

forstarchiv 81, 175-180
(2010)

DOI 10.2376/0300-
4112-81-175

© M. & H. Schaper
GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:
christian.ammer@forst.
uni-goettingen.de

Eingegangen:
19.10.2009

Angenommen:
11.06.2010

Zur Bedeutung von intraspezifischer Konkurrenz bei Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in frühen Verjüngungsstadien

The impact of intraspecific competition in early stages of European beech (*Fagus sylvatica* L.) regeneration

CHRISTIAN AMMER¹, BERNHARD FÖRSTER² und SEBASTIAN HÖLLERL³

¹Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen

²Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Am Hochanger 11, D-85354 Freising

³Lehrstuhl für Waldbau, TU München, Am Hochanger 13, D-85354 Freising

Kurzfassung

Aus Saat unter Fichtenschirm hervorgegangene Buchen wurden 12 Jahre lang beobachtet. Die Analyse zeigte, dass a) Konkurrenz in stammzahlreichen gleichaltrigen Verjüngungen bereits in den der Keimung folgenden Jahren einsetzt und im Wesentlichen um Strahlung geführt wird; b) sich in den ersten beiden Jahren ergebende Größenunterschiede stetig steigern und sich in dauerhaft unterschiedlichem Wachstumsvermögen manifestieren. Dies bedeutet, dass initiale Größenunterschiede in vielen Fällen die Dominanzverhältnisse für das gesamte folgende Bestandesleben determinieren. Es zeigte sich c), dass in 12-jährigen Buchenverjüngungen selbst unter dem Schirm von Altbäumen konkurrenzbedingte Ausfälle bei hohen Ausgangsdichten zwar zu beobachten waren, die Dichte lebender Pflanzen aber dennoch erstaunlich hoch ist (bis zu 350.000 ha⁻¹). Für genetisch ausgerichtete Verjüngungsinventuren lässt sich aus den Ergebnissen Folgendes ableiten: Probenahmen, bei denen die Abschätzung der genetischen Variabilität des künftigen Hauptbestandes im Vordergrund steht, sollten sich auf die höchsten und vorherrschenden Individuen konzentrieren.

Schlüsselwörter: *Fagus sylvatica*, intraspezifische Konkurrenz, Selektion, soziale Stellung, Umsetzen

Abstract

The development of European beech originating from direct seeding under the canopy of mature Norway spruce was analyzed over 12 years. The results showed (i) that in even-aged regenerations of high stand density competition occurs even in the year following germination. In this stage the seedlings seem to compete mainly for light. (ii) Differences in height between seedlings, resulting from different growth responses within the first two years, did constantly increase over time. Thus initial differences in seedling height determine the structure of predomance and suppression of the entire further stand development. (iii) Although mortality occurred due to competition, twelve years old beech saplings maintain a surprisingly high stand density (up to 350,000 ha⁻¹) even under the canopy of overstorey trees. In view of genetic inventories the results indicate that surveys aiming at estimations of the genetic variability of the future stand should be focused on the tallest and hence dominating seedlings within the regeneration.

Key words: *Fagus sylvatica*, intraspecific competition, selection

Einleitung

Zur Konkurrenz zwischen Pflanzen kommt es definitionsgemäß immer dann, wenn verschiedene Individuen um endliche Ressourcen konkurrieren und sich dies in Beeinträchtigungen des Wachstums, des Überlebens oder der Reproduktionsfähigkeit der Pflanzen widerspiegelt (Begon et al. 1991, Chan et al. 2003). Nach den gängigen Vorstellungen findet hierbei hinsichtlich der unterirdischen Ressourcen (Wasser, Nährstoffe) eine zur Größe der jeweiligen Individuen proportionale (symmetrische) Ausbeutung statt. Im Gegensatz dazu kommt es bei der Konkurrenz um Strahlung durch die größeren Individuen zu einer überproportionalen (asymmetrischen) Ressourcennutzung (Weiner und Thomas 1986). Dies führt unter anderem zu einer Reduktion des Dickenwachstums (Ammer et al. 2005) und einer veränderten Biomassenallokation (Ammer 2000). So wird beispielsweise die Ausbildung von Astbiomasse gegenüber dem Hauptspross reduziert (Ammer 2000). Gleiches gilt für die Wurzelbiomasse, die bei einem geringen Strahlungsangebot zugunsten der oberirdischen Sprosseile verringert wird (v. Hees und Clercx 2003, Hofmann und

Ammer 2008). Resultierend aus der Konkurrenz um Strahlung kann in gleichaltrigen Populationen rasch eine erhebliche Größenvariation der Individuen beobachtet werden (Stoll et al. 1994, Newton und Jolliffe 2003). Ruha et al. (1997) für Kiefer und Ammer et al. (2008) für Buche konnten zeigen, dass sich konkurrenzbedingt schon sehr früh eingestellte Größenunterschiede zwischen den Pflanzen im Laufe der weiteren Entwicklung manifestieren und nur in sehr begrenztem Umfang Aufstiege von zurückgefallenen Pflanzen in obere Größenklassen („positives Umsetzen“) oder Abstiege im Jahr zuvor dominierender Verjüngungspflanzen zu beobachten sind.

Mit Blick auf diese Befunde werden in der vorliegenden Untersuchung die Ergebnisse der 12-jährigen Beobachtungsreihe von unter Fichtenschirm gesäten und aufgewachsenen Buchen vorgestellt. Von besonderem Interesse war hierbei die Beantwortung folgenden Fragen: a) Ist das Lichtangebot die entscheidende Ressource, um welche die jungen Buchen konkurrieren? b) Ab wann und bei welcher Ausgangsdichte tritt konkurrenzbedingte Mortalität auf und c) In welcher Weise beeinflussen minimale Höhenunterschiede in frühesten Verjüngungsphasen die weitere Höhenentwicklung der betrachteten Pflanzen?

Material und Methoden

Versuchsbestände

Die vorliegende Untersuchung stützt sich auf eine im Jahre 1997 eingerichtete Versuchsanlage. An zwei Standorten in Südbayern, nahe den Orten Freising (48°24'49" N, 11°41'18" E, 490 m ü. NN) und Landshut (48°34'46" N, 11°59'32" E, 465 ü. NN), wurden unter dem Schirm von zuvor durchforsteten ca. 75-jährigen Fichtenreinbeständen Bucheckern gesät bzw. ein- und zweijährige Buchen gepflanzt. Beide Versuchsfelder befinden sich auf einem durch Lösslehm über tertiärem Material geprägten Standort. Der vorherrschende Bodentyp ist eine Parabraunerde (Ammer 2000). Aufgrund der optimalen Standortbedingungen sind die aufstockenden Bestände sehr wüchsig (Tabelle 1).

Die Versuchsanlage diente ursprünglich zwei Zielen. Zum einen sollte geklärt werden, von welchen Faktoren der Erfolg von Buchensaat abhängt. Die betreffenden Ergebnisse sind vielfältig publiziert worden (Ammer et al. 2001, Ammer et al. 2002, Leder et al. 2003). Zum zweiten sollte die Entwicklung der gesäten Buchen mit jener gepflanzter Buchen vergleichend analysiert werden. Auch hierzu liegen Ergebnisse vor (Ammer et al. 2001, Ammer und Mosandl 2007). Zur Beantwortung der mit diesen Versuchszielen einhergehenden Fragen wurde in jedem der beiden Versuchsbestände 36 18 x 18 m große Versuchspartellen eingerichtet, die in einem sogenannten lateinischen Quadrat angeordnet sind. Hierbei sind die verschiedenen Versuchsvarianten (drei Saatvarianten, zwei Pflanzvarianten, eine Nullfläche ohne Behandlung) jeweils sechsmal wiederholt (Details hierzu finden sich bei Ammer 2000). Beide Flächen waren bis zum Jahr 2003 gezäunt. Auf insgesamt 18 Plots je Bestand wurde im Mai 1997 gesät. Dies erfolgte innerhalb jedes Plots auf Plätzen von 0,5 m² Größe, die im Verband von 2 x 1 m ausgewiesen wurden. Dies entspricht einer Zahl von 81 Plätzen pro Plot, d. h. insgesamt 1.458 Saatplätzen pro Versuchsfeld. Gesät wurden jeweils 15 g Buch-

eckern, deren Keimfähigkeit bei 68 % lag (Ammer 2000). Auf insgesamt 900 dieser Plätze (450 je Versuchsfeld) wurden in den Jahren 1997, 1998, 1999, 2000, 2003 und 2008 jeweils im Herbst die Zahl der dort etablierten Buchen aus Saat und die natürlich angekommener Bäumchen anderer Baumarten erfasst. Auf neun ausgewählten Plätzen je Plot (also auf insgesamt 162 Plätzen je Versuchsfeld) wurden an allen Buchen in den oben genannten Aufnahmejahren zusätzliche Messungen durchgeführt. Diese umfassten unter anderem die Sprosslänge und den Sprossbasisdurchmesser 3 cm oberhalb des Bodens. Insgesamt wurden im ersten Jahr 2.767 Pflanzen vermessen, deren Zahl sich bis 2008 auf 2.517 verringerte.

Auswertung

Zur Klärung der Frage, um welche Ressource auf den Saatplätzen nach der erfolgreichen Etablierung in erster Linie konkurriert wird (Frage a), wurde ein an Cannell und Grace (1993) angelehnter Ansatz verwendet, der im Folgenden beschrieben wird. Die Analyse der Mortalität in Abhängigkeit der Ausgangsdichte (Frage b) wurde durch die wiederholte Aufnahme des oben erwähnten Kollektivs von 900 Saatplätzen ermöglicht. Zur Beantwortung von Frage c wurden die individuell vermessenen Bäumchen von 162 zu Versuchsbeginn dafür ausgewählten Saatplätzen herangezogen.

Der oben erwähnte Auswertungsansatz beruht auf der Annahme, dass in Reinbeständen alle Individuen die gleichen Ressourcenansprüche haben und sich deshalb Unterschiede in der Höhenentwicklung nur durch Konkurrenz erklären lassen, gleiches Alter, gleiche genetische Veranlagung und gleiche Standortbedingungen vorausgesetzt. Konkurrenz um Licht wird dann angenommen, wenn der relative Höhenzuwachs eines betrachteten Baumes positiv korreliert ist mit einer geringen Höhendifferenz zu höheren Nachbarn. Dies wird wie folgt geprüft.

Zunächst werden für sämtliche k-Bäume auf einer bestimmten Fläche (hier Saatplatz) k-1-Höhendifferenzen (Δh) im Jahr t be-

Tab. 1. Ertragskundliche Kenngrößen der Versuchsbestände zu Versuchsbeginn 1997 und im Jahr 2003. Stand characteristics in the year of the establishment of the experiment (1997) and in 2003.

Aufnahmejahr	Versuchsbestand Freising		Versuchsbestand Landshut	
	1997	2003	1997	2003
Ertragskundliche Kennwerte				
Bestandesfläche (m ²)	14752,8		12528	
Alter (Jahre)	75	81	78	84
Stammzahl (N ha ⁻¹)	553	498	376	370
Grundfläche (m ² ha ⁻¹)	54,75	55,14	40,71	47,15
Vorrat (Vfm m. R. ha ⁻¹)	794,1	806,9	607,8	715,5
Mittelstamm und Bonität				
Grundflächenmittelstamm	d _g = 35,5 cm h _g = 30,4 m h/d-Wert: 86	d _g = 37,6 cm h _g = 30,9 m h/d-Wert: 82	d _g = 37,2 cm h _g = 30,8 m h/d-Wert: 83	d _g = 40,3 cm h _g = 31,6 m h/d-Wert: 78
Oberhöhenstamm (h ₁₀₀)	d _o = 48,4 cm h _o = 33,3 m h/d-Wert: 69	d _o = 50,7 cm h _o = 33,8 m h/d-Wert: 67	d _o = 48,1 cm h _o = 33,3 m h/d-Wert: 69	d _o = 52,1 cm h _o = 34,1 m h/d-Wert: 65
Bonität der Fichte nach Assmann und Franz (1963)	Oberhöhenbonität 38		Oberhöhenbonität 38	
Minima und Maxima				
BHD (cm)	15,5-63,3	17,7-66,8	12,8-66,3	13,2-72,1
Einzelbaumvolumen (m ³)	0,21-4,82	0,29-5,37	0,09-5,48	0,10-6,47
h/d-Wert	57-147	55-135	57-121	54-121

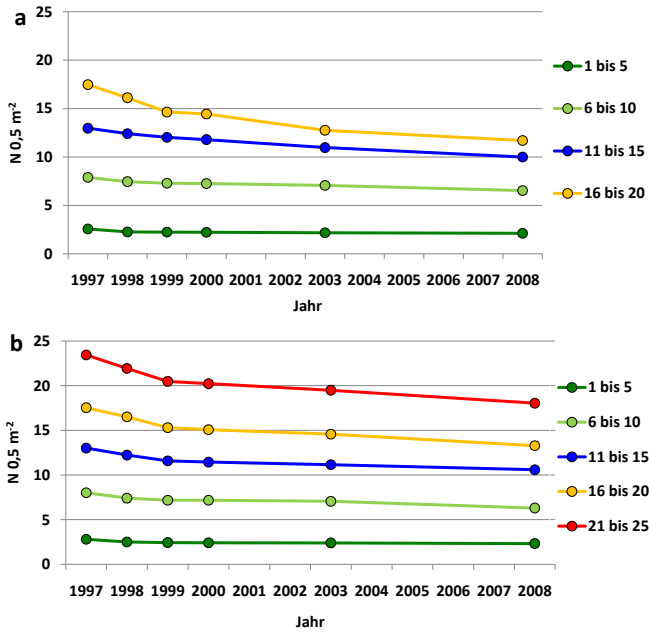


Abb. 1. Mittlere Zahl (N) an Verjüngungspflanzen/Probekreis im Beobachtungszeitraum in Klassen unterschiedlicher Ausgangsdichte im Jahre 1997 an den Versuchstandorten Freising (a) und Landshut (b). Anzahl Probekreise pro Klasse in Freising: 213 (Klasse 1-5 Pflanzen pro Saatplatz), 73 (Klasse 6-10), 34 (Klasse 11-15), 25 (Klasse 16-20); in Landshut: 136 (Klasse 1-5), 113 (Klasse 6-10), 79 (Klasse 11-15), 51 (Klasse 16-20), 27 (Klasse 21-25). Nicht dargestellt sind Klassen mit weniger als 25 Probekreisen.

Mean seedling number per sample unit (0.5 m²) over time in classes of different initial seedling density in 1997 at Freising (a) and Landshut (b). Sample units per class at Freising: 213 (1 to 5 seedlings per sample unit), 73 (6 to 10 seedlings per sample unit), 34 (11 to 15 seedlings per sample unit), 25 (16 to 20 seedlings per sample unit); at Landshut: 136 (1 to 5 seedlings per sample unit), 113 (6 to 10 seedlings per sample unit), 79 (11 to 15 seedlings per sample unit), 51 (16 to 20 seedlings per sample unit), 27 (21 to 25 seedlings per sample unit). Classes with less than 25 sample units are not shown.

stimmt. Aus diesen Höhendifferenzen werden Summenwerte für zwei Kollektive berechnet:

$$\sum_{j=1}^n \Delta h_{ij} \quad \text{für } h_j < h_i \text{ und } h_j < h_i$$

Hierbei bezeichnet i jeweils den betrachteten Baum, j den jeweils betrachteten Nachbarn und n die Gesamtzahl aller Nachbarn auf dem jeweiligen Saatplatz. Es werden für jedes Bäumchen also die Höhendifferenzen aller größeren bzw. kleineren Nachbarn summiert.

Im folgenden Berechnungsschritt wird nun der bis zum Jahr t+x geleistete relative Höhenzuwachs jeweils mit den beiden errechneten Summenwerten in Beziehung gesetzt. Im vorliegenden Fall wurde die Berechnung der Summenwerte einmal für das Jahr 1999 (also drei Vegetationsperioden nach Versuchsbeginn) und einmal für das Jahr 2003 durchgeführt. Der jeweils analysierte mittlere Höhenzuwachs wurde zwischen 1999 und 2003 bzw. zwischen 2003 und 2008 geleistet und in Beziehung zur jeweiligen Ausgangshöhe gesetzt (mittlerer relativer Zuwachs). In Anhalt an Cannell und Grace (1993) herrscht Konkurrenz um Licht vor, wenn das Höhenwachstum der Bäume nur durch höhere Konkurrenten, nicht aber durch kleinere Nachbarn beeinflusst ist. Spielt auch unterirdische Konkurrenz eine Rolle, haben auch kleinere Nachbarbäume einen negativen Einfluss auf die Höhenentwicklung. Die Ergebnisse der Berechnungen lassen sich graphisch veranschaulichen.

Die betreffenden Analysen wurden beispielhaft für diejenigen Saatplätze durchgeführt, auf denen die Zahl der Buchen von Versuchsbeginn bis zum Jahr 2008 so hoch war, dass von einer durch-

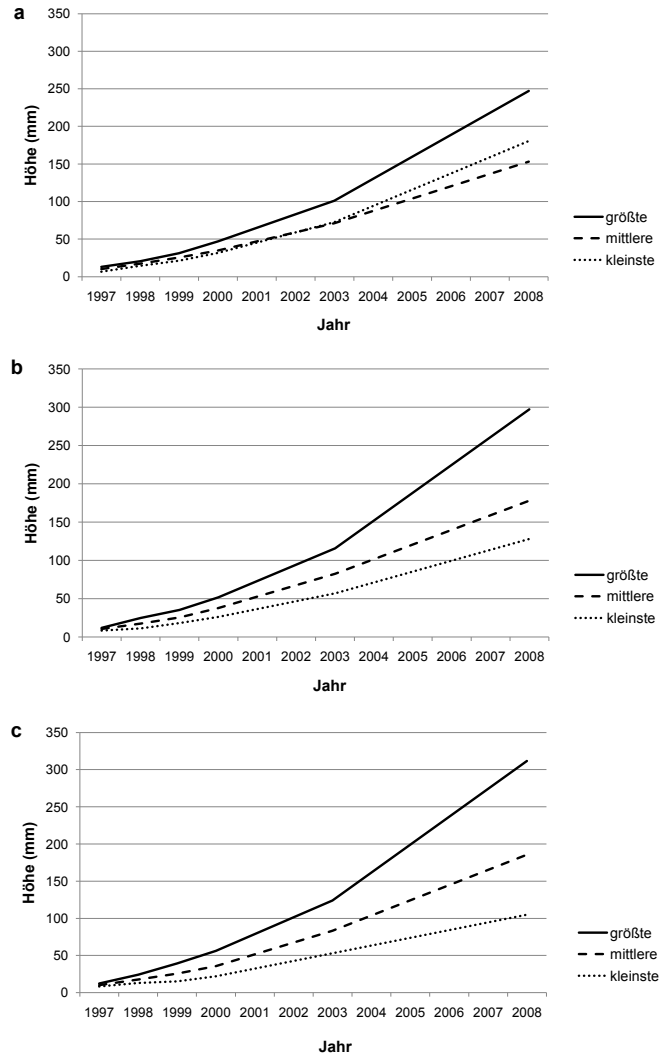


Abb. 2. Entwicklung der mittleren Höhen der zu Versuchsbeginn 10 % höchsten, mittleren und kleinsten Buchen aller Saatplätze mit bis zum Jahr 2008 mindestens 15 Bäumchen pro Platz. Die Bildung der drei Kollektive erfolgte auf der Basis der (a) im Herbst 1997, (b) im Herbst 1998 und (c) im Herbst 1999 erreichten Höhen.

Development of mean seedlings height on sample units with at least 15 beeches until 2008. Height growth is shown for three cohorts, the tallest, middle and little 10% in year 1997 (a), 1998 (b) and 1999 (c).

gängig sehr starken innerartlichen Konkurrenz ausgegangen werden konnte (d. h. im Jahr 2008 mindestens noch 17 lebende Buchen pro Saatplatz, dies entspricht 340.000 Bäumchen pro ha). Dieses Kriterium traf für 8 der 162 Saatplätze zu. Alle Berechnungen und statistischen Analysen wurden mit dem Programmpaket SAS[®] durchgeführt (Statistical Analysis System, Version 9.1, SAS Institute Inc., Cary, N.C., USA).

Ergebnisse

Die Entwicklung der Individuenzahlen auf den Saatplätzen zeigt Abbildung 1. Dort sind die zu den verschiedenen Beobachtungszeitpunkten vorgefundenen mittleren Pflanzenzahlen je Saatplatz, getrennt nach Klassen unterschiedlicher Ausgangsdichte im Jahr 1997, für die beiden Versuchsflächen wiedergegeben. Wie sich zeigt, hat

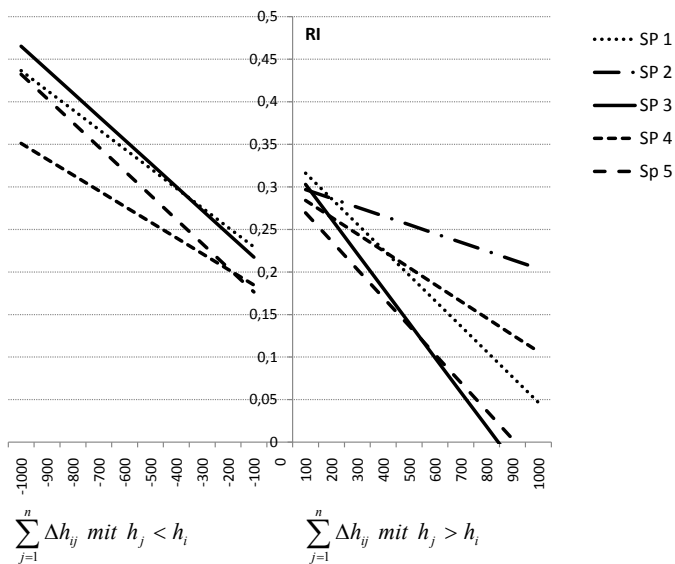


Abb. 3. Zusammenhang zwischen dem mittleren relativen Höhenzuwachs (RI) zwischen 2003 und 2008 und der Summe der im Vergleich zu einem betrachteten Bäumchen gebildeten Höhendifferenzen (in mm) der im Jahr 2003 größeren (rechte Diagrammhälfte) bzw. kleineren Nachbarn desselben Saatplatzes (SP). Relationship between the mean relative height increment from 2003 to 2008 (RI) and the sum of the height differences (in mm) between a target seedling and its taller neighbors (lines in the right part of the diagram) and its smaller neighbors (left part of the diagram) on a sample unit (SP).

sich die Dichte der gesäten Buchen seit der Keimung der Pflanzen in beiden Beständen verringert. In welchem Ausmaß dies erfolgte, hing allerdings von der Ausgangsdichte ab. So sank die mittlere Zahl der Buchen bei einer Ausgangsdichte von 15-20 Pflanzen pro Platz (im Mittel 17,48 Pflanzen/Platz, entspricht 349.600 Pflanzen ha⁻¹) in Freising um 33 % (auf 11,70 Pflanzen/Platz, entspricht 233.914 Pflanzen ha⁻¹) und in Landshut um 24 % (von 17,53 Pflanzen/Platz (350.588 ha⁻¹) auf 13,28 (265.600 ha⁻¹), während die Stammzahlverringerung bei einer Ausgangsdichte von nur 1-5 Pflanzen pro Platz sowohl in Freising als auch in Landshut nur 17 % ausmachte [von 2,57 Pflanzen/Platz (51.362 ha⁻¹) auf 2,12 (42.436 ha⁻¹) in Freising und von 2,80 (56.030 ha⁻¹) auf 2,32 (46.470 ha⁻¹) in Landshut]. Zu dichtebedingten Ausfällen ist es also insbesondere auf den Plätzen mit einer hohen Ausgangsdichte gekommen. Allerdings ist dort die Zahl der auch nach 12 Vegetationsperioden noch lebenden Bäume mit bis zu 360.740 ha⁻¹ (Landshut, Ausgangsdichte 20-25 Bäumchen/Platz) erstaunlich hoch.

Die hohe Aufnahmefrequenz und die individuelle Markierung der Pflanzen erlaubten es, der Frage nachzugehen, inwieweit sich geringfügige Höhenunterschiede im Jahr der Keimung oder in den anschließenden Vegetationsperioden zu immer größeren Unterschieden ausweiten und damit schon frühzeitig das dem konkurrenzbedingten Ausfall vorhergehende Zurückfallen im Höhenwachstum bestimmen. Zu diesem Zweck wurden für alle Saatplätze mit (im Jahre 2008) mindestens 15 Bäumchen deren mittlere Höhe in den verschiedenen Aufnahmejahren für drei Kollektive berechnet (für beide Versuchsflächen gemeinsam). Dies waren die zu Versuchsbeginn 1997 (Jahr der Keimung) 10 % höchsten Bäumchen je Saatplatz sowie Pflänzchen mittlerer Höhe (die 45-55 % höchsten je Saatplatz) und die 10 % kleinsten (Abbildung 2a). Es zeigt sich, dass sich das Kollektiv der im Jahr der Keimung höchsten Pflanzen in der Höhenentwicklung bis 2008 deutlich von den beiden anderen Kollektiven abhebt, obwohl die absoluten Unterschiede zwischen den höchsten Pflanzen und den beiden anderen Kollektiven im Jahr der

Keimung 1997 im Mittel nur 3 bzw. 6,6 mm betragen. Im Gegensatz dazu verwischten sich die Unterschiede zwischen den zunächst mittleren und kleinsten Pflanzen. Dieses Bild ändert sich, wenn man für das Bilden der Kollektive nicht die im Jahr der Keimung (1997) erreichten Höhen, sondern das darauffolgende Jahr 1998 heranzieht. Dies ist in Abbildung 2b erfolgt. Dargestellt sind erneut die mittleren Höhen der drei Kollektive, die auf der Basis der im Herbst 1998 gemessenen Höhen gebildet wurden. Es wird deutlich, dass die nach zwei Vegetationsperioden höchsten Pflanzen ihre Höhe überproportional ausbauen konnten und noch deutlicher das derzeit dominierende Kollektiv bilden, als das bei den 1997 höchsten Bäumchen der Fall war. Darüber hinaus zeigt sich, dass auch die zum Zeitpunkt der Festlegung der Kollektive mittlere Gruppe ihre Position hinsichtlich der Höhenentwicklung behält. Noch deutlicher werden die Unterschiede zwischen den Gruppen, wenn die Kollektive auf der Basis der im Jahr 1999 erreichten Höhen berechnet werden und ihre weitere Entwicklung beobachtet wird (Abbildung 2c).

In Abbildung 3 ist der Zusammenhang zwischen dem zwischen 2003 und 2008 geleisteten mittleren relativen Höhenzuwachs der Bäumchen und den Summen der Höhendifferenzen zu den jeweils größeren Nachbarn auf dem betreffenden Saatplatz (rechter Teil der Abbildung) bzw. den jeweils kleineren Nachbarn (linker Teil der Abbildung) dargestellt. Die Abbildung enthält nur die signifikanten Regressionsbeziehungen. Dies bedeutet, dass auf 3 der 8 analysierten Kreise keine gesicherte Beziehung zwischen Zuwachs und Summenwert der Höhendifferenzen zu den Nachbarn besteht. Für 7 der 8 Kreise galt dies auch für die Beziehung zwischen den 1999 und 2003 geleisteten mittleren relativen Höhenzuwachsen und den Summenwerten. Im Hinblick auf die eingangs gestellten Fragen ist von Bedeutung, dass a) die Ausgleichsgeraden im rechten Teil der Abbildung steiler verlaufen als im linken, b) in einem Fall (Saatplatz 2) nur eine Beziehung zwischen Höhenzuwachs und den Höhendifferenzen zu den größeren Nachbarn besteht und c) sich die Achsenabschnitte der Ausgleichskurven zwischen den beiden Diagrammteilen unterscheiden.

Diskussion

Im Folgenden sollen die drei eingangs gestellten Fragen beantwortet werden. Die zuvor vorgestellte Auswertung (Abbildung 3) zeigte, dass ca. 5 Jahre nach Versuchsbeginn Konkurrenz um Licht den intraspezifischen Ausscheidungsprozess wesentlich bestimmt. Entsprechend wirkte sich das Vorhandensein vieler bzw. vieler höherer Nachbarn negativ auf den mittleren jährlichen Höhenzuwachs aus. Von den kleineren Nachbarn gingen dagegen, mit einer Ausnahme (Saatplatz 2), zwar auch Konkurrenzwirkungen aus, diese erwiesen sich aber als nicht so stark (geringere Steigungen) wie die der größeren Nachbarn. Dies kann nach Cannell und Grace (1993) so interpretiert werden, dass unterirdische Konkurrenz (die auch von kleineren Individuen ausgeht) eine geringere Bedeutung besitzt als Konkurrenz um Licht. Dass allerdings auch kleinere Nachbarn das Wachstum der größeren begrenzen (z. B. weil die Krone der nur wenig kleineren Bäumchen die Strahlungsnutzung des größeren Nachbarn behindert), zeigen die unterschiedlichen Achsenabschnitte der Regressionslinien auf den beiden Seiten des Diagramms. Würden kleinere Pflanzen keine Konkurrenz für die größeren Nachbarn bedeuten, wäre dies nicht der Fall. Der Befund, dass Licht in diesem Verjüngungsstadium die für den intraspezifischen Konkurrenzprozess zumeist entscheidende Ressource darstellt, deckt sich weitgehend mit den Ergebnissen anderer Arbeitsgruppen (vgl. hierzu Übersicht in Ricard et al. 2003).

Die zweite Frage lautete: Ab wann und bei welcher Ausgangsdichte tritt konkurrenzbedingte Mortalität auf? Wie die Ergebnisse zeigten (Abbildung 1), fand eine Stammzahlabnahme besonders auf

jenen Probekreisen statt, deren Ausgangsdichte hoch war. Darin manifestiert sich der unter dem Namen *-3/2 power law* (vgl. Pretzsch 2000) bekannt gewordene Selbstausdünnungseffekt, der die Gesetzmäßigkeit einer Dichteabnahme mit Zunahme der mittleren Biomasse in einer Pflanzenpopulation beschreibt. Offenbar hat insbesondere in der vor der letzten Aufnahme im Jahr 2008 liegenden Periode die zunehmende Größe der Bäumchen dazu geführt, dass sich die aus einer hohen Dichte und einem zunehmendem Bedarf resultierende Ressourcenknappheit nicht nur in einer weiter steigenden Größenvariation widerspiegelt (vgl. Abbildung 2), sondern es auch zu konkurrenzbedingten Ausfällen gekommen ist. Dass dies nicht bereits früher eingetreten ist, obwohl die Buchen nicht nur gegenseitiger intraspezifischer Konkurrenz ausgesetzt sind, sondern die Ressourcenverfügbarkeit in großem Maße auch von den überschirmenden Fichten begrenzt ist (vgl. Coomes und Grubb 2000, Ammer 2002), unterstreicht einmal mehr die große Stresstoleranz junger Buchen, insbesondere gegenüber einem geringen Lichtangebot (Madsen 1994, Minotta und Pinzauti 1996, Stancioiu und O'Hara 2006, Einhorn 2007, Rozenbergar et al. 2007, Collet et al. 2008, Petritan et al. 2007, 2009). So ist es erstaunlich, dass im Versuchsbestand Landshut Teilflächen zu finden sind, auf denen unter Fichtenschirm über 350.000 12-jährige Buchen wachsen.

Die dritte Frage lautete: In welcher Weise beeinflussen minimale Höhenunterschiede in frühesten Verjüngungsphasen die weitere Höhenentwicklung der betrachteten Pflanzen? Untersuchungen über die Bedeutung von Höhenunterschieden in frühen Verjüngungsstadien liegen bislang kaum vor. Lediglich Ruha et al. (1997) berichteten ausgehend von der Analyse eines fünfjährigen Kiefernbestandes davon, dass sich die zu diesem Zeitpunkt herrschenden Dominanzverhältnisse bei der weiteren Betrachtung als weitgehend konstant erwiesen. Auf der Grundlage des hier zugrunde liegenden Datensatzes konnten Ammer et al. (2008) diesen Befund nicht nur bestätigen, sondern zeigen, dass die Wahrscheinlichkeit dafür, dass Bäumchen ihre auf einer Teilfläche (Saatplatz) in den ersten drei Jahren eingenommene Position (bei Rangbildung nach der Sprosshöhe) im Kollektiv aller Individuen dieser Teilfläche behalten, von Jahr zu Jahr anstieg. Dies bedeutet, dass bereits im Jahr der Keimung entstehende minimale Höhenvorsprünge in vielen Fällen zu dauerhaft wirksamen Konkurrenzvorteilen führen. So zeigte der Verlauf der Höhenentwicklung der Bäumchen verschiedener Teilkollektive (Abb. 2), dass sich in stammzahlreichen Buchenverjüngungen bereits nach zwei Vegetationsperioden Kollektive gebildet haben, die dauerhaft ein konkurrenzbedingt unterschiedliches Höhenwachstum aufweisen (Abbildung 2 b). Welche die in Zukunft konkurrenzstärksten Individuen sein würden, hatte sich dabei sogar schon im Jahr der Keimung abgezeichnet. So unterschied sich das von den betreffenden Bäumchen geleistete Höhenwachstum deutlich von jenem der anderen Kollektive. Gleichwohl fand eine in der Zukunft kaum mehr veränderbare Festlegung der Dominanzverhältnisse offenbar erst in der zweiten Vegetationsperiode statt. Dies wird deutlich, wenn man die 2008 erreichte mittlere Höhe aus verschiedenen Kollektiven berechnet. Kalkuliert man die mittlere Höhe 2008 aus den Pflanzen, die 1998 zu den 10 % höchsten gehörten, so liegt die Höhe bei 300 mm (Abbildung 2b). Legt man dafür allerdings das Kollektiv an Pflanzen zugrunde, die 1997 die 10 % höchsten Pflanzen stellten, so ergibt sich eine Höhe von 250 mm (Abbildung 2a). Dieser Unterschied ist darauf zurückzuführen, dass einige der im Jahr der Keimung noch höchsten Bäumchen in der zweiten Vegetationsperiode diese Stellung nicht halten konnten. Demgegenüber unterschieden sich die bis 2008 von den im Jahre 1998 10 % höchsten Bäumchen erreichte mittlere Höhe praktisch nicht von jener mittleren Höhe, die sich errechnete, wenn man dafür die im Jahre 1999 10 % höchsten Bäumchen heranzog (vgl. Abbildungen 2b und 2c).

Insgesamt unterstreichen die Ergebnisse die Erkenntnis, dass in gleichalten und stammzahlreichen Baumpopulationen Konkurrenz-

prozesse bereits unmittelbar nach der erfolgreichen Etablierung beginnen und sich dabei kleinste Unterschiede in den Startbedingungen (z. B. Zeitpunkt der Keimung, Sprosslänge im Jahr der Keimung) in einer dauerhaft unterschiedlichen Ressourcenakquise und einer zunehmenden Größenvariation manifestieren. Diese kennzeichnet das Zurückfallen der kleineren Pflanzen in der Höhe, welches schließlich dem konkurrenzbedingten Ausscheiden vorausgeht (Wagner und Röker 2000).

Die gewonnenen Erkenntnisse sind unter anderem für genetisch ausgerichtete Inventuren in stammzahlreichen Verjüngungen von Bedeutung. Es wird deutlich, dass sich Probenahmen, bei denen es darum geht, die genetische Variabilität des künftigen Hauptbestandes abzuschätzen, auf die vorherrschenden höchsten Individuen konzentrieren sollten. Die zurückbleibenden Pflanzen scheiden früher oder später aus und tragen so nicht mehr zur genetischen Variabilität des Hauptbestandes bei.

Danksagung

Wir danken dem Land Rheinland-Pfalz für die finanzielle Unterstützung der bislang letzten Aufnahme der Versuchsflächen im Jahr 2008. Für die hierbei geleistete hervorragende Feldarbeit gebührt unser Dank Herrn Forstwirt Alfred Wörle.

Literatur

- Ammer C. 2000. Untersuchungen zum Einfluss von Fichtenaltbeständen auf die Entwicklung junger Buchen. Shaker Verlag, Aachen
- Ammer C. 2002. Response of *Fagus sylvatica* seedlings to root trenching of overstorey *Picea abies*. *Scand. J. For. Res.* 17, 408-416
- Ammer C., Mosandl R. 2007. Which grow better under the canopy of Norway spruce - planted or sown seedlings of European beech? *Forestry* 80, 385-395
- Ammer C., Mosandl R., El Kateb H., Stölting R. 2001. Die Entwicklung von Buchensaaten im Vergleich zu Pflanzungen. *AFZ/DerWald* 56, 1208-1210
- Ammer C., Mosandl R., El Kateb H. 2002. Direct seeding of beech (*Fagus sylvatica* L.) in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stands - effects of canopy density and fine root biomass on seed germination. *For. Ecol. Manage.* 159, 59-72
- Ammer C., Stimm B., Mosandl R. 2008. Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiology* 28, 721-728
- Ammer C., Ziegler C., Knoke T. 2005. Zur Beurteilung von intra- und interspezifischer Konkurrenz von Laubbaumbeständen im Dickungsstadium. *Allg. Forst u. Jagdztg.* 176, 85-94
- Assmann E., Franz F. 1963. Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. In: Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Hrsg.) *Hilfstafeln für die Forsteinrichtung*. Aufl. 1981, 52-63
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1991. *Ökologie: Individuen, Populationen und Lebensgemeinschaften*. Birkhäuser, Basel
- Cannell M.G.R., Grace J. 1993. Competition for light: detection, measurement, and quantification. *Can. J. For. Res.* 23, 1969-1979
- Chan S.S., Radosevich S.R., Grotta A.T. 2003. Effects of contrasting light and soil moisture availability on the growth and biomass allocation of Douglas-fir and red alder. *Can. J. For. Res.* 33, 106-117
- Collet C., Piboule A., Leroy O., Frochot H. 2008. Advance *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* seedlings dominate tree regeneration in a mixed broadleaved former coppice-with-standards forest. *Forestry* 81, 135-150
- Coomes D.A., Grubb P.J. 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70, 171-207
- Einhorn K.S. 2007. Growth and photosynthesis of ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) seedlings in response to a light gradient following natural gap formation. In: Hahn K., Emborg J. (eds.) *Suserup Skov: structures and processes in a temperate, deciduous forest reserve*. Wiley-Blackwell, Oxford, 147-165.
- Hees A.F.M. v., Clerckx A.P.P.M. 2003. Shading and root-shoot relations in saplings of silver birch, pedunculate oak and beech. *For. Ecol. Manage.* 176, 439-448

- Hofmann R., Ammer C. 2008. Biomass partitioning of beech seedlings under the canopy of spruce. *Austrian Journal of Forest Science* 125, 51-66
- Leder B., Wagner S., Wollmerstädt J., Ammer C. 2003. Bucheckern-Vor- aussaat unter Fichtenschirm – Ergebnisse eines Versuchs des Deutschen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten/Sektion Waldbau. *Forstwiss. Cbl.* 120, 160-174
- Madsen P. 1994. Growth and survival of *Fagus sylvatica* seedlings in relation to light intensity and soil water content. *Scand. J. For. Res.* 9, 316-322
- Minotta G., Pinzauti S. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. *For. Ecol. Manage.* 86, 61-71
- Newton P.F., Jolliffe P.A. 2003. Aboveground dry matter partitioning responses of black spruce to directional-specific indices of local competition. *Can. J. For. Res.* 33, 1832-1845
- Petritan A.M., Lüpke B. v., Petritan I.C. 2007. Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry* 80, 397-412
- Petritan A.M., Lüpke B. v., Petritan I.C. 2009. Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *Eur. J. For. Res.* 128, 61-74
- Pretzsch H. 2000. Die Regeln von Reineke, Yoda und das Gesetz der räumlichen Allometrie. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* 171, 205-210
- Ricard J.-P., Messier C., Delagrangé 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. *Annals of Forest Science* 60, 749-756
- Rozenberger D., Mikac S., Anić I., Diaci J. 2007. Gap regeneration patterns in relationship to light heterogeneity in two old-growth beech-fir forest reserves in South East Europe. *Forestry* 80, 612-612
- Ruha M., Hökkä H., Varmola M., Salminen H. 1997. Stability of height positions in young naturally regenerated stands of Scots pine. *For. Ecol. Manage.* 97, 155-163
- Stancioiu P.T., O'Hara K.L. 2006. Regeneration growth in different light environments of mixed species, multiaged, mountainous forests of Romania. *Eur. J. For. Res.* 125, 151-162
- Stoll P., Weiner J., Schmid B. 1994. Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris*. *Ecology* 75, 660-670
- Wagner S., Röker B. 2000. Birkenanflug in Stieleichenkulturen – Untersuchungen zur Dynamik der Konkurrenz über 5 Vegetationsperioden. *Forst u. Holz* 55, 18-22
- Weiner J., Thomas S.C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* 47, 211-222