

# ALLGEMEINE FORST UND JAGDZEITUNG

## German Journal of Forest Research

### INHALTSVERZEICHNIS

*EDITORIAL* ..... 1

*IN EIGENER SACHE* ..... 2

K. Wellhausen,  
M. Heym  
und H. Pretzsch

Mischbestände aus Kiefer (*Pinus sylvestris* L.)  
und Fichte (*Picea abies* (KARST.) L.): Ökologie,  
Ertrag und waldbauliche Behandlung ..... 3  
(Mixed-species stands of Scots pine (*Pinus*  
*syvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies*  
(KARST.) L.): Ecology, yield, and silvicultural  
treatment)

DOI-Nummer 10.23765/afjz0002001

**188. JAHRGANG 2017 HEFT 1/2**  
**J. D. SAUERLÄNDER'S VERLAG · BAD ORB**

# Mischbestände aus Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Fichte (*Picea abies* (KARST.) L.): Ökologie, Ertrag und waldbauliche Behandlung

Aus dem Lehrstuhl für Waldwachstumskunde der Technischen Universität München

(Mit 15 Abbildungen und 4 Tabellen)

KLAAS WELLHAUSEN<sup>\*</sup>, MICHAEL HEYM<sup>1</sup> und HANS PRETZSCH<sup>1</sup>

(Angenommen November 2016)

DOI-Nummer 10.23765/afjz0002001

## SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Kiefer; Fichte; funktionelle Komplementarität; strukturelle Komplementarität; multiplikativer Mischungseffekt; Mehrzuwachs; Erhöhung der standörtlichen Tragfähigkeit; Empfindlichkeit gegenüber Trockenstress; waldbauliche Entwicklungsmöglichkeiten.

Norway spruce; Scots pine; niche complementarity; multiplicative mixing effect; overyielding; increase of site-specific carrying capacity; susceptibility to drought stress; silvicultural potentialities.

## 1. EINLEITUNG

### 1.1 Aktuelle und zukünftige Bedeutung der Baumarten Kiefer und Fichte im Rein- und Mischbestand

Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) sind die in Mittel- und Nordeuropa am weitesten verbreiteten und wirtschaftlich bedeutsamsten Baumarten. Rein- und Mischbestände mit führender Kiefer oder Fichte machen zusammen etwa 26% der europäischen Waldfläche aus (BRUS et al., 2012). In Deutschland

<sup>1</sup> Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany.

<sup>\*</sup> Korrespondierender Autor: KLAAS WELLHAUSEN. Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 2, D-85354 Freising, Germany, Tel. +49-(0)8161-71-4714. E-Mail: [klaas.wellhausen@lrz.tum.de](mailto:klaas.wellhausen@lrz.tum.de)

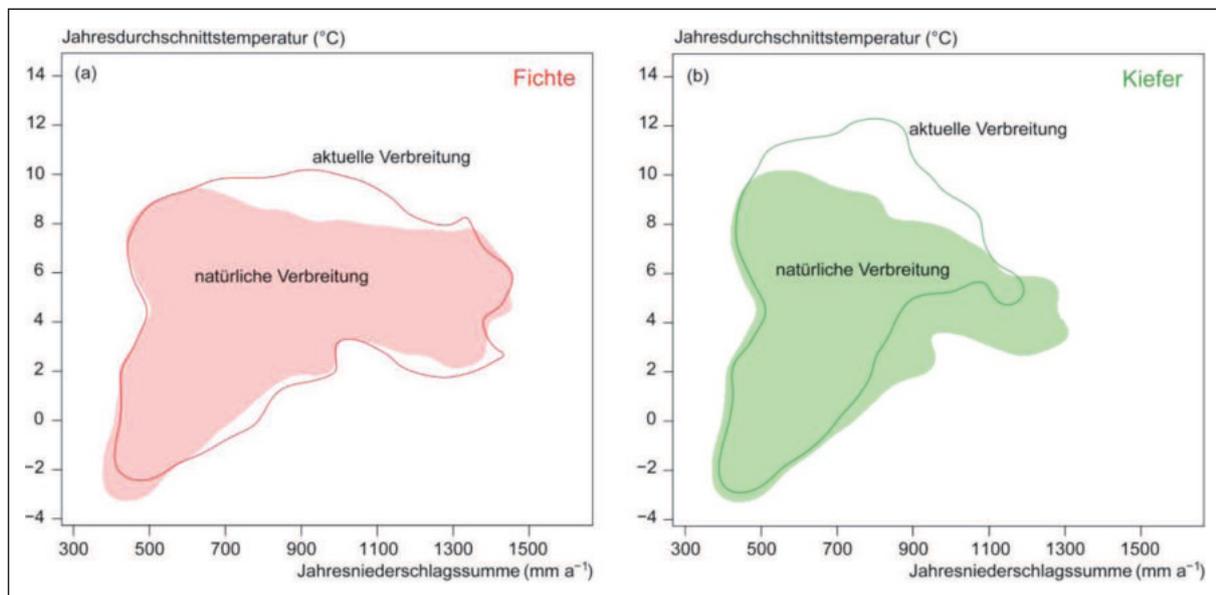


Abb. 1

Klimahüllen für die Baumarten Kiefer (a) und Fichte (b) (nach KÖLLING 2007). Die natürliche Verbreitung (farbige Fläche) wurde dabei aus den Artverbreitungskarten von BOHN et al. (2003) abgeleitet und die reale Verbreitung (farbig umrandete Fläche) aus den europäischen Level I Daten (ICP-FOREST), zugrundeliegende jährliche Niederschlagsmenge (mm Jahr<sup>-1</sup>) und Jahresmitteltemperatur (°C) aus WorldClim (HIJMANS et al., 2005).

Climatic envelopes of Scots pine (a) and Norway spruce (b) (after KÖLLING 2007). The natural distribution (colored area) has been derived from species distribution maps of BOHN et al. (2003). The current distribution (colored surrounded area) has been derived from Level I data (ICP-FOREST). Information on annual precipitation (mm year<sup>-1</sup>) and mean annual temperature (°C) are based on WorldClim-data (HIJMANS et al., 2005).

haben die nutzungsgeschichtlich sehr hohen Flächenanteile beider Baumarten im letzten Jahrzehnt um 11,4% beziehungsweise etwa 327 Tsd. ha abgenommen (THÜNEN-INSTITUT, 2016). Mit einem Waldflächenanteil von 7,7 Mio. ha beziehungsweise 52,5% zählen Kiefer und Fichte allerdings weiterhin zu den wichtigsten Baumarten in Deutschland. Zwei Drittel der bundesdeutschen Kiefern- und Fichtenfläche ist durch die Beimischung anderer Baumarten gekennzeichnet, davon fast 770 Tsd. ha (13,5%) mit Nadelholzbeimischung und rund 1,2 Mio. ha (21,3%) mit Laub- und Nadelholzbeimischung. Den größten Anteil der Nadelmischbaumarten stellen wechselseitig Kiefer und Fichte dar.

Die Klimahüllen von Fichte und Kiefer in *Abbildung 1* zeigen, dass die anthropogen geprägte Verbreitung von beiden Baumarten in Europa weit über die natürliche Verbreitung hinausgeht. Dies betrifft bei der Baumart Fichte insbesondere einen Temperaturbereich von über 8,5°C und bei der Kiefer einen Bereich von über 9,0°C. Deutlich wird außerdem, dass die aktuelle Verbreitung der Kiefer **bei** einer durchschnittlichen Jahresniederschlagssumme von etwa 850 mm erkennbar über das

natürliche Vorkommen hinausreicht. Dieser Klimaraum stellt einen Bereich dar, in dem die Kiefer ohne waldbauliche Förderung durch Klimaxbaumarten wie Fichte, Buche oder Eiche verdrängt würde.

Das natürliche Hauptverbreitungsgebiet der Kiefer reicht von Nordskandinavien und Russland bis in das südliche Frankreich. Hinzu kommen *Inselvorkommen* in Spanien, Frankreich, Italien, Schottland, auf dem Balkan und in der Türkei, die sich in ihrer genetischen Ausstattung aber zum Teil deutlich von den Hauptvorkommen unterscheiden (LIESEBACH, 2007; PRUS-GŁOWACKI et al., 2012; TAEGER et al., 2013). Natürliche Vorkommen der Fichte sind ursprünglich auf die submontanen bis alpinen Lagen der Mittel- und Hochgebirge beschränkt. Das natürliche Hauptverbreitungsgebiet der Kiefer überschneidet sich damit insbesondere in den borealen Breiten und den Übergängen zu den Mittelgebirgen der temperierten Zone mit den natürlichen Vorkommen der Baumart Fichte (EUFORGEN, 2009a, 2009b).

Kiefernreinbestände dominieren in der aktuellen Verbreitung auf trockeneren und nährstoffärmeren Stand-

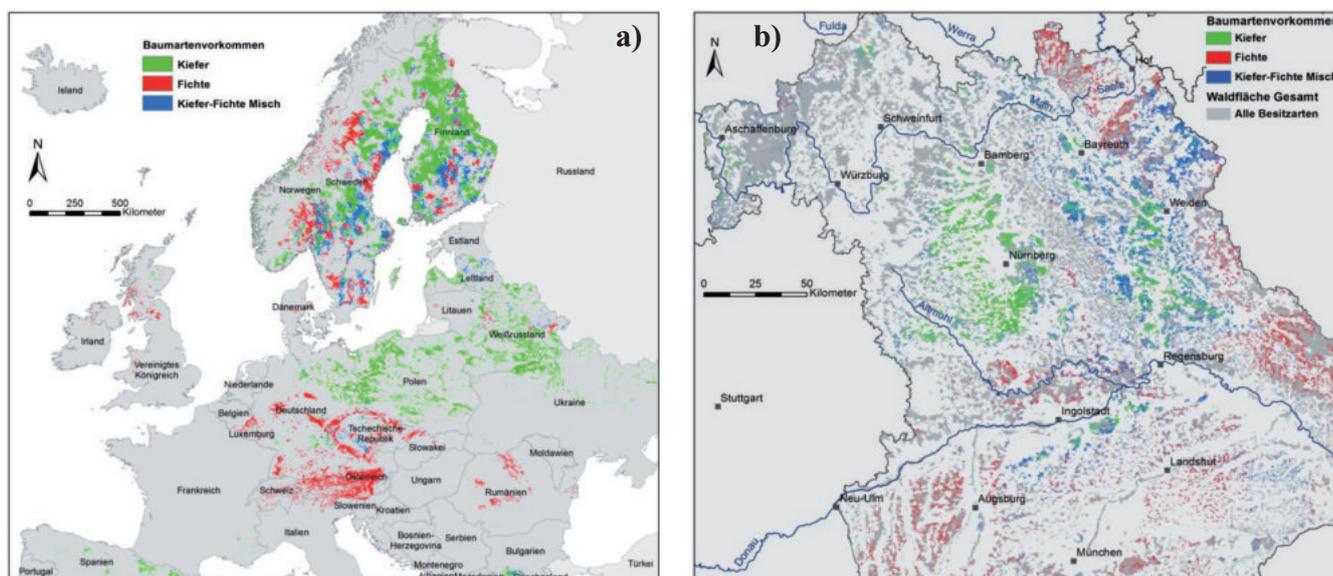


Abb. 2

Vorkommen von Kiefer und Fichte: (a) Europäische Vorkommen; abgeleitet aus den von BRUS et al. (2012) auf Basis von europäischen LEVEL I und nationalen Waldinventuren entwickelten Baumartenverbreitungskarten in 1x1 km<sup>2</sup> Auflösung. Rasterzellen mit führender Kiefer (grün) und Fichte (rot) wurden hierbei ab einem Baumartenanteil von mehr als 50% ausgewiesen. Zellen mit Kiefer und Fichte in Mischung (blau) mit einem Anteil der beiden Baumarten zwischen 30% und 70% (maximal 40% weitere Mischbaumarten möglich). (b) Bayerische Vorkommen; berechnet aus den von IMMITZER et al. (2015) aus WorldView2- und Landsat-Satellitendaten in der Auflösung von 1 ha abgeleiteten realen Vorkommen von Kiefer und Fichte in Bayern (Abgrenzungskriterien analog zu (a)).

Distribution of Scots pine and Norway spruce: (a) Current monospecific and mixed species distribution of Scots pine and Norway spruce in Europe. Derived from species distribution maps of BRUS et al. (2012). The distribution maps are provided in a 1x1 km<sup>2</sup> grid and are based on european LEVEL I-data and national forest inventories. Grid cells with a species share over 50% of either species are considered as leading Scots pine (green) or leading Norway spruce (red) cells. Mixed cells (blue) needed to exhibit between 30% and 70% of either species (accordingly up to 40% of other species possible). (b) Current monospecific and mixed distribution of Scots pine and Norway spruce in Bavaria derived from maps of IMMITZER et al. (2015). The maps are based on WorldView2 and Landsat satellite data and provided in a resolution of 1 ha (Source: LWF 2016, adopted; grouping criteria according to (a)).

orten Skandinaviens, des Baltikums, Weißrusslands, Polens, Nordost- und Süddeutschlands sowie der Ukraine, Bulgariens und der spanischen Pyrenäen (siehe *Abbildung 2a*). Die Fichte hingegen dominiert auf den niederschlagsreicheren und nährstoffkräftigeren Standorten Skandinaviens und in den Mittel- und Hochgebirgslagen Mittel- und Osteuropas. Insbesondere in Süd- und Mittelschweden sowie in Südfinnland finden sich große Bereiche mit Kiefern-Fichten-Mischbeständen. Hinzu kommen Mischbestände in Lettland, Weißrussland, Tschechien und Bulgarien. In Deutschland liegt der Verbreitungsschwerpunkt der Kiefern-Fichten-Mischbestände in Bayern (*Abbildung 2a*).

Im europäischen Vergleich liegt Bayern zwar am südwestlichen Rand des großen Kiefern-Hauptvorkommens, weist aber gemäß der Bundeswaldinventur III mit 417 Tsd. ha immerhin noch fast ein Fünftel der gesamten Kiefernfläche der Bundesrepublik Deutschland auf (THÜNEN-INSTITUT, 2016). Eine weiterführende Analyse der Ergebnisse von IMMITZER et al. (2015) zeigt, dass die Kiefer in Bayern dabei auf fast 140 Tsd. ha in Mischung mit Fichte vorkommt. Der aktuelle Verbreitungsschwerpunkt der Kiefern-Fichten-Mischbestände liegt in Nordostbayern (siehe *Abbildung 2b*). Kiefernreinbestände kommen auf rund 90 Tsd. ha vor. Abweichungen gegenüber den Angaben der Bundeswaldinventur sind auf die jeweiligen Erfassungsmethoden zurückzuführen sowie auf nicht berücksichtigte Kiefernorkommen in Mischbeständen mit Buche oder Eiche und Mehrartenmischungen.

Ebenso wie auf Bundesebene ist der Anteil der Kiefer auch in Bayern stark rückläufig. Dies ist insbesondere auf standörtliche Verbesserungen nach Aufgabe der Streunutzung in den 1950er-Jahren und zunehmende atmosphärische Stickstoffdüngung sowie auf einen Rückgang der Schwefeldepositionen seit den 1980er-Jahren zurückzuführen. Hinzu kommen eine Begünstigung von schattentoleranten Klimaxbaumarten im Rahmen von gängigen waldbaulichen Verfahren und langen Verjüngungsgängen. Weiterhin findet besitzartenübergreifend ein Umbau von Kiefern- und Fichtenbeständen in laubholzreiche Folgebestockungen statt. Diese Umbaubemühungen stützen sich in Bayern unter anderem auf Einschätzungen des zukünftigen, im Wesentlichen klimainduzierten Anbaurisikos für beide Baumarten (BECK et al. 2012; KÖLLING et al. 2009; KÖLLING und ZIMMERMANN, 2007). Demnach sind in Bayern weite Teile des in *Abbildung 2b* dargestellten Überlappungsbereichs von Kiefern- und Fichtenvorkommen durch ein erhebliches Anbaurisiko für die Baumart Fichte gekennzeichnet. Ausgenommen sind hierbei kühlere und niederschlagsreichere Mittelgebirgslagen. Für die Baumart Kiefer stellt sich das Anbaurisiko für das Jahr 2100 günstiger dar, wenngleich auch für diese Baumart Risikogebiete in Bayern bestehen (zum Beispiel Teile Mittel- und Unterfrankens). Unabhängig von einer gesteigerten Verjüngungsfreudigkeit der Baumart Fichte dürften daher in den dargestellten Regionen die derzeit noch vorherrschenden Rein- und Mischbestände mit Kiefer und Fichte langfristig durch laubholzreichere Mischbestände abgelöst werden.

## 1.2 Bisherige vergleichende Untersuchungen zum Wachstum von Kiefer und Fichte im Rein- und Mischbestand

Angesichts der großen wirtschaftlichen und ökologischen Relevanz ist das Wachstum von Kiefer und Fichte in Mischbeständen schon seit langem Gegenstand waldbaulicher Diskussionen (SCHMIDT-MEININGEN, 1895; GAYER, 1886) und zahlenbasierter Untersuchungen (SCHWAPPACH, 1908). Bereits im Jahr 1926 formulierte der DEUTSCHE VERBAND FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN (DVFFA) die Ziele und Anforderungen für Versuche in Mischbeständen. Schon damals standen zentrale Fragen zur Ertragsleistung, waldbaulichen Behandlung und zum Einfluss der Baumarten auf den Boden im Mittelpunkt. Als Vergleichsmaßstab sollten nach Möglichkeit korrespondierende Reinbestände der im Mischbestand beteiligten Arten dienen (DVFFA, 1926).

In den folgenden fast hundert Jahren wurde eine ganze Reihe von Versuchen in Kiefern-Fichten-Mischbeständen angelegt und eine Vielzahl von Untersuchungen zum Wachstum von Kiefern-Fichten-Mischbeständen durchgeführt. In *Tabelle 1* findet sich eine Zusammenstellung der im vorliegenden Aufsatz ausgewerteten Studien. Die Quellenangaben sind ebenfalls in *Tabelle 1* aufgeführt und werden daher im nachfolgenden Überblick über die Entwicklung der Forschung in Kiefern-Fichten-Mischbeständen nicht erneut wiedergegeben.

Als Leiter der preußischen forstlichen Versuchsanstalt setzte insbesondere SCHWAPPACH die Überlegungen des DVFFA in einer ganzen Reihe von Versuchen um. SCHILLING wertete die nach dem Ersten Weltkrieg noch erhaltenen Versuche SCHWAPPACHS im Jahr 1925 weiterführend aus. Dabei stellte er fest, dass es äußerst schwierig war, auf Basis der vorhandenen Versuchsflächen geeignete Vergleiche von Rein- und Mischbeständen vorzunehmen. Im Jahr 2014 mussten auch BIELAK et al. bei ihrer Auswertung der heute in Polen gelegenen SCHWAPPACH-Flächen bei der Baumart Fichte auf einen Ertragstafelvergleich zurückgreifen, weil Fichtenreinbestände als Referenz fehlten.

Um letztlich die Unzulänglichkeiten zurückliegender Versuche zu überwinden, begann man insbesondere in den 1950er- und 1960er-Jahren in England und Schweden mit der systematischen Anlage von vergleichenden blockweisen Rein- und Mischbestandsversuchen. Zu den wohl bekanntesten dieser Versuche zählt der *Gisburn experimental forest* in Nordwest-England. Diese zum Teil bereits 50-jährigen und nach praktischen und statistischen Erfordernissen angelegten Blockversuche liefern inzwischen belastbare Auswertungen und Ergebnisse. Eine weitere besonders umfangreiche und fundierte Studie führte POLENO Anfang der 1970er-Jahre in der heutigen Tschechischen Republik durch. Auf Basis von etwa 160 Versuchsflächen analysierte er das Wachstum von Kiefern und Fichten in Abhängigkeit vom Bestandesalter und von den Mischungsanteilen, sowohl auf Bestandes- als auch auf Einzelbaumbene.

Die Entwicklung von Einzelbäumen in Kiefern-Fichten-Mischbeständen stand dann auch ab den 1980er-Jahren im besonderen Fokus der Waldwachstumskunde. Im Rahmen der Entwicklung von einzelbaumbezogenen

Tab. 1

**Publizierte, überwiegend waldwachstumskundliche Studien  
in Kiefer-Fichten-Mischbeständen (nach Jahren aufsteigend sortiert).**

**Published growth studies regarding mixed species stands of Scots pine and Norway spruce (in ascending order).**

Studie	Land/Region	Versuch		Anzahl Mischbestände		Anlage und Aufnahmen		Altersspanne	Verfügbarkeit von Reinbeständen als Referenz
		Nr	Name	Einz.	Ges.	Pflanzung/Saat (P/S) Versuchsanlage (A)	Messungen (M)		
<b>SCHWAPPACH 1909, 1914</b>	Ostpreußen, heute Polen, Litauen, Russland	1	Neu-Lubbönen (Selenodolje, Russland)	2	11	1905,1907 (A)	1909, 1914 (M)	~60-150	Nein, Ertragstafelvergleich
		2	Wischwill (Viesvile, Litauen)	2	(Bestände vom Typ III				
		3	Trappönen (Nemanskoje, Russland)	2	hierbei				
		4	Stallischen (Stary Zabinz, Polen)	2	ausgeklammert)				
		5	Murow (Murow, Polen)	1					
		6	Jura, (Jurava, Litauen)	2					
<b>SCHILLING 1925</b> Wiederholungsaufnahme und Ergänzung der nach dem 1. Weltkrieg noch bestehenden Flächen von SCHWAPPACH 1909, 1914	Ostpreußen, heute Polen, Litauen, Russland	1	Pfeilswalde (Strzalowo, Polen)	2	15	1905,1907 (A)	1909, 1914 und 1923 (M)	35-170	Ja, für einzelne Mischbestände, ansonsten Vergleich mit Ertragstafel
		2	Trappönen (Nemanskoje, Russland)	4	(Bestände vom Typ III				
		3	Kobbelbude (Swetloje, Russland)	1	hierbei				
		4	Murow (Murow, Polen)	1	ausgeklammert)				
		5	Wischwill (Viesvile, Litauen)	2					
		6	Stallischen (Stary Zabinz, Polen)	2					
		7	Neu-Lubbönen (Selenodolje, Russland)	2					
		8	Jura, (Jurava, Litauen)	1					
<b>CHRISTMANN 1939</b> Ertragstafel Kiefern-Fichten-Mischbestand in WIEDEMANN 1939, 1949a	k. A.	k. A.		k. A.	k. A.		k. A.	-	
<b>JONSSON 1962</b>	Schweden, Mitte, Nord	Große schwedische Ertragsuntersuchung			116 Kiefer, 140 Fichten abweichende Anzahl da Einzelbaumbezug		zwischen 1941-1949 (M)		Ja, Einzelbauman-satz
<b>KÜNSTLE 1962</b>	Deutschland, Süd (Baden Württemberg)	Villingen (östlicher Schwarzwald)		40	k. A.		k. A.	28x über 120j., 7x80j. 5x bis 50j.	Nein, Ertragstafelvergleich
<b>SCHULZE 1972</b>	Deutschland, Süd (Bayern)	1	Schrobenhausen	7	97	1969-1970 (A)	1969-1970 (M)		Nein, Ertragstafelvergleich
		2	Jetzendorf	1					
		3	Oberambach	1					
		4	Münchsmünster	32					
		5	Teublitz	11					
		6	Roding	14					
		7	Falkenberg	26					
		8	Mitterteich	5					
<b>KASA 1975</b>	Deutschland, Nord (Niedersachsen)	-			633		zwischen 1968-72 (M)	40-120	Nein, Ertragstafelvergleich
<b>POLENO 1975, 1979, 1981, 1986</b>	Tschechische Republik, Südwest (Südböhmen)	Nové Hradý (Gratzen)			~100 (bei unterschiedl. Mischungsanteilen)		~1970 (~1980)	20-100	Ja
<b>AGESTAM 1985</b> Beschreibung des Datenmaterials bei NÄSLUND 1971	Schweden, Gesamt	Große schwedische Ertragsuntersuchung			152 (temp. Versuchsfll.)		zwischen 1950-1965 (M)		Ja, Einzelbauman-satz
<b>PUKKALA et al. 1994</b>	Finnland, Nordost (Karelien)	-			~25	1994 (M)	1994 (M)	10-140	Ja, Einzelbauman-satz
<b>BROWN 1992</b> JONES et al. 2005 MASON und CONNOLLY 2013	England, Nordwest	Gisburn			3	1955 (1. Rotation) (P/S)	1959, 1962, 1965, 1975, 1981 (M)	4-26	Ja
					3	1991 (2. Rotation.) (P/S)	1994, 1997, 2001, 2006,2011 (M)	6-20	Ja
<b>HASENAUER 1994</b> SATLAWA 2013	Österreich, Nord (Waldviertel)	Litschau			22	1977 (A)	1977-2007 alle 5 Jahre (M)	10-110	Nein, Ertragstafelvergleich

Waldwachstumsmodellen wurden zum Beispiel in Süddeutschland und Österreich eine ganze Reihe von Kiefern-Fichten-Mischbestandsversuchen angelegt und ausgewertet. Im Gegensatz zu den vorangegangenen Untersuchungen wurde dabei kein unmittelbarer flä-

chenbezogener Vergleich mit korrespondierenden Reinbeständen angestrebt. Vielmehr sollte die Wirkung von Artmischungen über die veränderten Konkurrenzbedingungen und ein damit verändertes Einzelbaumwachstum in Mischbeständen abgebildet werden. Diesen

Tab. 1  
(Fortsetzung).  
(Continued).

Studie	Land/Region	Versuch		Anzahl Mischbestände		Anlage und Aufnahmen		Altersspanne	Verfügbarkeit von Reinbeständen als Referenz
		Nr	Name	Einz.	Ges.	Pflanzung/Saat (P/S) Versuchsanlage (A)	Messungen (M)		
VETTENRANTA 1999	Finnland, Mitte, Süd		INKA, TINKA (Nationale Forstinventur)		rd. 950		3-malige Aufnahme zw. 1976-1992 (M)	1-150	Ja, Einzelbaum-basierte Bestandessi-mulation und zusätz-lich auch Ertragsta-felvergleich
JONSSON 2001	Schweden, Mitte		Främlingshem, Sandviken		9	1956, 1957, 1961 (P/S)	1961, 1976, 1983, 1999 (M)	5-43	Ja
PRETZSCH et al. 2002 PRETZSCH und SCHÜTZE 2004 in KÜSTERS et al. 2004	Deutschland, Süd (Bayern)	841	Neuburg		6	1997 (A)	1997 (M)	22-100	Ja (Einzelbaumana-lyse); für flächenbe-zogene Auswertun-gen Ertragstafelver-gleich
LINDÉN und AGE-STAM 2003	Schweden, Süd	1090			4	1967 (P/S) 1981 (A)	1981, 1984, 1989, 1994, 1999 (M)	16-34	Ja
		1091				1959 (P/S) 1981 (A)		26-44	
		1092				1960 (P/S) 1981 (A)		32-49	
KALLIOKOSKI 2011 (Wurzeluntersu-chung)	Finnland, Mitte, Nord		Hyytiaälä		5	2005/2006 (A)	2005/2006 (M)	13-50	Nein
SCHERER-LORENZEN et al. 2005 HAASE et al. 2015	Finnland, Südwest		Satakunta		6	1999 (A)		2-17	Ja
BIELAK et al. 2014 (heute in Polen ge-le-gene Flächen der Untersuchungen von SCHWAPPACH 1909 und SCHILLING 1925)	Polen		Maskulinskie Strzalowo Kwidzyn	2 2 2	6	1911, 1928, 1932 (A)	1911-2008 (2010), i.d.R. alle 5 Jahre (M)	~35-130	Kiefer Ja; Fichte Nein, Ertrags-tafelvergleich
WELLHAUSEN 2014; 2015	Deutschland	1011	Bodenwöhr	1	8	2013/14 (A)	2013/2014 (M)	~45-75	Ja
WELLHAUSEN und PRETZSCH 2016		1012	Altersberg	1					
PRETZSCH und BIBER 2016		1013	Selb	1					
PRETZSCH und SCHÜTZE 2015		1014	Weiden	1					
SPATZ 2015		1015	Alzenau	1					
		1016	Geisenfeld	1					
		1017	Unterlüß	1					
		1018	Schrobenhausen	1					

Ansatz verfolgten auch weitere Untersuchungen zu Kiefern-Fichten-Mischbeständen in Schweden und Finnland.

Anknüpfend an die Anforderungen (Alters- und Standorthomogenität) und Erfahrungen eines bestandesweisen Vergleichs von Rein- und Mischbeständen sowie den Detaillierungsgrad einer einzelbaumbezogenen Untersuchung wurden von WELLHAUSEN und PRETZSCH in den Jahren 2013 und 2014 in Bayern und Niedersachsen acht temporäre waldwachstumskundliche Versuche angelegt (siehe hierzu Abschnitt 4). Diese Versuchsfelder sollten einerseits fehlende langfristige Versuchsfelder in Altbeständen ersetzen und andererseits bislang vorhandene methodische Schwierigkeiten überwinden. Weiterhin sollten bislang wenig bearbeitete Fragestellungen zur Bestandesstruktur, Bestandesdichte, Einzelbaummorphologie und Standortabhängigkeit der Konkurrenzrelation zwischen Kiefer und Fichte bearbeitet werden.

## 2. ZIELSETZUNG

Ungeachtet der vergleichsweise großen Anzahl an Untersuchungen und der großen ökologischen und wirtschaftlichen Bedeutung von Kiefern-Fichten-Mischbeständen gibt es unserer Kenntnis nach keine Studie, die das verfügbare Wissen zusammenführt und versucht, übergreifende Ursache-Wirkungsbeziehungen im Sinne der Nischenkomplementarität (competitive production) und gegenseitigen Begünstigung (facilitation) von Kiefer und Fichte zu identifizieren.

Vor diesem Hintergrund verfolgt der vorliegende Übersichtsaufsatz folgende Ziele:

- (i) Orientierende Zusammenfassung des vorhandenen Wissens zu den funktionellen und strukturellen Art-eigenschaften von Kiefer und Fichte, die für eine Ver-gesellschaftung der beiden Arten in Mischbeständen ausschlaggebend sind.
- (ii) Bündelung der vorhandenen Studien und Erkennt-nisse zum Wachstum und zur Ökologie von Kiefern-Fich-

ten-Mischbeständen sowie Untermauerung und Ergänzung der vorhandenen Ergebnisse auf Basis von eigenen Untersuchungen.

(iii) Identifikation allgemeiner waldwachstumskundlicher Zusammenhänge in Kiefern-Fichten-Mischbeständen und Ableitung standort- beziehungsweise konkurrenzabhängiger waldbaulicher Behandlungsoptionen.

Von besonderem Interesse ist dabei die Frage, ob die Bestandeseigenschaften von Kiefern-Fichten-Mischbeständen lediglich dem gewichteten Mittel von vergleichbaren Reinbeständen entsprechen (additiver Effekt), oder ob sich die Arten in Vergesellschaftung anders verhalten als im Reinbestand (multiplikativer Effekt). Schneidet der gesamte Mischbestand zum Beispiel in der Zuwachsleistung besser ab, als auf Basis der Reinbestände zu erwarten gewesen wäre (*overyielding*), oder übertrifft er sogar den produktivsten Reinbestand (*transgressive overyielding*), dann zeigt das eine verbesserte Versorgung, Aufnahme oder Nutzungseffizienz von Ressourcen infolge interspezifischer Interaktion. In diesem Fall interessiert dann, wie die einzelnen Arten zu dieser Verbesserung beitragen.

### 3. ALLGEMEINE FUNKTIONELL-STRUKTURELLE CHARAKTERISIERUNG DER BAUMARTEN KIEFER UND FICHTE

In *Tabelle 2* sind die ökologischen Arteigenschaften von Kiefer und Fichte vergleichend gegenübergestellt. Die entsprechenden Quellennachweise finden sich ebenfalls in *Tabelle 2* und werden daher in den folgenden Absätzen nur in Einzelfällen wiederholt.

Als Nadelbaumarten mit weiten ökologischen Amplituden und großen Überlappungsbereichen der natürlichen Vorkommen weisen die beiden Baumarten eine ganze Reihe von ähnlichen ökologischen Arteigenschaften auf. Entsprechend ihres Verbreitungsschwerpunktes in den borealen Breiten verfügen beide Baumarten über eine ausgeprägte Frostresistenz, wobei die Fichte sensibler auf Spätfröste reagiert. Auch gegenüber Trockenheitsereignissen zeigt sich die Fichte sensibler. Bei dieser Bewertung der Trockenheitssensitivität muss differenziert werden zwischen einer primären, physiologisch-wachstumsrelevanten Trockenheitsreaktion und einer sekundären physiologisch-waldschutzrelevanten Beeinflussung durch eine erhöhte Disposition gegenüber Schadinsekten. Letztere ist für die Fichte deutlich höher einzustufen und führt häufig nicht nur zu einer Vitalitätseinschränkung und zu Zuwachsverlusten sondern zum Absterben der Bäume.

Im Hinblick auf die physiologisch-wachstumsrelevante Trockenheitssensitivität und den damit verbundenen bauminternen Wasserhaushalt zeichnen sich sowohl Kiefer als auch Fichte durch ein isohydrisches Verhalten aus. Das heißt beide Baumarten versuchen, bei eingeschränkter Wasserversorgung durch rechtzeitiges Schließen der Spaltöffnungen einer fortwährenden Wasserabgabe an die Atmosphäre und einer damit verbundenen möglichen Schädigung des Leitungsgewebes (Emboliebildung) vorzubeugen. Unabhängig von diesen gemeinsamen Mechanismen ist die Trockenheitstoleranz der Kiefer im Hinblick auf das Transpirations- und

Zuwachsverhalten im Vergleich zur Fichte als größer einzustufen. Dies kann nach jetzigem Wissensstand auf eine ganze Reihe von Ursachen und Mechanismen zurückgeführt werden; diskutiert wird insbesondere die bessere Erschließung von Bodenwasserressourcen durch die tiefreichenden Kiefernwurzeln. Darüber hinaus kommen auch Unterschiede im Gesamtwasserverbrauch der Baumarten Kiefer und Fichte als Erklärungsansätze in Betracht.

Zum baumartenspezifischen Wasserverbrauch gibt es bis dato sehr widersprüchliche Befunde, da dieser stark von lokalen Klima- und Witterungsparametern sowie von der Bestandesstruktur beeinflusst wird. PECK und MAYER (1996) weisen auf Basis einer Zusammenstellung von Studien aus sehr unterschiedlichen Wuchsräumen einen allgemein höheren Transpirationsbedarf der Kiefer nach. MITSCHERLICH (1971, S. 300) gibt hingegen an, dass Fichtenbäume und -bestände einen höheren jährlichen Wasserbedarf aufweisen, was nachvollziehbar erscheint, da der Wasserverbrauch je g Nadelmasse bei der Lichtbaumart Kiefer zwar höher ist als bei der Fichte, die gesamte Nadelmasse je Baum und Bestand gleichzeitig aber deutlich geringer. Dies hat auch Unterschiede in der Gesamtverdunstung (Evaporation + Transpiration) der Baumarten Kiefer und Fichte zur Folge. Durch die höhere Wasserinterzeption in Fichtenkronen fällt die Gesamtverdunstung in Fichtenbeständen entsprechend höher aus.

Die geringere spezifische Blattmasse und der geringere Blattflächenindex der Kiefer resultieren letztlich aus einer im Vergleich zur Fichte geringeren Benadelung in der Lichtkrone und dem Fehlen einer ausgeprägten Schattenkrone. Folglich weist die Kiefer eine deutlich größere Kronentransparenz und einen entsprechend geringeren Lichtextinktionsfaktor auf als die Fichte. Dies ist für die Bestandesstruktur und das Zuwachsverhalten von Kiefern-Fichten-Mischbeständen von besonderer Bedeutung (siehe hierzu insbesondere Abschnitte 4 bis 4.4). Weiterhin haben Kiefern gegenüber Fichten einen deutlich höheren Lichtkompensationspunkt, das heißt sie können erst ab einer höheren Lichtintensität eine positive Photosynthesebilanz erzielen. Zudem ist die Kronenplastizität der Kiefer deutlich geringer als jene der Fichte. Die baumartenspezifische Kronenplastizität ist das Verhältnis von maximaler zu minimaler beobachteter Kronenschirmfläche eines Bezugsbaumes mit 25 cm Durchmesser und spiegelt das horizontale Kronenexpansionsvermögen einer Baumart wider. Der geringere Blattflächenindex der Kiefer führt zu einer gegenüber der Fichte verringerten Lichtextinktion und wird bei der Kiefer nur durch eine höhere Netto-Photosyntheserate je Einheit Blattfläche kompensiert.

Legt man die in *Tabelle 3* aufgeführten Ertragstafeln zugrunde, leistet die Kiefer in der Gesamtwuchsleistung bis zum Alter 70 im oberen Produktivitätsniveau nur etwa 65% des Volumens der Fichte. Für das untere Produktivitätsniveau beträgt diese Relation sogar nur knapp 60%. Diese Ergebnisse decken sich mit den Befunden von EKÖ et al. (2008), die für Südschweden ebenfalls eine Produktivitätsrelation von Kiefer zu Fichte

te von 60% zeigen. Für Nordschweden verschiebt sich diese Produktivitätsrelation aber eindeutig zugunsten der Baumart Kiefer (95%). Eine Verschiebung, die sich auch für ärmere und trockenere Standorte in Nord- und Süddeutschland sowie Polen feststellen lässt. In der

Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) beträgt die mittlere Produktivitätsrelation des laufenden Zuwachses von Kiefer zu Fichte in den Reinbeständen im Alter 70 beispielsweise 81%. Wird die im Vergleich zur Fichte höhere Holzdichte der Kiefer aus

Tab. 2  
**Übersicht zur allgemeinen funktionell-strukturellen Charakterisierung von Kiefer und Fichte (Keimlings- und Jungpflanzenstadium nicht abgedeckt)**  
**General functional and structural characterization of Scots pine and Norway spruce (Sapling and juvenile stage not covered).**

Merkmal		Kiefer	Fichte	Quelle
<b>PHYSIOLOGIE</b>				
<b>Trockenheitssensitivität</b>	Allgemein	gering	groß	ELLENBERG und LEUSCHNER 2010, S. 103 ff. BRÉDA et al. 2004 CIENCIALA et al. 1997; LAGERGREN und LINDROTH 2002; LUNDBLAD und LINDROTH 2002; OBERHUBER et al. 2015
	Saftfluss und Transpiration	Kiefer < Fichte (bei beiden Baumarten isohydrisches Verhalten auf grundwasserfernen Standorten)		
	Jahrringwachstum	Kiefer < Fichte		CIENCIALA et al. 1997 PICHLER und OBERHUBER 2007; SCHUSTER und OBERHUBER 2013; ZANG et al. 2011
<b>Frostsensitivität</b>	Spätfrost	gering	mittel (u. a. aufgrund Johannistriebbildung)	ELLENBERG und LEUSCHNER 2010, S. 103 ff.
	Winterfrost	gering	gering	
<b>Nährstoffsensitivität</b>		gering	gering-mittel	s.o.
<b>Lichtkompensationspunkt</b>		27 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	20 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	s.o.
<b>Netto-Photosyntheserate</b>		32-44 $\text{nmol CO}_2 \text{g}^{-1}\text{s}^{-1}$	19-32 $\text{nmol CO}_2 \text{g}^{-1}\text{s}^{-1}$	s.o.
<b>Wasserverbrauch</b>				
	Transpiration (Baumstand)	342 $\text{mm a}^{-1}$	287 $\text{mm a}^{-1}$	PECK und MAYER 1996
	Interzeption (Baumbestand o. Bodenvegetation)	240-300 $\text{mm a}^{-1}$ 25 % (n=15) 30 % 28 %	390-450 $\text{mm a}^{-1}$ 35 % (n=19) 34 % 32 %	MITSCHERLICH 1971, S. 300 MITSCHERLICH 1971, S., S. 205 AUSSENAC 1968 PECK und MAYER 1996
	Evapotranspiration	576 $\text{mm a}^{-1}$	609 $\text{mm a}^{-1}$	s.o.
<b>MORPHOLOGIE</b>				
<b>Nadeln und Krone</b>				
	Spezifische Blattmasse	210 $\text{g m}^{-2}$	255 $\text{g m}^{-2}$	s.o.
	Blattflächenindex (LAI)	1,8-3,0 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	5,9-6,8 $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$	s.o.
	Lichttransmissionskoeffizient	0,2	0,8	PRETZSCH 2001, S. 220
	Kronenplastizität (CPL)	3,7 (niedrig)	4,2 (mittel)	PRETZSCH 2014
<b>Stamm</b>	Holzdichte	430,7 $\text{kg m}^{-3}$	377,1 $\text{kg m}^{-3}$	PRETZSCH 2009, S. 67
<b>Wurzel</b>				
	Form	Pfahlwurzel mit horizontalen Abzweigungen sowie Hauptseitenwurzeln bis:	Horizontalwurzelwerk mit Senkerbündeln bis:	MAYER 1984, S. 119, 66
	Durchwurzelungstiefe	1,80-2,50 m 2,91 m	1,00-1,50 m 2,65 m	s.o. KALLIOKOSKI 2011
	Masse			
		Grobwurzel -	-	-
		Feinwurzel 277 $\text{g m}^{-2}$	297 $\text{g m}^{-2}$	FINÉR et al. 2007
	Schwerpunkt		oberste 30 cm Humus und oberste 10 cm	KALLIOKOSKI 2011 KALELA 1949 KALLIOKOSKI 2011
	Grobwurzel			
	Feinwurzel			
<b>WACHSTUMSDYNAMIK</b>				
<b>Allgemein</b>				
<b>Durchmesser</b>	Kulmination	Pionier, frühkulminierend	Klimax, spätkulminierend	
	Saisonalität	-	-	-
	Saisonalität	Früherer Beginn, späteres Ende 142 Tage	Späterer Beginn, früheres Ende 122 Tage	Henhappl (1965) in ELLENBERG und LEUSCHNER 2010, S. 110 f.
<b>Höhe</b>	Kulmination	20 Jahre	30 Jahre	WIEDEMANN 1949b, 1949c
	Saisonalität	April-Mai-Juni	Mai-Juni-Juli	LYR et al. 1992, S., S. 401
<b>Volumen</b>	Kulmination	30-35	40	WIEDEMANN 1949b, 1949c
<b>PRODUKTIVITÄT</b>				
(s. Tabelle 3)				

Tab. 2  
(Fortsetzung).  
(Continued).

Merkmal	Kiefer	Fichte	Quelle
<b>GEFÄHRDUNGEN</b>			
<b>Abiotisch</b>	Sturm	Kiefer < Fichte	
	Schnee	groß über alle Altersklassen	groß über alle Altersklassen
	Feuer	Gefährdung insbesondere bis Alter 50	Gefährdung gering; nur Alter 30-50
<b>Biotisch</b>	Insekten	mittel bis groß Rüsselkäfer, Waldgärtner, Kiefernprachtkäfer, Kiefern-Spanner, Forleule, Kiefern-Spinner, Nonne, Blattwespe	groß Rüsselkäfer, Nonne, Blattwespen, Borkenkäfer
	Pilze	Kiefernshütte, Kienzopf, Stockfäule	Hallimasch, Wurzelschwamm (Rotfäule)
<b>RÜCKWIRKUNG BODEN</b>			
<b>Humus- und Oberbodenzustand</b>	Atmosphärische Deposition	Kiefer < Fichte	
	Streufallmenge	Kiefer ≈ Fichte	
	Ligningehalt	Kiefer < Fichte	
	N-Gehalt	Kiefer < Fichte	
	C/N-Verhältnis	Kiefer > Fichte	
	Lignin/N-Verhältnis	Kiefer > Fichte	
	pH-Wertveränderung	Kiefer ≈ Fichte (Tendenz: Kiefer < Fichte)	
	Feuchtigkeit	Kiefer > Fichte	
	Abbaugeschwindigkeit und -umfang	Kiefer > Fichte	
	Humusmächtigkeit	Kiefer < Fichte	
<b>Boden-/Lufttemperatur</b>	Kiefer > Fichte		

Tabelle 2 berücksichtigt, liegen die Zuwachsleistungen beider Arten enger beieinander. Umgerechnet in Trockenstoffmasse beträgt die Gesamtwuchsleistung der Baumart Kiefer nach den Ertragstafelwerten für das obere Leistungsspektrum etwa 75% der Produktion der Baumart Fichte. Auf ärmeren und trockeneren Standorten ist die Kiefer der Baumart Fichte in der Trockenstoffproduktion sogar überlegen.

Mit Blick auf den altersabhängigen Verlauf ist die Kiefer der Fichte auf Bestandesebene nur in frühester Jugend im Höhen- und Volumenzuwachs überlegen. Bei der Kiefer kulminieren der Höhenzuwachs im Alter 20 und der Volumenzuwachs im Alter 30–35. Damit erreicht die Kiefer ihre maximalen Zuwächse 10–20 Jahre früher als die Baumart Fichte (Alter 30 bzw. 40). Diese Werte gelten für mäßig durchforstete Reinbestände I. Bonität nach den Ertragstafeln von WIEDEMANN (1949b; 1949c). Auf ungünstigeren Standorten verschieben sich die Kulminationsalter nach hinten, die artspezifischen Unterschiede von 10–20 Jahren bleiben aber bestehen. Auf Standorten I. Bonität braucht die Fichte dabei mindestens bis zum Alter von 35 Jahren,

um die Kiefer in der Höhenwuchsleistung einzuholen (siehe auch Abschnitt *Höhenstruktur*).

Im Hinblick auf das Wurzelwachstum von Kiefer und Fichte ist weniger über die zeitliche Dynamik bekannt als über den grundsätzlichen strukturellen Aufbau und die räumliche Ausdehnung. Demnach verfügt die Baumart Fichte über eine um 7% höhere Feinwurzelmasse. Nach KALLIOKOSKI (2011) findet sich bei beiden Baumarten ein Großteil dieser Feinwurzelmasse im Humus und in den obersten 10 cm des Mineralbodens. 80% der Grobwurzelmasse befinden sich in den obersten 30 cm des Mineralbodens. Ungeachtet dieses artunabhängigen Schwerpunkts zeichnen sich die Wurzelhauptachsen von Fichten durch eine horizontale Ausdehnung im obersten Mineralboden aus, wohingegen Kiefern darunter liegende Mineralbodenhorizonte erschließen und im direkten Vergleich auch die tiefere Durchwurzelung erzielen.

Hinsichtlich mineralischer Nährstoffe zeigt die Fichte nur geringfügig höhere Ansprüche als die Kiefer. Auch der Streuanfall unter Kiefer und Fichte ist bezogen auf das Gewicht annähernd gleich. Zum Einfluss der jewei-

Tab. 3

**Ertragstafelbasierter Vergleich der Produktivität von Kiefern-Fichten-Reinbeständen,  
Bezugsalter 70 Jahre, Festmeterangaben in Vorratsfestmeter mit Rinde (Derbholz).  
Comparison of the productivity of Scots pine and Norway spruce in monospecific stands.  
Based on yield table data at a reference age of 70 years (Cubic meters above bark).**

Produktivitätsniveau	Region	Ertragsklasse	Ober-	Mittel-	Stamm-	Grund-	Vorrat	lfd. Zu-	durch-	Gesamt-
			höhe	höhe	zahl	fläche		wachs	schnittl.	wuchs-
			ho	hg	n	g	v	iv	dgz	gwl
			m	m	N ha <sup>-1</sup>	m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> a <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>
<b>Oberes</b>										
<b>Kiefer</b>										
WIEDEMANN 1949c	Norddeutschland, Polen, Litauen, Russland (Kaliningrad)	I. Ertragsklasse		22,8	586	33,5	349	8,1	7,9	553
LEMBCKE et al. 1976/2000	Ostdeutschland	I. Ertragsklasse (M28; 1,0)	24,3	23,2	599	38,1	399	9,7	8,9	623
MARSCHALL und STERBA 1973,1974	Österreich, Litschau	Ertragsklasse 8	25,3	24,1	670	41,8	427	9,3	8,6	605
<b>Fichte</b>										
WIEDEMANN 1949b	Norddeutschland, Polen, Litauen, Russland (Kaliningrad)	I. Ertragsklasse		26,4	787	44,7	615	14,0	11,9	830
ASSMANN und FRANZ 1963	Süddeutschland	Oberhöhenbonität 36	30,0	27,1	865	52,0	651	17,2	13,6	951
GUTTENBERG et al. 1896, 1960, 1974	Österreich, Weitra	Ertragsklasse 13	31,3	28,3	697	54,4	698	15,8	13,5	946
<b>Mittleres bis Unteres</b>										
<b>Kiefer</b>										
WIEDEMANN 1949c	Norddeutschland, Polen, Litauen, Russland (Kaliningrad)	III. Ertragsklasse		15,8	1027	30,1	238	5,2	4,4	311
LEMBCKE et al. 1976/2000	Ostdeutschland	III. Ertragsklasse (M20; 1,0)	17,4	16,1	1020	31,4	236	6,5	4,9	343
MARSCHALL und STERBA 1973,1974	Österreich, Litschau	Ertragsklasse 4	18,6	17,2	1027	28,7	210	5,5	4,3	301
<b>Fichte</b>										
WIEDEMANN 1949b	Norddeutschland, Polen, Litauen, Russland (Kaliningrad)	III. Ertragsklasse		20,2	1148	38,5	418	9,6	7,2	501
ASSMANN und FRANZ 1963	Süddeutschland	Oberhöhenbonität 28	24,7	22,0	993	44,3	454	10,5	7,9	627
GUTTENBERG et al. 1896, 1960, 1974	Österreich, Weitra	Ertragsklasse 7	24,0	20,9	953	39,9	389	7,7	7,2	504

ligen Nadelstreu auf den Boden gibt es in der Literatur teilweise unterschiedliche Befunde. Von besonderem Interesse sind hierbei die Auswirkungen auf den Humus- und Mineralbodenzustand, zum Beispiel mit Blick auf die Abbaugeschwindigkeit, Akkumulation schwer abbaubarer Bestandteile (maximale Abbaugrenzwerte) und die Veränderung des Chemismus.

Nach den Studien in *Tabelle 2* weist die Fichte im Vergleich zur Kiefer trotz günstigerer C/N- und Lignin/N-Verhältnisse geringere maximale Abbauraten der Streu auf. Dies kann zu einer stärkeren Humusakkumulation unter Fichten führen. Beispielsweise fanden sich auch auf den temporären Versuchsflächen der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) in den Fichtenreinbeständen geringfügig mächtigere Humusaufgaben und höhere Humusdichten. Möglicherweise hat hierauf auch das Bestandesinnenklima (höhere Beschattung, niedrigere Temperatur und geringere Feuchtigkeit) in Fichtenbeständen einen Einfluss. Hinsichtlich der pH-Werte der organischen Auflage konnten auch WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) in Analogie zu den

Studien in *Tabelle 2* keinen Unterschied zwischen den Baumarten feststellen.

#### 4. VERGLEICH DES WACHSTUMS UND DER STRUKTUR VON KIEFER UND FICHTE IM REIN- UND MISCHBESTAND

Im folgenden Abschnitt 4 werden die publizierten Studien aus *Tabelle 1* im Hinblick auf allgemeine Wirkmechanismen und Reaktionsmuster in Kiefern-Fichten-Mischbeständen ausgewertet. Hierbei stehen zentrale waldwachstumskundliche Themenfelder wie Bestandesproduktivität, Bestandesstruktur sowie Einzelbaummorphologie und Einzelbaumzuwachs im Vordergrund. Die publizierten Ergebnisse werden insbesondere um aktuelle Befunde der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) sowie eigens für den vorliegenden Aufsatz durchgeführte Berechnungen ergänzt.

Die acht temporären waldwachstumskundlichen Versuchsstandorte der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) decken dabei einen zentralen Bereich

Tab. 4

**Ertragskundliche Kennwerte der acht temporären Versuchsflächen der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) zum Aufnahmezeitpunkt in den Jahren 2013 und 2014. Die Versuchsflächen und Ergebnisse sind auch Bestandteil der Untersuchungen von PRETZSCH und BIBER (2016), PRETZSCH und SCHÜTZE (2015), PRETZSCH et al. (2016) sowie SPATZ (2015).**

**Yield characteristics of the eight temporary research sites from the work of WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) at the initial survey in the years 2013/2014. The research sites and results are also part of the works of PRETZSCH und BIBER (2016), PRETZSCH und SCHÜTZE 2015, PRETZSCH et al. (2016) sowie SPATZ (2015).**

	Fläche	Alter	Stammzahl		Grundfläche	Vorrat	Durchmesser		Höhe		Zuwachs	
			Anzahl	SDI			dg	do	hg	ho	ig	iv
			N ha <sup>-1</sup>									
	m <sup>2</sup>	Jahre			m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup>	m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup>			m			
<b>Misch</b>												
<i>mittel</i>	779	74	1178	1049	51,3	603	25,2	37,6	24,1	28,3	1,08	18,5
min	586	60	853	937	43,8	426	21,0	32,4	20,4	24,0	0,73	12,6
max	1212	89	1846	1268	63,8	875	30,7	45,3	28,5	32,8	1,42	28,4
<b>Kiefer</b>												
<i>mittel</i>	392	69	725	874	44,6	520	28,5	35,9	25,6	26,9	0,90	15,4
min	251	60	472	734	36,3	394	25,6	31,7	22,3	23,2	0,59	10,9
max	541	85	989	1081	52,8	668	33,7	42,9	29,2	29,8	1,18	21,9
<b>Fichte</b>												
<i>mittel</i>	417	72	1052	1034	51,2	643	25,8	38,7	25,3	29,1	1,04	19,3
min	251	60	635	853	42,5	495	19,3	32,1	20,0	23,9	0,81	15,0
max	637	93	1866	1215	62,5	932	32,7	46,0	30,6	35,1	1,36	24,8

der mitteleuropäischen gemäßigten Breiten ab (Jahresmitteltemperatur von 6,7°C bis 9,4°C; Jahresniederschlagsmenge von 690 mm bis 790 mm). Die Versuche wurden auf einem weitestgehend einheitlichen Standortspektrum von mäßig frischen, bestenfalls schwach lehmig-tonigen Sanden angelegt. Die acht Versuche (Triplets) umfassen jeweils eine Reinbestandsparzelle mit Kiefer und Fichte sowie eine Parzelle mit beiden Arten in überwiegend einzelstammweiser Mischung. Die insgesamt 24 Parzellen (Rein- und Mischbestände) wurden waldmesskundlich erfasst: Brusthöhen- und Stockdurchmesser, Stöcke ausgeschiedener Bäume, Höhen, Kronendurchmesser und -längen. Die Durchmesserentwicklung der Einzelbäume wurde auf Basis von Bohrspänen rekonstruiert und die der Oberhöhenentwicklung auf Basis von Triebhöhenrückmessungen und Schaftformrekonstruktionen von Fällungsbäumen. Einen Überblick über zentrale ertragskundliche Kennwerte gibt *Tabelle 4*. Eine weiterführende Beschreibung von Untersuchungsmaterial und -methoden findet sich bei PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015; SPATZ, 2015; WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016). Für nicht durch die temporären Versuchsflächen abdeckbare Fragestellungen wurden ergänzend die Daten der permanenten Stichprobeninventur im Bayerischen Staatswald ausgewertet (BAYSF, 2015).

#### 4.1 Bestandesproduktivität

##### 4.1.1 Laufender Zuwachs

Gegenüber dem gewichteten Mittel korrespondieren der Reinbestände weist die Mehrzahl der ausgewerteten

Studien einen höheren relativen Volumenzuwachs von Kiefern-Fichten-Mischbeständen nach. Wie DIRNBERGER und STERBA (2014) und STERBA et al. (2014) nachweisen wird das Ergebnis entsprechender Produktivitätsvergleiche allerdings in hohem Maße von der Art der Berechnung der Baumartenanteile in den zugrundeliegenden Mischbeständen beeinflusst. Da für die im vorliegenden Aufsatz ausgewerteten Studien überwiegend keine Angaben zur Art der Berechnung der Mischungsanteile vorlagen, können die nachfolgenden Werte lediglich einen orientierenden Rahmen vorgeben.

JONSSON (2001) beispielsweise beobachtet auf dem in *Tabelle 1* genannten Blockexperiment in Mittelschweden bis zum Alter von 43 Jahren einen relativen Mehrzuwachs (*overyielding*) bei Kiefer und Fichte von fast +28%. In dieser Altersphase und in diesem Wuchsraum wird der Mehrzuwachs ausschließlich von der örtlich dominanteren Baumart Kiefer getragen (+42%). In einem Experiment in Südschweden beobachten LINDÉN und AGESTAM (2003) bei der Baumart Kiefer bis zum Bestandesalter von etwa 30 Jahren einen durchschnittlichen relativen Mehrzuwachs von +14,8%, wobei dieser Unterschied statistisch nicht signifikant ist. BIELAK et al. (2014) können dahingegen über einen fast 100-jährigen Beobachtungszeitraum auf einem Teil der von SCHWAPPACH (siehe *Tabelle 1*) angelegten Flächen einen statistisch abgesicherten Mehrzuwachs der Kiefer von +34% nachweisen. In einem niederschlagsreicheren und damit für das Fichtenwachstum vorteilhafteren Wuchsraum in Nordwestengland weisen BROWN (1992) sowie MASON und CONNOLLY (2013) für beide Baumarten

zusammen einen relativen Mehrzuwachs von +24% (1. Rotation) beziehungsweise +42% (2. Rotation) nach, der dort auch von der Baumart Fichte getragen wird.

Anknüpfend an die Überlegungen und Ergebnisse von DIRNBERGER und STERBA (2014) und STERBA et al. (2014)

wurden die Baumartenanteile in den Mischbeständen in der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) wie in der Untersuchung von PRETZSCH und SCHÜTZE (2015) über den Stand-Density-Index SDI nach REINEKE berechnet. Unter Verwendung lokaler maxi-

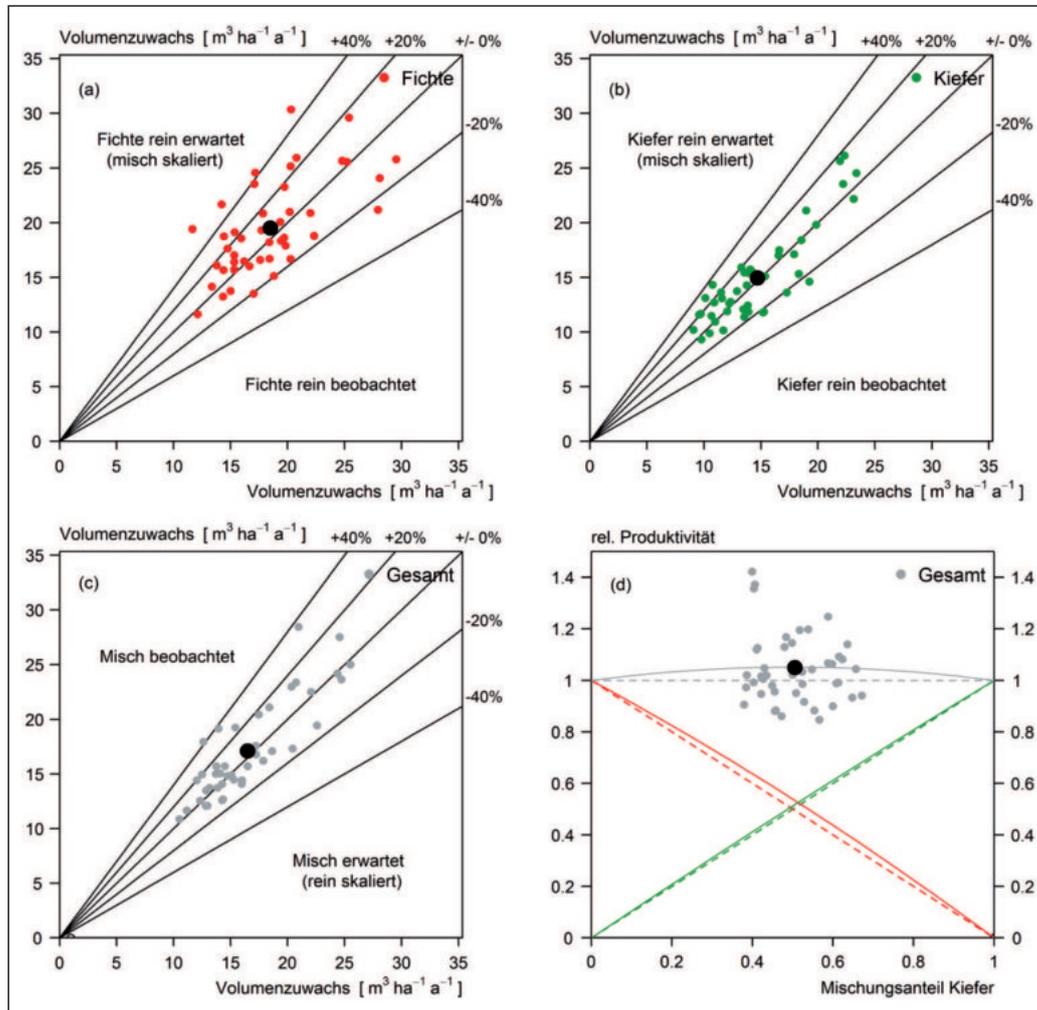


Abb. 3

Periodischer jährlicher Volumenzuwachs für die acht temporären Versuchsstandorte in Bayern und Niedersachsen aus der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016). Der Volumenzuwachs wurde für einen maximal 30-jährigen Beobachtungszeitraum mit fünfjährigen Beobachtungsintervallen auf Basis von Bohrspänen und Triebblängenrückmessungen rekonstruiert (zur Methodik siehe PRETZSCH und SCHÜTZE 2015). (a)/(b) Vergleich des beobachteten Zuwachses im Reinbestand und des auf Basis des Wachstums von Kiefer oder Fichte im Mischbestand erwarteten Zuwachses. (c) Vergleich des im Mischbestand beobachteten Zuwachses, mit dem auf Basis der Mischungsanteile gewichteten Zuwachses der korrespondierenden Reinbestände. (d) Darstellung der Zuwachsrelation (relative Produktivität) zwischen beobachtetem und erwartetem Zuwachses in einem Kreuzdiagramm (gesamter Mischbestand, grau). Beiträge der einzelnen Baumarten (Kiefer, grün; Fichte, rot)

Periodical annual volume increment for the eight temporary research sites in Lower Saxony and Bavaria of WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016). The periodical annual increment has been reconstructed on the basis of increment cores and annual shot measurements on felt trees. The overall reconstructed time span comprises a maximum of 30 years with five years observation intervals (for the reconstruction and calculation methodology see PRETZSCH und SCHÜTZE 2015).

(a)/(b) Observed species specific increment in the monospecific stands compared to the expected increment of either species in the mixed stand. (c) Sum of the periodical annual increment of the two species in the mixed stand compared with the weighted expected increment of the monospecific stands. (d) Relation between the calculated and expected increment (relative productivity) of the mixed stand presented in a crossdiagram (grey), including the contribution of either species (Scots pine, green; Norway spruce, red).

maler Bestandesdichten (SDI) berücksichtigt dieses Verfahren die baumartenspezifischen Standraumansprüche. WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) beobachten so auf den acht temporären Versuchsstandorten in dem rekonstruierten 30-jährigen Beobachtungszeitraum einen höheren Zuwachs der Mischbestände. Gegenüber dem Erwartungswert der korrespondierenden Reinbestände ergibt sich bei einem mittleren jährlichen Zuwachs von  $17,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  (Abbildung 3) eine Mehrleistung von +4,0% (*overyielding*). Für die abgedeckte Altersspanne von etwa 35–85 Jahren zeigt sich allerdings nur die Mehrleistung der Baumart Fichte auf dem 10%-Niveau als signifikant (+7%). Dahingegen profitiert die Kiefer auf dem ausgewählten Standortspektrum offenbar nicht von einer Mischung mit der Baumart Fichte. Bei einem durchschnittlichen jährlichen Zuwachs von  $14,7 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$  im Reinbestand weicht die auf Basis des Zuwachses im Mischbestand berechnete Produktivitätsrelation bei der Kiefer nur geringfügig vom Erwartungswert ab. Beide Baumarten zusammen erreichen damit im Mischbestand nicht die durchschnittlichen jährlichen Zuwächse der Fichtenreinbestände (kein *transgressive overyielding*).

Abweichend vom Volumenzuwachs lässt sich auf den temporären Versuchsflächen der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) für den Grundflächenzuwachs ein signifikanter Unterschied von +8% zwischen Misch- und Reinbeständen nachweisen. Auch dieser Mehrzuwachs wird ausschließlich von der Baumart Fichte getragen (+22%). Die Kiefer hingegen büßt in Mischung mit Fichte sogar an Grundflächenzuwachs ein. Dies dürfte auf die in der beobachteten Altersphase bereits verstärkte Konkurrenz durch die Baumart Fichte zurückzuführen sein (siehe hierzu auch Abschnitte *Baummorphologie* und *Baumzuwachs*).

In der von MASON und CONNOLLY (2013) in GIBBURN untersuchten Wachstumsphase bis zum Alter 20 weisen dahingegen beide Baumarten im Mischbestand noch höhere relative Grundflächenzuwächse auf. Für Fichte beträgt dieser Mehrzuwachs +17% und für Kiefer +40%. Das heißt, dass die Beimischung von Fichte für Kiefer in diesem Wuchsraum und in dieser Altersphase offenbar konkurrenzreduzierend wirkt und die Fichte gleichzeitig von der Schutzwirkung der Kiefer profitiert (BROWN, 1992; JONSSON, 2001).

#### 4.1.2 Gesamtwuchsleistung

Die Gesamtwuchsleistung und der durchschnittliche Gesamtzuwachs von Waldbeständen liefert das belastbarste Maß der Gesamtproduktivität eines gesamten Nutzungszeitraums. Wie schon beim laufenden Volumenzuwachs stellt sich auch mit Blick auf die Gesamtwuchsleistung die Frage, ob Mischbestände den Erwartungswert der korrespondierenden Reinbestände durch positive Mischungsreaktionen und damit verbundene Mehrzuwächse übertreffen (*overyielding*) und gegebenenfalls sogar das Niveau der Reinbestände der produktivsten Art erreichen (*transgressive overyielding*).

Aufgrund der häufig nur kurzen Beobachtungsdauer oder des Fehlens von Reinbeständen als Referenz ist bis heute keine der in *Tabelle 1* aufgeführten Studien in der

Lage gewesen, einen solchen belastbaren Vergleich von Misch- mit Reinbeständen anzustellen. Lediglich die Untersuchung von BIELAK et al. (2014) kann für die Baumart Kiefer und die beobachtete Altersspanne von 40–140 Jahren einen entsprechenden Vergleich vornehmen. Dabei wird die auf Basis korrespondierender Reinbestände erwartete Gesamtwuchsleistung im Mischbestand ab einem Alter von etwa 110 übertroffen (artspezifisches *overyielding*).

JONSSON (2001) zeigt dass die Gesamtwuchsleistung der Mischbestände in Mittelschweden bis zum Alter von 43 Jahren hinter denen der produktiveren Kiefernreinbestände zurückbleibt (kein *transgressive overyielding*). In der Untersuchung von VETTENRANDA (1999) ist dahingegen die Fichte die produktivere Baumart. Selbst unter Berücksichtigung der von VETTENRANDA beobachteten positiven Mischungseffekte reicht die Gesamtwuchsleistung des Mischbestands am Ende eines simulierten 90-jährigen Produktionszeitraums nicht an die Leistung der Fichte heran (kein *transgressive overyielding*). Der von VETTENRANDA ermittelte Unterschied von  $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$  (–5%) fällt allerdings verhältnismäßig gering aus. Auch die mit rechnerischen Unsicherheiten behaftete Gesamtwuchsleistung auf den temporären Versuchsflächen der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) (rekonstruierter 30-jähriger Beobachtungszeitraum in der Altersspanne von 35–85 Jahren, Vornutzungen bis zum Alter 30–40 Jahre nicht abgebildet) zeigt bei vergleichsweise hoher Fichtenproduktivität ein ähnliches Bild. Die Produktivität der Fichtenreinbestände wird durch den Mischbestand nicht erreicht, allerdings zeigt sich wie beim laufenden Volumenzuwachs eine Mehrleistung von +5% (*overyielding*).

#### 4.1.3 Bestandeszuwachs und Witterung

Die Anzahl der Studien zur Analyse der baumartenspezifischen Klima- und Witterungssensitivität hat insbesondere nach den Trockenjahren der letzten zwei Jahrzehnte sprunghaft zugenommen (siehe unter anderem Studien in *Tabelle 2*). Allerdings gibt es nur wenige Studien, die das Verhalten von Baumarten im Rein- und Mischbestand miteinander vergleichen. Anknüpfend an die Studie von LEBOURGEOIS et al. (2013) untersuchten WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) an 638 Bäumen aller sozialen Klassen Bohrspäne und Stammscheiben. Es bestätigten sich die allgemeinen Erkenntnisse zur größeren Trockenheitssensitivität der Baumart Fichte (Abbildung 4a). Der Zuwachseinbruch herrschender Fichten im Rein- und Mischbestand betrug gegenüber dem dreijährigen Vorjahresniveau durchschnittlich etwa –38% (Kiefer –18%). Weiterhin zeigte sich, dass die Baumarten abweichende Erholungsfähigkeiten aufweisen; brauchen Kiefern rechnerisch 2,3 Jahre um wieder das Zuwachsniveau vor dem Trockenjahr zu erreichen, so sind dies bei der Baumart Fichte 2,7 Jahre.

Im Hinblick auf den absoluten Zuwachsverlust auf Bestandesebene bedeutet dies, dass gerade Fichtenreinbestände bei hohem initialen Zuwachsniveau und hohem prozentualen Zuwachseinbruch große absolute Zuwachsverluste in Trockenjahren erleiden. Der absolute Zuwachsverlust der Fichtenreinbestände der Unter-

suchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) betrug im Trockenjahr 2003 und den darauffolgenden zwei Verlustjahren insgesamt  $-0,80 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$  (Abbildung 4b), das entspricht einem Verlust von etwa 80% eines durchschnittlichen Zuwachsjahres in dieser Altersphase. Fichten im Mischbestand weisen hingegen einen geringeren Verlust an Grundflächenzuwachs auf. Gepaart mit einem noch geringeren Zuwachseinbruch der Baumart Kiefer führt dies insgesamt zu einer Abpufferung von trockenheitsbedingten Zuwachsverlusten in Kiefern-Fichten-Mischbeständen. Bei häufiger wiederkehrenden Trockenereignissen kann dieser Effekt auch die allgemeine Produktivitätsrelation zwischen Kiefer und Fichte und zwischen Rein- und Mischbeständen weiter verändern.

#### 4.1.4 Bestandesdichte

##### 4.1.4.1 Stammzahl, Stand-Density-Index (SDI) und Grundfläche

Für weit verbreitete Baumartenmischungen in Mitteleuropa konnte gezeigt werden, dass Artmischungen die Mittelhöhe des Gesamtbestandes in Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen nur geringfügig verändern,

die Bestandesdichte und das Ertragsniveau aber deutlich anheben können (PRETZSCH und BIBER, 2016, PRETZSCH et al., 2016). Zu ähnlichen Ergebnissen gelangen von Stand-Density-Index (SDI), Stammzahl und Grundfläche in Mischbeständen mit den entsprechenden Werten der benachbarten Reinbestände. Die Baumart Fichte weist demnach im Mischbestand signifikant höhere Stammzahlen auf (+61%). Für die Baumart Kiefer ergeben sich dahingegen keine nachweisbaren Unterschiede. Für den gesamten Mischbestand ergibt sich insgesamt eine um +20% höhere Stammzahl. Die in den Mischbeständen deutlich höheren Stammzahlen der Fichte resultieren trotz höherer Grundflächen in einem um -12% verringerten mittleren Durchmesser (Kiefer +7%). Auch die Untersuchung von POLENO (1981) weist für die Fichte gegenüber dem Erwartungswert der korrespondierenden Reinbestände deutlich höhere Stammzahlen nach. Hingegen nehmen nach POLENO die Stammzahlen der Kiefer im Mischbestand tendenziell eher ab.

Zur Beschreibung der Bestandesdichte ist ein ausschließlicher Vergleich der Stammzahl wenig geeignet.

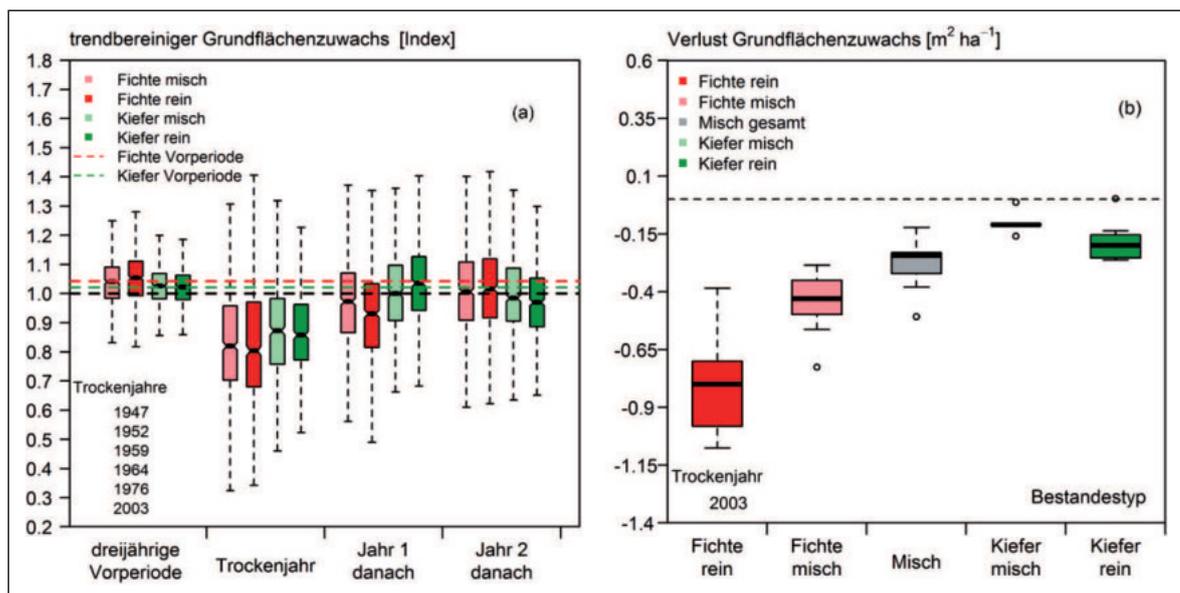


Abb. 4

Jahringbasierte Analyse der Zuwachsreaktion in Trockenjahren auf den acht temporären Versuchsstandorten der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016):  
 (a) Durchschnittlicher Verlauf des trendbereinigten relativen Grundflächenzuwachses (Index) in verschiedenen Trockenjahren von 1947–2003. Dargestellt ist der nach Baumart und Bestandestyp ( $n = 638$  Bohrungsbäume) getrennte Verlauf für eine dreijährige Vorperiode, das Trockenjahr selber und für die darauffolgenden zwei Verlustjahre; (b) Absoluter Verlust an Grundflächenzuwachs ( $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) von gebohrten und nicht gebohrten Parzellenbäume ( $n = 1361$ ) im Trockenjahr 2003 und den darauffolgenden zwei Verlustjahren.

Growth response to drought events on the eight temporary research experiments of WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) analyzed on the basis of tree ring analysis:  
 (a) Course of the triple detrended basal area increment (index) in various drought years between 1947–2003 of  $n = 638$  cored trees; displayed for a three year pre-drought period, the drought year itself and two consecutive years; (b) Plotwise loss of basal area increment ( $\text{m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) of all cored and non-cored trees ( $n = 1361$ ) as the sum of the growth in the drought year 2003 and the two consecutive years (Scots pine = red; Norway spruce = green; Mixed stands = grey).

Aus der Stammzahl geht nicht hervor, ob sich tatsächlich die Bestandesdichte geändert hat, oder nur mehr und dafür dünnere Bäume vorhanden sind. Mithilfe des SDI nach REINEKE (1933) kann dieser Frage bei gegebenem Mitteldurchmesser und gegebener Stammzahl nachgegangen werden. Der SDI gibt hierbei an, welche Anzahl von Bäumen bei einem einheitlichen Bezugsdurchmesser von 25 cm zu erwarten wäre (PRETZSCH 2009, S. 271). Unter Verwendung des SDI weisen beide Baumarten in der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) signifikant höhere Stammzahlen auf (Fichte +13%, Kiefer +8%).

Entsprechend der höheren Stammzahlen bei einheitlichem Bezugsdurchmesser weisen Kiefern-Fichten-Mischbestände nach WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) auch höhere Bestandesgrundflächen auf. Gegenüber dem Erwartungswert der benachbarten Reinbestände fällt die Bestandesgrundfläche der Mischbestände im Mittel um +9% höher aus. Bei POLENO (1981) zeigt sich diese Wirkung sogar über verschiedene Alters- und Bonitätsstufen hinweg. Bei WELLHAUSEN und PRETZSCH

(2016) wird die Erhöhung der Grundfläche erstaunlicherweise wesentlich von der Baumart Kiefer beeinflusst (+12%). Aber auch die Fichte trägt mit +7% zu einer Zunahme der Grundfläche in den Mischbeständen bei. Auch MASON und CONNOLLY (2013) beobachten bis zum Alter von etwa 25 Jahren für beide Baumarten signifikant höhere Grundflächen in Mischung.

#### 4.1.4.2 Dichte-Zuwachsbeziehung

Waldbauliche Eingriffe orientieren sich üblicherweise an der Beziehung zwischen Dichte und Zuwachs, die in gleichaltrigen Reinbeständen eine unimodale Verlaufsförmigkeit hat (ASSMANN, 1961). Auswertungen zu den Baumartenmischungen Fichte-Buche (PRETZSCH, 2005) und Fichte-Tanne-Buche (MITSCHERLICH, 1970) zeigen, dass die tieferreichende vertikale Strukturierung des Kronenraumes in Mischbeständen eine bessere Nutzung entstehender Lücken und damit eine höhere Zuwachsresilienz des verbleibenden Bestandes erbringen kann. Für Kiefern-Fichten-Mischbestände zeigen WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) eine ähnliche Verbreiterung der

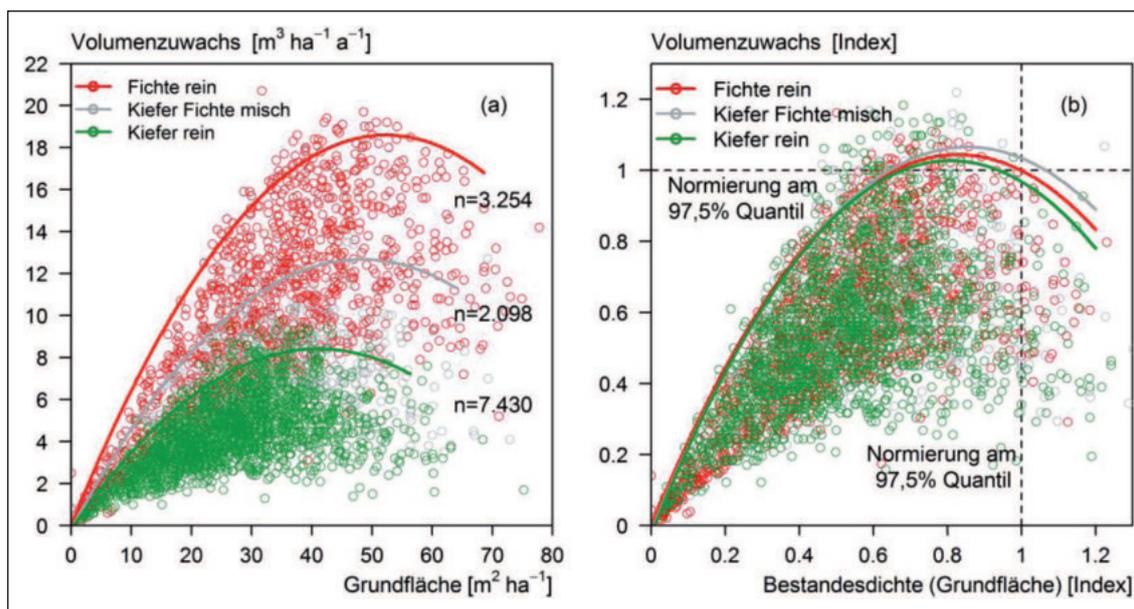


Abb. 5

Beziehung zwischen Grundfläche (Dichte) und Volumenzuwachs an Inventurpunkten der Stichprobeninventur im Bayerischen Staatswald im Altersrahmen von 50–90 Jahren: (a) Absolutwerte; (b) am 97,5% Quantil normierte Relativwerte. Die farbigen Linien basieren auf einer nicht-linearen Quantilen-Regression durch das 99 %-Quantil. Für die Auswertung wurden die zugrundeliegenden Inventurpunkte auf Basis von digitalen Standortinformationen (BaSIS, LWF 2016) stratifiziert. Untersucht und dargestellt sind nur Inventurpunkte im Bereich schwächerer Nährstoffausstattung (hier Basenverlaufstypen 3 bis 5) und sandiger Ausgangssubstrate (Sand >70%). Damit wurden ein größtmöglicher Überlappungsbereich der Baumarten und eine weitestgehende Vergleichbarkeit des standörtlichen Produktivitätsniveaus sichergestellt.

Relation of basal area (density) and periodical annual increment based on data from inventory plots in the Bavarian State Forest (age span from 50-90 years): (a) absolute values; (b) on the basis of the 97,5%-quantile standardized values. The colored lines represent the results of a non-linear quantile-regression through the 99%-quantile. The underlying data have been previously stratified on the basis of digital soil information (BaSIS, LWF 2016) to secure a sufficient number and a most comparable yield level of all stand types. Data hence represent a range of poorer sites with low base saturation (classes 3 to 5 according to KOELLING et al., 1996) and a high share of sand (>70%).

unimodalen Verlaufsform der Dichte-Zuwachs-Beziehung (Abbildung 5). Mischbestände können also im Vergleich zu Reinbeständen nicht nur höhere Bestandesdichten aufbauen, sondern auch Dichteabsenkungen durch den Zuwachs des verbleibenden Bestandes besser abpuffern.

## 4.2 Bestandesstruktur

### 4.2.1 Durchmesserstruktur

LINDÉN und AGESTAM (2003) beobachten in den untersuchten südschwedischen Mischbeständen aus Kiefer und Fichte eine insgesamt etwas weitere Durchmesser-spreitung, als auf Basis der korrespondierenden Reinbestände zu erwarten gewesen wäre. Auch PRETZSCH und SCHÜTZE (2015) zeigen, dass Mischbestände aus Kiefer und Fichte nicht nur insgesamt höhere Baumzahlen als die benachbarten Reinbestände aufweisen, sondern auch eine breitere Größenverteilung. Diese Spannweite der Durchmesser- und Höhenverteilung ist im Mischbestand meist signifikant höher als in den entsprechenden Reinbeständen. Nach LINDÉN und AGESTAM (2003) trägt die Kiefer aufgrund ihrer Lichtökologie nicht wesentlich zur Aufweitung des Durchmesserspektrums bei, sondern grenzt

diese im Mischbestand sogar weiter ein. Nach den Untersuchungen von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) wird die Durchmesser- und Höhenverteilung im Mischbestand insbesondere von der Baumart Fichte beeinflusst (siehe Abbildung 6a). Unter den vergleichsweise lichten Kieferkronen stellt sich im Mischbestand eine hohe Anzahl von lebensfähigen schwächeren Bäumen ein und es ergeben sich rechtsschiefe Durchmesser- und Höhenverteilungen (gestrichelte rote und graue Linie in Abbildung 6a; siehe hierzu auch POLENO, 1981 sowie PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015).

Diese Ergebnisse stehen im Einklang mit den Befunden zur Entwicklung des Grundflächenmittelstamms in Rein- und Mischbeständen. Wie bereits im Abschnitt 4.1 *Bestandesproduktivität* gezeigt, ist der Durchmesser des Grundflächenmittelstamms in der Studie von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) im untersuchten Altersrahmen von 35–80 Jahren um durchschnittlich –12% kleiner. Die Baumart Kiefer weist in den Mischbeständen jedoch einen um +7% größeren Mitteldurchmesser auf. Auch LINDÉN und AGESTAM (2003) beobachten bei der Kiefer einen um 1,2 cm größeren Mitteldurchmesser. MASON und CONNOLLY (2013) fanden in der zweiten Rotation in Gisburn sogar für beide Baumarten eine gesteigerte Entwicklung des mittleren Durchmessers.

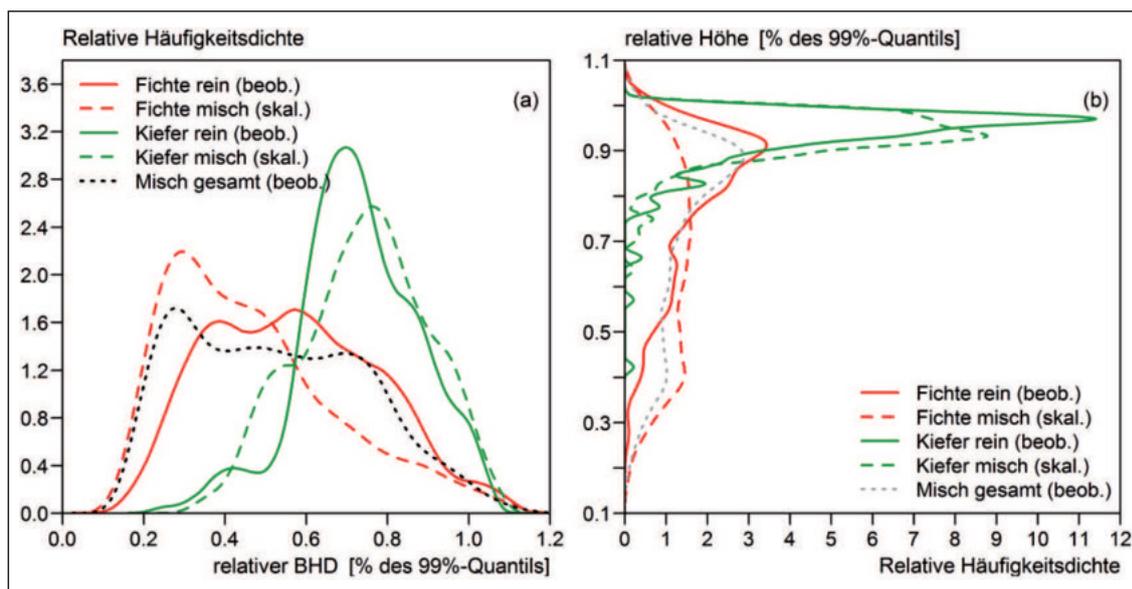


Abb. 6

Mittlere (a) Durchmesser- und (b) Höhenverteilung der Rein- und Mischbestände aus Kiefer und Fichte an den acht temporären Versuchsstandorten der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) (weiterführende Analysen in PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015). Die farbigen Linien geben die Wahrscheinlichkeitsdichtefunktion (relative Häufigkeitsdichte) wieder, die Fläche unter jeder Kurve entspricht dabei immer 1. Um die verschiedenen Versuchsstandorte und Alter miteinander vergleichbar zu machen, wurden die Durchmesser und Höhen parzellenweise am 99%-Quantil normiert. Die Baumzahlen von Kiefer und Fichte im Mischbestand wurden über den jeweiligen Baumartenanteil ebenfalls auf die Einheitsfläche von 1 ha hochskaliert (skal.).

Mean (a) diameter and (b) height distribution of the monospecific and mixed Scots pine and Norway spruce stands of the eight temporary research sites in northern and southern Germany from WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) (further analyses in PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015). The coloured lines represent probability density functions. The area under each curve always represents 1. To make different sites and ages comparable diameter and height values have been standardized on the basis of the 99%-quantile. Furthermore the share of pine and spruce in mixture has been scaled up to 1 ha.

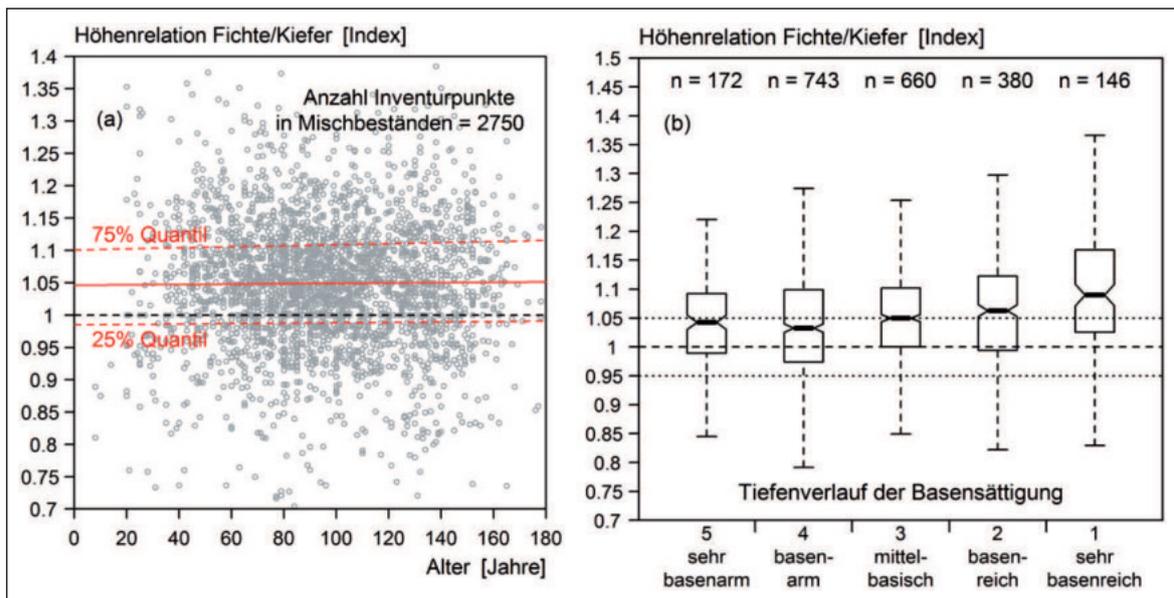


Abb. 7

Höhenrelation von Fichte und Kiefer in Mischung; abgeleitet aus Höhenmessungen an Einzelbäumen an Inventurpunkten der permanenten Stichprobeninventur im Bayerischen Staatswald (BAYSF, 2015). (a) Analyse der Altersabhängigkeit der Höhenrelation ( $n=2769$ ) auf Basis einer linearen Quantilen-Regression (rote Linien); (b) Analyse der Standortabhängigkeit der Höhenrelation in Altbeständen älter als 70 Jahre ( $n=2101$ ) auf Basis des aus digitalen Standortinformationen (BaSIS, LWF 2016a) abgeleiteten Tiefenverlaufs der Basensättigung bis zur Tiefe von 150 cm (KÖLLING et al., 1996).

Height relation of Norway spruce and Scots pine in mixture; derived from height measurements of single trees on plots of the permanent inventory in the Bavarian State Forest (BAYSF, 2015). (a) Age dependency of the height relation ( $n=2769$ ); red lines = linear quantile-regressions; (b) Site dependency of the height relation in mature stands older than 70 years ( $n=2101$ ); underlying values for the base saturation up to a depth of 150 cm (KÖLLING et al., 1996) have been derived from a digital site information system for Bavaria (BaSIS, LWF 2016a).

Die Durchmesserentwicklung der jeweils stärksten Kiefern wird im Mischbestand offenbar positiv beeinflusst. JONSSON (2001) beobachtet in Mittelschweden einen um 2,4 cm größeren Durchmesser der dominanten Kiefern. Dominante Fichten wiesen dagegen einen um 3,0 cm kleineren Durchmesser auf. In der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) zeigte sich eine ähnliche Tendenz, wenngleich nur das Ergebnis der Kiefer (+6%) statistisch abgesichert werden konnte.

#### 4.2.2 Höhenstruktur

Wie die Durchmesserverteilung, weist auch die Höhenverteilung der Mischbestände in der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) eine größere Spannweite auf als in den vergleichbaren Reinbeständen (siehe hierzu PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015). In den untersuchten, für das Wachstum beider Baumarten vergleichsweise günstigen Wuchsräumen kommt es im Mischbestand, insbesondere durch die schattentolerantere Baumart Fichte, fast zu einer Normalverteilung der Baumhöhen (gestrichelte rote und graue Linie in *Abbildung 6b*). In den Reinbeständen ergeben sich jedoch rechtsschiefe Verteilungen zugunsten der herrschenden und mitherrschenden Bäume. Bei der Baum-

art Kiefer ergeben sich keine erkennbaren Unterschiede zwischen Rein- und Mischbeständen.

Der höhere Anteil kleinerer Fichten führt auf den temporären Versuchsflächen dazu, dass die Mittelhöhe der Fichte in den Mischbeständen um -9% signifikant niedriger ausfällt als in den benachbarten Reinbeständen (WELLHAUSEN und PRETZSCH, 2016). Bei der Kiefer zeigte sich kein signifikanter Unterschied zwischen Rein- und Mischbestand. Auch auf den sechs seit fast hundert Jahren unter Beobachtung stehenden und von BIELAK et al., 2014 ausgewerteten Versuchen in Polen zeigte sich bei der Baumart Kiefer kein Unterschied in der Entwicklung der Mittelhöhen. LINDÉN und AGESTAM (2003) konnten bis zur Altersphase von etwa 25 Jahren weder für Kiefer noch für Fichte einen Unterschied der Mittelhöhen feststellen. Sie führen dies auf die noch nicht erfolgte Höhenstratifizierung der Bestände zurück. Dies deckt sich mit den Beobachtungen von BROWN (1992) für die 26-jährigen Bestände der ersten Rotationsperiode des Gisburn-Experiments. MASON und CONNOLLY (2013) fanden dahingegen für die zweite Rotation in Gisburn signifikant höhere Mittelhöhen. Dies dürfte im wesentlichen auf die beobachtete gesteigerte Durchmesser-

entwicklung und nur in Teilen auf ein verändertes Höhenwachstum im Mischbestand zurückzuführen sein.

Im Allgemeinen liefert die Bestandesoberhöhe ein verzerrungsfreieres Bild einer gegebenenfalls veränderten Höhenwuchsleistung in Mischbeständen. In den Untersuchungen von LINDÉN und AGESTAM (2003) und WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) finden sich sowohl bis zum Alter 45 (Südschweden), als auch bis zum Alter 70 (Süd- und Norddeutschland) keine gesteigerte Oberhöhenentwicklung in Mischbeständen gegenüber Reinbeständen. JONSSON (2001) beobachtete in einem für die Baumart Kiefer im Allgemeinen günstigen Wuchsraum in Mittelschweden bis zum Alter von etwa 38 Jahren bei der Kiefer sogar geringere Oberhöhen. In dieser Altersphase und in diesem Wuchsraum führt das Wachstum in Mischung bei der Kiefer offenbar zu einer verringerten Kronen- und Lichtkonkurrenz.

Mit Blick auf die Oberhöhe stellt sich die Frage, wie sich die Höhenrelation der beiden Baumarten Kiefer und Fichte in strukturierten Mischbeständen verhält. Hierzu gibt es aus den verschiedenen Untersuchungs- und Wuchsräumen sehr unterschiedliche Befunde. KASA (1975) zeigte für Nordwestdeutschland, dass die Fichte

durchschnittlich zwischen +3% bis +5% höher ist als die Kiefer. Bei POLENO (1981) sind es unter südböhmischen Verhältnissen alters- und standortübergreifend etwa +2%. In einigen der von KASA untersuchten Wuchsräumen zeigte sich dagegen die erwartete Verschiebung der Höhenrelation mit dem Alter; mit einer Dominanz der Kiefer in der frühesten Jugend und einer Überlegenheit der Fichte im Alter. Auch MASON und CONNOLLY (2013) zeigten, dass die Kiefer der Baumart Fichte im beobachteten Zeitraum bis zum Alter 20 noch um etwa +6% überlegen ist. Dies deckt sich mit Ergebnissen von JONSSON (2001) für Südschweden. Selbst in diesem, im Allgemeinen für die Fichte günstigen Wuchsraum, kann die Kiefer ihren ontogenetisch bedingten Wuchsvorsprung bis zum beobachteten Alter von 38 Jahren halten. Auch in dem für die Fichte noch vergleichsweise günstigen Wuchsraum in Süddeutschland stellte SPATZ (2015) auf Basis von Schaftformrekonstruktion herrschender Bäume eine Höhendominanz der Kiefer in der Jugend fest. Entgegen den Befunden von KASA holt die Baumart Fichte auf dem untersuchten Standortspektrum die Kiefer aber erst ab einem Alter von 50–60 Jahren ein. Auf den aus einer Wuchsreihe (unechten Zeitreihe) beste-

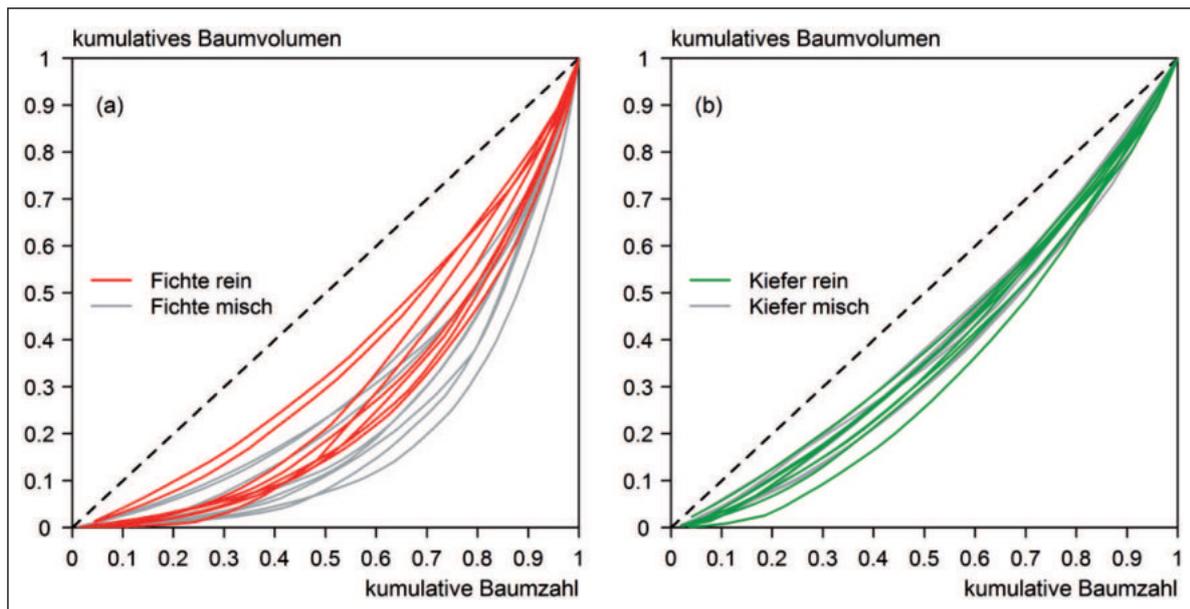


Abb. 8

Lorenzkurve zur Analyse der Gleich- oder Ungleichverteilung der Baumdimensionen auf den temporären Versuchsflächen der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) in Rein- und Mischbeständen von (a) Fichte und (b) Kiefer. (Darstellung nach PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015, verändert).

Die Achsen zeigen die nach Baumvolumen aufsteigende kumulative Aufsummierung von Baumzahl und Baumvolumen. Die gestrichelte Winkelhalbierende zeigt eine perfekte Gleichverteilung des Baumvolumens auf alle Bäume. Je weiter sich die Kurven von dieser Ideallinie entfernen, desto stärker ist die Ungleichverteilung des Bestandesvolumens auf kleine und große Bäume.

Lorenz-curve for analyzing the equality or inequality of the single tree dimensions on the temporary research plots of WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016): (a) Norway spruce, (b) Scots pine. The axes display the cumulative summation of the tree count and the single tree volume (in increasing volume order).

The dashed line indicates a perfect equal share of the total stand volume between all single trees. The larger the distance between this dashed line and the actual curves, the greater is the inequality of tree dimensions (calculations and display according to PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015).

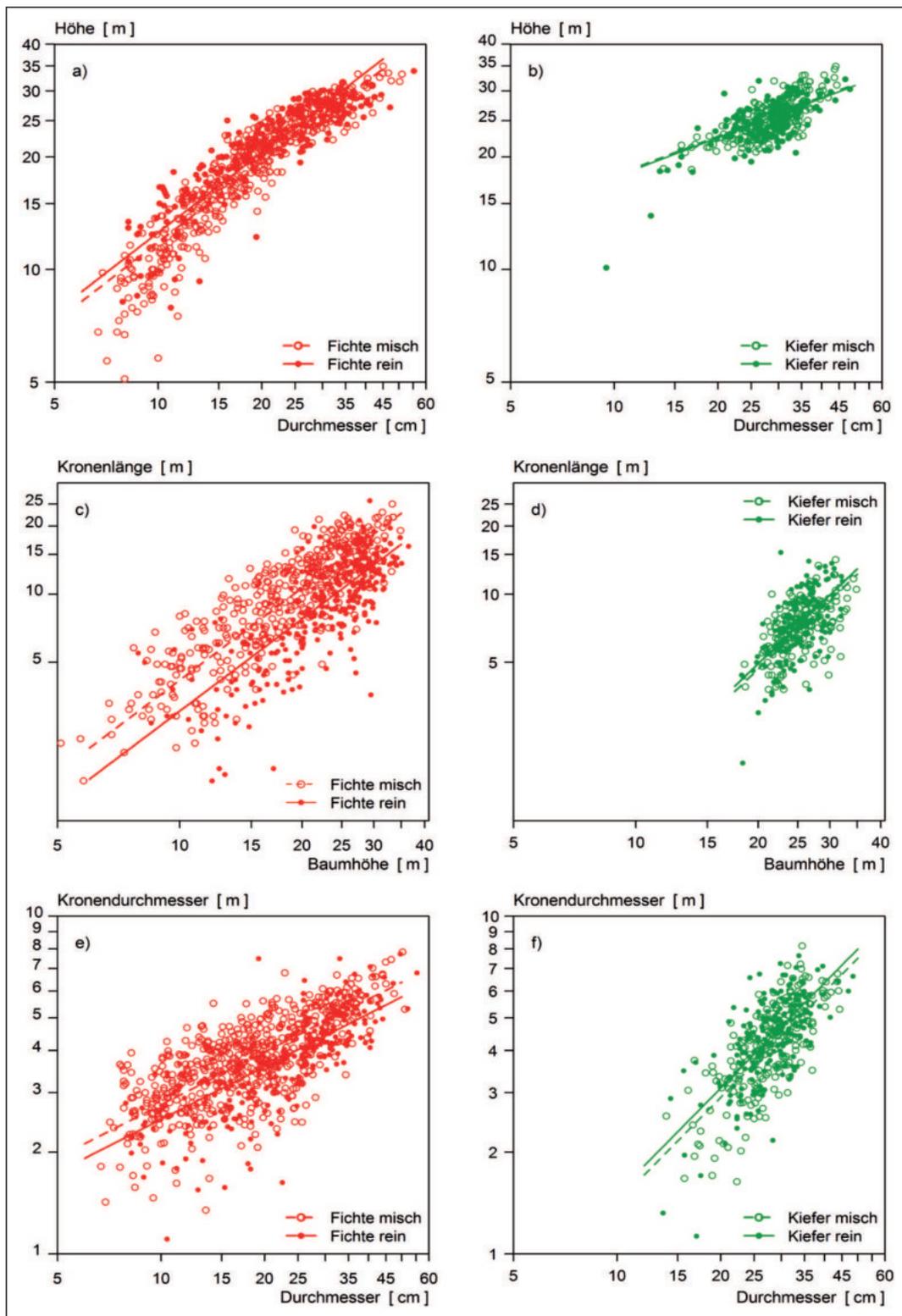


Abb. 9

Baumartenweise Darstellung von (a), (b) Baumhöhe, (c), (d) Kronenlänge und (e), (f) Kronendurchmesser in Abhängigkeit von Brusthöhendurchmesser oder Baumhöhe an sieben temporären Versuchsstandorten der Untersuchung von SPATZ (2015) und WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) (Durchschnittsalter etwa 70 Jahre). Die Linien stellen einen funktionalen Ausgleich der Beobachtungswerte mithilfe eines linearisierten (log-transformierten) gemischten Modells mit einer Nestung auf Versuchs- und Parzellenebene dar.

Single tree characteristics on the eight temporary yield experiments of SPATZ (2015) and WELLHAUSEN and PRETZSCH (2016) (mean age 70 years): (a), (b) tree height, (c), (d) crown length and (e), (f) crown diameter in relation to either diameter at breast height (dbh) or tree height. The lines represent the results of linearized (log-transformed) mixed models with a nesting effect on ex-periment level.

henden Dauerbeobachtungsflächen *Litschau* dauert es sogar bis zum Alter von etwa 100 Jahren bis die Fichte die Oberhöhe der Kiefer erreicht hat (HASENAUER, 1994; SATLAWA, 2013). Ähnliche Ergebnisse finden sich auch bei SCHULZE (1972) in der *mäßigen* und *guten* Standortgruppe und bei KÜNSTLE (1962) auf lehmigen Sanden.

WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) untersuchten die standörtlichen Ursachen der Höhenrelationen auf der Basis von Inventur- und Standortdaten (BAYSF, 2015; LWF, 2016a). Demnach verändert sich die Höhenkonkurrenz von Kiefer und Fichte in Mischbeständen nicht nur entlang von großklimatischen Gradienten, sondern auch aufgrund lokaler Bodeneigenschaften. In *Abbildung 7b* ist zu erkennen, dass, mit zunehmender Basenausstattung der Böden (hier Tiefenverlauf der Basensättigung nach KÖLLING et al., 1996), auch ein Höhenvorsprung der Fichte in Altbeständen einhergeht. Die Abweichung des Basenverlaufstyps 5 *sehr basenarm* von diesem allgemeinen Trend ist dabei der Datenverteilung geschuldet. Der räumliche Schwerpunkt dieses Basenverlaufstyps liegt in niederschlagsreichen, im Allgemeinen für das Fichtenwachstum günstigeren, Mittelgebirgslagen. Die von KASA beobachtete Verschiebung der Höhenrelation von Fichte zu Kiefer mit dem Alter konnte auf Basis der Inventurdaten nicht nachgewiesen werden (*Abbildung 7a*).

#### 4.2.3 Volumenstruktur

Neben der Durchmesser- und Höhenstruktur interessiert aus forstpraktischer und wirtschaftlicher Sicht insbesondere auch die Verteilung des Bestandesvolumens auf die Einzelbäume. Der Gini- oder Homogenitätskoeffizient (DE CAMINO, 1976 in KRAMER, 1988, S. 82) beschreibt die Ungleich- oder Gleichverteilung von Bestandesgrößen wie Vorrat oder Zuwachs auf die einzelnen Bestandesglieder (Bäume). Niedrige Werte zeigen eine Gleichverteilung an, hohe Werte dagegen eine Ungleichverteilung. Für das Baumvolumen und den Volumenzuwachs der acht temporären Versuchsflächen von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) liegen die Gini-Koeffizienten der Fichte im Mischbestand durchschnittlich über denen der benachbarten Reinbestände. Die Gini-Koeffizienten der Baumart Fichte zeigen damit eine größere Ungleichverteilung der Baumgrößen und Größenzuwächse im Mischbestand zugunsten der größeren Bäume. Für die Baumart Kiefer ergeben sich keine Unterschiede zwischen Rein- und Mischbestand. Die durch den Gini- oder Homogenitätskoeffizienten ausgedrückte Ungleichverteilung kann wie in *Abbildung 8* auch mithilfe der Lorenzkurve (LORENZ, 1905) dargestellt werden (Berechnungen und Darstellungen in Anlehnung an PRETZSCH und SCHÜTZE, 2015).

#### 4.2.4 Überschirmungsverhältnisse

Die höhere horizontale und vertikale Stratifizierung der Mischbestände spiegelt sich letztlich auch in einer gegenüber dem Erwartungswert der korrespondierenden Reinbestände signifikant höheren Überschirmung beziehungsweise Kronenschirmfläche wider. Mit einer durchschnittlichen beobachteten Überschirmung von über 140% übersteigen die Mischbestände die Erwartungs-

werte der korrespondierenden Reinbestände deutlich (SPATZ, 2015). PRETZSCH und SCHÜTZE (2015) ermitteln für einen Teildatensatz der vorgenannten Untersuchung Kronenschirmflächen, die +6% bis +51% über denen der Erwartungswerte liegen.

### 4.3 Baummorphologie

#### 4.3.1 Kronendurchmesser und -länge

VETTENRANTA (1999) zeigt für Versuchsflächen in Süd- und Mittelfinnland, dass das Kronenprozent (Verhältnis von Kronenlänge zu Baumhöhe) von Kiefern sensibel auf zunehmende Bestandesdichte (Grundfläche) und zunehmende lokale Konkurrenz reagiert, unabhängig davon, ob es sich um innerartliche oder zwischenartliche Konkurrenz handelt. Bei der Baumart Fichte führt hingegen neben der Bestandesdichte nur die lokale innerartliche Konkurrenz zu einer Abnahme des Kronenprozents. LINDÉN und AGESTAM (2003) finden allerdings in Mischung bis zum Alter von etwa 30 Jahren bei der Baumart Kiefer längere Kronen (niedrigere Kronenansätze) und führen das auf eine geringere Beschattung der Kiefernkronen durch die schmalkronigen Fichten zurück. Diese Befunde von LINDÉN und AGESTAM (2003) decken sich mit den Ergebnissen von SPATZ (2015) zum H/D-Verhältnis im Alter 20 (siehe Abschnitt *Schlankheitsgrad*). Dieses deutet auf eine in der Jugend verringerte Konkurrenz durch die beigemischte Fichte und bessere Möglichkeiten der Kronenexpansion für die Baumart Kiefer hin. Gleichzeitig zeigt SPATZ (2015) auf Basis von 1.675 Kronenablotungen und den daraus abgeleiteten allometrischen Beziehungen, dass die Krone einer 30 m hohen und einer 25 cm dicken Kiefer im beobachteten Alter von durchschnittlich etwa 70 Jahren im Mischbestand einen um -5% kleineren Kronendurchmesser und eine um -5% geringere Kronenlänge aufweist als im Reinbestand. Vergleichbare Fichten weisen gleichzeitig um +10% größere und fast +35% längere Krone auf.

#### 4.3.2 Schlankheitsgrad

JONSSON (2001) sowie LINDÉN und AGESTAM (2003) beobachteten bei der Baumart Kiefer bis zum Alter von 30–40 Jahren in Mischung mit Fichte niedrigere H/D-Verhältnisse. Auch SPATZ (2015) konnte bei herrschenden Kiefern im Alter von 20 Jahren auf Basis von Schaftformrekonstruktionen im Mischbestand niedrigere H/D-Verhältnisse nachweisen. Wie aus diesen Analysen ebenfalls hervorgeht, ist bei der Kiefer dann ab einem Alter von über 60 Jahren kein Unterschied mehr feststellbar. Bei der Baumart Fichte verhält es sich genau umgekehrt: Ab einem Alter von etwa 60 Jahren zeigen die untersuchten herrschenden Bäume im Mischbestand dann niedrigere H/D-Verhältnisse als im Reinbestand. Diese gegenläufige Entwicklung der H/D-Verhältnisse von Kiefer und Fichte im Mischbestand dürfte Ausdruck der sich ändernden Konkurrenzverhältnisse im Laufe des Bestandeslebens sein.

### 4.4 Baumzuwachs

PRETZSCH und SCHÜTZE (2004) konnten bei ihrer Erstauswertung einer im Jahr 1997 neu angelegten Wuchs-

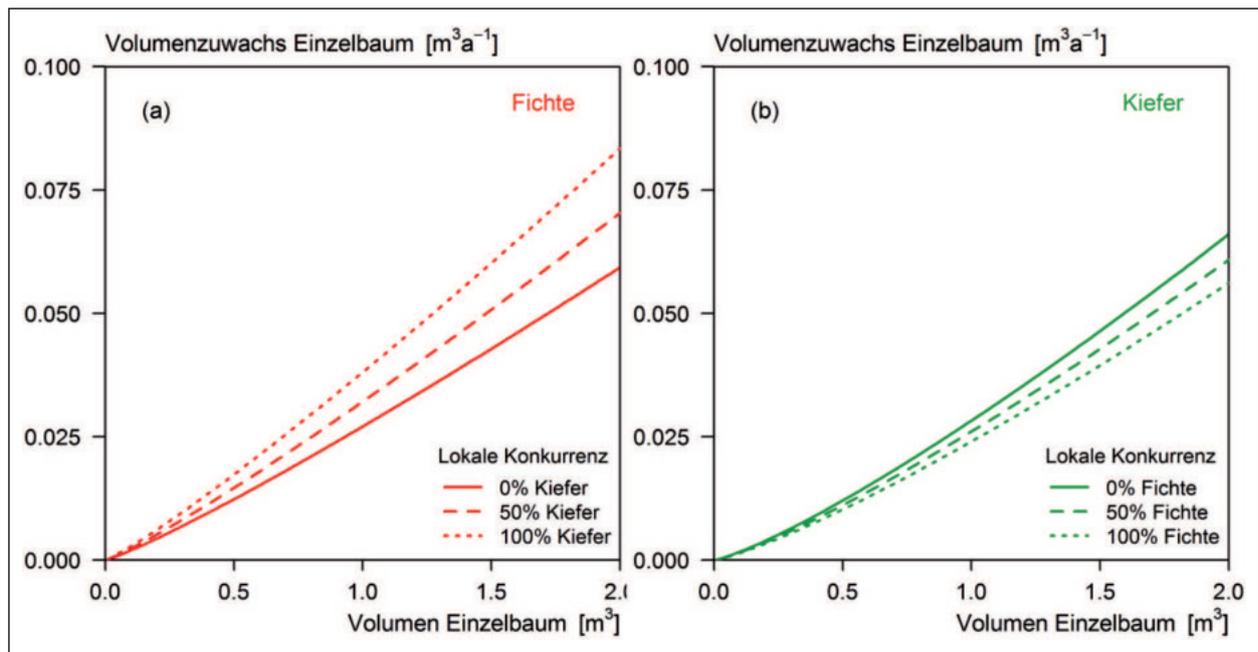


Abb. 10

Laufender jährlicher Volumenzuwachs der Einzelbäume an den acht temporären Versuchsstandorten in Süd- und Norddeutschland der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016). Der Zuwachs wurde mithilfe gemischter linearer Modelle für die letzte fünfjährige Zuwachspanne vor der Aufnahme im Jahr 2013/2014 berechnet. Der Zuwachs des Einzelbaums ist demnach abhängig von: Einzelbaumdimension (Volumen), Bonität (nur bei Fichte), lokaler Bestandesdichte (lokaler artspezifischer Stand-Density-Index (SDI) nach REINEKE 1933) und lokaler Artzusammensetzung. Wiedergegeben sind die Kurven für (b) Kiefer bei einer mittleren lokalen Dichte von  $721 \text{ N ha}^{-1}$  und für (a) Fichte bei einer lokalen Dichte von  $818 \text{ N ha}^{-1}$  und eine mittlere Bonität von  $29,4 \text{ m}$  im Alter 70.

Periodical annual increment on the eight temporary research sites in northern and southern Germany of WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016). The increment has been calculated on the basis of linear mixed effect models for the last five years period before the years 2013/2014. The species specific increment is depending on: single tree volume, site index (spruce only), local stand density and local species mixture.

Shown are the model results for (b) Scots pine at a mean local density of  $721 \text{ N ha}^{-1}$  and for (a) Norway spruce at a mean local density of  $818 \text{ N ha}^{-1}$  and a mean site index of  $29,4 \text{ m}$  at the age of 70.

reihe in Kiefern-Fichten-Mischbeständen (siehe *Tabelle 1*) zunächst keine eindeutige Aussage zum einzelbaumbezogenen Mehr- oder Minderzuwachs von Kiefer und Fichte in Mischung machen. VETTENRANTA (1999) und PUKKALA et al. (1994) konnten hingegen auf Basis von Konkurrenzindizes zeigen, dass das Durchmesserwachstum von Fichten weniger durch Kiefernkonkurrenz als durch innerartliche Konkurrenz gebremst wird, während die Baumart Kiefer nach VETTENRANTA sowohl sensitiv auf inner- als auch auf zwischenartliche Konkurrenz reagiert. JONSSON (1962) weist dagegen für Mittel- und Nordschweden sowohl für Kiefer als auch für Fichte ein gesteigertes Höhen- und Durchmesserwachstum in Mischbeständen nach.

In der Untersuchung von WELLHAUSEN und PRETZSCH (2016) profitiert nur die Fichte von einer lokalen Beimischung der anderen Art (s. *Abbildung 10*). Eine Fichte mit einem Volumen von  $1 \text{ m}^3$  und einer 50%-igen Kiefernbeimischung in unmittelbarer Nachbarschaft ver-

fügt über einen um etwa +18% gesteigerten jährlichen Volumenzuwachs. Eine vergleichbare Kiefer mit einer 50%-igen Fichtenbeimischung in der unmittelbaren Umgebung büßt hingegen rund -7% an jährlichem Zuwachs ein. Überträgt man den in Mischbeständen veränderten Einzelbaumzuwachs von Kiefer und Fichte auf das gesamte Bestandeskollektiv, so ergeben sich gegenüber dem Erwartungswert der korrespondierenden Reinbeständen Mehrzuwächse von etwa +15% je ha.

## 5. SYNOPSE ZUM WACHSTUM VON KIEFER UND FICHTE IM MISCHBESTAND

Im Folgenden werden die auf Basis der Literaturstudie und eigenen Untersuchungen gewonnenen Erkenntnisse zum Wachstum von Kiefer und Fichte im Rein- und Mischbestand zusammengefasst. Die wiedergegebenen Wirkmechanismen gelten dabei für ausgeglichene Konkurrenzverhältnisse zwischen Kiefer und Fichte auf

mittleren Standortbedingungen (Boden und Klima) (siehe hierzu auch Abschnitt *Entwicklungstypen* mit *Abbildung 15*). Entsprechende Standortbedingungen finden sich zum Beispiel in Teilen Deutschlands, Österreichs, Polens, Skandinaviens, des Baltikums und der Tschechischen Republik.

### 5.1 Bestandesproduktivität

Gegenüber dem Erwartungswert korrespondierender Reinbestände kommt es in Mischbeständen aus Kiefer und Fichte auf mittleren Standorten zu keinem veränderten Höhenwachstum des Gesamtbestandes (*Abbildung 11a*; i. V. m. *Abbildung 13a/b*). Kiefer und Fichte unterscheiden sich im Mischbestand aber weiterhin in ihrem altersbedingten Wachstumsgang (Kiefer frühkulminierend vs. Fichte spätkulminierend).

Auf dem genannten Standortspektrum liegt der Zuwachs von Kiefern-Reinbeständen (*Abbildung 11c*, linke Ordinate) unter dem von korrespondierenden Fichten-Reinbeständen (*Abbildung 11c*, rechte Ordinate). Die Mischung beider Baumarten erbringt im Vergleich zum Erwartungswert der korrespondierenden Reinbestände zwar Mehrzuwächse von etwa +4% bis +40%. Die Gesamtproduktivität von Fichten-Reinbeständen wird aber nur in den seltensten Fällen erreicht. Die Mehrzuwächse in den Kiefern-Fichten-Mischbeständen sind insbesondere auf Vorteile der Fichte in Mischung zurückzuführen. Die Kiefer trägt nur wenig oder kaum zum Mehrzuwachs auf Bestandesebene bei.

Die durch die schattentolerantere Fichte hervorgerufene größere Tiefe des Kronenraumes und die höhere Packungsdichte sind Ursachen für die gesteigerte Produktivität und Zuwachsresilienz der Mischbestände (siehe auch *Abbildung 12c*). Mit Blick auf die Packungsdichte beziehungsweise Tragfähigkeit wird nach bisherigen Untersuchungen weniger die Steigung der *self-thinning* Linie durch Mischung geändert als ihre Höhenlage (*Abbildung 11d*).

*Abbildung 11e* zeigt die Kombinationswirkung von höherer Dichte und Zuwachsresilienz in Mischbeständen aus Kiefer und Fichte. Gegenüber Dichteabsenkungen infolge von Durchforstungen oder natürlichen Störungen (Windwurf, Schneebruch, Borkenkäfer) sind Mischbestände im Zuwachs resilienter. Die höhere Bestandesdichte und vertikale Differenzierung führt dazu, dass Verluste in einer Schicht unter anderem durch Mehrzuwächse in einer anderen kompensiert werden können. Zudem bleibt der Zuwachs in Mischbeständen im fortgeschrittenen Alter länger auf höherem Niveau (*Abbildung 11b*). In dieser Altersphase sinkt der Zuwachs der Kiefer rasch ab, der Zuwachs des Mischbestandes wird aber durch den länger anhaltenden Zuwachs der Fichte stabilisiert. Die Mischung lässt also Höhenwachstum und Bonität unverändert, führt aber zu einer signifikanten Anhebung von Dichte, Gesamtwuchsleistung, Vorrat und SDI.

### 5.3 Bestandesstruktur

Aufgrund der Schattenverträglichkeit der Fichte und der Vorwüchsigkeit der Kiefer in der Jugend ist die

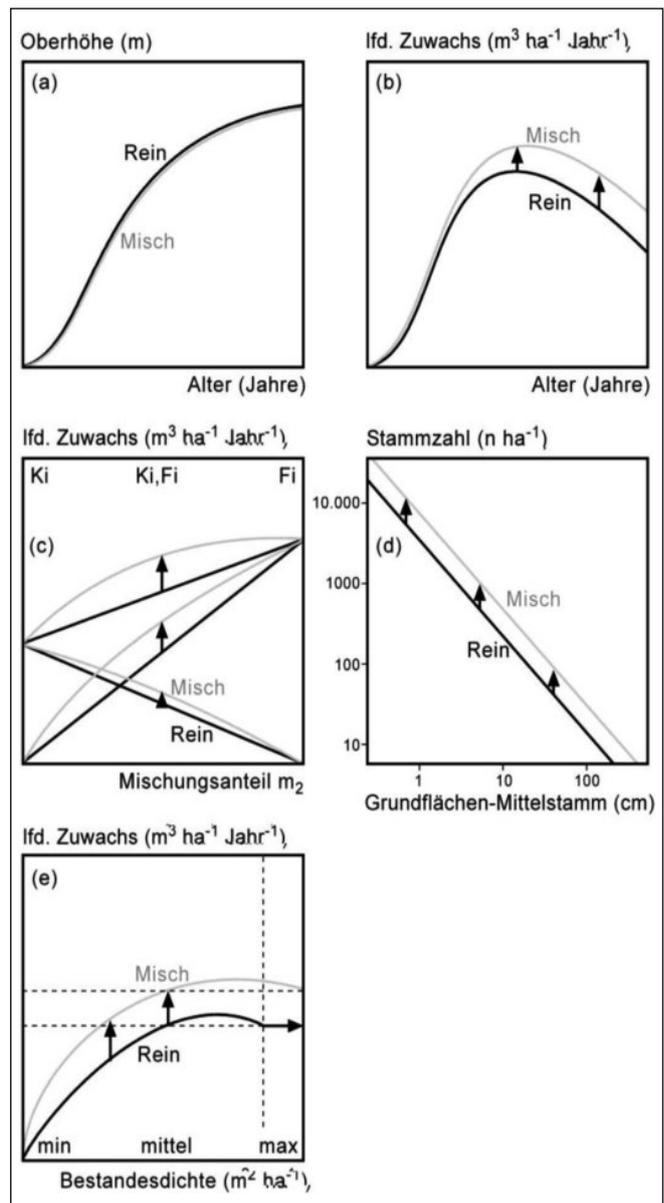


Abb. 11

Überblick über wichtige Produktivitätsgrößen von Mischbeständen (grau Linien) aus Kiefer und Fichte im Vergleich zum Erwartungswert korrespondierender Reinbestände (schwarze Linien). In Mischung sind dabei zu beobachten:

- (a) keine nachweisbare Veränderung der Oberhöhe;
- (b) Anhebung des laufenden Zuwachses, insbesondere im Alter;
  - (c) Mehrzuwachs im Mischbestand, insbesondere durch Vorteile der Fichte in Mischung;
- (d) Erhöhung der *self-thinning*-Linie, also der Bestandesdichte;
- (e) breiterer Sattel und höheres Niveau der Zuwachs-Dichte-Beziehung.

Overview regarding the most important stand-level reactions of Norway spruce and Scots pine in mixture (grey line) in comparison to the weighted mean of the corresponding monospecific stands (black line).

The following reactions can be observed in mixture:

- (a) no significant changes in the development of the dominant height;
- (b) increased and prolonged annual increment;
- (c) overyielding in mixture, especially of Norway spruce;
- (d) upward shift of the *self-thinning*-line, thus higher stand density at given diameter;
- (e) broader saddle and higher level of the density-growth-relationship.

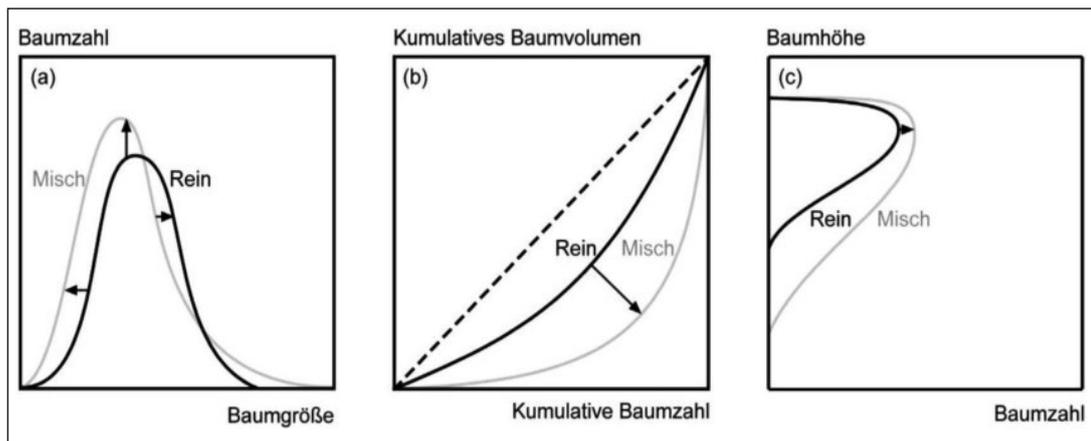


Abb. 12

Überblick über wichtige Verteilungsstrukturen von Mischbeständen (graue Linie) aus Kiefer und Fichte im Vergleich zum Erwartungswert von korrespondierenden Reinbeständen (schwarze Linie). In der zweiten Hälfte des Bestandeslebens (> 60 Jahren) resultiert die Mischung aus Kiefer und Fichte in:  
 (a) breiterer Größenverteilung, (b) ungleicheren Baumgrößen und (c) breiterer Höhenschichtung.

Size distributions in mixed stands of Scots pine and Norway spruce (grey lines) in comparison to the expected distributions (weighted mean) of corresponding monospecific stands (black lines). Species mixture leads to forest stands with  
 (a) wider size distribution, (b) unequal tree sizes and (c) wider height distribution.

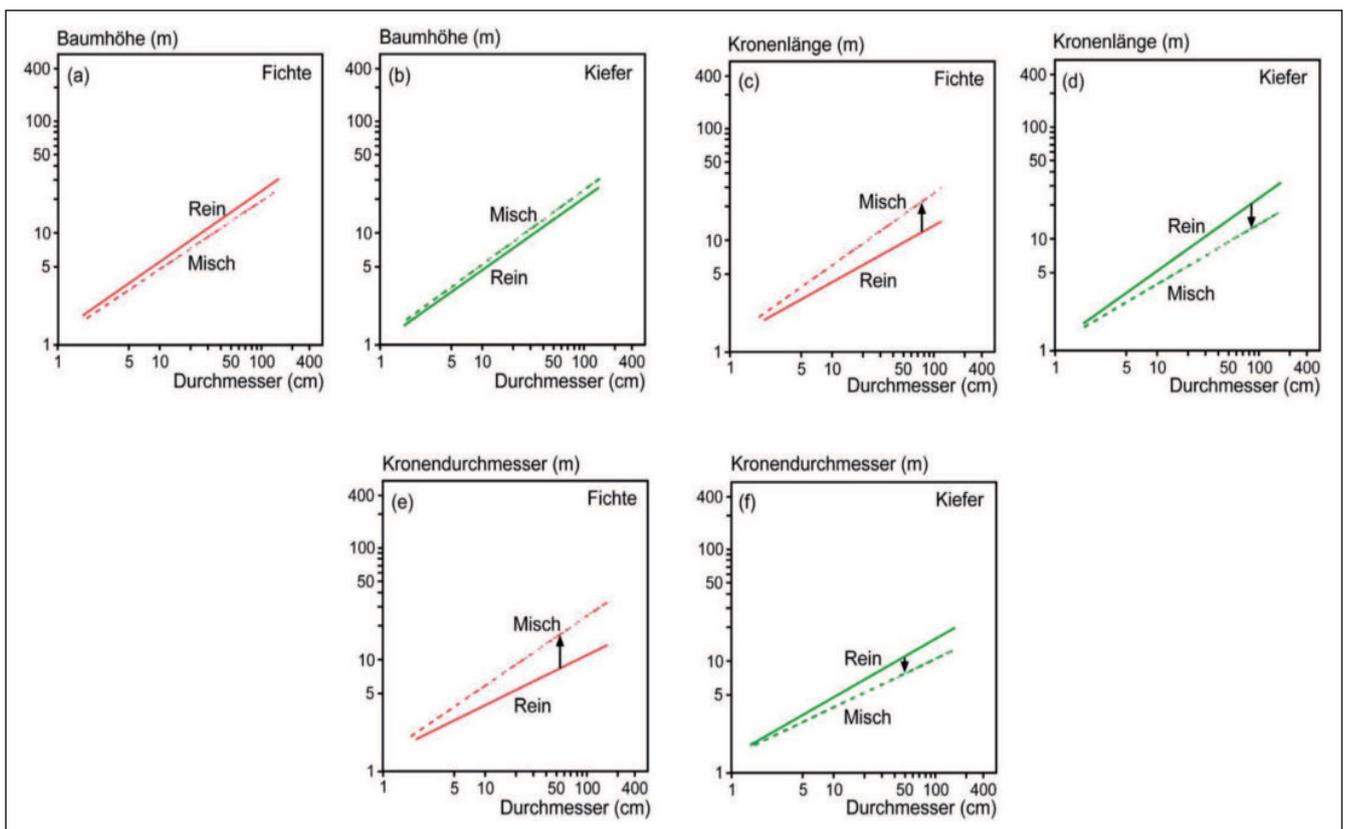


Abb. 13

Überblick über wichtige allometrische Beziehungen von Einzelbäumen in Rein- und Mischbeständen aus Kiefer (grün) und Fichte (rot): (a)/(b) die Beziehung von Durchmesser und Baumhöhe ändert sich bei beiden Baumarten nicht; die Kronenlänge der (c) Fichte nimmt bei gleichem Durchmesser zu, die der (d) Kiefer ab; der Kronendurchmesser der Fichte (e) nimmt bei gleichem Durchmesser zu, der der (f) Kiefer ab.

Schematic presentation of important allometric relationships of single trees in monospecific and mixed stands of Scots pine (green) and Norway spruce (red): (a)/(b) the relationship of diameter and tree height is not affected by species mixture; the length of the living crown of Norway spruce (c) is increasing, whereas the crown length of Scots pine (d) is decreasing; correspondingly the crown diameter of Norway spruce (e) is increasing at the cost of a decreasing crown diameter of Scots pine (f).

Größenverteilung in Mischbeständen in der zweiten Hälfte des Bestandeslebens (>60 Jahre) breiter (*Abbildung 12a*). Die Nischendifferenzierung bewirkt gegenüber dem Erwartungswert benachbarter Reinbestände darüber hinaus eine ungleichere Größenverteilung, mit zurückbleibenden aber lebensfähigen Fichten im Unter- und Zwischenstand sowie dominierenden Kiefern und Fichten im Oberstand (*Abbildung 12b*). Diese Aufweitung der Größenverteilung ist gleichbedeutend mit einer größeren Höhenstrukturierung (*Abbildung 12c*) und einem tieferen Kronenraum sowie einer höheren Kronenschirmflächensumme.

### 5.3 Baummorphologie

In der zweiten Hälfte des Bestandeslebens (>60 Jahre) zeigt sich auch auf Einzelbaumebene keine veränderte Höhenentwicklung der Baumarten in Rein- und Mischbestand (*Abbildung 13a/b*). Allenfalls zeigt sich eine leichte Tendenz zu stärkerer Abholzigkeit der Fichte im Mischbestand. Entsprechend haben Fichten im Mischbestand längere Kronen und größere Kronendurchmesser ausgebildet. Die Stämme der Kiefer bleiben in Mischung unverändert, die Kronen verlieren aber an Länge und Breite.

### 5.4 Entwicklungstypen

Alters- und standortübergreifend ist die Fichte durchschnittlich etwa +5% höher als die Kiefer. Abweichungen von diesem Durchschnittswert charakterisieren eine zunehmende oder nachlassende Konkurrenzkraft der Fichte (siehe *Abbildung 14* und Abschnitt 4).

Aufgrund der Konkurrenzrelation zwischen Kiefer und Fichte lassen sich die in *Abbildung 15* dargestellten Entwicklungstypen unterscheiden. Die Übergänge zwischen den drei Typen sind fließend, eine Kategorisierung erleichtert jedoch die Entwicklung und den Praxistransfer standortspezifischer waldbaulicher Vorgehensweisen.

In Beständen vom Typ Kie ≈ Fi unterscheiden sich Kiefer und Fichte zwar in der Jugend in der Höhenentwicklung, im fortgeschrittenen Bestandesalter gleichen sich die Höhen aber an, und die Arten koexistieren ohne schwerwiegende gegenseitige Beeinträchtigungen (*Abbildung 15*, Mitte). Solche Entwicklungsverläufe von Kiefer und Fichte sind in Mittel- und Nordeuropa grundsätzlich auf den meisten mäßig nährstoff- und wasser-versorgten schwach lehmigen oder tonigen Sanden möglich. Das Vorkommen auf reinen Sanden setzt voraus, dass entweder vergleichsweise hohe Vegetationszeitniederschläge verfügbar sind, oder die Bestände Anschluss an wasserführende Schichten haben (Grund, Stau- oder Hangwasser). Ansonsten stellen die reinen oder nur gering verlehmtten Sande den Übergang zum nachfolgenden Bestandestyp dar.

Auf nährstoffärmeren flachgründigen oder sandigen sowie sehr feuchten Standorten nimmt die Höhenwuchsleistung der Fichte stärker ab als jene der Kiefer, sodass die Kiefer von der Jugend an dominiert; es resultieren Bestände vom Typ Kie > Fi (*Abbildung 15*, links) (siehe hierzu auch Künstle, 1962; SCHULZE, 1972). Solche Bestandesformen finden sich insbesondere in niederschlagsarmen Leelagen der mittel- und nordeuropäischen Gebirgs- und Hügellandschaften sowie in subkon-

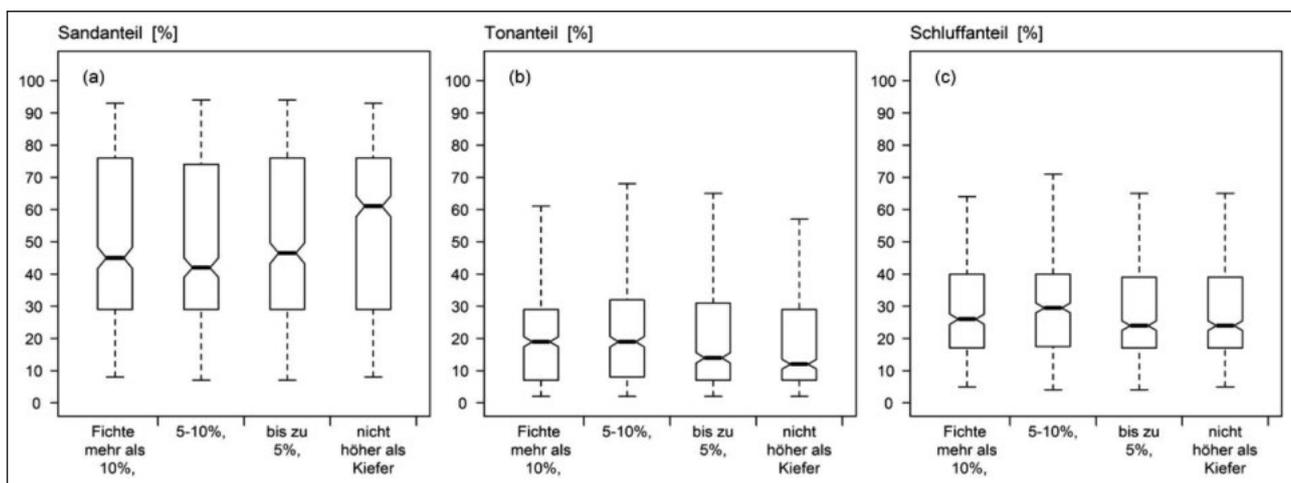


Abb. 14

Höhenrelation (Quantile) von Fichte und Kiefer in Mischung in Abhängigkeit von der Bodentextur; abgeleitet aus Höhenmessungen an Einzelbäumen an 2101 Inventurpunkten der permanenten Stichprobeninventur im Bayerischen Staatswald (Alter > 70 Jahre) (BAYERISCHE STAATSFORSTEN, 2015) und digitalen Standortinformationen (LWF, 2016). Dargestellt ist die Veränderung der Höhenrelation in Abhängigkeit vom (a) Sand-, (b) Ton- und (c) Schluffanteil.

Height relation (quantiles) of Norway spruce and Scots pine in mixture, derived from height measurements on single trees on 2101 permanent inventory plots in the Bavarian Federal Forest (Age > 70 years) (BAYERISCHE STAATSFORSTEN, 2015) and digital soil information (LWF, 2016). Displayed is the change of the height relation due to a change in soil properties, represented by the share of (a) sand, (b) clay and (c) silt.

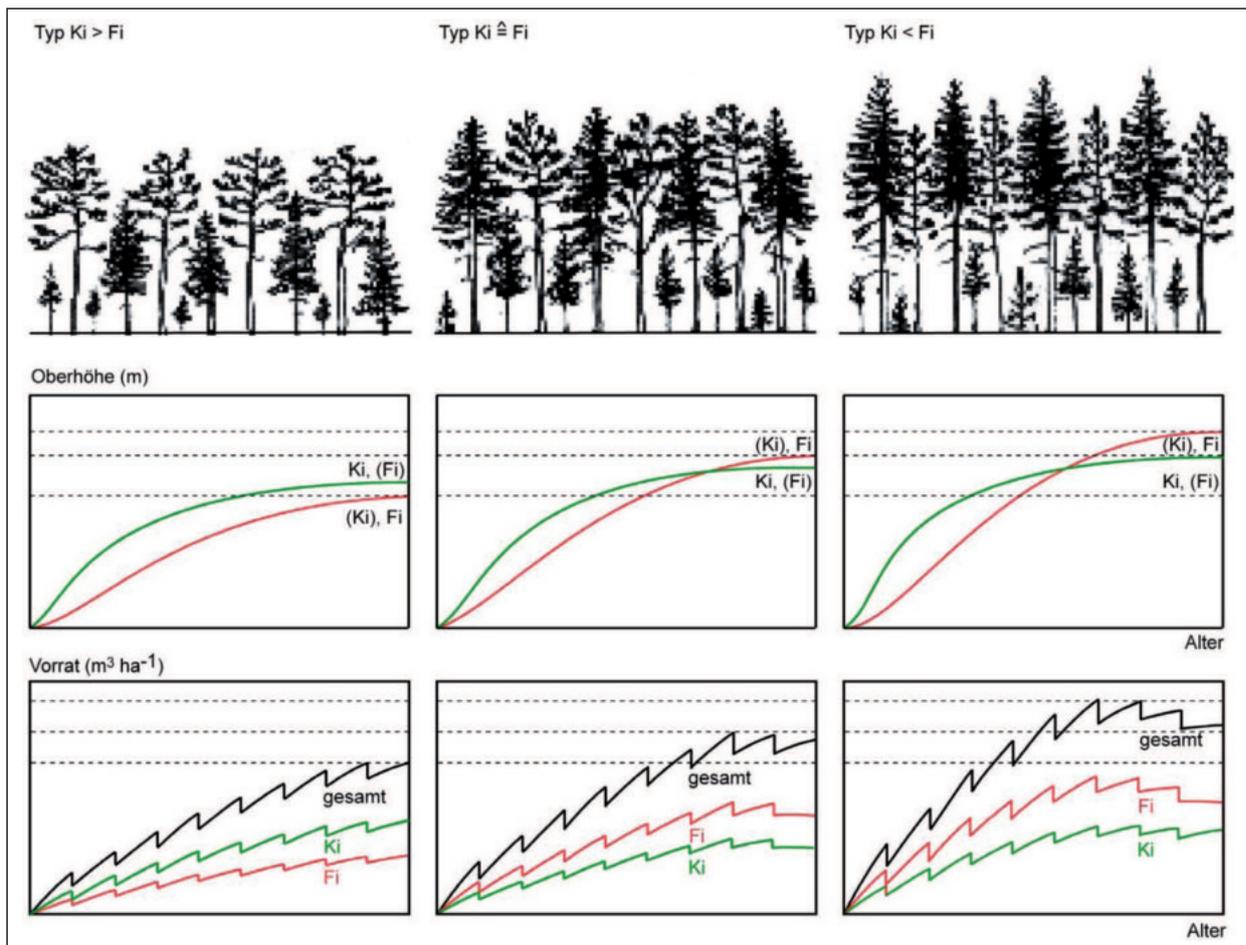


Abb. 15

Überblick über Konkurrenzverhältnisse in Kiefern-Fichten-Mischbeständen in Anlehnung an die Arbeiten von SCHILLING (1925), SCHULZE (1972) und SCHWAPPACH (1909). Danach können Standortbedingungen unterschieden werden, in denen die Kiefer der Fichte aufgrund ungünstiger Nährstoffausstattung und/oder Wasserverfügbarkeit überlegen ist (Typ  $Kie > Fi$ ), Kiefer und Fichte eher gleichwüchsig sind (Typ  $Kie \approx Fi$ ) und die Kiefer der Fichte aufgrund günstiger Standortbedingungen unterlegen ist (Typ  $Kie < Fi$ ) (von links nach rechts). Die Konkurrenzverhältnisse determinieren den Bestandesaufbau (oben), die Alters-Höhen-Verläufe (Mitte) und die Entwicklung der Bestandesvorräte (unten).

Schematic presentation of different stand types of Scots pine-Norway spruce mixtures referring to SCHILLING (1925), SCHULZE (1972) and SCHWAPPACH (1909): Sites can be distinguished in poor sites with a superiority of Scots pine over Norway spruce (Type  $pi > sp$ ), average growing conditions leading to equality between the two species (Type  $pi \approx sp$ ) and finally richer sites with an inferiority of Scots pine (Type  $pi < sp$ ) (from left to right). The resulting different competition regimes influence stand structure (top), age related height (middle) and standing timber volume (bottom).

tinentalen und kontinentalen Wuchsräumen in Polen, Weißrussland, Litauen, Lettland und Finnland, in denen die Konkurrenzkraft der Kiefer zunimmt (siehe u. a. BIELAK et al., 2014; EKÖ et al., 2008; KASA, 1975; NILSSON et al., 2012; ZHANG, 2012).

Vom gleichaltrigen Bestandestyp  $Kie > Fi$  unterscheidet sich der Kiefern-Reinbestand ( $Kie_{Fi}$ ) mit deutlich jüngeren Fichten-Unterwuchs (nicht in *Abbildung 15* dargestellt) (siehe hierzu u. a. SCHILLING, 1925; SCHWAPPACH, 1914; WIEDEMANN, 1951). Solche Kiefernreinbestände mit jüngeren, mehr oder weniger stammzahlreichen Fichten-Unterwuchs finden sich im Gegensatz zum gleichaltrigen Typ  $Kie > Fi$  ab dem Stangenholz-

stadium auf fast allen Standorten wieder. Die Auswirkungen auf den Kiefernhauptbestand (Wasser-, Nährstoff- und Kronenkonkurrenz) und die erforderlichen waldbaulichen Maßnahmen hängen dabei stark von den jeweiligen Standortbedingungen ab.

Auf feuchteren und nährstoffreicheren in der Regel lehmigeren Standorten bildet sich der Entwicklungstyp  $Kie < Fi$  aus (*Abbildung 15*, rechts). In diesem Typ dominiert die Fichte die Höhenentwicklung deutlich früher im Bestandesleben (ab ca. 50–70 Jahren), unter besonders günstigen Bedingungen in Mitteleuropa zum Teil sogar bereits ab der frühesten Jugend (KASA, 1975; KÜNSTLE, 1962; SCHULZE, 1972; WIEDEMANN, 1951). Mit

zunehmender Höhenüberlegenheit der Fichte gerät die Kiefer unter Lichtkonkurrenz und wird in ihrer seitlichen Kronenentwicklung eingeengt, was schließlich zu ihrem Ausfall führen kann.

## 6. KONSEQUENZEN FÜR WALDBAULICHES HANDELN

Ebenso wie die Wirkmechanismen und Entwicklungstypen gelten auch die folgenden Konsequenzen für die waldbauliche Behandlung nur für solche Wuchsräume, in denen unter gegenwärtigen und auch zukünftig veränderten klimatischen Bedingungen ein forstlich relevantes Wachstum von Kiefer und Fichte möglich ist. Mit Blick auf den prognostizierten deutlichen Temperaturanstieg und den gleichzeitig nur geringen Anstieg der Jahresniederschläge sowie die anhaltende standörtliche Verbesserung nach Aufgabe der Streunutzung und den Rückgang der Schwefeldeposition ist, gerade in Süddeutschland und in Teilen Tschechiens mit einem natürlichen Rückgang der derzeit noch vergleichsweise hohen Anteile von Kiefern-Fichten-Mischbeständen zu rechnen. Die damit einhergehenden Arealverluste der Kiefern-Fichten-Mischbestände in Mitteleuropa erscheinen vor dem Hintergrund möglicher Zugewinne in den borealen Breiten als vergleichsweise gering. Wie jüngste Veröffentlichungen und Versuchsanlagen zeigen, wird das praktische und wissenschaftliche Interesse an dieser Baumartenmischung gerade in den borealen Breiten auch in den kommenden Jahrzehnten anhalten (siehe unter anderem DRÖSSLER et al., 2015; FELTON et al., 2016; HAASE et al., 2015).

Aus wirtschaftlicher und forstpraktischer Sicht dürfte gerade der Entwicklungstyp  $Kie \approx Fi$  (Abbildung 15, Mitte) von größtem Interesse sein. Beim diesem Entwicklungstyp dienen waldbauliche Eingriffe gerade in der Jugendphase der Steuerung der Mischungsanteile von Kiefer und Fichte. Solche Eingriffe können den Wuchsraum und die Größenentwicklung der einen oder anderen Art fördern, sind jedoch nicht für den Erhalt der Arten im Bestandesgefüge notwendig. Bei einer Artmischung im Verhältnis von 50/50 kann die Anzahl von Zukunftsbäumen (Z-Bäumen) aufgrund der höheren Tragfähigkeit der Mischbestände etwas über dem Mittelwert der beiden Arten im Reinbestand liegen. Orientiert man sich beispielsweise an Z-Baumzahlen der Bayerischen Staatsforsten (BAYERISCHE STAATSFORSTEN, 2009, 2014) von  $150 \text{ N ha}^{-1}$  bei Kiefer und  $100 \text{ N ha}^{-1}$  Fichte erscheinen Größenordnungen von 125–140 Bäumen im Mischbestand möglich.

Ferner erlaubt der Entwicklungstyp  $Kie \approx Fi$  bis ins fortgeschrittene Bestandesalter relativ hohe Bestandesgrundflächen und erbringt aufgrund der komplementären Zuwachsverläufe von Kiefer (früh-kulminierend) und Fichte (spät-kulminierend) einen lang anhaltenden und erst spät rückläufigen Volumenzuwachs (s. hierzu a. ERTELD, 1986, S. 208). Die ohne Zuwachsverluste möglichen hohen Grundflächenhaltungen führen aber letztlich zu Belichtungsverhältnissen, die fast ausschließlich die Verjüngung von schattentoleranten Arten begünstigen. Mit Blick auf die künstliche Einbringung schatten-

und klimatoleranter Baumarten wie zum Beispiel von Buche oder Tanne kann dies durchaus erwünscht sein. Ein spontaner ungeplanter Bestockungswechsel hin zu Fichten-Reinbeständen mit nur noch geringer Kiefern-beteiligung erscheint dahingegen auf trockeneren sandigen Standorten in Mitteleuropa angesichts der prognostizierten klimatischen Veränderungen wenig angebracht. Auf solchen Standorten sollte stattdessen alternativ ein gänzlicher Wechsel zu klimatoleranten Baumarten wie zum Beispiel der Eiche stattfinden oder alternativ baumartenreichere Mischbestände mit hoher Kiefern-beteiligung etabliert werden. Hierzu müssen Belichtungs- und Bodenverhältnisse geschaffen werden, die auch eine Verjüngung der Kiefer ermöglichen.

Auch beim Entwicklungstyp  $Kie > Fi$  (Abbildung 15, links) sind die Rollen der beiden Baumarten klar vorgegeben: Eingriffe zugunsten der einen oder anderen Baumart können deren Größenentwicklung steigern, sind aber nicht für den Erhalt der charakteristischen Dominanz der Kiefer im Oberstand und der Fichte im Zwischen- und Unterstand erforderlich. Z-Baumzahlen orientieren sich eher an den Vorgaben für Kiefern-Reinbestände. Zur Frage der klimatoleranten Folgebestockungen gelten dieselben Überlegungen wie beim Bestandestyp  $Kie \approx Fi$ , wenngleich im Entwicklungstyp  $Kie > Fi$  aufgrund der geringeren Leistung der Fichte ein gänzlicher Bestockungswechsel oder eine neuerlich kieferndominierte Folgebestockung sinnvoll erscheint.

Demgegenüber dürfte die Kiefer beim Entwicklungstyp  $Kie < Fi$  (Abbildung 15, links) ohne kontinuierliche Förderung im Mischungsanteil abnehmen oder ganz ausscheiden. Hier müssen Fichten im Umfeld der Kiefern entnommen werden, wenn diese bis in die Altersphase erhalten bleiben sollen. Das verursacht Grundflächenabsenkungen und Zuwachsreduktionen zu Lasten der Fichte, die aber durch die im Altersstadium eher reaktionsträge Kiefer kaum mehr kompensiert werden können. Folgebestockungen auf Standorten des Bestandestyp  $Kie < Fi$  sollten nur noch geringe Anteile der dort vergleichsweise konkurrenzschwachen Kiefer umfassen. Angebrachter erscheinen Mischbestände aus Buche, Fichte, Douglasie und im Übergang zu den Mittelgebirgen ergänzend auch mit Tanne.

## 8. ZUSAMMENFASSUNG

Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Fichte (*Picea abies* (KARST.) L.) nehmen zusammen ungefähr ein Viertel der Europäischen Waldfläche ein. Etwa 80% davon sind Reinbestände. Auf immerhin rund 8,5 Mio. ha (20%) kommen die beiden Baumarten gemeinsam in Mischung vor. Gemessen an der großen Flächenrelevanz ist der Wissensstand über diese Artmischung vergleichsweise gering. Deshalb wurden im vorliegenden Aufsatz die Bedingungen für die Vergesellschaftung beider Baumarten in Europa und ihre Interaktionen im Mischbestand recherchiert und durch die Auswertung von Probeständen in Süd- und Norddeutschland sowie von Inventurdaten in Süddeutschland ergänzt. Dies erbrachte ein vertieftes Verständnis zum Wachstum von Kiefer und Fichte in Mischung und die Wissensgrundlage für

eine zielorientierte waldbauliche Steuerung in Abhängigkeit von der standortspezifischen Konkurrenzrelation der beiden Baumarten.

Neben den bekannten Unterschieden in der natürlichen Verbreitung von Kiefer (boreal, kontinental; trocken/feucht, nährstoffarm) und Fichte (boreal, montan; feucht, nährstoffreicher) ist für die Mischung der beiden Baumarten vor allem ihre funktionelle und strukturelle Komplementarität von Bedeutung. Kiefer und Fichte ergänzen sich insbesondere in der Lichtökologie und Wuchsgeschwindigkeit (lichtbedürftig schnellwachsend vs. schattenertragend langsamwüchsig), in der Kronen- und Wurzelform (breitkronig und tiefwurzelnd vs. schmalkronig und flachwurzelnd), und in der Trockenheitsresistenz (isohydrisch, weniger trockenheitssensitiv vs. isohydrisch, stärker trockenheitssensitiv).

Auf Standorten mittlerer Wasser- und Nährstoffversorgung, wo Kiefer und Fichte dauerhaft gemeinsam in der Bestandeshaupthschicht vertreten sind, zeigen sich folgende ertragskundliche Merkmale: In der Größenentwicklung ist die Kiefer der Fichte in der Jugendphase überlegen. Im weiteren Verlauf unterscheiden sich Oberhöhe und Durchmesser der stärksten Bäume des Mischbestandes allerdings nicht vom gewichteten Mittel der Reinbestände. Mischbestände übertreffen Reinbeständen aber in der maximalen Bestandesdichte, charakterisiert durch Baumzahl (+25%), Bestandesgrundfläche (+10%), Stand Density Index (+10%) und Derbholtzvorrat (+8%). Mischbestände können Reinbestände auch im Volumenzuwachs (+4–40%) übertreffen. Die Dichte-Zuwachs-Beziehung kann ein höheres Niveau und einen breiteren Sattel haben als in Reinbeständen, sodass Dichteabsenkungen in Folge von waldbaulichen Eingriffen oder anderen Störungen durch Zuwachsreaktionen des verbleibenden Bestandes kompensiert werden können. Dazu dürfte auch die im Mischbestand signifikant höhere Summe der Kronenschirmflächen beitragen (+40%).

Die Spreitung der Baumdimension (Baumdurchmesser, Höhe, Volumen) ist im Mischbestand größer und die Verteilung der Größen und Größenzuwächse ungleicher als im Reinbestand. In Mischung verbreitern und verlängern sich die Kronen der Fichte (+10%) zulasten der Kiefer (–5%) (Abbildung 9). Die Kiefernstämme weisen in der Jugend geringere Schlankheitsgrade als im Reinbestand auf, während die Fichtenstämme in der Höhen-Durchmesserrelation (h/d-Wert) zunächst zunehmen. Diese Unterschiede gleichen sich im weiteren Altersverlauf allerdings wieder aus.

Trockenheit reduziert den Grundflächenzuwachs der Fichte (–38%) stärker und länger als jenen der Kiefer (–18%) (Abbildung 4). Mischung mindert und kompensiert dabei den Trockenstress der Fichte, so dass die Zuwachseinbußen in Mischbeständen geringer ausfallen als in Reinbeständen. Durch Mischung beider Arten können die Produktivität, Stabilität und Resistenz gegenüber Trockenheit erhöht werden.

Die waldbauliche Behandlung hängt von den Wuchsrelationen zwischen beiden Arten ab, die je nach Größenrelationen den drei Kategorien  $Kie > Fi$ ,  $Kie \approx Fi$ ,  $Kie < Fi$  zugeordnet werden können. Beide Arten ergän-

zen sich, wenn sie etwa ähnliche Konkurrenzkraft besitzen ( $Kie \approx Fi$ ). Alle anderen Wuchsrelationen erfordern einen hohen und fraglichen Aufwand, um die Mischung dauerhaft zu erhalten.

## 9. SUMMARY

Title of the paper: *Mixed-species stands of Scots pine (Pinus sylvestris L.) and Norway spruce (Picea abies (KARST.) L.): Ecology, yield, and silvicultural treatment.*

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (KARST.) L.) cover around one fourth of European forest land (Fig. 2). Approximately 80% of this area is covered by pine- and spruce-dominated monospecific stands. About 8.5 million hectares (20%) are covered by mixed stands of the two species together. In relation to the present occurrence of Scots pine and Norway spruce the state of knowledge concerning their association in mixture is rather low. Hence we reviewed the species-specific characteristics for an association in mixed stands (Tab. 2). We complemented this overview by an evaluation of own data from temporary experimental plots and forest inventories. This resulted in an extended knowledge base for adopted silvicultural regulations depending on the site-specific competitiveness of both species (Fig. 11, 12, 13, 15).

Beyond the well-known differences in the natural distribution of Scots pine (boreal, continental; dry/wet, oligotrophic) and Norway spruce (boreal, montane; moist, mesotrophic) the beneficial mixture of both is based on their complementarity. Scots pine and Norway spruce complement each other especially in their light ecology and growth velocity (light demanding early successional species vs. shade tolerant late successional species), crown and root structure (wide crown and deep root versus slim crown and shallow root), and in their reaction on drought (isohydric, less drought sensitive vs. isohydric, more drought sensitive) (refer to Tab. 2).

On sites with medium water and nutrient supply, where Scots pine and Norway spruce can coexist in the main canopy, we found the following stand characteristics: In size growth (mean height and diameter) pine is ahead of spruce in the early stand development phase; however, mean height and diameter of mature mixed stands in total equal the weighted mean of the monocultures. Mixed stands exceed monocultures in the maximum stand density, quantified by tree number (+25%), stand basal area (+10%), Stand Density Index (+10%) or standing volume (+8%). In the same way the volume growth (+5%) can be higher in mixed compared to monospecific stands (Fig. 4). The density-growth-relationship (Fig. 5) can reach a higher level and have a broader saddle than in monocultures, so that density reductions by silvicultural interferences or other disturbances can be compensated by the remaining stand over a wider range of stand densities. This may be caused by a significantly higher crown projection area in mixed compared with pure stands.

The range of tree sizes (stem diameter, height, and volume) is wider and the distribution more evenly dispersed (Fig. 6). Nevertheless the share of standing tim-

ber volume in mixtures is more unevenly distributed at the favor of the tall trees (Fig. 8). In mixture crown width and length of spruce expand (+10%) on the expense of pine (-5%) (Fig. 9). In mixture Scots pine stems show a reduced slenderness in an early phase of stand development, whereas the h/d-ratio of spruce at first increases in mixture. These differences settle in the course of the further stand development.

Drought reduces growth of spruce (-38%) much stronger and longer compared to pine (-18%). Mixture reduces drought stress of both species, so that the increment losses at the stand level are lower than in monocultures (Fig. 4).

Mixing of pine (pi) and spruce (sp) can increase productivity, stability and resistance to drought events. Silvicultural options in mixed stands of Norway spruce and Scots pine depend strongly on the site-dependent competitiveness of both species. According to the competitive relation between pine and spruce three categories can be assigned:  $pi > sp$ ,  $pi \approx sp$ ,  $pi < sp$  (Fig. 15). Both species complement each other when of equal relative competitive strength ( $pi \approx sp$ ), on all other sites silvicultural input of questionable intensity is required to maintain them in mixture.

## 10. RÉSUMÉ

Titre de l'article: *Peuplements mélangés de pin sylvestre (Pinus sylvestris L.) et d'épicéa (Picea abies (Karst.) L.). Écologie, production et gestion sylvicole.*

Le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et l'épicéa (*Picea abies* (KARST.) L.) occupent ensemble environ un quart de la surface forestière européenne (Fig. 2). Environ 80% de cette surface sont occupés par des peuplements monospécifiques. Sur 8,5 millions d'hectares (20%) ces deux espèces ligneuses apparaissent en peuplements mélangés. Comparé à la grande étendue de cette surface, l'état des connaissances sur ce mélange ligneux est faible. Pour cette raison, les conditions de socialisation des deux espèces ligneuses et leurs interactions en peuplement mélangé ont fait l'objet de recherches dans le travail présenté ici (Tableau 2) et ont été complétées par l'exploitation de données de parcelles de recherche dans le sud et le nord de l'Allemagne, ainsi que de données d'inventaire dans le sud de l'Allemagne. Cela a permis une compréhension approfondie sur la croissance du pin sylvestre et de l'épicéa en mélange et a également permis d'établir la base de connaissance pour un contrôle de la sylviculture en lien avec la relation de concurrence stationnelle spécifique pour les deux espèces ligneuses. (Fig. 11, 12, 13, 15).

À côté des différences connues dans la répartition naturelle entre le pin sylvestre (boréal, continental; sec/humide, pauvre en éléments nutritifs) et l'épicéa (boréal, montagnard; humide, plus riche en éléments nutritifs), la complémentarité fonctionnelle et structurelle de ces deux espèces ligneuses est essentielle pour le mélange. Le pin sylvestre et l'épicéa se complètent en particulier au niveau de l'écologie lumineuse et de la vitesse d'accroissement (besoins de lumière, croissance rapide, vs. supportant l'ombre, croissance lente)

(Tableau 2 et 3), au niveau de la forme de la couronne et de celle des racines (couronne large et racines profondes, vs. couronne étroite et racines moins profondes), et au niveau de la résistance à la sécheresse (isohydrique, peu vulnérable à la sécheresse, vs. isohydrique, plus fortement vulnérable à la sécheresse).

Sur des stations moyennement approvisionnées en eau et en substances nutritives où le pin sylvestre et l'épicéa sont représentés ensemble de manière pérenne dans la strate principale du peuplement, apparaissent les critères de production suivants: au niveau du développement de sa taille, le pin sylvestre devance l'épicéa dans la phase de jeunesse. Ensuite, la hauteur dominante et le diamètre des arbres les plus gros du peuplement mélangé ne se distinguent pas des moyennes évaluées dans les peuplements monospécifiques. Cependant, les peuplements mélangés dépassent les peuplements monospécifiques au niveau de la densité maximale du peuplement, caractérisée par le nombre d'arbres (+25%), la surface terrière du peuplement (+10%), l'indice de densité de peuplement (+10%) et le volume sur pied de bois fort (+8%). Les peuplements mélangés peuvent également dépasser les peuplements monospécifiques au niveau de l'accroissement en volume (+5%). La relation accroissement-densité peut avoir un niveau plus élevé et une plus grande étendue que dans les peuplements monospécifiques, si bien que des diminutions de densité consécutives à des interventions sylvicoles ou autres perturbations dues à des réactions d'accroissement du peuplement restant, peuvent être compensées (Fig. 5). Pour cela, la somme significativement plus importante en peuplements mélangés, des surfaces de projection des couronnes pourrait y contribuer (+40%). La dispersion des dimensions (diamètre, hauteur, volumes) est plus large en peuplement mélangé; la répartition des dimensions et des accroissements est plus différenciée en peuplement monospécifique qu'en peuplement mélangé (Fig. 6 et 8). En mélange, les couronnes d'épicéa s'élargissent et s'allongent (+10%) au détriment du pin sylvestre (-5%) (Fig. 9). Les tiges de pin sylvestre présentent des coefficients d'élancement plus réduits dans la période de la jeunesse qu'en peuplement monospécifique, tandis que les tiges d'épicéa augmentent tout d'abord au niveau du rapport hauteur-diamètre (rapport h/d). Ces différences s'atténuent toutefois ensuite dans le courant de leur vie, avec l'âge.

La sécheresse réduit l'accroissement de la surface terrière de l'épicéa (-38%) plus fortement et plus longtemps que celui de la surface terrière du pin sylvestre (-18%) (Fig. 4). Le mélange diminue et compense le stress hydrique de l'épicéa si bien que les pertes d'accroissement en peuplements mélangés sont moins importantes qu'en peuplement monospécifique. La productivité, la stabilité et la résistance à la sécheresse peuvent être augmentées par le mélange des deux espèces ligneuses.

L'action sylvicole dépend des relations d'accroissement entre les deux espèces qui peuvent être classées selon des relations de tailles en trois catégories: pin sylvestre > épicéa, pin sylvestre  $\approx$  épicéa, pin sylvestre < épicéa (Fig. 15). Les deux espèces ligneuses se complètent si

elles possèdent une force concurrentielle relativement identique (pin sylvestre  $\approx$  épicéa). Toutes les autres relations d'accroissement exigent une dépense élevée et contestable pour maintenir le mélange de manière pérenne.

## 11. DANKSAGUNG

Wir danken unseren Kollegen Dr. PETER BIBER, GERHARD SCHÜTZE und ULRICH KERN für die Unterstützung bei der Datenaufbereitung und -analyse. Den Mitarbeitern und Kollegen der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft danken wir für die Unterstützung bei der Beschaffung, Aufbereitung und Auswertung der Daten zu Boden, Klima und Baumartenvorkommen. Dem Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Bayerische Forstverwaltung) danken wir für die Projektförderung und den Bayerischen Staatsforsten für die Bereitstellung der Daten der Stichprobeninventur und für die Bereitstellung der Untersuchungsflächen und -bäume sowie für die personelle Unterstützung. Hierfür danken wir auch den Niedersächsischen Landesforsten, der Stadt Alzenau und dem Privatforstbetrieb Dickow, vertreten durch die Niedersächsische Landwirtschaftskammer. Abschließend danken wir zwei anonymen Gutachtern für ihre wertvollen Hinweise zur Überarbeitung des Manuskripts. In diesem Zusammenhang danken wir auch Dr. HEINZ UTSCHIG, Bayerische Staatsforsten, und Dr. CHRISTIAN WIPPERMANN, Fürst zu Oettingen-Spielberg'sche Verwaltung, für die kritische Durchsicht einer ersten Fassung des Manuskripts.

## 12. LITERATUR

- AGESTAM, E. (1985): En produktionsmodell för blandbestånd av tall, gran och björk i Sverige. Garpenberg, Sweden (Sveriges Lantbruksuniversitet Rapportser, 91-576-2528-x, 0348-7636).
- ALTENKIRCH, W., C. MAJUNKE und B. OHNESORGE (2002): Waldschutz auf ökologischer Grundlage. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.
- ASSMANN, E. (1961): Waldetragskunde. Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. München, Bonn, Wien: BLV Verlagsgesellschaft.
- ASSMANN, E. und F. FRANZ (1963): Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern, mittleres Ertragsniveau. In: Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (StMELF) (Hg.): Hilfstafeln für die Forsteinrichtung, S. 334.
- AUGUSTO, L., J. RANGER, D. BINKLEY und A. ROTHE (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility (59). In: Annals of Forest Science (3), S. 233–253.
- AUSSENAC, G. (1968): Interception des précipitations par le couvert forestier. In: Annales des sciences forestiers (3), S. 135–156.
- BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (LWF) (2016a): Bayerisches digitales Standortinformationssystem BaSIS.
- BAYERISCHE LANDESANSTALT FÜR WALD UND FORSTWIRTSCHAFT (LWF) (2016b): Vergleichende Analyse langjähriger Messreihen zur Stoffdeposition unter Kiefer und Fichte an den Bayerischen Waldklimastationen. (unveröffentlichte Auswertung).
- BAYERISCHE STAATSFORSTEN (BAYSF) (2015): Daten der Stichprobeninventur im Bayerischen Staatswald.
- BECK, J., E. DIETZ und W. FALK (2012): Digitales Standortinformationssystem für Bayern (19). In: LWF-aktuell (87), S. 20–23.
- BERG, B. (2000a): Initial rates and limit values for decomposition of Scots pine and Norway spruce needle litter. A synthesis for N-fertilized forest stands: NRC Research Press (30). In: Canadian Journal of Forest Research (1), S. 122–135, zuletzt geprüft am 09.06.2016.
- BERG, B. (2000b): Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils (133). In: Forest Ecology and Management (1–2), S. 13–22.
- BERG, B. und C. MCCLAUGHERTY (2003): Plant litter. Decomposition, humus formation, carbon sequestration. Third edition.
- BIELAK, K., M. DUDZINSKA und H. PRETZSCH (2014): Mixed stands of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and Norway spruce [*Picea abies* (L.) KARST] can be more productive than monocultures. Evidence from over 100 years of observation of long-term experiments (23). In: Forest Systems (3), S. 573–589.
- BOHN, U., R. NEUHÄUSL, G. GOLLUB, Z. NEUHÄUSLOVÁ und et al. (2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas. Münster: Landwirtschaftsverlag.
- BRÉDA, N., A. GARNIER und G. AUSSENAC (2004): La Sécheresse de 2003 dans le contexte climatique des 54 dernières années. Analyse écophysiological et influence sur les arbres forestiers. In: Revue Forestière Française (2), S. 109.
- BROWN, A. (1992): Functioning of mixed-species stands at Gisburn, NW England. In: M. CANNELL, D. MALCOLM und P. ROBERTSON (Hg.): The ecology of mixed-species stands of trees. Oxford: Blackwell.
- BRUS, D. J., G. M. HENGEVELD, D. J. J. WALVOORT, P. W. GOEDHART, A. H. HEIDEMA, G. J. NABUURS und K. GUNIA (2012): Statistical mapping of tree species over Europe (131). In: European Journal of Forest Research (1), S. 145–157.
- CHRISTMANN (1939): Der Kiefern-Fichten-Mischbestand. Ertragstafel 1939, I. Ertragsklasse. In: E. WIEDEMANN. Ertragstafeln der wichtigen Holzarten bei verschiedener Durchforstung sowie einiger Mischbestandsformen. Hannover. Verlag Schaper.
- CIENCIALA, E., J. KUČERA, A. LINDROTH, J. ČERMÁK, A. GRELE und S. HALLDIN (1997): Canopy transpiration from a boreal forest in Sweden during a dry year (86). In: Agricultural and Forest Meteorology (3), S. 157–167.
- DEUTSCHER VERBAND FORSTLICHER FORSCHUNGSANSTALTEN (DVFFA) (1926): Anleitung zur Ausführung von Untersuchungen in gemischten Beständen (48). In: Forstwissenschaftliches Centralblatt (11), S. 813–816.
- DIRNBERGER, G. F. und H. STERBA (2014): A comparison of different methods to estimate species proportions by area in mixed stands (23). In: Forest Systems (3), S. 534.

- DRÖSSLER, L., R. ÖVERGAARD, P. M. EKÖ, P. GEMMEL and H. BÖHLENIUS (2015): Early development of pure and mixed tree species plantations in Snogeholm, southern Sweden: Taylor & Francis (30). *In: Scandinavian Journal of Forest Research* (4), S. 304–316.
- EKÖ, P.-M., U. JOHANSSON, N. PETERSSON, J. BERGQVIST, B. ELFVING und J. FRISK (2008): Current growth differences of Norway spruce (*Picea abies*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and birch (*Betula pendula* and *Betula pubescens*) in different regions in Sweden: Taylor & Francis (23). *In: Scandinavian Journal of Forest Research* (4), S. 307–318.
- ELLENBERG, H. und C. LEUSCHNER (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen – in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6., vollständig neu bearb. und erweit. Aufl. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.
- ERTELD, W. (1986): Grundriss der Kiefernwirtschaft. Hg. v. Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Universität München. München.
- EUFORGEN (2009a): Distribution map of Norway spruce (*Picea abies*): EUFORGEN. Online verfügbar unter [www.euforgen.org](http://www.euforgen.org).
- EUFORGEN (2009b): Distribution map of Scots pine (*Pinus sylvestris*): EUFORGEN. Online verfügbar unter [www.euforgen.org](http://www.euforgen.org).
- FELTON, A., U. NILSSON, J. SONESSON, A. FELTON, J.-M. ROBERGE and T. RANIUS et al. (2016): Replacing monocultures with mixed-species stands. Ecosystem service implications of two production forest alternatives in Sweden: Springer Netherlands (45). *In: Ambio* (2), S. 124–139.
- FINÉR, L., H. S. HELMISAARI, K. LÖHMUS, H. MAJDI, I. BRUNNER and I. BØRJA et al. (2007): Variation in fine root biomass of three European tree species. Beech (*Fagus sylvatica* L.), Norway spruce (*Picea abies* L. KARST.), and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.): Taylor & Francis (141). *In: Plant Biosystems – An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* (3), S. 394–405.
- GAYER, K. (1886): Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft. Berlin: Paul Parey.
- GUTTENBERG, A. VON, R. FRAUENDORFER, J. MARSCHALL und J. STERBA (1896, 1960, 1974): Ertragstafel Fichte Weittra. *In: Österreichischer Forstverein* (Hg.): Hilfstafeln für die Forsteinrichtung. Wien: Österreichischer Agrarverlag.
- HAASE, J., B. CASTAGNEYROL, J. CORNELISSEN, C. HANS, J. GHAZOUL, J. KATTGE and J. KORICHEVA et al. (2015): Contrasting effects of tree diversity on young tree growth and resistance to insect herbivores across three biodiversity experiments: Blackwell Publishing Ltd (124). *In: Oikos* (12), S. 1674–1685.
- HANSSON, K., B. A. OLSSON, M. OLSSON, U. JOHANSSON und D. B. KLEJA (2011): Differences in soil properties in adjacent stands of Scots pine, Norway spruce and silver birch in SW Sweden (262). *In: Forest Ecology and Management* (3), S. 522–530.
- HASENAUER, H. (1994): Ein Einzelbaumwachstumssimulator für ungleichaltrige Fichten-, Kiefern- u. Buchen-Fichtenmischbestände. Wien: Österreichische Gesellsch. f. Waldökosystemforschung u. Experimentelle Baumfor-
- schung (Forstl. Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Wien).
- HIJMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES und A. JARVIS (2005): Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas: John Wiley & Sons, Ltd. (25). *In: International Journal of Climatology* (15), S. 1965–1978.
- IMMITZER, M., K. EINZMANN, S. BÖCK, M. MATTIUZZI, W. NG und A. WALLNER et al. (2015): Erstellung von Fichten- und Kiefernanteilskarten auf Basis von Satellitendaten für Bayern. *In: A. WALLNER und R. SEITZ* (Hg.): Der gepixelte Wald – reloaded, Bd. 214. Der gepixelte Wald – reloaded. Freising: Zentrum Wald-Forst-Holz Weihenstephan (Forstliche Forschungsberichte München, 214), S. 19–32.
- INTERNATIONAL COOPERATIVE PROGRAMME ON ASSESSMENT AND MONITORING OF AIR POLLUTION EFFECT (ICP-Forest): Large-scale forest condition monitoring (Level I).
- JONES, H., N. MCNAMARA und W. MASON (2005): Functioning of mixed-species stands. Evidence from a long-term forest experiment. *In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.* (Hg.): Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems, Bd. 176. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag (Ecological Studies), S. 399.
- JONSSON, B. (1962): Yield of mixed coniferous forests – The height and diameter growth of Scots pine and Norway spruce in virgin stands at various proportions of mixture in northern Sweden and the provinces of Kopparberg and Värmland. Stockholm (Meddelanden från Statens skogsforskningsinstitut).
- JONSSON, B. (2001): Volume yield to mid-rotation in pure and mixed sown stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* in Sweden. Dept. of Forest Resource Management. Uppsala (Studia forestalia Suecica).
- KALELA, E. K. (1949): Männiköiden ja kuusiköiden juuri- ja horisontaalisen juurijärjestelmän tutkimus I. On the horizontal roots in Pine and Spruce Stand I. *Acta Forestalia Fennica* 57 (2): S. 1–72.
- KALLIOKOSKI, T. (2011): Root system traits of Norway spruce, Scots pine, and silver birch in mixed boreal forests. An analysis of root architecture, morphology, and anatomy. Dissertation. University of Helsinki, Faculty of Agriculture and Forestry, Department of Forest Sciences; Finnish Forest Research Institute, Vantaa Research Unit.
- KASA, H. (1975): Untersuchungen an Kiefern-Fichten-Mischbeständen des niedersächsischen Tieflands in ertragskundlich-standörtlicher Sicht. Dissertation. Göttingen, Georg-August-Universität, Göttingen. Forstliche Fakultät.
- KÖLLING, C. (2007): Klimahüllen für 27 Waldbaumarten (23). *In: AFZ-Der Wald*, S. 1242–1245.
- KÖLLING, C., E. DIETZ, W. FALK und K. H. MELLERT (2009): Provisorische Klima-Risikokarten als Planungshilfe für den klimagerechten Waldumbau in Bayern (64). *In: Forst und Holz* (7/8), S. 40–47.
- KÖLLING, C., M. HOFFMANN und H.-J. GULDER (1996): Bodenchemische Vertikalgradienten als charakteristische Zustandsgrößen von Waldökosystemen (159). *In: Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde* (1), S. 69–77.

- KÖLLING, C. und L. ZIMMERMANN (2007): Die Anfälligkeit der Wälder Deutschlands gegenüber dem Klimawandel (67). *In: Gefahrstoffe – Reinhaltung der Luft* (6), S. 259–268.
- KÜNSTLE, E. (1962): Das Höhenwachstum von Fichte, Tanne und Kiefer in Mischbeständen des östlichen Schwarzwaldes (133). *In: Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, S. 67–79, 89–102.
- KÜSTERS, E., M. BACHMANN, L. STEINACKER, G. SCHÜTZE und H. PRETZSCH (2004): Die Kiefer im Rein- und Mischbestand. Produktivität, Variabilität, Wachstumstrend. Hg. v. Bayerische Staatsforstverwaltung. München (Mitteilungen aus der Bayerischen Staatsforstverwaltung, 52).
- LAGERGREN, F. und A. LINDROTH (2002): Transpiration response to soil moisture in pine and spruce trees in Sweden (112). *In: Agricultural and Forest Meteorology* (2), S. 67–85.
- LEBOURGEOIS, F., N. GOMEZ, P. PINTO und P. MÉRIAN (2013): Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe (303). *In: Forest Ecology and Management*, S. 61–71.
- LEMBCKE, KNAPP und DITTMAR (1976/2000): Ertragstafel für die Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) im nordostdeutschen Tiefland. Eberswalde.
- LIESEBACH, H. (2007): Geographische Strukturen der genetischen Variation von *Pinus sylvestris* L. *In: Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz des Landes Brandenburg* (Hg.): Die Kiefer im nordostdeutschen Tiefland. Ökologie und Bewirtschaftung. Eberswalde (Eberswalder Forstliche Schriftenreihe), S. 117–124.
- LINDÉN, M. und E. AGESTAM (2003): Increment and Yield in Mixed and Monoculture Stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* Based on an Experiment in Southern Sweden (18). *In: Scandinavian Journal of Forest Research* (2), S. 155–162.
- LUNDBLAD, M. und A. LINDROTH (2002): Stand transpiration and sapflow density in relation to weather, soil moisture and stand characteristics (3). *In: Basic and Applied Ecology* (3), S. 229–243.
- LYR, H., H.-J. FIEDLER und W. TRANQUILLINI (1992): Physiologie und Ökologie der Gehölze. Jena, Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- MARSCHALL, J. und H. STERBA (1973, 1974): Ertragstafel Kiefer Litschau. *In: Österreichischer Forstverein* (Hg.): Hilfstafeln für die Forsteinrichtung. Wien: Österreichischer Agrarverlag.
- MASON, W. L. und T. CONNOLLY (2013): Mixtures with spruce species can be more productive than monocultures. Evidence from the Gisburn experiment in Britain (87). *In: Forestry* (2), S. 209–217.
- MAYER, H. (1984): Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. 3., neubearb. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag.
- MILES, J. (1986): What are the effects of trees on soils? *In: D. JENKINS* (Hg.): Trees and wildlife in the Scottish uplands. 17. ITE Symposium. NERC/ITE, S. 55–62.
- MITSCHERLICH, G. (1970): Wald, Wachstum und Umwelt. 1. Band, Form und Wachstum von Baum und Bestand. Frankfurt am Main: J. D. Sauerländer's Verlag.
- MITSCHERLICH, G. (1971): Wald, Wachstum und Umwelt. 2. Band, Waldklima und Wasserhaushalt. Frankfurt am Main: J. D. Sauerländer's Verlag.
- NÄSLUND, M. (1971): Nytt material för skoglig produktionsforskning. Tall, gran och björk. Skogshögskolan, Royal College of Forestry. Stockholm (Studia Forestalia Suecia).
- NILSSON, U., B. ELFVING und K. KARLSSON (2012): Productivity of Norway spruce compared to Scots pine in the interior of northern Sweden (2).
- OBERHUBER, W., W. KOFLER, R. SCHUSTER und G. WIESER (2015): Environmental effects on stem water deficit in co-occurring conifers exposed to soil dryness (59). *In: International journal of biometeorology* (4), S. 417–426.
- OVINGTON, J. D. (1953): Studies of the Development of Woodland Conditions Under Different Trees: I. Soils pH (41). *In: The Journal of Ecology* (1), S. 13.
- OVINGTON, J. D. (1954): Studies of the Development of Woodland Conditions Under Different Trees: The Forest Floor (42). *In: The Journal of Ecology* (1), S. 71.
- PALUCH, J. und P. GRUBA (2012): Effect of local species composition on topsoil properties in mixed stands with silver fir (*Abies alba* Mill.) (85). *In: Forestry* (3), S. 413–426.
- PECK, A. und H. MAYER (1996): Einfluß von Bestandesparametern auf die Verdunstung von Wäldern (115). *In: Forstwissenschaftliches Centralblatt* (1), S. 1–9.
- PELTOLA, H., S. KELLOMÄKI, A. HASSINEN und M. GRANANDER (2000): Mechanical stability of Scots pine, Norway spruce and birch. An analysis of tree-pulling experiments in Finland (135). *In: Forest Ecology and Management* (1–3), S. 143–153.
- PICHLER, P. und W. OBERHUBER (2007): Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003 (242). *In: Forest Ecology and Management* (2–3), S. 688–699.
- POLENO, Z. (1975): Smisene porosty smrku s borovici (21). *In: Lesnictvi* (10), S. 899–912.
- POLENO, Z. (1979): Complex evaluation of mixed forest stands. *In: Communicationes Instituti Forestalis* (11), S. 113–126.
- POLENO, Z. (1981): Vyvoj smisenych porostu (Development of mixed forest stands). (In Czech with English summary). *In: Prace VULHM* (59), S. 179–202.
- POLENO, Z. (1986): Bezny prirust ve smisenych porostech (The current increment of mixed forest stands). (In Czech with English summary). *In: Prace VULHM* (68), S. 179–214.
- PRETZSCH, H. (2001): Modellierung des Waldwachstums. Berlin: Parey.
- PRETZSCH, H. (2005): Diversity and productivity in Forests. Evidence from long-term experimental plots. *In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.* (Hg.): Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems, Bd. 176. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag (Ecological Studies).
- PRETZSCH, H. (2009): Forest Dynamics, Growth and Yield. From Measurement to Model. Berlin Heidelberg: Springer.

- PRETZSCH, H. (2014): Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures (327). *In: Forest Ecology and Management*, S. 251–264.
- PRETZSCH, H. und P. BIBER (2016): Tree species mixing can increase maximum stand density: NRC Research Press. *In: Canadian Journal of Forest Research*, S. 1–15.
- PRETZSCH, H., P. BIBER und J. ĎURSKÝ, J. (2002): The single tree-based stand simulator SILVA. construction, application and evaluation (162). *In: Forest Ecology and Management* (1), S. 3–21.
- PRETZSCH, H. und G. SCHÜTZE (2004): Die Kiefer im Mischbestand. Analyse zu Diversität, Produktivität und Struktur von Kiefern-Mischbeständen. *In: Bayerische Staatsforstverwaltung* (Hg.): Die Kiefer im Rein- und Mischbestand. Produktivität, Variabilität, Wachstumstrend, Bd. 52. München (Mitteilungen aus der Bayerischen Staatsforstverwaltung (52), S. 231–326.
- PRETZSCH, H. und G. SCHÜTZE (2015): Effect of tree species mixing on the size structure, density, and yield of forest stands: Springer Berlin Heidelberg. *In: European Journal of Forest Research*, S. 1–22.
- PRETZSCH, H., G. SCHÜTZE und P. BIBER (2016): Zum Einfluss der Baumartenmischung auf die Ertragskomponenten von Waldbeständen (187). *In: Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* (7/8), S. 122–135.
- PRUS-GŁOWACKI, W., L. URBANIAK, E. BUJAS und A. L. CURTU (2012): Genetic variation of isolated and peripheral populations of *Pinus sylvestris* (L.) from glacial refugia (207). *In: Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* (2), S. 150–158.
- PUKKALA, T., J. VETTENRANTA, T. KOLSTRÖM und J. MIINA (1994): Productivity of mixed stands of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (9). *In: Scandinavian Journal of Forest Research*, S. 143–153.
- REINEKE, L. H. (1933): Perfecting a Stand-Density Index for Even-Age Forests (46). *In: Journal of Agricultural Research* 01/1933; 46:627-638. (7), S. 627–638.
- SARIYILDIZ, T. (2003): Litter decomposition of *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris* and *Castanea sativa* trees grown in Artvin in relation to their initial litter quality variables (27). *In: Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, S. 237–243.
- SATLAWA, P. (2013): Die Entwicklung der Dauerbeobachtungsflächen des Beobachtungsnetzes „Litschau“. *In: Masterarbeit Institut für Waldwachstum, Universität für Bodenkultur Wien*, S. 88.
- SCHERER-LORENZEN, M., C. POTVIN, J. KORICHEVA, B. SCHMID, A. HECTOR und Z. BORNIK et al. (2005): The Design of Experimental Tree Plantations for Functional Biodiversity Research. *In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E. (Hg.): Forest Diversity and Function: Temperate and Boreal Systems*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, S. 347–376.
- SCHILLING, L. (1925): Ostpreußische Kiefern-Fichtenmischbestände (57). *In: Zeitschrift für das Forst- und Jagdwesen* (5), S. 267–297.
- SCHMIDT-MEININGEN (1895): Kiefer-Fichten-Mischwald. *In: Zeitschrift für das Forst- und Jagdwesen*, S. 286–292.
- SCHULZE, W. (1972): Beispiele der Anreicherung von Kiefernbeständen mit Fichte in zwei Waldgebieten Bayerns. Dissertation. München, Ludwig-Maximilians-Universität, München. Forstwissenschaftliche Fakultät.
- SCHUSTER, R. und W. OBERHUBER (2013): Drought sensitivity of three co-occurring conifers within a dry inner Alpine environment (27). *In: Trees* (1), S. 61–69.
- SCHWAPPACH, A. F. (1908): Die Kiefer. Wirtschaftliche und statistische Untersuchungen der forstlichen Abteilung der Hauptstation des forstlichen Versuchswesens in Eberswalde. Neudamm: J. Neumann (Mitteilungen aus dem forstlichen Versuchswesen Preussens).
- SCHWAPPACH, A. F. (1909): Untersuchungen in Mischbeständen (41). *In: Zeitschrift für das Forst- und Jagdwesen*.
- SCHWAPPACH, A. F. (1914): Untersuchungen in Mischbeständen (46). *In: Zeitschrift für das Forst- und Jagdwesen*.
- SPATZ, S. (2015): Vergleichende Analyse morphologischer und holzqualitätsbestimmender Merkmale in Rein- und Mischbeständen aus Fichte (*Picea abies* (L.) Karst) und Kiefer (*Pinus sylvestris* L.). Masterarbeit. München, Technische Universität, Freising. Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement.
- STERBA, H., M. DEL RIO, A. BRUNNER und S. CONDES (2014): Effect of species proportion definition on the evaluation of growth in pure vs. mixed stands (23) (3), S. 547–559. Online verfügbar unter <http://dx.doi.org/10.5424/fs/2014233-06051>.
- TAEGER, S., B. FUSSI, M. KONNERT und A. MENZEL (2013): Large-scale genetic structure and drought-induced effects on European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings: Springer-Verlag (132). *In: European Journal of Forest Research* (3), S. 481–496.
- THÜNEN-INSTITUT (2016): Dritte Bundeswaldinventur – Ergebnisdatenbank, Mai 2016.
- VALINGER, E. und J. FRIDMAN (2011): Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden (262). *In: Forest Ecology and Management* (3), S. 398–403.
- VETTENRANTA, J. (1999): Distance-dependent models for predicting the development of mixed coniferous forests in Finland (1).
- WELLHAUSEN, K. (2014): Analyse der Produktivität von Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst) im Rein- und Mischbestand auf Basis temporärer Versuchsflächen. *In: Berichte der Jahrestagung des Deutschen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde*. Lenzen/Elbe, S. 127–139.
- WELLHAUSEN, K. (2015): Produktivität und Klimasensitivität von Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) im Rein- und Mischbestand – Untersuchungen entlang eines ökologischen Gradienten. *In: Berichte der Jahrestagung des Deutschen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde*. Kammerforst, S. 122–140.
- WELLHAUSEN, K. und H. PRETZSCH (2016): Kiefern-Fichten-Mischbestände in Bayern. Wuchsleistung, Stabilität und Ansätze zur Überführung in laubholzreiche Mischbestände. Projektabschlussbericht. Lehrstuhl für Waldwachstumskunde, Technische Universität München. Freising.

- WIEDEMANN, E. (1939): Untersuchungen der Preußischen Versuchsanstalt über Ertragstafelfragen. *In*: Sonderdruck aus „Mitteilungen aus Forstwissenschaft u. Forstwirtschaft“. Herausgegeben v. d. Preußischen Landesforstverwaltung. Schaper Verlag Hannover.
- WIEDEMANN, E. (1949a): Ertragstafeln der wichtigen Holzarten bei verschiedener Durchforstung sowie einiger Mischbestandsformen. Hannover: Verlag Schaper.
- WIEDEMANN, E. (1949b): Die Ertragstafel Fichte für mäßige Durchforstung 1936/42. *In*: Ertragstafeln der wichtigen Holzarten bei verschiedener Durchforstung sowie einiger Mischbestandsformen. Hannover: Verlag Schaper.
- WIEDEMANN, E. (1949c): Die Ertragstafel Kiefer mäßige Durchforstung 1943. *In*: Ertragstafeln der wichtigen Holzarten bei verschiedener Durchforstung sowie einiger Mischbestandsformen. Hannover: Verlag Schaper, S.99.
- WIEDEMANN, E. (1951): Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. Frankfurt am Main: J. D. Sauerländer's Verlag.
- ZANG, C., A. ROTHE, W. WEIS und H. PRETZSCH (2011): Zur Baumarteneignung bei Klimawandel. Ableitung der Trockenstress-Anfälligkeit wichtiger Waldbaumarten aus Jahringbreiten (182). *In*: Allgemeine Forst- und Jagdzeitung (5–6), S. 98–112.
- ZHANG, B. (2012): Productivity of Norway spruce (*Picea abies*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*) in costal areas of northern Sweden. Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp. Southern Swedish Forest Research Centre.