

Lichtökologische Untersuchungen zur Verjüngung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Wienerwald

Masterarbeit

von

Andreas Sommerfeld

zur Erlangung des akademischen Grades Diplomingenieur
der Forstwissenschaften



Erstbetreuer: Ao. Univ. Prof. DI Dr. Eduard Hochbichler

Mitbetreuer: DI Dr. Michael Grabner, DIⁱⁿ Gabriele Wolfslehner

eingereicht am

Institut für Waldbau

Department der Wald- und Bodenwissenschaften

der Universität für Bodenkultur

Eidesstattliche Erklärung

Ich erkläre hiermit, die vorliegende Masterarbeit

Lichtökologische Untersuchungen zur Verjüngung der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Wienerwald

selbstständig durchgeführt zu haben. Inhalte und Passagen, die aus fremden Quellen übernommen worden sind, wurden als solche kenntlich gemacht. Des Weiteren versichere ich, dass ich keine anderen Quellen, als die im Literaturverzeichnis angeführten, verwendet habe. Dies bezieht sich sowohl auf Textinhalte wie auf Abbildungen und Tabellen. Die Arbeit wurde bisher keiner Prüfungsbehörde vorgelegt und auch nicht veröffentlicht.

Wien, im März 2015

Andreas Sommerfeld

1	Einleitung.....	1
1.1	Ökologie der Buche	1
1.2	Licht als Faktor.....	3
1.3	Stand des Wissens	4
1.4	Fragestellung	5
2	Material & Methoden.....	7
2.1	Untersuchungsgebiete & Probeflächen	7
2.1.1	Untersuchungsgebiete	7
2.1.2	Probeflächen	8
2.2	Aufnahmen	10
2.2.1	Waldbauliche Charakterisierung	10
2.2.2	Hemisphärische Fotografien	10
2.2.3	Erhebungen der allgemeinen Verjüngungsparameter.....	11
2.2.4	Erhebungen an den Probestämmen	12
2.2.5	Datenmanagement.....	14
2.3	Auswertungen	15
2.3.1	Baumbestand.....	15
2.3.2	Verjüngung	16
2.3.3	Statistische Auswertung	19
3	Ergebnisse.....	22
3.1	Waldbauliche Beschreibung.....	22
3.1.1	Baumbestand.....	22
3.1.2	Verjüngung	24
3.2	Einfluss des Lichtgenusses auf die Biomasseallokation in Stamm und Verzweigung	29
3.2.1	Absolute Holzbiomassen	29
3.2.2	Relative Holzbiomasseverteilung	31
3.2.3	Zweig-/Stammbiomasseverhältnis	33
3.2.4	Stamm-/ Gesamtholzbiomasseverhältnis	37
3.3	Einfluss des Lichtes auf die Blattkennwerte.....	39
3.3.1	Blattfläche	39
3.3.2	Relative Blattbiomasse	40
3.3.3	Spezifische Blattfläche.....	41
3.3.4	Blattflächenverhältnis	42
3.3.5	Blattgewichtsverhältnis	44
3.4	Wachstumsreaktionen und Triebgrößenzuwächse	46

3.4.1	Radialzuwächse	47
3.4.2	Triblängenzuwächse	51
4	Diskussion.....	57
4.1	Methoden.....	57
4.2	Biomasse und Biomasseallokation	58
4.2.1	Biomasseentwicklung.....	58
4.2.2	Biomasseallokation.....	59
4.3	Blattkennwerte.....	63
4.3.1	Gesamte Blattfläche	63
4.3.2	Relative Blattfläche.....	64
4.3.3	Spezifische Blattfläche.....	65
4.3.4	Blattflächenverhältnis	67
4.3.5	Blattgewichtsverhältnis	69
4.4	Radial- und Triblängenwachstum.....	70
4.4.1	Radialzuwächse	70
4.4.2	Triblängenzuwächse	73
5	Waldbauliche Schlussfolgerungen.....	78
6	Zusammenfassung.....	80
7	Verzeichnisse.....	82
7.1	Abbildungsverzeichnis.....	82
7.2	Tabellenverzeichnis	83
7.3	Literaturverzeichnis.....	84

1 Einleitung

Die Entwicklung der Verjüngung ist eine der kritischsten Phasen im Leben eines Waldbestandes, weshalb die zeitgerechte und planmäßige Verjüngung von Waldbeständen als eine der wichtigsten Aufgaben des Waldbaus betrachtet wird (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Trotz des hohen regenerativen Potenzials der Waldbestände bestehen unzählige Gefährdungen, welche die Entwicklung vom Samen zur etablierten Verjüngungspflanze verhindern können (Burschel & Huss 1997).

Mit Hilfe von Untersuchungen über die Verjüngungsprozesse in Waldökosystemen ist es möglich praxisrelevante Informationen über die Verjüngungsökologie der beteiligten Baumarten zu erhalten. Dabei ist der naturnahe, rationelle Waldbau auch an den Ergebnissen der Waldentwicklung interessiert, welche nur durch die Natur allein gesteuert werden (Leibundgut 1993). Der Erkenntnisgewinn aus den Resultaten dieser Forschung hilft dem angewandten Waldbau und der forstlichen Forschung Prozesse und Abläufe in der natürlichen Verjüngung zu verstehen. Die Erkenntnisse besitzen jedoch auch Gültigkeit für Kunstverjüngungen.

Für das Verfahren der Naturverjüngung als Methode der Bestandesbegründung sind neben den Keimbettbedingungen vor allem die Lichtverhältnisse von größter Bedeutung (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Die Vorteile, welche sich aus der Nutzung der Naturverjüngung ergeben, sind die natürliche Wurzelentwicklung, die höheren Pflanzendichten und die geringeren Kosten im Vergleich zur Aufforstung (Burschel & Huss 1997). Auch führt die Nutzung autochthoner oder zumindest standortsbewährter Provenienzen zu einem hohen Grad an genetischer Anpasstheit an die gegebenen Standortbedingungen (Burschel & Huss 1997, Wagner et al. 2010). Diese Vorteile bestehen allerdings nur, solange die Naturverjüngung erfolgreich ist und nicht großteils oder komplett ausfällt, was zu einer geminderten Qualität des zukünftigen Bestandes oder kostspieligen Nachbesserungen führen könnte. Die Kenntnis von den ökologischen Abläufen und den sich auswirkenden Faktoren kann dazu beitragen, den Prozess der natürlichen Verjüngung zu verstehen und die Methode der Naturverjüngung zu beherrschen.

1.1 Ökologie der Buche

Die Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) ist eine Baumart der kollinen bis submontanen Waldstufe mit einer Verbreitung in Mittel- und Westeuropa (Ellenberg 1996). Vereinzelt reicht dieses Vorkommen auch in das subkontinentale Nord- und Osteuropa, als auch in die mediterranen Gebiete Südeuropas. Das physiologische Optimum erreicht die Buche jedoch im subkontinentalen Klima (Mayer 1992).

Die Buche hat hinsichtlich der Bodenfeuchte und Basensättigung eine weite Standortsamplitude auf der sie dominierend oder mitherrschend vorkommt (Ellenberg 1996). Optimales Wachstum zeigt die Buche jedoch eher auf frischen, gut basenversorgten Standorten. Bei einem Mindestniederschlag von 600 mm pro Jahr und einer Vegetationszeit von mindestens 150 Tagen zeigt die Buche sehr gute Wuchsleistungen (Dengler et al. 1992, Mayer 1992).

Als Schattbaumart ist die Buche im Verjüngungs- und Jungwuchsstadium in der Lage längere Zeiträume mit geringer Lichtverfügbarkeit zu ertragen (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Ebenso gilt die Buche als plastische Baumart, welche die Fähigkeit besitzt, ihre Krone noch bis in das hohe Alter dynamisch den Lichtverhältnissen anzupassen (Wagner et al. 2010). Diese Eigenschaften sichern der Buche die Dominanz oder zumindest einen Mischungsanteil in vielen Waldgesellschaften der planaren bis in die montane Höhenstufe (Mayer 1992). Ebenso zeigt die Buche in manchen Jahren ein ausgeprägtes Samenangebot (Mastjahren), was unter günstigen Standortbedingungen und in Kombination mit den Fähigkeiten Schatten zu ertragen und auf Licht plastisch zu reagieren zur Ausbildung natürlicher Reinestände führt.

Für die Buche hat die natürliche Verjüngung eine herausragende Bedeutung, da ein Großteil der Buchenaltbestände durch Naturverjüngungsverfahren neubegründet werden (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Diese nahezu ausschließliche Nutzung natürlicher Verjüngung beruht auf der Möglichkeit die genetische Anpasstheit mit ökonomischen Vorteilen und einer rationellen Durchführbarkeit zu verbinden (Wagner et al. 2010). Die bevorzugten Verjüngungsverfahren sind hierbei Schirm- und Femelschlag-Verfahren (Burschel & Huss 1997, Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Die Bedeutung der natürlichen Verjüngung wird hauptsächlich durch die ökologischen Besonderheiten der Buche bestimmt, wodurch diese Baumart auch in einem Großteil der natürlichen Waldgesellschaften Österreichs vorkommt (Kilian, Müller & Starlinger 1994).

Den günstigen Eigenschaften der Buche für eine natürliche Verjüngung stehen jedoch auch einige Merkmale entgegen, welche die Etablierung einer neuen Waldgeneration erschweren. Hierzu kann die Anfälligkeit junger Buchen gegenüber Frostereignissen, Dürreperioden und Wildtiereinfluss gezählt werden (Wagner et al. 2010). Zu den bedeutendsten Wildtiereinflüssen gehören sowohl die Prädation von Samen durch Kleinsäuger als auch anhaltender Terminal- und Lateraltriebverbiss durch Schalenwildarten (Burschel & Huss 1997). Diese Gefährdung nimmt mit einer gewissen Verjüngungshöhe ab, weshalb das Erreichen dieser kritischen Verjüngungshöhe eine wichtige waldbauliche Erfolgskennzahl darstellt (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006).

1.2 Licht als Faktor

Unter den verschiedenen Faktoren, welche sich auf die Entwicklung von Verjüngung auswirken, wird der Lichtverfügbarkeit die höchste Bedeutung zugesprochen (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Zwar interagieren weitere Faktoren mit der Lichtverfügbarkeit, wie beispielsweise der Wasserhaushalt, die Temperatur und die Nährstoffverfügbarkeit (Madsen 1995, Aussenac 2000), jedoch kann sich die Lichtverfügbarkeit im besonderen Maße direkt und indirekt auf andere Faktoren auswirken.

Erhöhter Strahlungszutritt zum Waldboden führt zu gesteigerten Temperaturen im Boden und den bodennahen Luftschichten (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Jedoch konnte ebenfalls festgestellt werden, dass Waldböden im Winter wärmer und im Sommer kühler waren als vergleichbare Kahlschlagflächen (Aussenac 2000). Ähnlich ambivalente Wechselbeziehungen konnten auch für die Wasserverfügbarkeit und den Nährstoffhaushalt nachgewiesen werden. Der erhöhte Lichtzutritt im Bestand durch den Wegfall eines Individuums der Baumschicht führt zu einer Reduktion der Evapotranspiration der Fläche (Aussenac 2000). Der Wegfall von Altbäumen führt zu einer höheren Wasserverfügbarkeit für die Verjüngung, jedoch steigt damit ebenfalls der Verdunstungsanspruch von Pflanzen (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Die Veränderung des Nährstoffhaushaltes von Waldbeständen nach Auflichtung wurde vielfach durch Elementausträge charakterisiert. Die Intensität des Nährstoffverlustes ist dabei nicht unbedingt abhängig von der Größe der Störung, sondern vielmehr von den spezifischen Standortbedingungen (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). Vor allem Stickstoff ist von der Auswaschung betroffen, wobei sowohl die erhöhte Stickstoffmineralisation als auch verminderte Pflanzenaufnahme der entnommenen Altbäume hierfür verantwortlich sein können (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006).

Der Einfluss des Lichtes beginnt jedoch nicht erst mit der Schaffung eines geeigneten Keim- und Etablierungsstandortes, sondern bereits vorher. Die Blütenbildung und Samenentwicklung zeigt sich im besonderen Maße durch die klimatischen Bedingungen in den Vorjahren beeinflusst. Gute Wachstumsbedingungen zum Aufbau vieler nicht-strukturbildender Kohlenhydrate und ein warmer Juli wirken sich positiv auf die Blütenbildung im Folgejahr aus (Övergaard, Gemmel & Karlsson, 2007). Ebenso wirken sich warme und trockene Frühsommer im Samenjahr positiv auf die Samenanzahl und die Samengewichte aus (Röhrig, Bartsch & von Lüpke 2006). An diesen klimatischen Konstellationen ist die Lichtstrahlung in hohem Maße beteiligt.

Natürliche Störungen und aktive Waldbewirtschaftung sind mögliche Quellen für den erhöhten Strahlungszutritt zum Waldboden. Während die Art und Größe einer natürlichen Störung von den ökosystemspezifischen Störungsregimen abhängig ist, kann im bewirtschafteten Wald entschieden

werden, wieviel Licht und zu welchem Zeitpunkt Licht geschaffen wird. Diese Eingriffe können vom großflächigen Besamungshieb im Schirmschlag-Verfahren bis hin zu Initialhieben bei Femelauflichtungen reichen.

Normalerweise erreichen Waldbäume das Maximum ihrer Assimilatproduktion bei voller Lichtverfügbarkeit, jedoch können starke, assoziierte Beeinträchtigungen (Frost und Überhitzung) dazu führen, dass die Pflanzen im Halbschatten höhere Zuwachswerte erreichen (Burschel & Huss 1997). Aus diesen Gründen sind die Wachstumsreaktionen, welche die natürliche Verjüngung in Bezug auf die Lichtstrahlung zeigt, von großem Interesse. Der Einfluss der Lichtstrahlung auf die Entwicklung der Wachstumsreaktionen steht daher im Mittelpunkt dieser Studie.

1.3 Stand des Wissens

Das Interesse an den Prozessen, welche hinter den Wachstumsreaktionen der natürlichen Verjüngung stehen, mag so alt sein, wie die Waldbewirtschaftung an sich. Erste wissenschaftliche Untersuchungen, welche den Einfluss des Lichtes gezielt manipuliert haben um deren Auswirkung auf die Buchenverjüngung zu studieren, stammen aus den 1960er Jahren (Burschel & Schmaltz 1965). Die wichtigsten Erkenntnisse, welche die Autoren aus dem Experiment zogen, waren dass das Höhenwachstums erst bei 20 % relativer Lichtstrahlung abnahm, dass der Standort einen modifizierenden Einfluss auf die Schattentoleranz haben kann und dass einzelne Pflanzenkompartimente bei geringem Licht stärker zurückgingen als andere (Burschel & Schmaltz 1965).

Die Studie von Madsen (1994) zeigte im Detail wie die Lichtverfügbarkeit mit weiteren Umweltfaktoren in Interaktion steht und so die Bedingungen für das Aufwachsen der Verjüngung verändern. Besonders das Zusammenspiel von Lichtverfügbarkeit, Bodenwasserhaushalt und Nährstoffversorgung konnten als primäre Faktoren für die Wachstumsreaktionen in der Verjüngung herausgearbeitet werden. Auch Wagner (1999) konnte mit Hilfe seines Abgrabungsexperimentes das starke Konkurrenzpotenzial der Altbaumwurzeln hinsichtlich der Wasseraufnahme verdeutlichen.

Die Studie von Collet, Lanter & Pardos (2001) war eine der ersten Untersuchungen, welche sich detailliert mit der simultanen Entwicklung des Radial- als auch des Höhenwachstums auseinandersetzte. Die Autoren konnten feststellen, dass die Wachstumsreaktionen von Radial- und Höhenwachstum nach plötzlicher Freistellung sehr unterschiedlich ausfielen. Während der Radialzuwachs bereits in der nächsten Vegetationszeit anstieg, benötigte der Höhenzuwachs mehrere Jahre um sich den neuen Umweltbedingungen anzupassen.

Ammer (2003) untersuchte in seinem Pflanzexperiment neben dem Einfluss der Lichtquantität auf die Wachstumsreaktionen von Buche und Stiel-Eiche (*Quercus robur*) erstmals auch den Effekt von Lichtqualität in einem forstlichen Kontext. Hierbei konnte gezeigt werden, dass das Verhältnis von roter zu infraroter Strahlung für Buche keinen Unterschied im Wachstum zeigte, während Eiche mit geringeren Stammanteilen reagierte.

Seit dem Ende des letzten Jahrhunderts hat sich die Anzahl der Publikation, welche sich dem Thema Wachstumsreaktionen annehmen, vervielfacht. Dabei reichen die betrachteten Ökosysteme von den tropischen bis zu den borealen Wäldern (Urban, Lieffers & Macdonald 1994, Poorter 1999) und von ariden bis humiden Gebieten (Kunstler et al. 2005, Jarčuška 2011). So unterschiedlich wie die Untersuchungsgebiete waren, so unterschiedlich waren auch die Ansätze und die Ergebnisse, welche von den Autoren verwendet und herausgefunden wurden.

1.4 Fragestellung

Die vorangegangene Forschung konnte viele Sachverhalte klären und neue Erkenntnisse bezüglich der Schattentoleranz und den Adaptionmöglichkeiten von jungen Buchen gewinnen. Für das Verständnis ökologischer und waldbaulicher Zusammenhänge wäre eine Erweiterung und Verschneidung der einzelnen Ergebnisse jedoch von großem Interesse. So nutzten Collet, Lanter & Pardos (2001) für die Stärke der Lichtstrahlung eine binäre Klassifikation mit den Varianten „canopy“ und „gap“. In der stärker aufgelichteten Variante „gap“ wurden Lichtverfügbarkeiten von 25 % bis maximal 55 % Prozent gemittelt um deren Einflüsse auf die Verjüngungsentwicklung zu beobachten. Ein engerer Lichtbereich für das mittlere Strahlungsangebot als auch eine höhere Kategorie an Lichtintensität wäre jedoch wünschenswert (Pertrițian, von Lüpke & Petrițan 2009). Denn sowohl bei natürlichen Störungsflächen als auch waldbaulichen Verjüngungsverfahren (Außensaum oder Femelkerne nach Rändelung) entstehen bisweilen auch größere Angriffsflächen, welche deutlich höhere Lichtintensitäten aufweisen.

Auch sind die Entwicklungen der Triebblängen und der Radialzuwächse nur ein Ausdruck des primären und sekundären Wachstums des Stammes. Wodurch es zu diesen Veränderungen im Triebblängen- und Radialwachstum kommt, kann mit den Stammkennzahlen jedoch nicht erklärt werden. Als Ursache kommen sowohl die Entwicklung der Blattbiomasse als auch der Zweigbiomasse, als Träger der photosynthetisch aktiven Gewebe, in Frage (Linnert 2009). Daher wären Kennzahlen über die Biomasseanteile von Verzweigung und Blättern, sowie blattmorphologische Merkmale für die Beantwortung dieser proximatoren Fragestellung von hoher Bedeutung.

In dieser Studie sollen die verschiedenen Ansätze und Erkenntnisse der aktuellen Forschungen zu den Wachstumsreaktionen der Buche vereinigt werden. Hierfür wurden drei unterschiedliche Lichtregime

ausgeschieden und deren Auswirkungen auf das Radialwachstum, das Trieb­längenwachstum, die Biomasseanteile von Stamm, Zweigen und Blättern sowie auf die blattmorphologischen Merkmale ausgewertet. Die im Vergleich zur Arbeit von Collet, Lanter & Pardos (2001) zusätzliche Lichtvariante, deckt einen Bereich höherer Strahlung ab. Überdies sind Lichtverfügbarkeiten der einzelnen Lichtregime in einem relativ engen Rahmen. Die Erkenntnisse, welche bisher in eher atlantisch geprägten Untersuchungsgebieten gewonnen wurden, sollen ebenfalls auf die standörtlichen Verhältnisse des Wienerwaldes übertragen werden. Um diese angestrebten Ziele zu erreichen, leiten sich für diese Untersuchung die folgenden Fragestellungen ab:

Gibt es zwischen den verschiedenen Lichtregimen unterschiedliche Strategien der Allokation in der oberirdischen Holzbiomasse?

Es wird angenommen, dass sich mit abnehmender Lichtverfügbarkeit die Verteilung der relativen Anteile von der Zweigbiomasse in Richtung der Stammbiomasse verschiebt. Dieser Trend wird beispielsweise in dem experimentellen Pflanzversuch von Ammer (2003) festgestellt.

Gibt es zwischen den verschiedenen Lichtregimen unterschiedliche Strategien der Anpassung der Blattmorphologie und der Allokation der Blattbiomasse?

Es wird angenommen, dass bei abnehmender Lichtstärke die spezifische Blattfläche, das Blattflächenverhältnis und das Blattgewichtsverhältnis zunehmen. Diese Tendenz konnten bereits von Kunstler et al. (2005) bei Buche beschrieben werden.

Gibt es zwischen den verschiedenen Lichtregimen unterschiedliche Wachstumsreaktionen auf eine plötzliche Freistellung?

Es wird angenommen, dass nach der Freistellung die Radialzuwächse in der nächsten Vegetationsperiode und die Trieb­längenzuwächse erst verzögert nach zwei Vegetationsperioden ansteigen. Diese Reaktionen konnten bereits bei Collet, Lanter & Pardos (2001) nachgewiesen werden. Des Weiteren wird angenommen, dass die Flächen mit mittleren Lichtverhältnissen eine intermediäre Stellung im Zuwachs zeigen.

2 Material & Methoden

2.1 Untersuchungsgebiete & Probeflächen

2.1.1 Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden auf Waldflächen nahe den Orten Mauerbach und Troppberg in Niederösterreich vorgenommen. Nach der Klassifizierung von Kilian, Müller & Starlinger (1994) liegen die Untersuchungsgebiete im Hauptwuchsgebiet Östliche Randalpen, respektive dem Wuchsgebiet 5.1 – Niederösterreichischer Alpenostrand. Die Seehöhen der untersuchten Flächen liegen zwischen 310 m ü. A. bis 350 m ü. A.

Die beiden Untersuchungsgebiete liegen im nordöstlichen Flyschteil des Wienerwaldes und können geologisch den Altlenzbacher Schichten mit Übergängen der Greifensteiner Schichten zugeordnet werden (Geologische Bundesanstalt 2015). Das ausgeglichene Landschaftsbild ist von hügeligen Bergrücken geprägt, auf denen hauptsächlich Hainsimsen-Buchenwaldgesellschaften (*Luzulo-Fagetum*) stocken (European Wilderness Society 2013).

Die Zusammensetzung des Flyschs aus Sandstein, Mergel und Tonschiefer führte durch pedogenetische Prozesse zu tiefgründigen lehmigen Böden, welche den Niederschlag schlecht versickern lassen (European Wilderness Society 2013). In Verebnungslagen und Hangmulden bestehen Tendenzen zur Pseudovergleyung. Die dominanten Bodentypen in den Untersuchungsgebieten waren stark pseudovergleyte Braunerden, wobei in Troppberg auf einem Drittel der Flächen der Bodentyp als Pseudogley angesprochen wurde.

Die Untersuchungsgebiete liegen im Übergangsbereich des atlantisch geprägten Klimas im Westen und des eher pannonisch geprägten Klimas im Osten. Durch die Lage der Untersuchungsgebiete im nördlichen Teil des Wienerwaldes, sind die feucht-milden Bedingungen vorherrschend. Im nördlichen Teil des Wienerwaldes liegt die Jahresniederschlagssumme durchschnittlich bei über 700 mm und die Jahresdurchschnittstemperatur bei 9 ° Celsius (Wolfslehner 2011).

Die Untersuchungsgebiete Mauerbach und Troppberg gehören zu den 37 Kernzonen des Biosphärenparks Wienerwald. Diese Kernzonen wurden wegen ihrer ökologischen Bedeutung ausgeschieden und sind mosaikartig über den gesamten Biosphärenpark verteilt (Biosphärenpark Wienerwald 2015). Mit der Ausweisung des Biosphärenparks Wienerwald im Jahr 2005 wurden die niederösterreichischen Kernzonen zu Naturschutzgebieten erklärt in denen auf die Holznutzung verzichtet wird (Biosphärenpark Wienerwald 2015). Nach natürlichen Störungen, wie den Windwürfen von 2009, verbleibt das Sturmholz auf den Flächen und kann sich zu Totholz entwickeln. Auch auf andere direkte Eingriffe wird weitestgehend verzichtet um eine natürliche Waldentwicklung

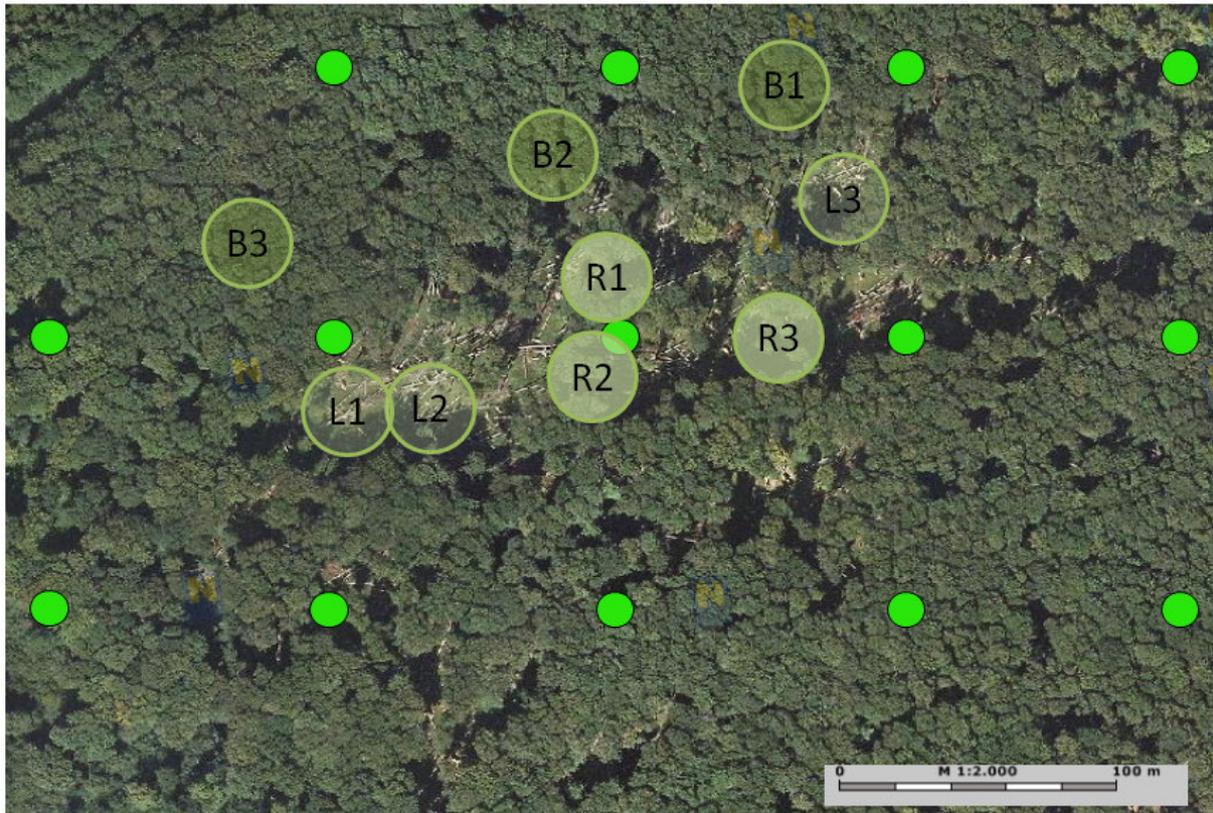
sicherzustellen. Die letzte forstliche Nutzungen vor der Gründung des Biosphärenparks wurden im Jahr 1996 in Form einer irregulären Nutzung durchgeführt.

2.1.2 Probeflächen

In den beiden Untersuchungsgebieten wurden insgesamt 18 Flächen angelegt, welche paritätisch den unterschiedlichen Untersuchungsgruppen Bestand, Rand und Lücke zugeteilt wurden (Abbildung 1). Diese Flächentypen repräsentieren das Spektrum der Lichtverfügbarkeiten, wobei sich die Strahlung von den Bestandesflächen über die Randflächen zu den Lückenflächen steigerte. Die Auswahl und Zuordnung dieser Flächen wurde gutachterlich anhand der Kronenüberschirmung der einzelnen Flächen festgelegt. Hierbei wurden neben Satellitenbildern auch Einschätzungen aus lokalen Begehungen im Jahr 2013 herangezogen.

Nach der Vermarkung einer Fläche wurden innerhalb dieser Fläche zwölf Teilflächen ausgeschieden, auf denen die Verjüngungsparameter erhoben und die Probestämme geworben wurden (Abbildung 2). Die Teilflächen wurden, ausgehend vom Mittelpunkt der Fläche, im Abstand von 4, 8 und 12 Metern entlang der Haupthimmelsrichtungen (0°, 90°, 180° und 270°) angelegt. Auf jeder Teilfläche wurden allgemeine Verjüngungsparameter, hemisphärische Fotografien und die Detailaufnahmen an den jeweiligen Probestämmen aufgenommen.

Das Zentrum der Probeflächen wurde nur temporär vermarkt, da die Mittelpunkte der Teilflächen, welche in fixer Relation zum Probeflächenzentrum stehen, für zukünftige Wiederholungsaufnahmen permanent verpflockt wurden.



- Erhebungen:
- WZP
 - Verjüngungserhebung
 - Totholzerhebung

- Erhebungen:
- Vollaufnahme des Baumbestandes
 - Vollaufnahme des stehenden und liegenden Totholzes
 - Verjüngung in Teilflächen
 - Hemisphärische Fotos

Abbildung 1: Beispielhafte Darstellung des Untersuchungsgebietes Mauerbach, B1 bis B3 – Bestandesflächen, R1 bis R3 – Randflächen, L1 bis L3 – Lückenflächen (Quelle: Wolfslehner, Sommerfeld & Hochbichler 2014)

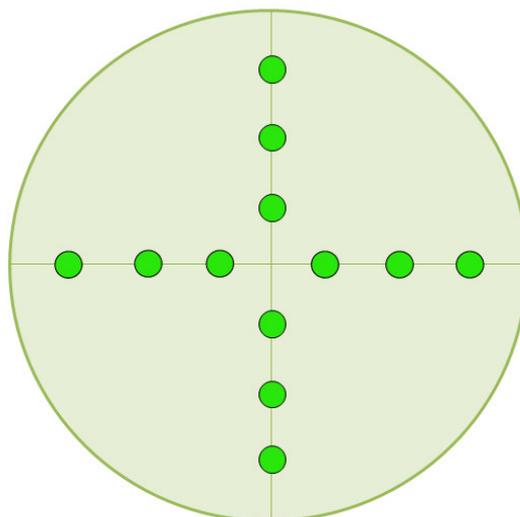


Abbildung 2: Schematische Darstellung einer Untersuchungsfläche mit 16 m Radius, dunkelgrüne Punkte zeigen Teilflächen (Quelle: verändert nach Wolfslehner, Sommerfeld & Hochbichler 2014)

2.2 Aufnahmen

2.2.1 Waldbauliche Charakterisierung

Für die waldbauliche Beschreibung der einzelnen Flächen wurden um die Mittelpunkte der Flächen fixe Probekreise mit einem Radius von 16 m angelegt. Auf diesen Probekreisen wurden vom überschirmenden Bestand, bei einer Kluppschwelle von 10 cm, folgende Daten erhoben:

- Baumart [Spezies]
- Brusthöhendurchmesser [cm]
- Baumhöhe [m]
- Höhe des Kronenansatz [m]
- Vitalitätszustand [lebend oder tot]

Für die Bestimmung der Baumart wurden morphologische Eigenschaften der Belaubung und der Rinde genutzt. Der Brusthöhendurchmesser (BHD) wurde in einer absoluten Höhe von 1,3 m über dem Waldboden gemessen. Hierbei wurden Bäume bis 50 cm BHD mit einer Kluppe kreuzweise und Bäume ab 50 cm mittels eines Umfangmessbandes mit π -Teilung gemessen.

Die Baumhöhe und die Höhe des Kronenansatzes wurden mit dem Ultraschallmessgerät Vertex IV an drei Individuen der Baumschicht gemessen. Für die restlichen Bäume wurde mit Hilfe einer Einheitshöhenkurve die Baumhöhe errechnet. Der Kronenansatz wurde hierbei als der erste stärkere Ast mit lebenden Blättern definiert. Der Vitalzustand der Baumschicht wurde anhand der Belaubung beurteilt, wobei jeder Baum welcher noch lebende Blattbiomasse aufwies als lebender Baum klassifiziert wurde.

2.2.2 Hemisphärische Fotografien

Für die Einschätzung des Strahlungsanteils, welcher dem Pflanzenwachstum zu Verfügung steht, wurden hemisphärische Fotografien genutzt. Diese Technik ist eine etablierte Methode in den Forstwissenschaften, da sie auch unter Bedingungen der Feldforschung präzise Schätzwerte der Lichtstrahlung liefert (Čater, Schmid & Kazda 2013).

Zur Bestimmung des verfügbaren Lichtanteils wird eine Kamera mit 180° Weitwinkelobjektiv (fish-eye Objektiv) in einer beweglichen Aufhängung befestigt. Dieses Kamerasystem wird über dem Zentrum einer Teilfläche aufgebaut und so ausgerichtet, dass die Kamera immer genau nach Norden ausgerichtet ist und die Längsachse des Objektivs genau im Zenit steht. Die 180° Fotografien werden im Zuge der digitalen Auswertungen in Schwarz-Weiß-Bilder umgewandelt, was die genaue Berechnung der Lücken im Kronendach zulässt. Durch die Nordung des Bildes und mit dem Datum als

Zusatzinformation, ist es möglich die Sonnenbahn zu rekonstruieren und somit Aussagen über den Jahresgang der direkten und indirekten Strahlung zu treffen. Die Bilder wurden mit einer digitalen Spiegelreflexkamera D600 der Firma Nikon und einem 180 ° Weitwinkelobjektiv aufgenommen.

Der Vorteil der Lichtmessung mit dieser indirekten Methode liegt darin, dass nur einmal eine Fotografie über einer Probestfläche gemacht werden muss, um die Lichtverfügbarkeit über den gesamten Jahreslauf ansprechen zu können (Čater, Schmid & Kazda 2013). Die hemisphärische Fotografie muss an einem Tag mit wolkenbedecktem Himmel in der Vegetationszeit angefertigt werden.

Die hemisphärischen Fotografien wurden nach der Anleitung von Wolfslehner (2011) mit dem Programm HemiView 2.1 (HemiView 1996) ausgewertet. Die Auswertung des Programms HemiView liefert eine Vielzahl von Strahlungswerten wobei für diese Auswertungen die Diffusstrahlung (Indirect Site Factor oder ISF) genutzt wurde. Der ISF gibt Aufschluss über die diffuse Lichtstrahlung, welche den Kronenraum durchdringt und damit der Verjüngung zur Verfügung steht. Die verschiedenen Wachstumsreaktionen erzielten die höchsten Korrelationen mit den ISF und auch andere Studien können nachweisen, dass der ISF ein guter Schätzwert der photosynthetisch aktiven Strahlung ist (Pertrţian, von Lüpke & Petriţan 2009).

2.2.3 Erhebungen der allgemeinen Verjüngungsparameter

Die Daten zur Verjüngung wurden an jeder der Teilflächen erhoben. Hierbei wurden alle Bäume bis zu einer Höhe von 1,3 m in einem Radius von einem Meter und alle Bäume mit einer Höhe von über 1,3 m in einem Radius von 1,41 m um den Mittelpunkt der Teilfläche aufgenommen.

Von allen Bäumen, welche in die Probekreise gefallen sind, wurden folgende Parameter aufgenommen:

- Baumart [Spezies]
- Anzahl [n je Spezies]
- Höhe [cm]
- Durchmesser in zehn Zentimeter Höhe (d_{10} [mm])

Die Baumart wurde anhand artindividueller, morphologischer Merkmale wie der Gestalt und Form der Blätter und Knospen sowie der Erscheinung der Rinde angesprochen. Die Anzahl aller Verjüngungspflanzen wurde für jede Baumart separat erhoben. Die Höhe der Verjüngungspflanzen wurde mithilfe eines Gliedermaßstabes, mit einer Genauigkeit von $\pm 0,5$ cm, gemessen. Der Durchmesser in 10 cm Höhe wurde durch Kreuzkluppierung mit einer Schublehre, bei einer Genauigkeit von $\pm 0,5$ mm, an jedem Baum der Teilfläche ermittelt.

Aus dem Kollektiv der Buchenverjüngung wurden die drei dominantesten Buchen ausgewählt, welche in ihrem Lichtgenuss so gering wie möglich durch benachbarte Verjüngung eingeschränkt wurden. An diesen Buchen wurden folgende Parameter erhoben:

- Trieb­längen der letzten fünf Jahre [cm]
- Neigungswinkel des Haupttriebes [0°-30°, 30°-60°, 60°-90°]
- Verbissanzahl des Haupttriebes [Anzahl]

Für die Längenzuwächse der Haupttriebe wurden die Abstände zwischen den Triebbasisnarben mit Hilfe von einem Messschieber oder einem Gliedermaßstab in einer Genauigkeit von $\pm 0,5$ cm gemessen. Die Triebbasisnarben zeigen die einstige Position der Terminalknospe und wurden zwischen der letzten Narbe des Vorjahres und der ersten Narbe des folgenden Jahres gemessen. Diese Methodik ist nur für die letzten fünf Jahre praktikabel, da durch das sekundäre Dickenwachstum die Triebbasisnarben immer schwieriger zu erkennen sind. Wenn der Probebaum einen wiederholten Austrieb im selben Jahr (Johannistrieb) zeigte, dann würde dieser mit zum Trieb­längenwachstum des eigentlichen Jahres gerechnet. Jene Triebe, welche Anzeichen von Verbiss oder sonstigen Abbrüchen zeigten, wurden notiert aber von der Auswertung ausgeschlossen.

Der Neigungswinkel wurde am Haupttrieb des Vorjahres ermittelt, da die Verholzung der Terminaltriebe im Jahr der Werbung noch nicht abgeschlossen war. Mit der Hilfe eines Behelfswinkels wurde die Neigung des letztjährigen Haupttriebes okular geschätzt.

Der Verbiss entlang des gesamten Haupttriebes wurde angesprochen und ausgezählt. Die Differenzierung von Wildtierverschiss und sonstigen Mortalitätsgründen des Triebabschnittes konnte mit hoher Genauigkeit vorgenommen werden. Eine Unterscheidung auf Artniveau der verbeissenden Wildtierart wurde nicht durchgeführt.

2.2.4 Erhebungen an den Probebäumen

Für weitergehende Laboranalysen wurde von jeder Teilfläche ein Probebaum aus den drei dominantesten Buchen ausgewählt. Die Höhe wurde als Hauptkriterium der Probebaumauswahl herangezogen, welche durch die Anzahl des Verbisses am Haupttrieb unterstützt wurde. Dadurch wurden bei nicht zu unterscheidenden Bäumen, jene Buchen mit geringerem Verbiss bevorzugt, damit der Informationsgehalt so wenig wie möglich durch Verbiss beeinflusst wird.

An den geworbenen Probebäumen wurden folgende Parameter erhoben:

- Radialzuwächse [$\frac{1}{100}$ mm]
- Trockengewichte der oberirdischen Holz- und Rindenbiomasse [g]

- Blattfläche einer Auswahl von Probeblättern [m²]
- Trockengewichte der Blattbiomasse [g]

Radialzuwächse

Die Radialzuwächse der einzelnen Probebäume wurden mit dendrochronologischen Jahrringmessungen ermittelt. Dabei wurde der Messtisch LINTAB 5 Pro mit einer Messgenauigkeit von 0,01 mm genutzt. Die Stammprobe für die Jahrringmessungen wurde aus dem untersten Abschnitt des Stammes, im Bereich des Hypokotyls, gewonnen. Der Trennschnitt erfolgte genau rechtwinklig zur Stammachse um die Zuwächse so exakt wie möglich bestimmen zu können.

Um die Sichtbarkeit der Jahrringgrenzen zu erhöhen wurden mit Hilfe eines Tellerschleifers die Stammquerschnitte, beginnend bei einer Körnung von 120, in drei Schritten bis zu einer Körnung von 400 geschliffen. Unter dem Stereomikroskop wurden die Stammstücke so ausgerichtet, dass sich der Querschnitt exakt rechtwinklig zur Objektivachse befand.

Die Messung der Jahrringbreite wurde vom Bereich des Kambiums bis zum Rand der Markröhre durchgeführt. Das teilweise vorkommende Reaktionsholz wurde nicht für die Messung herangezogen, da an jeder Probe auch Abschnitte mit normalem Wachstum zu finden waren. Die Identifizierbarkeit von schmalen Jahrringen um die Markröhre war teilweise nur eingeschränkt möglich und im Zweifelsfall wurden diese Jahrringe nicht in die Analysen einbezogen.

Oberirdische Holzbiomasse

Die oberirdische Holzbiomasse wurde gemeinsam mit der Biomasse der Rinde gemessen und wird im Folgenden jedoch nur als Holzbiomasse bezeichnet. Für die Parameter der Holzbiomasse wurden die Probebäume in einen Haupttrieb und die davon abgehenden Seitentriebe untergliedert. Als Haupttrieb wurde jener durchgehende Stammabschnitt definiert, welcher das Hypokotyl mit dem höchsten Punkt der Pflanze verbindet. Die Seitenverzweigung wird von jenen Zweigen gebildet, die ihren Ursprung im Haupttrieb haben.

Die Haupttriebe wurden zusätzlich in vier Durchmesserstufen (<1 cm, 1-2 cm, 2-5 cm, >5 cm) unterteilt, welche als Stammbiomasseklassen ausgewertet wurden. Dafür wurden sie mittels Kreuzkluppierung vermessen, bei Erreichen des jeweiligen Schwellwertes abgeschnitten und als separate Kompartimente weiter analysiert. Die Trockengewichte der Seitenzweige wurden als Zweigbiomasse ausgewertet, wobei kein größerer Durchmesser als 1 cm bei den Probebäumen vorhanden war.

Sowohl die Stammbiomasse, in ihren verschiedenen Kompartimenten, als auch die Zweigbiomasse wurde im feuchten und darrtrockenen Zustand gewogen. Für die Messungen wurde eine Feinwaage mit einer Messgenauigkeit von 0,1 g genutzt. Die Proben wurden in einem Trocknungsofen bei einer Temperatur von 105 ° Celsius 24 Stunden lang getrocknet. Die Proben wurden einzeln dem Trocknungsschrank entnommen und sofort gewogen um die Aufnahme von Luftfeuchtigkeit aus der Umgebungsluft zu verhindern.

Blattfläche und Blattbiomasse

Die Parameter der Blattfläche wurden entweder mit einer Vollaufnahme oder einer repräsentativen Auswahl der Blätter der Probestämme gemessen. Für die Blattfläche wurden von der Belaubung jedes Probestammes ungefähr 100 Blätter zufällig aus dem oberen Drittel der Krone ausgewählt. Bei Probestämmen die nicht über genügend Blätter verfügten, wurden an benachbarten Bäumen (1 m Umkreis), mit vergleichbarer Höhe, die noch fehlenden Blätter geworben. Die Blattflächen dieser Auswahl wurden mit dem Blattflächenmessgerät Licor Li 3100 Area Meter bestimmt. Um Rückschlüsse auf die spezifische Blattfläche ziehen zu können wurden die Blattgewichte der flächenvermessenen Blattauswahl separat bestimmt.

Die Bestimmung der Blattbiomasse erfolgte analog zur Messung der Blattfläche. Die Bäume, welche über eine ausreichende Blattmasse verfügten, wurden vollständig gewogen. Bei Bäumen mit geringer Belaubung wurden vergleichbare Nachbarbäume im 1 m Umkreis genutzt um die Probengröße auf ein besser auswertbares Niveau zu heben.

Bei der Werbung der Probestämme wurde die gesamte Blattbiomasse entfernt um diese im feuchten und darrtrockenen Zustand zu messen. Das Trocknen und Wiegen erfolgte nach dem gleichen Prinzip wie bei der oberirdischen Holzbiomasse.

2.2.5 Datenmanagement

Die Datenerhebung erfolgte im Rahmen des Forschungsprojektes „BIOS Wienerwald“ (Wolfslehner, Sommerfeld & Hochbichler 2014). Die Werte des Bestandesvorrates, der Grundfläche, der Stammzahl sowie die Daten der ISF-Berechnung wurden direkt der Datenbank des Forschungsprojektes entnommen. Alle anderen Daten wurden in Zusammenarbeit mit Frau Diⁱⁿ Wolfslehner erhoben und anschließend für die Zwecke der hier vorliegenden Diplomarbeit ausgewertet.

2.3 Auswertungen

2.3.1 Baumbestand

Stammzahl

Die repräsentierte Stammzahl einer Fläche errechnet sich aus der Bezugsfläche geteilt durch die Fläche des Probekreises. Für die Berechnung der Stammzahl je Hektar wurde folgende Formel genutzt:

$$\text{Stammzahl} = \frac{10000 \text{ m}^2}{r^2 * \pi} \quad (1)$$

$r = \text{Radius des Probekreises}$

Bei einem Radius von 16 m repräsentiert daher ein Baum im Probekreis (804 m²) 12,4 Bäume je Hektar (Blow-up-Faktor). Diese Berechnung wurde für jede Teilfläche durchgeführt und daraus der Mittelwert und die Standardabweichung für jeden Flächentyp gebildet.

Grundfläche

Die Kreisfläche jedes Baumes im Probekreis wurde errechnet und mit dem Blow-up-Faktor von 12,4 multipliziert. Die Addition aller Kreisflächen der Probebäume ergab die Grundfläche je Hektar, wie auch folgende Formel anzeigt:

$$\text{Grundfläche} = \sum \left(\frac{BHD^2 * \pi}{4} * \frac{10000}{804} \right) \quad (2)$$

$BHD = \text{Brusthöhendurchmesser des Probebaumes}$

Volumen

Für die Ermittlung der Schaftholzvolumen je Hektar wurde die Grundfläche, die Höhe und die Schaftholzformzahl nach Pollanschütz (1974) genutzt. Da nicht alle Baumhöhe gemessen werden konnten, wurden die fehlenden Höhen mit der Einheitshöhenkurve für die Buche Wienerwald nach Sterba (1991) geschätzt. Die Formel für das Schaftholzvolumen nach Pollanschütz (1974) lautet:

$$\text{Schaftholzformzahl: } b_1 + b_2 * \ln(BHD)^2 + b_3 * \frac{1}{h} + b_4 * \frac{1}{BHD} + b_5 * \frac{1}{BHD^2} + b_6 * \frac{1}{(BHD * h)} + b_7 * \frac{1}{(BHD^2 * h)} \quad (3)$$

$BHD = \text{Brusthöhendurchmesser des Probebaumes}$

$h = \text{Baumhöhe des Probebaumes}$

Die Koeffizienten der Formel des Schaftholzvolumens für die Baumart Buche gibt Pollanschütz (1974) wie folgt an:

Baumart	Koeffizienten						
	b ₁	b ₂	b ₃	b ₄	b ₅	b ₆	b ₇
Buche	0,6863	-0,0372	-31,0674	-0,3863	0,2195	49,6136	-22,3719

Tabelle 1: Koeffizienten der Schaftholzformzahl der Baumart Buche nach Pollanschütz (1974), gerundet auf vier Nachkommastellen

Die Formel der Einheitshöhenkurve für die Buche Wienerwald (Sterba 1991) wird wie folgt berechnet:

$$Baumhöhe = \frac{1}{\left(a + \frac{0,87544}{BHD}\right)^2} + 1,3 \quad (4)$$

BHD = Brusthöhendurchmesser des Probebaumes

Das Schaftvolumen der Einzelbäume wurde mit folgender Formel berechnet:

$$Schaftvolumen (V_{SmR}) = Grundfläche * Schaftholzformzahl * Baumhöhe \quad (5)$$

Die Ermittlung des Bestandesvorrates erfolgte durch die Addition der Einzelbaumvolumina und die Multiplikation mit dem Blow-up-Faktor:

$$Bestandesvorrat = \sum(V_{SmR_i} * \frac{10000}{804}) \quad (6)$$

2.3.2 Verjüngung

Pflanzenzahlen

Die Pflanzen der Verjüngungsschicht wurden in Abhängigkeit der Größe in zwei unterschiedlichen Untersuchungsradien aufgenommen, wobei die folgende Formel für die Bestimmung der Pflanzenzahlen genutzt wurde:

$$Pflanzenzahl = \frac{10000 \text{ m}^2}{r^2 * \pi} \quad (7)$$

Die Pflanzen mit einer Höhe von unter 1,3 m wurden in einem Radius von einem Meter aufgenommen und repräsentieren daher 3183 Bäume je Hektar (Blow-up-Faktor). Die Verjüngungsbäume über 1,3 Höhe wurden in einem Radius von 1,41 m erhoben und repräsentieren somit 1601 Bäume je Hektar. Die Gesamtanzahl an Verjüngungspflanzen je Teilfläche wurde durch Addition der Produkte der Pflanzen in den Probekreisen mit ihrem Blow-up-Faktor errechnet. Für die Hektarwerte wurden die Mittelwerte der Teilflächen eines jeden Flächentyps gebildet.

Für die relativen Werte der Holzbiomassekompartimente wurde das jeweilige Kompartiment (Verzweigung <1 cm, Stamm <1 cm, Stamm 1-2 cm, Stamm 2-5 cm, Stamm >5 cm) durch die Summe der gesamten Holzbiomasse geteilt. Bei den relativen Werten der Blattbiomasse wurde die Blattbiomasse durch die Summe von gesamter Holzbiomasse und Blattbiomasse geteilt.

Kennwerte der Holzbiomasse

Das Verhältnis der Zweigbiomasse zur Stammbiomasse (ZSV) wurde durch die Division der Zweigbiomasse durch die Stammbiomasse errechnet:

$$ZSV = \frac{\text{Trockenbiomasse Verzweigung}}{\text{Trockenbiomasse Stamm}} \quad (8)$$

Der Zusammenhang des Zweig-/Stammverhältnisses mit der diffusen Strahlung (ISF) wurde mit Hilfe einer linearen Regression dargestellt, welche folgende Formel nutzt:

$$ZSV = \beta_0 + \beta_1 * ISF + \varepsilon \quad (9)$$

Die lineare Regression des Zweig-/Stammverhältnisses mit der Verjüngungshöhe (Höhe) nutzte folgende Formel:

$$ZSV = \beta_0 + \beta_1 * Höhe + \varepsilon \quad (10)$$

Für die multiple lineare Regression des Zweig-/ Stammverhältnisses mit der Diffusstrahlung (ISF) und der Verbisshäufigkeit (Verbiss) wurde die folgende Formel verwendet:

$$ZSV = \beta_0 + \beta_1 * ISF + \beta_2 * Verbiss + \varepsilon \quad (11)$$

Die Produkt-Moment-Korrelation (PMK) der beiden Variablen Diffusstrahlung (ISF) und Verbissintensität (Verbiss) wurde durch die Division der Kovarianz mit dem Produkt der Standardabweichungen der beiden Variablen berechnet:

$$PMK = \frac{S_{ISF,Verbiss}}{\sigma_{ISF} * \sigma_{Verbiss}} \quad (12)$$

$s_{x,y}$ = Kovarianz von x und y

σ_x = Standardabweichung von x

Die lineare Regression des Stamm-/Gesamtholzbiomasse (S/GBH) mit der diffusen Strahlung (ISF) nutzte folgende Formel:

$$S/GBH = \beta_0 + \beta_1 * ISF + \varepsilon \quad (13)$$

Der Zusammenhang des Durchmessers in 10 cm Höhe (d_{10}) mit der diffusen Strahlung (ISF) wurde mit Hilfe einer linearen Regression dargestellt, welche folgende Formel nutzt:

$$\log_{10} d_{10} = \beta_0 + \beta_1 * ISF + \varepsilon \quad (14)$$

Kennwerte der Blattmorphologie

Für die Charakterisierung der Blattmorphologie wurde die spezifische Blattfläche, das Blattflächenverhältnis und das Blattgewichtsverhältnis genutzt. Die spezifische Blattfläche und das Blattgewichtsverhältnis wurden erstmals bei Kvet et al. (1971) dargestellt und das Blattgewichtsverhältnis wurde erstmals von Radford (1967) verwendet. Der besseren Übersichtlichkeit halber werden die Formeln der Kennwerte im Folgenden dargestellt.

Die spezifische Blattfläche (SLA) errechnet sich aus dem Verhältnis der Blattfläche zu der Blattockenmasse jeder Probe. Die Einheit entspricht hierbei Quadratmeter Blattfläche je Kilogramm Blattockenmasse und errechnet sich nach folgender Formel:

$$SLA = \frac{\text{Blattfläche}}{\text{Blattockenbiomasse}} \quad (15)$$

Die logarithmische Regression zwischen spezifischer Blattfläche (SLA) und Diffusstrahlung (ISF) wurde mit Hilfe folgender Formel dargestellt:

$$SLA = \beta_0 + \beta_1 * \log(ISF) + \varepsilon \quad (16)$$

$\log(x)$ = Logarithmus von x

Das Blattflächenverhältnis (LAR) stellt das Verhältnis von der Blattfläche zu der gesamten oberirdischen Pflanzenbiomasse dar und nutzt Quadratmeter Blattfläche zu Kilogramm Pflanzenbiomasse als Maßeinheit. Die Formel des Blattflächenverhältnisses lautet:

$$LAR = \frac{\text{Blattfläche}}{\text{Pflanzenbiomasse}} \quad (17)$$

Für die logarithmische Regression von Blattflächenverhältnis (LAR) und Diffusstrahlung (ISF) wurde die folgende Formel verwendet:

$$LAR = \beta_0 + \beta_1 * \log(ISF) + \varepsilon \quad (18)$$

Das Blattgewichtverhältnis (LWR) ist das Verhältnis von Blattbiomasse zur oberirdischen Pflanzenbiomasse, welches ein dimensionsloser Wert ist. Die Berechnung des Blattgewichtsverhältnisses wurde mit folgender Formel vorgenommen:

$$LWR = \frac{\text{Blatttrockenbiomasse}}{\text{Pflanzen-trockenbiomasse}} \quad (19)$$

Der Zusammenhang von Blattgewichtverhältnis und Diffusstrahlung wurde mit einer logarithmischen Regression dargestellt, welche folgende Formel nutzt:

$$LWR = \beta_0 + \beta_1 * \log(ISF) + \varepsilon \quad (20)$$

Kennwerte der Triblängenzuwächse

Die durchschnittlichen Triblängenzuwächse der Jahre 2011 bis 2013 wurden sowohl mit der Diffusstrahlung als auch der Verjüngungshöhe verglichen. Die logarithmische Regression der Triblängenzuwächse ($\emptyset TLZ$) und der Diffusstrahlung (ISF) nutzt die folgende Formel:

$$\emptyset TLZ = \beta_0 + \beta_1 * \log(ISF) + \varepsilon \quad (21)$$

Bei dem Zusammenhang der Triblängenzuwächse ($\emptyset TLZ$) und der Verjüngungshöhe (Höhe) wurde die folgende Formel benutzt:

$$\emptyset TLZ = \beta_0 + \beta_1 * \log(Höhe) + \varepsilon \quad (22)$$

2.3.3 Statistische Auswertung

Die Digitalisierung, Datenverwaltung und das explorative Data-Mining erfolgten mittels MS Excel 2010. Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit dem Statistikprogramm R in der Version 3.1.0 vom 10. April 2014 (R Development Core Team, 2008).

Die Erfüllung der Testvoraussetzungen wurde mit Hilfe der diagnostischen Grafiken von R für die Varianzanalysen sowie die linearen und nichtlinearen Regressionen durchgeführt. Hierbei wurden hauptsächlich "Normal-Q-Q Plots" und "Residual vs. Fitted Values" Grafiken genutzt, welche in Abbildung 3 zur Veranschaulichung dargestellt sind.

Für die Annahme der Alternativhypothese wurde bei allen statistischen Tests ein Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ zugrunde gelegt. Wenn das Bestimmtheitsmaß der statistischen Modelle über $\alpha = 0,05$ lag aber noch unter $\alpha = 0,1$ wurde die Alternativhypothese abgelehnt aber dennoch von einem statistischen Trend gesprochen.

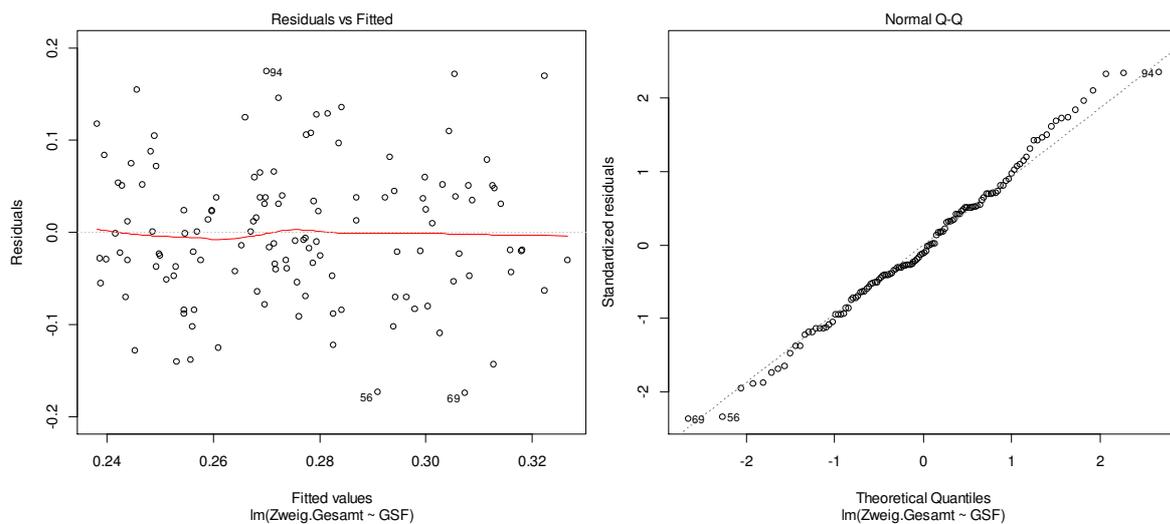


Abbildung 3: Beispielhafte Darstellung der Modelldiagnostik, Residuals vs. Fitted Values Darstellung und der Q-Q Plot

Lineare, multiple lineare und nichtlineare Regressionen

In dieser Arbeit werden lineare und nichtlineare Regressionen genutzt um Zusammenhänge zwischen den metrisch skalierten Variablen darzustellen. Für simple Regressionsanalysen werden einfache Regressionen genutzt, bei denen eine abhängige Variable durch eine unabhängige Variable (Prädiktor) erklärt wird. Für eine mehrdimensionale Abhängigkeit wird die multiple Regression genutzt, bei der die abhängige Variable durch mehrere Prädiktoren erklärt werden kann.

Die lineare Regression unterstellt, dass der Zusammenhang zwischen den Regressionskoeffizienten linearer Natur ist. Vereinfacht wird dabei eine gerade Linie in die Daten gelegt, welche die Daten mit Hilfe der Methode der kleinsten Quadrate am besten repräsentiert. Da die Zusammenhänge zwischen den Daten nicht immer linear waren, wurden auch nichtlineare Regressionen genutzt um eine Kurve in die Daten zu legen, welche diese am besten repräsentiert. Da die Methode der kleinsten Quadrate keine Gültigkeit für eine nichtlineare Regression besitzt, wurde das nichtlineare Bestimmtheitsmaß gebildet, welches sich auf die gleiche Weise wie der lineare p-Wert interpretieren lässt. Die nichtlinearen Regressionen wurden durch eine logarithmische Adaption der Regressionskurve an die Datenpunkte angepasst, weshalb im Folgenden auch von einer logarithmischen Regression gesprochen wird.

Die Prädiktoren der linearen und nichtlinearen Regressionen sind hauptsächlich die relativen Anteile der Diffusstrahlung (ISF). Des Weiteren kommen die Verjüngungshöhe und die Anzahl des Haupttriebverbisses als Prädiktoren in den Regressionsanalysen vor.

ANOVA und paarweise t-Tests

Zur Analyse der Unterschiede zwischen den Gruppen wurden Varianzanalysen und Signifikanztests durchgeführt. Da es sich meist um mehr als zwei Gruppen handelt wurden einfaktorielle ANOVAs durchgeführt. Das Ergebnis einer ANOVA kann feststellen ob zwischen den verschiedenen Gruppen signifikante Unterschiede auftreten. Für die Ergebnisse dieser Arbeit ist es jedoch entscheidend zwischen welchen Gruppen diese Unterschiede auftreten. Aus diesem Grund wurden nur die der ANOVA folgenden Post-hoc-Tests abgebildet. Jedem dargestellten Post-hoc-Test ging auch die Berechnung einer signifikanten ANOVA voraus. Bei der Überprüfung der Voraussetzung wurde der Levene-Test genutzt um die Homoskedastizität der Daten festzustellen. Die Varianzhomoskedastizität konnte nicht immer festgestellt werden, dennoch wurde in manchen dieser Fälle mit der Berechnung einer ANOVA fortgefahren. Die kann durch die weit über 200 Proben gerechtfertigt werden, welche an den betreffenden Levene-Tests beteiligt waren.

Als Post-hoc-Test werden multiple paarweise Vergleiche genutzt, welche die einzelnen Gruppen auf Differenzen zwischen paarigen Mittelwerten testen. Um die Gesamtfehlerrate unter dem geforderten Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ zu halten wurde die Benjamini-Hochberg Anpassung genutzt (Hochberg & Benjamini, 1995).

3 Ergebnisse

3.1 Waldbauliche Beschreibung

In diesem Unterkapitel wird eine waldbauliche Beschreibung der Untersuchungsflächen gegeben. Das Altholz wird durch die Grundfläche, den Vorrat und die Stammzahl charakterisiert. Für die Verjüngung wird die Anzahl je Hektar getrennt nach Spezies und Höhenklasse dargestellt. Außerdem werden die Mittel-, Maximal- und Minimalwerte der diffusen Lichtstrahlung, der Durchmesser in 10 cm Höhe und der Anzahl der beteiligten Probestämme aufgelistet.

3.1.1 Baumbestand

Die Werte des Baumbestandes für die Grundfläche, den Vorrat und die Stammzahl sind in den folgenden Abbildungen, sowie in der Tabelle 2 numerisch, samt Standardfehler des Mittelwertes dargestellt. Zusätzlich führt die Tabelle 2 den Vorrat des noch stehenden Totholzes an.

Die Abbildung 4 zeigt die Grundflächen beider Untersuchungsorte getrennt nach Flächentypen. In den nahezu ungestörten Bestandesverhältnissen beträgt die durchschnittliche Grundfläche 52 m²/ha in Mauerbach und 40 m²/ha in Troppberg. Die Randflächen des Untersuchungsortes Mauerbach besitzen eine durchschnittliche Grundfläche von 24 m²/ha, während die Randflächen des Untersuchungsortes Troppberg 29 m²/ha aufweisen. Die Lückenflächen weisen eine Grundfläche von 8 m²/ha in Mauerbach und 3 m²/ha in Troppberg auf.

Die durchschnittlichen Flächenvorräte aller lebenden Bäume der Untersuchungsorte Mauerbach und Troppberg sind in Abbildung 5 dargestellt. Die höchsten Vorräte erreichen die Bestandesflächen in Mauerbach mit circa 920 m³/ha und Troppberg mit circa 740 m³/ha Vorratsfestmeter. Dagegen fallen die Vorräte der Randflächen deutlich geringer mit circa 400 m³/ha in Mauerbach und circa 525 m³/ha in Troppberg aus. Die geringsten Vorräte werden in den Lückenflächen mit circa 140 m³/ha in Mauerbach und rund 50 m³/ha in Troppberg erreicht.

Die Anteile des stehenden Totholzes im Vergleich zu den Vorräten des lebenden Holzes treten besonders auf den Lückenflächen zu Tage. Hier erreichen die Vorräte des stehenden Totholzes in Mauerbach ungefähr 24 % vom dem des lebenden Holzes, während sie in Troppberg sogar auf einen Prozentsatz von über 70 % steigen (Tabelle 2).

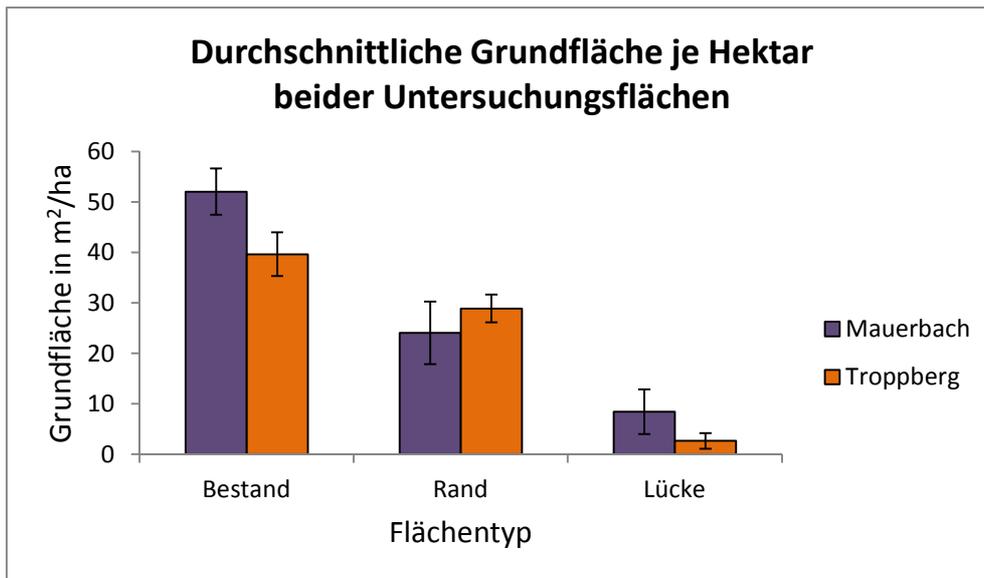


Abbildung 4: Grundfläche in m² je Hektar der Flächen Mauerbach und Troppberg, Fehlerindikator zeigt den Standardfehler des Mittelwertes

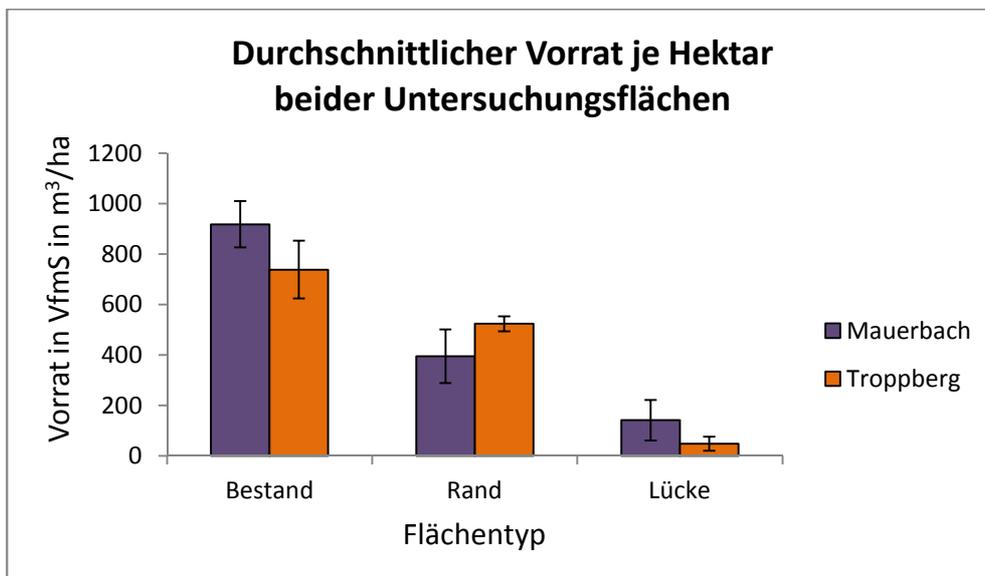


Abbildung 5: Vorrat in m³ (VfmS) je Hektar der Flächen Mauerbach und Troppberg, Fehlerindikator zeigt den Standardfehler des Mittelwertes

Die Verteilung der Stammzahlen der einzelnen Flächen ist in Abbildung 6 zu sehen. Die Bestandesflächen erreichen 275 Stämme je Hektar in Mauerbach und 254 Stämme je Hektar in Troppberg. Die Stammzahlen der Randflächen liegen mit 154 Bäumen in Mauerbach und 183 Bäumen in Troppberg unter jenen Werten der Bestandesflächen. Die geringsten Werte für die Stammzahlen liegen wiederum auf den Lückenflächen mit 50 Bäumen je Hektar in Mauerbach und 13 Bäumen je Hektar in Troppberg.

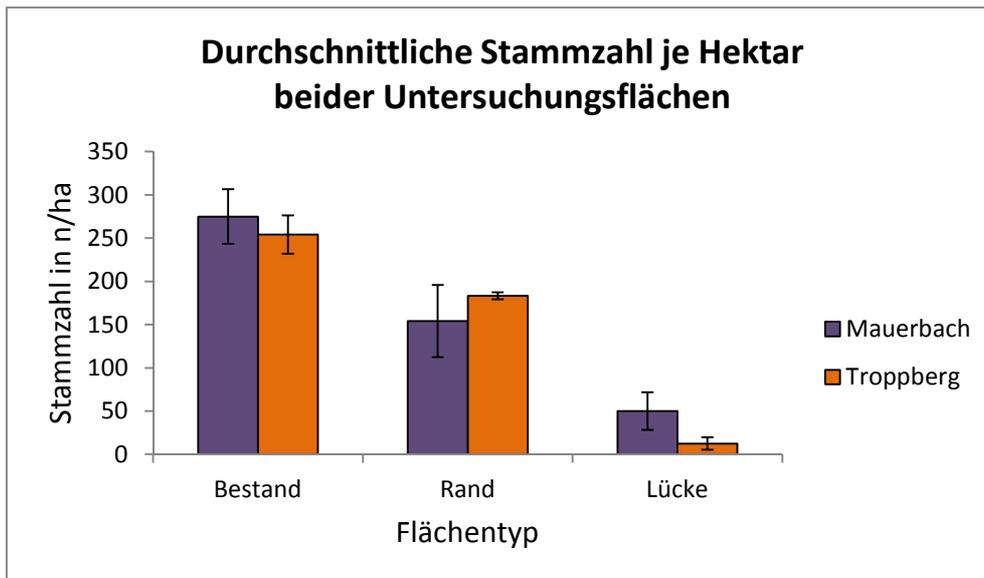


Abbildung 6: Stammzahl je Hektar der Flächen Mauerbach und Troppberg, Fehlerindikator zeigt den Standardfehler des Mittelwertes

Ort	Flächentyp	Stammzahl (n/ha)	Grundfläche (m ² /ha)	Vorrat (VfmS/ha)	Vorrat Totholz (VfmS/ha)
Mauerbach	Bestand	275 (± 32)	52 (± 5)	919 (± 92)	6 (± 5)
	Rand	154 (± 42)	24 (± 6)	395 (± 106)	29 (± 15)
	Lücke	50 (± 22)	8 (± 4)	142 (± 106)	34 (± 21)
Troppberg	Bestand	254 (± 22)	40 (± 4)	739 (± 115)	2 (± 2)
	Rand	183 (± 4)	29 (± 3)	524 (± 30)	14 (± 2)
	Lücke	13 (± 7)	3 (± 2)	49 (± 28)	35 (± 18)

Tabelle 2: Stammzahl, Grundfläche, Vorrat und Vorrat Totholz der Flächen Mauerbach und Troppberg, Standardfehler des Mittelwertes in Klammern (zu Abbildung 4, Abbildung 5 und Abbildung 6)

3.1.2 Verjüngung

In der Verjüngungsschicht ist die Buche auf beiden Untersuchungsorten die dominante Baumart. In den Untersuchungsflächen des Gebietes Mauerbach ist sie mit einem Anteil von mindestens 80 % der Verjüngungsbäume vertreten (Abbildung 7). Die zweithäufigste Art ist die Gemeine Esche (*Fraxinus excelsior*), welche ihren höchsten Anteil auf den Bestandesflächen mit circa 17 % der Anzahl je Hektar erreicht. Alle anderen Baumarten spielen eine untergeordnete Rolle in der Zusammensetzung der Verjüngungsschicht (Abbildung 7).

Der Unterschied der Verjüngungsbäume je Hektar zwischen den Flächentypen Bestand und Rand ist nur gering ausgeprägt. Die Lückenflächen weisen ungefähr die Hälfte der Verjüngungszahlen der Bestandesflächen auf (Abbildung 7).

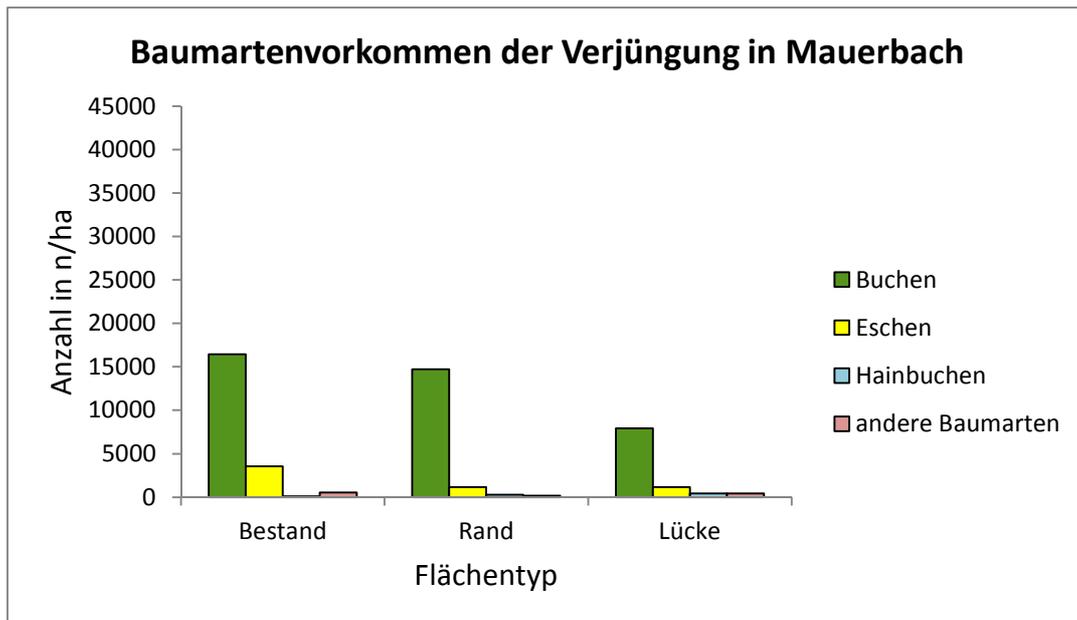


Abbildung 7: Durchschnittliche Anzahl der Verjüngungspflanzen je Hektar getrennt nach Baumarten der Fläche Mauerbach

Auf der Fläche Troppberg erreicht die Buche einen Anteil von mindestens 67 % aller vorhandenen Verjüngungsbäume (Abbildung 8). Besonders auf den Bestandesflächen ist die Esche die bedeutendste Mischbaumart, wo sie durchschnittlich 32 % der Bäume der Verjüngungsschicht stellt. Die zahlreichste Mischbaumart der Randflächen ist die Hainbuche (*Carpinus betulus*), welche jedoch nur einen Anteil von 8 % der Gesamtanzahl der Verjüngungsbäume dieser Flächen einnimmt. Auf den Lückenflächen finden sich die Mischbaumarten Esche, Hainbuche und andere Baumarten, wie Hänge-Birke (*Betula pendula*) und Zitter-Pappel (*Populus tremula*). Die Anteile der Mischbaumarten sind relativ ausgeglichen und belaufen sich gemeinsam auf circa 20 % der Verjüngungsbäume.

In Troppberg weisen die Randflächen circa doppelt so viele Verjüngungsbäume wie die Bestandes- und Lückenflächen auf. Ein ausgeprägter Unterschied zwischen der Verjüngungsanzahl der Bestandesflächen und Lückenflächen kann nicht festgestellt werden (Abbildung 8).

Im Allgemeinen ist das Gebiet Troppberg verjüngungsreicher als das Gebiet Mauerbach (Abbildung 7 und Abbildung 8), wobei besonders die Randflächen in Troppberg durchschnittlich dreimal so viele Verjüngungsbäume aufweisen als der Durchschnitt der Randflächen in Mauerbach. Auch die Lückenflächen in Troppberg weisen mehr als doppelt so viele Verjüngungsbäume gegenüber dem Gebiet Mauerbach auf. Die Bestandesflächen in Troppberg besitzen im Vergleich zu Mauerbach eine um ein Drittel höhere Verjüngungsdichte, welche besonders durch den hohen Eschenanteil in Troppberg zustande kommt.

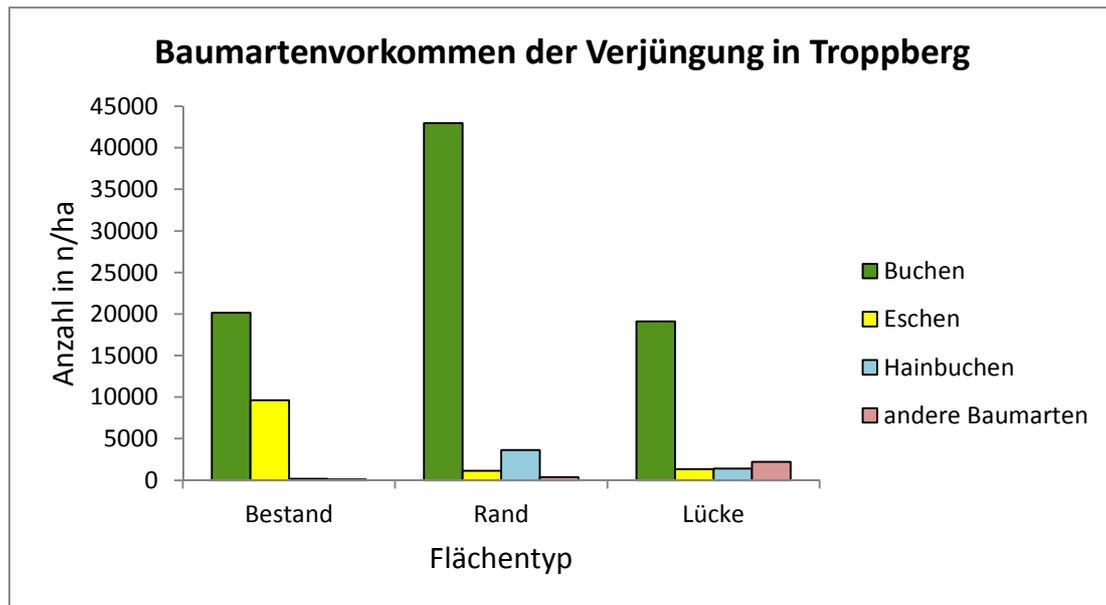


Abbildung 8: Durchschnittliche Anzahl der Verjüngungspflanzen je Hektar getrennt nach Baumarten der Fläche Troppberg

Neben der Gesamtanzahl der Verjüngungspflanzen ist ebenfalls die Verteilung dieser Pflanzenzahlen über die verschiedenen Höhenklassen von Interesse. Die Pflanzzahlen der Buche, als Zielspezies dieser Untersuchung, werden im Folgenden getrennt nach Lichtregimen und Höhenklasse für die beiden Untersuchungsgebiete dargestellt.

Auf der Untersuchungsfläche Mauerbach besitzen die Bestandesflächen, mit über 14 000 Buchen, die meisten Verjüngungspflanzen je Hektar (Abbildung 9). Dabei konzentrieren sich die Buchen der Bestandesfläche deutlich in der Höhenklasse bis 40 cm. Die Randflächen erreichen in der Höhenklasse von 40 bis 80 cm ihr Maximum mit über 8 000 Pflanzen, sind jedoch auch in der darunter liegenden Höhenklasse zahlreich vertreten. Die Pflanzenzahlen der Randflächen in der untersten Höhenklasse von 5 bis 40 cm liegen mit 4800 weit unter jenen der Bestandesflächen. Die Lückenflächen zeigen eine homogenere Verteilung der Pflanzzahlen über die Pflanzenhöhe und zeigen in den Klassen von 40 bis 80 cm und 80 bis 130 mit 2 700 bis 3 000 Pflanzen je ha ihre Höchstwerte. Neben moderaten Pflanzenzahlen in der untersten Höhenklasse bis 40 cm weisen die Lückenflächen in den oberen Höhenklassen (130 bis 200 cm und 200 bis 300 cm) kaum noch Buchenverjüngung auf (Abbildung 9).

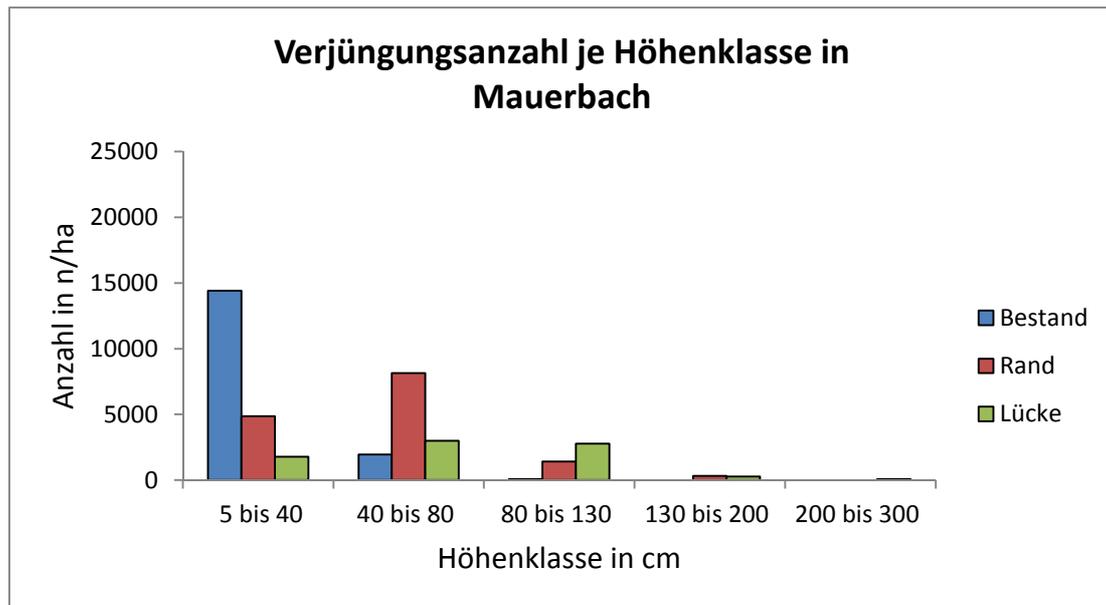


Abbildung 9: Durchschnittliche Anzahl der Buchenverjüngung je Hektar getrennt nach Höhenklasse der Fläche Mauerbach

Das Untersuchungsgebiet Troppberg erreicht ebenfalls in der Höhenklasse von 5 bis 40 cm die maximale Buchendichte (Abbildung 10). Sowohl die Bestandes- als auch die Randfläche weisen in dieser Höhenklasse Pflanzenzahlen von circa 20 000 Buchen je Hektar auf.

Neben dem Maximum in der ersten Höhenklasse finden sich nur wenige Buchen der Bestandesflächen in der Höhenklasse von 40 bis 80 cm. Die Randflächen in Troppberg weisen im Gegensatz zu ihrem Pendant in Mauerbach die höchste Buchendichte im Höhenbereich von 5 bis 40 cm auf. Die Buchendichte der Randflächen nimmt mit zunehmender Höhe ab, wobei in der zweiten Höhenklasse die Pflanzenanzahl noch ungefähr 80 % des Höchstwertes beträgt (Abbildung 10). Die Abnahme der Pflanzendichte zur zweiten und dritten Höhenklasse (80 bis 130 cm und 130 bis 200 cm) erfolgt hingegen im stärkeren Maße. Die Buchendichte der Lückenflächen ist homogen über alle Höhenklassen verteilt mit einem Maximum an Pflanzenzahlen in der ersten und zweiten Höhenklasse (Abbildung 10). Im Gegensatz zu den Lückenflächen in Mauerbach sind in Troppberg auch relativ hohe Buchendichten in den Höhenklassen 130 bis 200 cm und 200 bis 300 cm vertreten (Abbildung 10).

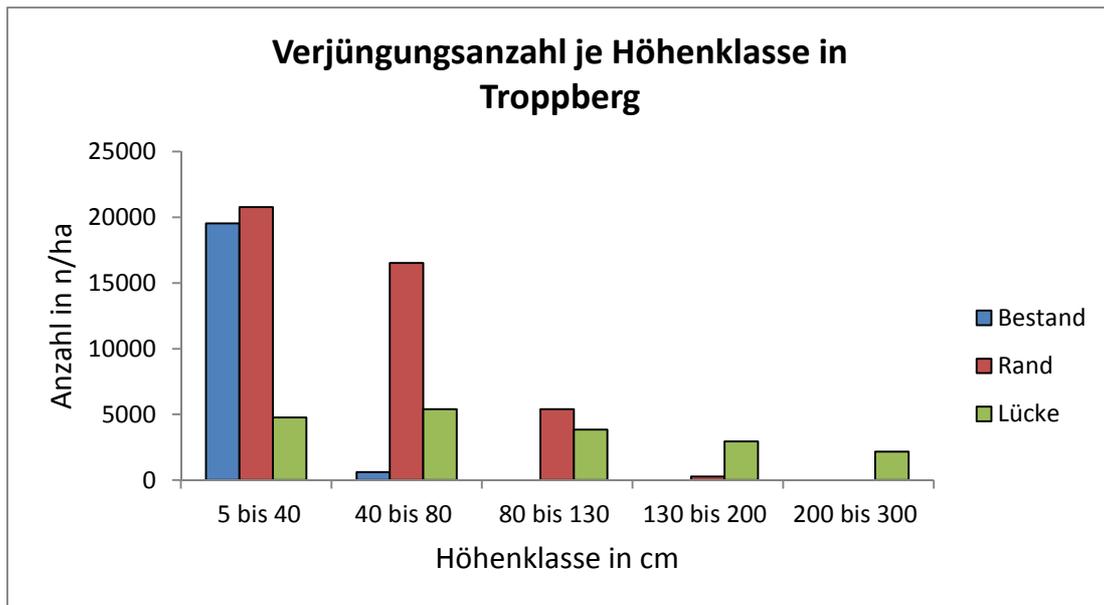


Abbildung 10: Durchschnittliche Anzahl der Buchenverjüngung je Hektar getrennt nach Höhenklasse der Fläche Troppberg

Die Tabelle 3 zeigt die Mittel-, Minimal- und Maximalwerte der Diffusstrahlung (ISF), den Stammdurchmesser in 10 cm Höhe und die Anzahl der beteiligten Proben der beiden Untersuchungsflächen.

		Mittelwert ISF	Minimum ISF	Maximum ISF	d ₁₀	Anzahl
Mauerbach	Bestand	0,129	0,095	0,163	4,05 ± 0,3	22
	Rand	0,367	0,286	0,430	8,61 ± 0,64	28
	Lücke	0,491	0,314	0,601	11,06 ± 0,8	16
Troppberg	Bestand	0,118	0,091	0,161	4,33 ± 0,34	12
	Rand	0,289	0,210	0,423	8,08 ± 0,80	25
	Lücke	0,565	0,459	0,699	12,69 ± 1,32	26

Tabelle 3: Mittelwert, Minimum und Maximum der Diffusstrahlung (ISF), Durchmesser in 10 cm Höhe (d₁₀) und Anzahl der analysierten Proben

3.2 Einfluss des Lichtgenusses auf die Biomasseallokation in Stamm und Verzweigung

Das folgende Unterkapitel widmet sich der oberirdischen Holzbiomasse der Verjüngungsbäume (im Folgenden nur noch als Holzbiomasse bezeichnet) und den daraus ableitbaren Verhältnissen. Neben den absoluten Werten der gesamten Holzbiomasse werden auch relative Werte für Zweig- und Stammkompartimente der Holzbiomasse sowie das Zweig-/Stammverhältnisse der untersuchten Flächen vorgestellt. Der Einfluss von Wildtierverschiss auf diese Verhältnisse und die Neigung des Terminaltriebes sollen ebenfalls dargestellt werden. Die Zusammenhänge des Verhältnisses Zweig-/Gesamtholzbiomasse mit der diffusen Strahlung und der Höhe in 10 cm (d_{10}) mit der Diffusstrahlung werden hergestellt.

Da die Qualität dieser Ergebnisse im Wesentlichen auf der Genauigkeit der Messung der darrtrockenen Pflanzenbestandteile beruht, musste der Messungenauigkeit der verwendeten Waage Rechnung getragen werden. Aufgrund der Waageungenauigkeit von 0,1 g wurden jene Proben, welche ein Trockengewicht von 0,4 g unterschritten haben ($n_{\text{Ausfall}} = 33$) nicht in die Auswertung miteinbezogen.

3.2.1 Absolute Holzbiomassen

Die Abbildung 11 zeigt die Whisker-Boxplot Darstellung der gesamten Holzbiomasse der Fläche Mauerbach. Die Bestandesflächen weisen kaum einen Unterschied zwischen dem Median von 3,5 g und den Werten des Interquartilsabstandes (die „mittleren“ 50 % aller Messwerte, welche sich gleichmäßig um den Median verteilen) auf. Auch die übrigen Messwerte der Holzbiomassen weichen kaum vom Median ab. Auf den Randflächen konnten, im Vergleich zu den Bestandesflächen, höhere Werte für die gesamte Holzbiomasse nachgewiesen werden. Der Median der Randflächen liegt bei 24,3 g und die Werte innerhalb des Interquartilsabstandes streuen ebenfalls stärker um den Median als die Werte der Bestandesflächen. Der Medianwert der Lückenflächen übersteigt mit 51,7 g wiederum die Mediane der Bestandes- und Randflächen. Die Streuung der Interquartilswerte ist bei den Lückenflächen ebenfalls größer als bei den Randflächen.

Whisker-Boxplot der gesamten Holzbiomasse der Fläche Mauerbach

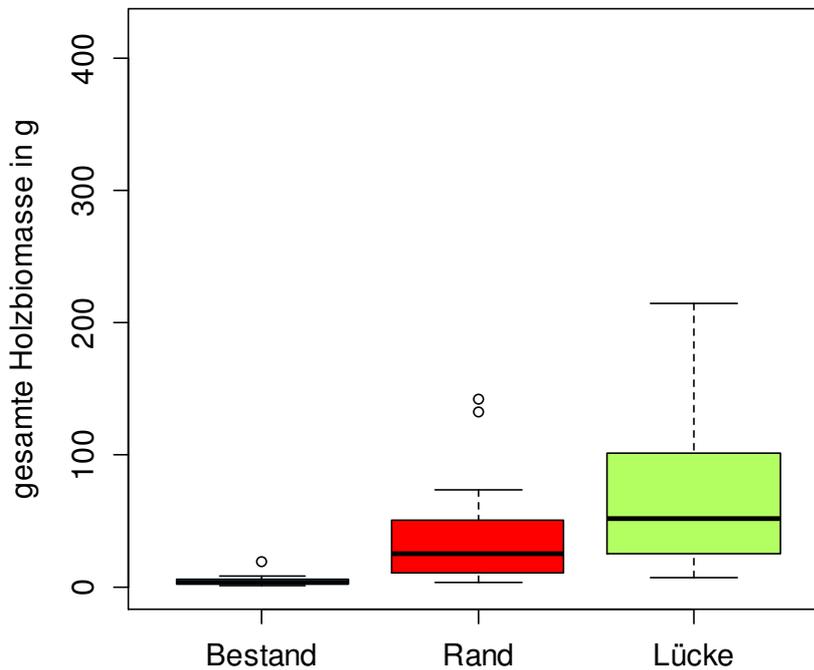


Abbildung 11: Whisker-Boxplot Darstellung der gesamten Holzbiomassen der Fläche Mauerbach, Kreise zeigen Ausreißer

Die gesamten Holzbiomassen der Untersuchungsfläche Troppberg sind ebenfalls als Whisker-Boxplot Grafik in der Abbildung 12 dargestellt. Der Unterschied der Holzbiomassewerte innerhalb der Bestandesflächen ist nur wenig ausgeprägt. Der Median liegt bei 4,45 g und die Werte des Interquartilsabstandes schwanken geringfügig um circa $\pm 1,5$ g um den Median. Die Randflächen weisen im Allgemeinen höhere Messwerte auf und der Median beträgt 10,9 g. Die Streuung der Messwerte der Randflächen ist größer als jene der Bestandesflächen, jedoch weisen die unteren 25 % (unterhalb des Medianes) des Interquartilsabstandes eine weitaus geringere Streuung auf als die oberen 25 % (oberhalb des Medianes) der Messwerte. Die erhobenen Werte der Lückenfläche in Troppberg liegen sowohl im Median als auch im Grad der Streuung weit über den Bestandes- und Randflächen. Der Median liegt bei 49,7 g und die Interquartilsstreuung weist, bei erheblich höheren Maximalbeträgen, eine ähnliche Ungleichverteilung wie jene der Randflächen auf.

Whisker-Boxplot der gesamten Holzbiomasse der Fläche Troppberg

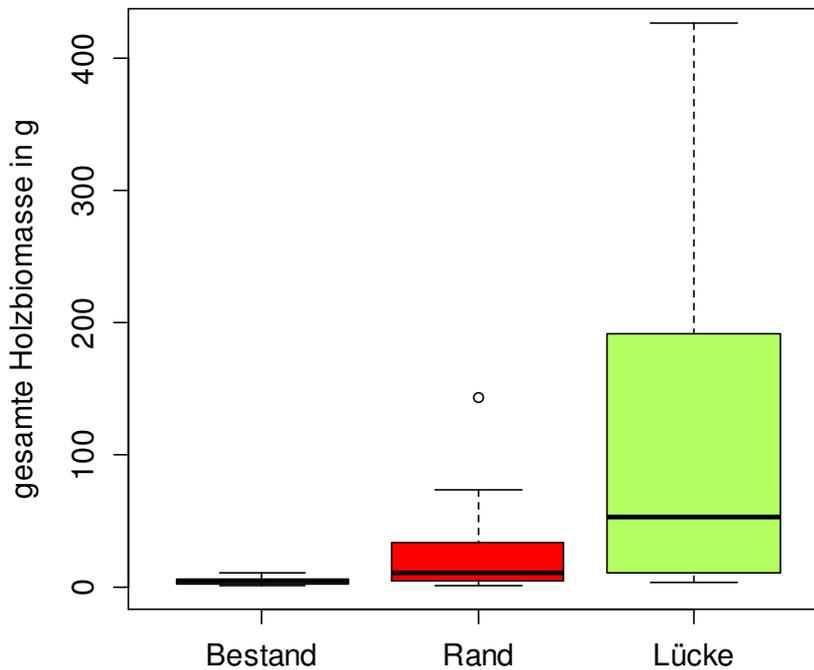


Abbildung 12: Whisker-Boxplot Darstellung der gesamten Holzbiomassen der Fläche Troppberg, Kreise zeigen Ausreißer

Beim Vergleich der beiden Untersuchungsflächen Mauerbach und Troppberg (Abbildung 11 und Abbildung 12) kann festgestellt werden, dass diese sowohl Analogien als auch Divergenzen aufweisen. Die Bestandesflächen lassen auf beiden Flächen nur geringe Holzbiomassen mit einer geringen Variabilität innerhalb der gemessenen Werte erkennen. Ebenfalls scheinen die Randflächen beider Untersuchungsorte in der Lage der Messwerte große Ähnlichkeit aufzuweisen. Allerdings ist bei den Randflächen in Troppberg eine stärkere Rechtsschiefe der Messwerte festzustellen, welche in Mauerbach nur gering ausgeprägt ist. Die größten Unterschiede können bei den Lückenflächen festgestellt werden. Zwar gleichen sich deren Mediane, doch sowohl die Messwerte oberhalb als auch unterhalb dieser Mediane weichen voneinander ab. Die unteren 25 % des Interquartilsabstandes scheinen in Troppberg geringere Werte anzunehmen als in Mauerbach. Stärker sind diese Kontraste im oberen Teil des Interquartilsabstandes und den darüber liegenden Werten ersichtlich. In Troppberg erreicht der Wert unter dem 75 % der Messwerte liegen 200 g Holzbiomasse während in Mauerbach nur 100 g erreicht werden. Auch die Maximalwerte liegen in Troppberg mit über 400 g Holzbiomasse über jenen Mauerbachs mit circa 200 g.

3.2.2 Relative Holzbiomasseverteilung

Die Verteilung der gesamten Holzbiomasse auf die einzelnen oberirdischen Kompartimente ist in Abbildung 13 dargestellt. Aus der Abbildung wird ersichtlich, dass bei keiner der untersuchten

Flächen die Verzweigung eine höhere Aststärke als 1 cm aufweisen konnte. Ebenso unterscheiden sich die Anteile der Verzweigung an der Gesamtholzbiomasse zwischen den Flächen. Während bei den Bestandesflächen im Durchschnitt 24 % (± 1 % Standardfehler) der Holzbiomasse auf die Verzweigung entfallen, erreichen die Randflächen 29 % (± 1 % Standardfehler) und die Lückenflächen 30 % (± 1 % Standardfehler) der Holzbiomasse. Die Bestandesflächen unterscheiden sich signifikant von den Rand- und Lückenflächen, wobei zwischen den letztgenannten kein Unterschied festgestellt werden kann (Tabelle 4).

Die Anteile der Stammkompartimente unter 1 cm Durchmesser variieren ebenfalls zwischen drei Flächentypen (Abbildung 13). In den Bestandesflächen wird die gesamte Stammbiomasse (76 % der Gesamtholzbiomasse bei ± 1 % Standardfehler) von Kompartimenten unter 1 cm Durchmesser gebildet. Dies ist auf den Randflächen nicht mehr festzustellen, da hier 55 % (± 3 % Standardfehler) der gesamten Holzbiomasse auf Stammkompartimenten unter 1 cm sowie 16 % (± 3 % Standardfehler) auf Durchmesser zwischen 1 cm und 2 cm fallen. Die durchschnittlichen Stammanteile der Lückenflächen bestehen aus drei unterschiedlichen Kompartimenten, die sich zu 36 % (± 4 % Standardfehler) auf die Durchmesserklasse unter 1 cm, zu 31 % (± 3 % Standardfehler) auf die Durchmesserklasse 1 cm bis 2 cm und zu 4 % (± 1 % Standardfehler) auf die Durchmesserklasse 2 cm bis 5 cm verteilen. Statistisch lassen sich zwischen den Stammkompartimenten unter 1 cm sowie den Kompartimenten 1 cm bis 2 cm signifikante Unterschiede nachweisen (Tabelle 4).

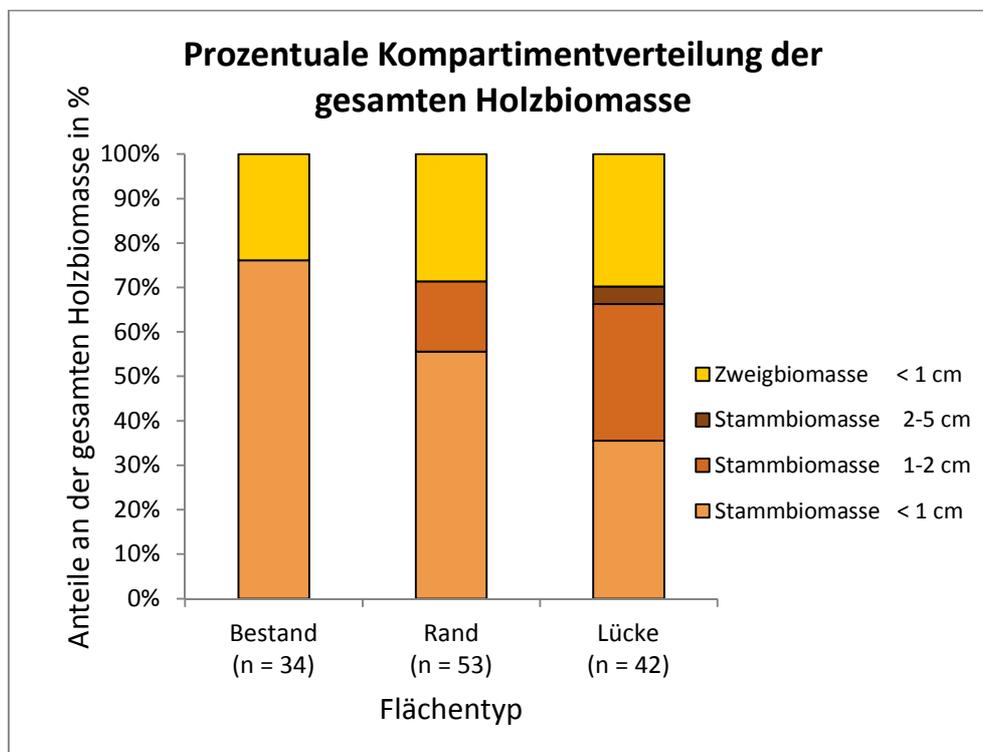


Abbildung 13: Mittelwerte der prozentuale Kompartimentverteilung der gesamten Holzbiomasse

Zweigbiomasse < 1 cm			Stammbiomasse < 1 cm		
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	0,0085	-	Rand	< 0,0001	-
Lücke	0,0031	0,4493	Lücke	< 0,0001	< 0,0001

Stammbiomasse 1-2 cm		
	Bestand	Rand
Rand	-	-
Lücke	-	0,0009

Tabelle 4: Paarweise t-Tests mit Benjamini-Hochberg Anpassung und t-Test (Stammbiomasse 1-2 cm) (zu Abbildung 13)

Die Abbildung 14 stellt die Verteilung der Neigungswinkel des Terminaltriebs, getrennt nach den untersuchten Flächentypen dar. Aus dieser Abbildung wird ersichtlich, dass der prozentuale Anteil der Verjüngungspflanzen mit Neigungswinkeln von 0° bis 30° von den Bestandesflächen über die Randflächen zu den Lückenflächen stark zunimmt. Ebenso geht der Anteil der Pflanzen mit einem Neigungswinkel von 60° bis 90° entlang dieses Gradienten zurück. Dieser Rückgang ist jedoch weniger stark ausgeprägt, was durch die ähnlichen Anteile der Neigungswinkel der Rand- und Lückenflächen hervorgehoben wird. Auch die mittleren Neigungswinkel von 30° bis 60° verzeichnen einen Rückgang, welcher zwischen Bestandes- und Randflächen gering, zwischen Rand- und Lückenflächen jedoch ausgeprägter ist (Abbildung 14).

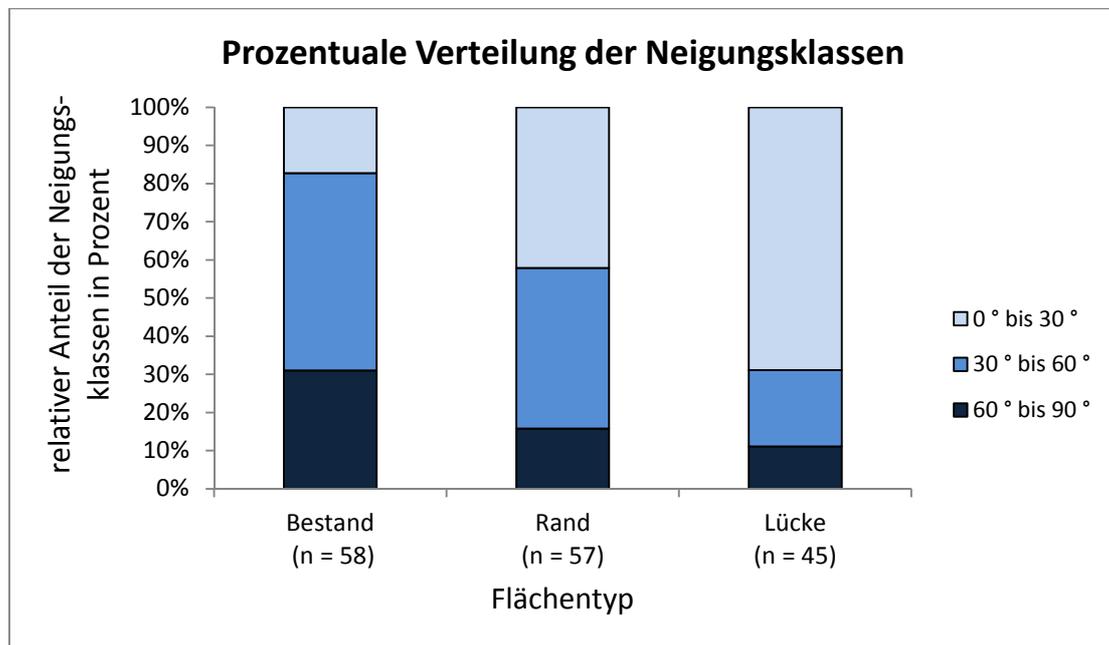


Abbildung 14: Mittelwerte der prozentualen Verteilung der Neigungswinkel der Probestämme

3.2.3 Zweig-/Stammbiomasseverhältnis

Die Veränderung des relativen Verhältnisses von Zweigbiomasse zu Stammbiomasse bei steigender diffuser Lichtstrahlung ist in Abbildung 15 dargestellt. Wie der Abbildung 15 zu entnehmen ist, steigt das Verhältnis von Zweig-/Stammbiomasse mit zunehmender Diffusstrahlung an. Bei Werten unter

20 % der Freilandstrahlung liegt das Verhältnis im Mittel bei 0,3 Zweig- zu Stammbiomassen und steigert sich auf 0,5 bei 60 % der Freilandstrahlung.

Dieser Anstieg ist laut der Zusammenfassung des linearen Modells in Tabelle 5 höchstsignifikant. Allerdings ist die Stärke dieses Zusammenhangs nur schwach ausgeprägt, da nur circa 9 % aller Abweichungen durch die Diffusstrahlung erklärt werden können (Tabelle 5).

Die Mittelwerte des Zweig-/ Stammverhältnisses betragen für den Flächentyp Bestand: 0,33 (\pm 0,06 Standardfehler), für den Flächentyp Rand: 0,41 (\pm 0,06 Standardfehler) und für den Flächentyp Lücke 0,45 (\pm 0,07 Standardfehler).

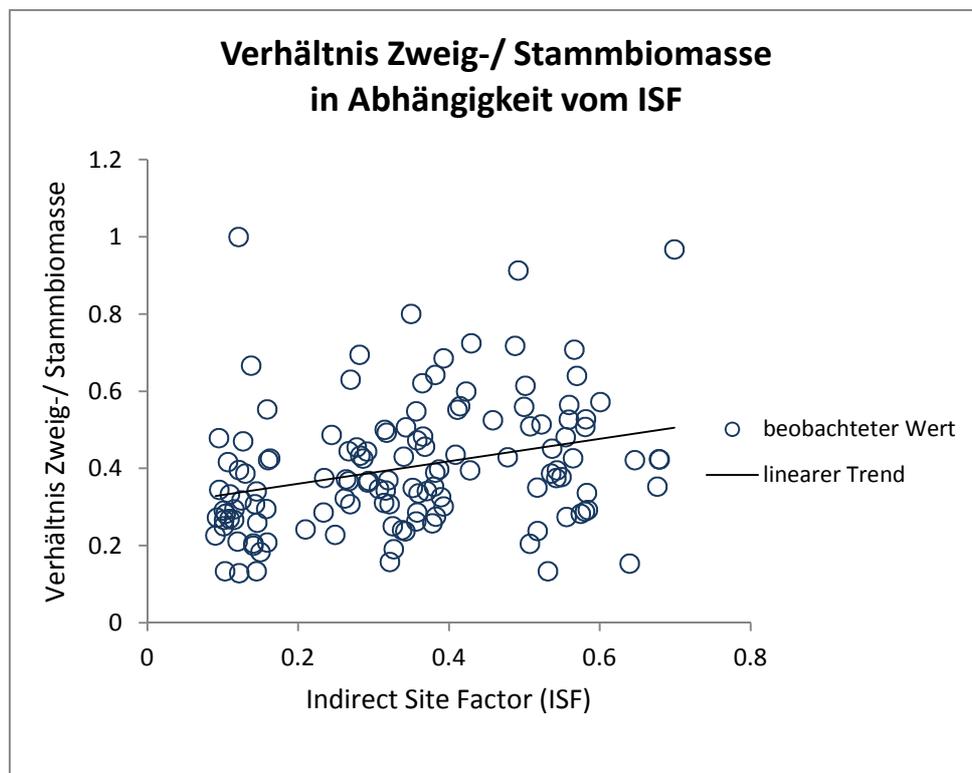


Abbildung 15: Zusammenhang zwischen dem Verhältnis Zweig-/ Stammbiomasse und der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung				Parameterschätzer	
	multiples r^2	F-Statistik	Freiheitsgrade	p-Wert	b_0	b_1
(9)	0,087	12,19	1 und 127	< 0,0001	0,302	0,290

Tabelle 5: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression von Zweig-/ Stammbiomasse und Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 15)

Eine Abhängigkeit des Verhältnisses Zweig- zu Stammholzbiomasse von der Verjüngungshöhe kann nicht festgestellt werden. Die Tabelle 6 zeigt die Zusammenfassung dieser Regression, wobei die Höhe jedoch keinen signifikanten Einfluss (p -Wert = 0,373) ausübt.

Funktion	Modellzusammenfassung				Parameterschätzer	
(10)	multiples R ² 0,006	F-Statistik 0,79	Freiheitsgrade 1 und 127	p-Wert 0,373	b ₀ 0,382	b ₁ 0,000

Tabelle 6: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression von Zweig-/ Stammbiomasse und Höhe

Bei einer explorativen Variablenselektion konnte festgestellt werden, dass die Erklärung der Abweichungen durch die Hinzufügung der Verbissanzahl etwas verbessert wurde. Die Modellzusammenfassung dieser multiplen Regression ist in Tabelle 7 zusammengefasst. Beide Variablen haben einen signifikanten Einfluss wie in Tabelle 7 in der Spalte Effektsignifikanz zu sehen ist. Das gesamte Modell weist ebenfalls einen signifikanten Einfluss auf und kann 12,7 % der Abweichungen erklären.

Effekt	Funktion	Effektsignifikanz	Parameterschätzer	
ISF Verbiss	(11)	p-Wert	b ₀	b ₁ & b ₂
		0,0425	0,300	0,189
		0,0186		0,030
Gesamtmodellzusammenfassung				
	multiples r ² 0,127	F-Statistik 9,158	Freiheitsgrade 2 und 126	p-Wert 0,00019

Tabelle 7: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur multiplen, linearen Regression von Zweig-/ Stammbiomasse zu Diffusstrahlung (ISF) und Verbissanzahl

Eine detailliertere Betrachtung des Einflusses des Terminaltriebverbisses auf das Zweig-/Stammverhältnis ist in der Abbildung 16 dargestellt. Jene Pflanzen ohne Verbiss haben im Zweig-/ Stammverhältnis einen Median von 0,34, während dieser bei Einfachverbiss bei 0,41 und bei Mehrfachverbiss bei 0,46 liegt (Abbildung 16). Die statistische Überprüfung dieser Ergebnisse ist in Tabelle 8 dargestellt.

Der Vergleich jener Pflanzen ohne Terminaltriebverbiss mit den einmalig verbissenen Pflanzen zeigt keinen statistisch signifikanten Unterschied (Tabelle 8). Allerdings zeigt dieser Vergleich mit einem Signifikanzniveau von $\alpha = <0,1$ einen gewissen statistischen Trend in Richtung eines Unterschiedes. Die Verjüngung ohne Terminaltriebverbiss weist zu den mehrfachverbissenen Bäumen einen hochsignifikanten Unterschied auf (Tabelle 8). Der Unterschied zwischen einfach- und mehrfachverbissenen Pflanzen ist nicht signifikant, wobei wiederum ein statistischer Trend ($\alpha = <0,1$) festgestellt werden kann (Tabelle 8).

Whisker-Boxplot des Zweig-/ Stammverhältnisses in Abhängigkeit der Verbissintensitäten

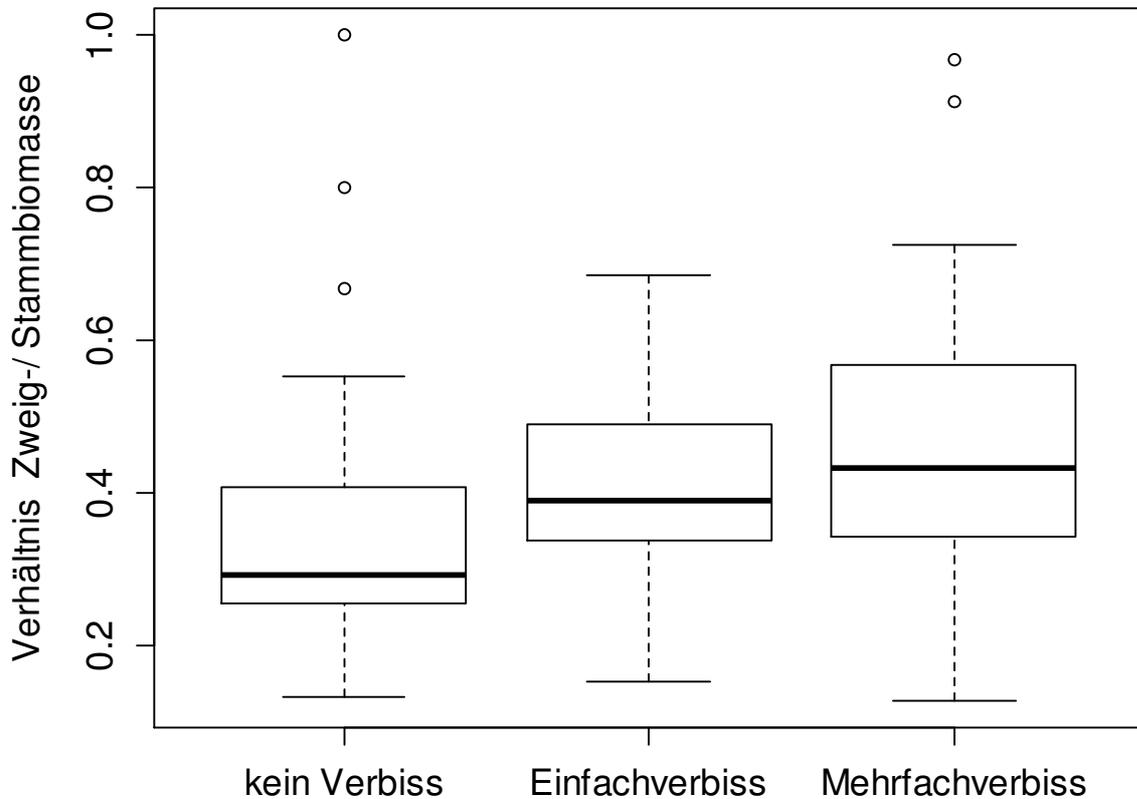


Abbildung 16: Whisker-Boxplot Darstellung der Zweig-/ Stammverhältnisse getrennt nach Verbissintensität, Kreise zeigen Ausreißer

Verbissintensität		
	kein Verbiss	Einfachverbiss
Einfachverbiss	0,094	-
Mehrfachverbiss	0,0011	0,094

Tabelle 8: Paarweiser t-Test der Verbissintensitäten und dem Zweig-/ Stammverhältnis mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 16)

Um auszuschließen, dass die Verbissintensität entlang des Gradienten der Diffusstrahlung ansteigt und damit allein die Zunahme des Zweig-/Stammverhältnisses an eben diesem Gradienten verursacht, wurde die Produkt-Moment-Korrelation zwischen der Diffusstrahlung und der Verbissintensität gemessen (Tabelle 9). Die Korrelation ergab mit einem Korrelationskoeffizienten von 0,432 einen mittleren, positiven Zusammenhang. Somit können 18,7 % der vorkommenden Varianz des Verbisses durch den ansteigenden Lichtgradienten erklärt werden.

Funktion	Modellzusammenfassung			
(12)	p-Wert < 0,0001	Freiheitsgrade 127	Korrelationskoeffizient 0,4329	erklärte Varianz 18,74

Tabelle 9: Produkt-Moment-Korrelation der Diffusstrahlung (ISF) und der Verbissintensität

3.2.4 Stamm-/ Gesamtholzbiomasseverhältnis

Die Entwicklung des Verhältnisses von Stammbiomasse zur oberirdischen Gesamtholzbiomasse (GHB) in Abhängigkeit der Diffusstrahlung (ISF) ist in Abbildung 17 dargestellt. Diese Abbildung ist eine veränderte Darstellung der Abbildung 13, welche auf die Kategorisierung nach Flächentypen und die Stammdurchmesserklassen verzichtet. Wie der Abbildung 17 zu entnehmen ist, fällt das Verhältnis mit zunehmender Strahlungsverfügbarkeit. Bei ISF-Werten unterhalb von 20 % liegt das Verhältnis von Stamm-/Gesamtholzbiomasse bei circa 0,75 und fällt bei ISF-Werten über 60 % auf 0,7 ab.

Der Zusammenhang von Stamm-/Gesamtholzbiomasse mit der Diffusstrahlung ist höchstsignifikant, wie man der Tabelle 10 entnehmen kann. Diese Korrelation kann allerdings nur 9,6 % der gesamten Varianz innerhalb des Verhältnisses erklären.

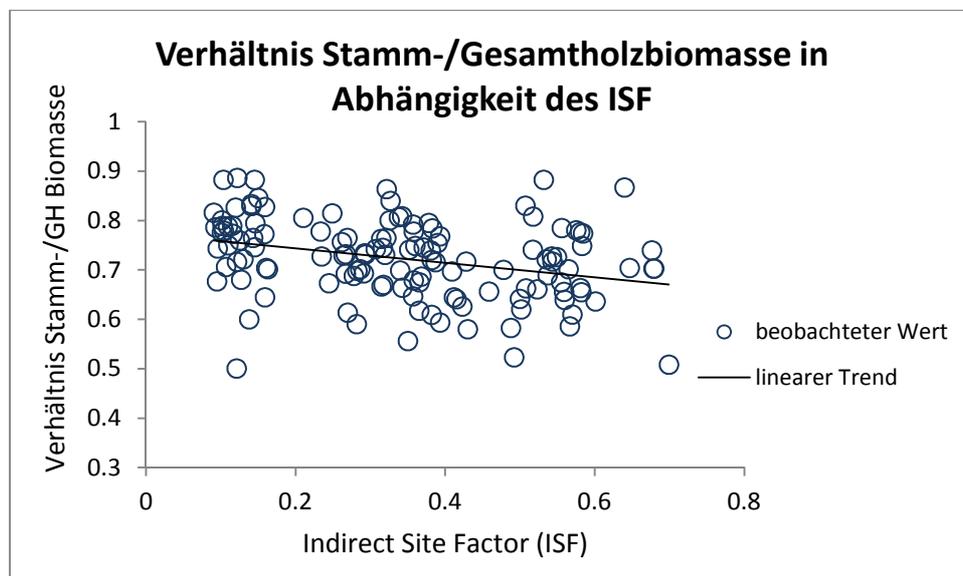


Abbildung 17: Zusammenhang zwischen dem Verhältnis Stamm-/Gesamtholzbiomasse (GBH) in Abhängigkeit der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung				Parameterschätzer	
	multiples r^2	F-Statistik	Freiheitsgrade	p-Wert	b_0	b_1
(13)	0,096	13,6	1 und 127	0,0003	0,772	-0,146

Tabelle 10: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression zwischen dem Verhältnis Stamm-/Gesamtholzbiomasse in Abhängigkeit der Diffusstrahlung (ISF) (Abbildung 17)

Der Zusammenhang des Durchmessers in 10 cm Stammhöhe von der Diffusstrahlung (ISF) ist in Abbildung 18 dargestellt. Um eine Normalverteilung der Durchmesser zu erreichen, musste eine logarithmische Transformation zur Basis 10 vorgenommen werden. Der Durchmesser zeigt einen positiven linearen Zusammenhang mit der Diffusstrahlung. Unter 20 % der Freilandstrahlung liegen

die Durchmesserwerte bei 0,6 (3,9 mm) und erreichen bei über 60 % Strahlungsgenuss einen Wert von 1 (10mm).

Der Zusammenhang zwischen den Durchmesserwerten und der Diffusstrahlung ist höchstsignifikant (Tabelle 11). Mit Hilfe dieser Korrelation sind 42,6 % der Residuen, welche in diesem Modell auftreten, zu erklären.

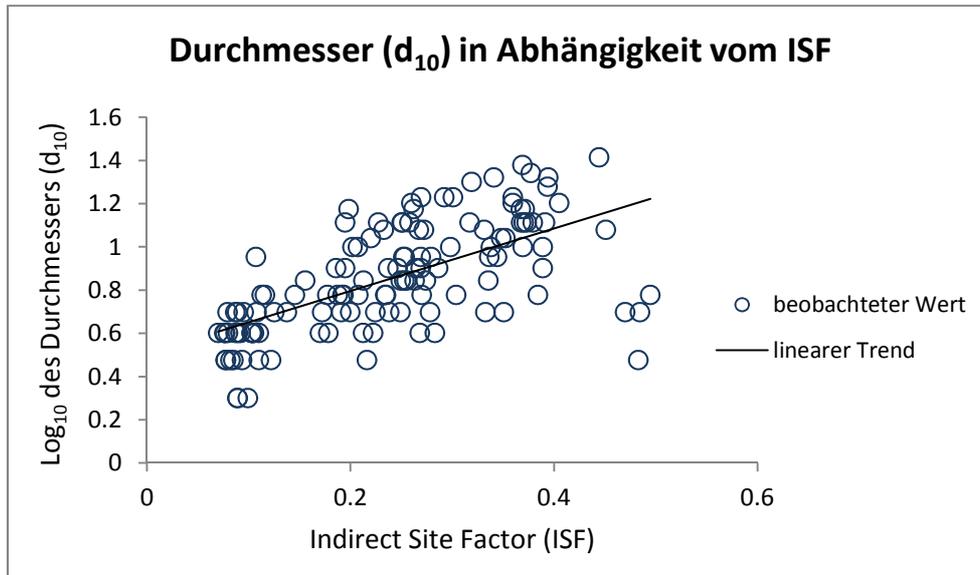


Abbildung 18: Zusammenhang zwischen dem Logarithmus (zur Basis 10) des Durchmessers (d_{10}) und der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung				Parameterschätzer	
	multiples r^2	F-Statistik	Freiheitsgrade	p-Wert	b_0	b_1
(14)	0,426	94,4	1 und 127	< 0,0001	0,519	0,974

Tabelle 11: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression zwischen dem Logarithmus (zur Basis 10) des Durchmessers (d_{10}) und der Diffusstrahlung (ISF) (Abbildung 18)

3.3 Einfluss des Lichtes auf die Blattkennwerte

In diesem Unterkapitel werden die ermittelten Kennzahlen der Blattbiomasse sowie die daraus resultierenden Verhältnisse dargestellt. Neben einer Darstellung der gesamten Blattfläche werden die spezifischen Blattflächen (*specific leaf area, SLA*), die Blattflächenverhältnisse (*leaf area ration, LAR*) und die Blattflächenverhältnisse (*leaf weight ratio, LWR*) dargestellt.

Die Untersuchung der Blattflächen und Blattgewichte erfolgte an 147 Prohebäumen ($n_{\text{Ausfall}} = 15$), da einige Proben das Mindestgewicht von 0,4 g Blatztrockenmasse nicht aufwiesen. Die Auswahl der nichtlinearen Regressionskurve erfolgte durch die Auswahl jener Kurve, welche die Datenpunkte optisch am besten repräsentierte und gleichzeitig über das höchste nichtlineare Bestimmtheitsmaß verfügte.

3.3.1 Blattfläche

Die Abbildung 19 gibt eine Übersicht über den Zusammenhang der gesamten Blattfläche der Prohebäume mit dem diffusen Lichtangebot. Mit einer Steigerung der Diffusstrahlung kann ebenfalls eine Steigerung der Gesamtblattfläche festgestellt werden. Die Varianzen des Anstieges verlaufen bis zu einem Wert von 40 % Diffusstrahlung relativ homogen, erreichen danach jedoch größere Abweichungen. Bei der Betrachtung des gesamten Wertebereichs der Diffusstrahlung ergibt sich keine gleichmäßige Verteilung der Residuen zu ihrer Regressionsgeraden. Eine Transformation der Daten lieferte ebenfalls keine Homoskedastizität, weshalb auf die Anpassung einer Regressionskurve verzichtet wurde.

Blattfläche in Abhängigkeit des ISF

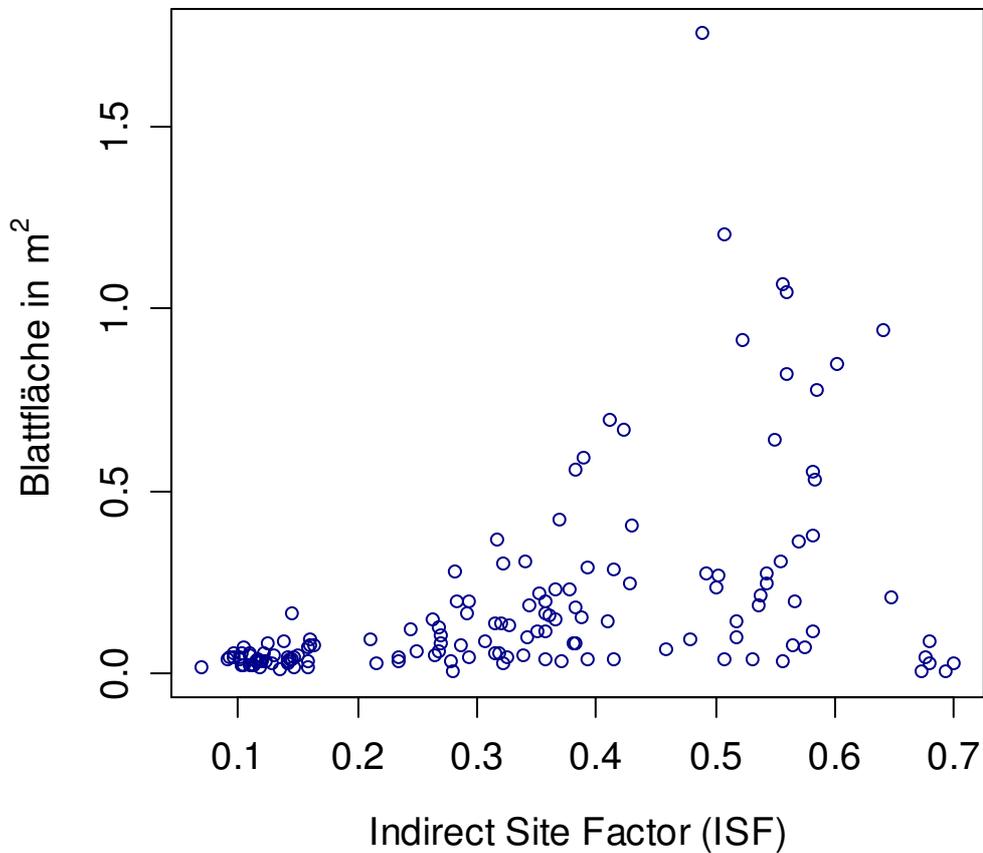


Abbildung 19: Streudiagramm der Blattflächen und der Diffusstrahlung

3.3.2 Relative Blattbiomasse

Die Abbildung 20 ist eine Erweiterung der Abbildung 13 und stellt die Mittelwerte der gesamten oberirdischen Biomasse der untersuchten Verjüngung dar. Sie korrespondiert mit den Ergebnissen der Regression von Blattgewichtsverhältnis und Diffusstrahlung (Abbildung 23), wobei die Extremwerte bei der Berechnung des Mittelwertes der Abbildung 20 mehr ins Gewicht fallen und die Ergebnisse höher zu liegen scheinen. Der relative Blattanteil an der oberirdischen Pflanzenbiomasse beträgt in den Bestandesflächen 39 %, während dieser in den Randflächen 31 % und in den Lückenflächen 17 % beträgt.

Die Ergebnisse der statistischen Überprüfung zeigen keinen signifikanten Unterschied zwischen den Bestandes- und Randgruppen, jedoch signifikant geringere Blattanteile an der Gesamtbiomasse der Lückenflächen gegenüber den Bestandes- und Randflächen (Tabelle 12).

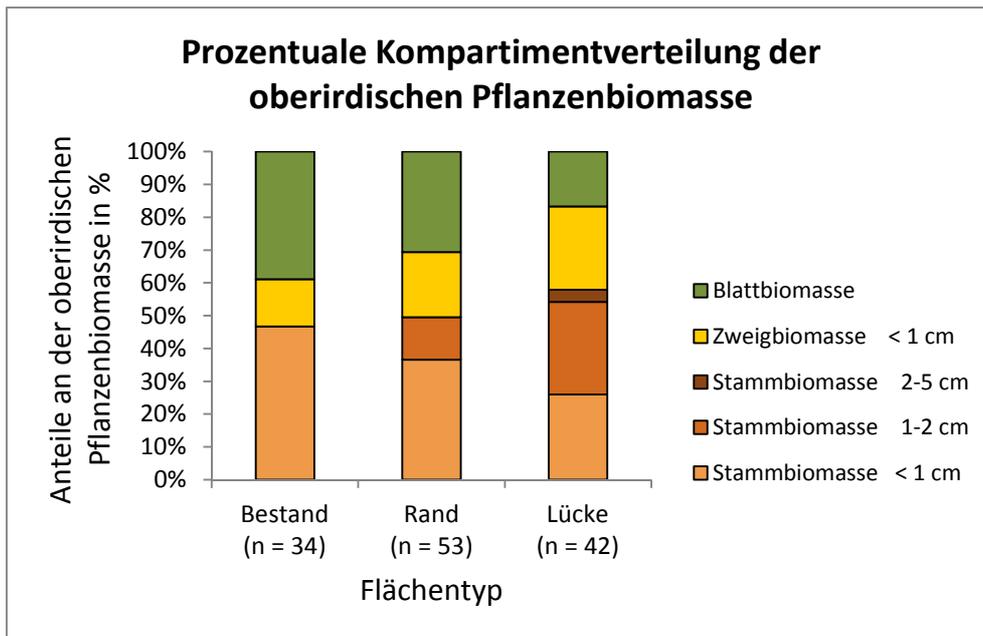


Abbildung 20: Mittelwerte der prozentuale Kompartimentverteilung der oberirdischen Pflanzenbiomasse

Blattbiomasse		
	Bestand	Rand
Rand	0,1077	-
Lücke	0,0002	0,007

Tabelle 12: Paarweiser t-Test mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 20)

3.3.3 Spezifische Blattfläche

Der Zusammenhang zwischen der spezifischen Blattfläche und dem Anteil der diffusen Strahlung (ISF) ist in Abbildung 21 zu sehen. Die Werte erreichen im Lichtbereich von 12 % der Freilandstrahlung ein Maximum mit bis zu 62 m² Blattfläche je Kilogramm Blatttrockenmasse. Bis zum Lichtbereich von 20 % der Freilandstrahlung, welcher einen Schwellwert darzustellen scheint, fällt die spezifische Blattfläche steil auf circa 30 m²/kg ab. Nach dieser Schwelle weist die spezifische Blattfläche einen flacheren Abfall auf und erreicht Minimalwerte um 17 m² Blattfläche je Kilogramm Blatttrockenmasse bei einer relativen Diffusstrahlung von 57 %.

Eine logarithmische Regressionskurve kann den Zusammenhang von spezifischer Blattfläche und diffuser Strahlung am besten darstellen. Dieses logarithmische Regressionsmodell ist höchstsignifikant und das nichtlineare Bestimmtheitsmaß r^2_{nl} beträgt 0,667, womit 66,7 % der in den Daten vorhandenen Residuen durch die logarithmische Regression erklärt werden können (Tabelle 13). Allerdings scheint die logarithmische Regressionskurve im Lichtbereich von 70 % der Freilandstrahlung die spezifischen Blattflächen deutlich zu unterschätzen.

SLA in Abhängigkeit des ISF

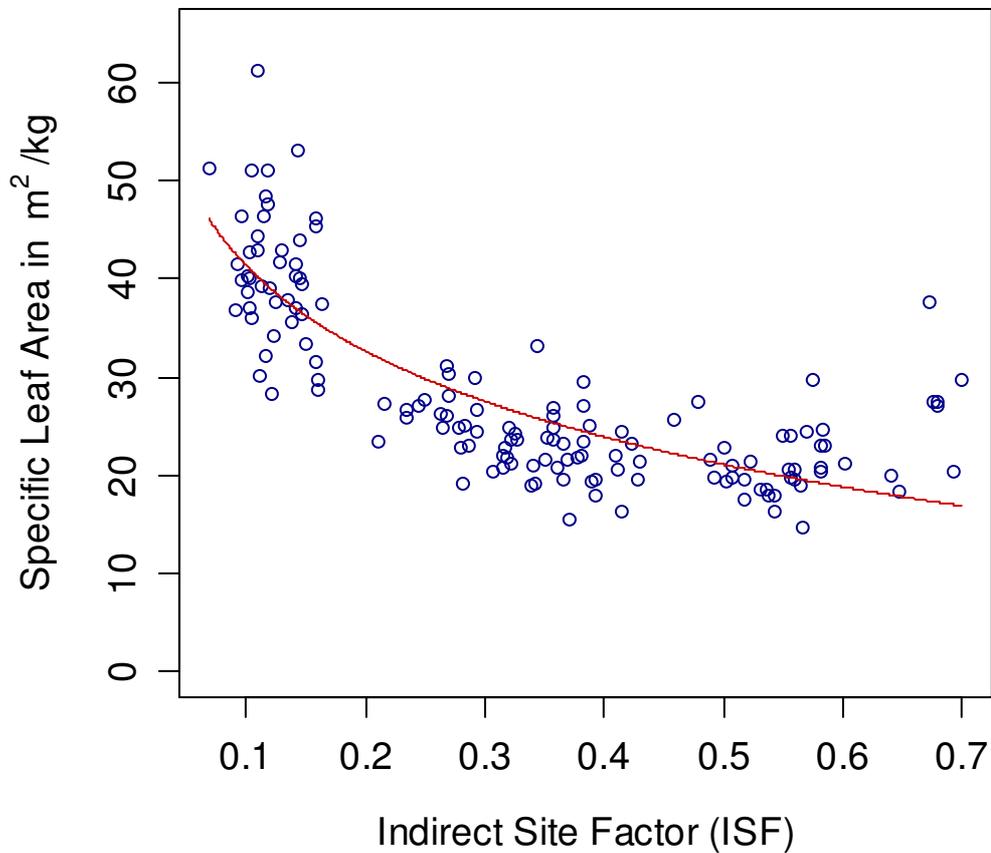


Abbildung 21: Zusammenhang der spezifischen Blattfläche (SLA) und der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung			Parameterschätzer	
	(15)	nichtlineares r^2 0,667	Standardfehler der Residuen bei Freiheitsgraden 5,543 bei 144 FG	p-Wert < 0,0001	b_0 12,562

Tabelle 13: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression von spezifischen Blattfläche (SLA) und Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 21)

3.3.4 Blattflächenverhältnis

Das Blattflächenverhältnis (LAR) der Probeebäume in Abhängigkeit von der Diffusstrahlung (ISF) wird in Abbildung 22 dargestellt. Dieses Verhältnis der Blattfläche zur gesamten oberirdischen Trockensubstanz erreicht im geringen Belichtungsbereich (10 % Freilandstrahlung) in der Regel um 11 m² Blattfläche je Kilogramm Trockenmasse, in Ausnahmefällen sogar 23 m²/kg bis 26 m²/kg. Minimalwerte für das Blattflächenverhältnis werden im mittleren bis oberen Belichtungsbereich (45 % bis 65 % Freilandstrahlung) mit Werten um 2 m² je Kilogramm oberirdischer Trockensubstanz

erreicht. Die Regressionskurve fällt im Lichtbereich unter 20 % steiler ab als im Bereich über 20 % relativer Lichtstrahlung.

Die beste Anpassung an die Daten lieferte eine logarithmische Regression mit einem höchstsignifikanten p-Wert und einem nichtlinearen Bestimmtheitsmaß von 0,528 (Tabelle 14 14). Somit können fast 53 % der in den Daten enthaltenen Varianz mithilfe der Diffusstrahlung erklärt werden.

Die Ausnahmefälle mit $26,2 \text{ m}^2 / \text{kg}$ und $22,7 \text{ m}^2 / \text{kg}$ wurden geprüft und konnten nicht als offensichtliche Messfehler klassifiziert werden. Im obersten Lichtbereich (70 % der Freilandstrahlung) scheinen die Werte der Regressionskurve die tatsächlich gemessenen Werte zu unterschätzen.

LAR in Abhängigkeit des ISF

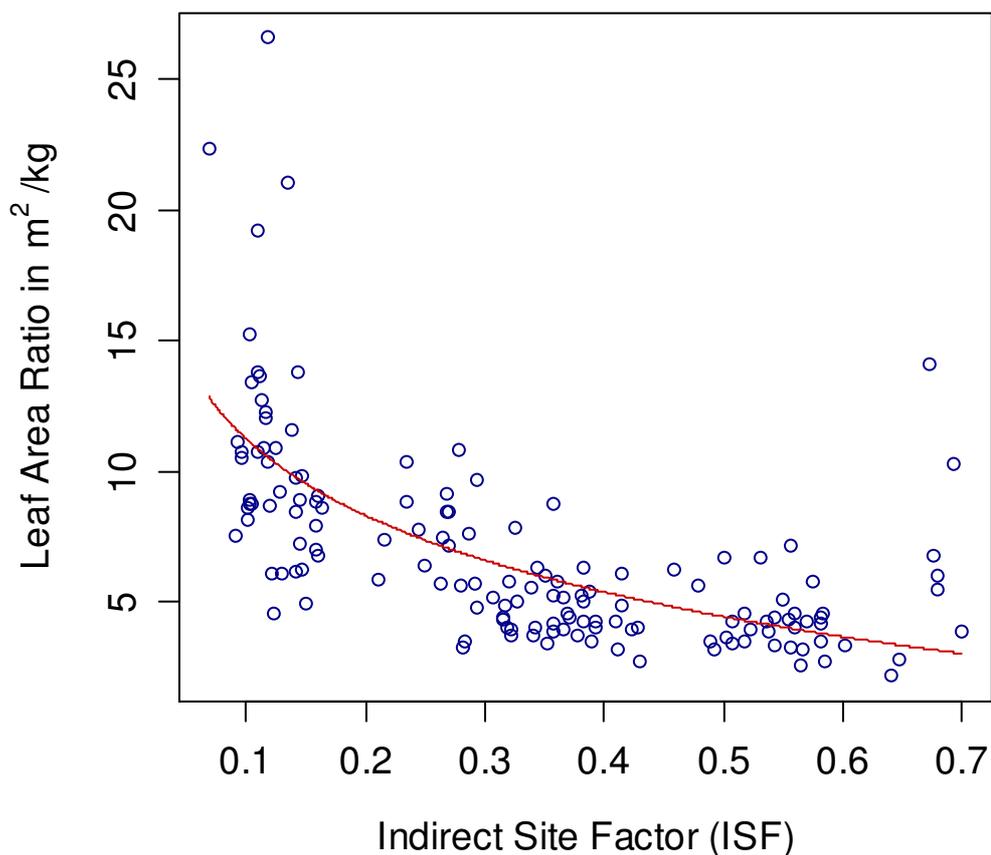


Abbildung 22: Zusammenhang des Blattflächenverhältnisses (LAR) und der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung			Parameterschätzer	
(18)	nichtlineares r^2 0,528	Standardfehler der Residuen bei Freiheitsgraden 2,918 bei 144	p-Wert < 0,0001	b_0 4,220	b_1 0,701

Tabelle 14: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression des Blattflächenverhältnisses (LAR) und der Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 22)

3.3.5 Blattgewichtsverhältnis

Die Abhängigkeit des Blattgewichtsverhältnisses (LWR) von der diffusen Strahlung wird in Abbildung 23 dargestellt. Die höchsten Werte des Blattgewichtsverhältnisses zeigen sich im unteren Lichtbereich bei circa 12 % der Freilandstrahlung mit ungefähr 0,28 kg Blattmasse/ kg Gesamtmasse. Die durchschnittlichen Minimalwerte des Verhältnisses von Blattbiomasse zur oberirdischen Gesamtbioasse werden im Lichtbereich oberhalb von 55 % der Freilandstrahlung erreicht. In diesem Bereich nimmt das Verhältnis circa 0,23 kg Blattmasse/ kg Gesamtmasse ein. Über die gesamte Verteilung ist eine hohe Variation der Daten festzustellen (Abbildung 22).

Erneut kann die logarithmische Regression die Datenpunkte, sowohl nach optischer Ansprache als auch durch das beste Bestimmtheitsmaß, am besten repräsentieren. Diese logarithmische Regression ist hochsignifikant, kann allerdings nur einen Anteil von 8,8 % aller Variationen in den Daten erklären (Tabelle 15).

Der oberste Teil des gemessenen Lichtbereichs (um 70 % der Freilandstrahlung) zeigt wiederum gewisse Anomalien und die Regressionskurve scheint die gemessenen Werte zu unterschätzen. Solche augenscheinlich unterschätzten Biomasseverhältnisse können jedoch über den gesamten Lichtbereich festgestellt werden.

LWR in Abhängigkeit des ISF

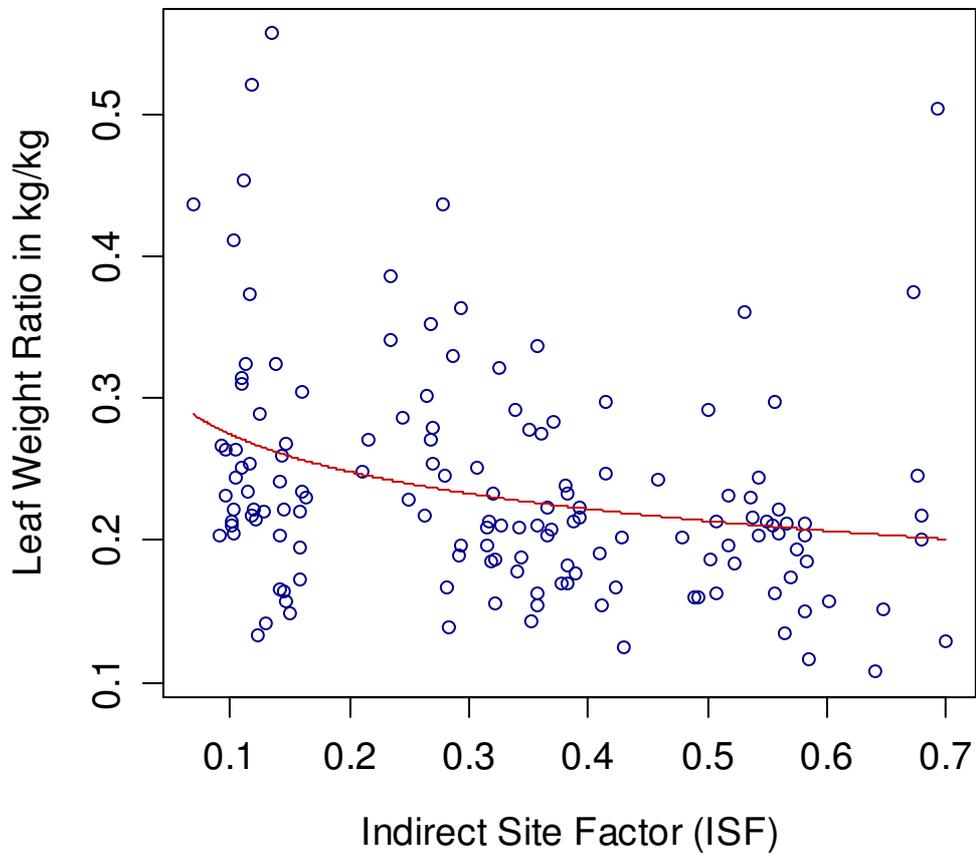


Abbildung 23: Zusammenhang des Blattgewichtverhältnisses (LWR) und der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung			Parameterschätzer	
	nichtlineares r^2	Standardfehler der Residuen bei Freiheitsgraden	p-Wert	b_0	b_1
(20)	0,088	0,0751 bei 144	0,0002	0,037	0,007

Tabelle 15: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression des Blattgewichtverhältnisses (LWR) und der Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 23)

3.4 Wachstumsreaktionen und Triblängenzuwächse

Dieses Unterkapitel beschäftigt sich detailliert mit der Entwicklung des Biomassezuwachses der Haupttriebe, soweit diese zurückverfolgt werden konnte. Hierbei wird das Dickenwachstum mit Hilfe der Radialzuwächse veranschaulicht und die vertikale Raumeroberung durch die Triblängenzuwächse dargestellt. Des Weiteren wird auf die Zusammenhänge des Triblängenzuwachses mit der Diffusstrahlung und der Verjüngungshöhe eingegangen.

Ein kombinierter, chronologischer Überblick der Radial- und Triblängenzuwächse ist in Abbildung 24 dargestellt. Der oberen Teil der Abbildung 24 zeigt den Radialzuwachs der drei Prüfgruppen Bestand, Rand und Lücke in den Jahren 2006 bis 2013, während der untere Teil die Triblängenzuwächse der drei Prüfgruppen für die Jahre 2009 bis 2013 zeigt.

Der blaue Pfeil markiert jenes Jahr in dem der Großteil der Windwurfe stattgefunden hat, welcher zur Ausdifferenzierung der Waldbestände geführt hat. Interessanterweise können bereits vor dem Windwurfereignis 2009 unterschiedliche Radialzuwächse in den Untersuchungsgruppen festgestellt werden.

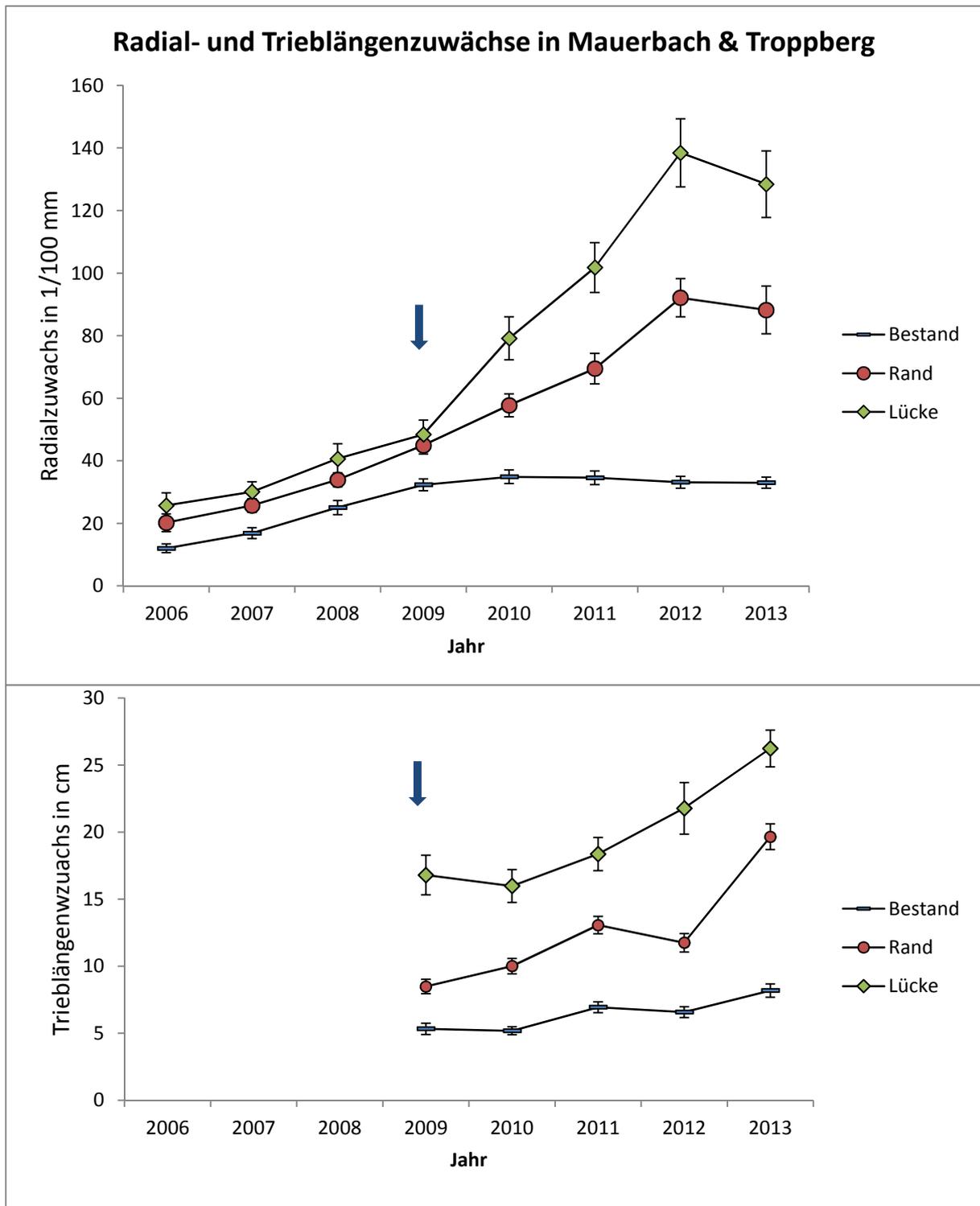


Abbildung 24: Kombinierte Darstellung von Radial- und Triblängenzuwachs 2006 bis 2009, Fehlerindikator zeigt Standardfehler des Mittelwertes, blauer Pfeil markiert Ende der Hauptwindwürfe

3.4.1 Radialzuwächse

In der Abbildung 25 wird der Verlauf der Radialzuwachsentwicklung der drei Untersuchungsflächen von 2006 bis 2013 dargestellt. Die statistische Untersuchung setzt sich zum einem aus dem Vergleich der Radialzuwächse zwischen den Flächentypen innerhalb eines Jahres (Tabelle 16) und zum anderen

aus dem Verlauf der Radialzuwachsentwicklung jedes Flächentyps im gesamten Untersuchungszeitraum (Tabelle 17) zusammen.

Radialzuwächse 2006 bis 2013

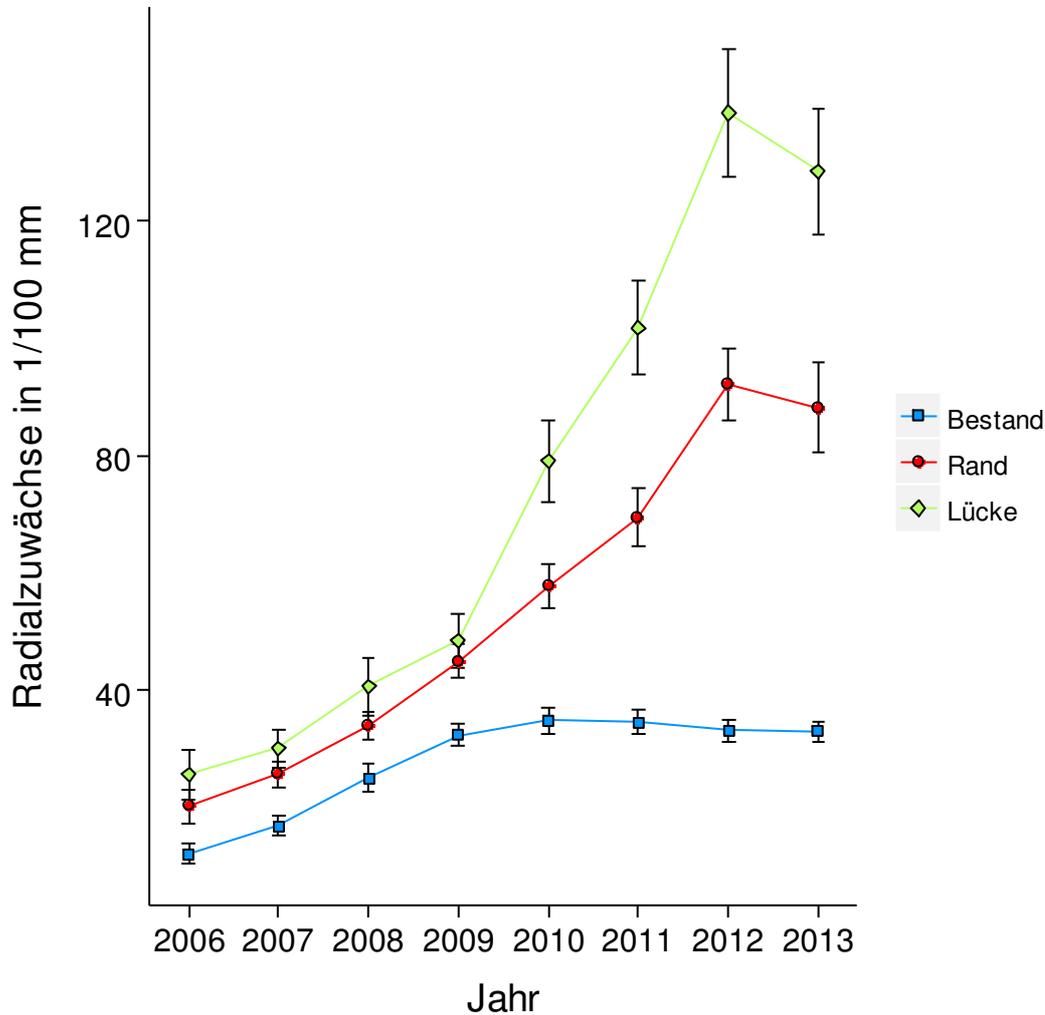


Abbildung 25: Entwicklung des Radialzuwachses 2006 bis 2013, Fehlerindikator zeigt Standardfehler des Mittelwertes

Am Beginn der Messreihe können keine gesicherten Unterschiede im Radialwachstum zwischen den Flächentypen festgestellt werden (Tabelle 16). Weder die Anova (nicht abgebildet, p-Wert: 0.223) noch der paarweise t-Test (Tabelle 16, Block 2006) können einen signifikanten Unterschied im Dickenzuwachs feststellen. Allerdings muss hierbei angemerkt werden, dass unter den 32 untersuchten Flächen nur drei Bestandesflächen vertreten waren. Ein eventueller Unterschied zwischen diesen Bestandesflächen und den restlichen Flächen könnte auch aufgrund dieser Unterrepräsentation zustande kommen.

Bei den Jahren 2007 und 2008 können zwischen den Flächentypen Bestand und Rand sowie Rand und Lücke keine signifikanten Unterschiede gefunden werden. Einzig der Vergleich von

Bestandesflächen und Lückenflächen zeigt einen statistisch nachweisbaren Unterschied (Tabelle 16, Block 2007 & 2008).

Das Jahr 2009 weist signifikant größere Radialzuwächse in den Rand- und Lückenflächen im Vergleich mit den Bestandesflächen auf. Ein Unterschied zwischen Rand- und Lückenflächen kann jedoch nicht festgestellt werden (Tabelle 16, Block 2009).

In den Jahren von 2010 bis 2013 bestehen zwischen allen Flächentypen höchstsignifikante Unterschiede im sekundären Dickenwachstum (Tabelle 16, Block 2010, 2011, 2012 & 2013).

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass bis zum Jahr 2009 nur zwischen Bestandes- und Lückenflächen ein Unterschied bestand. Ab dem Jahr 2009 kann auch zwischen den Bestandes- und Randflächen ein signifikanter Mehrzuwachs der Randflächen festgestellt werden. Die Jahre 2010 bis 2013 zeigen eine signifikante Differenzierung, mit den höchsten Radialzuwächsen bei den Lückenflächen, gefolgt von den Randflächen vor den Bestandesflächen (Tabelle 16).

2006		n = 32	2010		n = 148
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	0,32	-	Rand	0,0004	-
Lücke	0,32	0,32	Lücke	< 0,0001	0,00089
2007		n = 74	2011		n = 156
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	0,086	-	Rand	< 0,0001	-
Lücke	0,015	0,232	Lücke	< 0,0001	< 0,0001
2008		n = 102	2012		n = 161
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	0,1039	-	Rand	< 0,0001	-
Lücke	0,0096	0,1351	Lücke	< 0,0001	< 0,0001
2009		n = 138	2013		n = 162
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	0,0077	-	Rand	< 0,0001	-
Lücke	0,003	0,4415	Lücke	< 0,0001	0,00017

Tabelle 16: Paarweise t-Tests der Radialzuwächse zwischen den Flächentypen mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 25)

Die Entwicklung des sekundären Dickenwachstums im Verlauf der Jahre kann der Abbildung 25 entnommen werden. Eine detaillierte Übersicht der statistisch signifikanten Unterschiede im Radialzuwachs ist in der Tabelle 17, getrennt nach Flächentypen, zu sehen.

Im Flächentyp Bestand unterscheidet sich das Jahr 2006 nicht signifikant von den Jahren 2007 und 2008, jedoch signifikant von den Jahren 2009 bis 2013. Das Jahr 2007 weist zum Jahr 2008 keinen signifikanten Unterschied auf aber zu allen folgenden Jahren. Der Radialzuwachs des Jahres 2008 im Vergleich mit dem Jahr 2009 liegt zwar über dem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ und weist damit

keine signifikanten Unterschied auf, befindet sich jedoch im Bereich einer statistischen Tendenz. Die Jahre 2010 bis 2013 liefern signifikante Unterschiede zum Ausgangsjahr 2008. Die Radialzuwächse der Jahre 2009, 2010, 2011 und 2012 zeigen keine signifikanten Unterschiede zu den Folgejahren (Tabelle 17, Block Bestand).

Der Flächentyp Rand weist keine Unterschiede im Radialzuwachs im Jahr 2006 mit den Jahren 2007 und 2008, aber einen signifikanten Unterschied mit allen folgenden Jahren auf. Der Zuwachs des Jahres 2007 kann nicht vom Jahr 2008 unterschieden werden, jedoch sind die Zuwächse der Folgejahre signifikant unterschiedlich. Das Radialwachstum des Jahres 2008 unterscheidet sich nicht signifikant vom Jahr 2009, aber wiederum von allen Folgejahren. Der Vergleich des sekundären Dickenwachstum des Jahres 2009 und 2010 liegt über dem Signifikanzniveau, aber im Bereich eines statistischen Trends, wohingegen in den Jahren 2011, 2012 und 2013 eine signifikante Abweichung festgestellt werden kann. Das Jahr 2010 weist ein ähnliches Radialwachstum wie das Jahr 2011 auf, jedoch mit deutlichen Unterschieden zu den Jahren 2012 und 2013. Das Wachstum von 2011 weicht signifikant von den Folgejahren ab und ein signifikanter Unterschied des sekundären Dickenwachstums von 2012 mit dem von 2013 kann nicht festgestellt werden (Tabelle 17, Block Rand).

Die Prüfgruppe des Flächentyps Lücke weist ein recht deutliches Bild auf, bei dem die Zuwächse der Jahre 2006, 2007 und 2008 keinen signifikanten Unterschied zu den Folgejahren bis 2009 aufweisen. Nach 2009 unterscheidet sich das Radialwachstum der Jahre 2006, 2007 und 2008 jedoch signifikant von allen Folgejahren. Das Jahr 2009 selbst unterscheidet sich ebenfalls signifikant von allen Folgejahren. Das Jahr 2010 liegt knapp über dem Signifikanzniveau und unterscheidet sich daher nur tendenziell vom Jahr 2011, jedoch signifikant von den Jahren 2012 und 2013. Die Unterschiede der Radialzuwächse 2011 sind signifikant für beide Folgejahre und der Radialzuwachs des Jahres 2012 differiert nicht signifikant vom Jahr 2013 (Tabelle 17, Block Lücke).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich bei den Bestandesflächen ein gewisser Mehrzuwachs bis zum Jahr 2009 eingestellt hat, danach aber auf gleichem Niveau verblieb. Die Randflächen haben bis zum Jahr 2009 kaum erhöhten Radialzuwachs gezeigt, weisen ab 2009 tendenziell jedoch ein höheres Dickenwachstum auf. Die Lückenflächen weisen nach 2009 eine sehr deutliche Zunahme des Radialzuwachses auf.

Sowohl Rand- als auch Lückenflächen zeigen 2012 und 2013 ein gleichbleibendes Niveau der Dickenzuwächse (Abbildung 25 und Tabelle 17).

Bestand							n = 301
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
2007	0,67916	-	-	-	-	-	-
2008	0,20532	0,13645	-	-	-	-	-
2009	0,03370	0,00193	0,07107	-	-	-	-
2010	0,01993	0,00039	0,01939	0,59306	-	-	-
2011	0,01993	0,00039	0,01939	0,62326	0,95152	-	-
2012	0,02832	0,00082	0,03370	0,86201	0,67916	0,67916	-
2013	0,02832	0,00082	0,03494	0,87469	0,67916	0,67916	0,95152
Rand							n = 377
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
2007	0,62455	-	-	-	-	-	-
2008	0,21892	0,36460	-	-	-	-	-
2009	0,02391	0,02711	0,15462	-	-	-	-
2010	0,00056	0,00022	0,00173	0,0803	-	-	-
2011	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,00067	0,10343	-	-
2012	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,00144	-
2013	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,00845	0,58505
Lücke							n = 295
	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012
2007	0,79837	-	-	-	-	-	-
2008	0,42732	0,45692	-	-	-	-	-
2009	0,20848	0,18450	0,54814	-	-	-	-
2010	0,00211	0,00017	0,00258	0,01104	-	-	-
2011	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,05571	-	-
2012	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,00150	-
2013	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,02089	0,41453

Tabelle 17: Paarweise t-Tests der Radialzuwächse zwischen den Untersuchungsjahren mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 25)

3.4.2 Trieblängenzuwächse

Die detaillierte Betrachtung der Trieblängenzuwächse ermöglicht die Abbildung 26. Bei der statistischen Untersuchung werden zum einem die Zuwächse der Trieblängen für jedes Jahr zwischen den einzelnen Flächentypen unterschieden (siehe Tabelle 18) und zum anderen wird der Verlauf der Trieblängenzuwachsentwicklung jedes Flächentyps auf statistisch messbare Unterschiede untersucht (siehe Tabelle 19).

Trieblängenzuwächse 2009 - 2013

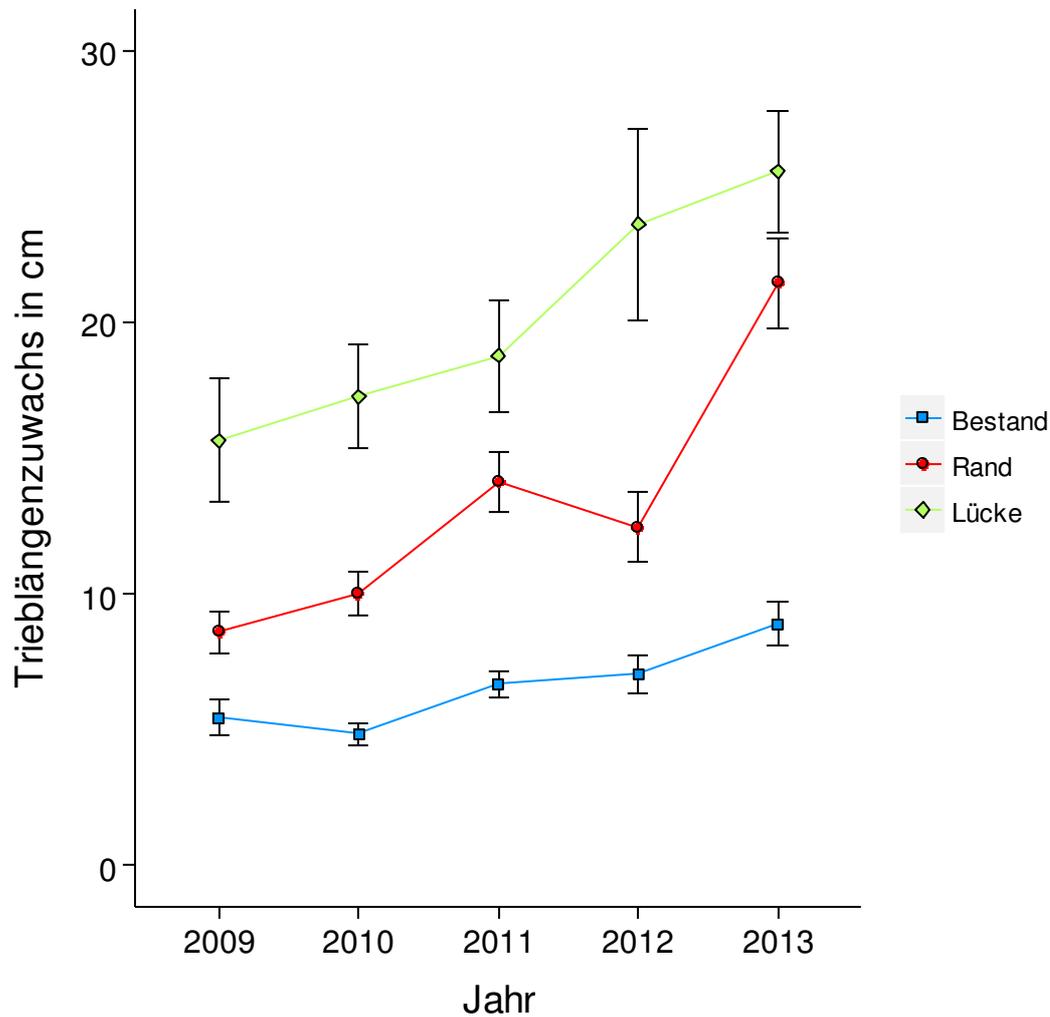


Abbildung 26: Entwicklung des Trieblängenzuwachses 2009 bis 2013, Fehlerindikator zeigt Standardfehler des Mittelwertes

Die Untersuchung auf signifikante Differenzen zwischen den Flächentypen (Tabelle 18) ergab, dass in lediglich zwei Fällen kein statistisch nachweisbarer Unterschied gefunden werden konnte. Die Flächentypen Bestand und Rand im Jahr 2009, als auch die Flächentypen Rand und Lücke im Jahr 2013 weisen keinen signifikanten Unterschied auf. Dennoch liegen die p-Werte dieser beiden Paare nur knapp über dem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ und damit im Bereich einer statistischen Tendenz.

2009		n = 98	2011		n = 127
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	0,05651	-	Rand	< 0,0001	-
Lücke	< 0,0001	0,00017	Lücke	< 0,0001	0,0072
2010		n = 123	2012		n = 124
	Bestand	Rand		Bestand	Rand
Rand	< 0,0001	-	Rand	0,0078	-
Lücke	< 0,0001	< 0,0001	Lücke	< 0,0001	< 0,0001
			2013		n = 155
				Bestand	Rand
			Rand	< 0,0001	-
			Lücke	< 0,0001	0,076

Tabelle 18: Paarweise t-Tests der Triblängenzuwächse zwischen den Flächentypen mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 26)

Die Entwicklung des Triblängenzuwachses zeigt je nach Flächentyp eine eigene Verhaltensweise (Tabelle 19). Die Zuwächse der Bestandesflächen im Jahr 2009 unterscheiden sich nur von den Zuwächsen des Jahres 2013. Die Zuwächse im Jahr 2010 unterscheiden sich nicht von den Zuwächsen im Jahr 2011, jedoch signifikant vom Wachstum der Triebe in den Jahren 2012 und 2013. Die Zuwachswerte des Jahres 2011 weisen keinen statistisch belegbaren Unterschied zu den Zuwächsen des Jahres 2012 auf, wohl aber zum Zuwachs des Jahres 2013. Das Jahr 2012 weist keinen messbaren Unterschied im Verhalten des Triebzuwachses zum Jahr 2013 auf. Allein das Jahr 2013 zeigt sich im Vergleich zu 2009 und 2010 als deutlich unterschiedlich, wohingegen die Jahre 2011 und 2012 gerade noch signifikant oder im Bereich einer statistischen Tendenz liegen. Eine deutliche Steigerung des Triblängenzuwachses kann nicht festgestellt werden.

Das Triebzuwachsverhalten der Randflächen weist im Jahr 2009 keinen signifikanten Unterschied zu den Jahren 2010 und 2012 auf, jedoch zum Zuwachs der Jahre 2011 und 2013. Der Zuwachs des Jahres 2010 weist keinen statistischen Unterschied zum Jahr 2012 auf aber zu dem Triebwachstum der Jahre 2011 und 2013. Das Jahr 2011 hat zum Folgejahr 2012 keinen signifikant unterscheidbaren Zuwachs, jedoch zum Zuwachs des Jahres 2013. Das Jahr 2012 hat einen signifikant geringeren Triblängenzuwachs als das Jahr 2013. Bis auf die Depression des Zuwachstrends im Jahr 2012 zeigt sich eine deutliche Zunahme des Triblängenwachstums im Untersuchungszeitraum.

Die Zuwächse der Haupttriebe auf den Lückenflächen zeigen, im Vergleich zu den Bestandes- und Randflächen, eine sehr hohe Variation, welche durch den Standardfehler veranschaulicht wird (Abbildung 26). Einzig der Triblängenzuwachs des Jahres 2009 weist im Vergleich zum Jahre 2013 einen signifikanten Unterschied auf. Für alle Triblängenzuwächse der folgenden Jahre kann kein statistisch belegbarer Unterschied festgestellt werden, wobei der Zuwachs des Jahres 2010 im Vergleich zum Jahr 2013 nur knapp über dem Signifikanzniveau von $\alpha = 0,05$ liegt.

Trotz der augenscheinlichen Zunahme der Trieb­längen über den Gesamtzeitraum (Abbildung 26) weist die statistische Überprüfung bis auf das Jahr 2009 keinen eindeutigen Mehrzuwachs nach (Tabelle 19), was jedoch auf die hohe Variation innerhalb der Daten zurückzuführen sein dürfte.

Bestand				n = 247
	2009	2010	2011	2012
2010	0,63359	-	-	-
2011	0,28812	0,08008	-	-
2012	0,17319	0,04520	0,68566	-
2013	0,00389	0,00012	0,04126	0,07219
Rand				n = 236
	2009	2010	2011	2012
2010	0,4409	-	-	-
2011	0,0059	0,0346	-	-
2012	0,0548	0,2134	0,3978	-
2013	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Lücke				n = 144
	2009	2010	2011	2012
2010	0,675	-	-	-
2011	0,576	0,675	-	-
2012	0,106	0,159	0,321	-
2013	0,034	0,053	0,106	0,675

Tabelle 19: Paarweise t-Tests der Trieb­längen­zuwächse zwischen den Untersuchungsjahren mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 26)

Die Beziehung zwischen den gemittelten Trieb­längen der Jahre 2011 bis 2013 und dem verfügbaren Licht ist in Abbildung 27 dargestellt. Dabei ist ein deutlich positiver Zusammenhang zwischen den Trieb­längen und der vorhandenen Diffusstrahlung nachweisbar. Bei unter 20 % der Freilandstrahlung weisen die Triebe einen Jahreszuwachs von 3 bis 15 cm auf. Über der 20 % Schwelle streuen die Trieb­längen stärker und können bei 7 cm bis 40 cm Jahreszuwachs liegen. Im oberen Lichtbereich (circa 70 % Freilandstrahlung) scheint die Regressionskurve die Daten zu überschätzen. Trotz einer Steigung der Regressionskurve über den gesamten Bereich des Diagramms scheint ab einem Wert von 40 % relativer Diffusstrahlung der Zuwachs im Mittel bei 20 cm zu liegen.

Die logarithmische Regression ist am besten geeignet um das Kollektiv der Daten zu repräsentieren. Die Regression ist höchstsignifikant und kann mit einem Bestimmtheitsmaß von 0,325 über 32 % der Variation innerhalb der Daten allein durch die Diffusstrahlung erklären (Tabelle 20).

durchschnittlicher Triblängenzuwachs in Abhängigkeit des ISF

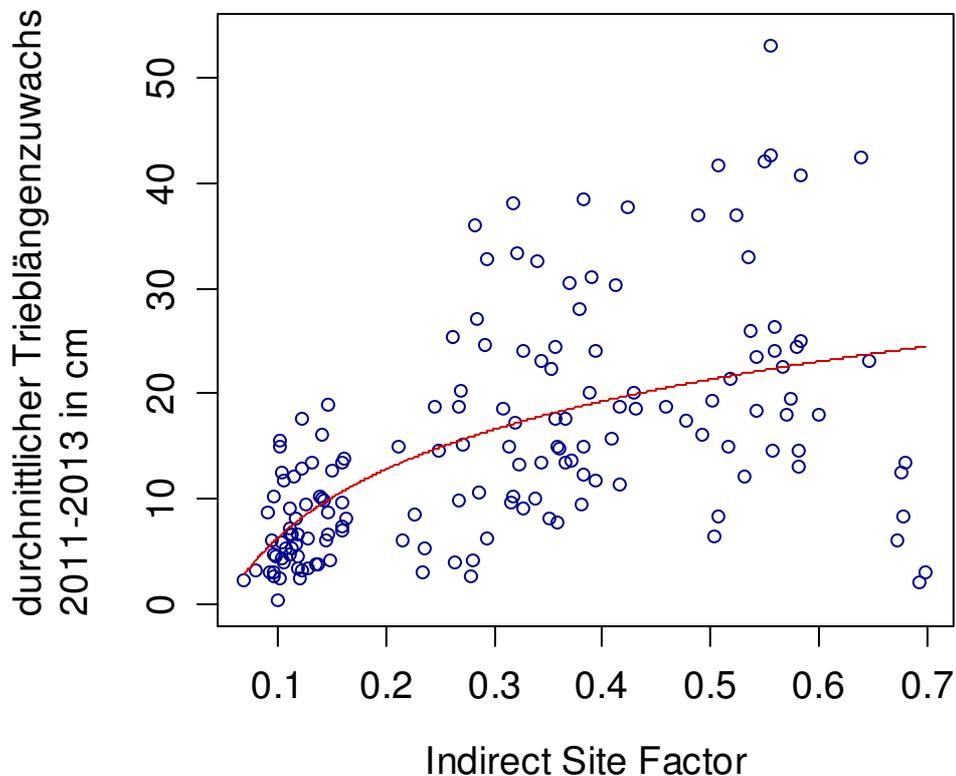


Abbildung 27: Zusammenhang der durchschnittlichen Triblänge (2011 - 2013) und der Diffusstrahlung (ISF)

Funktion	Modellzusammenfassung			Parameterschätzer	
	nichtlineares r^2	Standardfehler der Residuen bei Freiheitsgraden	p-Wert	b_0	b_1
(21)	0,325	8,792 bei 157 FG	< 0,0001	9,307	19,788

Tabelle 20: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression der durchschnittlichen Triblänge (2011 - 2013) und der Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 27)

Einen anderen Erklärungsansatz bietet der Vergleich der gemittelten Triblängen der Jahre 2011 bis 2013 mit der Höhe der Verjüngung (Abbildung). Es kann ein deutlich positiver Zusammenhang festgestellt werden bei dem Verjüngungspflanzen unter 50 cm meist geringer Triblängenzuwächse als 10 cm leisten. Bis zum Wert von 100 cm Pflanzenhöhe steigen die Triblängen weiterhin stark an und erreichen Jahreszuwächse von über 20 cm. Die Regressionskurve steigt bei über 100 cm Verjüngungshöhe nur noch mäßig stark an und erreicht Maximalwerte von circa 40 cm Jahreszuwachs (ausnahmsweise auch über 50 cm). Im Bereich von über 200 cm Pflanzenhöhe sind nur noch vier Proben vorhanden, was eine zurückhaltende Interpretation erfordert.

Mit Hilfe einer logarithmischen Regression ist es am besten möglich die Punktwolke zu repräsentieren. Die Regressionskurve ist höchstsignifikant und kann mit einem Bestimmtheitsmaß von 0,812 einen Anteil von 81,2 % aller Residuen erklären (Tabelle 21).

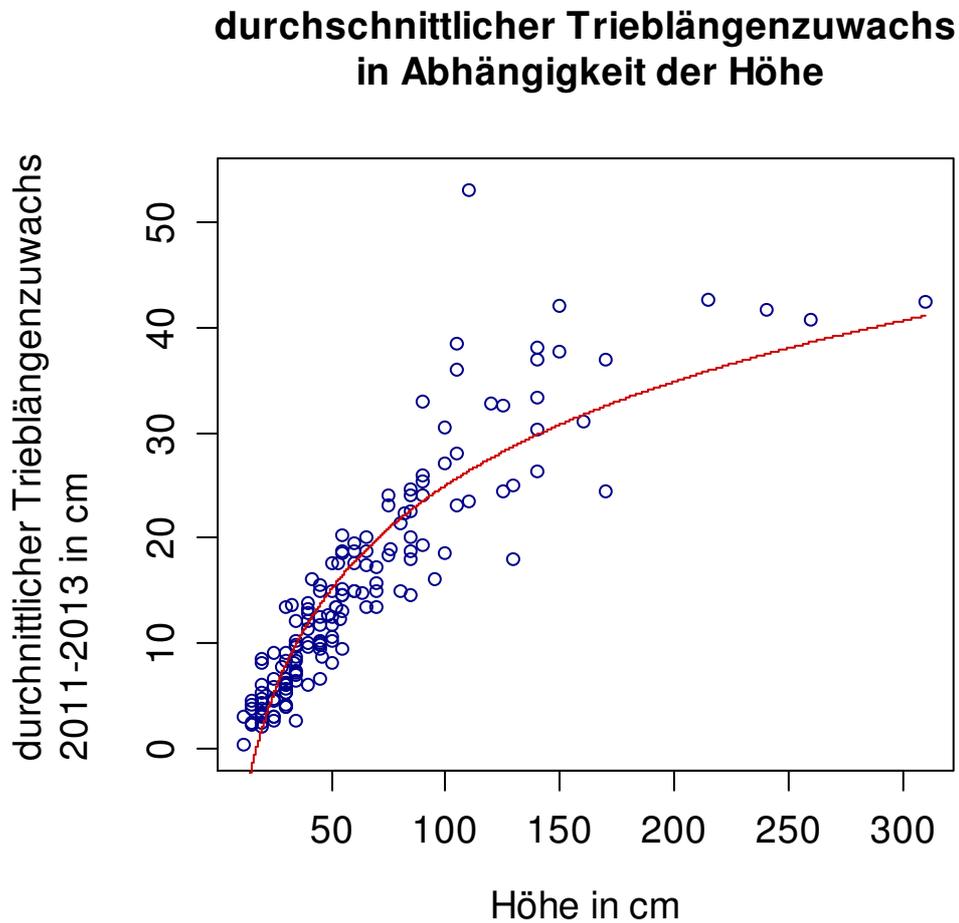


Abbildung 21: Zusammenhang der durchschnittlichen Triblänge (2011 - 2013) und der Höhe

Funktion	Modellzusammenfassung			Parameterschätzer	
	nichtlineares r^2	Standardfehler der Residuen bei Freiheitsgraden	p-Wert	b_0	b_1
(22)	0,8121	4,639 bei 159 FG	< 0,0001	14,2618	0,0576

Tabelle 21: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression der durchschnittlichen Triblänge (2011 - 2013) und der Höhe (zu Abbildung)

4 Diskussion

4.1 Methoden

Für die Beantwortung der Frage, in wie weit sich die Lichtverfügbarkeit auf die Wachstumsreaktionen der Buchenverjüngung auswirkt, wurde die Lichtstrahlung, die Biomasseverteilung auf die Kompartimente sowie die Triebblängen- und Radialzuwächse gemessen. Die Annahme, dass sich die Wachstumsreaktionen der Buchenverjüngung durch monokausale Zusammenhänge erklären lassen, konnte jedoch durch die Methoden, welche in dieser Studie genutzt wurden, nicht bestätigt werden.

Besonders der Vergleich mit anderen Studien zeigt, dass neben der Lichtstrahlung die Verfügbarkeit von Wasser und Nährstoffen sowie die Höhe und das Alter der untersuchten Pflanze einen erheblichen Einfluss auf die Wachstumsreaktionen haben können (Madsen 1995, Ammer 2003).

So stellte bereits Madsen (1995) fest, dass selbst bei Untersuchungen, welche sich explizit nur auf den Einfluss von Licht beziehen, auch die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit quantifiziert werden sollten. Anderenfalls könnten nicht quantifizierte Faktoren den Großteil einer Wachstumsreaktion verursachen, ohne dass dieser Einfluss aufgedeckt werden würde.

Die ontogenetischen Veränderungen im Laufe der Verjüngungsetablierung, welche Poorter (1999), Ammer (2003) und Jarčuška (2011) festgestellt haben, treffen wahrscheinlich auch für die Pflanzen in dieser Untersuchung zu. Während sich ontogenetische Unterschiede, welche durch die Höhe des Baumes bedingt sind relativ einfach analysiert werden können, gestaltet sich die Ansprache der altersbedingten Ontogenese als ungleich schwieriger. Die Altersbestimmung in natürlicher Verjüngung ist dadurch erschwert, dass sich unterdrückte Buchen viele Jahre halten können. Solche unterdrückten Individuen bilden jedoch nicht in jeder Vegetationszeit einen Jahrring aus und das Alter kann daher nur mit der Auszählung der Triebblängen bestimmt werden (Collet, Lanter & Pardos 2002). Durch die schwierige Identifizierbarkeit der Triebbasisnarben nach einigen Jahren und die generelle Unsicherheit bei der Ansprache von Johannistrieben scheinen die Methoden der Feldforschung hierfür allein als ungeeignet.

Im Allgemeinen scheinen die Ergebnisse dieser Studie im Vergleich zu anderen Untersuchungen häufig geringere Bestimmtheitsmaße und höhere Variationen innerhalb der Daten aufzuweisen. Dies ist höchstwahrscheinlich dadurch begründet, dass in den anderen Studien oft experimentelle Flächen angelegt wurden, bei denen eine jährliche Quantifizierung der Wachstumsparameter durchgeführt werden konnte. Eine solche detaillierte Analyse ist jedoch nur im Rahmen langfristiger Forschung sicherzustellen, was durch den Umfang dieser Masterarbeit nicht abgedeckt werden konnte.

In dieser Studie wurden viele Daten zu Verjüngungspflanzen gefunden, welche im mittleren Lichtspektrum (20 % bis 60 %) aufwuchsen. Dieser Lichtbereich fehlte in einigen Studien (Burschel & Schmaltz 1965, Linnert 2009), weswegen die Aussagen und angepassten Modelle dieser Untersuchungen in diesem Lichtbereich nur wenig robust waren. Durch die hier gefundenen Daten konnte der Bereich der mittleren Strahlung jedoch gut repräsentiert werden und den Aussagen und Modellen die nötige Zuverlässigkeit verleihen.

4.2 Biomasse und Biomasseallokation

4.2.1 Biomasseentwicklung

Im Zuge der Auflichtung des Baumbestandes haben die unterschiedlichen Lichtstellungen in dieser Studie zu einer ungleichen Entwicklung der Holzbiomasse geführt. Bei erhöhter Lichtverfügbarkeit stieg die Holzbiomasse in beiden Untersuchungsgebieten stark an. Die Steigerung des Biomassezuwachses war in den Lückenflächen des Untersuchungsgebietes Troppberg besonders stark ausgeprägt, was durch eine frühere Auflichtung dieser Flächen bedingt sein dürfte. Eine solche Steigerung der oberirdischen Holzbiomasse nach stärkerer Freistellung konnte bereits von einigen Autoren nachgewiesen werden (Burschel & Schmaltz 1965, Madsen 1995, van Hess 1997, Ammer 2003).

In der Untersuchung von van Hees (1997) konnte dieser eine Reduktion der Gesamtbiomasse mit sinkender Lichtverfügbarkeit feststellen. Die Reduktion verlief dabei ähnlich wie in den hier untersuchten Verjüngungspflanzen, welche eine geringe Abnahme bei mittleren Lichtverhältnissen und eine größere Abnahme bei niedrigen Lichtverhältnissen zeigten. Größere Unterschiede zeigen sich jedoch im Ausmaß der Reduktion in der stärksten Beschattungsstufe, welche in der Studie von van Hees (1997) nur geringfügig niedriger war als bei mittlerer und hoher Lichtverfügbarkeit. Die Ergebnisse, welche in dieser Untersuchung gefunden wurden, zeigen eine um ein Vielfaches höhere Reduktion von der höchsten bis zur geringsten Lichtverfügbarkeit. Dieser Unterschied rührt jedoch sicherlich aus den Rahmenbedingungen der Untersuchung von van Hees. Zum einen lag die niedrigste Lichtstrahlung mit 20 % über den hier vorliegenden 12 % und zum anderen dauerte die Betrachtung der Biomasseentwicklung bei van Hees nur eine Vegetationszeit. Auch Ammer (2003) konnte in einer experimentellen Versuchsanordnung feststellen, dass bei geringeren Lichtstärken ebenfalls weniger Biomasse produziert werden kann.

In der Studie von Madsen (1995) konnte dieser feststellen, dass die Kombination von hoher Lichtintensität, Wasserverfügbarkeit und ausreichendem Nährstoffangebot zu starken Reaktionen im Wachstum der Buchenverjüngung führt. Die Alternativvariante wies ähnliche Wasser- und

Nährstoffverfügbarkeiten auf und führte bei einem niedrigeren Lichtangebot zu geringeren Holzbiomassen. Zwar stehen diese Ergebnisse im Einklang mit den hier gefundenen Resultaten, jedoch dokumentiert und quantifiziert das Experiment von Madsen die Einhaltung der ceteris-paribus-Klausel für die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit. Die Untersuchungen von Burschel und Schmaltz (1965) verglichen in einem kontrollierten Experiment die Auswirkungen von fünf Lichtverfügbarkeiten auf zwei unterschiedlich mit Nährstoffen versorgten Böden. Hierbei zeigte sich, dass die Pflanzen auf schlechter versorgten Standorten bei einer Reduktion des Lichtangebotes um 23 % deutlich geringere Biomassen aufwiesen, während auf besser versorgten Standorten keine Veränderungen feststellbar waren. Diese Ergebnisse zeigen, dass Faktoren wie die Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit hohen Einfluss auf die Wachstumsreaktionen haben können. Für diese Studie wird davon ausgegangen, dass aufgrund der vergleichbaren Standortmerkmale und räumlichen Nähe ähnliche Nährstoff- und Wasserbedingungen vorherrschend waren. Trotz der vielfältigen Einflussmöglichkeiten korreliert die gesamte oberirdische Holzbiomasse in dieser Studie positiv mit der Lichtverfügbarkeit.

Allgemein ist die Erhöhung des Lichtangebotes am Waldboden eine der offensichtlichsten Änderungen nach dem Ableben eines Individuums der Baumschicht, jedoch interagieren mit der Auflichtung noch weitere Faktoren, welches das Wachstum der Verjüngung beeinflussen (Aussenac 2000). Hierbei sind besonders der Wasserhaushalt und der Nährstoffvorrat bedeutsam, welche bei Unterversorgung entscheidende wachstumshemmende Kriterien darstellen können (Madsen 1995, Wagner 1999). Ein teilweiser Ausfall der Baumschicht führt normalerweise zur Verbesserung der Wasser- und Nährstoffversorgung der Verjüngung (Wagner 1999).

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Ursache der unterschiedlichen Biomasseentwicklungen sicherlich auf die Auflichtung der Flächen zurückzuführen ist. Da neben den Lichtmessungen keine Bodenwasserhaushalts- oder Nährstoffuntersuchungen durchgeführt wurden, ist das Lichtangebot als monokausale Ursache der Biomassedifferenzierung nicht zu beweisen. Von einer sich positiv verstärkenden Wirkung kann, in Bezug auf die oben genannten Autoren, jedoch ausgegangen werden.

4.2.2 Biomasseallokation

Die Verteilung der Zweig- und Stammbiomasse ergab, dass bei den Pflanzen im geschlossenen Bestand der Anteil der Verzweigung an der oberirdischen Holzbiomasse höher war als bei jenen der Rand- und Lückenflächen. Hierbei scheint der Schwellwert, bei dem der Zweigbiomasse weniger Ressourcen zur Verfügung stehen, bei ungefähr 20 % diffuser Strahlung zu liegen. Daher steigt das Verhältnis der Zweigbiomasse zur Stammbiomasse (Zweig-/Stammverhältnis) signifikant über den

gesamten Lichtbereich. Dieser Zusammenhang ist jedoch nur schwach ausgeprägt, da die Diffusstrahlung (ISF) nur einen geringen Teil der Varianz des Zweig-/Stammverhältnisses erklärt. Untersuchungen zur prozentualen Verteilung der Stamm- und Verzweigungsbiomasse sowie dem Zweig-/Stammverhältnis finden sich in einer Vielzahl von Publikationen, wie auch bei Porter & Nagel (2000), Ammer (2003), Curt et al. (2005), Prévosto & Balandier (2007), Linnert (2009), Jarčuška & Barna (2011).

In dem kontrollierten Experiment von Ammer (2003) konnte dieser feststellen, dass die Biomasseallokation bei Buchensämlingen stark durch die verfügbare Lichtstrahlung determiniert wurde. Bei reduzierter Strahlung zeigte die Zweigbiomasse stärkere Rückgänge als die Biomasse des Stammes. Als Folge dessen sank das Zweig-/Stammbiomasseverhältnis mit reduzierter Lichtstrahlung. Diese Resultate unterstützen die hier gefundenen Ergebnisse, wobei sich auf den nicht beschatteten Kontrollflächen von Ammer (2003) geringere Zweig-/Stammverhältnisse (0,4) als auf den unbeschatteten Lückenflächen in dieser Untersuchung (0,45) fanden. Die Ursachen für diese Diskrepanz könnten sowohl durch das Alter und die Höhe der Verjüngung begründet sein (Ammer 2003, Jarčuška 2011) als auch durch den Wildtiereinfluss, welcher in dieser Studie geherrscht hat. Auch bei Jarčuška & Barna (2011) zeigt sich sowohl bei der Stamm- als auch der Zweigbiomasse ein positiver Zusammenhang mit gesteigerter Lichtverfügbarkeit, welcher sich jedoch ab einem Grenzwert von ungefähr 20 % der Freilandstrahlung verliert.

Ein widersprüchliches Ergebnis findet Linnert (2009) bei der Betrachtung des Zweig-/Stammverhältnisses. Mit sinkender Lichtstrahlung konnte er ein steigendes Zweig-/Stammverhältnis feststellen, also ein höheren Anteil der Zweigbiomasse bei niedriger Strahlung. Er erklärt diesen Effekt dadurch, dass die Zweigbiomasse als Träger der produktiven Blattorgane fungiert und auch bei einer Ressourceneinschränkung diese Funktion gewährleistet sein muss. Eine verstärkte Investition in die Stammbiomasse bei geringen Strahlungswerten kann Linnert (2009), aufgrund einer „[...] höhere[n] Empfindlichkeit des Durchmesserwachstums gegenüber reduziertem Lichtangebot [...]“ nicht feststellen. In dieser Studie konnte allerdings gezeigt werden, dass bei einem positiven Zusammenhang von Durchmesser und Strahlung das Verhältnis Stamm- zu Gesamtholzbiomasse dennoch negativ mit der verfügbaren Strahlung korrelierte. Trotz abnehmender Durchmesserwerte wurde also der relative Anteil der Biomasse, welcher in den Stamm investiert wurde, gesteigert. Die Buchenverjüngung scheint bei geringer Strahlung nicht in das sekundäre Dickenwachstum des Stammes, sondern andere Bereiche des Stammes zu investieren, wie zum Beispiel das Triebblängenwachstum und das primäre Dickenwachstum der Markröhre (Collet, Lanter & Pardos 2002). Diese Schlussfolgerungen von Linnert (2009) stehen also in einem gewissen Kontrast zu den hier gefundenen Ergebnisse, können aber durch die unterschiedlichen Alter und Höhen

der untersuchten Pflanzen erklärt werden. Durchschnittlich sind die Buchen bei Linnert 16 Jahre alt und vier Meter hoch. Auf die möglichen ontogenetischen Unterschiede wurde bereits durch Ammer (2003) und Jarčuška (2011) hingewiesen. Zusätzlich zu diesen ontogenetischen Unterschieden muss bei den Schlussfolgerungen von Linnert (2009) auch bedacht werden, dass bei kleineren Verjüngungspflanzen ein wesentlicher Anteil der Blattbiomasse dem Stamm entspringt. Zudem weisen die stärker beschatteten Buchen, wie auch in dieser Studie festgestellt wurde, höhere Stammneigungen auf (Sagheb-Talebi 1996). Die geneigten Stammachsen mit einem nicht unerheblichen Teil der Blattbiomasse ermöglichen daher ebenfalls eine vertikale Raumeroberung im reduzierten Umfang. Dies zeigt, dass auch der Stamm Träger produktiver Blattorgane ist und somit eine entscheidende Rolle für die Assimilatsynthese spielen kann.

Bei den Untersuchungen von Curt et al. (2005) finden die Autoren kaum Unterschiede zwischen den Prüfgruppen hinsichtlich ihrer Zweig- und Stammanteile. In ihrer Studie wurden vier unterschiedliche Lichtregime und zwei Varianten der Vegetationskonkurrenz genutzt, um deren Auswirkungen auf das Wachstum von Buchenverjüngung festzustellen. Während bei allen Lichtregimen unter Bestandesschirm keine veränderten Zweig- oder Stammanteile gefunden werden konnten, ließen sich auf der Freifläche Verschiebungen zu Gunsten der Stammbiomasse feststellen. Diese Ergebnisse weisen auf andere Ursachen der Biomasseallokation als die der Lichtstrahlung und der Vegetationskonkurrenz hin. Der Aufbau dieses Pflanzexperimentes war von sehr homogener Natur, bei dem zweijährige Buchensämlinge über einen Zeitraum von zwei Jahren beobachtet wurden. Der relativ kurze Untersuchungszeitraum könnte neben eventuellen Einflüssen eines Pflanzschocks (Ammer & Mosandl 2007) auch zu kurz für eine Ausdifferenzierung der Allokationsmuster gewesen sein, welche auch mehr als eine Vegetationszeit benötigen können (Goisser et al. 2013).

Aus den Ergebnissen diverser Studien zur Biomasseallokation der oberirdischen Holzkompartimente lassen sich keine einheitlichen Ursachen ableiten. Neben deutlichen Einflüssen der verfügbaren Lichtstrahlung auf die Biomasseverteilung (Ammer 2003, Linnert 2009), werden von einigen Autoren auch keine nachweisbaren Effekte gefunden (Curt et al. 2005). Als Ursachen für diese Diskrepanz könnten neben dem unterschiedlichen Studiendesign (Topf-, Pflanz- und Naturverjüngungsexperimente) der Umstand in Frage kommen, dass ein Großteil der Studien einen Untersuchungszeitraum von drei oder weniger Jahren ausweist (Sack & Grubb 2001). In der Literatur wird vielfach auf ontogenetische Veränderungen hingewiesen, also jene Modifikationen des Allokationsmuster, welche auch ohne äußere Umwelteinflüsse im Verlauf der Verjüngungsentwicklung stattfinden würden (Porter & Nagel 2000, Sack et al. 2002, Jarčuška 2011). Auch Ammer, Stimm und Mosandl (2007) bemerken, dass ontogenetische Ursachen kaum in den Biomassestudien berücksichtigt werden. In ihrer Untersuchung fanden sie heraus, dass die

einflussnehmenden Faktoren sich innerhalb der ersten Alters- und Höhenstufen rasch verändern. So hat die Lichtverfügbarkeit in der Keimlingsphase noch keine Relevanz, erlangt aber ab 30 cm Verjüngungshöhe an Bedeutung, welche sich auch in den größeren Höhenstufen fortsetzt. Da sich ontogenetische Einflüsse auf die Verhältnisse der Biomasseverteilung auswirken können, sollte dieser Faktor Beachtung finden. In der hier realisierten Studie wurde eine Momentaufnahme der natürlichen Verjüngung durchgeführt. Daher konnten nicht alle Parameter den gleichen Kontrollbedingungen unterliegen, wie dies in Studien mit regelmäßigen Verjüngungsmonitoring möglich ist. Ontogenetische Einflüsse auf die Allokation der Holzbiomasse in dieser Studie sind denkbar, da die Probestämme der Bestandesflächen jünger und kleiner als die Probestämme der Rand- und Lückenflächen waren. Bei der Überprüfung dieser Annahme konnte keine Korrelation der Höhe mit dem Zweig-/Stammverhältnis gefunden werden. Die Untersuchung von Collet, Lanter und Pardos (2002) konnte auch keinen Einfluss des Alters auf die Wachstumsverteilung feststellen. Da die Lichtverfügbarkeit in dieser Studie den höchsten Erklärungswert aller erhobenen Daten für das Zweig-/Stammverhältnis aufwies, kann vom Lichteinfluss als Hauptfaktor der Biomasseallokationen in dieser Studie ausgegangen werden.

In der vielfältigen Literatur über die Biomasseentwicklung und Biomasseallokation wurde scheinbar der direkte Einfluss von Wildtierverbiss, insbesondere auf die Verteilung von Zweig- und Stammkompartimenten, kaum untersucht. Dennoch wird den Auswirkungen von Verbiss in der Verjüngungsökologie eine wichtige Rolle zugesprochen (Wagner et al. 2010). Die meisten Experimente schließen durch Zaunbau jedoch eine Einflussnahme von Wildtieren aus (Madsen 1995, Curt et al. 2005, Ammer, Stimm & Mosandl 2007). Jene Publikationen, welche den Einfluss von Verbiss auf den Biomassezuwachs und die Allokationsmuster untersuchen, simulieren diesen meist durch die Entfernung eines Großteils der diesjährigen Triebe (Harmer 1999, Barza et al. 2004). Hierbei wird jedoch weder der artspezifischen Verbisspräferenz noch der natürlichen Verbissintensität Rechnung getragen (Harmer 1999).

Die in dieser Studie gefundenen Zusammenhänge zeigen, dass sich die Verbissintensität des Haupttriebes erhöhend auf das Zweig-/Stammverhältnis auswirkt. Dabei konnte der Effekt einer erhöhten Verbisswahrscheinlichkeit in Fläche mit höherem Lichtangebot und daher höherer Lebensraumattraktivität für Rehwild (*Capreolus capreolus*) nur für einen geringen Teil der Pflanzen gefunden werden. Zwar reduziert der Terminaltriebverbiss den Stammanteil des Zweig-/Stammverhältnisses, jedoch ist es unwahrscheinlich, dass in dieser Verminderung die alleinige Ursache des Zusammenhangs liegt. Wahrscheinlicher ist die Annahme, dass Haupttriebverbiss stark positiv mit Seitentriebverbiss korreliert, welcher im Rahmen dieser Arbeit nicht aufgenommen wurde. Der Haupt- und Seitentriebverbiss könnten durch die fehlende Apikaldominanz das

Wachstum vieler Ersatztriebe stimulieren, welche zu einer überproportionalen Steigerung der Zweigbiomasse führen.

In der Verbissstudie von van Hees, Kuiters & Slim (1996) fanden die Autoren heraus, dass verbissene Buchen im Vergleich zur unverbissenen Buchen geringere oberirdische Biomassen und erhöhte Zweiganteile aufwiesen. Dabei zeigten beschattete Parzellen wiederum etwas höhere Stammanteile, wobei die Autoren auch auf die recht geringe Stichprobenauswahl hinweisen. Harmer (1999) berichtet in seiner Studie, bei welcher intensiver, mehrjähriger Verbiss simuliert wurde, dass sowohl die Anzahl als auch die Biomasse der zu entnehmenden Zweige in den beschatteten Varianten relativ gesehen kleiner war.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich die Annahme der verstärkten Allokation in die Stammbiomasse in dieser Studie bestätigt hat. Neben der Verteilung der Biomasse konnte auch die absolute Masse teilweise durch die verfügbare Lichtstrahlung erklärt werden. Etwaige ontogenetische Effekte konnten nicht gefunden werden, gleichwohl konnte das Alter als Einflussvariable nicht überprüft werden. Ein Einfluss von Wildtierverschädigung auf das Zweig-/Stammverhältnis konnte ebenfalls gefunden werden.

4.3 Blattkennwerte

4.3.1 Gesamte Blattfläche

Die gesamte Blattfläche stieg in dieser Studie entlang des Gradienten der Lichtverfügbarkeit an. Bis zu dem Schwellenwert von 40 % relativer Diffusstrahlung kann die Lichtverfügbarkeit die Daten der Blattfläche relativ gut erklären. Oberhalb dieses Schwellenwertes unterscheiden sich die Residuen so stark von den Residuen unterhalb des Schwellenwertes, dass keine Homoskedastizität innerhalb der Daten vorliegt. Aus diesem Grund wurde auf die Anpassung einer Regressionsgeraden verzichtet.

Ähnliche Tendenzen konnten Löff, Bolte & Welander (2005) feststellen, welche deutlich größere Blattflächen bei keimenden Buchen mit zunehmender Lichtverfügbarkeit fanden. Ein ähnliches Ergebnis fanden auch Burschel und Schmaltz (1965) in ihrer Untersuchung zweijähriger Buchenpflanzen. Bei der Betrachtung der Hundertblattprobe stellen Burschel und Schmaltz erst bei 18 % relativer Lichtstärke einen Rückgang der Blattfläche fest. Da die Autoren jedoch keine Untersuchungsproben im mittleren Bereich des Lichtspektrums haben, kann eine Abnahme über 18 % relativer Lichtstärke jedoch nicht ausgeschlossen werden.

Auch Linnert (2009) findet in seiner Untersuchung eine positive Korrelation der Blattfläche mit der diffusen Strahlung. Die Verteilung der Daten zeigt eher eine logarithmische Abhängigkeit der

gesamten Blattfläche von der relativen Diffusstrahlung. Jedoch sind in der Studie von Linnert (2009), wie auch in der Untersuchung von Burschel und Schmaltz (1965), kaum Proben aus dem Spektrum von 25 % bis 65 % relativer Lichtstrahlung vertreten. Eine Annahme einer logarithmischen Abhängigkeit im mittleren Bereich der Lichtstrahlung ist daher eher hypothetischer Natur.

Bonosi (2006) konnte bei der Korrelation der Blattfläche mit der verfügbaren Lichtstrahlung keinen signifikanten Einfluss entdecken. Nur die gesamte Pflanzentrockenbiomasse zeigte einen signifikant positiven Einfluss auf die gesamte Blattfläche. Auch Balandir et al. (2007) fanden nur geringe Reaktionen der gesamten Blattfläche bei sich verändernder Lichtstrahlung, während die Pflanzenhöhe hohen Erklärungswert für Ausmaß der Blattfläche liefern konnte. Zwar wurde in der hier vorliegenden Studie keine Regressionsgerade an die Daten der gesamten Blattfläche angepasst, aber dies allein könnte bereits einen Hinweis darauf geben, dass die Lichtverfügbarkeit nur einen geringen Einfluss hat. Besonders oberhalb von 40 % relativer Lichtstrahlung, bei der die Pflanzhöhen und Pflanzenmassen deutlich höher waren, war der Erklärungswert der Lichtstrahlung besonders niedrig.

4.3.2 Relative Blattfläche

Der relative Anteil der Blattbiomasse an der gesamten oberirdischen Pflanzenbiomasse nimmt entlang der Gruppen mit steigender Lichtverfügbarkeit ab. Da dieser Unterschied zwischen Bestandes- und Randflächen noch nicht signifikant war, scheint der Effekt der verstärkten Biomassenallokation in die Blattmasse zwischen 30 % und 40 % Lichtgenuss aufzutreten. Der Effekt der erhöhten Allokation in die Blattbiomasse bei reduzierten Strahlungsbedingungen wurde bereits vielfach in anderen Studien beobachtet (Porter & Nagel 2000, Löff, Bolte & Welander 2005, Jarčuška & Barna 2011).

In der Untersuchung von Jarčuška & Barna (2011) fanden die beiden Autoren eine Abnahme des Blattanteils an der Gesamtbiomasse unterhalb eines Schwellenwertes von 20 % relativer Lichtverfügbarkeit. Oberhalb dieses Schwellenwertes konnte keine Abhängigkeit des relativen Blattanteils von der Lichtverfügbarkeit mehr festgestellt werden. Der Schwellenwert, welcher den hier untersuchten Buchen inhärent ist, liegt mit 30 % bis 40 % deutlich über dem Wert, welcher von Jarčuška & Barna (2011) gefunden wurde. Ebenso scheinen bei Jarčuška & Barna die Anteile der Blattbiomasse an der gesamten oberirdischen Biomasse über 20 % Lichtstrahlung konstant höher zu liegen als in den Lückenflächen dieser Studie. Diese Unterschiede könnten durch höhere Verfügbarkeiten von Wasser und Nährstoffen der Buchenverjüngung in dieser Studie begründet sein. Mögliche Auswirkungen von Interaktionen zwischen der Verfügbarkeit von Wasser, Nährstoffen und Lichtstrahlung können bereits durch Madsen (1995) aufgezeigt werden.

Eine lichtbedingte Variation der Biomasseallokation in die verschiedenen Pflanzenkompartimente konnten Curt et al. (2005) nicht entdecken. Jedoch können die Autoren analog zu der Studie von Bonosi (2006) feststellen, dass es bei geringen Pflanzenbiomassen zu erhöhten Anteilen der relativen Blattbiomasse kommt. Andere Studien finden allerdings deutliche Zusammenhänge zwischen der Pflanzenbiomasse und der verfügbaren Lichtstrahlung (van Hees 1997, Löff, Bolte & Welander 2005) oder der Lichtstrahlung und der Mortalität einzelner Individuen (Kunstler et al. 2005). Da die gesamte Pflanzenbiomasse durch die Lichtverfügbarkeit determiniert wird, kann zumindest von einer gewissen indirekten Abhängigkeit der Allokationsmuster von der Lichtverfügbarkeit gesprochen werden.

Mit Hilfe einer Metastudie über 40 Veröffentlichungen konnten Porter & Nagel (2000) einen allgemeinen Trend der relativen Blattanteile bei krautigen und verholzten Pflanzen analysieren. Auch diese Metastudie kommt zu dem Ergebnis, dass es in Pflanzen bei höherer Lichtstrahlung zu einem geringeren relativen Investment in die Blattbiomasse kommt, im Gegensatz zu Pflanzen bei niedrigerer Lichtstrahlung. Dieser Trend ist bei verholzten Pflanzen stärker ausgeprägt als bei krautigen Pflanzen, wobei die Variabilität der zugrunde liegenden Umwelteinflüsse sehr hoch ist. Demnach scheint die erhöhte Investition in die Blattbiomasse bei niedrigen Lichtbedingungen eine physiologische Notwendigkeit zu sein, welche sich in einem Großteil der höheren Pflanzen findet.

Bei der Studie von van Hees (1997) konnte bei Beschattung eine höhere Gesamtblattfläche, ohne dass dabei verstärkt in die relative Blattbiomasse investiert wurde, festgestellt werden. Nach der Interpretation des Autors konnte die Erhöhung der gesamten Blattfläche allein durch die Steigerung der spezifischen Blattflächen erreicht werden. Da das Experiment die Veränderung der Allokationsmuster innerhalb einer Vegetationszeit untersuchte, könnte die Erhöhung der spezifischen Blattfläche eine kurzfristige Adaption an Beschattung sein. Eine langfristige Erhöhung der relativen Ressourcenallokation in die Blattbiomasse könnte daher eine ergänzende Strategie bei andauernder Beschattung darstellen.

4.3.3 Spezifische Blattfläche

Die spezifische Blattfläche zeigte in dieser Studie eine Abnahme entlang des gesamten Bereiches der diffusen Strahlung. Diese Abnahme war bis zu einer Schwelle von 20 % relativer Lichtstrahlung von hoher Intensität, verlief darüber hinaus jedoch schwächer. Die verfügbare Lichtstrahlung kann einen Großteil der Variation der spezifischen Blattfläche erklären. Eine Abnahme der spezifischen Blattfläche mit zunehmender Lichtstrahlung werden auch in anderen Studien gefunden (Kunstler et al. 2005, Pertrişian, von Lüpke & Petrişian 2009, Wolfslehner 2011, Legner, Fleck & Leuschner 2013). Meist kann dieser negative Zusammenhang mit Hilfe einer negativen logarithmischen oder

exponentiellen Funktion dargestellt werden, was durch die stärkere Abnahme in niedrigeren Lichtbereich bedingt ist.

Die in dieser Studie gefundenen Ergebnisse unterstützen den grundlegenden Trend, welcher in zahlreichen anderen Untersuchungen gefunden wurde. Grundsätzlich ist dieser Trend bei einer Vielzahl von tropischen und temperaten Baumarten zu finden (Poorter 1999, Legner, Fleck & Leuschner 2013). Die Buche nimmt jedoch eine Sonderstellung, aufgrund ihrer außerordentlichen blattmorphologischen Plastizität, innerhalb der europäischen Laubbaumarten ein. In vielen Publikationen mit interspezifischen Vergleichen erreicht die Buche im gesamten Lichtbereich deutlich höhere spezifische Blattflächen als anderen Baumarten (Pertrişian, von Lüpke & Petrişian 2009, Wolfslehner 2011). Dieses Vermögen selbst in den schwachen Lichtbereichen eine höhere spezifische Blattfläche zu unterhalten, ist einer der Faktoren, welcher der Buche die Dominanz in vielen mitteleuropäischen Waldgesellschaften sichert (Wagner et al. 2010).

Im Allgemeinen liegen die in dieser Studie gefundenen spezifischen Blattflächen im Bereich der in der Literatur veröffentlichten Werte. Die durchschnittlichen minimalen Werte der spezifischen Blattfläche liegen in dieser Studie bei $20 \text{ m}^2/\text{kg}$. Zu ähnlichen Werten kommen auch Pertrişian, von Lüpke & Petrişian (2009), Wolfslehner (2011), Linnert (2009), Kunstler et al. (2005). Auch die maximalen SLA Werte von durchschnittlich $46 \text{ m}^2/\text{kg}$ in dieser Studie liegen im Bereich der in der Literatur publizierten Ergebnisse.

Die Untersuchungen von Bartelink (1997) und Curt et al. (2005) kommen jedoch zu weitaus geringeren spezifischen Blattflächen als es in den oben genannten Studien und den hier untersuchten Pflanzen der Fall war. Die von Curt et al. (2005) gefundenen minimalen SLA Werte von $15 \text{ m}^2/\text{kg}$ zeigen, dass Buchen auf Freiflächen weitaus geringere spezifischen Blattflächen aufweisen können. Jedoch zeigten Buchenpflanzen, welche als Vergleichspflanzen im geringen Bestandesschatten aufwuchsen, wieder einen minimalen SLA Wert von circa $20 \text{ m}^2/\text{kg}$. Die maximalen auftretenden SLA Werte erreichten lediglich $35 \text{ m}^2/\text{kg}$ bei einer Strahlungsverfügbarkeit von 10 % der Freilandstrahlung. Diese Ergebnisse stehen in Kontrast zu den Resultaten, welche in dieser als auch einigen anderen Studien gefunden wurden. Der Untersuchungszeitraum von zwei Jahren könnte bei Curt et al. (2005) zu kurz für eine vollständige Adaption der spezifischen Blattfläche an die gegebenen Lichtbedingungen gewesen sein. So finden Roloff (1987) und Goisser et al. (2013) einen zweijährigen Zyklus bei der Anlage der Blattorgane und ihrer spezifischen Blattfläche. Die Einflüsse der Umweltbedingungen in der Baumschule können sich auch noch mehrere Jahre nach der Pflanzung auf die Wachstumsreaktionen auswirken (Goisser et al. 2013), was in einem Großteil der Literatur kaum Beachtung fand.

In der Untersuchung von Bartelink (1997) findet dieser ebenfalls weitaus geringere SLA Werte von $10 \text{ m}^2/\text{kg}$ an der unteren Grenze sowie $31 \text{ m}^2/\text{kg}$ an der oberen Grenze des Wertebereiches. Da die von Bartelink untersuchten Bäume jedoch teilweise auch älteren Bestandesentwicklungsphasen angehörten, kann diese Abweichung erklärt werden. So konnte Hochbichler (1997) in seiner Untersuchung eine abnehmende Tendenz der spezifischen Blattfläche mit zunehmenden Bestandesalter nachweisen. Demnach finden zumindest in den älteren Bestandesentwicklungsphasen ontogenetische Veränderungen der spezifischen Blattflächen statt, welche möglicherweise aber bereits ab dem Erreichen des Dickungsstadiums beginnen könnten.

Wolfslehner (2011) erklärt in ihrer Studie im Wienerwald den Zusammenhang der spezifischen Blattflächen und der diffusen Lichtstrahlung mittels einer linearen Abhängigkeit. Allerdings merkt sie an, dass die Probeauswahl im mittleren Lichtbereich zu gering war, um die Aussagen über den Bereich ihrer Stichprobe auszudehnen. Die in der vorliegenden Studie gefundenen Ergebnisse, bestätigen ihre Annahme, dass die Abnahme der spezifischen Blattfläche mit zunehmender Lichtverfügbarkeit nicht einer linearen Gerade sondern eher einer negativen logarithmischen Kurve entspricht.

Die physiologischen Ursachen hinter der Zunahme der spezifischen Blattfläche bei geringerer Lichtverfügbarkeit sind vielfältig (Valladeres et al. 2002). Direkt gemessen wurde in dieser Studie die Zunahme der Blattfläche je Kilogramm des Trockengewichtes. Die Erhöhung der Blattfläche wird durch eine Senkung der Blattquerschnitte erreicht, wobei dies hauptsächlich durch eine Reduktion des Palisadengewebes erreicht wird (Eschrich, Burchardt & Essiamah 1989). Jedoch sinkt bei hohen SLA Werten auch die Dichte der Stomata sowie das Verhältnis von Chlorophyll a zu b. Der Anteil des Chlorophylls an der Blattockenmasse nimmt mit hohen SLA Werten zu (Valladeres et al. 2002). Diese Adaptionen ermöglichen es der Verjüngung, auf das dynamische Lichtangebot der Lichtflecken unter dem Kronendach zu reagieren (Valladares et al. 2002).

4.3.4 Blattflächenverhältnis

Die Blattflächenverhältnisse (LAR) der untersuchten Buchenverjüngung nahmen mit steigender Lichtstrahlung ab. Diese Abnahme erfolgte im Bereich der geringeren Lichtstrahlung stärker als im Bereich der höheren Lichtverfügbarkeit. Die Intensität der Abnahme ändert sich bei einer relativen Lichtverfügbarkeit von 20 % der Freilandstrahlung. Analog zur spezifischen Blattfläche, welche die hohe blattmorphologische Variabilität der Buche zeigte, kann das Blattflächenverhältnis ebenfalls eine hohe Plastizität der gesamten oberirdischen Biomasse aufzeigen. Der Anstieg des LAR Wertes bei geringerer Lichtstrahlung wurde bereits häufig in anderen Studien beschrieben (Poorter 1999, Kunstler et al. 2005, Bonosi 2006, Prévosto & Balandier 2007, Linnert 2009) und als

„[...]bestimmender Wachstumsfaktor bei geringem Licht [...]“ (Kunstler et al. 2005, übers.) interpretiert.

Grundsätzlich zeigen die oben aufgeführten Untersuchungen denselben Trend, welcher auch in dieser Studie vorzufinden ist. Besonders im Bereich der niedrigen Lichtverfügbarkeit wird in Relation pro Kilogramm oberirdischer Pflanzenbiomasse mehr Blattfläche produziert. Die Minimalwerte des LAR liegen sowohl in dieser Studie als auch in den oben genannten Untersuchungen zwischen $2 \text{ m}^2/\text{kg}$ bis $4 \text{ m}^2/\text{kg}$. Größere Unterschiede treten bei den Maximalwerten des LAR auf, welche in dieser Untersuchung durchschnittlich Werte zwischen $10 \text{ m}^2/\text{kg}$ bis $14 \text{ m}^2/\text{kg}$ aufweisen. Ähnlich hohe Werte konnten nur Bonosi (2006) und Jarčuška & Barna (2011) in ihren Untersuchungen feststellen. Die maximalen LAR Werte von Kunstler et al. (2005), Prévosto & Balandier (2007) und Linnert (2009) liegen auf deutlich geringerem Niveau bei durchschnittlich $6 \text{ m}^2/\text{kg}$. Eine einheitliche Alters- oder Höhentendenz für diese unterschiedlichen Maximalwerte kann nicht gefunden werden. Die Studien, welche höhere LAR Werte aufweisen, zeigen entweder eine heterogene Verteilung der Pflanzenhöhen und -alter (diese Studie und Bonosi 2006) oder eine einheitlich siebenjährige Verjüngung (Jarčuška & Barna 2011). Die Untersuchungen, welche geringere Maximalwerte zeigen, zeichnen sich entweder durch eine hohe Variation der Verjüngung (Kunstler et al. 2005), eine einheitlich junge Verjüngung (Prévosto & Balandier 2007) oder eine einheitlich sechzehnjährige Verjüngung (Linnert 2009) aus. Demnach scheinen ontogenetische Entwicklungen nicht für die unterschiedlichen Maximalwerte des Blattflächenverhältnisses verantwortlich zu sein.

Bonosi (2006) passt in seiner Analyse eine parabolische Gleichung zweiter Ordnung an die Daten der Lichtverfügbarkeit und des Blattflächenverhältnisses an. Damit kann Bonosi die höheren LAR Werte im Lichtbereich von 60 % bis 80 % besser erklären, welche auch in dieser Studie durch die logarithmische Funktion unterrepräsentiert zu sein scheinen. Eine parabolische Gleichung für die hier gefundenen Daten ($r^2 = 0,506$, $p < 0,0001$) liefert erstens eine geringere erklärbare Varianz und scheint zweitens durch die geringe Anzahl an Datenpunkten im obersten Lichtbereich nicht gerechtfertigt zu sein. Auch Linnert (2009) erwägt die Anpassung einer parabolischen Gleichung, sieht jedoch aufgrund weniger Ergebnisse im mittleren Lichtbereich wieder davon ab. Der mittlere Bereich der Lichtverfügbarkeit ist in dieser Studie recht gut repräsentiert und dennoch scheint dies nicht für eine Anpassung einer parabolischen Regressionskurve zu sprechen. Der „Leverage-Effekt“ der scheinbar unterrepräsentierten Punkte reicht nicht aus, um die Anpassung einer parabolischen Regressionskurve zu rechtfertigen. Neben diesen statistisch-deskriptiven Gründen, findet Bonosi (2006) ebenfalls keine biologisch-rationale Erklärung für ein Ansteigen der LAR Werte über 55 % relativer Lichtstrahlung.

Neben dem Blattflächenverhältnis als Hauptfaktor des Wachstums bei geringen Lichtverhältnissen (Kunstler et al. 2005) wäre die räumliche Verteilung der Zweige und Blätter ebenfalls von großem Interesse gewesen. Für diese Kennwerte konnte Bonosi (2006) nachweisen, dass unter geringen Lichtverhältnissen die Selbstbeschattung durch optimierte Zweig- und Blattstellung minimiert wurde. Für diese Studie wurden keine solchen Parameter aufgenommen, wobei diese sicherlich eine weitere interessante Aussage zu den bestehenden Ergebnissen hinzugefügt hätte.

4.3.5 Blattgewichtsverhältnis

Das Blattgewichtsverhältnis (LWR) nimmt mit steigender Lichtstrahlung ab. Die Abnahme scheint, wie bei der spezifischen Blattfläche und dem Blattflächenverhältnis, im Bereich der niedrigen Lichtverfügbarkeit stärker abzufallen als im übrigen Lichtbereich. Dieser stärkere Abfall in Bereich geringer Strahlung ist jedoch im Vergleich zur SLA und LAR weitaus schwächer ausgeprägt. Ebenso zeigt die verfügbare Lichtstrahlung nur einen geringen Erklärungswert für die Varianz innerhalb der Daten. Nur wenige Studien nutzen das LWR, um Biomasseallokationen darzustellen (Tognetti et al. 1998, Valladares et al. 2002, Curt et al. 2005).

Keinen signifikanten Unterschied zwischen den LWR Werten der verschiedenen Lichtvarianten fanden Curt et al. (2005) in ihrer Untersuchung. Einzig die Freiflächenpflanzung wies deutlich geringere LWR Werte im Vergleich zu weniger stark beschatteten Bestandesvarianten auf. Die von Tognetti et al. (1998) gefundenen LWR Werte zeigen ebenso keine signifikanten Unterschiede zwischen den verschiedenen Stufen der Lichtverfügbarkeit. Die Ergebnisse von Valladares et al. (2002) finden zwar bei 40 % relativer Lichtstrahlung leicht erhöhte LWR Werte (signifikant unterschiedlich), jedoch betrachten die Autoren die LWR Werte als insgesamt gleichbleibend. Neben diesen fehlenden Reaktionen der LWR Werte in der Literatur, scheinen die in dieser Studie gefundenen Werte ebenfalls um ein Vielfaches höher zu liegen. Da diese Anomalie besonders bei den kleinen Verjüngungspflanzen aufgetreten ist, könnte dies durch eine Eigenheit der ontogenetischen Entwicklung begründet sein.

Allgemein wird das Blattgewichtsverhältnis kaum in der wissenschaftlichen Literatur zur Biomasseallokation abgebildet oder für die Auswertungen herangezogen. Die geringe erklärte Varianz zeigt, dass das LWR nur im geringen Maße durch die verfügbare Lichtstrahlung erklärt wird. Eine Nutzung des LWR für lichtökologische Untersuchungen scheint daher weniger sinnvoll, auch in Anbetracht der weitaus aussagekräftigeren Werte, welche die spezifische Blattfläche und das Blattflächenverhältnis liefern.

Zusammenfassend kann man feststellen, dass sich die Annahme bezüglich der Blattkennwerte bestätigt hat. Die spezifische Blattfläche (SLA), das Blattflächenverhältnis (LAR) und das

Blattgewichtsverhältnis (LWR) nehmen mit steigender diffuser Lichtstrahlung ab. Während die spezifische Blattfläche und das Blattflächenverhältnis einen hohen Teil der Varianz erklären können, liefert das Blattgewichtsverhältnis nur einen geringen Erklärungswert.

4.4 Radial- und Triebblängenwachstum

4.4.1 Radialzuwächse

Die Radialzuwächse stiegen entlang der durchschnittlichen Lichtverfügbarkeit der Probeflächen an, sodass die geringsten Zuwächse in den Pflanzen der Bestandesflächen, mittlere Zuwächse in den Randflächen und die höchsten Zuwächse in den Lückenflächen gefunden werden konnten. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen auch zahlreiche andere Autoren (Collet & Chenost 2006, Balandier et al. 2007, Pertrişian, von Lüpke & Petrişan 2009). Die Studie von Collet & Chenost (2006) konnte ebenfalls stärkere Zuwächse auf jenen Flächen finden, welche bereits vor dem Wegfall der Baumschicht einen höheren Lichtgenuss erfahren hatten. Jedoch zeigte die Fläche mit dem höchsten Lichtgenuss nicht die höchsten Radialzuwächse, da diese durch intraspezifische Konkurrenzeffekte innerhalb der Buchenverjüngung überlagert wurden. Während die Höhenzuwächse bei mittleren Konkurrenzverhältnissen kulminierten, konnten die höchsten Radialzuwächse bei der geringsten Konkurrenzsituation festgestellt werden. Zu ähnlichen Negativzusammenhängen kommen auch Prévosto & Balandier (2007). In den hier untersuchten Flächen wurden keine spezifischen Konkurrenzverhältnisse untersucht. Da die Pflanzenzahlen der Verjüngung in den Randflächen jedoch größer waren als in den Lückenflächen, ist es denkbar, dass die Radialzuwächse der Buchen in den Randflächen dadurch in ihrem Zuwachs eingeschränkt waren.

Pertrişian, von Lüpke & Petrişan (2009) finden bei erhöhter Lichtverfügbarkeit bis zum einem Grenzwert von 35 % relativer Lichtstrahlung gesteigerte Radialzuwächse. Trotz erhöhtem Lichtangebot bleibt ab diesem Schwellenwert das Wachstum konstant bei circa 1,4 mm Jahreszuwachs. In dieser Studie erreichen die Lückenflächen mit einer durchschnittlichen Lichtverfügbarkeit von 53 % einen maximalen Radialzuwachs von etwa 1,4 mm, während die Randflächen bei durchschnittlich 33 % Lichtstrahlung einen maximalen Radialzuwachs von 0,85 mm leisten. Eine deutliche Steigerung des Strahlungsangebotes über 35 % kann in dieser Studie zu einer Steigerung der radialen Zuwachsleistung der Buchenverjüngung führen. Daher scheinen im Vergleich mit den Untersuchungen von Pertrişian, von Lüpke & Petrişan (2009) nicht die Lichtverfügbarkeit sondern die Wasserverfügbarkeit das Radialwachstum limitiert zu haben. Auch andere Autoren wie Balandier et al. (2007) finden eine ähnliche Reaktionsschwelle für den Radialzuwachs bei 35 % Lichtgenuss, wobei diese Autoren eine Limitierung des Wachstums durch Wassermangel oder Nährstoffknappheit ausschließen. Allerdings erzeugte die höchste Durchforstungsstärke, welche im

Experiment von Balandier et al. (2007) genutzt wurde, nur eine maximale Auflichtung auf ein Niveau von 35 % relativer Lichtstärke. Aus diesem Grund kann ein stärkerer Radialzuwachs bei höherer verfügbarer Lichtstrahlung nicht ausgeschlossen werden.

Einen geringeren Schwellenwert fanden Kunstler et al. (2005) bei ihren Studien zum Dickenwachstum an Buchenverjüngung auf einem mediterranen Standort. Das Radialwachstum verblieb ab einer relativen Lichtstärke von 15 % bis 20 % auf einem konstanten Niveau von 0,33 mm Zuwachs pro Jahr. Dieser niedrige Wert ist wahrscheinlich ebenfalls auf eine geringere Wasserversorgung in den sommerlichen Trockenzeiten zurückzuführen. Solche Interaktionen von Licht- und Wasserverfügbarkeit konnte Madsen (1995) für natürliche Verjüngung von Buche feststellen.

Bei der Betrachtung der Zeitreihe des Radialzuwachses lassen sich zwei Phasen unterscheiden, nämlich das gleichgerichtete Wachstum aller drei Prüfgruppen bis zum Jahr 2009 und die unterschiedlichen Wachstumsreaktionen ab dem Jahr 2009. In der ersten Phase zeigen alle drei Prüfgruppen einen geringen aber stetigen Zuwachs. Dies zeigt sich dadurch, dass bei allen Gruppen keine signifikanten Unterschiede zwischen einem Ausgangsjahr und dem Folgejahr, wohl aber mit dem darauffolgenden Jahr gefunden werden kann. So kann beispielsweise kein Unterschied im Radialzuwachs zwischen den Jahren 2006 und 2007 festgestellt werden, aber eine signifikante Differenz zwischen 2006 und 2008.

Die zweite Phase wurde durch Windwürfe eingeleitet, welche sich hauptsächlich im Jahr 2009 ereigneten und somit die Auflichtungen im Kronenraum geschaffen haben. Die Wachstumsreaktionen, welche die radialen Zuwächse nach diesem Ereignis zeigten, unterscheiden sich zwischen allen Gruppen. Die Lückenflächen zeigen einen sofortigen signifikanten Anstieg des Radialwachstums im folgenden Jahr. Das Verhalten der Randflächen ähnelt zu Beginn den Wachstumsvorgängen, welche die Flächen bereits in der ersten Phase gezeigt hatten. Ab dem Jahr 2012 kann allerdings ein Wachstumsschub festgestellt werden, welcher im Jahr 2013 jedoch auf gleichem Niveau blieb. Bei den Bestandesflächen kann während der gesamten zweiten Phase eine Stagnation des Radialzuwachse beobachtet werden.

Die ähnlichen Jahrringbreiten zwischen allen Gruppen in den Jahren 2006 und 2007 weisen auf eine Limitierung des Wachstums durch die Lichtverfügbarkeit hin. Der Einfluss der Lichtverfügbarkeit auf die Radialzuwächse wurde bereits vielfach in der Literatur (Collet, Lanter & Pardos 2001, Ammer 2003, Prévosto & Baladier 2007) gefunden. Gleichwohl scheint die Verjüngung der Lückenflächen, durch den Einfluss von Einzelwindwürfen vor 2009, bereits leicht gesteigerte Radialzuwächse aufzuweisen. Die Radialzuwächse aller Gruppen steigen selbst vor 2009 an und die Bestandesflächen stagnieren auch nach 2009 im Vergleich zu anderen Studien auf hohem Niveau (Collet, Lanter &

Pardos 2001). Dies deutet darauf hin, dass die Lichtstrahlung über die gesamte Zeit ein höheres Niveau hatte als es für die Baumart Buche minimal notwendig wäre (Madsen & Larsen 1997). In einer vergleichbaren Zeitreihenanalyse von Collet, Lanter und Pardos (2001) fanden diese in der Zeit vor der Entnahme des Baumbestandes eine anhaltende Stagnation des Dickenwachstums der Verjüngung. Die hier gefundenen Ergebnisse zeigen jedoch einen leicht ansteigenden Zuwachstrend vor dem teilweisen Ausfall des Baumbestandes. Als Ursache kommen hierfür die bereits genannten Einzelwindwürfe in Frage, welche sich bereits vor dem Jahr 2009 ereignet haben und somit den Lichtzutritt für alle Flächentypen leicht erhöhten. Die Zuwachsstagnation der Pflanzen in den Bestandesflächen nach 2009 zeigt aber deutlich, dass diese mutmaßlich verbesserte Lichtverfügbarkeit vor 2009 nur einen zeitlich begrenzten Einfluss auf die Entwicklung der Verjüngung hatte.

Eine starke Zunahme der Radialzuwächse im Jahr nach dem Ausfall des Baumbestandes konnte ebenfalls von Collet, Lanter und Pardos (2001) an Buchenverjüngung festgestellt werden. Nach dem starken Anstieg des sekundären Dickenwachstums stagnierte bei diesen Autoren das Wachstum in den darauffolgenden Jahren auf gesteigertem Niveau. In dieser Studie weisen die Pflanzen des Flächentyps Lücke ähnlich intensive Wachstumsreaktionen im Jahr nach den Hauptwindwürfen auf. Allerdings kann die Steigerung des radialen Zuwachses auch noch drei Vegetationszeiten nach der Freistellung nachgewiesen werden. Indes schwanken bei Collet, Lanter und Pardos (2001) die Zuwächse um jenes gesteigerte Niveau, welches bereits im ersten Jahr nach der Freistellung erreicht wurde. Erst im Jahr 2013 konnte in den Lückenflächen dieser Studie eine Stagnation des radialen Zuwachses festgestellt werden. Neben dieser Verzögerung des Stagnationseffektes wurden in den hier untersuchten Flächen Radialzuwächse gefunden, welche mit bis zu 1,3 mm über doppelt so hoch waren wie die Zuwächse von 0,6 mm bei Collet, Lanter & Pardos (2001). Im Jahr 2013 zeigen sowohl die Rand- als auch die Lückenflächen keinen gesteigerten Zuwachs mehr, was eine beginnende Stagnation in dieser Studie bedeuten könnte. Diese spätere Stagnation und die höheren Radialzuwächse in dieser Studie könnten durch eine bessere Ressourcenverfügbarkeit erklärt werden. Als Ursache solcher Stagnationen kommen hauptsächlich klimatische Limitierungen in Frage, da sowohl bei den Rand- als auch den Lückenflächen die Folgejahre gleichläufig reagieren (Grundmann 2009). Ähnliche gleichläufige Fluktuationen der Radialzuwächse finden auch Collet, Lanter & Pardos (2001) in beiden Prüfvarianten ihrer Studie. Da die Pflanzen der Bestandesflächen keine gleichläufigen Reaktionen mit den Pflanzen der Rand- und Lückenflächen zeigen, scheinen nicht klimatischen Faktoren sondern die Lichtverfügbarkeit das Wachstum zu limitieren. Der Radialzuwachs findet fast über die gesamte Vegetationszeit statt (Ammer 2003), weshalb dieser im Gegensatz zum Triblängenzuwachs besonders anfällig für klimatische Variationen ist (Jarčuška 2011).

Eine zeitliche Verzögerung des radialen Zuwachses, wie sie sich in den Randflächen ereignet, konnte in der Literatur kaum gefunden werden. Die meisten Autoren finden einen sofortigen Anstieg des Radialwachstums mit der nächsten Vegetationsperiode (Collet, Lanter und Pardos 2001, Collet & Chenost 2006). Einzig die Studie von Urban, Lieffers & Macdonald (1994) fand eine Verzögerung des radialen Stammwachstums nach einer Störung bei älteren Nadelbäumen zu Gunsten des Wurzelwachstums in einem windgeprägten, borealen Habitat. Da solche Erklärungsansätze bisher nicht für gemäßigte Klimazonen gefunden wurden und die Pflanzen der Lückenflächen gleichen Windeinflüssen ausgesetzt waren, scheinen diese Studien nicht vergleichbar zu sein. Jedoch zeigt der statistische Trend zwischen dem Radialwachstum der Randflächen in den Jahren 2009 und 2010, dass trotz fehlender Signifikanz ein gewisser Zusammenhang zwischen Auflichtung und Zuwachssteigerung im folgenden Jahr besteht.

Das Phänomen der länger anhaltenden Zuwachssteigerungen, wie sie in den Rand- und Lückenflächen beobachtet wurden, findet sich in keiner anderen Studie. Diese anhaltenden Wachstumssteigerungen könnten jedoch durch Einzelwindwürfe begründet sein, welche in den Jahren nach 2009 immer wieder stattfanden.

4.4.2 Triebhöhenzuwächse

In der verjüngungsökologischen Forschung sind Triebhöhenzuwächse und besonders Höhenzuwächse oft genutzte Untersuchungsgrößen (Jarčuška 2011). Diese beiden Werte können nicht synonym verwendet werden, da in Abhängigkeit der Triebneigung der Höhenzuwachs unter dem Triebhöhenzuwachs liegt (Welander & Ottosson 1997). Jedoch besteht in aller Regel eine hohe Korrelation zwischen diesen beiden Werten (Wagner 1999, Kunstler et al. 2005), weswegen beide Größen für diese Diskussion genutzt werden.

Die Entwicklung der Triebhöhen zeigte bei allen Untersuchungsgruppen eine Steigerung der Zuwächse von 2009 bis 2013. Hierbei waren die durchschnittlichen Zuwächse der Lückenflächen am höchsten, gefolgt von den Rand- und Bestandesflächen. Die deutlichste Veränderung des Zuwachsverhaltens zeigten jedoch die Randflächen. Während im Jahr 2009 zwischen den Rand- und Bestandesflächen noch keine Unterschiede festgestellt werden konnten, zeigte sich im Jahr 2013, dass nunmehr kaum Unterschiede zwischen den Rand- und Lückenflächen festgestellt werden konnten. Diese rasche Anpassung der Triebhöhenzuwächse der Randflächen spricht für ein höheres Investment in das Höhenwachstum. Eine ähnliche Beobachtung konnten auch Collet und Chenost (2006) bei ihren Untersuchungen machen. Trotz unterschiedlich hoher Lichtverfügbarkeit vor der Freistellung näherten sich die Zuwächse der Höhen zwischen den verschiedenen Lichtstufen einander an. Die gleiche Studie zeigte jedoch auch, dass bei gleicher Lichtverfügbarkeit der Zuwachs der

Triebhöhen nicht zwangsläufig dieselbe Höhe erreicht. Neben der vorhandenen Strahlung konnten die Autoren auch die Initialhöhe der Verjüngung und die intraspezifische Konkurrenz als wachstumsbestimmende Faktoren identifizieren. Eine ähnliche Situation könnte auch in dieser Studie im Jahr 2012 vorgelegen haben, da bei der Betrachtung der Zeitreihe die Lückenflächen, auf denen die höheren Pflanzen stockten, ihren Zuwachs ausbauen konnten, während die Randflächen, in denen eine höhere Konkurrenz herrschte, im Triebhöhenzuwachs stagnierten. Die Unterschiede in den Lückenflächen sind statistisch nicht nachweisbar, was jedoch eher auf die sehr große Variabilität innerhalb der Daten zurückzuführen sein dürfte.

Im Vergleich zu den Radialzuwächsen des Jahres 2010 konnte für die Triebhöhenzuwächse im Jahr 2010 keine vergleichbar starke Steigerung festgestellt werden. Weder die Lücken- noch die Randflächen zeigen eine deutliche Steigerung des Triebzuwachses im Jahr nach den Windwurfereignissen. Erst im Jahr 2011 kann man deutlich höhere Zuwächse in den Randflächen feststellen, während auf den Lückenflächen erst 2012 und 2013 ein verstärktes Längenwachstum festzustellen ist. Die Reaktion der Triebhöhenzuwächse auf den Randflächen steht im Einklang mit anderen Untersuchungen (Welander & Ottosson 1997, Collet, Lanter & Pardos 2001) über die Entwicklung der Höhenzuwächse von jungen Buchen. So konnten Collet, Lanter und Pardos (2001) in ihrer Studie zeigen, dass bereits vorgelichtete Bestandteile erst in der zweiten Vegetationsphase nach einer Schirmstellung mit verstärkten Höhenzuwächsen reagierten. Auch Welander & Ottosson (1997) fanden in einem Transferexperiment heraus, dass die Triebhöhen von untersuchten Buchen sich nicht durch die Lichtbedingungen des Jahres, sondern durch die Lichtverfügbarkeit im vorherigen Jahr bestimmt wurden.

Interessanterweise stehen die Reaktionen der Triebhöhenzuwächse auf den Lückenflächen in einem gewissen Kontrast zu der bereits angeführten Studie von Collet, Lanter und Pardos (2001). Die Autoren kommen zu dem Ergebnis, dass Buchen, welche ohne vorherige Auflichtung freigestellt werden, erst innerhalb von drei Jahren deutlich Zuwachssteigerungen zeigen. Die gleiche Reaktion zeigen jedoch auch die Buchen der Lückenflächen, wobei erst im Jahre 2013 der statistisch eindeutige Beleg für einen gesteigerten Zuwachs erbracht werden kann. Eine Ursache für diesen scheinbaren Widerspruch könnte die hohe Variabilität der Triebhöhen innerhalb der Buchen der Lückenflächen sein. Diese Variabilität ist erheblich größer als in den Rand- und Bestandesflächen und könnte mit der Aufnahmemethodik zusammenhängen. Vorstellbar ist, dass die Identifikation der Johannistriebe mit den Methoden der Feldforschung nicht immer exakt durchführbar war. Die daraus folgende hohe Variabilität in den Lückenflächen könnte daher bewirken, dass keine statistischen Unterschiede gefunden wurden.

In den Pflanzen der Randflächen wurden nur wenige Johannistriebe gefunden, welche aber deutlich besser anzusprechen waren. Das Triebblängenwachstum zeigt eine einjährige Verzögerung der Reaktionen, welche ebenfalls von Collet, Lanter und Pardos (2001) gefunden wurde. Das geringere Ausmaß der Triebblängenzuwächse der Randflächen gegenüber den Lückenflächen könnte durch das Wachstumspotenzial der Johannistriebe begründet sein. Denn auch in der Untersuchung von Ammer (2003) kann ein Rückgang des relativen Höhenzuwachses auf den beschatteten Varianten des Versuches festgestellt werden, wobei bei genauerer Betrachtung der Frühlingstrieb nicht von der diesjährigen Lichtverfügbarkeit beeinflusst wurde. Lediglich das Höhenwachstum des Johannistriebes wurde stark von der diesjährigen Lichtverfügbarkeit beeinflusst. Diese Erkenntnisse decken sich mit den Ergebnissen von Sagheb-Talebi (1996), welcher in eutrophen Buchenwäldern einen starken Einfluss des diesjährig verfügbaren Lichtes auf die Bildung und das Wachstum von Johannistrieben fand. So könnten sich die höheren Zuwächse der Lückenflächen gegenüber der Randflächen durch deren erhöhte Neigung zu Johannistrieben erklären lassen. Dies stimmt auch mit den Beobachtungen von Nicolini (1997) überein, welcher kaum Johannistriebe an Buchen bei reduzierter Lichtstrahlung feststellen konnte.

Insgesamt waren die über drei Jahre gemittelten Triebblängenzuwächse in den Lückenflächen am größten, gefolgt von den Randes- und Bestandesflächen. Die verschiedenen Flächen wurden nach dem Hauptkriterium der Lichtverfügbarkeit ausgewählt und ein Haupteinfluss des verfügbaren Lichtes wurde angenommen. Bei näherer Betrachtung der durchschnittlichen Triebblängenzuwächse von 2011 bis 2013 konnte aber nur ein geringer Teil der Variation durch die Diffusstrahlung erklärt werden. Zwar fällt das gemittelte Triebwachstum bei erhöhtem Strahlungsgenuss stärker aus, aber bei Werten über 40 % relativer Strahlung scheint das Wachstum nur noch geringfügig weiterzusteigen. Eine solche positive Korrelation der Höhenzuwächse mit der Strahlungsverfügbarkeit finden verschiedene Autoren (Burschel & Schmaltz 1965, Ammer 2003, Wolflehner 2011). Die Ergebnisse der Arbeit von Wolfslehner (2011) sprechen ebenfalls für eine geringe Abhängigkeit der gemittelten Triebblängenzuwächse von der verfügbaren Strahlung. Die erklärte Varianz der Regression liegt mit 14,4 % jedoch noch unter der hier gefundenen erklärten Varianz von 32,5 %, was sich nach der Autorin durch die geringe Anzahl von Buchen im mittleren Spektrum der Lichtverfügbarkeit erklären lässt.

Die Studie von Burschel & Schmaltz (1965) konnte ebenfalls erst ab einem gewissen Schwellenwert eine Abhängigkeit der Triebblängenzuwächse von dem relativen Lichtgenuss feststellen. So reagierten die Buchen in dem kontrollierten Experiment erst unter 20 % relativer Lichtstrahlung mit verringerten Höhenzuwächsen. In dieser Untersuchung wurde eine Abnahme der Höhenzuwächse über den gesamten Bereich der Lichtstrahlung festgestellt, wobei unter 40 % relativer Diffusstrahlung

die Abnahme deutlich stärker war. Eine mögliche Ursache für diesen Unterschied könnte die von Burschel und Schmalz (1965) verwendete Methodik sein, denn die Beschattungsvarianten 1 und 2 liegen bei 77 % und 18 % relativer Lichtstärke und sind daher nicht geeignet, Unterschiede im mittleren Lichtspektrum aufzudecken. Neben diesen methodischen Unterschieden wird der Grenzwert, über dem das Höhenwachstum nicht oder nur noch langsam ansteigt, in der Literatur durchaus unterschiedlich angegeben. So finden Kunstler et al. (2005) ab einem Wert von 20 % der Freilandstrahlung keinen gesteigerten Triebblängenzuwachs, während Collet & Chenost (2006) diesen Schwellwert erst bei 30 % bis 35 % Freilandstrahlung finden. Collet & Chenost (2006) nehmen an, dass die von ihnen gefundenen Werte auf eine hohe Wasserverfügbarkeit zurückzuführen sind, welche in Interaktion mit einer hohen Lichtverfügbarkeit die Zuwachsleistung der Triebe positiv beeinflusst. Die Ergebnisse der vorliegenden Studie deuten ebenfalls auf solche positiven Interaktionen hin.

Deutlich höhere Anteile der gemittelten Triebblängenzuwächse werden bei der logarithmischen Regression mit der Variable Verjüngungshöhe erklärt. Dieser Einfluss der Verjüngungshöhe wird ebenfalls häufig in Literatur gefunden (Collet & Chenost 2006, Ammer, Stimm & Mosandl 2008, Jarčuška 2011)

Ammer, Stimm & Mosandl (2008) konnten für ihre verschiedenen Höhenklassen unterschiedliche Faktoren des Höhenzuwachses ermitteln. Bei Verjüngungspflanzen, welche zu Beginn der Wachstumsphase eine Höhe von unter 30 cm aufwiesen, konnten neben der Feinwurzelbiomasse auch die Initialhöhe, die Lichtverfügbarkeit und das Alter als erklärende Variablen identifiziert werden. Die Verjüngung mit einer Höhe über 30 cm zeigte nur noch signifikante Korrelationen des Höhenzuwachses mit der Initialhöhe und der verfügbaren Lichtstrahlung. Neben der verfügbaren Lichtstrahlung konnte sich bei allen Höhenklassen, außer den Keimlingen, eine Abhängigkeit von der Höhe der Pflanze feststellen lassen. Mit der von Ihnen genutzten Methodik können die Autoren 43 % der Variationen mit Hilfe der multiplen Regressoren erklären. Die hier genutzte Methodik kann mit der Verjüngungshöhe allein über 82 % der Residuen der gemittelten Triebblängenzuwächse erklären. Die Verjüngungshöhen zeigen einen hohen Erklärungswert für die gemittelten Triebblängenzuwächse, was bedeutet, dass die aktuelle Höhe ein guter Prädiktor der letzten Zuwächse ist. Neben ontogenetischen Gründen könnte aber auch ein Zusammenhang der Verjüngungshöhe mit der Fläche bestehen, bei der die erreichte Höhe Ausdruck ähnlicher Wuchsbedingungen ist. Wie dem auch sei, zu ähnlichen Ergebnissen kommt auch Jarčuška (2011), welcher bei 50 cm hohen Buchen deutlich geringere Triebblängenzuwächse feststellt als bei Buchen mit durchschnittlich 210 cm Höhe.

Die Studie von Collet und Chenost (2006) konnte ebenfalls die Verjüngungshöhe als einen wichtigen Faktor der Triebblängenzuwächse identifizieren. Hierbei wurden Buchen in geschlossenen und

unterschiedlich stark aufgelichteten Beständen untersucht, bei denen der Baumbestand im Verlauf der Erhebungen gänzlich ausfiel. Die Studie wurde in die Zeiträume vor, kurz nach und nach dem Ausfall des Baumbestandes aufgeteilt. Es gelang den Autoren mit Hilfe von Initialhöhe, Lichtverfügbarkeit und intraspezifischen Konkurrenzindices insgesamt 60 % der Variation des Höhenwachstums zu erklären. Dieser Wert steht in einem gewissen Kontrast zu den hier gefundenen Bestimmtheitsmaßen, da die Höhe allein über 80 % der Variation in den Wachstumsreaktionen der Triebe erklären kann. Die in dieser Studie gewählte Methodik könnte jedoch die hohen Bestimmtheitsmaße erklären, da die Höhe der Vegetation erst am Ende der Wachstums der Triebblängen gemessen wurde und nicht, wie in den anderen Studien, die Initialhöhen vor Beginn des Triebwachstums. Interessanterweise zeigten sich in der Phase vor dem Ausfall des Baumbestandes nur die Initialhöhe und die Lichtverfügbarkeit als signifikante Variablen. In der Phase kurz nach dem Ausscheiden des Baumbestandes haben sowohl die Initialhöhe, die Lichtverfügbarkeit und der Konkurrenzindex einen erklärenden Einfluss. Zwei Jahre nach dem Störungsereignis können nur noch die Initialhöhe und der Konkurrenzindex die Höhenentwicklung der Verjüngung signifikant darstellen. Die Höhe der Verjüngung hat in allen Zeiträumen einen signifikanten Einfluss auf die Triebblängenzuwächse, während die Lichtverfügbarkeit an Bedeutung verliert. Neben dem sich positiv verstärkenden Effekt der Initialhöhe konnte auch festgestellt werden, dass die Höhenzuwächse in der Phase kurz nach dem Wegfall des Baumbestandes bei mittleren Konkurrenzverhältnissen am höchsten waren. Ähnliche intraspezifische Konkurrenzfaktoren könnten ebenfalls die Höhenentwicklung in der hier vorliegenden Arbeit beeinflusst haben.

Die Pflanzen des Flächentyps Bestand zeigen bei den Radialzuwächsen in den Jahren 2009 bis 2013 keinen gesteigerten Zuwachs. Im Gegensatz dazu weisen die Triebblängenzuwächse eine Steigerung in den Jahren 2012 und 2013 auf. Diese Strategie der Stagnation im Durchmesserwachstum bei gleichzeitiger Investition in das Höhenwachstum wurde bereits bei anderen Autoren beschrieben (Ammer 2003, Falster & Westoby 2003, Prévosto & Balandier 2007) und dient nach deren Interpretation der Aufrechterhaltung der Konkurrenzfähigkeit.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich die Annahmen in dieser Studie nur teilweise bestätigt haben. Zwar zeigten die Radialzuwächse der Lückenflächen eine sofortige Steigerung in der nächsten Vegetationsperiode, aber die Triebblängen zeigten eine längere Verzögerung des erhöhten Zuwachses. Die Randflächen mit intermediären Lichtverhältnissen zeigten im Vergleich mit den Lückenflächen mittlere Radialzuwächse aber nahezu gleichhohe Triebblängenzuwächse.

5 Waldbauliche Schlussfolgerungen

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen deutlich die verschiedenen Wachstumsreaktionen, welche die Buchenverjüngung nach unterschiedlich starken Auflichtungen aufweist. Ohne Auflichtung zeigen die Pflanzen der Bestandesflächen eine Stagnation im Dickenwachstum und geringe Triebhöhenzuwächse. Darüber hinaus neigen diese Buchen auch zu plagiotropen Wachstum, was zu schlechteren Qualitäten führt und ebenfalls den Zeitraum der Gefährdung durch Terminaltriebverbiss verlängert. Eine moderate Auflichtung, wie sie in den Randflächen stattfand, zeigte hohe Triebhöhenzuwächse, ein mittleres Radialwachstum und einen hohen Anteil orthotroper Terminaltriebe. Eine starke Auflichtung, wie sie in den Lückenflächen stattfand, führte zu hohen Triebhöhen- und Radialzuwächsen. Auch die Neigung der Terminaltriebe war zufriedenstellend, da sie hauptsächlich eine orthotrope Ausrichtung zeigte.

Die Ergebnisse zeigen, dass die primären Zuwachszahlen in den Lückenflächen die höchsten Werte erreichen. Jedoch waren in den Randflächen die Pflanzendichte höher und die Konkurrenz der Begleitvegetation geringer. Der Unterschied des Triebhöhenzuwachses und der damit verbundenen Höhengewinn waren in den Randflächen nur marginal geringer als in den Lückenflächen. Der Höhenzuwachs ist in dieser Phase des Bestandeslebens jedoch von entscheidender Bedeutung, denn ab einer Höhe von ungefähr 2 Metern enden die typischen Verjüngungsgefährdungen, wie Spätfrost, Vegetationskonkurrenz und Verbiss und Fraß durch Wildtiere (Röhrig, Bartsch und von Lüpke 2006). Die Mortalität durch intraspezifischen Konkurrenzdruck spielt hingegen noch keine Rolle. Das Dickenwachstum ist in diesem Stadium von sekundärer Bedeutung, solange eine grundlegende Stabilität des Jungwuchses nicht unterschritten wird. Hohe Pflanzendichten führen zu geringerer Begleitvegetation, einer hohen Auswahlmöglichkeit bei guter räumlicher Verteilung und feinastigen Pflanzen, welche sich mit Beginn des Jungbestandes rasch reinigen werden. Diese Eigenschaften sind im Wirtschaftswald höchst erwünscht und sprechen für eine Schaffung von Verhältnissen, welche die Verjüngungsentwicklung nach dem Vorbild der Pflanzen in den Randflächen zulassen.

Diese ökologischen Wachstumsbedingungen wurden bei einer relativen Lichtverfügbarkeit von 30 % bis 35 %, was einer Grundflächenhaltung von 25 m² bis 30 m² entspricht, sowie guter Wasser- und Nährstoffversorgung erreicht. Die Intensität dieses Eingriffes würde für eine beginnende Auflichtung sicherlich zu hoch sein und eher die Begleitvegetation als Ansamung der Zielbaumart fördern. Jedoch können Lichtintensitäten von 30 % bis 35 % für Nachlichtungen im Schirmschlag-Verfahren, Förderungen von Vorwuchsgruppen im Femelschlag-Verfahren als auch allgemein für den Lichtwuchsbetrieb und die dauerwaldartigen Bewirtschaftung empfohlen werden.

Auch für die waldbauliche Erfolgskontrolle können sich Empfehlungen aus den Ergebnissen dieser Studie ableiten lassen. So sollte die Beurteilung einer Freistellung oder Auflichtung erst zwei oder drei Vegetationsperioden nach dem Eingriff erfolgen. Die Höhenzuwächse benötigen eine gewisse Vorlaufzeit, um sich den neuen Umweltbedingungen anzupassen, sodass der Effekt erst verzögert zu beobachten ist.

Das verstärkte Investment in die Zweigbiomasse nach Mehrfachverbiss des Haupttriebes zeigt ebenfalls, dass hierdurch ein rasches Erreichen des Jungwuchsstadiums verzögert wird. Hinzu kommen qualitätsmindernde Effekte, welche besonders bei anhaltendem Mehrfachverbiss ausgeprägt sind. Dies zeigt die Wichtigkeit eines forstlichen und jagdlichen Managements, welches die Wilddichten und die Lebensraumattraktivität auf einem Niveau hält, welches die Erfüllung des Verjüngungsziels ermöglicht.

6 Zusammenfassung

Die natürliche Verjüngung ist ein wichtiger Prozess in der Entwicklung von Waldökosystemen. Dieser Prozess entscheidet über die Eigenschaften des zukünftigen Bestandes, wie die Baumartenzusammensetzung, die Bestandesstruktur aber auch die qualitative Entwicklung der Bäume. Die Erforschung dieser Abläufe in ungenutzten Wäldern bringt wertvolle Erkenntnisse für die Bewirtschaftung naturnaher Wälder. Der Verjüngungszeitraum ist ein wichtiger Aspekt bei der Etablierung eines neuen Bestandes. Die Gefährdung der Verjüngung durch unterschiedliche biotische und abiotische Faktoren weicht einer intraspezifischer Mortalität durch die gleiche Baumart oder einer interspezifischen Mortalität durch eine andere Baumart. In letzteren Fall wird sich jedoch zumindest ein Bestand mit Bäumen auf der Fläche bilden.

Generell ist die Wahl der Naturverjüngung die kostengünstigere Methode zur Verjüngung eines Bestandes. Wobei durch potentiell hohe Verjüngungsdichten auch qualitativ hochwertigere Bestände etabliert werden können. Ebenso ist die genetische Angepasstheit bei autochthonen Altbeständen gut und kann zu einer hohen Anpassungsfähigkeit des zukünftigen Bestandes beitragen.

Das Ziel dieser Studie war die Analyse der Wachstumsreaktionen, welche von der untersuchten Buchenverjüngung bei verschiedenen Lichtintensitäten gezeigt wurde. Hierfür wurden Daten in einem ehemals gleichförmigen Waldbestand aufgenommen, welcher durch Windwürfe unterschiedlich stark aufgelichtet wurde. Im Bestand wurde die Lichtverfügbarkeit wurde mit Hilfe hemisphärischen Fotografien beurteilt und über 600 Jahrestriebblängen gemessen. Für Detailuntersuchungen wurden 162 Bäume geworben um die Radialzuwächse, die Biomasseanteile von Stamm, Verzweigung und Blättern als auch die Blattflächen zu quantifizieren.

In dieser Studie konnte gezeigt werden, dass die verschiedenen Lichtregime (Bestand-, Rand- und Lückenflächen) zu unterschiedlichen Wachstumsreaktionen führten. In den Bestandesflächen hatte der Stamm einen signifikant größer Anteil als in den anderen Flächen. Der Einfluss von Verbiss erhöhte den Verzweigungsanteil auf allen Flächentypen. Die Blattbiomasse hatte in den Bestandesflächen signifikant höhere Anteile an der Gesamtbiomasse. Die spezifische Blattfläche und das Blattflächenverhältnis nahmen mit steigender Lichtverfügbarkeit ab. Während die Radialzuwächse in den Lückenflächen im Jahr nach der Freistellung deutliche Wachstumsanstiege zeigten, reagierte das Triebblängenwachstum erst drei Jahre verzögert. Die Randflächen zeigten einen verzögerten Anstieg der Radialzuwächse und einen zeitigeren Anstieg der Triebblängenzuwächse.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die Verjüngung der Lückenflächen ein höheres Wachstum zeigte, jedoch war das Triebblängenwachstum der Pflanzen auf den Randflächen am Ende

des Untersuchungszeitraums ebenbürtig. Die Randflächen zeigten außerdem höhere Verjüngungszahlen und eine geringer entwickelte Begleitvegetation.

Für waldbauliche Eingriffe, welche die bereits aufgelaufene Buchenverjüngung fördern sollen, werden mäßige Eingriffe im relativen Lichtbereich zwischen 25 % und 35 % empfohlen. Dies entspricht in den Untersuchungsgebieten einer Grundflächenhaltung von 25 – 30 m² pro Hektar.

7 Verzeichnisse

7.1 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Beispielhafte Darstellung des Untersuchungsgebietes Mauerbach, B1 bis B3 – Bestandesflächen, R1 bis R3 – Randflächen, L1 bis L3 – Lückenflächen (Quelle: Wolfslehner, Sommerfeld & Hochbichler 2014).....	9
Abbildung 2: Schematische Darstellung einer Untersuchungsfläche mit 16 m Radius, dunkelgrüne Punkte zeigen Teilflächen (Quelle: verändert nach Wolfslehner, Sommerfeld & Hochbichler 2014)....	9
Abbildung 3: Beispielhafte Darstellung der Modelldiagnostik, Residuals vs. Fitted Values Darstellung und der Q-Q Plot	20
Abbildung 4: Grundfläche in m^2 je Hektar der Flächen Mauerbach und Troppberg, Fehlerindikator zeigt den Standardfehler des Mittelwertes.....	23
Abbildung 5: Vorrat in m^3 (VfmS) je Hektar der Flächen Mauerbach und Troppberg, Fehlerindikator zeigt den Standardfehler des Mittelwertes.....	23
Abbildung 6: Stammzahl je Hektar der Flächen Mauerbach und Troppberg, Fehlerindikator zeigt den Standardfehler des Mittelwertes	24
Abbildung 7: Durchschnittliche Anzahl der Verjüngungspflanzen je Hektar getrennt nach Baumarten der Fläche Mauerbach.....	25
Abbildung 8: Durchschnittliche Anzahl der Verjüngungspflanzen je Hektar getrennt nach Baumarten der Fläche Troppberg	26
Abbildung 9: Durchschnittliche Anzahl der Buchenverjüngung je Hektar getrennt nach Höhenklasse der Fläche Mauerbach.....	27
Abbildung 10: Durchschnittliche Anzahl der Buchenverjüngung je Hektar getrennt nach Höhenklasse der Fläche Troppberg	28
Abbildung 11: Whisker-Boxplot Darstellung der gesamten Holzbiomassen der Fläche Mauerbach, Kreise zeigen Ausreißer	30
Abbildung 12: Whisker-Boxplot Darstellung der gesamten Holzbiomassen der Fläche Troppberg, Kreise zeigen Ausreißer	31
Abbildung 13: Mittelwerte der prozentuale Kompartimentverteilung der gesamten Holzbiomasse..	32
Abbildung 14: Mittelwerte der prozentualen Verteilung der Neigungswinkel der Probestämme	33
Abbildung 15: Zusammenhang zwischen dem Verhältnis Zweig-/ Stammbiomasse und der Diffusstrahlung (ISF)	34
Abbildung 16: Whisker-Boxplot Darstellung der Zweig-/ Stammverhältnisse getrennt nach Verbissintensität, Kreise zeigen Ausreißer	36
Abbildung 17: Zusammenhang zwischen dem Verhältnis Stamm-/Gesamtholzbiomasse (GBH) in Abhängigkeit der Diffusstrahlung (ISF).....	37
Abbildung 18: Zusammenhang zwischen dem Logarithmus (zur Basis 10) des Durchmessers (d_{10}) und der Diffusstrahlung (ISF).....	38
Abbildung 19: Streudiagramm der Blattflächen und der Diffusstrahlung	40
Abbildung 20: Mittelwerte der prozentuale Kompartimentverteilung der oberirdischen Pflanzenbiomasse.....	41
Abbildung 21: Zusammenhang der spezifischen Blattfläche (SLA) und der Diffusstrahlung (ISF)	42
Abbildung 22: Zusammenhang des Blattflächenverhältnisses (LAR) und der Diffusstrahlung (ISF)	43
Abbildung 23: Zusammenhang des Blattgewichtverhältnisses (LWR) und der Diffusstrahlung (ISF) ...	45

Abbildung 24: Kombinierte Darstellung von Radial- und Triebblängenzuwachs 2006 bis 2009, Fehlerindikator zeigt Standardfehler des Mittelwertes, blauer Pfeil markiert Ende der Hauptwindwürfe	47
Abbildung 25: Entwicklung des Radialzuwachses 2006 bis 2013, Fehlerindikator zeigt Standardfehler des Mittelwertes	48
Abbildung 26: Entwicklung des Triebblängenzuwachses 2009 bis 2013, Fehlerindikator zeigt Standardfehler des Mittelwertes	52
Abbildung 27: Zusammenhang der durchschnittlichen Trieblänge (2011 - 2013) und der Diffusstrahlung (ISF)	55

7.2 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Koeffizienten der Schaftholzformzahl der Baumart Buche nach Pollanschütz (1974), gerundet auf vier Nachkommastellen.....	16
Tabelle 2: Stammzahl, Grundfläche, Vorrat und Vorrat Totholz der Flächen Mauerbach und Troppberg, Standardfehler des Mittelwertes in Klammern (zu Abbildung 4, Abbildung 5 und Abbildung 6)	24
Tabelle 3: Mittelwert, Minimum und Maximum des Indirect Site Factors (ISF), Durchmesser in 10 cm Höhe (d10) und Anzahl der analysierten Proben	28
Tabelle 4: Paarweise t-Tests mit Benjamini-Hochberg Anpassung und t-Test (Stammbiomasse 1-2 cm) (zu Abbildung 13)	33
Tabelle 5: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression von Zweig-/ Stammbiomasse und Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 15)	34
Tabelle 6: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression von Zweig-/ Stammbiomasse und Höhe	35
Tabelle 7: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur multiplen, linearen Regression von Zweig-/ Stammbiomasse zu Diffusstrahlung (ISF) und Verbissanzahl.....	35
Tabelle 8: Paarweiser t-Test der Verbissintensitäten und dem Zweig-/ Stammverhältnis mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 16).....	36
Tabelle 9: Produkt-Moment-Korrelation der Diffusstrahlung (ISF) und der Verbissintensität	36
Tabelle 10: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression zwischen dem Verhältnis Stamm-/ Gesamtholzbiomasse in Abhängigkeit der Diffusstrahlung (ISF) (Abbildung 17) .	37
Tabelle 11: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur linearen Regression zwischen dem Logarithmus (zur Basis 10) des Durchmessers (d10) und der Diffusstrahlung (ISF) (Abbildung 18).....	38
Tabelle 12: Paarweiser t-Test mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 20).....	41
Tabelle 13: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression von spezifischen Blattfläche (SLA) und Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 21).....	42
Tabelle 14: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression des Blattflächenverhältnisses (LAR) und der Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 22)	44
Tabelle 15: Modellzusammenfassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression des Blattgewichtverhältnisses (LWR) und der Diffusstrahlung (ISF) (zu Abbildung 23)	45
Tabelle 16: Paarweise t-Tests der Radialzuwächse zwischen den Flächentypen mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 25)	49
Tabelle 17: Paarweise t-Tests der Radialzuwächse zwischen den Untersuchungsjahren mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 25)	51
Tabelle 18: Paarweise t-Tests der Triebblängenzuwächse zwischen den Flächentypen mit Benjamini-	

Hochberg Anpassung (zu Abbildung 26)	53
Tabelle 19: Paarweise t-Tests der Trieb­längen­zu­wächse zwischen den Untersuchungs­jahren mit Benjamini-Hochberg Anpassung (zu Abbildung 26).....	54
Tabelle 20: Modell­zusammen­fassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression der durchschnittlichen Trieb­länge (2011 - 2013) und der Diffus­strahlung (ISF) (zu Abbildung 27).....	55
Tabelle 21: Modell­zusammen­fassung und Parameterschätzung zur logarithmischen Regression der durchschnittlichen Trieb­länge (2011 - 2013) und der Höhe (zu Abbildung 28).....	56

7.3 Literaturverzeichnis

- Ammer, C. & Mosandl, R. (2007). Which grow better under the canopy of Norway spruce—planted or sown seedlings of European beech? *Forestry*, 80 (4), 385-395.
- Ammer, C. (2003). Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Annals of forest science*, 60(2), 163-171.
- Ammer, C. Stimm, B. & Mosandl, R. (2008). Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. *Tree Physiology*, 28(5), 721-728.
- Aussenac, G. (2000). Interactions between forest stands and microclimate: Ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Annals of forest science*, 57(3), 287-301.
- Balandier, P. Sinoquet, H. Frak, E. Giuliani, R. Vandame, M. Descamps, S. Coll, L. Adam, B. Prévosto B. & Curt, T. (2007). Six-year time course of light-use efficiency, carbon gain and growth of beech saplings (*Fagus sylvatica*) planted under a scots pine (*Pinus sylvestris*) shelterwood. *Tree Physiology*, 27(8), 1073-1082.
- Bartelink, H.H. (1997). Allometric relationships for biomass and leaf area of beech (*Fagus sylvatica* L.). *Annales des Sciences Forestières*, 54 (1), 39-50.
- Biosphärenpark Wienerwald. (2015). Internet Auftritt
URL: <http://www.bpww.at/natur/schutzkategorien-schutzgebiete/die-kernzonen/>,
abgerufen am 14.3.2015.
- Bonosi, L. (2006). The influence of light and size on photosynthetic performance, light, interception, biomass partitioning and tree architecture in open grown *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica* seedlings. *Schriftenreihe Freiburger Forstliche Forschung*, 34.
- Burschel P. & Schmaltz J. (1965). Die Bedeutung des Lichts für die Entwicklung junger Buchen. *Allg Forst J Ztg*, 136, 193–210.
- Burschel, P. & J. Huss. (1997). *Grundriß des Waldbaus*. Berlin: Parey.
- Čátek, M. Schmid, I. & Kazda M. (2013). Instantaneous and potential radiation effect on underplanted European beech below Norway spruce canopy. *European Journal of Forest Research*, 132 (1), 23-32.

- Collet, C. & Chenost, C. (2006). Using competition and light estimates to predict diameter and height growth of naturally regenerated beech seedlings growing under changing canopy conditions. *Forestry*, 79 (5), 489-502.
- Collet, C. Lanter, O. & Pardos, M. (2001). Effects of canopy opening on height and diameter growth in naturally regenerated beech seedlings. *Annals of forest science*, 58(2), 127-134.
- Collet, C. Lanter, O. & Pardos, M. (2002). Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. *Trees*, 16, 291–298.
- Curt, T., Coll L., Prévosto B., Balandier P., & Kunstler G. (2005). Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. *Annals of forest science*, 62(1), 51-60.
- Ellenberg, H. (1996). *Vegetation Mitteleuropa mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht*. Stuttgart: Ulmer.
- Eschrich, W. Burchardt, R. & Essiamah, S. (1989). The induction of sun and shade leaves of the European beech (*Fagus sylvatica* L.). *Anatomical studies, Trees*, 3(1), 1-10.
- European Wilderness Society & Die Medienwerkstatt (2013). *UNESCO Biosphaere Weissbuch Leben in Vielfalt*. URL: <http://de.scribd.com/doc/155296931/UNESCO-Biosphaere-Weissbuch-Leben-in-Vielfalt#scribd>, abgerufen am 14.3.2015
- Falster, D.S. & Westoby, M. (2003). Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(7), Pages 337-343.
- Geologische Bundesanstalt (2015). *Gebietskarten Rasterdatensatz*
URL:http://gisgba.geologie.ac.at/gbaviewer/?url=http://gisgba.geologie.ac.at/arcgis/rest/services/karten_image/is_md_gebietskarten/ImageServer, abgerufen am 17.03.2015
- Goisser, M., Zang, U., Matzner, B., Borner, W., Häberle, K.-H. & Matyssek, R. (2013). Growth of juvenile beech (*Fagus sylvatica* L.) upon transplant into a wind-opened spruce stand of heterogeneous light and water conditions, *Forest Ecology and Management*, 310, 110-119.
- Grundmann, B.M. (2009). *Dendroklimatologische und dendroökologische Untersuchungen des Zuwachsverhaltens von Buche und Fichte in naturnahen Mischwäldern*. Dissertation an der Technischen Universität Dresden.
- Harmer, R. (1999). Survival and new shoot production by artificially browsed seedlings of ash, beech, oak and sycamore grown under different levels of shade. *Forest Ecology and Management*, 116 (1-3), 39-50.
- HemiView. (1996). *User Manual Version 2.1*. Cambridge: Delta-T Devices Ltd.
- Hochbichler, E. (1997). Blattparameter in Buchenbeständen (*Fagus silvatica* L.) des Wienerwaldes. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 114 (2-3), 63-72.
- Jarčuška, B. & Barna, M. (2011). Plasticity in above-ground biomass allocation in *Fagus sylvatica* L. saplings in response to light availability. *Annals of forest research*, 54, 151-160.

- Jarčuška, B. (2009). Growth, survival, density, biomass partitioning and morphological adaptations of natural regeneration in *Fagus sylvatica*. A review. *Dendrobiology*, 61(1), 3-11.
- Jarčuška, B. (2011). Morphological plasticity of leaves in natural regeneration of *Fagus sylvatica* L.: effects of direct and diffuse light, ontogeny and shoot type. *Polish Journal of Ecology*, 59(2), 339-353.
- Kilian, W. Müller, F. & Starlinger, F. (1994). Die forstlichen Wuchsgebiete Österreichs. Wien: BFW.
- Kunstler, G. Curt, T. Bouchaud, M. & Lepart, J. (2005). Growth, mortality, and morphological response of European beech and downy oak along a light gradient in sub-Mediterranean forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35, 1657-1668.
- Kvet, J. Ondok, J. P. Necas, J. & Jarvis, P. G. (1971). Methods of growth analysis. In *Plant Photosynthetic Production: Manual of Methods*. Dr W. Junk, N. V. Publishers, The Hague.
- Legner, N. Fleck, S. & Leuschner C. (2013). Within-canopy variation in photosynthetic capacity, SLA and foliar N in temperate broad-leaved trees with contrasting shade tolerance. *Trees*, 28(1), 263-280.
- Leibundgut, H. (1984). Die natürliche Waldverjüngung. Bern: Haupt.
- Linnert M. (2009). Wachstum und Qualität junger Buchen in einem unterschiedlich aufgelichteten Fichtenaltbestand. Göttingen: Universitätsverlag
- Löf, M., Bolte, A., & Welander, T. (2005). Interacting effects of irradiance and water stress on dry weight and biomass partitioning in *Fagus sylvatica* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 20(4), 322-328.
- Madsen, P. & Larsen, J.B. (1997). Natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica* L.) with respect to canopy density, soil moisture and soil carbon content. *Forest Ecology and Management*, 97(2), 95-105.
- Madsen, P. (1995). Effects of soil water content, fertilization, light, weed competition and seedbed type on natural regeneration of beech (*Fagus sylvatica*). *Forest Ecology and Management*, 72(2-3), 251-264.
- Mayer, H. (1992). Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Stuttgart [u.a.]: Fischer.
- Nicolini, E. (1997) Approche morphologique du développement du hêtre (*Fagus sylvatica* L.). PhD thesis, University of Montpellier II. zitiert in Collet, C. Lanter, O. Pardos, M. (2002). Effects of canopy opening on the morphology and anatomy of naturally regenerated beech seedlings. *Trees* 16, 291–298.
- Övergaard, R., Gemmel, P., & Karlsson, M., (2007). Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry*, 80 (5), 555–564.
- Petrișan, A. M., von Lüpke, B. & Petrișan, I. C. (2009). Influence of light availability on growth, leaf morphology und plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) und ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *European Journal of Forest Research*, 128, 61-74.

- Pollanschütz, J. (1974). Formzahlfunktionen der Hauptbaumarten Österreichs. Wien: Informatdienst der Forstliche Bundesversuchsanstalt, 153.
- Poorter, L. (1999). Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: The relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*, 13(3), 396-410.
- Porter, H. & Nagel, O. (2000). The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: A quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 27(6), 595-607.
- Prévosto, B. & Balandier, P. (2007). Influence of nurse birch and Scots pine seedlings on early aerial development of European beech seedlings in an open-field plantation of Central France. *Forestry*, 80(3), 253-264.
- R Development Core Team (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Radford P. J. (1967). Growth analysis formulae-their use and abuse. *Crop Science*, 7, 171-175.
- Röhrig, E. Bartsch, N. & von Lüpke, B. (2006). *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. Stuttgart: Ulmer.
- Roloff, A. (1987). Morphology of crown development of *Fagus sylvatica* (beech) in consideration of new modifications. Morphogenetic cycle, abnormalities specific to proleptic shoots and leaf fall. *Flora*, 179, 355–378.
- Sack, L. & Grubb, P. J. (2001). Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? *Functional Ecology*, 15, 145–154.
- Sack, L., Marañón, T. & Grubb, P. J. (2002). Global Allocation Rules for Patterns of Biomass Partitioning. *Science*, 296 (5575), 1923.
- Sagheb-Talebi, K. (1996). Quantitative und Qualitative Merkmale von Buchenjungwüchsen (*Fagus sylvatica* L.) unter dem Einfluß des Lichtes und anderer Standortsfaktoren. Dissertation an der Eidgenössischen Hochschule Zürich.
- Sterba, H. (1991). Skriptum Holzmesslehre, 3. korrigierte Auflage. Studienunterlagen an der Universität für Bodenkultur Wien.
- Tognetti, R. Minotta, G. Pinzauti, S. Michelozzi, M. & Borghetti, M. (1998). Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees*, 12 (6): 326.
- Urban, S.T. Lieffers, V.J. & Macdonald, S.E. (1994). Release in radial growth in the trunk and structural roots of white spruce as measured by dendrochronology. *Canadian Journal of Forest Research*, 24, 1550-1556.
- Valladares, F. Chico, J. Aranda, I. Balaguer, L. Dizengremel, P. Manrique, E. & Dreyer E. (2002). The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees*, 16 (6), 395-403.

- van Hees, A. (1997). Growth and morphology of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) and beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings in relation to shading and drought. *Annales des sciences forestières*, 54.
- van Hees, A.F.M. Kuiters, A.T. & Slim, P.A. (1996). Growth and development of silver birch, pedunculate oak and beech as affected by deer browsing. *Forest Ecology and Management*, 88(1–2), 55-63.
- Wagner, S. (1999). *Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen*. Frankfurt am Main: Sauerländer.
- Welander, N. T. & Ottosson, B. (1997). Influence of photosynthetic photon flux density on growth and transpiration in seedlings of *Fagus sylvatica*. *Tree Physiology*, 17(2), 133-140.
- Wolfslehner, G. (2011). *Einfluss von Licht auf die Verjüngungsentwicklung von Buche (*Fagus sylvatica* L.), Traubeneiche (*Quercus petraea* LIEBL.) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.)*. Diplomarbeit an der Universität für Bodenkultur Wien.
- Wolfslehner, G. Sommerfeld, A. Hochbichler, E. (2014). *BIOS Wienerwald - Waldbauliche Untersuchungen zur Bestandes-, Verjüngungs- und Totholzdynamik in Buchen- und Eichenwäldern des Biosphärenparks Wienerwald. 2. Zwischenbericht*. Unveröffentlicht.