

# Höhenwachstumsveränderungen nach Trockenstress: Reagieren Buchen und Traubeneichen unterschiedlich?

---

*Arno Mattes, Hans-Peter Kahle, Heinrich Spiecker*

Professur für Waldwachstum, Institut für Forstwissenschaften, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg,

## **EINLEITUNG**

Die Konkurrenz zwischen Buchen und Eichen war und ist Gegenstand waldwachstumskundlicher Forschungen. Schon früh wurden die Wachstumsreaktionen der beiden Baumarten auf Trockenstress analysiert (z.B. von GÜNTHER 1954 auf verschiedenen Standortseinheiten des Neckarlandes). Heutige Untersuchungen rücken den Zuwachs im Mischbestand (PRETZSCH ET AL. 2012) und die Wachstumsreaktion der beiden Baumarten auf Trockenstress im Rein- und/oder Mischbestand (z.B. BONN 2000; JUMP ET AL. 2006; MICHELOT ET AL. 2012; PRETZSCH ET AL. 2013; WEBER ET AL. 2013, CAVIN ET AL. 2013) in den Vordergrund. Dazu wurde überwiegend das Dickenwachstum in Form des Radial- oder Grundflächenzuwachses analysiert. Für die Konkurrenzstärke im Mischbestand ist jedoch weniger das vom Durchforstungsregime geprägte Dickenwachstum entscheidend, als vielmehr das gegenüber Freistellungseffekten weitgehend unempfindliche Höhenwachstum.

Als typische Lichtbaumart zeigt die Eiche im Höhenwachstumsverlauf einen schnellen Start in der Jugend, aber auch das rasche Nachlassen der Höhenzuwächse im fortgeschrittenen Alter (MITSCHERLICH 1970). Die Buche dagegen startet im Höhenwachstum verhaltener, kann jedoch im späteren Alter ihre Krone noch entsprechend ausbauen (VANCK UND SPIECKER 2004; BÖSCH 2002; HAYWOOD 2002). Daraus resultiert ein, je nach Standort und Bonität, sehr unterschiedlicher Zeitpunkt zu dem die Eiche von der Buche überwachsen oder zumindest in der Höhe eingeholt wird. So sind in realen Waldbeständen alle möglichen Übergangsformen zu finden: zwischen Einwachsen von bislang unterdrückt stehenden Buchen in die Eichenkronen entweder von unten oder von der Seite, bis hin zum Überwachsen und nachträglichen Ausdunkeln der Eichen. Im vom Menschen unbeeinflussten Naturwald Mitteleuropas wäre die Eiche deshalb nur auf wenigen Standorten ausreichend konkurrenzkräftig, um sich gegenüber der Buche auf lange Sicht zu behaupten. Lediglich an der Feucht- und Trockenheitsgrenze des Buchen-Herrschaftsbereichs kommen Wälder mit Stiel- oder Traubeneichen als Hauptbaumart vor (ELLENBERG UND LEUSCHNER 2010). Trotz ihrer in der potenziellen natürlichen Vegetation sehr viel geringeren Baumartenanteile wird die Traubeneiche von LEUSCHNER (1998, S. 5) als „schärfste Konkurrentin [der Buche] in den westdeutschen Mittelgebirgs- und Flächenland-Landschaften“ bezeichnet.

Angesichts der prognostizierten Klimaveränderungen stellt sich vermehrt die Frage, welche der beide Baumarten empfindlicher auf Trockenstress reagiert und ob eine anhaltende Trockenheitsbelastung zu Änderungen im Höhenwachstumsverlauf der beiden Baumarten führt. Ziel der Untersuchung ist es deshalb, die Konkurrenz zwischen Buchen und Eichen in Mischbeständen genauer zu untersuchen, wobei der Fokus der Betrachtung auf der vergleichenden Analyse der Höhenwachstumsreaktion der beiden Baumarten in und nach den Trockenjahren 1976 und 2003 liegt. Mit der Untersuchung sollen folgende Hypothesen geprüft werden:

- a. Die höhere Konkurrenzkraft der Eiche zeigt sich in einer gegenüber der Buche geringeren Stress-, bzw. schnelleren Erholungsreaktion im Höhenzuwachs im bzw. nach Trockenjahren.
- b. Trockenjahre führen bei beiden Baumarten zu einer nachhaltigen Veränderung des „normalen“ Höhenwachstums.
- c. Diese Veränderung hat zur Folge, dass Eichen im Höhenwachstum erst zu einem späteren Zeitpunkt von Buchen überholt werden.

## **MATERIAL UND METHODEN**

Die Untersuchung wurde in Buchen-Eichen-Mischbeständen in Baden-Württemberg durchgeführt. Es wurden zwei Alterskollektive ausgewählt (Zielalter: 60 und 120 jährige Bestände). Um ggf. unterschiedliche Zuwachsreaktionen auf verschieden wasserversorgten Standorten abbilden zu können wurden die Bestände entlang eines Wasserhaushaltsgradienten ausgewählt. Die sonstigen Standortbedingungen (v.a. die Durchwurzelbarkeit des Bodens und der Nährstoffhaushalt) sollten an den Untersuchungsstandorten möglichst ähnlich sein. Es wurden ausschließlich Buchen-Traubeneichen-Mischbestände in die Untersuchung einbezogen. Von den beiden in Baden-Württemberg verbreiteten Eichenarten findet sich an der Trockenheitsgrenze zu den nahezu reinen Buchenbeständen in der Regel die Traubeneiche als Mischbaumart zur Buche ein. Die Stieleiche ist nur in Ausnahmefällen, z.B. auf Felsköpfen im kontinental geprägten Klima der Schwäbischen Alb, auf für die Buche zu

trockenen Standorten zu finden, ist jedoch ansonsten vor allem in den gut wasserversorgten Hartholzauwäldern an Rhein, Main und Donau verbreitet (OBERDORFER 1992). Auch in den Ökogrammen von ELLENBERG UND LEUSCHNER (2010, Abb. 4-43, S. 124) wird der Traubeneiche im trockenen Bereich eine höhere Wuchsleistung und damit ein weiter ins Trockene reichender physiologischer Optimalbereich attestiert als der Stieleiche. Interessanterweise wird von denselben Autoren der Stieleiche aber eine geringere Empfindlichkeit gegenüber Dürrezeiten im Sommer zugeschrieben, als der Traubeneiche (ebenda, Tab. 4-11, S. 126).

Nach eingehender Überprüfung standortkundlicher Unterlagen und von Daten der Forsteinrichtung wurden der Forschungsfragestellung entsprechend vier Mischbestände am Westabfall des Schwarzwaldes mit Jahresniederschlägen von ca. 1000 bis 1400 mm und vier Mischbestände im Stromberg (zwischen Heilbronn, Karlsruhe und Heidelberg) mit Jahresniederschlägen zwischen 780 bis 880 mm ausgewählt. Um möglichst große Unterschiede in der Wasserversorgung zu erhalten wurden in der jeweiligen Region Nord- und Südhänge ausgewählt. Wechselfeuchte oder staunasse Standorte wurden nicht beprobt. Die Bestände im Schwarzwald stocken überwiegend auf lehmig-grusigen Hängen deren bodenbildendes Ausgangssubstrat Granite oder Gneise sind. Die Bestände im Stromberg, dessen geologische Basis Stuben- und Schilfsandsteine bilden, befinden sich überwiegend auf mäßig-frischen und mäßig-trockenen sandig-lehmigen Hängen. In beiden Regionen stocken die Untersuchungsbestände auf Braunerden, die v.a. an den Südhängen podsolig ausgebildet sein können. Pflanzensoziologisch lassen sich alle Bestände dem bodensauren, mitteleuropäischen Buchenwald-Unterverband der Moderbuchenwälder (LUZULO-FAGENION) zuordnen. Innerhalb dieses Unterverbands können die Bestände der Waldgesellschaft des Hainsimsen-Buchenwaldes (Luzulo Fagetum (typicum)) zugeordnet werden, an den Südhängen bestehen Übergänge zu „Armen Moderbuchenwäldern“ (Luzulo-Fagetum-vaccinietosum) an den Nordhängen zu „Armen Braunmull-Buchenwäldern (Galio odorati-Fagetum luzuletosum) (ELLENBERG UND LEUSCHNER 2010).

Kennzahlen zu Niederschlag, Temperatur, Höhenlage und Exposition der Untersuchungsbestände sind in Tab. 1 aufgeführt. In der hier vorgelegten Arbeit werden nur die Jungbestände analysiert, der Vollständigkeit halber sind die Klimadaten aller Untersuchungsbestände angegeben.

**Tab. 1:** Kennzahlen zum Klima an den Untersuchungsstandorten bezogen auf die Klimanormale (1961-1990), Quelle: DWD-GRID-Daten (1x1 km), Online-Abfrage unter <http://www.dwd.de/webwerdis> am 15.11.2012. Die Bestände SN und SS liegen in unmittelbarer Nachbarschaft (mit unterschiedlicher Exposition) und fallen in dieselbe Rasterzelle der DWD-Daten.

Standort	Region/ Exposition	Höhenlage [m üNN]	Jahres- nieder- schlag [mm]	davon in der Veg.zeit (April-Sept) [mm]	Jahres- durchschnitts- temperatur [°C]	davon in der Veg.zeit (April-Sept) [°C]
<b>J u n g b e s t ä n d e</b>						
Heuweiler (HW)	Schwarzwald/ Nordost	378	1098	625	9,5	14,9
Sulzburg (SU)	Schwarzwald/ Südwest	507	1009	567	9,3	14,6
Leonbronn (LN)	Stromberg/ Nord	332	786	432	9,2	14,6
Spielberg (SP)	Stromberg/ Süd	390	881	468	8,6	14,0
<b>A l t b e s t ä n d e</b>						
Lautenbach (LT)	Schwarzwald/ Nordost	458	1385	711	9,3	14,7
Attental (AT)	Schwarzwald/ Süd	426	1116	627	9,5	14,8
Sternenfels Nordhang (SN)	Stromberg/ Nord	257	777	432	9,2	14,7
Sternenfels Südhang (SS)	Stromberg/ Süd	212	777	432	9,2	14,7

Pro Bestand wurden zehn Untersuchungsbäume (fünf Buchen und fünf Traubeneichen) ausgewählt. Die Untersuchungsbäume wurden in Bestandesbereichen ausgewählt in denen die beiden Baumarten einzelbaumweise gemischt vorkommen. D.h. die unmittelbaren Nachbarn der Untersuchungsbäume sind im Idealfall zur Hälfte Buchen und zur Hälfte Eichen. Es wurden ausschließlich (vor-)herrschende Bäume, d.h. Bäume der KRAFT'schen Klassen I und II (KRAFT 1884) als Untersuchungsbäume ausgewählt, wobei idealerweise eine (vor-)herrschende Buche neben einer (vor-)herrschenden Traubeneiche stand, so dass Baum-Paare gebildet werden können. Wo die unmittelbare Nachbarschaft nicht direkt gewährleistet werden konnte (v.a. in den Altbeständen) wurde darauf geachtet, dass beide Bäume des Paares zumindest auf der gleichen Höhenlinie lagen, so dass von einer insgesamt sehr ähnlichen Wasserversorgung des Paares ausgegangen werden kann. Waldwachstumskundliche Kennzahlen zu den ausgewählten Untersuchungsbäumen und Beständen sind in Tab. 2 aufgeführt. Es wird deutlich, dass bei den Jungbeständen der angestrebte Alterskorridor gut erreicht wurde (mittleres Alter auf Stockhöhe zwischen 57,4 und 68,6 Jahren). Bei den Altbeständen hingegen ist die Altersspanne der fünf Untersuchungsbäume pro Standort und Baumart deutlich größer (mittleres Alter auf Stockhöhe zwischen 94,6 und 169,2 Jahren). Die für die Jungbestände angegebene Höhenbonität im Alter 50 zeigt, dass die Standortbonitäten der Jungbestände nur geringe Unterschiede aufweisen, wobei die Bestände im Stromberg leicht abfallen. Eine gewisse Ausnahme stellen die Eichen am Standort Heuweiler (Nordhang am Westabfall des Schwarzwaldes) dar. Sie waren im Alter 50 knapp 3 m höher als die benachbarten Buchen und auch deutlich höher als die Bäume auf allen anderen Untersuchungsflächen. Bei den Altbeständen handelt es sich größtenteils um Bestände die bereits in Verjüngung stehen. Deren Grundflächen liegen demnach deutlich unter den anhand der Ertragstafeln berechneten Vergleichswerten. Während sich die mittleren Höhenbonitäten der Jung- und Altbestände im Alter 50 weitgehend entsprechen fallen die mittleren dGz<sub>100</sub>-Bonitäten der Altbestände deutlich ab.

**Tab. 2:** Waldwachstumskundliche Kennzahlen der Untersuchungsbäume. Zur Ermittlung des Bestockungsgrades und der dGz<sub>100</sub>-Bonität wurden die Ertragstafeln von SCHÖBER (1975) und JÜTTNER (1975) (zitiert nach MLR 1993) herangezogen. Der Bestockungsgrad wurde anhand der baumartenspezifischen Grundflächen im Verhältnis zu den Ertragstafelwerten berechnet. Für die Bestimmung der Bonität wurden die gemessenen Werte mit den ggfls. interpolierten Ertragstafelwerten verglichen.

Standort-Baumarten-Kombination	mittleres Alter ±Std.Abw. (Stockkeil) [Jahre]	mittlerer Bestockungs- grad	Höhenbonität im Alter 50 ±Std.Abw. [m]	dGz <sub>100</sub> -Bonität laut Ertragstafel [Vfm/ha und Jahr]
<b>Jungbestände</b>				
HWBu	68,6±7,5	0,9	23,8±1,7	8,8
HWEi	62,4±2,2		26,5±1,8	11,4
SUBu	59,4±1,7	1,0	22,2±1,4	8,6
SUEi	60,6±1,5		21,9±0,9	8,4
LNBu	63,0±1,6	0,9	23,1±2,5	8,5
LNEi	61,4±0,5		22,7±0,4	8,3
SPBu	60,2±2,9	0,8	21,4±1,7	8,2
SPEi	57,4±2,9		22,6±1,7	8,3
<b>Altbestände</b>				
LTBu	169,2±39,5	0,5	21,9±3,4	5,8
LTEi	167,6±5,5		21,8±2,3	6,0
ATBu	124,6±13,5	0,7	19,6±4,2	5,1
ATEi	107,5±1,7		20,0±1,4	4,7
SNBu	94,6±6,8	0,7	30,1±1,0	7,8
SNEi	97,0±6,0		27,7±0,8	8,0
SSBu	127,6±0,9	0,8	20,6±3,0	4,6
SSEi	128,0±7,8		20,9±1,3	5,1

Die Höhenzuwächse um das Jahr 2003 wurden anhand der Triebbasisnarben zunächst im Feld nach der Fällung der Bäume ermittelt. Aufgrund der Tatsache, dass v.a. die Eiche auch an der Basis von Johannistrieben Triebbasisnarben ausbildet (RoLoFF 2001) wurde der Wipfeltrieb aller Untersuchungsbäume im Labor genauer analysiert. Dazu wurde ober- und unterhalb der sichtbaren Triebbasisnarben der Trieb abgeschnitten und die

Anzahl der Jahrringe auf den präparierten Querschnittsflächen unter dem Stereomikroskop ausgewertet (vgl. hierzu: DAMMANN ET AL. 2009). Nur Triebbasisnarben die ober- und unterhalb unterschiedliche Jahrringanzahlen aufwiesen wurden als „echte Triebbasisnarben“ angesprochen und deren vertikale Lage im Wipfeltrieb zur Bestimmung des jährlichen Höhenzuwachses herangezogen. Insgesamt konnten für den Zeitraum 2003 bis 2007 die jährlichen Höhenzuwächse aller Untersuchungsbäume bei den Jungbestandsbäume (n = 40) rekonstruiert werden. Für den Zeitraum 2001 bis 2002, sowie 2008 bis 2010 wurden zwischen 32 und 38 Höhenzuwächse/Jahr anhand der Triebbasisnarben rekonstruiert. Fehlende Rekonstruktionen sind auf bei der Fällung abgebrochene Wipfeltriebe oder, bei länger zurück liegenden Jahren, auf nicht mehr erkennbare Triebbasisnarben zurückzuführen.

Um die jährlichen Höhenzuwächse um das Jahr 1976 möglichst genau ermitteln zu können, wurden im engmaschigen Abstand (in der Regel 30 cm) Kronenscheiben aus dem Wipfeltrieb entnommen. Diese Kronenscheiben wurden im Labor präpariert und die Anzahl der Jahrringe mittels halbautomatischer Bildanalyse bestimmt. Die jährlichen Höhenzuwächse wurden anhand der auf den Kronenscheiben vorhandenen Jahrringe ermittelt, wobei die Lage der sogenannten „hidden tips“ (Ende des Jahrestriebs im Zentrum der Kronenscheibe, vgl. KARIUKI 2002) anschließend über die Stammanalyse mit der von CARMEAN (1972) beschriebenen Methode näherungsweise bestimmt wurden. Dabei wird bei einem Jahr Unterschied zwischen den entnommenen Scheiben die Mitte der Sektionslänge (15 cm) als Ende des Jahrestriebs festgelegt. Für den Zeitraum 1972 bis 1981 war bei den Jungbestandsbäumen im Mittel an 30 (von 40) Bäumen/Jahr das jeweilige Jahr auf einer entnommenen Kronenscheibe als innerster Jahrring vorhanden. Bei den wenigen Untersuchungsbäume bei denen einzelne Jahre im genannten Zeitraum nicht auf einer entnommenen Kronenscheiben abgebildet waren, wurde das entsprechende jährliche Höhenwachstum mittels Stammanalyse interpoliert.

Zur Verdeutlichung der Höhenwachstumstrends wurden die Wachstumskurven zunächst einzelbaumweise mit der Trendfunktion von SLOBODA (1971) modelliert.

$$y_t = 65^\gamma * \left( \frac{H_t}{65^\gamma} \right) \exp \left( \left( \frac{\beta}{(\alpha-1)^{\alpha-1}} \right)^t - \left( \frac{\beta}{(\alpha-1)^{\alpha-1}} \right)^{t_0} \right)$$

In diesem Modell wird die Entwicklung der Höhe ( $y_t$ ) eines Baumes entlang einer jährlichen Zeitachse (t) anhand eines Einhängpunktes bestimmt. Als Einhängpunkt wird die Höhe ( $H_t$ ) zu einem bestimmten Bezugsalter (Alter in Jahren,  $A_t$ ), und damit die Höhenbontität, herangezogen. ALBRECHT et al. (2012) haben anhand baden-württembergischer Versuchsflächendaten das Sloboda-Modell bereits für verschiedene Baumarten parametrisiert. Die auf diese Weise für Buche und Traubeneiche ermittelten Modellkoeffizienten ergaben für die Untersuchungsbäume der vorliegenden Studie jedoch eine unzureichende Anpassung, weshalb für die Untersuchungsbäume die Trendfunktion einzelbaumweise mittels nicht-linearer Regression (Funktion NLS in R, Version: 2.15.3, R CORE TEAM 2013) angepasst wurde. Um die Modelle an möglichst lange Datenreihen anzupassen wurde als Einhängpunkt jeweils das (in Stockhöhe ermittelte) Alter zum Einschlagszeitpunkt des Baumes und die in diesem Alter erreichte Höhe als Einhängpunkt genutzt.

Die einzelbaumweise modellierte Kurve stellt den geglätteten Höhenwachstumsverlauf dar und kann als „normale“ Höhenwachstumskurve bezeichnet werden. Abweichungen zwischen dem modellierten und dem tatsächlichen Höhenwachstumsverlauf sind auf Störungen zurückzuführen und können mit dem Quotient  $H_{Index}$  dargestellt werden.

$$H_{Index} = \frac{H_t}{y_t}$$

$H_t$  steht hier für die beobachtete Höhe zum Zeitpunkt t,  $y_t$  für die modellierte Höhe.

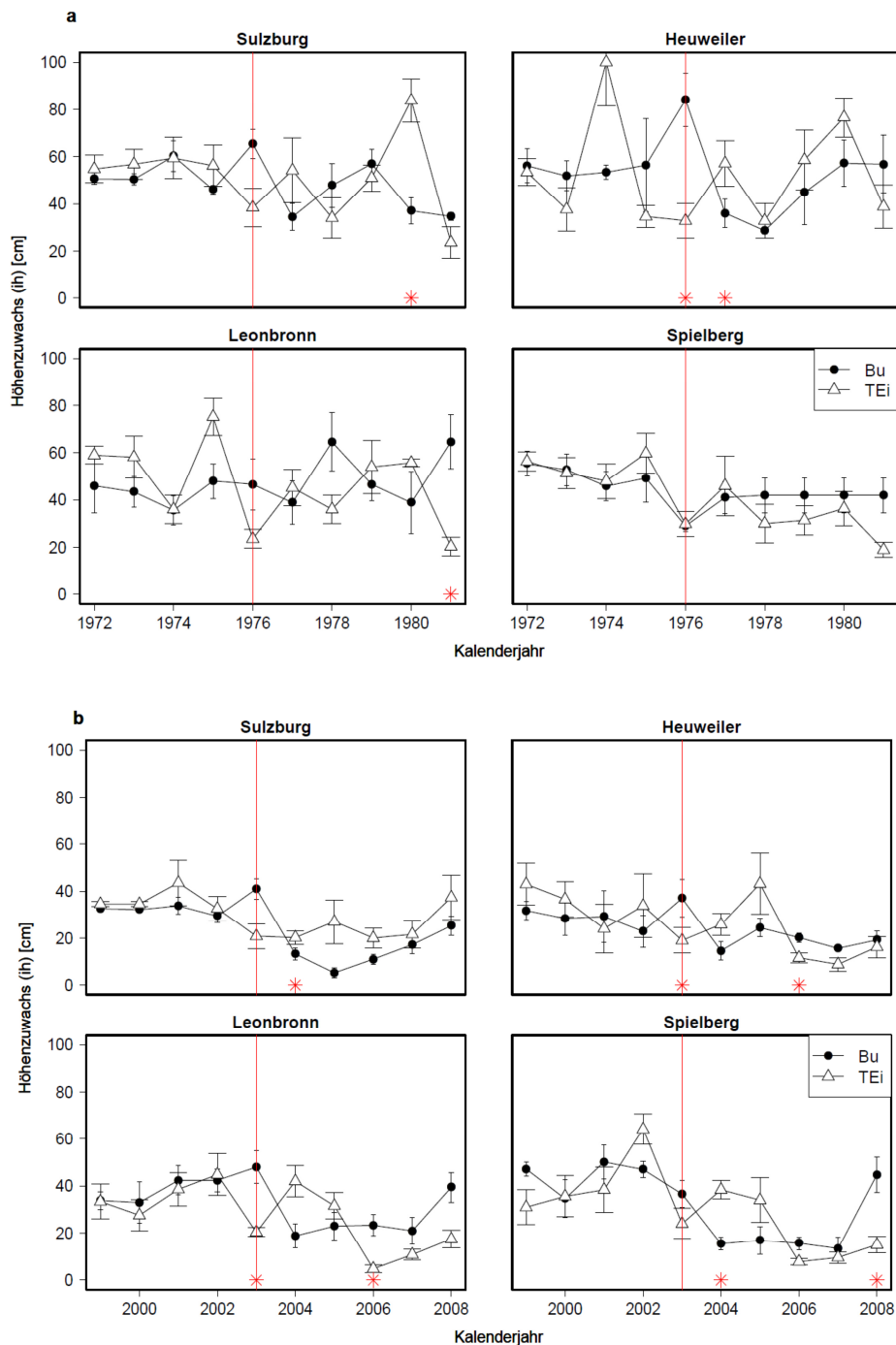
Höhenzuwachsdifferenzen zwischen den Baumarten wurden mit dem paarweisen t-Test (Paardifferenztest) auf Signifikanz geprüft. Zum Test der Abweichung des mittleren Höhenwachstumsquotienten  $H_{Index}$  von 1,0 wurde ein Einstichproben-t-Test durchgeführt.

## ERGEBNISSE ZUM HÖHENZUWACHS

Es zeigt sich, dass die rekonstruierten jährlichen Höhenzuwächse selbst innerhalb derselben Baumart an einem Standort sehr heterogen sein können. So schwankt die mittlere Interserienkorrelation der im Detail analysierten 20 Jahre (1972 bis 1981 und 1999 bis 2008) für die fünf Bäume zwischen 0,18 (Buchen am Standort Leonbronn) und 0,75 (Buchen am Standort Sulzburg) und liegt im Mittel der acht Kollektive (vier Höhenzuwachsreihen der Buchen und vier der Eichen) bei 0,49. Nur eine mittlere Interserienkorrelation (die der Buchen von Sulzburg) ist statistisch signifikant ( $p < 0,05$ ). Im Vergleich dazu liegt die mittleren Interserienkorrelation der Radialzuwächse im

selben Zeitraum für die acht Kollektive bei 0,57, wobei hier drei mittleren Interserienkorrelationen statistisch signifikant sind ( $p < 0,05$ ).

Es sind die folgenden Muster in den Höhenzuwächsen zu erkennen. Der Höhenzuwachs beider Baumarten lag um das Jahr 1976 (im Mittel waren die Bäume damals 27 Jahre alt) auf einem deutlich höheren Niveau, als um das Jahr 2003 als die Bäume im Schnitt 54 Jahre alt waren (vgl. Abb. 1a und b). Auch deutliche Unterschiede zwischen den Baumarten fallen auf. So erreichen die Buchen über alle vier Standorte hinweg im Trockenjahr 1976 den absolut höchsten mittleren jährlichen Höhenzuwachs des Betrachtungszeitraums (1972-1981) von  $56,3 \pm 31,2$  cm (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung). Auch das Trockenjahr 2003 fällt bei den Buchen im Betrachtungszeitraum 1999 bis 2008 mit einem ungewöhnlich hohen Wert von  $40,6 \pm 14,0$  cm auf. Die Traubeneichen erreichen dagegen 1976 im Mittel über alle Standorte lediglich Werte von  $31,2 \pm 14,3$  cm und 2003 von  $21,1 \pm 10,5$  cm.

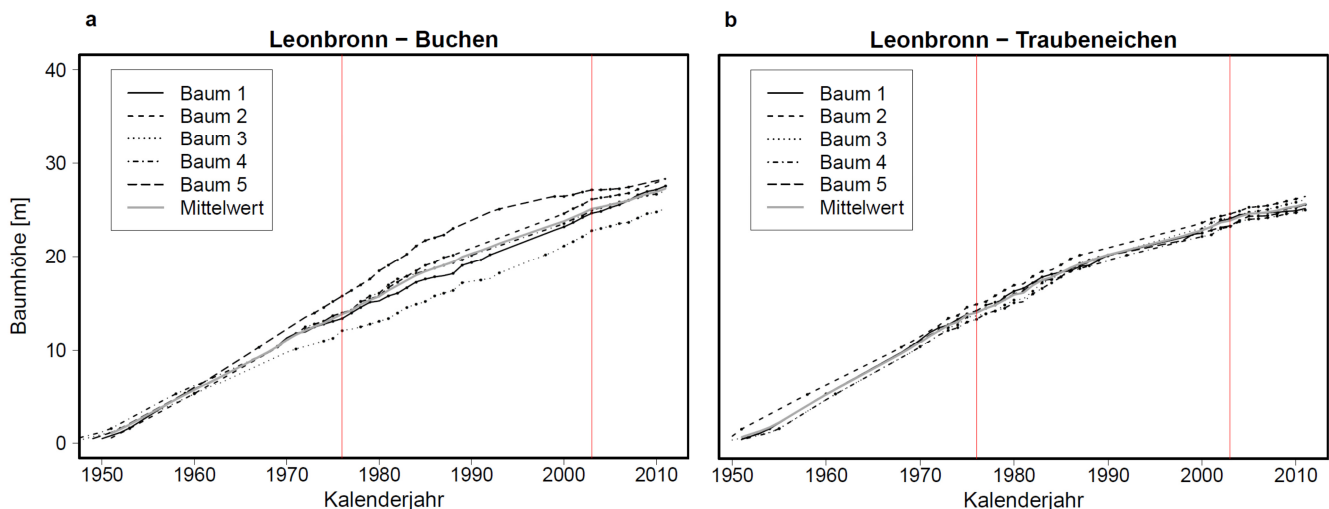


**Abb. 1:** Mittlere jährliche Höhenzuwächse von Buche (Bu) und Traubeneiche (TEi) um die Trockenjahre 1976 (a - oben) und 2003 (b - unten). Die Fehlerbalken zeigen den Bereich des Standardfehlers (breitere Enden bei den Fehlerbalken der TEi). Signifikante Unterschiede zwischen Bu und TEi in einzelnen Jahren ( $p$ -Werte  $< 0,05$ ) sind mit Sternchen gekennzeichnet.

In den drei Trockenfolgejahren (1977 bis 1979) erreichen die Buchen im Mittel  $43,6 \pm 19,1$  cm die Traubeneichen liegen mit  $44,2 \pm 21,9$  cm fast auf demselben Niveau. In den Trockenfolgejahren 2004 bis 2006 leisten die Buchen einen mittleren Höhenzuwachs von  $16,8 \pm 9,5$  cm, die Traubeneichen dagegen  $25,5 \pm 18,0$  cm. Für beide Trockenjahre gilt, dass die Buchen im Schwarzwald im Trockenjahr einen ungewöhnlich starken Höhenzuwachs zeigen, im unmittelbaren Trockenfolgejahr der Höhenzuwachs dagegen zurückgeht. Die Traubeneichen im Schwarzwald zeigen dagegen in den beiden Trockenjahren 1976 und 2003 einen verhältnismäßig niedrigen Höhenzuwachs und im unmittelbaren Trockenfolgejahr - im Gegensatz zur Buche - keine Wachstumsrückgänge und damit keine erkennbare Stressreaktion. Sie liegen deshalb bei einer Betrachtung der drei Trockenfolgejahre (Stress- und Erholungsreaktion) geringfügig über den Buchen. Die Zuwachsverläufe am trockensten Standort (Südhang im Stromberg: Spielberg) weichen von diesem Muster ab. Hier verlaufen die Mittelwertkurven der beiden Baumarten um das Jahr 1976 auffällig synchron. Nach 2003 zeigt sich in Spielberg ebenso wie in Leonbronn (Nordhang im Stromberg) jedoch wieder ein ähnliches Muster wie bei den Beständen im Schwarzwald (hohe Zuwächse der Buche, niedrige bei der Traubeneiche im Trockenjahr, umgekehrte Verhältnisse im Trockenfolgejahr). Die Höhenzuwachsunterschiede zwischen den Baumarten sind allerdings nur im Einzelfall signifikant ( $p$ -Werte unter 0,05, Sternchen in Abb. 1a und b).

### ERGEBNISSE ZUM HÖHENWACHSTUM

Die Analyse der Höhenwachstumskurven (Abb. 2, Beispiel für Leonbronn) zeigt, dass - obwohl ausschließlich vorherrschende und nahezu gleich alte Bäume (vgl. Tab. 1) ausgewählt wurden - vor allem die Buchen unterschiedliche Höhenwachstumsverläufe aufweisen. So betrug bei den Buchen in Leonbronn der Höhenunterschied zwischen Baum 3 und Baum 5 im Jahr 1990 beispielsweise mehr als 6,5 m - 2010 betrug dieser Unterschied nur noch etwas mehr als 2 m.



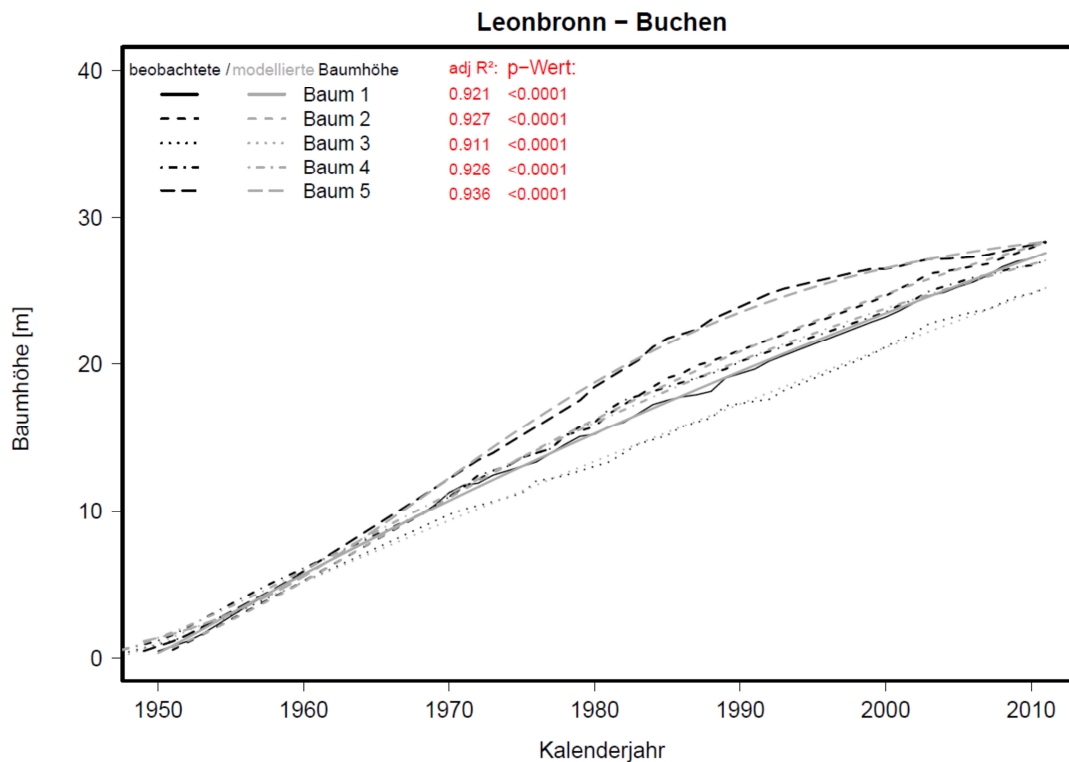
**Abb. 2:** Höhenwachstumsgang der Einzelbäume am Standort Leonbronn (Nordhang - Stromberg), links (a) die Buchen, rechts (b) die Traubeneichen. Anhand von Triebbasisnarben oder Kronenscheiben nachgewiesene Höhenzuwächse (siehe Text) sind mit schwarzen Punkten auf der jeweiligen Wachstumskurve gekennzeichnet.

Beispielhaft für die Buchen am Standort Leonbronn zeigt Abb. 3 die sehr gute Übereinstimmung zwischen den modellierten Höhenwachstumskurven und den Messwerten. Die hohe Anpassungsgüte der einzelbaumweise angepassten Modelle wird durch die hohen Bestimmtheitsmaße bestätigt, welches für alle 40 Untersuchungsbäume (nur Jungbestände) im Mittel bei 0,919 liegt (min:0,895, max: 0,946,  $p < 0,0001$ ).

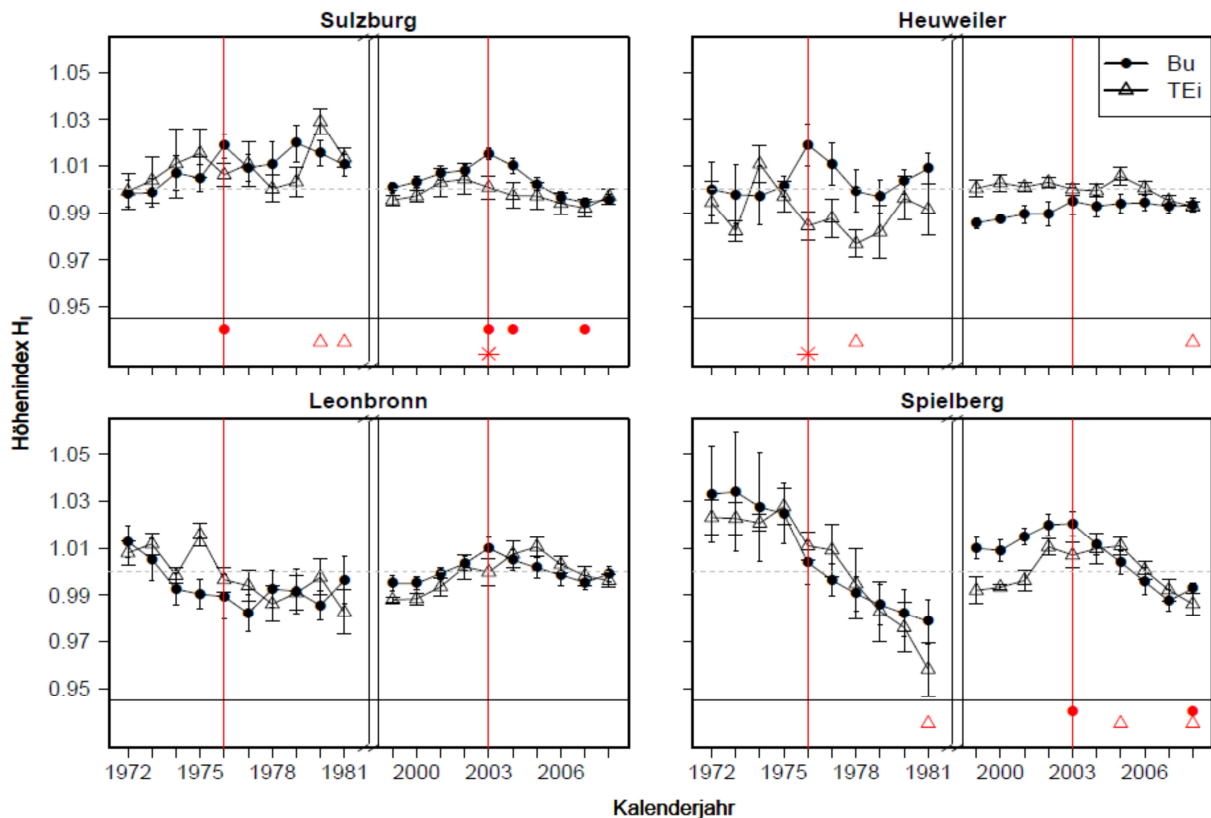
Die berechneten Quotienten aus beobachteter und modellierter Höhe sind in einem Zeitfenster von zehn Jahren um die Trockenjahre in Abb. 4 dargestellt. Für die beiden Standorte am Westabfall des Schwarzwaldes (Sulzburg und Heuweiler) und für den Nordhang am Stromberg (Leonbronn) ist - mit Ausnahme der Traubeneichen am Standort Heuweiler nach 1976 - nach den Trockenjahren 1976 und 2003 kein deutliches Absinken des Höhenzuwachses im Vergleich zur Referenzkurve erkennbar. Dagegen ist am Standort Spielberg (Südhang am Stromberg) nach dem Trockenjahr 1976 und auch nach 2003 eine deutliche Reduktion der Höhenindices beider Baumarten erkennbar.

## DISKUSSION VON MATERIAL UND METHODEN

Die ausgewählten Jungbestände bilden den gewünschten Wasserhaushaltsgradienten ab, liegen allerdings bezogen auf das Verbreitungsgebiet von Buche und Traubeneiche in Mitteleuropa in einem mittleren Bereich. Nach der Klimahülle von KÖLLING (2007) kommt die Buche in einem Bereich von ca. 475 bis ca. 1300 mm durchschnittlichem Jahresniederschlag und 3,5 bis 13,5 °C Jahresdurchschnittstemperatur vor. Traubeneiche ist in einem Bereich von ca. 450 bis 1300 mm Jahresniederschlag und 4 bis 14 °C Jahresdurchschnittstemperatur verbreitet. Die ausgewählten Bestände befinden sich also weit von der Trockenheitsgrenze der jeweiligen Baumart entfernt, zumindest die Südhänge können jedoch aus heutiger forstlicher Sicht als für den Anbau der Traubeneiche sehr gut geeignete Standorte bezeichnet werden.



**Abb. 3:** Gemessener (schwarz) und einzelbaumweise modellierter (grau) Höhenwachstumsgang der untersuchten Buchen am Standort Leonbronn (Nordhang - Stromberg).



**Abb. 4:** Ausschnitt des zeitlichen Verlaufs der mittleren Quotienten aus beobachteten Höhen zu modellierten Höhen von Buche (Bu) und Traubeneiche (TEi). Die Fehlerbalken zeigen den Bereich des Standardfehlers (breitere Enden bei den Fehlerbalken der TEi). Ergebnisse des Signifikanztests ( $p$ -Werte  $< 0,05$ ) in bzw. nach den Trockenjahren sind für Bu mit Kreisen für TEi mit Dreiecken dargestellt. Signifikante Unterschiede zwischen Bu und TEi im und nach den Trockenjahren sind mit Sternchen gekennzeichnet.

Die im Wald angesprochenen Triebbasisnarben wurden im Labor anhand der Anzahl der an den Querschnitten ermittelten Jahrringe nachkontrolliert. Sowohl bei den Buchen als auch bei den Traubeneichen traten Abweichungen zu den Felderhebungen auf. Diese sind entweder auf im Feld übersehene Triebbasisnarben oder auf angesprochene, „unechte“ Triebbasisnarben zurückzuführen. Unechte Triebbasisnarben können durch Veränderungen der Rindenstruktur entstehen, die von Johannistrieben, Triebverletzungen oder -abbrüchen, Verzweigungen oder anderen Einflüssen herrühren. Diese unechten Triebbasisnarben sind äußerlich kaum von „echten“ Triebbasisnarben zu unterscheiden. Da solche Fehlinterpretationen im Feld zu einer Veränderung der gesamten Messkette führen, hat sich die Nachkontrolle im Labor als absolut notwendig und zielführend erwiesen.

Der Vergleich der Höhenzuwächse nach dem Trockenjahr 2003 und nach dem Trockenjahr 1976 war nur möglich aufgrund der engmaschigen Entnahme der Kronenscheiben. Spaltversuche entlang des Marks waren ebenso wenig erfolgreich wie Analysen mittels eines Computer-Tomographen (SAUTER ET AL. 2013). Die Vermessung/Auszählung der Jahrringe an den Kronenscheiben mittels halbautomatischer Bildanalyse hat sich dagegen bewährt. Da für diese Fragestellung eine Vermessung der Jahrringe nicht notwendig erscheint, könnte das manuelle Auszählen als ausreichend angesehen werden. Gerade bei den Buchenscheiben der trockenen Standorte hat sich eine Dokumentation und das parallel zum Messen erfolgte Cross-Dating der Scheiben jedoch als sinnvoll erwiesen, um die Jahrringanzahl sicher und eindeutig bestimmen zu können. Bezüglich der Abgrenzung des innersten Jahrrings vom Mark bei der Traubeneiche mussten spezielle Erhebungen vorgeschaltet werden (vgl. GEBHART 2012).

## DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die Höhenwachstumsgänge der 5 ausgewählten (vor-)herrschenden Bäume pro Baumart und Standort zeigen insgesamt eine grosse Variabilität. Damit stellt sich die grundsätzliche Frage, ob aufgrund der irregulären Schwankungen im jährlichen Höhenzuwachs überhaupt Rückschlüsse auf Witterungs- oder Klimaeffekte möglich



sind. Abhängigkeiten des Höhenzuwaches von den Witterungs- und Wachstumsverhältnissen des Vor- oder gar Vorvorjahres (sogenannte Lag-Effekte) erschweren die Interpretation der Daten zusätzlich.

Die Analyse der jährlichen Höhenzuwächse hat folgende Ergebnisse erbracht. Die jährlichen Höhenzuwachsschwankungen bei beiden Baumarten sind auf den besser wasserversorgten Standorten (beide Standorte im Schwarzwald, sowie Nordhang am Stromberg: Leonbronn) höher, als auf dem trockenen Standort (Spielberg). An diesem Standort zeigen Buchen und Traubeneichen überraschenderweise die größte Ähnlichkeit im Wachstumsverlauf. Während die Buche im Trockenjahr, zumindest auf den gut wasserversorgten Standorten im Schwarzwald, einen überdurchschnittlichen Höhenzuwachs zeigt (Abb. 1a und 1b, oben), ist dies bei den Traubeneichen nicht festzustellen.

Zum jährlichen Verlauf des Triebblängenwachstums existieren, aufgrund der messtechnischen Schwierigkeiten in größerer Höhe, kaum Untersuchungen die über das Alter von ca. 15 Jahren bei den untersuchten Individuen hinausgehen. Für Buche und Eiche bieten die Untersuchungen von BURGER (1926) und SPÄTH (1912) an Jungpflanzen bei Zürich und Berlin die detailliertesten Anhaltspunkte. Der erste Triebblängen-Wachstumsschub findet bei jungen Buchen demnach von Anfang Mai bis längstens Mitte Juni statt. Der zweite Wachstumsschub (Johannistrieb) erfolgt von Ende Juni bis Mitte Juli. Junge Eichen zeigten an denselben Standorten einen ersten Wachstumsschub zwischen der zweiten und der vierten Maiwoche, sowie einen zweiten Schub in den ersten beiden Juliwochen (SPÄTH) oder in den letzten beiden Juliwochen (BURGER). Allerdings ist eine Übertragung des jährlichen Höhenwachstumsverhaltens von Jungpflanzen auf ältere Bäume kaum möglich (WAREING, 1956). Mehrere Autoren gehen von einer kürzeren jährlichen Periode des Triebblängenwachstums bei älteren Bäumen im Vergleich zu den Jungpflanzen aus (KOZLOWSKI, 1991; BORCHERT, 1976; WAREING, 1956 für *Robinia pseudoacacia* sowie FORWARD UND NOLAN, 1964 für *Pinus resinosa*). REICH (1980) stellt dagegen in seiner Untersuchung an Amerikanischer Weißeiche (*Quercus alba*) eine kürzere jährliche Triebblängen-Wachstumsperiode bei Jungpflanzen im Vergleich zu etwas älteren Bäumen fest. Unumstritten scheint in der wissenschaftlichen Literatur jedoch die Abhängigkeit des Triebblängenwachstums vieler Baumarten von den im Vorjahr eingelagerten Reservestoffen zu sein. So weisen z.B. ZAHNER und STAGE schon 1966 den Einfluß von Wassermangel im Vorjahr auf das Höhenwachstum von *Pinus resinosa* sowie MAKKONEN-SPIECKER UND EVERS (1993) von Fichten nach und KOZLOWSKI (1991) misst der Temperatur des Vorjahres für das Höhenwachstum vieler Baumarten der gemäßigten Klimazone eine generelle Bedeutung bei. Speziell für das Wipfelwachstum von Altbuchen bei Göttingen zeigt GRUBER (2001) den positiven Einfluß der Niederschläge in der Vegetationszeit des Vor- und Vorvorjahres auf. Die letztgenannten Zusammenhänge verdeutlichen, warum erst im Trockenfolgejahr eine Reaktion im Höhenzuwachs erwartet werden kann. Beim vorgestellten Datenmaterial zeigt sich diese Reaktion jedoch ausschließlich bei den Buchen, nicht jedoch bei den untersuchten Traubeneichen. Der beobachtete überdurchschnittliche Höhenzuwachs der Buchen in den Trockenjahren lässt vermuten, dass die über den Winter gut gefüllten Bodenwasservorräte ein ungehindertes Höhenwachstum erlauben und evt. die überdurchschnittlichen Temperaturen im Frühjahr der Trockenjahre das Triebblängenwachstum begünstigen. Erste Auswertungen der DWD-Grid-Daten zeigen, dass über alle vier Standorte hinweg die Temperaturen in den Monaten Mai bis Juli im Jahr 1976 etwa 12% und im Jahr 2003 sogar ca. 19% über dem langjährigen Mittel (1901-2010) lagen. Weitere Analysen hierzu werden in Verbindung mit Bodenwasserhaushaltsmodellen noch durchgeführt.

Die Erholungsreaktion der Buchen im Schwarzwald setzt im zweiten, spätestens im dritten Jahr nach dem Trockenjahr ein, wobei die Überlagerung der Erholungsreaktion von den zeitgleichen Witterungseinflüssen während der Triebstreckungsphase bislang nicht untersucht wurde. Die jährlichen Schwankungen im Höhenzuwachs der Traubeneichen lassen dagegen kaum Rückschlüsse auf witterungsbedingte Stress- oder Erholungsreaktionen zu.

Der Verlauf der mittleren und auch der einzelbaumweisen Wachstumskurven lässt keinen Einbruch nach den Trockenjahren 1976 oder 2003 erkennen. Zur Darstellung periodischer Zuwachsveränderungen wurde ein „normaler“, baumindividueller Höhenwachstumsgang modelliert. Dieser normale Höhenwachstumsgang entspricht dem gestreckten mittleren Höhenwachstumsverlauf. Mit der anschließenden Quotientenbildung lassen sich Abweichungen des tatsächlichen Höhenwachstums von der geglätteten Kurve darstellen. Diese Vorgehensweise hat den Vorteil, dass baumindividuelle Höhenwachstumsverläufe berücksichtigt, und nicht bereits durch eine Mittelwertbildung (z.B. indem eine Höhenwachstumskurve für das Kollektiv der fünf Bäume pro Baumart und Standort erstellt wird) verwischt werden. Allerdings zeigen auch die Quotienten der Einzelbäume (Daten nicht gezeitigt) eine erhebliche Bandbreite.

Die Hypothese, dass das Höhenwachstum der Buchen unter den Trockenepisoden in den Jahren 1976 und 2003 stärker gelitten hat, als dasjenige der Traubeneichen kann für die untersuchten Mischbestände nicht bestätigt werden – im Gegenteil, in zwei Fällen (Heuweiler und Spielberg nach 1976) scheint die Traubeneiche sogar mehr

unter den Folgen eines Trockenjahres gelitten zu haben als die Buche. Vergleichende Untersuchungen des Dickenwachstums zwischen beiden Baumarten in Rein- und Mischbeständen kommen zu anderen Ergebnissen. So zeigen PRETZSCH ET AL. (2013) für *Reinbestände*, dass die Buche mit einem deutlicheren Rückgang des Grundflächenzuwachses im Trockenjahr 1976 reagiert, als die Eiche (geringere Widerstandsfähigkeit, d.h. Resistenz der Buche). Die Zuwachsreaktion der Buche nach dem Trockenjahr (Betrachtungszeitraum 3 Jahre, d.h. 1977 bis 1979) zeigt allerdings auch eine höhere Belastbarkeit (Resilienz: Zuwachs nach dem Trockenjahr im Verhältnis zum Zuwachs vor dem Trockenjahr) der Buche gegenüber der Eiche in Reinbeständen. Die insgesamt höhere Sensitivität der Buche im Vergleich zur Eiche beschreibt auch BONN (2000). Im Vergleich zu Reinbeständen zeige die Buche in *Mischbeständen* und besonders in Bu-Ei-Mischbeständen laut PRETZSCH ET AL. (2013) sowohl einen geringeren Zuwachseinbruch im Trockenjahr (höhere Resistenz) als auch eine deutlich höhere Resilienz. Diese Vorteile für die Buche gingen nicht auf Kosten der beigemischten Eiche. Dadurch sollten Unterschiede in der gesamten Trockenheitsreaktion zwischen den beiden Baumarten auch in Mischbeständen deutlich bleiben. Diese sind in der hier vorgelegten Untersuchung zum Höhenwachstum allerdings wenig ausgeprägt, bzw. lassen sich aufgrund der Heterogenität der Daten nicht nachweisen. Eine Erklärung für die geringen Unterschiede zwischen Traubeneiche und Buche im vorliegenden Material, könnte in der Tatsache begründet sein, dass für diese Untersuchung leicht durchwurzelbare Standorte ohne stauenden Horizont ausgewählt wurden auf denen beiden Baumarten den Boden in ähnlicher Weise erschließen.

## ZUSAMMENFASSUNG

In vier Jungbeständen in Baden-Württemberg wurde das Höhenwachstum von einzelbaumweise gemischten Buchen und Traubeneichen untersucht. Dabei wurde die jährliche Zuwachsreaktion nach den Trockenjahren 1976 und 2003 analysiert. Der jährliche Höhenzuwachs der Buchen unterscheidet sich an den besser wasserversorgten Standorten teilweise deutlich vom Höhenzuwachs der Traubeneichen. Während die Buchen im Trockenjahr einen überdurchschnittlichen Zuwachs und eine ausgeprägte Stressreaktion in den darauffolgenden ein bis zwei Jahren zeigen, kann von den jährlichen Höhenzuwächsen der Traubeneichen keine Reaktion auf das Trockenjahr abgelesen werden. Am trockensten Standort zeigen die Höhenzuwachsverläufe der beiden Baumarten, vor allem nach dem Trockenjahr 1976, große Ähnlichkeiten. Nur an diesem Standort kann anhand des Vergleichs von einzelbaumweise modellierten mit beobachteten Wachstumskurven eine deutliche, über mehrere Jahre anhaltende Reaktion auf die Trockenjahre gezeigt werden, wobei die Unterschiede zwischen den beiden Baumarten gering sind.

## SUMMARY

Drought induced changes in tree height growth: Do common beech and sessile oak respond differently? In four young stands in Baden-Württemberg, the height growth of beech and sessile oak in a single tree admixture was investigated. The annual height growth response was analyzed after the years 1976 and 2003 with episodic droughts. The annual height increment of beech at the more mesic sites differs in part significantly from the height increment of sessile oak. While beech in the drought year shows an above average increment and a pronounced stress response in the following one to two years, no reaction to the drought year can be concluded from the annual height increment of sessile oak. At the driest site the height increment curves of the two tree species show the greatest similarities, especially after the drought year 1976. Only for this site and based on the comparison of individual-tree growth curves and modeled growth curves a pronounced response to the drought can be shown. However the differences between the two species remain at a low level.

## DANKSAGUNG

Wir danken der Landesforstverwaltung Baden-Württemberg (ForstBW) für die Überlassung von Forsteinrichtungs- und standortkundlichen Daten aus dem Staatswald. Den Kollegen vor Ort in den Landkreisen Breisgau-Hochschwarzwald und Heilbronn, sowie im Enz- und Ortenaukreis sei für die Unterstützung bei der Probenentnahme gedankt, ebenso den studentischen Hilfskräften. Diese Untersuchung ist Teil eines umfassenderen Forschungsvorhabens an der Professur für Waldwachstum und wird ermöglicht durch die temporäre Versetzung von Forstrat Arno Mattes an die Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg und die Unterstützung des Vorhabens durch die Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg.

## LITERATURVERZEICHNIS

- ALBRECHT, A.; KOHNLE, U.; NAGEL, J. (2012): Parametrisierung und Evaluierung von BWinPro für Baden-Württemberg anhand waldwachstumskundlicher Versuchsflächendaten. Freiburger Forstliche Forschung (51)
- BONN, S. (2000): Konkurrenzdynamik in Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen durch Klimaänderungen. In: *Allg. Forst- und Jagdztg.* 171 (5 - 6), S. 81–88.
- BORCHERT, R. (1976): Differences in shoot growth patterns between juvenile and adult trees and their interpretation based on systems analysis of trees. In: *Acta horticulturae* 56, S. 123–130.
- BÖSCH, B. (2002): Neue Bonitierungs- und Zuwachshilfen. In: Wissenstransfer in Praxis und Gesellschaft. FVA-Forschungstage 5. - 6. Juli 2001: Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, S. 266–276.
- BURGER, H. (1926): Untersuchungen über das Höhenwachstum verschiedener Holzarten. In: *Mitteilungen der Schweizerischen Centralanstalt für das forstliche Versuchswesen* IXV. Band, S. 29–158.
- CARMEAN, W. (1972): Site Index Curves for Upland Oaks in the Central States. In: *Forest Science* 18, S. 109–120.
- CAVIN, L.; MOUNTFORD, E. P.; PETERKEN, G. F.; JUMP, A. S. (2013): Extreme drought alters competitive dominance within and between tree species in a mixed forest stand. In: *Funct Ecol*, S. n/a.
- DAMMANN I.; KUHR, M.; FRIEDHOFF, T.; PAAR, U.; EICHORN, J. (2009): Methoden zur Vermessung der Triebblängen von Buchen und Eichen. In: *Forst und Holz* 64 (10), S. 26–31.
- ELLENBERG, H.; LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 203 Tab.n. 6. Aufl. Stuttgart: Ulmer (8104).
- FORWARD, D. F.; NOLAN, N. J. (1964): Growth and morphogenesis in the canadian forest species. VII: Progress and controll of longitudinal growth of branches in *Pinus resinosa* Ait. In: *Can. J. Bot.* 42 (7), S. 923–950.
- GEBHART, S. (2012): Abgrenzung des Marks vom innersten Jahrring bei der Eiche. Ausarbeitung eines aktuellen Themas am Institut für Waldwachstum, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften.
- GRUBER, F. (2001): Wipfelwachstum von Altbuchen (*Fagus sylvatica* (L.) auf einem Kalkstandort (Göttingen/Södderich) in Abhängigkeit von der Witterung. II. Steuerung des Zuwachses durch die Witterung. In: *Allg. Forst- und Jagdztg.* 172 (11), S. 193–202.
- GÜNTHER, M. (1954): Untersuchungen über das Ertragsvermögen der Hauptholzarten im Bereich verschiedener Standortseinheiten des württembergischen Neckarlandes. Wissenschaftliche Abhandlung zur Erlangung des Doktorgrades der Staatwirtschaftlichen Fakultät der Ludwig- Maximilians-Universität zu München.
- HAYWOOD, A. (2002): Growth of advanced European beech trees in the transformation phase in the southern Black Forest. Inaugural-Dissertation. Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg im Breisgau, Germany. Institut für Waldwachstum.
- JUMP, A. S.; HUNT, J. M.; PEÑUELAS, J. (2006): Rapid climate change-related growth decline at the southern range edge of *Fagus sylvatica*. In: *Global Change Biology* 12 (11), S. 2163–2174.
- JÜTTNER, O. (1975): Ertragstabeln für Eichen. In: Reinhard Schober (Hg.): Ertragstabeln wichtiger Baumarten. bei verschiedener Durchforstung. Frankfurt am Main: Sauerländer, S. 12–25.
- KARIUKI, M. (2002): Height estimation in complete stem analysis using annual radial growth measurements. In: *Forestry* 75 (1), S. 63–74. Online verfügbar unter <http://forestry.oxfordjournals.org/content/75/1/63.abstract>.
- KÖLLING, C. (2007): Klimahüllen für 27 Waldbaumarten. In: *AFZ/Der Wald* (23), S. 1242–1245.
- KOZŁOWSKI, T. T.; KRAMER, P. J.; PALLARDY, S. G. (1991): *The Physiological Ecology of Woody Plants*. San Diego: Academic Press.
- KRAFT, G. (1884): Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hannover: Klindworth's Verlag.
- LEUSCHNER, C. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. In: *Ber. d. Reinh.-Tüxen Ges.* (10), S. 5–18.
- MAKKONEN-SPIECKER, K.; EVERS, F. H. (1993): Untersuchungen zur Reaktionsweise junger Klonfichten (*Picea abies* (L.) Karst.) auf Trockenstreß und Magnesiummangel. 8 Tab.n. Karlsruhe (Projekt Europäisches Forschungszentrum für Maßnahmen zur Luftreinhaltung, KfK-PEF 114).
- MICHELOT, A.; BRÉDA, N.; DAMESIN, C.; DUFRÉNE, E. (2012): Differing growth responses to climatic variations and soil water deficits of *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris* in a temperate forest. In: *Forest Ecology and Management* 265 (0), S. 161–171.

- MLR - Ministerium für Ländlichen Raum, Ernährung Landwirtschaft und Forsten Baden-Württemberg (Hg.) (1993): HilfsTab.n für die Forsteinrichtung. Zusammengestellt für den Gebrauch in der Landesforstverwaltung. Landesforstverwaltung Baden-Württemberg. Stuttgart.
- MITSCHERLICH, G. (1970): Wald, Wachstum und Umwelt - Erster Band. Eine Einführung in die Ökologischen Grundlagen des Waldwachstums. 3 Bände. Frankfurt a.M.: Sauerländer.
- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche, A. Textband. Unter Mitarbeit von Theo Müller, Erich Oberdorfer und Paul Seibert. 2. Aufl. Stuttgart: Fischer.
- PRETZSCH, H.; BIELAK, K.; BLOCK, J.; BRUCHWALD, A.; DIELER, J.; EHRHART, H.-P. ET AL. (2013): Productivity of mixed versus pure stands of oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) along an ecological gradient. In: *Eur J Forest Res*, S. 1-18.
- PRETZSCH, H.; DIELER, J.; SEIFERT, T.; RÖTZER, T. (2012): Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in stands with different spatial mixing patterns. *Trees* 26 (4), S. 1343-1360.
- R CORE TEAM (2013): R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- REICH, P. B.; TESKEY, R. O.; JOHNSON, P. S.; HINCKLEY, T. M. (1980): Periodic Root and Shoot Growth in Oak. In: *Forest Science* 26 (4), S. 590–598.
- ROLOFF, A. (2001): Baumkronen. Verständnis und praktische Bedeutung eines komplexen Naturphänomens. Stuttgart: Ulmer.
- SAUTER, U. H.; STÄNGLE, S. M.; BRÜCHERT, F.; BREINIG, F. L. (2013): Forschung mit dem Computertomografen an der FVA. In: *FVA-einblick* 17, 01.04.2013 (1), S. 20–24.
- SCHOBBER, R. (1975): Ertragstabellen für Buche, 1967. In: Reinhard Schober (Hg.): Ertragstabellen wichtiger Baumarten. bei verschiedener Durchforstung. Frankfurt am Main: Sauerländer, S. 30–47.
- SLOBODA, B. (1971): Zur Darstellung von Wachstumsprozessen mit Hilfe von Differentialgleichungen erster Ordnung. Dissertationsschrift (Mitteilungen der Baden-Württembergischen Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt, 32).
- SPÄTH, H. L. (1912): Der Johannistrieb. Ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität und Jahresringbildung sommergrüner Holzgewächse. Berlin: Parey.
- VANCK, T.; SPIECKER H. (2004): Rekonstruktion der Kronenentwicklung von Mittelwaldbuchen. In: *Allg. Forst- und Jagdztg.* 175 (9), S. 182–188.
- WAREING, P. (1956): Photoperiodism in woody plants. In: *Plant. Physiol.* 7, S. 191–214.
- WEBER, P.; BUGMANN, H.; PLUESS, A. R.; WALTHERT, L.; RIGLING, A. (2013): Drought response and changing mean sensitivity of European beech close to the dry distribution limit. In: *Trees* 27 (1), S. 171-181.
- ZAHNER, R.; STAGE, A. R. (1966): A Procedure for Calculating Daily Moisture Stress and Its Utility in Regressions of Tree Growth on Weather. In: *Ecology* 47 (1), S. 64–74.