft.* Berlin: Verlag von Paul Parey (Verlagshandlung für Landwirtschaft, Gartenbau und Forstwesen), 168 S.
- GÄBLER, H. (1954): Die wichtigsten Schadinsekten in Forstsämereien. Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin. Institut für Forstwissenschaften Eberswalde, Abteilung Forstschutz gegen tierische Schädlinge (Institut für Waldschutz), Merkblatt Nr. 11,
- GEIB, J. (1995): Messungen mit Time Domain Reflectometry zur kleinräumigen Bodenfeuchtevariabilität.- Diplomarbeit., Institut für Umweltp Physik der Universität Heidelberg (unveröffentlicht).
- GERITZ, S.A.H.; JONG DE T.J.; KLINKHAMER, P.G.L. (1984): The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. *Oecologia* **62**: 219-221.
- GEROLD, D. (2004): Zuwachs und Ertrag der Fichte. - 20 Jahre Ökologisches Messfeld Tharandt. *AFZ-DerWald* **22**: 1223-1226.
- GIBSON, D.J. (2006): *Methods in comparative plant population ecology.* Oxford-New York: Oxford University Press, 344 S.
- GILBERT, S.G.; HARMS, K.E.; HAMILL, D.N.; HUBBELL, S.P. (2001): Effects of seedling size, El Niño drought, seedling density, and distance to nearest conspecific adult on 6-year survival of *Ocotea whitei* seedlings in Panamá. *Oecologia* **127**: 509-516.
- GILL, J.A.; DAVY, A.J. (1983): Variation and polyploidy within lowland populations of *B. pendula/B. pubescens* complex. *New Phytol.* **94**: 433-451.
- GIMINGHAM, C.H. (1984): Ecological aspects of birch. *Pocceedings of the Royal Society of Edinburgh.* **85B**: 65-72.
- GLÄSER, W. (2007): Aufarbeitung der Sturmschäden im Staatswald am Beispiel des Forstbezirkes Bärenfels. Staatsbetrieb Sachsenforst. Freistaat Sachsen. Vortragsmanuskript, 24 S.
- GNAUCK, A.; FRISCHMUTH, A.; KRAFT, A. (1995): *Ökosysteme: Modellierung und Simulation.* Umweltwissenschaften 6, Taunusstein. Eberhard Blottnet Verlag. 253 S.

- GODET, J.-D. (1999): Knospen und Zweige - Einheimische Baum- und Straucharten. Braunschweig: Thalacker Medien, 431 S.
- GODMAN, R.M.; MATTON, G.A. (1976): Seed crops and regeneration problems of 19 tree species in Northeastern Wisconsin. North Central Forest Experimental Station. US Department of Agriculture. USDA For. Serv. Res. Pap. NC-123, 5 S.
- GOLDBERG, D.E. (1990): Components of resource competition in plant communities. 27-50. In: GRACE, J.B.; TILMAN, D. (Eds): Perspectives on plant competition. San Diego: Academic Press.
- GOLDBERG, V.; BERNHOFER, CH. (1998): Methoden zur Regionalisierung des Standortklimas. In: NEBE, W.; ROLOFF, A.; VOGEL, M. (Hrsg.): Untersuchungen von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage für einen ökologisch begründeten Waldumbau. Forstwiss. Beitr. Tharandt **4**, 175-180.
- GOLDBERG, V.; FRÜHAUF, C.; BERNHOFER, CH.; WIENHAUS, O.; ZIMMERMANN, F.; SEELIG, U. (1998): Regional- und Lokalklima des Osterzgebirges. In: NEBE, W.; ROLOFF, A.; VOGEL, M. (Hrsg.): Untersuchungen von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage für einen ökologisch begründeten Waldumbau. Forstwiss. Beitr. Tharandt **4**, 28-38.
- GOTO, S.; TSUDA, Y.; NAGAFUJI, K.; UCHIYAMA, K.; TAKAHASHI, Y.; TANGE, T.; IDE, Y. (2004): Genetic make-up and diversity of regenerated *Betula maximowicziana* Regel. sampling populations in scarified patches as revealed by microsatellite analysis. Forest Ecology and Management **203**: 273-282.
- GOURLET-FLEURY, S.; CORNU, G.; JÉSEL, S.; DESSARD, H.; JOURGET, J.-G.; BLANC, L.; PICARD, N. (2005): Using models to predict recovery and assess tree species vulnerability in logged tropical forests: A case study from French Guiana. Forest Ecology and Management **209**: 69-86.
- GOVE, J.H.; DUCEY, M.J.; VALENTINE, H.T. (2002): Multistage point relascope and randomized branch sampling for downed coarse woody debris estimation. Forest Ecology and Management **155**: 153-162.
- GRABER, R.E.; THOMPSON, D.F. (1978): Seeds in the organic layers and soil of four beech-birch-maple stands. U.S. Forest Service Research Paper NE 401: 1-8.
- GRACE, J. (1991): Physical and ecological evaluation of heterogeneity. Funct. Ecol. **5**(2): 192-201.
- GRAICHEN, I. (2008): Optimierung der Standorte von Bäumen über verschiedene ökologische Felder. Diplomarbeit an der Technischen Universität Bergakademie Freiberg, 59 S.
- GRANSTRÖM, A. (1987): Seed viability of fourteen species during five years of storage in a forest soil. Journal of Ecology **75**: 321-331.
- GRANSTRÖM, A.; FRIES, C. (1985): Depletion of viable seeds of *Betula pubescens* and *Betula verrucosa* sown onto some north Swedish forest soils. Can. J. For. Res. **15**: 1176-1180.
- GRASER, H. (1929): Zur Bewirtschaftung des erzgebirgischen Fichtenwaldes. Tharandter Forstliches Jahrbuch, Band **80**: 353-360.
- GREEN, D.S.; HAWKINS, C.D.B. (2005): Competitive interactions in sub-boreal birch-spruce forests differ on opposing slope aspects. Forest Ecology and Management **214** (2005) 1-10.
- GREENBERG, C.H.; PARRISOL, B.R. (2000): Acorn Production Characteristics of Southern Appalachian Oaks: A Simple Method to Predict Within-Year Acorn Crop Size. Southern Research Station, Research Paper SRS-20. 14 S.
- GREENE, D.F.; CALOGEROPOULOS, C. (2002): Measuring and modelling seed dispersal of terrestrial plants. In: BULLOCK, J.M.; KENWARD, R.E.; HAILS, R.S. (Eds.): Dispersal Ecology, Oxford: Blackwell Publishing, 3-23.
- GREENE, D.F.; JOHNSON, E.A. (1989): A model of wind dispersal of winged or plumed seeds. Ecology **70**: 339-347.
- GREENE, D.F.; JOHNSON, E.A. (1994): Estimating the mean annual seed production of trees. Ecology **75**(3): 642-647.
- GREENE, D.F.; JOHNSON, E.A. (1997): Secondary dispersal of tree seeds on snow. Journal of Ecology **85**: 329-340.
- GREENE, D.F.; ZASADA, J.C.; SIROIS, L.; KNEESHAW, D.; MORIN, H.; CHARRON, I.; SIMARD, M.-J. (1999): A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. Can. J. For. Res. **29**: 824-839.

- GREENE, D.F.; MESSIER, C.; ASSELIN, H.; FORTIN, M.-J. (2002): The effect of light availability and basal area on cone production in *Abies balsamea* and *Picea glauca*. *Canadian Journal of Botany* **80**: 370-377.
- GREEN, D.S. (1980): The terminal velocity and dispersal of spinning samaras. *Am. J. Bot.* **67**: 1218-1224.
- GREEN, D.S. (1983): The Efficacy of Dispersal in Relation to Safe Site Density. *Oecologia* **56**: 356-358.
- GREENE, D.F.; CANHAM, C.D.; COATES, K.D.; LEPAGE, P.T. (2004): An evaluation of alternative dispersal functions for trees. *Journal of Ecology* **92**: 758-766.
- GREIFFENHAGEN, A. (2005): Einfluss auf das Benetzungsverhalten und den Wasserhaushalt von Kiefernstandorten. Dissertation, Technische Universität Berlin. 132 S.
- GRIME J.P.; HODGSON J.G.; HUNT R. (1988): *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. London: Unwin Hyman.
- GRINNELL, J. (1917): The niche relationships of the California Thrasher. *Auk* **34**: 427-433.
- GROMTSEV, A. (2002): Natural Disturbance Dynamics in the Boreal Forests of European Russia: a Review. *Silva Fennica* **36**(1): 41-55.
- GUERDAT, R. (1997): Einbringung eines Vorwaldes aus wenig konkurrenzfähigen Pionierbaumarten mittels Saat oder Stecklingen: erste Erfahrungen und Ergebnisse. *Sektion Waldbau*. 12. Tagung der Sektion Waldbau: 42-48.
- GUNNARSON, J.G. (1925): *Monografi over Skandnaviens Betulae*. Arlov. 136 S.
- HAGEMEIER, M. (2002): Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche [A functional study of the treetop architecture of Central European silver birch, scots pine, sessile oak, little leaf linden and European beech.]. *Dissertationes Botanicae*, Bd. 361. Berlin – Stuttgart: J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung. 154 S.
- HAGNER, S. (1962): Natural regeneration under shelterwood stands - an analysis of the method of regeneration, its potentialities and limitations in forest management in middle North Sweden. *Meddelanden fran Statens skogsforskningsinstitut*. **52**(4): 263 S.
- HALE, S.E. (2001): Light regime beneath Sitka spruce plantations in northern Britain: preliminary results. *For. Ecol. Manage.* **151**(1-3): 61-66.
- HALE, S. E.; EDWARDS, C. (2002): Comparison of film and digital hemispherical photography across a wide range of canopy densities. *Agricultural and Forest Meteorology* **112**: 51-56.
- HALE, S. (2004): *Managing Light to Enable Natural Regeneration in British Conifer Forests*. Forestry Commission Information Note (FCIN), Edinburgh. **63**: 1-6.
- HALLÉ, F. (1978): *Tropical trees and forests – An architectural analysis*. 441 S.
- HAMPE, A. (2004): Extensive hydrochory uncouples spatiotemporal patterns of seedfall and seedling recruitment in a 'bird-dispersed' riparian tree. *Journal of Ecology* **92**: 797-807.
- HANISCH, B. (1983): *Analyse des naturnahen Fichtenwaldes im Norwegischen Nationalpark Ormtjernkampen Villmark. Struktur und Dynamik unter besonderer Berücksichtigung des Horizontalgefüges, der Verjüngungsdynamik und abiotischer Schadursachen*. Band 1. Schriftenreihe des Waldbau-Instituts der Albrecht-Ludwigs-Universität Freiburg i.Br. Freiburg im Breisgau 309 S.
- HANNERZ, M.; HÅNELL, B. (1997): Effects on the flora in Norway spruce forests following clearcutting and shelterwood cutting. *Forest Ecology and Management* **90**: 29-49.
- HARA, T. (1985): A model for mortality in a self-thinning plant population. *Ann. Bot.* **55**: 667-674.
- HARI, P.; KELLOMÄKI, S. (1981): Modelling of the functioning of a tree in a stand, In: Lindner, S.: *Understanding and Predicting Tree Growth*. *Studia Forestalia Suecica* **160**: 39-42.
- HARMER, R. (1994): Natural Regeneration of Broadleaved Trees in Britain: II Seed Production and Predation. *Forestry* **67**(4): 275-286.
- HARMER, R. (1996): Growth of seedling tree root-systems in competition with grasses. *Aspects of Applied Biology* **44**, 47-54.
- HARMER, R.; ROBERTSON, M. (2003): Seedling root growth of six broadleaved tree species grown in competition with grass under irrigated nursery conditions. *Ann. For. Sci.* **60**: 601-608.
- HARMER, R.; TUCKER, N.; NICKERSON, R. (2004): Natural regeneration in storm damaged woods – 1987 storm damaged woods – 1987 storm sites revisited. *Journal of Forestry* **98**(3): 183-190.

- HARMER, R.; BOSWELL, R.; ROBERTSON, M. (2005): Survival and growth of tree seedlings in relation to changes in the ground flora during natural regeneration of an oak shelterwood. *Forestry* **78**(1): 21-32.
- HARPER, J.L.; CLATWORTHY, J.N.; MCNAUGHTON, I.H.; SAGAR, G.R. (1961): The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution* **15**: 209-227.
- HARPER, J.L.; WILLIAMS, J.T.; SAGAR, G.R. (1965): The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *The Journal of Ecology* **53**(2): 273-286.
- HARPER, J.L.; BENTON, R.A. (1966): The behaviour of seeds in soil. II. The germination of seeds on the surface of a water supplying substrate. *J. Ecol.* **54**: 151-166.
- HARPER, J.L. (1977): Population biology of plants. New York: Academic Press, 892 S.
- HARTGERINK, A.P.; F.A. BAZZAZ (1984): Seedling-scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure, *Ecology* **65**: 198-206.
- HARTIG, M.; PFALZ, W.; WOLLMERSTÄDT, J. (1998): Waldbauliche Behandlung und Umbau immissionsgeschädigter Fichtenwälder im Sächsischen Erzgebirge. *Forst u. Holz* **53**: 621-627.
- HARTIG, M.; LEMKE, C. (2002): Birken-Schneesaat: Eine in Vergessenheit geratene Walderneuerungsmethode. *AFZ-DerWald* **4**: 170-173.
- HARTMANN, F. (1951): Der Waldboden - Humus-, Boden- und Wurzeltypen als Standortsanzeiger. Österreichisches Produktivitäts-Zentrum. Wien: Verlag Ueberreuter. 151 S.
- HARVEY, B.D.; LEDUC, A.; GAUTHIER, S.; BERGERON, Y. (2002): Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management* **155**: 369-385.
- HASENAUER, H.; KINDERMANN, G.; MERKL, D. (2000): Zur Schätzung der Verjüngungssituation in Mischbeständen mit Hilfe Neuraler Netze. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **119**: 350-366.
- HASSELBACH, M. (1994): Forstwirtschaft und Naturschutz - eine Standortbestimmung. *AFZ-DerWald* **44**(10): 340-344.
- HAUBERG, M. (1950): Naturlig foryngelse av bjørk. *TfS*: 92-95.
- HAUPE (1937): Kahlschlag, Vorverjüngungsbetrieb und Bruchschaden im Fichtenreinbestand des Erzgebirges. *Tharandter Forstliches Jahrbuch* **88**: 336-351.
- HAUSRATH, H. (1982): Geschichte des deutschen Waldbaus - Von seinen Anfängen bis 1850. Freiburg: Hochschulverlag, 416 S.
- HE, H.S.; MLADENOFF, D.J. (1999): Spatially explicit and stochastic simulation of forest landscape fire disturbance and succession. *Ecology* **80**: 81-99.
- HEGER, A. (1952): Die Begründung von Mischwäldern auf Großkahlfächen unter besonderer Berücksichtigung des Vorwaldgedankens. Radebeul-Berlin: Neumann Verlag Radebeul, 64 S.
- HEGI, G. (1957): Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Bd. III/1, Hrsg. Rechinger, K.-H.; 2., völlig Neubearb. Aufl.; München: Hanser Verlag. 452 S.
- HEILMEIER, H.; BARONIUS, K.; KUHN, A. J.; OPFERMANN, M.; NEBE, W. (2000): Influence of simulated sulphur and nitrogen depositions on biomass and nutrient relationships of mountain ash, European beech and Norway spruce in a pot experiment with two soil substrates from the Ore Mountains. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* **163**(1): 57-63.
- HEINSDORF, D. (1978): The influence of grass (*Deschampsia flexuosa*) invasion on the nutrient and growth of fertilized and unfertilized *Pinus sylvestris* and *Quercus rubra* plantations. *Beitr. Forstwirtschaft* **12**: 107-113.
- HEMERY, G.E.; SAVILL, P.S.; PRYOR, S.N. (2005): Applications of the crown diameter-stem diameter relationship for different species of broadleaved trees. *Forest Ecology and Management* **215**: 285-294.
- HEMMANN (1904): Schutzholz, Treibholz, Füllholz – Eine weitere waldbauliche Studie. Köstritz, 48 S.
- HERING, S. (1997): Förderung von Sukzessionsprozessen beim Waldumbau im Erzgebirge. 12. Tagung der Sektion Waldbau. Sektion Waldbau: 57-61.
- HESSSELMAN, H. (1926): Studien über die Humusdecke des Nadelwaldes, ihre Eigenschaften und deren Abhängigkeit vom Waldbau. (Studier över barrskogens humustäcke, dess egenskarper och beroende av skogsvården.) *Medd. Skogsförsöks-Anst.* **22**, Stockholm.
- HESTER, A.J.; MILES, J.; GIMINGHAM, C.H. (1991a): Succession from heather moorland to birch woodland. I. - Experimental conditions in the field. *J. Ecol.* **79**: 303-315.

- HESTER, A.J.; MILES, J.; GIMINGHAM, C.H. (1991b): Succession from heather moorland to birch woodland. II. - Competition between *Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa* and *Agrostis capillaris*. *J. Ecol.* **79**: 317-328.
- HESTER, A.J.; GIMINGHAM, C.H.; MILES, J. (1991c): Succession from heather moorland to birch woodland. III. Seed availability, germination and early growth. *J. Ecol.* **79**: 329-344.
- HEWITT, N.; KELLMAN, M. (2004): Factors influencing tree colonization in fragmented forests: an experimental study of introduced seeds and seedlings. *Forest Ecology and Management* **191**: 39-59.
- HEYBEY, R. (1941): Die Zufallsnutzungen in den sächsischen Staatsforsten von 1800-1935 in ihrer regionalen und zeitlichen Verteilung. *Tharandter Forstliches Jahrbuch* **92**: 508-525.
- HIBSCH-JETTER, C. (1994): Birken in den Alpen. Taxonomisch-ökologische Untersuchungen an *Betula pubescens* Ehrh. und *Betula pendula* Roth. *Contribotiones Biologiae Arborum* **6**: Landsberg am Lech: ecomed verlagsgesellschaft AG & Co.KG.
- HIGGINS, S. I.; NATHAN, R.; CAIN, M. L. (2003): Are long-distance dispersal events in plants usually caused by nonstandard means of dispersal? *Ecology* **84**(8): 1945-1956.
- HILLEL, D. (2004): Introduction to environmental soil physics. Amsterdam: Verlag Elsevier, 494 S.
- HILTON, G. M.; PACKHAM, J. R. (2003): Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). *Forestry* **76**(3): 319-328.
- HIRANO, S.; KIRA, T. (1965): Influence of autotoxic root exudation on the growth of higher plants grown at different densities, *J. Biol. Osaka City Univ.* **16**(1965): 27-44.
- HOLEWA, G. (1990): Beitrag zur Dynamik der Bodenvegetation im Tharandter Wald. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Waldbau und Forstschutz. Tharandt, 58 S.
- HOLM, S.-O. (1994a): Reproductive variability and pollen limitation in three *Betula* taxa in northern Sweden. *Ecography* **17**: 73-81.
- HOLM, S.-O. (1994b): Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden. *Ecography* **17**: 60-72.
- HÖHNE, H.; FIEDLER, H.J. (1963): Über den Einfluss des Entwicklungszustandes von Waldgräsern auf ihren Gehalt an Mineralstoffen und Stickstoff. *Archiv für Forstwesen* **12**(2): 676-696.
- HORN, H.S.; NATHAN, R.; KAPLAN, S.R. (2001): Long-distance dispersal of tree seeds by wind. *Ecological Research* **16**: 877-885.
- HÖRNBERG, G.; OHLSON, M.; ZACKRISSON, O. (1997): Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. *Can. J. For. Res.* **27**: 1015-1023.
- HORVITZ, C.C.; LE CORFF, J. (1993): Spatial scale and dispersion pattern of ant- and bird-dispersed herbs in two tropical lowland rain forests. *Vegetatio* **107/108**: 351-362.
- HOULE, G.; PAYETTE, S. (1990): Seed Dynamics of *Betula alleghaniensis* in a Deciduous Forest of North-Eastern North America. *The Journal of Ecology* **78**(3): 677-690.
- HOULE, G. (1998): Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: Spatial inconsistency in time. *Ecology* **79**(3): 807-818.
- HOULE, G. (1999): Mast Seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an Old Growth, Cold Temperate Forest of North-Eastern North America. *The Journal of Ecology* **87**(3): 413-422.
- HOUSER, P.R. (2003): Infiltration and soil moisture processes. in: *Handbook of Weather, Climate, and Water: Atmospheric Chemistry, Hydrology, and Societal Impacts*, eds. Potter, T.D. & Coleman, B.R., John Wiley & Sons, Inc., 493-506.
- HOWE, H.F.; SMALLWOOD, J. (1982): Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **13**: 201-228.
- HOYLE, M.C. (1965): Growth of Yellow Birch in a Podzol Soil. Forest Service US Department of Agriculture. U.S. Forest Service Research Paper NE-38, 1-14.
- HUNTER, M.L. (Ed.) (1999): *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge: University Press, 698 S.
- HUTCHINSON, G.E. (1941): Ecological aspects of succession in natural populations. *American Naturalist* **75**: 406-418.
- HUTCHINSON, G.E. (1957): Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quantitative Biol.* **22**: 415-427.
- HUTCHINSON, G.E. (1978): *An Introduction to Population Ecology*. 4th ed. New Haven and London: Yale University Press, 260 S.

- HUTCHINGS M.J.; DISCOMBE R.J. (1986): The detection of spatial pattern in plant populations. *Journal of Biogeography* **13**: 225-236
- HUTH, F. (2002): Lückenstrukturen in Fichtenaltbeständen des Tharandter Waldes und ihre Bedeutung für die Naturverjüngung von *Betula pendula* (Roth.). Masterarbeit der TU-Dresden, Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften, 104 S.
- HUTH, F.; WAGNER, S. (2006): Gap structure and establishment of Silver birch regeneration (*Betula pendula* Roth.) in Norway spruce stands (*Picea abies* L. Karst.). *Forest Ecology and Management* **229**: 314–324.
- HÜHN, M.; LANGNER, W. (1999): Investigations on the Correlation Pattern in Even-aged Stands of Larch. VI. Relationships between single tree height and diameter measurements and individual Thiessen Polygon areas. *Silvae Genetica* **48**(2): 87-91.
- HÜHN, M. (2003): Estimating yield depression caused by nonuniformity of spatial plant patterns. *Crop Science* **43**: 421-425.
- IBANEZ, I.; SCHUPP, E.W. (2001): Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival. *Oecologia* **129**:543–550
- ILOMÄKI, S.; NIKINMAA, E.; MÄKELÄ, A. (2003): Crown rise due to competition drives biomass allocation in silver birch. *Can. J. For. Res.* **33**: 2395-2404.
- IMS, R. A. (1990): The Ecology and evolution of reproductive synchrony. *Tree* **5**(5): 135-140.
- INSTITUT FÜR HYDROLOGIE UND METEOROLOGIE 2003-2005. Professur für Meteorologie Piener Straße 23, 01737 Tharandt.
- IRRGANG, S. (1988): Dynamik der oberirdischen Phytomasse von Gräsern und Kräutern nach Kahlschlag im Jahresgang. Diplomarbeit an der TU-Dresden, Fachrichtung Forst-, Geo-, Hydrowissenschaften. 283 S. + Anlagenband.
- IRRGANG, S. (2002): Untersuchungen und waldbauliche Schlußfolgerungen zur Waldökosystem Dynamik. In LÖBF (Hrsg.): Weichlaubhölzer und Sukzessionsdynamik in der naturnahen Waldwirtschaft. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung NRW, Bd. 4, 83-108.
- JALOTA, S.K.; PRIHAR, S.S. (1998): Reducing Soil-Water Evaporation with Tillage and Straw Mulching. Iowa State University Press, Ames, 142 S.
- JANARDAN, K.G. (2002): On a Distribution Associated with a Stochastic Process in Ecology. *Biometrical Journal* **44**(4): 510-522.
- JANZEN, D. H. (1970): Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *The American Naturalist*. **104**(940): 501-528.
- JESSEN, R.J. (1955): Determining the fruit count on a tree by randomized branch sampling. *Biometrics* **11**: 99-109.
- JOHANSSON, T. (2007): Biomass production and allometric above- and below-ground relations for young birch stands planted at four spacings on abandoned farmland. *Forestry* **80**(1): 41-52.
- JOHNSON, L.P.V. (1945): Development of sexual and vegetative organs on detached forest tree branches cultured in the greenhouse. *For. Chron.* **21**: 130-136.
- JOHANSSON, H. (1974): The hybrid *Betula lutea*, sect. *Costatae* x *Betula occidentafis*, sect. *Albae*, *Silvae Genet.* **23**: 14-17.
- JOHNSON, C.W. (1988): Estimating dispersibility of *Acer*, *Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment. *Landscape Ecology* **1**(3): 175-187.
- JONES, H.G. (1983): *Plants and Microclimate*. By Cambridge: Cambridge University Press, 323 S.
- JONSSON, B.G.; ESSEEN, P.-A. (1998): Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits. *Ecography* **21**: 518-526.
- JÖGISTE, K. (1998): Productivity of mixed stands of Norway spruce and birch affected by population dynamics: a model analysis. *Ecological Modelling* **106**: 77-91.
- JUDEICH, F. (1891): Kurze Geschichte der Forstakademie Tharandt vom Jahre 1866 bis 1891. Tharandter Forstliches Jahrbuch, S.8
- JUNGHANS, H. (1951): Quellungsuntersuchungen an Schäl furnieren von Pappel, Erle und Birke. Diplomarbeit, TU-Dresden.
- JUNTTILA, O. (1976): Apical growth cessation and shoot tip abscission in *Salix*. *Physiologia Plantarum* **38**:278-286.
- KADMON, R. (1993): Population dynamic consequences of habitat heterogeneity: An experimental study. *Ecology* **74**: 816-825.

- KAITANIEMI, P.; Ruohomäki, K. (2003): Factors controlling resource allocation in mountain birch. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **5/4**: 231-249.
- KALLINA, H. & Rohmeder, M. (1949): Untersuchungen und Erfahrungen bei der Birkensamenernte 1948, Abschnitt 1: Untersuchungen im FA Wettenhausen. *Allg. Forstzeitschrift* **4**: 75-79.
- KAMLAH, A. (1929): Kalkungsversuche in der Oberförsterei Altenbeken. Berlin. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen* **61**: 209-223.
- KARLSSON, A. (1996): Site preparation of abandoned fields and early establishment of naturally and direct-seeded birch in Sweden. *Stud. For. Suec.* **199**: 1-25.
- KARLSSON, C. (2000): Seed production of *Pinus sylvestris* after release cutting. *Can. J. For. Res.* **30**: 982-989.
- KARLSSON, C. (2000): Effects of release cutting and soil scarification on natural regeneration in *Pinus sylvestris* shelterwoods. *Silvestria* **137**: 1-35.
- KARLSSON, M. (2001): Natural regeneration of broadleaved tree species in Southern Sweden.- Effects of silvicultural treatments and seed dispersal from surrounding stands-. Swedish University of Agricultural Sciences *Silvestra* **196**.
- KARLSSON, M.; NILSSON, U. (2005): The effects of scarification and shelterwood treatments on naturally regenerated seedlings in southern Sweden. *Forest Ecology and Management* **205**: 183-197.
- KEDDY, P.A. (1989): *Competition. Population and community biology series.* London - New York: Chapman and Hall. 202 S.
- KELLOMÄKI, S.; HÄNNINEN, H.; KOLSTRÖM, T.; KOTISAARI, A.; PUKKALA, T. (1987): A tentative model for describing the effects of some regenerative processes on the properties of natural seedling stands. *Silva Fennica* **21**(1): 1-10.
- KELLOMÄKI, S.; VÄISÄNEN, H. (1997): Modelling the dynamics of forest ecosystem for climate change studies in the boreal conditions. *Ecol. Modelling* **97**: 121-140.
- KELLY, D. (1994): The evolutionary ecology of mast seeding. *Tree* **9**(12): 465-470.
- KELLY, D.; HART, D.E.; ALLEN, R.B. (2001): Evaluating the wind pollination benefits of mast seeding. *Ecology* **82**(1): 117-126.
- KENKEL, N.C. (1988): Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* **69**: 1017-1024.
- KENKEL, N.C. (1990): Spatial competition models for plant populations. *Coenoses* **5**: 149-158.
- KENNEDY, D.; BROWN, I.R. (1983): The morphology of the hybrid *Betula pendula* Roth x *B. pubescens* Ehrh. *Watsonia* **14**: 329-336.
- KENNEDY, D.; BROWN, I.R. (1984): Crown development and shoot growth in *Betula pendula* Roth and its implications for forestry and arboriculture. *Arbicultural J.* **8**: 245-257.
- KERR, G.; GOSLING, P.; MORGAN, G.; STOKES, V.; CUNNINGHAM, V.; PARRATT, M. (2008): Seed production and seedling survival in a 50-year-old stand of Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in southern Britain. *Forestry* **81**(4): 525-541.
- KESEL, A.B.; JUNGE, M.M.; NACHTIGALL, W. (1999): Einführung in die angewandte Statistik für Biowissenschaftler. Basel-Boston-Berlin: Birkhäuser Verlag, 264 S.
- KIENAST, F.; KRÄUCHI, N. (1991): Simulated successional characteristics of managed and unmanaged low-elevation forests in central Europe. *Forest Ecology and Management (Amsterdam)* **42**: 49-61.
- KIKUZAWA, K. (1988): Intraspecific Competition in a Natural Stand of *Betula ermanii*. *Annals of Botany* **61**: 727-734.
- KINNAIRD, J.W. (1974): Effect of site conditions on the regeneration of birch (*Betula pendula* and *B. pubescens* Ehrh.), *Journal of Ecology* **62**: 467-472.
- KIRA, T.; OGAWA, H.; SAKAZAKI, N. (1953). Intraspecific competition among higher plants. I. Competition—Yield-density interrelationships in regularly dispersed populations. *J. Inst. Polytech., Osaka City Univ., Ser. D* **4**: 1-16.
- KIRONGO, B.B.; MASON, E.G. (2003): Decline in relative growth rate of 3 juvenile radiata pine clones subjected to varying competition levels in Canterbury, New Zealand. *Ann. For. Sci.* **60**: 585-591.
- KITTREDGE, J.; LOUGHEAD, H.J.; MAZURAK, A. (1941): Interception and stemflow in a pine plantation. *J. For.* **39**: 505-522.



- KLAEHN, F.U.; RUNQUIST, E. (1952): Die Birke: Eine Zusammenfassung der neuesten Untersuchungsergebnisse in forstbotanischer und forstbenutzlicher Hinsicht und zur waldbaulichen Behandlungsweise dieser Holzart. Allgemeine Forst -und Jagdzeitung **123**: 172-177.
- KLAPP, E.; OPITZ VON BOBERFELD, W. (1990): Taschenbuch der Gräser. 12. Auflage, Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 282 S.
- KLEBINGAT, G. (1962): Zur Bedeutung der so genannten Vorwald- und biologischen Hilfsbaumart. Probleme der Waldökologie unter besonderer Berücksichtigung der Fichtenwirtschaft im Mittelgebirge. Tagungsberichte: Nr. 53: 71-78
- KLEINSCHMIT, J. (1998): Die Birke – Standortansprüche und Möglichkeiten der züchterischen Verbesserung. Forst und Holz **53**(4): 99-104.
- KNAPE, C. (1996): Waldbauliche Behandlung von Birkenbeständen auf R- und K-Standorten in Mecklenburg-Vorpommern. Diplomarbeit an der TU-Dresden, Institut für Waldbau und Forstschutz, 223 S.
- KNAPP, R. (1958): Untersuchungen über den Einfluß verschiedener Baumarten auf die unter ihnen wachsenden Pflanzen. Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft **71**: 411-421.
- KNOERZER, D. (1999): Zur Naturverjüngung der Douglasie im Schwarzwald. Inventur und Analyse von Umwelt- und Konkurrenzfaktoren sowie eine naturschutzfachliche Bewertung. – Dissertationes Botanicae 306, J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin - Stuttgart. 283 S.
- KNOKE, T.; AMMER, CH.; STIMM, B.; MOSANDL, R. (2008): Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. European Journal of Forest Research **127**: 89-101.
- KOBE, R.K. (1999): Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. Ecology **80**(1): 187-201.
- KOBE, R.K.; PACALA, S.W.; SILANDER JR., J.A.; CANHAM, C.D. (1995): Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecological Applications **5**(2): 517-532.
- KOBE, R.K.; LIKENS, G.E.; EAGAR, C. (2002): Tree seedling growth and mortality responses to manipulations of calcium and aluminium in a northern hardwood forest. Can. J. For. Res. **32**: 954-966.
- KOBERG, H. (1966): Düngung und Mykorrhiza. Ein Gefäßversuch mit Kiefern. Forstwissenschaftliches Centralblatt **85**(11-12): 371-379.
- KOCH, J.A.; MAKESCHIN, F. (2004): Carbon and nitrogen dynamics in topsoils along forest conversion sequences in the Ore Mountains and the Saxonian lowland, Germany. Eur. J. Forest Res. **123**: 189-201.
- KOHH, R. (1935): Beobachtungen über Reifen und Fallzeit der Samen im Lehr- und Versuchsforstamt (Tartu) i. J. 1930-1935. Mitt. Forstw. Abt. Univ., Tartu **27**.
- KOHLERMANN, L. (1950): Untersuchungen über die Windverbreitung der Früchte und Samen mitteleuropäischer Waldbäume. Forstwissenschaftliches Centralblatt **69**: 606-624.
- KÖHLER, W.; SCHACHTEL, G.; VOLESKE, P. (2002): Biostatistik. - Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler. 3. aktualisierte Aufl. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag, 301 S.
- KOENIG, W.D.; KNOPS, J.M.H. (2000): Patterns of annual seed production by northern hemisphere trees: a global perspective. Am. Nat. **155**(1): 59-69.
- KOPP, D.; SCHWANECKE, W. (1994): Standortlich-naturräumliche Grundlagen ökologiegerechter Forstwirtschaft. – Berlin: 340 S.
- KOPPEL, A.; OJA, T. (1984): Regime of diffuse solar radiation in an individual Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) crown. Photosynthetica **18**: 529-535.
- KOSKI, V.; TALLQVIST, R. (1978): Tuloksia monivuotisista kukinnan ja siemen sadon mittauksista metsäpuilla. Summary: Results on long-time measurements of the quantity of flowering of forest trees. Folia For. **364**: 1-60.
- KÖSTLER, J. (1953): Waldpflege - Waldbauleistungen u. Waldgesinnung in süddeutschem Privatwald ; zugleich ein Wegweiser f. d. Waldbaupraxis. Hamburg-Berlin: Verlag Parey, 200 S.
- KRAMER, P.J.; KOZLOWSKI, T.T. (1979): Physiology of Woody Plants. San Diego - New York: Academic Press, 811 S.

- KRAMER, H. (1988): Waldwachstumslehre: ökologische und anthropogene Einflüsse auf das Wachstum des Waldes, seine Massen- und Wertleistung und die Bestandessicherheit. Hamburg: Parey, 374 S.
- KRANIGK, J.; GRUBER, F.; HEIMANN, J.; THORWEST, A. (1994): Ein Modell für die Kronenraumstruktur und die räumliche Verteilung der Nadeloberfläche in einem Fichtenbestand. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung **165**: 193-197.
- KRAUS, G. (1911): Boden und Klima auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung des Standorts auf dem Wellenkalk. Jena: 184 S.
- KRAUB, G.; GROßKOPF, W. (1928): Methode und Beispiele für den regionalen Vergleich der Humusaufgabe. Tharandter Forstliches Jahrbuch, Bd. **79**: 325-342.
- KREBS, C.J. (1989): Ecological Methodology. Harper & Row, New York, NY. USA; 652 S.
- KREUTZER, K. (1981): Der Einfluß der Bestandesstruktur auf die Saugspannungen und hydraulischen Gradienten unterhalb des Wurzelraumes in einem Fichtenbestand. Mitt. dtsh. bodenkundl. Ges. **30**.
- KREYER, D.; ZERBE, S. (2006): Short-Lived Tree Species and Their Role as Indicators for Plant Diversity in the Restoration of Natural Forests. Restoration Ecology **14**(1): 137-147.
- KRUSKAL, W.H.; WALLIS, W.A. (1952): Use of ranks in one-criterion analysis of variance. Journal of the American Statistical Association **47**: 583-621.
- KRUTZSCH, H. (1852): Untersuchungen über die Waldstreu. Kapitel XIII. Tharandter Forstliches Jahrbuch Bd. **8**: 260-270.
- KRUTZSCH, K.L. (1938): Der "naturgemäße Wirtschaftswald" im Fichtengebiet des sächsischen Erzgebirges und angrenzender Landesteile. Tharandter Forstliches Jahrbuch, Bd. **89**: 85-99.
- KRÜSSMANN, G. (1949): Die Baumschule. - Ein Handbuch für Anzucht, Vermehrung, Kultur und Absatz der Baumschulpflanzen. Berlin-Hamburg: Paul Parey, 433 S.
- KRÜSSMANN, G. (1960): Handbuch der Laubgehölze in zwei Bänden. Bd.1, Berlin-Hamburg: Paul Parey, 495 S.
- KRÜSSMANN, G. (1997): Die Baumschule: ein praktisches Handbuch für Anzucht, Vermehrung, Kultur und Absatz der Baumschulpflanzen. 6., völlig Neubearb. Aufl. Berlin: Parey, 982 S.
- KUHA, J. (2004): AIC and BIC Comparisons of Assumptions and Performance. Sociological Methods & Research **33**(2): 188-229.
- KÜHLMANN-BERENZON, S.; HJORTH, U. (2007): Accounting for large-scale factors in the study of understory vegetation using a conditional logistic model. Environ Ecol Stat **14**: 149-159.
- KUPFERSCHMID-ALBISETTI, A.D. (2003): Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. Swiss Federal Institute of Technology Zürich. Diss. ETH No. 15228, Bern. 237 S.
- KÜSTER, H. (1998): Geschichte des Waldes. Von der Urzeit bis zur Gegenwart. München: Verlag C.H. Beck, 266 S.
- KUTTLER, W. (2005): Mikro- und Mesoklima, Stadtklima. – In: HUPFER, P.; KUTTLER, W. (Hrsg): Witterung und Klima – Eine Einführung in die Meteorologie und Klimatologie. Wiesbaden.
- KÜßNER, R. (1991): Sukzessionale Prozesse in Fichtenbeständen (*Picea abies*) des Osterzgebirges – Möglichkeiten ihrer waldbaulichen Beeinflussung und ihre Bedeutung für einen ökologisch begründeten Waldumbau. Forstwissenschaftliches Centralblatt **116**: 359-369.
- KÜßNER, R. (1999): Ein auf Strahlungsmessungen basierendes Verfahren zur Bestimmung des Blattflächenindex und zur Charakterisierung der Überschildung in Fichtenbeständen. Forstwiss. Beitr. Tharandt, Heft 5, Stuttgart: Ulmer, 192 S.
- KÜßNER, R.; WOLLMERSTÄDT, J. (2003): Entwicklung eines Tannenvoranbaus mit Birkenverjüngung. AFZ-DerWald **58**(6): 311-312.
- KUULUVAINEN, T. (1994): Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. Annales Zoologici Fennici **31**: 35-51.
- KUULUVAINEN, T.; JUNTUNEN, P. (1998): Properties and importance of tree regeneration microhabitats in a small windthrow gap in a boreal *Pinus sylvestris* dominated forest. Journal of Vegetation Science **9**: 551-562.
- KUULUVAINEN, T.; KALMARI, R. (2003): Regeneration microsites of *Picea abies* seedlings in a windthrow area of a boreal old-growth forest in southern Finland. Ann. Bot. Fennici **40**: 401-413.
- LAF, SÄCHSISCHE LANDESANSTALT FÜR FORSTEN (1999): Waldumbau auf Tieflands- und Mittelgebirgsstandorten. Heft **19**

- LANDHÄUSSER, S.M.; LIEFFERS, V.J. (1999): Rhizome growth of *Calamagrostis canadensis* into mounds created for tree seedling establishment. *New Forests* **18**: 245-262.
- LANGE, C. (1995): Untersuchungen zum Einfluß von Birke (*Betula pendula* Roth) auf Fichte (*Picea abies* L.) an ausgewählten Mischbestockungen des Tharandter Waldes. Inst. f. Waldbau und Forstschutz. Univ. Dresden, 93 S.
- LARCHER, W. (1994): Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung in ihrer Umwelt. 5. Aufl. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co., 394 S.
- LAUROP, C.P. (1796): Ueber Forstwirthschaft, besonders über Erhaltung, Abtrieb und Wiederanbau der Waelder. Leipzig: Crusius, 470 S.
- LECK, M.A.; PARKER, V.T.; SIMPSON, R.L. (EDS.) (1989): Ecology of Soil Seed Banks. London: Academic Press, 462 S.
- LEDER, B. (1992): Weichlaubhölzer - Verjüngungsökologie, Jugendwachstum und Bedeutung in Jungbeständen der Hauptbaumarten Buche und Eiche. Landesanstalt für Forstwirtschaft Nordrhein-Westfalen. Zimmermann Druck und Verlag GmbH. Sonderband, 416 S.
- LEDER, B. (2007): Empfehlungen für die Wiederbewaldung der Orkanflächen in Nordrhein-Westfalen. Landesbetrieb Wald und Holz Nordrhein-Westfalen, 71 S.
- LEIBUNDGUT, H. (1984): Die natürliche Waldverjüngung. 2., überarb. u. erw. Aufl. Stuttgart: Haupt Verlag, 115 S.
- LEMKE, M. (1991): Studie zur unterirdischen Phytomasse von *Avenella flexuosa* (L.) Drejer auf dem Ökologischen Meßfeld Tharandt. Diplomarbeit der Fakultät Bau-, Wasser- und Forstwesen, Institut für Waldbau und Forstschutz der Technischen Universität Dresden. 59 S.
- LEMMEL, H. (1939): Die Organismusidee in Möllers Dauerwaldgedanken. Berlin: Springer Verlag, 192 S.
- LENK, H. (1957): Analytische Untersuchungen von ca. 15-23 jährigen Mischbeständen im Tharandter Wald (Rev. 24/12b1, 13 g2, 21 a2). Diplomarbeit an der TU-Dresden, Institut für Waldbau und Forstschutz.
- LENTSCHIG, S. (1962): Chemische und mineralogische Untersuchungen an ausgewählten Braunerden und Podsolen des Mittelgebirges. Dresden, Techn. Univ., Fak. f. Math. u. Naturwiss., Diss., 180 S.
- LEVEY, D.J.; SILVA, W.R.; GALETTI, M. (Ed.) (2002): Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation. Wallingford: CABI Publishing, 511 S.
- LEVIN, S.A.; MULLER-LANDAU, H.C.; NATHAN, R.; CHAVE, J. (2003): The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretical Perspective. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**: 575-604.
- LEVINE, J.M.; MURRELL, D.J. (2003): The Community-Level Consequences of Seed Dispersal Patterns. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **34**: 549-574.
- LEVULA, J.; ILVESNIEMI, H.; WESTMAN, C.J. (2003): Relation between Soil Properties and Tree Species Composition in a Scots pine-Norway spruce Stand in Southern Finland. *Silva Fennica* **37**(2): 205-218.
- LEXERØD, N.L. (2005): Recruitment models for different tree species in Norway. *Forest Ecology and Management* **206**: 91-108.
- LI, H.-J.; ZHANG, Z.-B. (2003): Effect of rodents on acorn dispersal and survival of the Liaodong oak (*Quercus liaotungensis* Koidz.). *Forest Ecology and Management* **176**: 387-396.
- LIEFFERS, V.J.; STADT, K.J. (1994): Growth of understory *Picea glauca*, *Calamagrostis canadensis*, and *Epilobium angustifolium* in relation to overstory light transmission. *Canadian Journal of Forest Research* **24**(6): 1193-1198.
- LIEFFERS, V.J.; MESSIER, C.; STADT, K.J.; GENDRON, F.; COMEAU, P.G. (1999): Predicting and managing light in the understory of boreal forests. *Can. J. For. Res.* **29**: 796-811.
- LINDER, P.; ELFVING, B.; ZACKRISSON, O. (1997): Stand structure and successional trends in virgin boreal forest reserves in Sweden. *Forest Ecology and Management* **98**: 17-33.
- LISCHKE, H.; LÖFFLER, T.J. (2006): Intra-specific density dependence is required to maintain species diversity in spatio-temporal forest simulations with reproduction. *Ecological Modelling* **198**: 341-361.
- LISCHUK, M.E. (1987): Ход роста полных порослевых древостоев осины Полесья УССР. Нормативно-справочные материалы для таксации лесов Украины и Молдавии. Киев: Урожай: 252-259.

- LIU, J.; ASHTON, P.S. (1995): Individual-based simulation models for forest succession and management. *Forest Ecology and Management* **73**: 157-175.
- LIU, J.; ASHTON, P.S. (1998): Formosaic: an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. *Ecological Modelling* **106**: 177-200.
- LOCKOW, K.-W. (1998): Ertragstafeln für die Sandbirke (*Betula pendula* Roth.) sowie für die Moorbirke (*Betula pubescens* Ehrh.) für das nordostdeutsche Tiefland. Landesforstanstalt Eberswalde.
- LOKVENC, T.; CHROUST, L. (1987): Vliv břízy na odrůstání smrkové kultury. [Influence of birch on the performance of Norway spruce plantation]. *Lesnictví*, 33, 1987, č. **11**, s. 993 - 1010.
- LONDO, G. (1975): Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. in: Schmidt, W. 1975: Sukzessionsforschung. Vaduz: Cramer Verlag.
- LORENZ, A. (2003): Förderung initialer Besiedlungsprozesse über Birkensaat auf Kippen-Rohböden der Mitteldeutschen und Lausitzer Braunkohlenreviere. -vorläufiges Manuskript- (Stand: 22.06.2003), 21 S.
- LORENZETTI, F.; DELAGRANGE, S.; BOUFFARD, D.; NOLET, P. (2008): Establishment, survivorship, and growth of yellow birch seedlings after site preparation treatments in large gaps. *Forest Ecology and Management* **254**: 350-361.
- LOREY, T. (1883): Ertragsuntersuchungen in Fichtenbeständen. *AFJZ, Suppl.* **30**(12): 30-57.
- LUFTENSTEINER, H.W. (1982): Untersuchungen zur Verbreitungsbiologie von Pflanzengemeinschaften an vier Standorten in Niederösterreich. *Bibliotheca Botanica*, Heft 135, 68 S.
- LUORANEN, J.; REPO, T.; LAPPI, J. (2004): Assessment of the frost hardiness of shoots of silver birch (*Betula pendula*) seedlings with and without controlled exposure to freezing. *Can. J. For. Res.* **34**: 1108-1118.
- LUSK, J.J.; SWIHART, R.K.; GOHEEN, J.R. (2007): Correlates of interspecific synchrony and interannual variation in seed production by deciduous trees. *Forest Ecology and Management* **242**: 656-670.
- LÜPKE, V. B.; RÖHRIG, E. (1972): Die natürliche Verjüngung der europäischen Lärche - Oekologische Untersuchungen im Staatlichen Forstamt Reinhausen. *Mitteilungen aus der Niedersächsischen Landesforstverwaltung*. Heft 17, Hannover: M. & H. Schaper, 76 S.
- LÜTZKE, R. (1991): Bestandesklima und Wasserhaushalt in Kiefernbeständen des nordostdeutschen Tieflandes. *Forschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Eberswalde (Hrsg.): Die Kiefer (Pinus sylvestris). Berichte aus Forschung und Entwicklung* **25**: 4-58.
- LUX, G. (1956): Zur Bewurzelung unserer wichtigsten Waldgräser. Diplomarbeit an der TU-Dresden. Tharandt
- LYR, H.; POLSTER, H.; FIEDLER, H.-J. (1967): *Gehölzphysiologie*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 444 S.
- MACARTHUR, R.H.; WILSON, E.O. (1967): An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* **17**: 373-387.
- MACDONALD, A.D.; MOTHERSHILL, D. H. (1983): Shoot development in *Betula papyrifera*. I. Short-shoot organogenesis. *Canadian Journal of Botany* **61**: 3049-3065.
- MACDONALD, A.D.; MOTHERSHILL, D. H.; CAESAR, J.C. (1984): Shoot development in *Betula papyrifera*. III. Long-shoot organogenesis. *Canadian Journal of Botany* **62**: 437-445.
- MACDONALD, D.W.; SMITH, H. (1990): Dispersal, dispersion and conservation in the agricultural ecosystem. In: BUNCE, R.G.H.; HOWARD, D.C. (Ed.): *Species dispersal in agricultural habitats*. Belhaven Press, 18-64.
- MACHADO, J.-L.; REICH, P.B. (1999): Evaluation of several measures of canopy openness as predictors of photosynthetic photon flux density in deeply shaded conifer-dominated forest understory. *Can. J. For. Res.* **29**: 1438-1444.
- MÄKELÄ, A.; HARI, P. (1986): Stand growth model based on carbon uptake and allocation in individual trees. *Ecological Modelling* **33**: 205-229.
- MÄKELÄ, A.; VALENTINE, H.T. (2006): Crown ratio influences allometric scaling in trees. *Ecology* **87**(12): 2967-2972.
- MALCOVÁ, R.; VOSÁTKA, M.; ALBRECHTOVÁ, J. (1999): Influence of arbuscular mycorrhizal fungi and simulated acid rain on the growth and coexistence of the grasses *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*. *Plant and Soil* **207**: 45-57.
- MALICKI, M.A.; PLAGGE, R.; ROTH, C.H. (1996): Improving the calibration of dielectric TDR soil moisture determination taking into account the soil solid. *Eur. J. Soil Sci.* **47**: 357-366.

- MANNIGEL, O. (1975): Untersuchungen zur Entwicklung einer Methode der Bestimmung des Holzanteils in Entrindungsabfällen der Holzarten Fichte und Birke TU Dresden, Tharandt, Inst. f. Forstnutzung.
- MANNING, P.; PUTWAIN, P.D.; WEBB, N.R. (2007): Spatial heterogeneity in the determinants of woody plant invasion of lowland heath. *Applied Vegetation Science* **10**: 65-72.
- MARDIA, K.V.; JUPP, P.E. (2000): Directional statistics. Wiley series in probability and statistics. Chichester: Wiley Verlag, 430 S.
- MARISCAL, M.J.; MARTENS, S.N.; USTIN, S.L.; CHEN, J.; WEISS, S.B.; ROBERTS, D.A. (2004): Light-transmission Profiles in an Old-growth Forest Canopy: Simulations of Photosynthetically Active Radiation by Using Spatially Explicit Radiative Transfer Models. *Ecosystems* **7**: 454-467.
- MARQUIS, D.A. (1966): Germination & growth of Paper birch & Yellow birch in simulated strip cuttings. Northeastern forest experiment station; U.S. Department of Agriculture. U.S. Forest research paper NE-54. Upper Darby, 19 S.
- MASER, C. (1997): Sustainable forestry - philosophy, science, and economics. 3. [print.], St. Lucie Press, Boca Raton, Fla. 373 S.
- MASON, R.L.; GUNST, R.G.; WEBSTER, J.T. (1975): Regression analysis and problems of multicollinearity. *Communications in Statistics* **4**(3): 277-292.
- MATLACK, G.R. (1987): Diaspore size, shape, and fall behavior in wind-dispersed plant species. *American Journal of Botany* **74**(8): 1150-1160.
- MATLACK, G.R. (1989): Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. *Journal of Ecology* **77**: 853-869.
- MATTHEWS, J.D. (1955): The influence of weather on the frequency of beech mast years in England, *Forestry* **28**: 107-116.
- MATHEIS, W.; WILHELM, G.J. (2002): Wertholzerzeugung mit Birken. *AFZ-Der Wald* **16**: 854-856.
- MAY, R.M.; MCLEAN, A.R. (2007): Theoretical Ecology - Principles and Applications. Oxford-NY: Oxford University Press, 257 S.
- MAYR, H. (1925): Waldbau auf naturgesetzlicher Grundlage - ein Lehr- und Handbuch. 2. Aufl., Berlin: Parey, 568 S.
- MCKONE, M.J.; KELLY, D.; LEE, W.G. (1998): Effect of climate change on mast-seeding species: frequency of mass flowering and escape from specialist insect seed predators. *Global Change Biology* **4**: 591-596.
- MEAD, R. (1971): Models for interplant competition in irregularly distributed populations. *Statistical Ecology* **2**: 13-30.
- MENGES, U.; BURGER, R.; KENK, G. (1991): Natürliche Wiederbewaldung von Sturmflächen. *Allg. Forstz. München* **49**: 96-100.
- MERCIER, F.; BAUJARD, O. (1997): Voronoi diagrams to model forest dynamics in French Guiana. *GeoComputation '97 & SIRC '97*: 161-171.
- MESSAOUD, Y.; HOULE, G. (2006): Spatial patterns of tree seedling establishment and their relationship to environmental variables in a cool-temperate deciduous forest of eastern North America. *Plant Ecology* **185**: 319-331.
- MESSER, H. (1954): Untersuchungen über das Fruchten und die Saatguteigenschaften der Sandbirke (*Betula verrucosa*). *Allg. Forstzeitschr.* **9**: 129-131 und 135-136.
- MESSER, H. (1958): Das Fruchten der Waldbäume als Grundlage der Forstsamengewinnung: i. Koniferen. *Mitteilungen der Hessischen Landesforstverwaltung*, 1. J.D. Sauerländer's: Fankfurt am Main: 108 S.
- MITCHELL, S.J.; BEESE, W.J. (2002): The retention system: reconciling variable retention with the principles of silvicultural systems. *For. Chron.* **78**: 397-403.
- MILES, J.; KINNAIRD, J.W. (1979): The establishment and regeneration of Birch, Juniper and Scots Pine in the Scottish Highlands. *Scottish Forestry* **33**: 103-119.
- MILLETT, J.; HESTER, A.J.; MILLARD, P.; MCDONALD, A.J.S. (2006): How do different competing species influence the response of *Betula pubescens* Ehrh. to browsing? *Basic and Applied Ecology* **7**: 123-132.
- MIRZAEV, M.M. (1970): The importance of correlations in evolutionary transformations of shoot types in birch. [russ.] *Dokl. Akad. Nauk. SSR* **194**: 967-969.

- MITCHELL, R.J.; PALIK, B.J.; HUNTER, M.L. (2002): Natural disturbance as a guide to silviculture. *Forest Ecology and Management* **155**: 315-317.
- MITHEN, R.; HARPER, J.L.; WEINER, J. (1984): Growth and mortality of individual plants as a function of available area. *Oecologia (Berlin)* **62**: 57-60.
- MITSCHERLICH, E.A. (1930): Die Bestimmung des Düngerbedürfnisses des Bodens. Berlin: Parey, 119 S.
- MITSCHERLICH, G. (1942): Der Einfluß des Seewindes auf das Wachstum von Kiefer, Fichte, Buche, Birke und Erle. *Tharandter Forstliches Jahrbuch* **93**(1/2): 345-373.
- MITSCHERLICH, G.; KÜNSTLE, E.; LANG, W. (1967): Ein Beitrag zur Frage der Beleuchtungsstärke im Bestände. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* **138**: 213-223.
- MITSCHERLICH, G.; MOLL, W. (1970): Untersuchungen über die Niederschlags- und Bodenfeuchtigkeitsverhältnisse in einigen Nadel- und Laubholzbeständen in der Nähe von Freiburg/Br., *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **141**(3): 49-60.
- MITSCHERLICH, G. (1981): Wald, Wachstum und Umwelt. Bd. 2 Waldklima und Wasserhaushalt, Zweite überarbeitete Auflage. Frankfurt am Main: J.D. Sauerländer`s Verlag.
- MITTEILUNGEN DER LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT - THÜRINGEN (2000): Beiträge zur Waldschutzforschung. Gotha. Mitteilungen der Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft **17**, 256 S.
- MOHR, H.; SCHOPFER, P. (1992): Pflanzenphysiologie. 4., völlig neubearbeitete Auflage, Berlin-Heidelberg-London: Springer-Verlag 659 S.
- MOISEJEW, W.C. (1971): Таксация молодняков: Учебное пособие. Л.: ЛЛТА, 343 Стр.
- MOLES A.T.; WESTOBY M. (2004): What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* **106**: 193-199.
- MÖLLER, A. (1922): Der Dauerwaldgedanke - sein Sinn und seine Bedeutung. Berlin: Springer, 84 S.
- MORGENTHALER, H. (1915): Beiträge zur Kenntnis des Formenkreises der Sammelart *Betula alba* L. mit variationsstatistischer Analyse der Phaenotypen. Diss. Naturwiss. ETH Zürich, Nr. 125. 133 S.
- MORK, E. (1942): Über den Streufall in unseren Wäldern. *Medd. norske Skogfors. – Ves.* **29** (8/3): 297-365.
- MONSI, M.; SAEKI, T. (1953): Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Japanese Journal of Botany* **14**: 22-52.
- MORIN, A.; BEAUDET, M.; DELAGRANGE, S.; SWIFT, L.; GREENE, D.; MESSIER, C.; KNEESHAW, D.D. (2003): Revue de litterature: Principales causes de mortalite et pricipes de modelisation de la regeneration chez les semis de Bouleau Jaune (*Betula alleghaniensis*). Groupe de recherche en ecologie forestiere inter-universitaire (GREFi). 29 S.
- MOSANDL, R. (1984): Löcherhiebe im Bergmischwald. Ein waldbauökologischer Beitrag zur Femelschlagverjüngung in den Chiemgauer Alpen. *Forstllliche Forschungsberichte München* **61**, 298 S.
- MUČINA, L.; GEIBELBRECHT, J.; GEIBELBRECHT-TAFERNER, L. (2000): Scale invariant measures of pattern intensity and grain: A simulation experiment. *Environmental and Ecological Statistics* **7**: 255-261.
- MÜCKE, B. (1983): Damit der Wald nicht stirbt - Ursachen und Folgen der Waldkatastrophe. München: Wilhelm Heyne Verlag GmbH, 237 S.
- MÜLLER, K.H.; WAGNER, S. (2003): Fine root dynamics in gaps of Norway spruce stands in the German Ore Mountains. *Forestry* **76**(2): 149-158.
- MÜLLER-SCHNEIDER, P. (1977): Verbreitungsbiologie (Diasporologie) der Blütenpflanzen. Zürich. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel **61**: 226 S.
- MURRAY, D.R. (1986): Seed dispersal. In: BURROWS, F.M.; O'DOWD, D.J.; GILL, M.; HOWE, H.F.; PRICE, M.V.; JENKINS, H.; WHELAN, J.R.; TIFFNEY, B.H. (Eds.): *Biology Department, The University of Wollongong, New South Wales. San Diego-California: Academic Press, Inc.* 322 S.
- NAKASHIZUKA, T.; KATSUKI, T.; TANAKA, H. (1995): Forest canopy structure analyzed by using aerial photographs. *Ecol. Res.* **10**: 13-18.
- NAKASHIZUKA, T. (2001): Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(4): 206-210.

- NAKASHIZUKA, T.; MATSUMOTO, Y. (2002): Diversity and Interaction in a Temperate Forest Community. - Ogawa Forest Reserve of Japan. Tokyo: Ecological Studies 158, Springer-Verlag Tokyo, 319 S.
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H.C. (2000a): Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree* **15**: 278-285.
- NATHAN, R.; SAFRIEL, U.N.; NOY-MEIR, I.; SCHILLER, G. (2000b): Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* **8**(8): 2156-2169.
- NATHAN, R.; SAFRIEL, U.N.; NOY-MEIR, I. (2001): Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* **82**(2): 374-388.
- NATHO, G. (1959): Variationsbreite und Bastardbildung bei mitteleuropäischen Birkensippen. *Feddes Repetitorium* **61**: 211-273.
- NATHO, G. (1976): Zu Fruchtmorphologie und Gliederung der Gattung *Betula* L. *Gleditschia* **4**: 9-21.
- NÄTHER, W.; WÄLDER, K. (2003). Experimental design and statistical inference for cluster point processes. *Biometrical Journal* **45**: 1006-1022.
- NEBE, W.; ILGEN, G.; GASTINGER, W. (1989): Immissionsbedingte Ernährungsstörungen in Fichtenbeständen auf Standorten unterschiedlicher Trophie. *Beitr. Forstwirtschaft*. **23**: 17-25.
- NEBE, W.; ABIY, M.; BARONIUS, K.; KLINGER, T.; LANGUSCH, J.; OPFERMANN, M.; STROHBACH, U. (1995): Immissionsbedingte Bodenveränderungen und standörtliche Grundlagen für den ökologischen Waldumbau im Erzgebirge. In: Untersuchungen von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage für einen ökologisch begründeten Waldumbau. Technische Universität Dresden, Fachrichtung Forstwissenschaften, S. 29-40.
- NEBE, W.; ABIY, M.; HOFMANN, W.; WEISKE, A. (1998): Standorte der Experimentalflächen. In: NEBE, W.; ROLOFF, A.; VOGEL, M. (Eds.): Untersuchungen von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage für einen ökologisch begründeten Waldumbau. Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt **4**: 19-27.
- NEWTON, P.F.; JOLLIFFE, P.A. (1998) Assessing processes of intraspecific competition within spatially heterogeneous black spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 259-275.
- NICOTRA, A.B.; CHAZDON, R.L.; IRIARTE, S.V.B. (1999): Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* **80**(6): 1908-1926.
- NIELSEN, C.; MACKENTHUN, G. (1991): Die horizontale Variation der Feinwurzelintensität in Waldböden in Abhängigkeit von der Bestockungsdichte. *Allgemeine Forst- u. Jagd-Zeitung*, Jg. **162**(5/6): 112-119.
- NIKLAS, K.J. (1994): *Plant Allometry. The Scaling of Form and Process*. Chicago-London: The University of Chicago Press, 395 S.
- NIEBLEIN, E. (1980): *Waldeigentum und Gesellschaft eine Studie zur Sozialbindung des Eigentums*. Hamburg-Berlin: Parey, 174 S.
- NORDMANN, B. (2006): Auswirkungen verschiedener Hiebsarten auf die Strahlungs- und Bodenfeuchteverhältnisse in Fichtenbeständen des Tharandter Waldes. Diplomarbeit. Fachrichtung Forstwissenschaften Tharandt, 85 S.
- NULTSCH, W. (1996): *Allgemeine Botanik - Glossar mit 752 Stichworten*. 10., neubearb. u. erw. Aufl., Stuttgart: Thieme Verlag, 602 S.
- NYGREN, M. (2003): *Metsäpuiden siemenopas. Metsäntutkimuslaitos, Suonenjoen tutkimusasema; Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 882*, Helsinki. 144 S.
- NYLAND, R.D. (2002): *Silviculture - concepts and applications*. 2. ed., Boston: McGraw-Hill, 682 S.
- OBEID, M., D.; MACHIN & J. L. HARPER, (1967): Influence of density on plant to plant variations in fiber flax, *Linum usitatissimum*. *Crop Science* **7**: 471-473.
- ODUM, E.P. (1991): *Prinzipien der Ökologie - Lebensräume, Stoffkreisläufe, Wachstumsgrenzen*. Spektrum der Wissenschaft Verlagsgesellschaft, Heidelberg. 305 S.
- OGDEN, J. (1970): Plant population structure and productivity. *Proceedings of the New Zealand Ecological Society*, **17**, 1-9.
- OKUBO, A.; LEVIN, S.A. (1989): A Theoretical Framework for Data Analysis of Wind Dispersal of Seeds and Pollen. *Ecology* **70**(2): 329-338.
- OLDEMANN, R.A.A. (1990): *Forests: Elements of Silvology*. Berlin-Heidelberg-New York: Springer Verlag, 624 S.

- OLESKOG, G.; SAHLÉN, K. (2000): Effects of seedbed substrate on moisture conditions and germination of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seeds in a mixed conifer stand. *New Forest* **20**: 119-133.
- ORDONEZ, J.L.; MOLOWNY-HORAS, R.; RETANA, J. (2006): A model of the recruitment of *Pinus nigra* from unburned edges after large wildfires. *Ecological Modelling* **197**: 405-417.
- OSUMI, K.; SAKURAI, S. (1997): Seedling emergence of *Betula maximowicziana* following human disturbance and the role of buried viable seeds. *Forest Ecology and Management* **93**: 235-243.
- OSUMI, K.; SAKURAI, S. (2002): The unstable fate of seedlings of the small-seeded pioneer tree species, *Betula maximowicziana*. *Forest Ecology and Management* **160**: 85-95.
- OTTO, H.-J. (1994): *Waldökologie*, Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 391 S.
- OTTO, H.-J. (1994a): Ökologischer Waldbau: Teil I. - Walddynamische Prozesse bei Fichte und Kiefer im Rahmen waldbaulicher Rationalisierung. *AFZ-DerWald* **44**(12): 364-367.
- OTTO, H.-J. (1994b): Ökologischer Waldbau: Teil II. - Walddynamische Prozesse bei Fichte und Kiefer im Rahmen waldbaulicher Rationalisierung. *AFZ-DerWald* **44**(12): 408-411.
- OTTO, L.-F. (2009): Waldschutzsituation 2008/2009 in Sachsen. *AFZ-DerWald* **7**: 351-354.
- ØKLAND, R.H.; EILERTSEN, O. (1993): Vegetation-environment relationships of boreal coniferous forests in the Solhomfjell area, Gjerstad, S Norway. *Oslo.- Sommerfeltia* **16**: 1-254.
- ØKLAND, R.H.; RYDGREN, K.; ØKLAND, T. (1999): Single-tree influence on understorey vegetation in a Norwegian boreal spruce forest. *Oikos* **87**: 488-498.
- ØKLAND, T.; RYDGREN, K.; ØKLAND, R.H.; STORAUNET, K.O.; ROLSTAD, J. (2003): Variation in environmental conditions, understorey species number, abundance and composition among natural and managed *Picea abies* forest stands. *For. Ecol. Man.* **177**: 17-37.
- OWENS M.K.; NORTON B.E. (1989): The impact of 'available area' on *Artemisia tridentata* seedling dynamics. *Vegetatio* **82**: 155-162.
- PACALA, S.W.; SILANDER, J.W. (1985): Neighborhood models of plant population dynamics. I. Single species models of annuals. *American Naturalist* **125**: 385-411.
- PACALA, S.W.; CANHAM, C.D.; SILANDER JR., J.A. (1993): Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* **23**: 1980-1988.
- PACALA, S.W.; CANHAM, C.D.; SAPONARA, J.; SILANDER JR, J.A.; KOBE, R.K.; RIBBENS, E. (1996): Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* **66**(1): 1-43.
- PAGE, L.M.; CAMERON, A.D. (2006): Regeneration dynamics of Sitka spruce in artificially created forest gaps. *Forest Ecology and Management* **221**: 260-266.
- PAIRON, M.; JONARD, M.; JACQUEMART, A.-L. (2006): Modeling seed dispersal of black cherry, an invasive forest tree: how microsatellites may help? *Canadian Journal of Forest Research* **36**: 1385-1394.
- PAPULA, L. (2003): *Mathematische Formelsammlung für Ingenieure und Naturwissenschaftler*. 8. Aufl. Wiesbaden: Friedr. Vieweg & Sohn Verlag/GWV Fachverlage GmbH, 498 S.
- PARKER, G.G.; O'NEILL, J.P.; HIGMAN, D. (1989): Vertical profile and canopy organization in a mixed deciduous forest. *Vegetatio* **85**: 1-11.
- PEARCY, R.W.; EHLERINGER, J.; MOONEY, H.A.; RUNDEL, P.W. (1989): *Plant Physiological Ecology: Field Methods and Instrumentation*, Chapman and Hall, London (1989), 97-116.
- PEARSON, E.S.; STEPHENS, M.A. (1964): The ratio of range to standard deviation in the same normal sample. *Biometrika* **51**: 484-7.
- PEER, H. (1976): Experimentelle Untersuchungen zur Konkurrenzkraft von Forstunkräutern auf Fichten. *Forstw. Cbl.* **95**: 149-165.
- PEFC (2009): "Programme for the Endorsement of Forest Certification schemes" seit 2003 umbenannt [[www.pefc.org](http://www.pefc.org) und <http://www.pefc.de/pefc-initiative/pefc-hintergrund-und-ziele.html>]
- PEINADO, M.; MORENO, G. (1989): The genus *Betula* (Betulaceae) in the Sistema Central (Spain). *Willdenowia* **18**: 343 - 359.
- PETRERE, M. (1985): The variance of the index (R) of aggregation of Clark and Evans. *Oecologia* **68**: 158-159.
- PERALA, D.A., (1987): Regenerating the birches: ecology and cultural requirements. Ph.D. Thesis, Univ. Minnesota, 215 pp. Diss. Abstr. Int., 49(4).



- PERALA, D.A.; ALM, A.A. (1989): Regenerating paper birch in the Lakes States with the shelterwood method. *North. J. Appl. For.* **6**: 151-153.
- PERALA, D.A.; ALM, A.A. (1990a): Reproductive Ecology of Birch: A Review. *Forest Ecology and Management* **32**: 1-38.
- PERALA, D.A.; ALM, A.A. (1990b): Regeneration Silviculture of Birch: A Review. *Forest Ecology and Management* **32**: 39-77.
- PERRY, R.W.; THILL, R.E. (1999): Estimating Mast Production: An Evaluation of Visual Surveys and Comparison with Seed Traps using White Oaks. *Journal of Applied Forestry* **23**(3): 164-169.
- PFEIL, W.L. (1817): Die deutsche Holzzucht: Begründet auf die Eigenthümlichkeit der Forsthölzer und ihr Verhalten zu dem verschiedenen Standorte. Leipzig: Baumgärtner's Buchhandlung, 551 S.
- PHILIPP, K. (1932): Der rationalisierte Waldbau ein Lehr- und Lesebuch. Harsch, Karlsruhe. 336 S.
- PICARD, N.; BAR-HEN, A.; GUÉDON, Y. (2003): Modelling diameter class distribution with a second-order matrix model. *Forest Ecology and Management* **180**: 389-400.
- PICKETT, S.T.A.; WHITE, P.S. (Eds.), *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, New York: Academic Press, 472 S.
- PICKETT S.T.A.; KOLASA, J.; COLLINS, S.L.; ARMESTO, J.J. (1989): The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**(2): 129-136.
- PICKETT, S.T.A.; CADENASSO, M.L. (2002): The Ecosystem as a Multidimensional Concept: Meaning, Model, and Metaphor. *Ecosystem* **5**: 1-10.
- PICKETT, S.T.A.; CADENASSO, M.L.; GROVE, J.M. (2005): Biocomplexity in Coupled Natural-Human Systems: A Multidimensional Framework. *Ecosystems* **8**: 225-232.
- PIETZSCH, K. (1962): *Geologie von Sachsen - Bezirke Dresden, Karl-Marx-Stadt und Leipzig*. Dt. Berlin: Verl. d. Wissenschaften, 870 S.
- PLONSKI, W.L. (1956): Normal yield tables for black spruce, jack pine, aspen, and white birch in northern Ontario. Report No. 24. Division of Timber Management, Ontario Dept. of Lands and Forests.
- PLONSKI, W.L. (1981): Normal Yield Tables (Metric) for Major Forest Species of Ontario, For. Resour. Group, Ont. Minist. Nat. Resour., Toronto, Ont. 40 S.
- PLUMP, T.R.; KRAUS, K. (1991): Oak Woodland Artificial Regeneration Correlating Soil Moisture to Seedling Survival. USDA Forest Service Gen. Tech. Rep. PSW-126: 91-94.
- POPADYUK, R.V.; SMIRNOVA, O.V.; EVSTIGNEEV, O.I.; YANITSKAYA, T.O.; CHUMATCHENKO, S.I.; ZAUGOLNOVA, L.B.; KOROTKOV, V.N.; CHISTYAKOVA, A.A.; KHANINA, L.G.; KOMAROV, A.S. (1995): Current state of broad-leaved forests in Russia, Belorussia, Ukraine: historical development, biodiversity, structure and dynamic. Pushchino: PRC RAS, 74 S.
- PORTÉ, A.; BARTELINK, H.H. (2002): Modelling mixed forest growth: a review of models for forest management. *Ecological Modelling* **150**: 141-188.
- PORTNOY, S.; WILLSON, M.F. (1993): Seed dispersal curves: behavior of the tail of the distribution. *Evolutionary Ecology* **7**: 25-44.
- POWELL, J.A.; ZIMMERMANN, N.E. (2004): Multiscale Analysis of Active Seed Dispersal Contributes to Resolving Reid's Paradox. *Ecology* **85**(2): 490-506.
- PRASSE, H. (2006): Institut für Hydrologie und Meteorologie. Schriftliche Mitteilung und Datenübertragung.
- PRENTICE, I.C.; LEEMANS, R. (1990): Pattern and process and the dynamics of forest structure: A simulation approach. *J. Ecol.* **78**: 340-355.
- PRETZSCH, H. (2001): *Modellierung des Waldwachstums*. Berlin: Parey Buchverlag, 341 S.
- PRETZSCH, H. (2002): *Grundlagen der Waldwachstumsforschung*. Berlin: Parey Buchverlag, 414 S.
- PRÉVOSTO, B.; COQUILLARD, P.; GUEUGNOT, J. (1999): Growth models of silver birch (*Betula pendula* Roth.) on two volcanic mountains in the French Massif Central. *Plant Ecology* **144**: 231-242.
- PRITTINEN, K.; PUSENIUS, J.; KOIVUNORO, K.; ROUSI, M.; ROININEN, H. (2003): Mortality in seedling populations of Silver Birch: genotypic variation and herbivore effects. *Functional Ecology* **17**: 658-663.
- PUHE, J. (1994): Die Wurzelentwicklung der Fichte (*Picea abies* L. (Karst.)) bei unterschiedlichen chemischen Bodenbedingungen. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Band 108*, Universität Göttingen, 128 S.

- PUKKALA, T.; KOLSTRÖM, T. (1992): A stochastic spatial regeneration model for *Pinus sylvestris*. Scandinavian Journal of Forest Research **7**: 377-385.
- PULLIAM, H.R. (2000): On the relationship between niche and distribution. Ecology Letters **3**: 349-361.
- PURVES, D.W.; LAW, R. (2002a): Experimental derivation of functions relating growth of *Arabidopsis thaliana* to neighbour size and distance. Journal of Ecology **90**: 882-894.
- PURVES, D.W.; LAW, R. (2002b): Fine scale spatial structure in a lowland grassland community: quantifying the plant's-eye view. Journal of Ecology **90**: 121-129.
- PUTSCHER (1928): Tharandter Forstliches Jahrbuch
- PYŠEK, P. (1991): Biomass production and size structure of *Calamagrostis villosa* populations in different habitats. Preslia, Praha **63**: 9-20.
- PYŠEK, P. (1992): Dominant species exchange during succession in reclaimed habitats: a case study from areas deforested by air pollution. For. Ecol. Man. **54**: 27-44.
- PYŠEK, P. (1993): What do we know about *Calamagrostis villosa*? - A review of the species behaviour in secondary habitats. Preslia, Praha. **64**(4): 1-20.
- QUINN, G.P.; KEOUGH, M.L. (2002): Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 537 S.
- RABOTNOW, T.A. (1995): Phytozoölogie - Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme. Überarb. des dt. Textes Walter Larcher, Stuttgart: Ulmer Verlag, 243 S.
- RACKHAM, O. (1980): Ancient Woodland – its History, Vegetation and Uses in England. London: Edward Arnold, 402 S.
- RAMANN, E. (1890): Die Waldstreu und ihre Bedeutung für Boden und Wald. Berlin: Verlag Julius Springer. 105 S.
- RAMANN, E. (1906): Wassergehalt dilluvialer Böden. Z. Forst- und Jagdwes. **38**: 13-38.
- RAMMIG, A.; FAHSE, L.; BUGMANN, H.; BEBI, P. (2006): Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. Forest Ecology and Management **222**: 123-136.
- RANDALL, A.G. (1974): Seed dispersal into two spruce-fir clearcuts in eastern Maine. University of Maine Life Sciences and Agriculture Experiment Station, Research in the Life Sciences **21**(8):15 S.
- RANTA, H.; OKSANEN, A.; HOKKANEN, T.; BONDESTAM, K.; HEINO, S. (2005): Masting by *Betula*-species; applying the resource budget model to north European data sets. Int. J. Biometeorol. **49**: 146-151.
- RAUCH, M. (2007): Establishing mixed forests planted spruce and natural regenerated birch at clearcuts in southern Sweden-Effects of seedling types, soil scarification and seed tree density. M.Sc. Final Thesis no. 90, Southern Swedish Forest Research Centre, Alnarp, 48 S.
- RAULO, J. (1981): In Finnish (English title: Birch book). Gummerus Oy, Jyväskylä. 130 S.
- RAUNKIAER, C. (1905): Types biologiques pour la géographie botanique. Bulletin Academy of Royal Science (Denmark) **5**: 347-437.
- RAYNAUD, X.; LEADLEY, P.W. (2004): Soil characteristics play a key role in modeling nutrient competition in plant communities. Ecology **85**: 2200-2214.
- REGEL, E. (1861): Monographische Bearbeitung der Betulaceen. Nouv. Mém. Soc. Imp. Naturalistes Moscou **13**(2): 59-187.
- REGEL, E. (1876): Monographische Bearbeitung der Betulaceen. Nouv. Mém. Soc. Moscow 13.
- REHFUESS K.E. (1990): Waldböden. Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung. Pareys Studentexte 29, Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey, 294 S.
- REINHOLD, F. (1942): Die Bestockung der kursächsischen Wälder im 16. Jahrhundert. - Eine kritische Quellenzusammenfassung.(mit einer Karte 1:250 000). Dresden: Druckerei v. Baensch, 126 S.
- REJMÁNEK, M.; ROBINSON, G.R.; REJMÁNKOVÁ, E. (1989): Weed-crop competition: experimental designs and models for data analysis. Weed Science **37**: 276-284.
- REYES, O.; CASAL, M.; TRABAUD, L. (1997): The influence of population, fire and time of dissemination on the germination of *Betula pendula* seeds. Plant Ecology **133**: 201-208.
- RIBBENS, E.; SILANDER, J.A.; PACALA, S.W. (1994): Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. Ecology **75**, 1794-1806.
- RIBBENS, E. (2003): The role of primary seed dispersal in seedling recruitment: Stage-specific dispersion functions for eight tree species. unveröff.

- RICARD, J.-P.; MESSIER, C.; DELAGRANGE, S.; BEAUDET, M. (2003): Do understory sapling respond to both light and below-ground competition?: a field experiment in a north-eastern American hardwood forest and a literature review. *Ann. For. Sci.* **60**: 749-756.
- RICH, P.M.; CLARK, D.B.; CLARK, D.A.; OBERBAUER, S.F. (1993): Long-term study of solar radiation regimes in a tropical wet forest using quantum sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* **65**: 107-127.
- RICHTER, A. (1950): Heinrich Cotta - Leben und Werk eines deutschen Forstmannes. Radebeul-Berlin: Neumann Verlag, 247 S.
- RICHTER, S. (1997): Immunhistochemischer Nachweis der Hormon- und Peroxidaselokalisierung bei *Picea abies* (L.) KARST., *Betula pendula* ROTH, *Sorbus aucuparia* L., *Salix caprea* L. und *Fagus sylvatica* L., TU Dresden, Diplomarbeit, Fakultät Forst-, Geo- u. Hydrowiss., Tharandt.
- RIDLEY, H.N. (1930): The Dispersal of Plants throughout the World. Dehra Dun (India): L. Reeve & Co., LTD. Reprint 1990. 744 S.
- RIEDEL, A. (1986): Schlußfolgerungen aus den Sturmschäden vom November 1984 für die Erhöhung der Betriebssicherheit der Waldbestände, dargestellt an einer Sturmschadenskartierung und an der Planung von Maßnahmen zum Aufbau eines Deckungsschutzsystems im Revier Wurzelberg des Staatlichen Forstwirtschaftsbetriebes Neuhaus/Rennweg. 46 S.
- ROHMEDER, E. (1972): Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Hamburg: Paul Parey, 273 S.
- RÖHRIG, E.; GUSSONE, H.A. (1990): Baumartenwahl, Bestandesbegründung und Bestandespflege. Reihe: Waldbau auf ökologischer Grundlage/begr. von Alfred Dengler. In zwei Bänden, 6. vollst. neubearb. Aufl., Hamburg: Parey, 314 S.
- RÖHRIG, E.; BARTSCH, N.; v. LÜPKE, B. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7. Aufl. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 479 S.
- ROLOFF, A.; BÄRTELS, A. (1996): Gehölze – Bestimmung, Herkunft und Lebensbereiche, Eigenschaften und Verwendung. Stuttgart: Ulmer Verlag, 695 S.
- ROLOFF, A. (2001): Baumkronen: Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. Stuttgart: Ulmer Verlag, 164 S.
- ROSS, M.A.; HARPER, J.L. (1972): Occupation of Biological Space during Seedling Establishment. *Journal of Ecology*, **60**(1): 77-88.
- ROY, V.; RUEL, J.-C.; PLAMONDON, A.P. (2000): Establishment, growth and survival of natural regeneration after clearcutting and drainage on forested wetlands. *Forest Ecology and Management* **129**: 253-267.
- RUBNER, K. (1936): Graser, H., Die Bewirtschaftung des erzgebirgischen Fichtenwaldes. Tharandter Forstliches Jahrbuch **87**: 83-96.
- RUGE, U. (1966): Angewandte Pflanzenphysiologie. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer, 414 S.
- RUNKLE, J.R. (1981): Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology* **62**(4): 1041-1051.
- RUNKLE, J.R. (1982): Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* **63**(5): 1533-1546.
- RYDGREN, K.; ØKLAND, R.H.; HESTMARK, G. (2004): Disturbance severity and community resilience in a boreal forest. *Ecology* **85**(7): 1906-1915.
- SABOROWSKI, J.; GRAFFREY, D. (1999a): RBS, ein mehrstufiges Inventurverfahren zur Schätzung Baummerkmalen I – Schätzung von Nadel- und Asttrockenmassen bei 66jährigen Douglasien. Inst. Für Forstliche Biometrie und Informatik. Univ. Göttingen. 112-125.
- SABOROWSKI, J.; GRAFFREY, D. (1999b): RBS, ein mehrstufiges Inventurverfahren zur Schätzung Baummerkmalen II – Modifizierte RBS-Verfahren. Inst. Für Forstliche Biometrie und Informatik. Univ. Göttingen. 126-135.
- SACHS, T.; NOVOPLANSKY, A.; COHEN, D. (1993): Plants as competing populations of redundant organs. *Plant, Cell and Environment* **16**: 765-770.
- SACHS, L.; HEDDERICH, J. (2006): Angewandte Statistik - Methodensammlung mit R. 11. Aufl. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag, 702 S.
- SAETRE, P. (1998): Decomposition, microbial community structure, and earthworm effects along a birch-spruce soil gradient. *Ecology* **79**(3): 834-846.
- SAETRE, P. (1999): Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed spruce-birch stand. *Ecography* **22**(2): 183-192.

- SAETRE, P.; BÅÅTH, E. (2000): Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand. *Soil Biology & Biochemistry* **32**: 909-917.
- SAFFORD, L.O.; BJORKBOM, J.C.; ZASADA, J.C. (1990): Paper birch (*Betula papyrifera* Marsh. ). In: BURNS, R.M. (Technical Compiler), *Silvics of native and naturalized trees of the United States and Puerto Rico*. USDA Forest Service, Washington DC: Agric. Handb. 271.
- SALAMON, J.-A.; SCHEU, S.; SCHAEFER, M. (2008): The Collembola community of pure and mixed stands of beech (*Fagus sylvatica*) and spruce (*Picea abies*) of different age. *Pedobiologia* **51**: 385-396.
- SALIKOW, N.A. (1992): *Общесоюзные нормативы для таксации лесов*. М.: Колос, 495 S.
- SAMEK, V. (1988): Expanze třtiny chloupkaté v imisních oblastech hor.- *Živa, Praha* **36**: 45-46.
- SARVAS, R. (1948): A research on the regeneration of birch in South Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae (Mitteilungen der Forstlichen Forschungsanstalten in Finland)* **35**(4): 82-91.
- SARVAS, R. (1950): Effect of light on the germination of forest tree seeds. *Oikos* **2**: 109-119.
- SARVAS, R. (1952): On the flowering of birch and the quality of seed crop. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae (Mitteilungen der Forstlichen Forschungsanstalten in Finland)* **40**(7): 1-35.
- SATTERTHWAITE, W.H. (2007): The importance of dispersal in determining seed versus safe site limitation of plant populations. *Plant Ecology* **193**: 113-130.
- SABMANNSHAUSEN, F. (1993): Auswirkungen einer Durchforstungsmaßnahme auf Bodenvegetation und Naturverjüngung eines Fichtenbestandes im Harz. Diplomarbeit Forstl.Fak. Göttingen.
- SCHAETZL, R.J.; BURNS, S.F.; JOHNSON, D.L.; SMALL, T.W. (1989): Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* **79**: 165-176.
- SCHALL, P. (1998): Ein Ansatz zur Modellierung der Naturverjüngungsprozesse im Bergmischwald der östlichen Bayerischen Alpen. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme in Göttingen, Reihe A, Band 155*, 213 S.
- SCHARF, E. (2001): Das Wachstum der Baumart Sandbirke (*Betula pendula* ROTH) in ausgewählten Beständen der Sächsischen Forstämter Colditz und Straßgräbchen Thür. FH Schwarzburg, Dipl.-Arb. E 102.
- SCHEFFÉ, H. (1953): A method for judging all contrasts in the analysis of variance. *Biometrika* **40**: 87-104.
- SCHEFFER, F.; SCHACHTSCHABEL, P. (2002): *Lehrbuch der Bodenkunde*. 15. Aufl./neu bearb. und erw. von Hans-Peter Blume. Heidelberg-Berlin: Spektrum, Akad. Verl., 593 S.
- SCHIRMER, R. (2001): Birke - Vermehrungskünstler und Überlebensstrategie. in: *Beiträge zur Sandbirke*. LWF Bericht Nr. 28, 124 S.
- SCHLÜTER, H. (1965): Vegetationskundliche Untersuchungen an Fichtenforsten im Mittleren Thüringer Wald. *Die Kulturpflanze* **13**: 55-99.
- SCHMIDT, P.A. (1993): Veränderung der Flora und Vegetation von Wäldern unter Immissionseinfluss. *Forstwissenschaftliches Zentralblatt* **112**: 213-224.
- SCHMIDT, P.A. unter Mitarb. von KLAUSNITZER, U., (2002): Die Baum- und Straucharten Sachsens - Charakterisierung und Verbreitung als Grundlagen der Generhaltung. *Schr.-R. Sächs. Landesanst. Forsten* **24**. 104 S.
- SCHMIDT, P.A.; HEMPEL, W.; DENNER, M.; DÖRING, N.; GNÜCHTEL, A.; WALTER, B.; WENDEL, D. (2002): Potentielle Natürliche Vegetation Sachsens mit Karte 1:200 000. - Materialien zu Naturschutz und Landschaftspflege. Dresden: Sächs. Landesamt für Umwelt u. Geol. 230 S.
- SCHMIDT, P.A.; HEMPEL, W.; DENNER, M.; DÖRING, N.; GNÜCHTEL, A.; WALTER, B.; WENDEL, D. (2003): Digitale Fachdaten zur Potentiellen Natürlichen Vegetation des Freistaates Sachsen. In: *Sächsisches Landesamt für Umwelt und Geologie (Hrsg.) Materialien zu Naturschutz und Landschaftspflege*. Dresden: Sächsisches Druck- und Verlagshaus AG.
- SCHMIDT, W. (2005): Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981-2004). *Allgemeine Forst- und Jagd- Zeitung* **177**(1): 9-19.
- SCHMIDT-VOGT, H. (1987-1991): *Die Fichte: Ein Handbuch in zwei Bänden*. Berlin: Paul Parey Verlag, 2.neu bearbeitete Auflage. Bd.I.-III.
- SCHMIEDER, B. (1996): Untersuchungen zur Variation von Birkenpopulationen (*Betula pubescens* Ehrh., *Betula pendula* Roth) im Elbsandsteingebirge. Institut für Allgemeine Ökologie und Umweltschutz, Tharandt. 81 S.

- SCHNECK, D. (2000): Die züchterische Bearbeitung der Birke in Waldsiefersdorf. S. 61-64, In: LOCKOW, K.-W.: Die Birke im nordostdeutschen Tiefland-Eberswalder Forschungsergebnisse zum Baum des Jahres 2000. Eberswalder forstliche Schriftenreihe, Bd. 9: 92 S.
- SCHNITZLER, A.; CLOSSET, D. (2003): Forest dynamics in unexploited birch (*Betula pendula*) stands in the Vosges (France): structure, architecture and light patterns. *Forest Ecology and Management* **183**: 205-220.
- SCHOEN, D.J.; ASHMAN, T.-L. (1995): The evolution of floral longevity: Resource allocation to maintenance versus construction of repeated structures in modular organisms. *Evolution* **49**: 131-139.
- SCHOLZ, E. (1972): Zur introgressiven Hybridisierung von *Betula pendula* Roth und *B. pubescens* Ehrh. Beiträge für die Forstwirtschaft: 11-15.
- SCHÖNBORN, A.v. (1964): Die Aufbewahrung des Saatgutes der Waldbäume. München-Basel-Wien: BLV Verlagsgesellschaft, 158 S.
- SCHOPFER, P.; BRENNECKE, A. (2006): Pflanzenphysiologie. 6. Aufl. München: Spektrum Akademischer Verlag, Elsevier GmbH, 700 S.
- SCHRETZENMAYR, M. (1969): Beobachtungen zum Auftreten von *Deschampsia flexuosa* im Altbestand und auf der Kahlfläche. *Arch. Forstwes.* **18**(5): 555-560.
- SCHRETZENMAYR, M. (1970): Ausarbeitung optimaler Waldbauverfahren für Fichtenbestände im Mittelgebirge – Ausarbeitung einer Studie zur Biologie von *Calamagrostis villosa*. Abschließender Zwischenbericht TU Dresden Sektion Forstwirtschaft, Bereich Waldbau und Forstschutz, 21 S.
- SCHRÖDER, J. (2004): Zur Modellierung von Wachstum und Konkurrenz in Kiefern-Buchen-Waldumbaubeständen Nordwestsachsens. *Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt*, Bd. 19: 271 S.
- SCHRÖTTER, H. (1970): Der Buchen-Birken-Typ, ein rationeller Bestockungstyp. *Die sozialistische Forstwirtschaft* **20**: 199-202.
- SCHRÖTTER, H. (1998): Waldbau mit Birke: Gegebenheiten und Erfordernisse in Mecklenburg-Vorpommern. *Forst und Holz* **53**(4): 105-111.
- SCHUA, K.; FISCHER, H.; LEHMANN, B.; WAGNER, S. (2007): Wirkungen einzelbaumweise eingemischter Trauben-Eichen (*Quercus petraea* (Matt.)Lieb.) auf den Oberbodenzustand in Kiefernbeständen (*Pinus sylvestris* L.). *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* **178**(9/10): 172-179.
- SCHULZ, S. (1968): Holzfehler an Birke und ihr Einfluß auf die Furnierausbeute und Furnierholzqualität. Diplomarbeit, TU-Dresden, Tharandt.
- SCHULZE, E.-D. (1989): Air pollution and forest decline in a spruce (*Picea abies*) forest. *Science* **244**: 776-783.
- SCHUPP, E. (1995): Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* **83**(3): 399-409.
- SCHÜTT, P.; SCHUCK, H.J.; STIMM, B. (1992): Lexikon der Forstbotanik - Morphologie, Pathologie, Ökologie und Systematik wichtiger Baum- und Straucharten. bearb. von Gregor Aas, Landsberg/Lech: Ecomed Verlag, 581 S.
- SCHÜTZ, J.-P. (1999): Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* **72**(4): 359-366.
- SCHWALBE, E.; MAAS, H.-G.; KENTER, M.; WAGNER, S. (2006): Profile based sub-pixel-classification of hemispherical images for solar radiation analysis in forest ecosystem. *Proceedings of ISPRS Commission VII Symposium*. Enschede (The Netherlands).
- SCHWANECKE, W.; KOPP, D. (1996): Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke im Freistaat Sachsen, Heft 8/96, Sächsische Landesanstalt für Forsten (LAF), 189 S.
- SCHWAPPACH, A. (1903): Beiträge zur Kenntnis der Wuchsleistung von Birkenbeständen. *Zeitschrift für das Forst- und Jagdwesen*: 479-484.
- SCHWARZ, G. (1978): Estimating the Dimension of a Model. *The Annals of Statistics* **6**(2): 461-464.
- SCHWARZE, S. (2006): Erfassung allometrischer Beziehungen und Fruktifikationsmechanismen von Sandbirken (*Betula pendula* Roth.) in Fichtenaltbeständen des Tharandter Waldes. Diplomarbeit der TU-Dresden, Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften, 163 S.
- SCHWERDTFEGER, F. (1981): Die Waldkrankheiten. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. 4. Aufl. Hamburg-Berlin: Verlag Paul Parey, 486 S.

- SCHWINNING, S.; WEINER, J. (1998): Mechanisms determining the degree of size-asymmetry in competition among plants. *Oecologia* **113**: 447-455.
- SCIPAL, K.; SCHEFFLER, C.; WAGNER, W. (2005): Soil moisture-runoff relation at the catchment scale as observed with coarse resolution microwave remote sensing. *Hydrology and Earth System Sciences* **9**: 173-183.
- SEIWA, K. (2007): Trade-offs Between Seedling Growth and Survival in Deciduous Broadleaved Trees in a Temperate Forest. *Annals of Botany*: 1-8.
- SELING, I. (1997): Die Dauerwaldbewegung in den Jahren zwischen 1880 und 1930 - eine sozialhistorische Analyse. Schriften aus dem Institut für Forstökonomie der Univ. Freiburg, Bd. **8**: 128 S.
- SEYMOUR, R.S.; WHITE, A.S.; DEMAYNADIER, P.G. (2002): Natural disturbance regimes in northeastern North America-evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *Forest Ecology and Management* **155**: 357-367.
- SHARIK, T.L.; BARNES, B.V. (1971): Hybridization in *Betula alleghaniensis* Britt. And *B. lenta* L.: A Comparative Analysis of Controlled Crosses. *Forest Science* **17**(4): 415-424.
- SHARP, W.M. (1958): Evaluating mast yields in the oaks. Penn. State Univ. Agr. Exp. Sta. Bull. **635**. University Park. 22 S.
- SHELDON, J.C. (1974): The behaviour of seeds in soil - III.: The influence of seed morphology and the behaviour of seedlings on the establishment of plants from surface lying seeds. *Journal of Ecology* **62**: 47-66.
- SHIBATA, M.; TANAKA, H.; IIDA, S.; ABE, S.; MASAKI, T.; NIYAMA, K.; NAKASHIZUKA, T. (2002): Synchronized annual seed production by 16 principal tree species in a temperate deciduous forest, Japan. *Ecology* **83**(6): 1727-1742.
- SHIN, C.; SHIBUYA, M. (2007): Spatial variation in tree seedling density after the site preparation for planting in a cleared coniferous plantation in Hokkaido, northern Japan. (2007): *J For Res* **12**: 57-62.
- SHINOZAKI, K.; KIRA, T. (1956): Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect. *J. Inst. Poly-tech., Osaka City Univ., Ser. D* **7**: 35-72.
- SHINOZAKI, K.; KIRA, T. (1961): Intraspecific competition among higher plants. X. The C-D rule, its theory and practical uses. *J. Biol. Osaka City Univ.* **12**: 69-82.
- SHINOZAKI, K.; YODA, K.; HOZUMI, K.; KIRA, T. (1964): A quantitative analysis of plant form - The Pipe Model Theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology* **14**(4): 133-139.
- SHRESTHA, B.B.; GHIMIRE, B.; LWKHAK, H.D.; JHA, P.K. (2007): Regeneration of Treeline Birch (*Betula utilis* D. Don) Forest in a Trans-Himalayan Dry Valley in Central Nepal. *Mountain Research and Development* **27**(3): 259-267.
- SHROPSHIRE, C.; WAGNER, R.G.; BELL, F.W.; SWANTON, C.J. (2001): Light attenuation by early successional plants of the boreal forest. *Can. J. For. Res.* **31**: 812-823.
- SHUGART, H.H.; WEST, D.C. (1977): Development of an appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the chestnut blight, *J. Environ. Manage.* **5**: 161-179.
- SHUGART, H.H. (1984): *A Theory of Forest Dynamics - the ecological implications of forest succession models*. New York: Springer, 278 S.
- SHUGART, H.H.; LEEMANS, R.; BONAN, G.B. (1992): *A Systems Analysis of the Global Boreal Forest*. Cambridge-New York-Port Chester-Melbourne-Sydney: Cambridge University Press, 565 S.
- SHVIDENKO, A.S.; Savich J.N.; Stochinskij, A.A.; Kashpor, S.N. (Eds) (1987): *Forest Inventory Reference Book for Ukraine and Moldavia*. Uroshaj, Kiev, 559 S. (In Russian).
- SHVIDENKO, A.S.; VENEVSKY, S.; RAILE, G.; NILSSON, S. (1996): *Dynamics of Fully Stocked Stands in the Territory of the Former Soviet Union*. International Institute for Applied Systems Analysis (IIASA), Working Paper WP-96-19, 68 S.
- SIEGL, H. (1953): Untersuchungen über den Samenertrag der Fichte im Herbst 1951. (24. Mitteilung aus dem Institut für Forstsaamenkunde und Pflanzenzüchtung der Bayer. Forstlichen Forschungsanstalt), *Forstw. Cbl.* **72**: 369-379.
- SILVERTOWN, J.W. (1980): The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biol. J. Linnean Soc.* **14**: 235-250.
- SILVERTOWN, J. (1989): Plant competition. *Nature* **337**: 122-123.

- SILVERTOWN, J.W.; Doust, J.L. (1993): Introduction to Plant Population Biology. Oxford: Blackwell Science, 210 S.
- SILVERTOWN, J.; Charlesworth, D. (2001): Introduction to Plant opulation Biology. London: Blackwell, 347 S.
- SIMARD, S.W.; ZIMONICK, B.J. (2005): Neighborhood size effects on mortality, growth and crown morphology of paper birch. *Forest Ecology and Management* **214**: 251-265.
- SITTE, P.; ZIEGLER, H.; EHRENDORFER, F.; BRESINSKY, A. (1998): Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. 34. Auflage, Neubearbeitet. Stuttgart-Jena-Lübeck-Ulm: Gustav Fischer Verlag, 1007 S.
- SKOGLUND, J.; VERWIJST, T. (1989): Age structure of woody species populations in relation to seed rain, germination and establishment along the river Dalälven, Sweden. *Vegetatio* **82**: 25-34.
- SKUHRAVA, M.; SKUHRAVY, V. (1963): Gallmücken und ihre Gallen auf Wildpflanzen. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag, 116 S.
- SMIRNOVA, O.V.; POPADYUK, R.V.; EVSTIGNEEV, O.I.; MINAEVA, T.YU.; SHAPOSHNIKOV, E.S.; MOROZOV, A.S.; YANITSKAYA, T.O.; KUZNETSOVA, T.V.; RIPA, S.I.; SAMOKHINA, T.YU.; ROMANOVSKII, A.M.; KOMAROV, A.S. (1995): Current state of coniferous-broad-leaved forests in Russia and Ukraine: historical development, biodiversity, dynamic. Reprint. Pushchino: PRC Ras, 76. S.
- SMIT, C.; GUSBERTI, M.; MÜLLER-SCHÄRER, H. (2006): Safe for saplings; safe for seeds? *Forest Ecology and Management* **237**: 471-477.
- SMOLANDER, A.; LOPONEN, J.; SUOMINEN, K.; KITUNEN, V. (2005): Organic matter characteristics and C and N transformations in the humus layer under two tree species, *Betula pendula* and *Picea abies*. *Soil Biology & Biochemistry* **37**: 1309-1318.
- SMUL (1999): Verwaltungsvorschrift über die Waldbaugrundsätze für den Staatswald des Freistaates Sachsen (Landeswald). Dresden 1999.
- SOLFJELD, J.; JOHNSEN, Ø. (2006): The influence of root-zone temperature on growth of *Betula pendula* Roth. *Trees* **20**: 320-328.
- SOLOMON, D.S.; LEAK, W.B. (2002): Modeling the Regeneration of Northern Hardwoods with FOREGEN. United States Department of Agriculture, Northern Research Station. Research Paper NE-719: 1-10.
- SPELLMANN, H. (1995): Vom strukturarmen zum strukturreichen Wald. Waldbauliche Planungs- und Handlungsaspekte für die Nds. Landesforstverwaltung. **25**(2): 35-44.
- SPELLMANN, H.; HILLEBRAND, K.; CORNELIUS, P. (2001): Konzept zur Erfassung und Sicherung der Nachhaltigkeit in multifunktional genutzten Wäldern. *Forst und Holz* **56**(15): 469-473.
- SPERBER, G. (2000): Die Sandbirke im Werturteil des deutschen Waldbaus: Betulamanie, Unholz, Pionier und Mischbaumart. Informationen aus der Wissenschaft, . LWF - Bericht Nr. 28: 40-52.
- STÄDTLER, H. (1998): "Löwe-Waldbau" mit Birke, Aspe und Eberesche – Begleitende Pionierbaumarten des südniedersächsischen Berglandes. *AFZ-DerWald* **18**: 959-961.
- STEPHENS, E.P. (1956): The uprooting of trees: a forest process. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **20**: 113-116.
- STERN, K. (1963): Birkenzüchtung im Schmalenbecker Institut von 1949-1963. - Versuche mit der Ausnutzung der natürlichen genetischen Variation in der Gattung *Betula*. *Holz-Zentralblatt* **98**: 1578-1580.
- STOLL, P.; BERGIUS, E. (2005): Pattern and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* **93**: 395-403.
- STORM, R. (1974): Wahrscheinlichkeitsrechnung mathematische Statistik und statistische Qualitätskontrolle. 5. Aufl. Leipzig: VEB Fachbuchverlag Leipzig, 359 S.
- STOYAN, D.; STOYAN, H. (1994): Fractals, Random Shapes and Point Fields. Wiley, Chichester, 380 S.
- STOYAN, D.; WAGNER, S. (2001): Estimating the fruit dispersion of anemochorous forest trees. *Ecological Modelling* **145**: 35-47.
- SULLIVAN, K.A.; ELLISON, A.M. (2006): The seed bank of hemlock forests: implications for forest regeneration following hemlock decline. *Journal of the Torrey Botanical Society* **133**(3): 393-402.

- SUTTON, A.; STANFORTH, R.J.; TARDIF, J. (2002): Reproductive ecology and allometry of red pine (*Pinus resinosa*) at the northwestern limit of its distribution range in Manitoba, Canada. *Canadian Journal of Botany* **80**: 482-493.
- SUZUKI, R.O.; KUDOH, H.; KACHI, N. (2003): Spatial and temporal variations in mortality of the biennial plant, *Lysimachia rubida*: effects of intraspecific competition and environmental heterogeneity. *Journal of Ecology* **91**: 114-125.
- TACKENBERG, O. (2001): Methoden zur Bewertung gradueller Unterschiede des Ausbreitungspotentials von Pflanzenarten. Modellierung des Windausbreitungspotentials und regelbasierte Ableitung des Fernausbreitungspotentials. *Dissertationes Botanicae* 347. Cramer, Berlin, Germany. 138 S.
- TACKENBERG, O.; POSCHLOD, P.; BONN, S. (2003): Assessment of wind dispersal potential in plant species. *Ecological Monographs*, **73**(2): 191-205.
- TAMM, E. (1949): Die Verbreitung und waldbauliche Bedeutung der Birke in Niedersachsen. Dissertation, Göttingen.
- TANAKA, H.; Shibata, M.; Nakashizuka, T. (1998): A mechanistic approach for evaluation the role of wind dispersal in tree population dynamics. *J. Sustain. For.* **6**: 155-174.
- TANAKA, H.; KOMINAMI, Y. (2002): Seed dispersal. In: NAKASHIZUKA, T., MATSUMOTO, Y. (Eds.). *Diversity and interaction in a temperate forest community-Ogawa Forest Reserve of Japan. Ecological Studies* vol. **158**, Tokyo: Springer, 109-125.
- TARKHOVA, T.N.; IPATOV, V.S. (1975): Influence of illumination and litter-drop on the development of certain species of mosses. *Sov. J. Ecol.* **6**: 43-48.
- TAUCHNITZ, E. (1958): Beiträge zur Frage der Birkenzüchtung im Süden der Deutschen Demokratischen Republik. Diplomarbeit, TU Dresden, Tharandt.
- TEGELBERG, R.; JULKUNEN-TIITTO, R.; APHALO, P.J. (2004): Red: far-red light ratio and UV-B radiation: their effects on leaf phenolics and growth of silver birch seedlings. *Plant, Cell and Environment* **27**: 1005-1013.
- THAM, Å. (1988): Yield prediction after heavy thinning of birch in mixed stands of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and birch (*Betula pendula* Roth & *Betula pubescens* Ehrh.). *Sveriges Lantbruksuniversitet Rapport* **23**, 36 S.
- THAM, Å. (1994): Crop plans and yield predictions for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and birch (*Betula pendula* Roth & *Betula pubescens* Ehrh.) mixtures. *Studia Forestalia Suecica*, No. **195**, 21 S.
- THIEME, E. (1969): Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes auf das Wachstum von *Calamagrostis villosa* im Tharandter Wald. Diplomarbeit, TU-Dresden, Tharandt.
- THIERSCH (1845): Über die Dauerhaftigkeit der Samen der wichtigsten Holzarten bei deren Verwendung im Großen. *Tharandter Forstliches Jahrbuch* Bd.2 (Kapitel V): 37-40.
- THOMAS, S.C.; WEINER, J. (1989a): Growth, death and size distribution change in an *impatiens pallida* population. *Journal of Ecology* **77**: 524-536.
- THOMAS, S.C.; WEINER, J. (1989b): Including competitive asymmetry in measures of local interference in plant populations. *Oecologia* **80**: 349-355.
- THOMASIIUS, H. (1977): Richtlinien für die Bewirtschaftung der Wälder des Staatlichen Forstwirtschaftslehribetriebes Tharandt im Forsteinrichtungszeitraum 1977-1986. *Staatl. Forstwirtschaftslehribetrieb Tharandt, Dippoldiswalde*. 157 S.
- THOMASIIUS, H.; PFALZ, W. (1990): Sukzession der Feldschicht nach Kahlhieb eines 100jährigen Fichtenaltholzes – oberirdische Phytomasse. Tharandt.
- THOMASIIUS, H. (1992): Ökologisch orientierter Waldbau : Tharandt-Brno 1992; 10. gemeinsames Kolloquium; Tharandt vom 23. bis 25.4. 1992. *Institut für Waldbau und Forstschutz, TU-Dresden*, 130 S.
- THOMASIIUS, H. (1999): Waldbauverfahren im Wandel - Lehren aus der Geschichte. *Deutscher Forstver.*, 59. Jahrestagung in Schwerin, 249-306.
- THOMASIIUS, H.; SCHMIDT, P.A. (1996): *Wald, Forstwirtschaft und Umwelt*. Bonn: *Economica-Verlag*, 435 S.
- THOMPSON, K.; GRIME, J.P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67**: 893-921.
- THOMPSON, K.; BAKKER, J.P.; BEKKER, R.M. (1997): *The Soil Seed Banks of North West Europe: Methodology, Density and Longevity*. Cambridge: *Cambridge University Press*, 276 S.



- TITUS, J.H.; DELMORAL, R. (1998): Seedling establishment in different microsites on Mount St. Helens, Washington, USA. *Plant Ecology* **134**: 13-26.
- TISCHER, A. (2009): Untersuchungen zu Wirkungen einzelbaumweise eingemischter Sand-Birken (ROTH) in den Wäldern der Gemeinen Fichte ((L.) Karst.) auf Oberbodenstruktur, Oberbodenfeuchte und Bodenvegetation. Diplomarbeit an der TU-Dresden, Institut für Bodenkunde und Standortslehre.
- TJURIN, A.W. (1945): Таксация леса. Изд. 2-е, М., Гослестехиздат, 376 Стр.
- TJURIN, A.W.; NAUMENKO, I.M.; WOROPANOW, P.W. (1956): Лесная вспомогательная книжка. М.; Л.: Гослестехиздат, 532 Стр.
- TOMICZEK, CH.; SECH, TH.L., FÜRST A., HOYER-TOMICZEK U., KREHAN H., PERNY B., STEYRER G. , (2007): Überblick über die Forstschuttsituation 2006 in Österreich. *Forstschutz Aktuell*, Wien, **39**: 3-7.
- TORNETTE, H. (1964): Untersuchungen über das Sproß- und Wurzelwachstum an *Robinia pseudoacacia* L., *Larix leptolepis* Gord., *Betula pentula* Roth und *Pseudotsuga taxifolia* Britton var. *viridis*. Diplomarbeit, TU Dresden, Tharandt.
- TRAKHTENBROT, A.; NATHAN, R.; PERRY, G.; RICHARDSON, D.M. (2005): The importance of long-distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distribution* **11**: 173-181.
- TROEDSON, T.; LYFORD, W.H. (1973): Biological disturbance and small-scale spatial variations in a forested soil near Garpenberg, Sweden. - *Stud. Forest. Suecica* **109**: 1-23.
- TRUONG, C.; PALME, A.E.; FELBER, F. (2007): Recent invasion of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* above the treeline due to climate change: genetic and ecological study in northern Sweden. *European Society For Evolutionary Biology* **20**: 369-380.
- TUBBS, C.H.; OBERG, R.R. (1966): Growth Response of Seedling Yellow Birch to Humus-Mineral Soil Mixtures. U.S. Forest Service. Research Note NC-6. North Central Forest Experiment Station, Forest Service-U.S. Department of Agriculture. 2 S.
- TURNER, I.M. (1990): The seedling survivorship and growth of three Shorea species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* **6**: 469-478.
- TÜXEN, R. (1950): Neue Methoden der Wald- und Forstkartierung (Vortragsreferat).- *Mitt. Flor.-soziol. Arbeitsgeim. N.F.* **2**: 217-219.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol. (Stolzenau/Weser)* **13**: 5-42.
- TVEITE, B. (1977): Site index curves for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). Norwegian Forest Research Institute, Ås, Report No. **33**(1): 84 S. (norwegisch mit engl. Zusammenfassung)
- ULANOVA, N.G. (2000): The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* **135**: 155-167.
- ULANOVA, N.G.; KLOCHKOVA, I.N.; DEMIDOVA, A.N. (2007): Моделирование популяционной динамики *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth при зарастании вырубке ельника сложного. (Modelling of *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth population dynamics during reforestation on mixed spruce forest clearcut.) *Сибирский ботанический вестник: электронный журнал* **2**(2): 91-96.
- ULFT, L.H. VAN. 2004. The determinants of the spatial distribution of tree seedlings in the tropical rain forest of central Guyana. In: ULFT, L.H. VAN (Ed.). *Regeneration in Natural and Logged Tropical Rain Forest - Modeling seed dispersal and regeneration of tropical trees in Guyana. Series 12. Tropenbos-Guyana Programme, Georgetown, Guyana.*
- ULBRICHOVÁ, I.; REMEŠ, J.; ZAHRADNÍK, D. (2006): Development of the spruce natural regeneration on mountain sites in the Šumava Mts. *Journal of Forest Science* **52**(10): 446-456.
- ULRICH, B. (1986): Die Rolle der Bodenversauerung beim Waldsterben: Langfristige Konsequenzen und forstliche Möglichkeiten. In: *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **105**: 421-435.
- URBAN, D.L.; BONAN, G.B.; SMITH, T.M.; SHUGART, H.H. (1991): Spatial applications of gap models. *Forest Ecology and Management* **42**: 95-110.
- URBAN, D.; MAYERL, J. (2006): *Regressionsanalyse: Theorie, Technik und Anwendung. 2., überarb. Aufl.*, Wiesbaden: Verlag für Sozialwissenschaften, 320 S.
- USOLTSEV, V.A. (2002): Forest Biomass of northern Eurasia. Mensuration standards and geography. Yekaterinburg: Russian Academy of Sciences. Ural Branch Botanical Garden. Ministry of Education of Russian Federation Ural State Forest Engineering University, 756 S. (in russisch)

- VACEK, A.; BASTEL, M.; LEPŠ, J. (1999): Vegetation changes in forests of the Krkonoš Mts. over a period of air pollution stress (1980–1995). *Plant Ecol.* **143**: 1–11.
- VALKONEN, S.; VALSTA, L. (2001): Productivity and economics of mixed two-storied spruce and birch stands in Southern Finland simulated with empirical models. *Forest Ecology and Management* **140**: 133-149.
- VANCLAY, J.K. (1992): Modelling regeneration and recruitment in a tropical rain forest. *Canadian Journal of Forest Research* **22**: 1235-1248.
- VANCLAY, J.K. (1994): *Modelling Forest Growth and Yield: Applications to Mixed Tropical Forests*. Wallingford, UK: CAB INTERNATIONAL, 312 S.
- VANHATALO, V.; LEINONEN, K.; RITA, H.; NYGREN, M. (1996): Effect of prechilling on the dormancy of *Betula pendula* seeds. *Can. J. For. Res.* **26**: 1203-1208.
- VAN HEES, A.F.M.; CLERKX, A.P.P.M. (2003): Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *Forest Ecology and Management* **176**: 439-448.
- VANSELOW, K. (1949): *Theorie und Praxis der natürlichen Verjüngung im Wirtschaftswald*. 2. Aufl. Radebeul: Neumann Verlag, 367 S.
- VÁZQUEZ, E.V.; MIRANDA, J.G.V.; GONZÁLEZ, A.P. (2005): Characterizing anisotropy and heterogeneity of soil surface microtopography using fractal models. *Ecological Modelling* **182**: 337-353.
- VOLZ, K.-R. (2006): "Prinzip Nachhaltigkeit": Ein Beitrag zum Umgang mit konstruierten Idealbildern. *AFZ-DerWald* **21**: 1154-1157.
- VÖMEL, A.; VAN DER PAAUW, F. (1972): Zur Methodik der Wasserversorgung in Gefäßversuchen. *Plant and Soil* **37**: 497-510.
- VOSÁTKA, M.; DODD, J.C. (1998): The role of arbuscular mycorrhizal fungi in the growth of and competition between two grasses, *Calamagrostis villosa* and *Deschampsia flexuosa*, under simulated acid rain pollution. *Plant and Soil* **200**: 251–263.
- WAGENITZ, G. (2003): *Wörterbuch der Botanik - die Termini in ihrem historischen Zusammenhang*. 2., erw. Aufl. Heidelberg–Berlin: Spektrum, Akad. Verl., 552 S.
- WAGNER, W. (1970): Bedeutung der Kahlschlagsvegetationstypen für die Walderneuerung im Erzgebirge. *Soz. Forstwirtschaft* **20**: 85-86.
- WAGNER, S.; NAGEL, J. (1992): Ein Verfahren zur PC-gesteuerten Auswertung von Fish-eye-Negativfotos für Strahlungsschätzungen. *Allg. Forst- u. J. Ztg.* **163**: 110-116.
- WAGNER, S. (1994): *Strahlungsschätzung in Wäldern durch hemisphärische Fotos: -Methode und Anwendung-*. Dissertation. Universität Göttingen. 166 S.
- WAGNER, S. (1997): Ein Modell zur Fruchtausbreitung der Esche (*Fraxinus excelsior* L.) unter Berücksichtigung von Richtungseffekten. *Allgemeine Forst- u. Jagd-Zeitung*, 168(8): 149–155.
- WAGNER, S. (1998): Calibration of grey values of hemispherical photographs for image analysis. *Agricultural and Forest Meteorology* 90(1/2): 103-117.
- WAGNER, S. (1999): *Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen*. Schriften aus der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt, Band 129, J. D. Sauerländer's Verlag Frankfurt am Main. 262 S.
- WAGNER, S. (2004): Möglichkeiten und Beschränkungen eines funktionsorientierten Waldbaus. *Forst und Holz* **59**(3): 105-111.
- WAGNER, S.; KÜBNER, R.; AMMER, CH.; DOHRENBUSCH, A. (2004): Hinweise zur Erfassung von Strahlung und Kronenraumstruktur in Waldbeständen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen. *Forstarchiv* **75**(3): 110-121.
- WAGNER, S.; WÄLDER, K.; RIBBENS, E.; ZEIBIG, A. (2004): Directionality in fruit dispersal models for anemochorous forest trees. *Ecological Modelling* **179**: 487-498.
- WAGNER, S. (2005): Einzelbaumeffekte – eine Methode zur ökologischen Forschung in Mischbeständen. In: BAUHUS, J.; CSAPEK, G. (Hrsg.) (2005): *Freiburger Forstliche Forschung. Beiträge zur Tagung 2004 der Sektion Waldbau DVFFA*, Heft 60, 127-139.
- WAGNER, S.; FISCHER, H. (2007): Klimawandel - Wie reagiert der Waldbau? *proWald. Magazin des Deutschen Forstvereins*. (HEFT 3): 5-7.
- WAGNER, S. (2008): Zur räumlichen Optimierung der Altbestandsstellung im Rahmen schlagweiser Verfahren der Kiefernaturverjüngung. *Forst und Holz* **63**(4): 29-33.

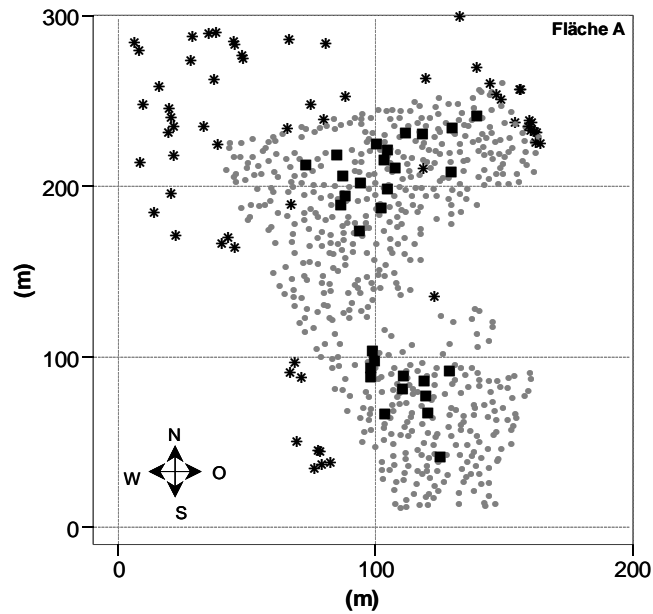
- WAGNER, S.; FISCHER, H.; HUTH, F. (2009): Canopy effects on vegetation. Presentation for the Final Conference of COST-Action E47, Forest Vegetation Management - Towards Environmental Sustainability. Vejle, Denmark: May 5-7, 2009.
- WALKER, L.R.; DEL MORAL, R. (2003): Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation. Cambridge: Cambridge University Press, 442 S.
- WALLER, D.M. (1979): Models of Mast Fruiting in Trees. *J. theor. Biol.* **80**: 223-232.
- WALLER, D.M. (1993): How does mast-fruiting get started? *Tree* **8**: 122-123.
- WALLIN, J.-E.; SEGERSTROM, U.; ROSENHALL, L.; BERGMANN, E.; HJELMROS, M. (1991): Allergic symptoms caused by long-distance transported birch pollen. *Grana* **30**: 265-268.
- WANG, G.G. (2000): Use of understory vegetation in classifying soil moisture and nutrient regimes. *For. Ecol. Manage.* **129**: 93-100.
- WARKOTSCH, W. (2001): Forstliches Wörterbuch - deutsch-englisch. Kessel, Remagen-Oberwinter. 196 S.
- WATKINSON, A.R. (1980): Density-dependence in single-species population in plants. *Journal of Theoretical Biology* **83**: 345-357.
- WATKINSON, A.R.; LONSDALE, W.M.; FIRBANK, L.G. (1983): A neighbourhood approach to self-thinning. *Oecologia* **56**: 381-384.
- WATKINSON, A.R. (1984): Yield density relationships the influence of resource availability on growth and self thinning in populations of *vulpia-fasciculata*. *Annals of Botany (London)* **53**: 469-482.
- WATT, A.S. (1947): Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* **35**: 1-22.
- WEBER, E. (1980): Grundriss der biologischen Statistik. - Anwendung der mathematischen Statistik in Forschung, Lehre und Praxis. 8. Aufl. Jena: Gustav Fischer Verlag, 652 S.
- WEBER-BLASCHKE, G.; CLAUS, M.; REHFUESS, K.E. (2002): Growth and nutrition of ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) on soils of different base saturation in pot experiments. *Forest Ecology and Management* **167**: 43-56.
- WECK, J. (1944): Die "gute Mischung" im Dauerwald. *Tharandter Forstliches Jahrbuch* **95**(1): 200-209.
- WEHNERT, A. (2007): Effekte einzelbaumweise eingemischter Trauben-Eiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) in Wäldern der Gemeinen Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) unter besonderer Berücksichtigung der epigäischen Insektenfauna. Diplomarbeit an der TU-Dresden, Institut für Waldbau und Forstschutz, 190 S.
- WEIGELT, A.; JOLLIFFE, P. (2003): Essay Review: Indices of plant competition. *Journal of Ecology* **91**: 707-720.
- WEIH, M. (2000): Delayed growth response of Mountain Birch seedlings to a decrease in fertilization and temperature. *Functional Ecology* **14**: 566-572.
- WEINER, J. (1984): Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals. *Journal of Ecology* **72**: 183-195.
- WEINER, J.; SOLBRIG, O.T. (1984): The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia* **61**: 334-336.
- WEINER, J. (1985): Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology* **66**: 743-752.
- WEINER, J.; THOMAS, C. (1986): Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* **47**: 211-222.
- WEINER, J.; WHIGHAM, D. (1988): Size variability and self-thinning in wild-rice (*Zizania aquatica*). *American Journal of Botany* **75**: 445-448.
- WEINER, J. (1990): Asymmetric Competition in Plant Populations. *Tree* **5**(11): 360-364.
- WEINER, J.; KINSMAN, S.; WILLIAMS, S. (1998): Modeling the growth of individuals in plant populations: local density variation in a strand population of *Xanthium strumarium*. *American Journal of Botany* **85**: 1638-1645.
- WEINER, J.; STOLL, P.; MULLER-LANDAU, H.; JASENTULIYANA, A. (2001): The Effects of Density, Spatial Pattern, and Competitive Symmetry on Size Variation in Simulated Plant Populations. *The American Naturalist* **158**(4): 438-450.
- WEINER, J. (2004): Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **6**(4): 207-215.

- WEISBERG, P.J.; HADORN, C.; BUGMANN, H. (2003): Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. Beziehungen zwischen Bodenvegetation und Bestandeseigenschaften in zwei Gebirgswäldern der gemässigten Zone. Forstw. Cbl. **122**: 273-286.
- WEISCHET, W.; ENDLICHER, W. (2008): Einführung in die Allgemeine Klimatologie. 7. Aufl., Berlin-Stuttgart: 339 S.
- WEISE, G.; KALTOFEN, H.; FECHNER, M. (2006): Leben und Wirken von Eilhard Alfred Mitscherlich. S. 2-8, in: MLUV - Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz des Landes Brandenburg. Modellierung pflanzlicher Systeme aus historischer und aktueller Sicht- Symposium zu Ehren von Prof. Dr. Dr. h. c. Eilhard Alfred Mitscherlich. Potsdam: 72 S.
- WENK, G. (1990): Waldertragslehre. 1. Auflage, Berlin: Dt. Landwirtschaftsverlag, 448 S.
- WHITE, W.L. (1941): A Monograph of the Genus *Rutstroemia* (Discomycetes). *Lloydia* **4**: 153-240.
- WHITE, P.S. (1979): Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* **45**: 229-299.
- WHITE, J. (1995): Forest and woodland trees in Britain - Silver Birch. Oxford-New York-Tokyo: Oxford University Press, 217 S.
- WIDLOWSKI, J.-L.; VERSTRATE, M.; PINTY, B.; GOBRON, N. (2003): Allometric Relationships of Selected European Tree Species: Parametrizations of tree architecture for the purpose of 3-D canopy reflectance models used in the interpretation of remote sensing data. European Commission Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability, 22 S.
- WIEDEMANN, E. (1948): Die Kiefer - waldbauliche und ertragskundliche Untersuchungen. Hannover: Schaper Verlag, 337 S.
- WILD, J.; NEUHÄUSLOVÁ, Z.; SOFRON, J. (2004): Changes of plant species composition in the Šumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. *Forest Ecology and Management* **187**: 117-132.
- WILLOUGHBY, I.; HARRISON, A.; JINKS, R.; GOSLING, P.; HARMER, R.; KERR, G. (2007): The Potential for Direct Seeding of Birch on Restock Sites. Forestry Commission Information Note **84**: 1-8.
- WILLSON, E.O. (1992): The Diversity of Life. New York: WW Norton, 424 S.
- WILLSON, M.; TRAVESET, A. (2000): The ecology of seed dispersal. In: FENNER, M. (Ed.): Seeds: The ecology of regeneration in plant communities. 2nd. Edition. Wallingford, UK.: CAB International, 85-110.
- WITTICH, W. (1938): Wasserfaktor und Kiefernwirtschaft auf diluvialen Sandböden - Die Bedeutung der Bodendecke. *Z. Forst- und Jagdwes.* **70**: 337-389.
- WITTICH, W. (1939): Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. *Forstarchiv* **5/6**: 96-111.
- WITTICH, W. (1942): Die Aktivierung von Rohhumus extrem ungünstiger Beschaffenheit. *Z. Forst-Jagd.* **74**: 241-271.
- WITTICH, W. (1944): Untersuchungen über den Verlauf der Streuzersetzung auf einem Boden mit Mullzustand. *Forstarchiv* **20**: 78-80, 110-114.
- WITTICH, W. (1952): Der heutige Stand unseres Wissens vom Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblems im Walde. Schriftenreihe der Forstlichen Universität Göttingen, Bd. 4, Frankfurt am Main: Sauerländer's Verlag, 106 S.
- WORONIN, M. 1895. Die Sclerotienkrankheit der gemeinen Traubenkirsche und der Eberesche. (*Sclerotinia padi* und *Sclerotinia aucupariae*). *Memoires de L'Académie Impériale des Sciences de St.-Petersbourg*, VIII série, **2(1)**: 1-27.
- WORONIN, M.; NAWASCHIN, S. (1896): *Sclerotinia heteroica*. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten* **6**: 129-140, 199-207.
- WU, H.; SHARPE, P.J.H.; WALKER, J.; PENRIDGE, L.K. (1985): Ecological Feld theory: a spatial analysis of resource interference among plants. *Ecological Modelling* **29**: 215-243.
- YAMAMOTO, S.-I. (1992): The gap theory in forest dynamics. *The Botanical Magazine* **105**: 375-383.
- YASAKA, M.; TERAZAWA, K.; KOYAMA, H.; KON, H. (2003): Masting behavior of *Fagus crenata* in northern Japan: spatial synchrony and pre-dispersal seed predation. *Forest Ecology and Management* **184**: 277-284.
- YASTREBOV, A.B. (1996): Strength of Tree Phylogenetic Fields in Lichen-Green Moss Pine Forests. *Russian Journal of Ecology* **27(1)**: 1-7.

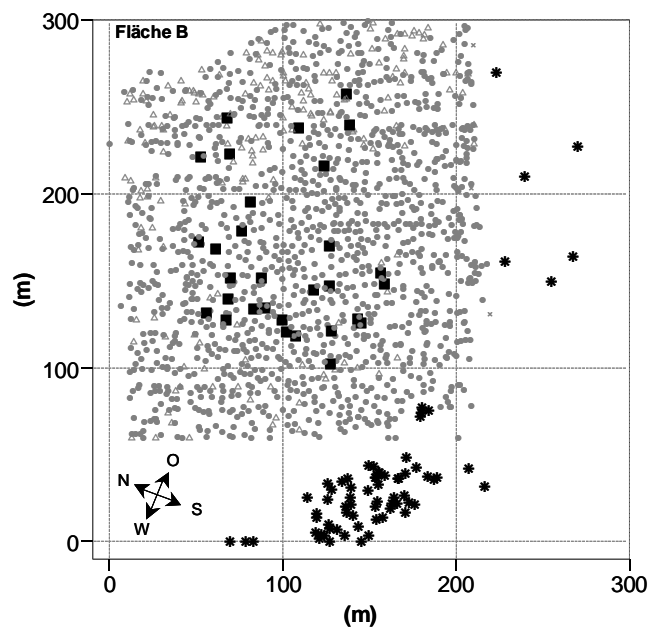
- YLI-VAKKURI, P. (1961): Experimental studies on the emergence and initial development of tree seedlings in spruce and pine stands. *Acta For. Fennica* **122**: 1-10.
- YODA, K.; KIRA, T.; OGAWA, H.; HOZUMI, K. (1963): Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (Intraspecific competition among higher plants. XI). *J. Inst. Polytech. Osaka City Univ., Series D* 14: 107-129.
- ZANTHIER, H.D. v. (1799): *Abhandlungen über das theoretische und praktische Forstwesen*. Band 1 und 2. v. Hennert, C.W. (Hrsg.). Berlin: Weyer, 495 S.
- ZAR, J.H. (1999): *Biostatistical Analysis*. 4. Aufl. New Jersey: Prentice-Hall, 663 S.
- ZASADA, J.C.; VAN CLEVE, K.; WERNER, R.A.; MCQUEEN, J.A.; NYLAND, E. (1977): Forest biology and management in high-latitude North American forests. In: *Syrup. Proc., North American Forest Lands at Latitudes North of 60 Degrees*. 19-22 September 1977, University of Alaska, Fairbanks, 137-195.
- ZASADA, J.C. (1985): Production, dispersal, and germination of white spruce and paper birch and first-year seedling establishment after the Rosie Creek fire. *School Agr. Land Resources Manage. Univ. Alaska, Fairbanks, Alaska. Misc. Publ.* 85-2: 34-37.
- ZASADA, J.C.; SHARIK, T.L.; NYGREN, M. (1992): The reproductive process in boreal forest trees. pp. 85-125. In: SHUGART, H.; LEEMANS, R.; BONAN, G. (Eds.). *A system analysis of the global boreal forest*. Cambridge, UK.: Cambridge Univ. Press.
- ZEIBIG, A. (2001-2004): *Versuchsplanung und statistische Auswerteverfahren zur Ermittlung des Einzelbaumeinflusses auf die Walddynamik in Baumbeständen*. Deutsche Forschungsgemeinschaft.
- ZEIBIG, A.; HARTIG, M. (2002): Ausbreitung und Etablierung von Sand-Birke (*Betula pendula* Roth). In: WAGNER, S (Hrsg.): *Waldbauliche Behandlung von Laubbaumarten-Mischbeständen*. XV. *Waldbau-Kolloquium Brno-Tharandt* 18.-20.09.2002: 72-79.
- ZEITLINGER, J. (1991): Die Sandbirke und die Moorbirke. *Österreichische Forstzeitung* **3**: 31-42.
- ZENTSCH, W.; TESCHE, M. (1978): Zur Entwicklung von Koniferenjungbeständen, in: *Wiss. Tagung der Sektion der Forstwissenschaft, TU Dresden, Tharandt*, 31-40.
- ZERBE, S. (1992): Fichtenforste als Ersatzgesellschaften von Hainsimsen-Buchenwäldern. *Vegetation, Struktur und Vegetationsveränderungen eines Forstökosystems*. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A* 100, Göttingen, 173 S.
- ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; SMITH, G.M. (2007): *Analysing Ecological Data*. *Statistics for Biology and Health*. In: GAIL, M.; KRICKEBERG, K.; SAMET, J.; TSIATIS, A.; WONG, W. (Hrsg.): New York: Springer Science + Business Media, LLC, 672 S.

## 8 Anhang

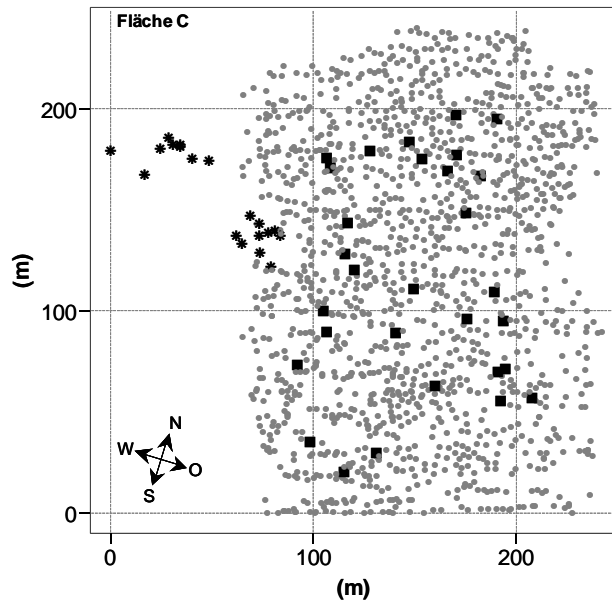
Anhang 1a: Stammverteilungsplan (graue Punkte - Gemeine Fichte) der **Untersuchungsfläche A** (Die Samenbäume der Sand-Birke sind als Sterne dargestellt. Plot- und Fallenstandpunkte sind durch schwarze Quadrate gekennzeichnet.)



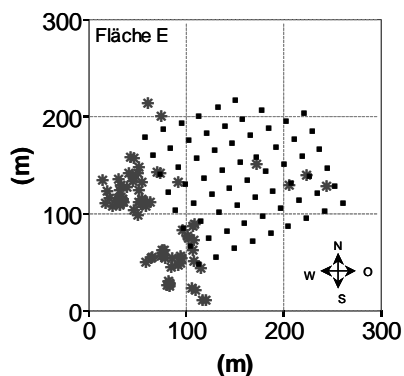
Anhang 1b: Stammverteilungsplan (graue Punkte - Gemeine Fichte) der **Untersuchungsfläche B** (Die Samenbäume der Sand-Birke sind als Sterne dargestellt. Plot- und Fallenstandpunkte sind durch schwarze Quadrate gekennzeichnet.)



Anhang 1c: Stammverteilungsplan (graue Punkte - Gemeine Fichte) der **Untersuchungsfläche C** (Die Samenbäume der Sand-Birke sind als Sterne dargestellt. Plot- und Fallenstandpunkte sind durch schwarze Quadrate gekennzeichnet.)



Anhang 1d: Stammverteilungsplan der Sand-Birken (Sterne) auf der **Untersuchungsfläche E**. (Fallenstandpunkte sind durch schwarze Quadrate gekennzeichnet.)



Anhang 2: Zusammenstellung der Parameter zur Darstellung der Sprosslängenentwicklung von *B. pendula* (Abbildung 85a, S. 303) unter Freiflächenbedingungen. Verwendet wurde die Exponentialfunktion 01 in Tabelle 5 auf der Seite 69.

	<b>Autoren</b>	<b>a<sub>0</sub></b>	<b>a<sub>1</sub></b>	<b>R<sup>2</sup></b>
<b>A</b>	DENISOW & JEGOROW (2005)	3,6857 ±0,2585	0,3909 ±0,0485	0,965
<b>B</b>	LEDER_H (1992)	3,7542 ±0,0369	0,3082 ±0,0718	0,877
<b>C</b>	LEDER_A (1992)	3,4345 ±0,2267	0,3932 ±0,0425	0,973
<b>D</b>	BENGTSSON (1971)	3,3863 ±0,1003	0,2726 ±0,0199	0,984
<b>E</b>	KUPFERSCHMID-ALBISETTI (2003)	2,5055 ±0,0836	0,4238 ±0,0155	0,997

**Erklärung:**

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe; die aus fremden Quellen direkt oder indirekt übernommenen Gedanken sind als diese kenntlich gemacht worden. Bei der Auswahl und Auswertung des Materials sowie bei der Herstellung des Manuskripts habe ich Unterstützungsleistungen von folgenden Personen erhalten:.....

Weitere Personen waren an der geistigen Herstellung der vorliegenden Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich nicht die Hilfe eines Promotionsberaters in Anspruch genommen. Dritte haben von mir weder unmittelbar noch mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im Inland noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde zum Zwecke der Promotion vorgelegt und ist auch noch nicht veröffentlicht worden.

Ich bestätige, dass ich die Promotionsordnung der Fakultät Forst-, Geo- und Hydrowissenschaften der TU-Dresden anerkenne.

.....  
Ort, Datum

.....  
Unterschrift