

Führt beschleunigtes Wachstum zu schnellerem Altern?

Hans-Peter Kahle

Institut für Waldwachstum, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Tennenbacher Straße 4, 79106 Freiburg

Zusammenfassung

In dem vorgelegten Beitrag wird anhand der Analyse des Höhenwachstums von Fichten (*Picea abies* L. Karst.) der Frage nachgegangen, ob ein beschleunigtes Wachstum zu schnellerem Altern führt. Bei den Untersuchungsdaten handelt es sich um retrospektiv ermittelte jährliche Höhenzuwächse von vorherrschenden und herrschenden Bäumen die im Rahmen von Kohorten-Analysen von UNTHEIM (1996) und TOJIC (2010) über Stammanalysen gewonnen wurden. Alterszustand und Altern der Bäume werden anhand entwicklungs- und reaktionsbezogener Kennzahlen analysiert. Für die *entwicklungsbezogene Betrachtung* wird das Höhenwachstum anhand von Lage und Form der Wachstums-, Zuwachs- und Beschleunigungskurven beschrieben und zeit-, alters- und kohorten-spezifische Effekte auf deren Veränderungen analysiert. Für die *reaktionsbezogene Betrachtung* werden alters- und zeitspezifische Effekte auf die Sensitivität des jährlichen Höhenzuwachses untersucht.

In dem Betrachtungszeitraum nehmen die Maxima des laufenden jährlichen Höhenzuwachses zu. Mit der Erhöhung der Wachstumsgeschwindigkeit gehen eine Zunahme der maximalen Wachstumsbeschleunigung vor der Zuwachskulmination und eine Zunahme der maximalen Wachstumsabbremung nach der Zuwachskulmination einher. Die mittlere jährliche Sensitivität des Höhenzuwachses nimmt mit dem Baumalter zu. Seit Mitte der 1980er Jahre ist eine gerichtete Zunahme der Zuwachssensitivität festzustellen.

Das beschleunigte Höhenwachstum führt dazu, dass der Zeitpunkt der höchsten Wachstumsgeschwindigkeit früher eintritt und die Wachstumsgeschwindigkeit nach Überschreiten dieses Kulminationspunktes rascher nachlässt. Beide Phänomene werden als Indikatoren für schnelleres Altern angesehen. Allerdings nimmt, entgegen der Erwartung, die Sensitivität des Höhenzuwachses mit zunehmendem Alter zu. Die Eignung dieses reaktions-bezogenen Indikators zur Beurteilung des Alterszustands wird diskutiert.

Summary

In this study we tested whether an acceleration in height growth of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) trees is associated with more rapid ageing of the trees. The growth data originate from two cohort-studies (UNTHEIM (1996) and TOJIC (2010)). For these studies dominant sample trees on selected sites in southwestern Germany have been collected and analyzed using the stem analysis technique. Retrospective annual height growth data of more than 200 sample trees have been used for this analysis. Age status and the ageing process are analyzed in terms of *development related criteria* as well as *response related criteria*.

Acceleration in tree height growth causes annual height increment to reach its maximum at earlier age. Under conditions of accelerated height growth the slow down of the height growth rates after their culmination point is more pronounced. Both indications point to a faster ageing of faster growing trees. However, the finding that mean annual sensitivity of height increment increases with increasing age is not consistent with the hypothesis, that adaptability of tree growth to environmental conditions declines with age. The suitability of the sensitivity as a measure of tree growth responsiveness to environmental conditions is discussed.

Einleitung

UNTHEIM (1996) hat anhand der Analyse der Alters-Höhen-Beziehungen von Fichten (*Picea abies* L. Karst.) von ausgewählten Standorten in Südwestdeutschland eine signifikante Zunahme des Höhenwachstums in verschiedenen Baumaltern im Laufe der letzten Jahrzehnte nachgewiesen. Die trendhafte Zunahme der Höhenwachstums konnte in der Folgestudie von TOJIC (2010) auch an einer erweiterten Datenbasis und unter Einbeziehung von aktuellen Wachstumsdaten (einschließlich des Jahres 2006) bestätigt werden. Abbildung 1 verdeutlicht anhand segmentierter Regressionsanalysen der Alters-Höhen-Beziehungen Veränderungen des Höhenwachstums im Laufe der Zeit. Von wenigen Ausnahmen abgesehen, steigen die über jeweils 30jährige Zeitfenster angepassten Regressionsgeraden signifikant an und weisen auf eine Zunahme des Höhenwachstums bei jeweils konstant gehaltenem Baumalter hin.

Das Phänomen, dass schnell wachsende Waldbestände hoher Bonität, auf das chronologische Alter bezogen früher im Zuwachs kulminieren und der Zuwachs bei diesen mit fortschreitendem Alter rascher abklingt als bei langsam wachsenden Beständen geringer Bonität wird in den traditionellen waldwachstumskundlichen Lehrbüchern als Ausdruck einer Wachstumsgesetzmäßigkeit angesehen (z.B. ASSMANN 1961, MITSCHERLICH 1978, KRAMER 1988, WENK et al. 1990): Die Ressourcenverfügbarkeit bestimmt die Wachstumsgeschwindigkeit der Bäume, die Wachstumsgeschwindigkeit gibt die Entwicklungsgeschwindigkeit vor, welche wiederum direkt den Alterungsprozess beeinflusst. Diese grundlegenden Zusammenhänge zwischen Wachstum, Entwicklung und Altern bei Bäumen werden auch in neueren Arbeiten aufgegriffen, überprüft, und finden hier auch eine physiologisch begründete Bestätigung (z.B. PRETZSCH 2004, MENCUCCINI et al. 2005, PEÑUELAS 2005).

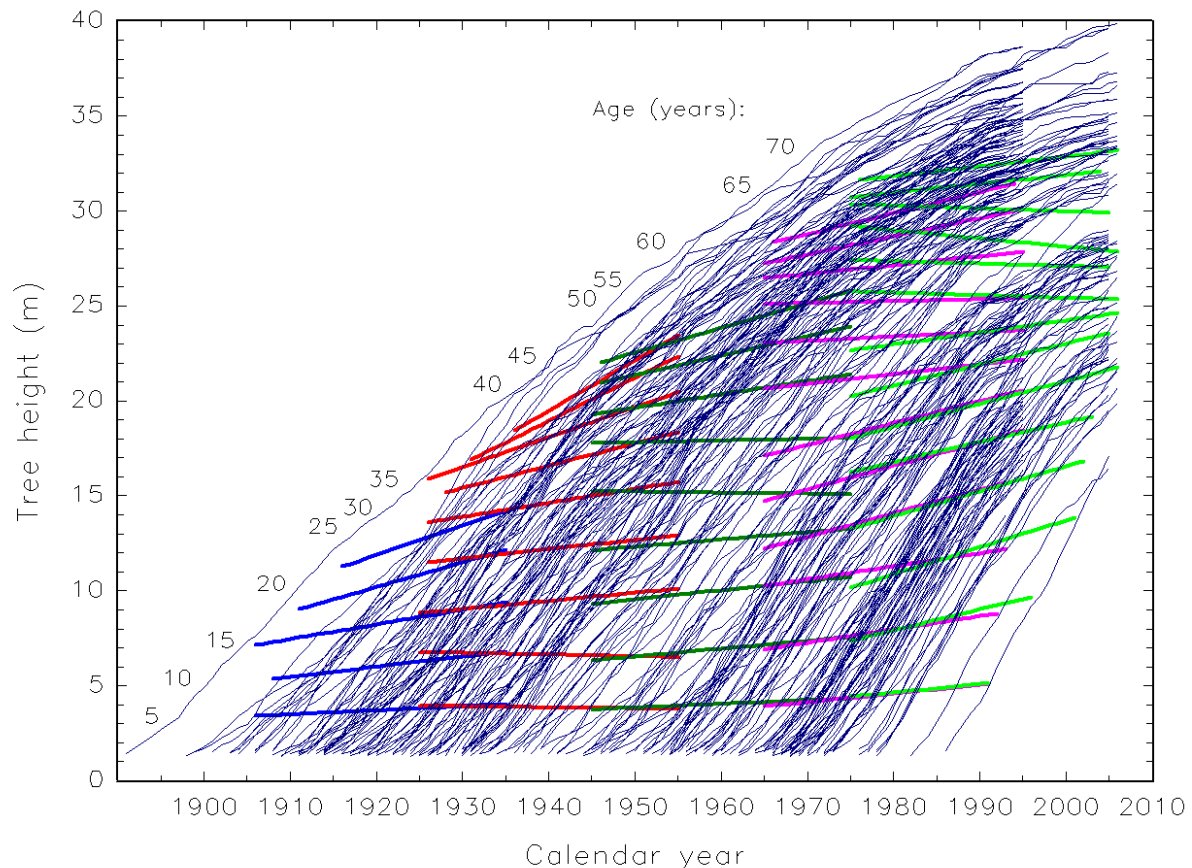


Abb. 1: Über Stammanalysen retrospektiv ermittelte Höhenwachstumskurven der Fichten-Untersuchungsbäume aus den Studien von UNTHEIM (1996) und TOJIC (2010) ($n=208$, alle Standorteinheiten) über dem Kalenderjahr (dünne Linien). Die dicken Linien sind segmentierte Regressionsgeraden welche die geschätzten mittleren Verläufe der Alters-Höhen-Beziehungen für die jeweils in Zahlen angegebenen Baumalter ($t_{1,3}$ -Alter) über 30jährigen Zeitfenstern anzeigen.

Auf der Grundlage von Stammanalysedaten von mehr als 550 Fichten aus drei verschiedenen Regionen in Österreich untersuchten STERBA und ECKMÜLLNER (2010) den Zusammenhang zwischen dem Alter zum Zeitpunkt der Höhenzuwachskulmination und der Oberhöhenbonität. Über alle Standortstraten hinweg konnte der erwartete signifikante inverse Zusammenhang nachgewiesen werden: Je höher die Bonität umso geringer das Alter zum Zeitpunkt der Höhenzuwachskulmination. Anhand einer standörtlich differenzierten Analyse konnte jedoch auch gezeigt werden, dass das betreffende Alter neben der Bonität auch von der Exposition und Hangneigung des Standorts beeinflusst wird. So prognostiziert das entsprechende auf der Richards Funktion aufbauende statistische Modell für bestimmte Kombinationen der Standortfaktoren Höhenlage, Exposition und Neigung auch den umgekehrten Fall, dass höhere Bonitäten eine spätere Zuwachskulmination aufweisen als die geringeren.

Mit der vorgelegten Studie soll die Hypothese geprüft werden, ob ein im Laufe der Individualentwicklung beschleunigtes Wachstum zu rascherem Altern führt. Das Ziel der vorliegenden Studie besteht also darin, anhand empirischer Daten den Zusammenhang zwischen Höhenwachstumszunahme und Altern darzustellen, und dessen Signifikanz zu testen. Dabei werden Alterszustand und Altern der Bäume anhand entwicklungs- und reaktionsbezogener Merkmale untersucht. Für die *entwicklungsbezogene Betrachtung* wird das Höhenwachstum anhand von Lage und Form der Wachstums-, Zuwachs- und Beschleunigungskurven beschrieben und zeit-, alters- und kohortenspezifische Effekte der Wachstumszunahme analysiert. Für die *reaktionsbezogene Betrachtung* werden Zusammenhänge zwischen dem Altern und der Sensitivität des Höhenzuwachses untersucht. Die Verwendung der Zuwachssensitivität als Indikator für den Alterungsprozess basiert auf der Hypothese, dass mit zunehmendem Alter die Anpassungsfähigkeit und damit die Reaktionsfähigkeit auf Umweltveränderungen nachlässt.

Die Relevanz der Fragestellung ergibt sich daraus, dass an vielen Orten in Mitteleuropa ein beschleunigtes Wachstum der Wälder festgestellt wurde (SPIECKER et al. 1996, KAHLE et al. 2008) und gleichzeitig die Wälder in Deutschland die letzten Jahrzehnte im Durchschnitt immer älter geworden sind (BMELV 2005). Damit stellt sich die Frage nach der Vitalität dieser Wälder, und ihrer Resilienz gegenüber den unter Klimaänderungsbedingungen zu erwartenden Belastungen.

Untersuchungsmaterial

Die Datenbasis für die vorliegende Analyse bilden die konsekutiven Wachstumsuntersuchungen an Fichten (*Picea abies* L. Karst) von UNTHEIM (1996) und TOJIC (2010). TOJIC (2010) hat in den baden-württembergischen Wuchsbezirken "Nördliche Ostalb" (Wuchsbezirksgruppe 6/01) und "Flächenschwarzwald" (Einzelwuchsbezirk 3/06) die Untersuchungsstandorte von UNTHEIM (1996) erneut beprobt. Im Rahmen dieser beiden Forschungsarbeiten wurden Untersuchungsbäume im Gebiet Nördliche Ostalb auf den beiden Standorteinheiten "Elymus-Buchenwald auf Kalkverwitterungslehm" ($n=69$) und "Hainsimsen-Buchenwald auf Feuerstein-Schlufflehm" ($n=62$), und im Gebiet Flächenschwarzwald auf der Standorteinheit "Buchen-Tannen-Wald auf lehmigen Sand" ($n=77$) gewonnen. Die Wasserhaushaltsstufe ist in allen Fällen mäßig frisch. Die Untersuchungsbäume wurden aus den Kronenklassen vorherrschender und herrschender Bäume ausgewählt und stammanalytisch untersucht. Für die vorliegende Analyse standen retrospektive Messreihen des jährlichen Höhenzuwachses von 208 Fichten zur Verfügung. Die Forschungsarbeiten von UNTHEIM (1996) und TOJIC (2010) hatten zum Ziel, anhand der Analyse von Keimjahr-Kohorten langfristige Änderungen im Höhenwachstum zu ermitteln und zu quantifizieren. Entsprechend des Kohorten-Ansatzes decken die Untersuchungsbäume mit Keimjahren zwischen 1879 und 1986 nahezu gleichverteilt einen breiten Altersrahmen ab (Abbildung 1). Als Keimjahr wird hier das Kalenderjahr definiert, in dem der erste Jahrring des betreffenden Baumes in Stockhöhe gebildet wurde. Mit der Inter-Kohorten-Analyse war es möglich Wachstumsveränderungen festzustellen, und diese in alters- und kohortenspezifische Komponenten zu zerlegen. Ausführliche Beschreibungen des Untersuchungsmaterials und Versuchsansatzes sind in UNTHEIM (1996) und TOJIC (2010) enthalten.

Analysemethoden

Zur Modellierung des Höhenwachstums wurde die von SLOBODA (1971) entwickelte Funktion verwendet. Die SLOBODA-Funktion ist eine drei bzw. vier-parametrische stochastische Differentialgleichung erster Ordnung die speziell für die Konstruktion von Bonitätsfächern entwickelt wurde. Die Parameterschätzung erfolgte einzelbaumweise anhand der Differentialform in der Formulierung nach Gleichung 1, die dazugehörige Integralform ist in Gleichung 2 wiedergegeben:

$$\Delta \hat{h}_{ik+1} = \beta_{2i} \cdot \left(\frac{h_{ik}}{t_i \beta_{3i}} \right) \cdot \ln \left(\frac{c \beta_{2i}}{h_{ik}} \right) + \varepsilon_{ik} \quad (\text{Gl. 1})$$

$$\hat{h}_{ik} = c \beta_{2i} \cdot \left(\frac{h_{i0}}{c \beta_{3i}} \right)^{\exp \left(\frac{\beta_{2i}}{(\beta_{3i}-1) \cdot t_k^{(\beta_{3i}-1)}} - \frac{\beta_{2i}}{(\beta_{3i}-1) \cdot t_{i0}^{(\beta_{3i}-1)}} \right)} + \varepsilon_{ik} \quad (\text{Gl. 2})$$

dabei ist $\Delta \hat{h}_{ik+1}$ der geschätzte laufende jährliche Höhenzuwachs bzw. \hat{h}_{ik} die

geschätzte Höhe von Baum i im Alter $k+1$ bzw. k , h_{ik} ist die gemessene Baumhöhe im Alter k und h_{i0} die gemessene Baumhöhe zum Bonitierungsalter t_0 , c ist ein auf den Wert $c=65$ gesetzter konstanter Skalierungsfaktor der die zur Konvergenz führende Anzahl von Iterationen bei der Parameterschätzung verringert, $\beta_{1,2,3}$ ist der Vektor der zu schätzenden Modellparameter, und ε_{ik} ist der Fehlerterm. In der hier nicht angewendeten vier-parametrischen Formulierung würde h_{i0} in Gleichung 2 durch β_4 ersetzt werden, so dass die Höhe zum Bonitierungszeitpunkt nicht vorgegeben, sondern als weiterer Parameter vom Modell geschätzt wird (vgl. WENK et al. 1990). Die Parameterschätzung des nicht-linearen Modells erfolgte mit der Software GAUSS™ (Application CURVEFIT, APTECH SYSTEMS 2006).

Die SLOBODA-Funktion weist mehrere Eigenschaften auf, die sie für die Konstruktion von Alters-Höhen-Kurven bzw. von Bonitierungsfächern besonders geeignet erscheinen lassen (vgl. WENK et al. 1990). Eine für diese Anwendungen besonders relevante Eigenschaft der SLOBODA-Funktion ist die der Äquivalenzrelation: Aus der Menge aller Werte-Tripel ($t, h, \Delta h$) in einem Wachstumsraum - dem „empirischen zeitberücksichtigenden Richtungsfeld“ nach SLOBODA (1971 S. 14) - extrahiert die Funktion eine Äquivalenzklasse, als eindeutige Abbildung äquivalenter Elemente (Höhenwachstumsfächer). Kennzeichnend ist, dass sich innerhalb einer so erzeugten Äquivalenzklasse die Funktionen der Alters-Höhen-Polygone nur in ihrer Bonität (gegeben durch das Wertepaar h_0 und t_0 in Gleichung 2), nicht aber in den Modellparametern (bestimmt durch Parametervektor β) unterscheiden. Anhand von Gleichung 2 ist ersichtlich, dass die Alters-Höhen-Kurven innerhalb einer Äquivalenzklasse durch eine linearisierbare, homomorphe Umkehrfunktion aufeinander abbildbar, und damit isomorph sind. Die Wachstumsverläufe innerhalb einer Äquivalenzklasse sind „homogen“ (SLOBODA 1971 S. 107). Die Alters-Höhen-Kurven verschiedener Äquivalenzklassen sind dagegen polymorph (vgl. AVERY & BURKHART 1983). Die Eindeutigkeit der Abbildung bedeutet, dass innerhalb einer Äquivalenzklasse durch jeden Punkt in dem empirischen Richtungsfeld eine einzige Höhenwachstumskurve verläuft. Die Funktion führt damit zu einem einparametrischen Bonitierungssystem (h_0 ist hinreichend und variabel bei gegebenem t_0). Die Alters-Höhen-Kurven kreuzen sich nicht, so dass die Bonität entlang einer Alters-Höhen-Kurve konstant bleibt. Weiterhin folgt daraus, dass innerhalb einer Äquivalenzklasse die Alters-Höhen-Kurven nicht von der (willkürlichen) Wahl des Bonitierungsalters abhängig sind, weshalb die SLOBODA-Funktion als ein bezugsjahr-invariantes Alters-Höhen-Modell bezeichnet werden kann (vgl. BAILLEY & CLUTTER 1974, GOELZ & BURK 1992, RENNOLLS 1995).

Weitere Eigenschaften der Funktion werden von SLOBODA (1971) auch im Vergleich mit anderen in der Literatur beschriebenen Funktionen zur Höhenwachstumsmodellierung ausführlich diskutiert.

Im Kontext von Untersuchungen zu Veränderungen des Höhenwachstums von Bäumen und Waldbeständen wurde die SLOBODA-Funktion in der jüngeren Vergangenheit u.a. von den folgenden Autoren angewendet RÖHLE (1997), NOTHDURFT et al. (2006), NOTHDURFT (2007) und ALBRECHT et al. (2010).

Die mit der SLOBODA-Funktion einzelbaumweise angepassten Höhenwachstumskurven sind in Abbildung 2.1 über dem Kalenderjahr dargestellt. Die einzelbaumweise Anpassung führt zu polymorphen Kurven. Abbildung 2.2 zeigt die dazugehörigen Residuen. Der mittlere Fehler der Anpassung beträgt 0.336 m. Die Residuen weisen keinen Trend auf, dies gilt auch für die Darstellung über dem Baumalter (ohne Abbildung). Damit geben die geschätzten Wachstumskurven ein verzerrungsfreies Bild der realen Wachstumsverläufe wieder.

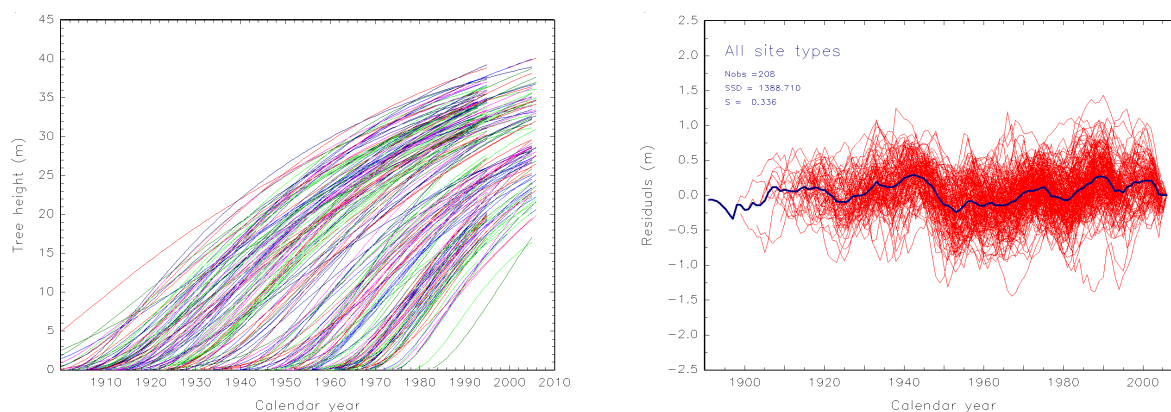


Abb. 2a (links): Mit der SLOBODA-Funktion (1971) einzelbaumweise angepasste Höhenwachstumskurven der Fichten-Untersuchungsbäume über dem Kalenderjahr (Bonitierungsalter $t_{ref} = 50$ Jahre, wenn Baumalter zum Einschlagszeitpunkt $t_{max} < 50$ Jahre, dann $t_{ref} = t_{max}$). **Abb. 2b** (rechts): Residuen der angepassten Höhenwachstumskurven über dem Kalenderjahr (dünne Linien: Einzelbäume, dicke Linie: Mittelwert; Nobs: Anzahl der Beobachtungen, SSD: Summe der Abweichungsquadrate, S: Quadratwurzel aus SSD).

Die Zuwachssensitivität wird als über die Untersuchungsbäume gemittelte, jährliche Sensitivität der Höhenzuwächse berechnet (FRITTS 1976). Die jährliche Sensitivität, S_k , der Höhenzuwächse ih im Jahr k berechnet sich als relative Differenz der Höhenzuwächse in zwei aufeinanderfolgenden Jahren nach Gleichung 3:

$$S_k = \frac{|(ih_k - ih_{k-1}) \times 2|}{(ih_k + ih_{k-1})} \quad (\text{Gl. 3})$$

Ergebnisse

Abbildung 3a zeigt den mit der SLOBODA-Funktion (1971, Gl. 1) auf der Basis aller Untersuchungsbäume modellierten Höhenwachstumsfächer. In Abbildung 3b sind die entsprechenden Höhenzuwachskurven dargestellt. Die maximale Höhendifferenz zwischen Bäumen gleicher Höhenbonität im Alter 100 Jahr die später (Keimjahr ≥ 1950) und solchen die früher gekeimt sind (Keimjahr < 1950) tritt bei den höheren Bonitäten im Alter zwischen 20 und 40 Jahren auf (Abb. 3c). Im Höhenzuwachs macht sich die Wachstumsbeschleunigung vor allem durch einen rascheren Anstieg vor und stärkeren Abfall nach der Zuwachskulmination bemerkbar (Abb. 3d).

Während des Betrachtungszeitraums nehmen die Maxima der laufenden jährlichen Höhenzuwächse im Zeitverlauf zu (von $\sim 0.5 \text{ m Jahr}^{-1}$ im Jahr 1908 auf $\sim 0.8 \text{ m Jahr}^{-1}$ im Jahr 1998, $p < 0.001$) (Abb. 4a). Mit der Zunahme der Wachstumsgeschwindigkeit geht eine Zunahme der maximalen und Abnahme der minimalen Wachstumsbeschleunigung (Abb. 4b) einher ($p < 0.001$ in beiden Fällen).

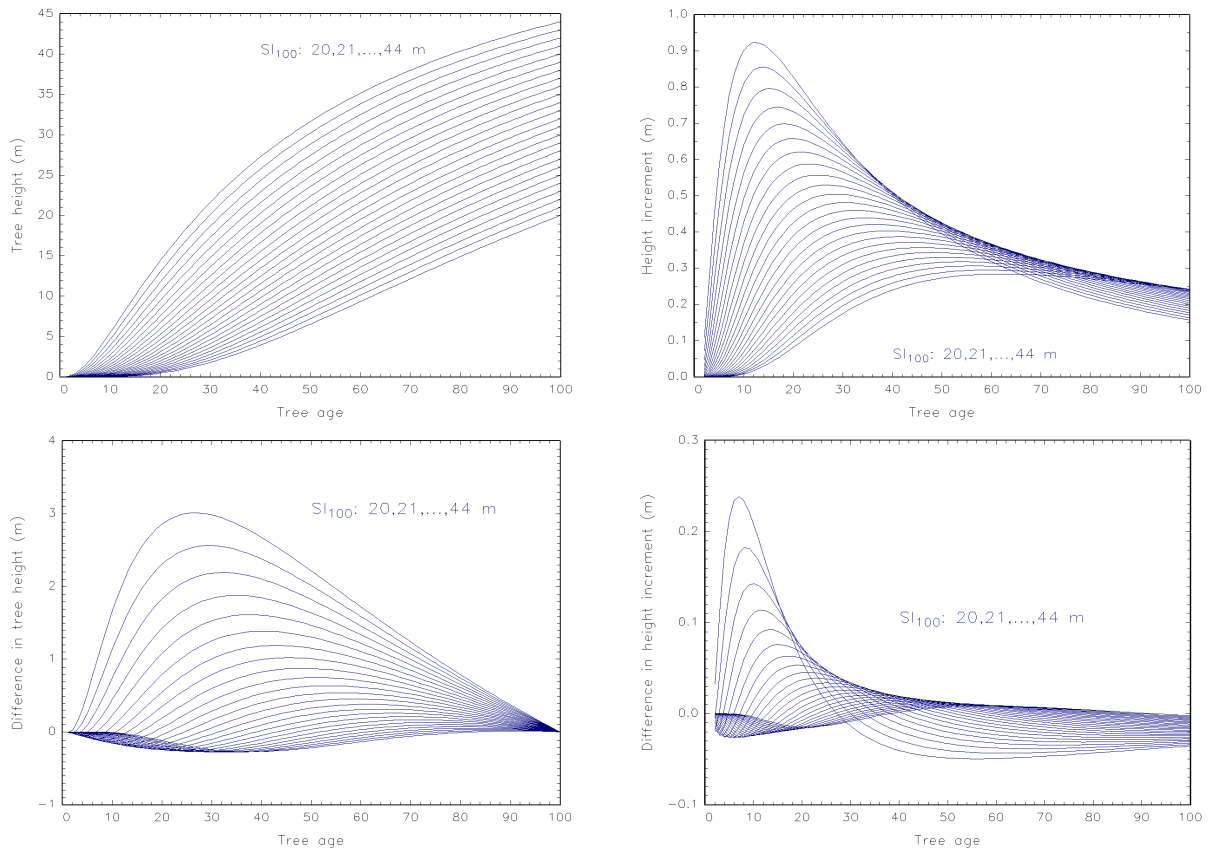


Abb. 3a (links oben): Mit der SLOBODA-Funktion (1971) modellierter Höhenwachstumsfächer auf der Basis aller Untersuchungsbäume ($n=208$). Dargestellt sind die Kurvenverläufe für die Höhenbonitäten (Höhe im Alter 100 Jahre, SI_{100}) 20 m bis 44 m (in 1-Meter-Stufen). **Abb. 3b** (rechts oben): Aus den Höhenwachstumskurven (Abb. 3a) abgeleiteter Höhenzuwachs fächer. **Abb. 3c** (links unten): Höhendifferenz zwischen dem Höhenwachstumsfächer der Bäume mit Keimjahr nach (\geq) 1950 und vor 1950. **Abb. 3d** (rechts unten): Höhenzuwachs differenz zwischen dem Höhenzuwachs fächer der Bäume mit Keimjahr nach 1950 und vor 1950.

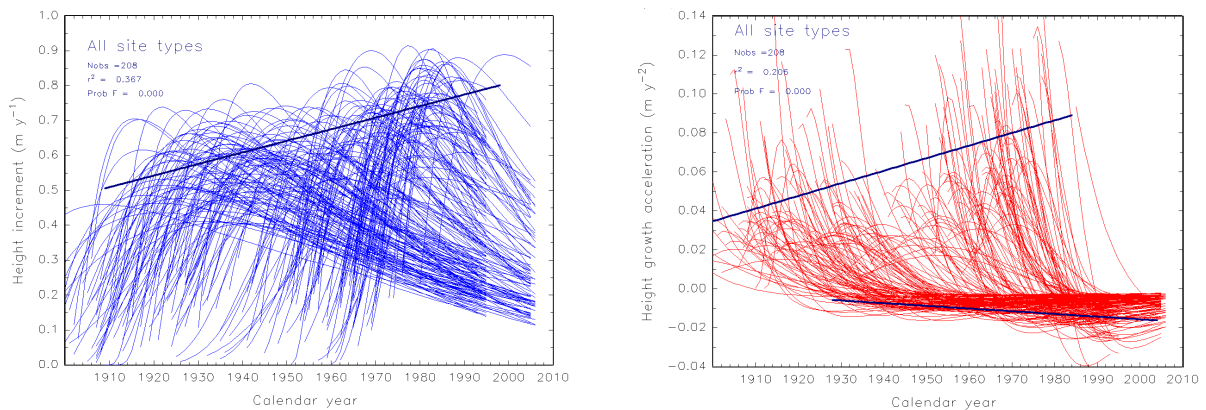


Abb. 4a (links): Aus den einzelbaumweise angepassten Höhenwachstumskurven (Abb. 2a) abgeleitete Höhenzuwachs kurven über dem Kalenderjahr (dünne Linien). Dicke Linie: Regressionsanalytischer Ausgleich der Kurvenmaxima als Funktion der Zeit. **Abb. 4b** (rechts): Höhenbeschleunigungskurven über dem Kalenderjahr (dünne Linien). Dicke Linien: Regressionsanalytischer Ausgleich der Kurvenmaxima (Linie oben) bzw. der Kurvenminima (Linie unten) als Funktion der Zeit.

Der Zusammenhang zwischen maximaler und minimaler Wachstumsbeschleunigung ist signifikant: Je höher die Wachstumsbeschleunigung umso rascher nimmt der Zuwachs nach Überschreitung seines Maximums ab (Abb. 5a). Da die minimale Wachstumsbeschleunigung ein negatives Vorzeichen hat ist sie gleichbedeutend mit der maximalen Wachstumsabbremmung. Aus Abbildung 5b geht hervor, dass je höher die Wachstumsbeschleunigung ist, umso früher tritt die maximale Wachstumsbeschleunigung ein. Zum anderen wird deutlich, dass je früher die maximale Abbremmung des Höhenwachstums erreicht wird, umso größer ist die maximale Abbremmung.

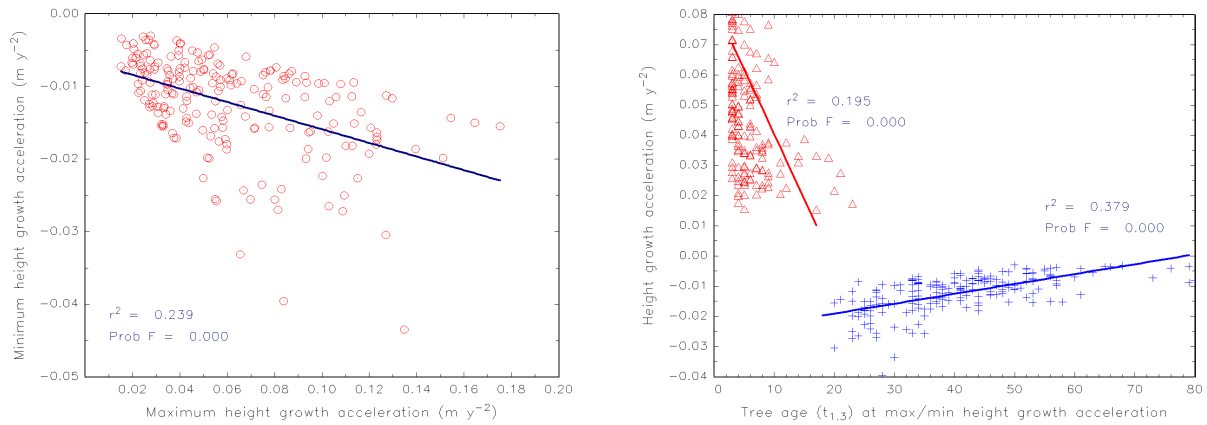


Abb. 5a (links): Zusammenhang zwischen der maximalen und minimalen Wachstumsbeschleunigung von Einzelbäumen (Kreissymbole, Linie: Regressionsausgleich). **Abb. 5b** (rechts): Zusammenhang zwischen dem Baumalter zum Zeitpunkt der maximalen Wachstumsbeschleunigung und der maximalen Wachstumsbeschleunigung (Dreiecksymbole) und Zusammenhang zwischen dem Alter zum Zeitpunkt der minimalen Wachstumsbeschleunigung und der minimalen Wachstumsbeschleunigung (Kreuzsymbole) (Linien: Regressionsausgleich).

Die mittlere Sensitivität des Höhenzuwachses nimmt mit dem Baumalter zu (Abb. 6a). Über dem Kalenderjahr aufgetragen zeigt die mittlere Sensitivität im Zeitraum 1890 bis Mitte der 1980er Jahre ein mittelwertstationäres Verhalten, ab ca. 1985 deutet sich eine bis an das Ende des Beobachtungszeitraums anhaltende gerichtete Zunahme der Zuwachssensitivität an (Abb. 6b).

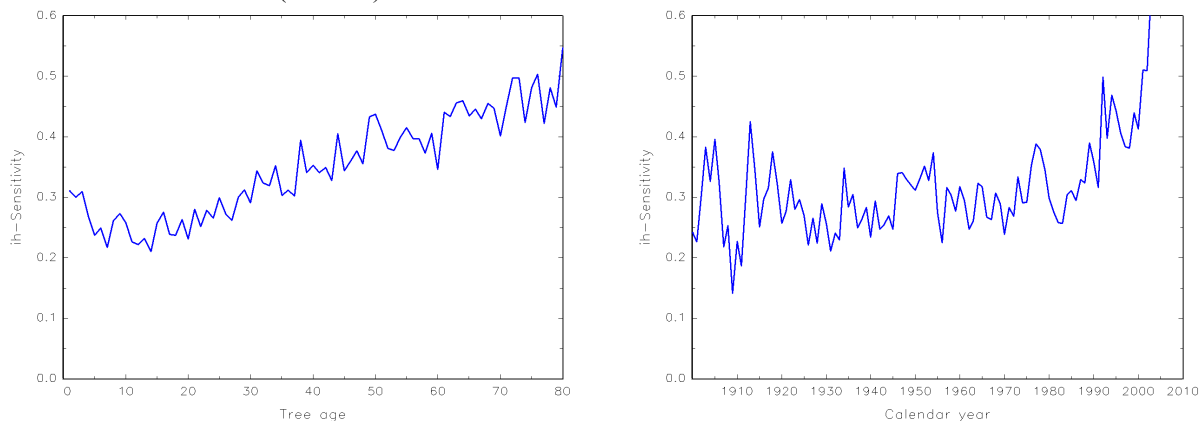


Abb. 6a (links): Mittlere jährliche Sensitivität des Höhenzuwachses über dem Baumalter. **Abb. 6b** (rechts): Mittlere jährliche Sensitivität des Höhenzuwachses über dem Kalenderjahr.

Diskussion

Die Beschleunigung des Höhenwachstums führt zu einer Vorverlagerung der Zeitpunkte der Zuwachskulmination und der Kulmination der Wachstumsbeschleunigung auf geringere Alter. Es konnte gezeigt werden, dass ein signifikanter Zusammenhang besteht zwischen maximaler Wachstumsbeschleunigung und maximaler Wachstumsabbremmung: Je größer die Beschleunigung, umso stärker der anschließende Zuwachsrückgang. Diese Veränderungen der Wachstumsdynamik werden als Indikatoren für schnelleres Altern angesehen. Definitionsgemäß ist mit dem Altern eine Abnahme der Vitalität verbunden. In fortgeschrittenem Alter sind demnach Bäume die ein beschleunigtes Wachstum aufweisen bei gleichem chronologischen Alter weniger vital. Allerdings nimmt, entgegen der Erwartung, die Sensitivität des Höhenzuwachses mit zunehmendem Alter zu. Im biologischen Kontext bedeutet Sensitivität, die Fähigkeit eines Organismus, auf externe Stimuli zu reagieren. Die hier verwendete mittlere Sensitivität des Höhenzuwachses (Gl. 3) gibt die relative Zuwachsveränderung zwischen zwei aufeinanderfolgenden Jahren an. Ein Hinweis auf die eine Reaktion auslösende Impulsstärke, den Schwellenwert ab dem der Organismus auf eine Umwelteinwirkung reagiert, lässt sich daraus nicht unmittelbar ableiten. Das in der Dendroökologie häufig angewendete Maß der Sensitivität trägt auch nicht zur Aufklärung der Frage bei, inwieweit der Zuwachs bzw. seine jährliche Änderung als Anpassungsreaktion interpretiert werden kann da wichtige Aspekte unberücksichtigt bleiben, wie z.B. kumulative Wirkung von Effekten, Elastizität/Plastizität der Reaktion und zeitverzögerte Effekte.

Danksagung

Mein Dank gilt Prof. Dr. H. Spiecker, Dr. H. Unthelm und Dr. K. Tojic für die Überlassung der Zuwachsdaten.

Literaturverzeichnis

- ALBRECHT, A., KOHNLE, U., NAGEL, J.: Parametrisierung und Evaluierung von BWinPro für Baden-Württemberg anhand von waldwachstumskundlichen Versuchsflächendaten. Bericht Sektion Ertragskunde im DVFF: 11-26, 2010
- APTECH SYSTEMS INC.: GAUSS Mathematical and Statistical System, Version 8, 2006
- ASSMANN, E.: Waldertragskunde: Organische Produktion, Struktur, Zuwachs und Ertrag von Waldbeständen. Bayerischer Landwirtschaftsverlag, München, 490 S., 1961
- EVERY, T.E., BURKHART, H.E.: Forest Measurements. McGraw-Hill, New York, 3. ed. McGraw-Hill Series in Forest Resources, 331 S., 1983
- BAILEY, R.L., CLUTTER, J.L.: Base-age invariant polymorphic site curves. Forest Science 20: 155-159, 1974
- BUNDESMINISTERIUM FÜR VERBRAUCHERSCHUTZ, ERNÄHRUNG UND LANDWIRTSCHAFT (BMELV): Die zweite Bundeswaldinventur - BWI² - Der Inventurbericht, 231 S., 2005
- FRITTS, H.C.: Tree Rings and Climate. Academic Press, London, 567 S., 1976
- GOELZ, J.C.G., BURK, T.E.: Development of a well-behaved site index equation: Jack pine in North Central Ontario. Canadian Journal of Forest Research 22: 776-784, 1992
- KAHLE, H.P., KARJALAINEN, T., SCHUCK, A., ÅGREN, G.I., KELLOMÄKI, S., MELLERT, K.H., PRIETZEL, J., REHFUESS, K.E., SPIECKER, H. (Eds.): Causes and Consequences of Forest Growth Trends in Europe - Results of the Recognition Project. Brill, Leiden. European Forest Institute Research Report 21, 261 S., 2008
- KRAMER, H.: Waldwachstumslehre: Ökologische und anthropogene Einflüsse auf das Wachstum des Waldes, seine Massen- und Wertleistung und die Bestandessicherheit. Paul Parey, Hamburg, 374 S., 1988
- MENCUCCINI, M., MARTINEZ-VILALTA, J., VANDERKLEIN, D., HAMID, H.A., KORAKAKI, E., LEE, S., MICHIELS, B.: Size-mediated ageing reduces vigour in trees. Ecology Letters 8: 1183-1190, 2005
- MITSCHERLICH, G.: Wald, Wachstum und Umwelt. 1. Bd.: Form und Wachstum von Baum und Bestand. Sauerländer's Verlag, Frankfurt, 2. überarb. Aufl., 144 S., 1978
- NOTHDURFT, A.: Ein nichtlineares, hierarchisches und gemischtes Modell für das Baum-Höhenwachstum der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in Baden-Württemberg. Dissertation am Forstwissenschaftlichen Fachbereich der Georg-August-Universität Göttingen, 148 S. + Anhang, 2007
- NOTHDURFT, A., KUBLIN, E., LAPPI, J.: A non-linear hierarchical mixed model to describe tree height growth. European Journal of Forest Research 125: 281-289, 2006
- PEÑUELAS, J.: Plant physiology: A big issue for trees. Nature 437: 965-966, 2005
- PRETZSCH, H.: Der Zeitfaktor in der Waldwachstumsforschung. In: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (Ed.), Innovation durch Kontinuität. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising. LWF-Wissen: 11-30, 2004
- RENNOLLS, K.: Forest height growth modeling. Forest Ecology and Management 71: 217-225, 1995
- RÖHLE, H.: Änderung von Bonität und Ertragsniveau in südbayerischen Fichtenbeständen. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 168: 110-114, 1997
- SLOBODA, B.: Zur Darstellung von Wachstumsprozessen mit Hilfe von Differentialgleichungen erster Ordnung. Mitteilungen der Baden-Württembergischen Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt, Abteilung Biometrie, 5, 109 S. + Anhang, 1971
- SPIECKER, H., MIELIKÄINEN, K., KÖHL, M., SKOVSGAARD, J.P. (Eds.): Growth Trends in European Forests - Studies From 12 Countries. Springer-Verlag, Berlin. European Forest Institute Research Report 5, 372 S., 1996
- STERBA, H., ECKMÜLLNER, O.: Site index and the age of maximum height increment. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 181: 14-21, 2010
- TOJIC, K.: Einordnung des Wachstums von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) im Zeitraum zwischen den zwei Bundeswaldinventuren (1987 und 2002) in den längerfristigen Kontext. Dissertation Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, 65 S. + Anhang, 2010
- UNTHELM, H.: Zur Veränderung der Produktivität von Waldstandorten: Untersuchungen zum Höhen- und Volumenwachstum von Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf Standorteinheiten der Ostalb und des Flächenschwarzwaldes. Mitteilungen der Baden-Württembergischen Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt, 198, 239 S. + Anhang, 1996
- WENK, G., ANTANAITIS, V., ŠMELKO, Š.: Waldertragslehre. Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin, 448 S., 1990.