

Lichtverfügbarkeit, Baumwachstum und Nachhaltigkeit im Dauerwald auf Buchenstandorten

Martin Brüllhardt^{1,2}, Peter Rotach¹, Harald Bugmann²

¹ETH Zürich, Departement Umweltsystemwissenschaften, Gruppe Waldbau (CH)

²ETH Zürich, Departement Umweltsystemwissenschaften, Professur Waldökologie (CH)

Abstract

Die Lichtverfügbarkeit prägt die Verjüngungsdynamik in Wäldern auf Böden mit guter Wasser- und Nährstoffversorgung wesentlich. In der Dauerwaldbewirtschaftung wird die Verjüngung unter dem Schirm der Altbäume eingeleitet. In der Regel bleibt die Beschattung über einen längeren Zeitraum erhalten. Um die Wachstumsmuster unter diesen Verhältnissen auf Buchenstandorten hinsichtlich der Mischungsmöglichkeiten im Dauerwald besser zu quantifizieren, wurden Buchen (*Fagus sylvatica* L.) und Bergahorne (*Acer pseudoplatanus* L.) der Dicken- und Stangenholzklasse für das vorliegende Forschungsprojekt einer Stammscheibenanalyse unterzogen. Während sowohl Höhen- wie Durchmesserentwicklung beider Baumarten stark von der Lichtverfügbarkeit abhingen, hat sich gezeigt, dass der Höhenzuwachs der Buche bei Dichtstand grösser ist. Der Bergahorn profitierte von einer längeren Krone, die pflegerisch ausgebaut werden sollte, zeigte aber bereits bei kleinem Durchmesser mit zunehmendem Alter verringerte Höhenzuwächse. Im demografischen Gleichgewicht, das im Buchendauerwald bei einer Grundfläche von 21 bis 25 m² liegt, ist daher vor allem in kleinen Lücken (<270 m²) bei weniger als 10% der Freiland-Lichtverfügbarkeit der Aufwuchs des Bergahorns in die Kronenschicht stark infrage gestellt. Unter diesen Verhältnissen ist sein Anteil in der Verjüngung kleiner als 25%, und die Durchwuchszeit durch die ersten beiden Brusthöhendurchmesser-Klassen (1–8 cm BHD) beträgt durchschnittlich 51 Jahre. Um ein demografisches Gleichgewicht zu erhalten, sind in der BHD-Klasse 8–12 cm pro Hektare 90–120 Bäume anzustreben. Damit auch wesentliche Anteile von Bergahorn in der Mischung sichergestellt werden können, sollte dieser in Lücken von mindestens 400 m² verjüngt werden. Durch räumlich heterogene Eingriffe und gruppenweise Entnahmen kann im Dauerwald ein vielfältiges Mosaik an Verjüngungsnischen geschaffen werden. Dadurch entstehen Möglichkeiten für den Erhalt oder die Schaffung von Baumartenmischungen.

Keywords: *Acer pseudoplatanus*; *Fagus sylvatica*; single-tree selection silviculture; uneven-aged forest; light availability; demographic sustainability

doi: 10.3188/szf.2022.0270

* Universitätstrasse 16, CH-8092 Zürich, E-Mail martin.bruehlhardt@usys.ethz.ch

In den letzten drei Jahrzehnten haben die vielfältigen Anforderungen an den naturnahen Waldbau und ökonomische Treiber der einzelbaumorientierten Dauerwaldbewirtschaftung zu grosser Aufmerksamkeit verholfen. Von besonderer Bedeutung sind dabei das Auftreten schwerwiegender Störungsereignisse, der Klimawandel, die schwierige ökonomische Situation vieler Forstbetriebe und – immer wichtiger werdende – ökozentrische Betrachtungen (Pommerening & Murphy 2004). So bietet der nachhaltig aufgebaute Dauerwald kontinuierlich eine breite Palette an Holzsortimenten und eine entsprechend hohe Betriebssicherheit (Knoke 2009). Da Nutzung und Pflege zeitgleich auf der gleichen Fläche stattfinden, kann in Kombination mit der bio-

logischen Rationalisierung der Aufwand für die erste Produktionsstufe stark reduziert werden.

Die nachhaltige Bereitstellung einer Vielzahl von Ökosystemleistungen bedingt einen multifunktionalen Waldbau, der die natürlichen Prozesse nutzt, um dem komplexen Wirkungsgefüge in Waldökosystemen über verschiedene räumliche und zeitliche Ebenen gerecht zu werden. Dafür sind hervorragende empirische Grundlagen und ein gutes Verständnis der Zusammenhänge zwischen der Struktur von Waldökosystemen und ihrer Funktionalität unabdingbar.

So erstaunt es nicht, dass Betrachtungen über die nachhaltige Holzproduktion in der Forstwirtschaft eine lange Geschichte haben. Bereits vor mehr

als 300 Jahren veröffentlichte von Carlowitz (1713) das erste Werk zur nachhaltigen Holznutzung. Allerdings blieben die Forstwirtschaft und mit ihr die Nachhaltigkeitsbetrachtungen lange von der Landwirtschaft beeinflusst. Daraus ergaben sich einheitliche, räumlich homogene Bestände. Erst mit der Verbreitung der klassischen Plenterung Ende des 19. Jahrhunderts und später vor allem mit der viel diskutierten Publikation «Der Dauerwaldgedanke» von Alfred Möller (1922) wurde ein Paradigmenwechsel in Richtung ökosystemorientierter Bewirtschaftung eingeläutet. In der Folge stellten verschiedene Betriebe von der schlagweisen Hochwaldbewirtschaftung auf Einzelbaumnutzung um. Bald zeigte sich aber, dass damit Licht- und Halbschattenbaumarten nicht nachhaltig erhalten bleiben konnten, da diese in den schattigen Verhältnissen des Dauerwaldes häufig schwierig nachzuziehen sind (Lätt 1992).

Heute stehen viele Forstbetriebe vor derselben Frage: Wie kann die natürliche Verjüngung von lichtbedürftigeren Baumarten unter Dauerwaldbewirtschaftung sichergestellt werden? Gerade in baumartenreichen Altbeständen, die auf alten Kahlflächen oder aus Mittelwaldbeständen entstanden sind, wird mittels Dauerwalddurchforstung der Erhalt der vorhandenen Baumartendiversität häufig nicht sichergestellt. Dies, weil die Zusammensetzung der Verjüngung unter dem gegebenen vielfältigen Samenangebot direkt durch die Eingriffsstärke des initialen Verjüngungshiebes bestimmt wird (Barna & Bosela 2015). Gleichzeitig sind aber vor dem Hintergrund des sich verändernden Klimas Mischbestockungen für künftige Bestände und deren Anpassungsfähigkeit und Resilienz von entscheidender Bedeutung (Ammer 2017; Lafond et al 2014).

In einem thematisch breiten Forschungsprojekt untersuchten wir daher zentrale Fragestellungen zum besseren Verständnis der Wuchsdynamik in nach Dauerwaldprinzipien bewirtschafteten Wäldern auf Buchenstandorten (siehe Brüllhardt 2020). Welche Baumartenmischungen auf diesen Standorten unter der starken Konkurrenz der Buche mittels Dauerwaldbewirtschaftung möglich sind, ist bis heute Gegenstand kontroverser Diskussionen (Brang et al 2014; Schütz 1999). Aufgrund des Fehlens nennenswerter Anteile lichtbedürftiger Baumarten in der Verjüngung von Dauerwäldern auf Buchenstandorten lag der Fokus der vorliegenden Arbeit auf den Mischungsmöglichkeiten von Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.). Im Zentrum der Arbeit, die hier zusammengefasst wird, standen folgende Fragen:

- i. Wie verhält sich der Durchmesser- und Höhenzuwachs von Buche und Bergahorn der Dichtung und des schwachen Stangenholzes entlang von Lichtverfügbarkeitsgradienten?
- ii. Wie gross muss die Anzahl der Stämme im Einwuchs sein, um eine nachhaltig aufgebaute demografische Struktur in Dauerwäldern auf Buchenstandorten zu erreichen?
- iii. Unter welchen Bedingungen kann sichergestellt werden, dass auch lichtbedürftigere Baumarten erhalten bleiben?

Material und Methoden

Wir haben 14 Waldgebiete auf mittleren Buchenstandorten mit Mischbestockungen untersucht, die mittels regelmässiger Dauerwalddurchforstung bewirtschaftet wurden (Abbildungen 1 und 2). Die

Gebiet	Höhe (m ü. M.)	Neigung (°)	Exposition	Temperatur (Jahresmittel) (°C)	Niederschlag (mm a ⁻¹)	Waldgesellschaft	Bewirtschaftung
AB	634–693	7	N	9.45	1067	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	Dauerwald
BD	427–447	2	flach	10.10	839	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	Dauerwald
BY	807–860	23	SO	9.08	1156	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	unbewirtschaftet
CC	826–846	14	NW	8.11	1271	<i>Cardamono-Fagetum</i>	Dauerwald
DK	510–520	7	SW	9.75	1301	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	Dauerwald
EM	536–554	7	W	9.79	982	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	Dauerwald
EB	460–495	11	N	9.99	987	<i>Pulmonario-Fagetum/ Aro-Fagetum</i>	Dauerwald
HB	520–530	0	flach	9.88	1026	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	Dauerwald
KC	400–420	8	O	10.30	944	<i>Aro-Fagetum</i>	Dauerwald
KB	660–686	8	W/O	9.22	1169	<i>Milio-Fagetum</i>	Dauerwald
LB	446–465	14	W	10	1000	<i>Galio odorati-Fagetum</i>	Dauerwald
SG	595–676	10	W	9.48	1353	<i>Milio-Fagetum/ Cardamino-Fagetum</i>	Dauerwald
TT	700–720	12	NW	8.82	1351	<i>Milio-Fagetum</i>	Dauerwald
ZB	370–405	8	NW	10.60	887	<i>Aro-Fagetum</i>	Dauerwald

Tab 1 Übersicht wichtiger Charakteristika der Untersuchungsgebiete

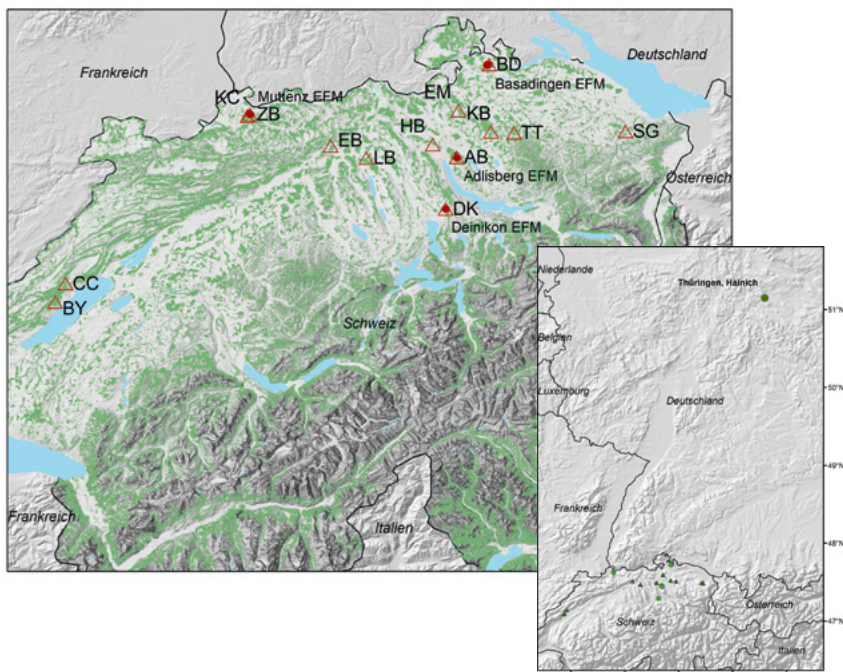


Abb 1 Karte mit den Untersuchungsgebieten (Dreiecke) und den verwendeten Flächen der langfristigen Ertragsforschung (Punkte). Karte rechts: Lage der Buchenplenterwälder im Hainich.

mittleren Jahrestemperaturen in den Untersuchungsgebieten lagen zwischen 8 und 11 °C, die mittleren jährlichen Niederschlagsmengen zwischen 890 und 1300 mm (Tabelle 1).

Terrestrische Erhebungen

In jedem Untersuchungsgebiet wurden verschiedene Kohorten von Bäumen der Dickungsklasse und des schwachen Stangenholzes in Lücken von 10 m² bis 1500 m² erhoben. In jeder Kohorte (n = 240) wurden ein bis drei in der Regel vorherrschende oder herrschende Probestämme gefällt und Stammscheiben im Abstand von 2 m von der Baumbasis bis zur Baumspitze entnommen. Mittels Jahrringanalysen konnte so die Durchmesser- und Höhenentwicklung der Probestämme rekonstruiert werden. Erfasst wurden die Variablen Baumart, Baumhöhe, Kronenlänge, Kronenbreite und Endtrieblänge (Brüllhardt et al 2020a).

Um jeden dieser Probestämme (n 374) wurden auf Kreisflächen von 2 m und 15 m Radius alle Bäume mit BHD 1–7.9 cm und BHD >8 cm mit exakter Position aufgenommen. Die absoluten Koordinaten der Flächen wurden mittels des globalen Satellitennavigationssystems unter der Verwendung von Korrekturdaten auf eine Genauigkeit im Zentimeterbereich eingemessen. Die relativen Positionen der Bäume innerhalb der Flächen wurden mit dem ultraschallbasierten Messsystem Postex von Haglöfs eingemessen.

Fernerkundung und Lichtverfügbarkeit

Die sehr heterogenen Lichtverhältnisse in den untersuchten, strukturell vielfältigen Dauerwäldern

wurden mittels Fernerkundungsdaten erfasst. Dazu wurden hochaufgelöste, photogrammetrisch aus Luftbildern hergeleitete Vegetationshöhenmodelle im Polarkoordinatensystem invertiert dargestellt (Brüllhardt et al 2020b). Damit konnten wir hemisphärische, mittels Fischaugenobjektiv aufgenommene Bilder imitieren (Moeser et al 2014; Zellweger et al 2019). Diese können mit entsprechender Software (hier Hemisfer 2.2.) analog der verbreiteten und validierten Fischaugenfotografie (z.B. Anderson 1964) für verlässliche Berechnungen der Lichtverfügbarkeit verwendet werden. Dies mit dem Vorteil, dass eine Herleitung an jedem beliebigen Punkt innerhalb des Vegetationshöhenmodells möglich ist (Moeser et al 2014; Brüllhardt et al 2020b). Damit konnte für jeden Probestaum die Lichtverfügbarkeit im Aufnahmejahr des Höhenmodells auf Baumhöhe hergeleitet werden. Als Einheiten der Lichtverfügbarkeit wurden sowohl die durchschnittliche Transmission der direkten und der indirekten (diffusen) Strahlung sowie der gewichtete Durchschnitt der beiden Indizes verwendet.

Zusätzliche Daten

Für die Modellierung der Stammzahlverteilungen im Hinblick auf die Beantwortung der offenen Fragen der demografischen Nachhaltigkeit in Laubholzdauerwäldern wurden zusätzliche Datensätze beigezogen. Dabei handelt es sich um Wachstumsdaten aus der langfristigen Wachstums- und Ertragsforschung (EFM) der WSL (Forrester et al 2019) und um Daten aus wiederholten Inventuren der Buchenplenterwälder im Hainich (Thüringen, D). Da sich die dortigen Buchenwälder sehr nahe an einem demografischen Gleichgewicht befinden, dienten diese nicht nur als Vergleichsbasis, sondern auch zur Herleitung der in der Stammzahlmodellierung verwendeten Entnahmeraten pro Durchmesserklasse (Brüllhardt et al 2021).

Auswertungsmethoden

Um das Höhen- und Durchmesserwachstum, die Volumenzuwächse und die Ressourcenallokation in Höhe und Durchmesser von Buche und Bergahorn besser erklären zu können, kamen gemischte lineare Modelle zum Einsatz. Diese statistischen Modelle berücksichtigen neben festen Effekten (nicht variierende Parameter) auch zufällige Effekte (Parameter als zufällige Variable) und sind besonders geeignet für Daten, die nicht mit Sicherheit unabhängig sind. Dazu gehören zum Beispiel Wachstumsdaten desselben Baumes aus verschiedenen Jahren oder von verschiedenen Bäumen aus dem gleichen Bestand.

Als erklärende Variablen für die baumartenspezifischen Modelle wurden ontogenetische Eigenschaften (BHD, Baumhöhe, Baumalter), die Lichtverfügbarkeit, die Konkurrenz durch die Verjüngungsdichte, den Hegyi-Index und einen dis-



Abb 2 Im einzelbaumorientierten Dauerwald auf mittleren Standorten dominiert die Buche. Beimischungen von Halbschattenbaumarten können in Kronenöffnungen von gruppenweisen Entnahmen gefördert werden. Foto: Martin Brüllhardt

tanzunabhängigen Index, die Kronenbreite und Kronenlänge, Tagesgradsumme, Wasserbilanz, Topografie und kategorial die soziale Stellung des Baumes sowie Pflegeeingriffe (ja/nein) verwendet. Die Parameterschätzwerte wurden mit der Methode des Restricted Maximum Likelihood (REML) berechnet, und die Modellauswahl erfolgte auf Basis einer Leave-One-Out-Kreuzvalidierung unter Verwendung des Root Mean Square Error (RMSE; Wurzel der mittleren Fehlerquadratsumme) als Mass der Schätzgenauigkeit (Brüllhardt et al 2020a).

Die Modellierung der Stammzahlverteilungen für die Beurteilung der demografischen Nachhaltigkeit basiert auf der Methode von Schütz (2006). Dies unter der Annahme, dass ein Gleichgewichtszustand erreicht ist, wenn in jede Durchmesserklasse so viele Bäume einwachsen wie gleichzeitig in die nächste Klasse auswachsen oder geerntet werden. Die Einwuchs-, Auswuchs- und Ernteraten wurden mittels multipler logistischer Regression aus den Daten der langfristigen Ertragsforschung sowie der wiederholten Inventur der Buchenplenterwälder im Hainich

Gebiet	Probebäume Stammscheibenanalyse						Gesamtbestand							
	(n)		BHD (cm)		Baumalter		Grundfläche (m²)		Baumarten Baumholz (n)		Baumarten Dichtung (n)		BHD Klassen (4 cm) (n)	
	Acer	Fagus	MW ±sd	Spanne	MW ±sd	Spanne	MW ±sd	Spanne	MW ±sd	Spanne	MW ±sd	Spanne	MW ±sd	Spanne
AB	28	37	7.5 ±2.8	(2–17)	44 ±11	(18–67)	33.2 ±7.2	(16–48)	4.0 ±1.0	(2–8)	1.6 ±0.6	(1–3)	9.5 ±2.0	(5–14)
BD	30	27	3.9 ±2.0	(1–9)	26 ±8	(9–45)	34.5 ±8.6	(15–55)	5.7 ±1.2	(4–9)	2.2 ±0.7	(1–4)	10.2 ±1.9	(6–13)
BY	7	12	5.9 ±2.3	(1–9)	39 ±10	(23–55)	41 ±8	(24–54)	4.7 ±1.4	(3–8)	2.1 ±0.9	(1–4)	11.7 ±1.1	(9–14)
CC	6	6	5.2 ±2.3	(2–10)	42 ±6	(33–52)	33.5 ±6.6	(23–44)	5.5 ±1.5	(3–7)	2.2 ±0.6	(1–3)	10.8 ±1.1	(10–13)
DK	3	3	3.3 ±1.9	(1–5)	24 ±7	(16–36)	40.6 ±2.6	(37–43)	4.0 ±0.6	(3–5)	2.8 ±0.4	(2–3)	13.5 ±0.5	(13–14)
EM	11	11	7.9 ±4.9	(2–18)	29 ±6	(18–39)	27.4 ±6.8	(14–37)	3.8 ±1.7	(2–8)	1.7 ±0.6	(1–3)	7.4 ±2.1	(4–12)
EB	24	20	4.0 ±1.5	(2–8)	29 ±7	(15–45)	28.4 ±7.3	(18–37)	4.4 ±1.3	(2–8)	2.1 ±0.7	(1–4)	10.0 ±1.6	(6–13)
HB	28	1	9.5 ±3.5	(5–19)	24 ±9	(14–69)	27.5 ±8	(12–39)	6.4 ±1.2	(4–9)	1.8 ±0.9	(1–4)	9.7 ±2.1	(6–13)
KC	5	4	5.1 ±1.1	(3–6)	29 ±12	(19–59)	19.8 ±4.6	(11–25)	4.9 ±0.9	(3–6)	3.1 ±0.6	(2–4)	8.3 ±0.9	(7–9)
KB	10	15	4.7 ±2.9	(1–11)	31 ±15	(14–75)	35.6 ±6.9	(22–50)	3.2 ±1.1	(1–5)	1.8 ±0.6	(1–3)	8.4 ±2.0	(3–11)
LB	12	10	4.4 ±2.1	(1–7)	25 ±10	(10–43)	35.4 ±8.9	(20–50)	5.1 ±1.1	(3–7)	2.5 ±0.7	(1–4)	10.1 ±2.1	(7–14)
SG	–	37	5.4 ±2.5	(1–11)	33 ±14	(15–67)	40.3 ±8	(23–53)	5.5 ±1.5	(3–9)	2.6 ±0.8	(1–4)	11.7 ±1.6	(9–15)
TT	9	9	4.1 ±1.4	(1–6)	32 ±6	(17–39)	40.9 ±8.8	(27–58)	4.5 ±0.8	(3–5)	2.4 ±0.5	(2–3)	11.2 ±1.9	(8–14)
ZB	5	4	6.8 ±3.0	(4–13)	37 ±12	(15–50)	21.7 ±10.9	(8–35)	4.6 ±1.3	(3–7)	1.8 ±1.0	(1–4)	7.4 ±1.9	(5–11)
alle	178	196	5.6	(1–19)	32	(9–75)	32.8	(8–58)	5	(1–9)	2	(1–4)	10	(3–15)

Tab 2 Zusammenfassende Zahlen der Untersuchungsgebiete. Die Anzahl der Beobachtungen (n) werden mit Mittelwert (MW), Standardabweichung (sd) und der Spanne angegeben.

Erklärende Variable	Höhenzuwachs		Grundflächenzuwachs	
	Buche	Bergahorn	Buche	Bergahorn
Alter		---		
BHD	++		+++	+++
Lichtverfügbarkeit	+++	++	+++	+++
Konkurrenz	++			
Tagesgradsumme	+++			
Wasserbilanz	++		++	++
Topografie	++			
Sozialer Status	-		-	
Pflege				
Kronenlänge		+++		++

Tab 3 Zusammengefasste Resultate der gemischten linearen Modelle zur Erklärung von Höhen- und Grundflächenzuwachs. Die im jeweiligen Modell mit der besten Schätzung vorkommenden Variablen mit positiver Korrelation sind grün gekennzeichnet, negative Korrelationen rot. Signifikanzniveaus werden mit der Anzahl Vorzeichen angegeben (+++: $p < 0.0001$, ++: $p < 0.001$, +: $p < 0.05$).

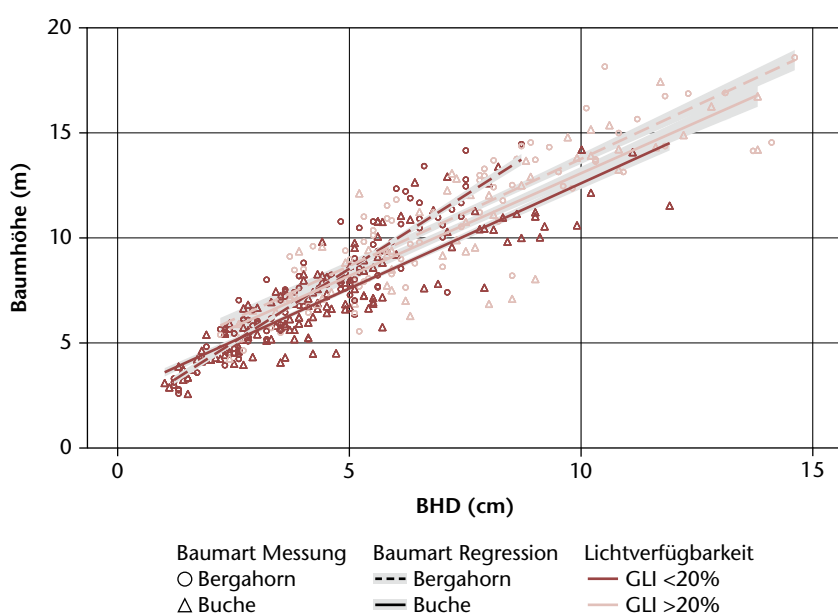


Abb 3 Allokationsmuster von Buche und Bergahorn bei unterschiedlicher Lichtverfügbarkeit unterhalb und oberhalb von 20% des GLI (Gap light index). Der GLI gibt an, welcher Anteil der gesamten direkten Strahlung über dem Bestand (Freilandstrahlung) innerhalb des Bestandes ankommt. Angepasst aus Brüllhardt et al 2020a.

ermittelt. Zur Bestimmung eines Gleichgewichtsvorrates wurden die modellierten Zusammenhänge zwischen Bestandesgrundfläche und der Stammzahl in der BHD-Klasse 8–12 cm mit der gemessenen Beziehung der zwei Größen verglichen. Der Schnittpunkt der beiden Kurven bestimmt den Gleichgewichtsvorrat (Schütz 2006).

Resultate

Die Bestände in den untersuchten Gebieten wiesen Bestandesgrundflächen zwischen 19.8 und 41 m² ha⁻¹ auf (Tabelle 2), wobei lokal starke Lichtverfügbarkeitsgradienten vorkamen, was sich in den Maximal- und den Minimalwerten der Grundfläche

der einzelnen Probeflächen widerspiegelte. Im Durchschnitt bestand die Kronenschicht aus 3–6 Baumarten, während in der Dickung 2–3 Baumarten vorhanden waren. In diesen Beständen waren 7–13 Durchmesserklassen vorhanden (Tabelle 2). Die mittels Stammscheibenanalyse untersuchten Einzelbäume hatten einen BHD von 1 bis 19 cm und waren 9–75 Jahre alt.

Höhenentwicklung, Grundflächenzuwachs und Ressourcenallokation

Die Höhenzuwächse beider Arten korrelierten signifikant positiv mit der Verfügbarkeit des diffusen Lichtes. In den Modellen für die Buche hatten dabei auch der BHD, die Verjüngungsdichte als Mass der Konkurrenz, die Tagesgradsumme, die Wasserbilanz und die Topografie einen signifikant positiven Einfluss auf die Höhenentwicklung. Das heisst: Die Höhenzuwachsraten profitieren von besserer Wasserverfügbarkeit und sind in nordexponierten Lagen grösser. Beim Bergahorn war für die Höhenentwicklung das Alter die relevante ontogenetische Variable, die einen signifikant negativen Effekt zeigte (Tabelle 3).

Die statistischen Modelle zur Erklärung der Grundflächenzuwächse waren für die Buche genauer (RMSE=0.6 cm²) als für den Bergahorn (RMSE = 1.2 cm²). Für beide Baumarten zeigten die Lichtverfügbarkeit und der BHD hochsignifikante positive Korrelationen. Für den Bergahorn spielte die Kronenlänge eine signifikant wichtige Rolle (Tabelle 3).

Die Verteilung der verfügbaren Ressourcen in Höhen- und Durchmesserentwicklung (Allokation) kann vereinfacht mittels des Schlankheitsgrades (h/d-Verhältnis) betrachtet werden. In schattigen Verhältnissen, also bei weniger als 20% der Freilandstrahlung, unterscheiden sich die Wachstumstrajektorien stark. Der Bergahorn kann unter diesen Verhältnissen den hohen Schlankheitsgrad nur schwach reduzieren, während die Buche wesentlich mehr in den Durchmesser und damit in die mechanische Stabilität investieren kann (Abbildung 3). Eine Analyse der relativen Höhen- und Durchmesserzuwächse in Relation zueinander (allometrischer Exponent) hat aber gezeigt, dass beide Baumarten mehr in die Höhe investieren als in den Durchmesser, was auf eine Überlebensstrategie hindeutet und nicht auf die erwartete mechanische Stabilisierung.

Einwuchs- und Ernteraten

Um die Erkenntnisse des Wachstums auf Einzelbaumebene in den Kontext der Bestandesdynamik zu setzen und die demografische Nachhaltigkeit zu beurteilen, wurden die jährlichen Einwuchsraten und die Ernte- bzw. Mortalitätsraten pro 4 cm BHD-Stufe verschiedener ungleichförmiger Laubholzmischwälder und eines Buchenplenterwaldes untersucht. In Buchenplenterwäldern des Hainichs war das Ern-

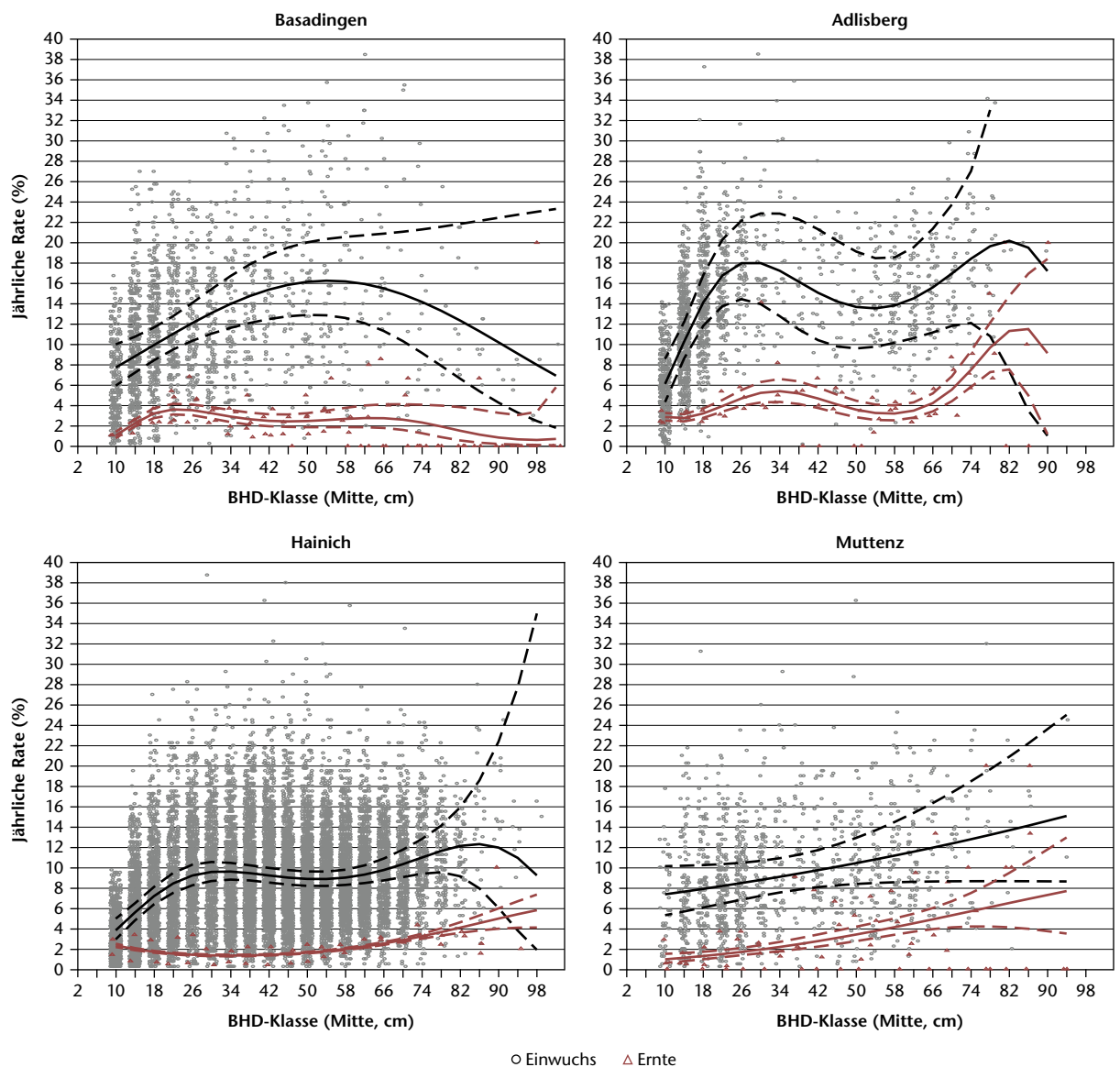


Abb 4 Jährliche Einwuchs- und Entnahmeraten in ausgewählten EFM-Flächen und in den Buchenplenterwäldern im Hainich. Die ausgezogene Linie zeigt das Resultat einer logistischen Regression, die gestrichelten Linien zeigen die Konfidenzintervalle. Angepasst aus Brüllhardt et al 2021.

temperatur charakterisiert durch eine höhere Rate im Stangenholz (Pflege), eine niedrigere Rate im schwachen und mittleren Baumholz sowie eine Konzentration im starken Baumholz (Abbildung 4). Die Ernteraten in den ausgewählten Flächen der langfristigen Ertragsforschung folgten demgegenüber Mustern, die verschieden ausgeprägt waren (Abbildung 4). Die jährlichen Einwuchsraten in die jeweilige BHD-Klasse folgten ebenfalls verschiedenen Mustern, geprägt von einem Anstieg vom Stangenholz ins Baumholz (Abbildung 4). Während auf der Versuchsfläche Basadingen im mittleren bis starken Baumholz die maximale Einwuchsrates kulminierte, sackte in diesem Bereich die Rate im Plenterwald des Hainich und auf der Versuchsfläche Adlisberg etwas ab.

Demografische Gleichgewichte und Stammzahlverteilungen

Die ermittelten demografischen Gleichgewichtszustände in den Buchenplenterwäldern des

Hainichs lagen zwischen 21 und 24,5 m² ha⁻¹. Bei dieser Bestandesgrundfläche kann ein nachhaltiger Einwuchs von 95 bis 110 Bäumen pro Hektare in die dritte BHD-Klasse sichergestellt werden. In den EFM-Flächen war die Unsicherheit in der Bestimmung der Gleichgewichtsgrundfläche grösser, und es ergab sich eine Gesamtspanne von 17,5 bis 29 m² ha⁻¹ für 60–174 Bäume im Einwuchs in die 8–11,9-cm-BHD-Klasse.

Je nach Untersuchungsgebiet ergab sich ein etwas schmalerer oder breiterer Bereich in der Stammzahlverteilung für das demografische Gleichgewicht. Die beobachteten Stammzahlverteilungen wichen zum Teil beträchtlich vom Gleichgewichtszustand ab, wiesen aber im erfassten Einwuchs (8–11,9 cm) mindestens die für das Gleichgewicht notwendige Stammzahl auf (Abbildung 5). In der kleinsten Durchmesserklasse von 1 bis 4 cm BHD müssen die Stammzahlen zwischen 500 und 3000 pro Hektare betragen, um das Gleichgewicht aufrechterhalten zu

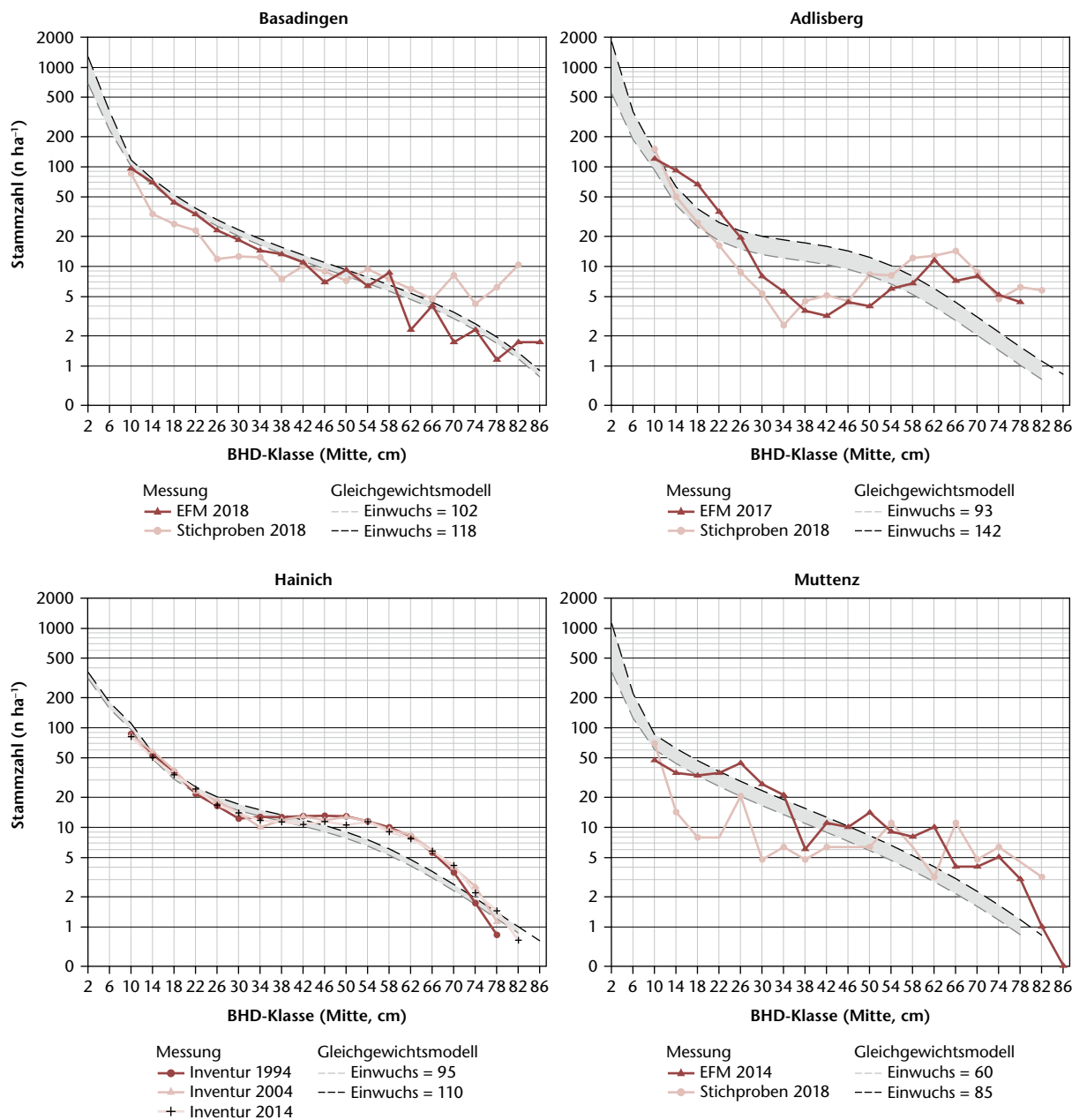


Abb 5 Beobachtete und modellierte Stammzahlverteilungen (halblogarithmisch). Der hellgrüne Bereich gibt die obere und die untere Grenze möglicher demografischer Gleichgewichte an. Die obere Linie der Stammzahlen in den ersten beiden BHD-Klassen gilt für Wachstumsraten bei weniger als 10% der Lichtverfügbarkeit, die untere Linie für solche bei 10–20% Lichtverfügbarkeit. Angepasst nach Brüllhardt et al 2021.

können. Je tiefer die Lichtverfügbarkeit bzw. je höher der Vorrat, desto mehr Stämme müssten vorhanden sein, um den Einwuchs bei niedrigem Zuwachs sicherzustellen. Mit einer Lichtverfügbarkeit für die kleinste BHD-Klasse von 10 bis 20% war bei Stammzahlen von 500 bis 1000 pro Hektare der Einwuchs der Buche gewährleistet. Zudem wurde auch ein Anteil von etwas mehr als 40% Bergahorn in der Dichtung beobachtet. Diese minimale Lichtverfügbarkeit für die Bergahornverjüngung kann mit Lücken von mindestens 400 m² sichergestellt werden. Bei einer Lichtverfügbarkeit von <10% betrug der Anteil des Bergahorns in der Dichtung meist weniger als ein Viertel. Bis zum Erreichen der Schwelle zur zweiten Durchmesserklasse (4 cm) vergingen im Durchschnitt etwas mehr als 30 Jahre, und für den effek-

tiven Durchwuchs der zweiten Klasse vergingen durchschnittlich noch einmal 21 Jahre (Brüllhardt et al 2021).

Diskussion

Die langfristige Sicherstellung einer Vielzahl von Waldökosystemleistungen bedingt einen nachhaltigen Waldaufbau. Das Erreichen und Aufrechterhalten eines demografischen Gleichgewichts ist dafür ein geeignetes Mass. Dessen Herleitung ist aber insbesondere in laubholzdominierten Wäldern noch wenig mit robusten Daten untermauert. Mit der vorliegenden Arbeit wurde hierzu eine empirisch fundierte Grundlage geschaffen. Mittels breit angeleg-

ter Stammscheibenanalysen sowie Betrachtungen demografischer Gleichgewichte konnten wichtige Fragen hinsichtlich der Wuchsdynamik und Nachhaltigkeit in Dauerwäldern auf Buchenstandorten quantitativ angegangen und geklärt werden.

Auf der Ebene des Einzelbaumwachstums war der Unterschied in der Höhenentwicklung zwischen den beiden Arten nicht stark ausgeprägt. Dies entgegen der Erwartung, dass weniger schattentolerante Baumarten in der Jugend grössere Höhenzuwächse aufweisen als schattentolerante Arten wie die Buche (Emborg 1998). Insbesondere das in der Jugend ausgeprägte Höhenzuwachspotenzial des Bergahorns (Hein et al 2009), bekannt als Lückenspezialist (Petriřan et al 2009), scheint ontogenetisch durch das Alter limitiert. Das heisst: Sein Höhenzuwachs nimmt mit zunehmendem Alter unabhängig vom Durchmesser stark ab. So haben viele der untersuchten Bäume der Dickungs- und Stangenholzklasse bereits das Alter der typischen frühen Höhenzuwachskulmination des Bergahorns, die im Alter von 20 bis 25 Jahren eintritt (Hein et al 2009), überschritten.

Die Analyse der Wachstumsmuster beruhte auf Zeitreihen aus den Stammscheibenanalysen, womit auch die Ressourcenallokation in Höhe und Durchmesser von Jahr zu Jahr untersucht werden konnte. So zeigten die allometrischen Exponenten, die das Verhältnis der relativen Höhenzuwächse zu den Durchmesserzuwächsen darstellen, bei Bergahorn und Buche eine positive Relation zum Alter der Bäume. Dies steht im Gegensatz zu der Beobachtung in gleichförmigen Beständen, wo die relative Investition in den Durchmesser mit zunehmendem Alter zunimmt (Pretzsch et al 2013). Dies weist darauf hin, dass in Dauerwäldern Bäume der Dickungs- und Stangenholzklasse mit zunehmendem Alter nicht in erwartetem Masse in die Stabilität investieren, sondern lange einer Überlebensstrategie folgen (Pretzsch 2009). Durch pflegerische Begünstigung vorherrschender Individuen in Nachwuchskohorten sowie gezielter Vorratsreduktion durch Eingriffe in der Baumschicht kann dem entgegengewirkt werden.

In laubholzdominierten Dauerwäldern wird durch laterale Kronenentwicklung neu entstehender Kronenraum schnell wieder eingenommen, was wiederum zu zusätzlicher Beschattung kleinerer Nachrücker führt (Forrester 2014). Dies erklärt die leicht abnehmenden Einwuchsraten im Baumholz 1 und 2 im Hainich und auf dem Adlisberg (Abbildung 4). Für den Bergahorn gibt es Hinweise, dass er im Stangenholz und im Baumholz 1 häufig an Wuchskraft verliert (Hein et al 2009). Ob aber die grosse Variabilität in den Einwuchsraten durch phänotypische Plastizität erklärt werden kann und wie dies mit Ressourcenverfügbarkeit und ontogenetischer Limitierungen zusammenhängen könnte, bleibt unklar (Ishii et al 2013).

Hinsichtlich des demografischen Gleichgewichtes ist die Kenntnis der baumartenspezifischen Einwuchsraten wichtig: Damit kann beurteilt werden, unter welchen Bedingungen Baumartenmischungen im Dauerwald auf Buchenstandorten möglich sind. Der standortabhängige Gleichgewichtsvorrat ist ein gutes Mass, um die dafür notwendige Stammzahl in der Verjüngung sicherzustellen (Bachofen 2009). Ein Beispiel dafür sind klassische Tannen-Buchen-Plenterwälder mit 120–140 Bäumen in der BHD-Klasse 8–12 cm (Bachofen 1999). Demgegenüber bleiben die horizontale Waldstruktur und die sich daraus ergebenden Lichtverhältnisse für die Verjüngung entscheidend (Canham et al 2004; Ratcliffe et al 2015). Denn je homogener der Kronenschluss aufgelöst wird, desto flächiger wird der Anwuchs, dessen Zusammensetzung über die Lichttransmission nach der ersten Überführungsdurchforstung bestimmt wird. Entscheidend für ein mögliches Dauerwald-Produktions-Konzept für Buche und Bergahorn in Mischung ist, dass für den Bergahorn bereits für den Aufwuchs und zu Beginn der Dickung Lückengrößen von mindestens 400 m² geschaffen werden. Dies bedingt, dass bei Dauerwalddurchforstungen stark darauf geachtet werden sollte, auch dunkle Bereiche mit Kronenschluss zu erhalten, um nicht bereits die gesamte Fläche mit Nachwuchs schattentoleranter Arten zu besetzen. Erst damit wird es möglich, auch Halbschattenbaumarten demografisch nachhaltig verjüngen zu können. In kleineren Lücken führen die geringen Höhenzuwächse und langen Durchwuchszeiten nebst dem Verlust des Höhenzuwachspotenzials auch zu erhöhter Wahrscheinlichkeit für wiederholten Wildverbiss und Qualitätsverluste, was die Anzahl und Wertleistung der Mischbaumarten beeinträchtigen dürfte. Für lichtbedürftigere Baumarten sind deshalb weitaus grössere Lücken und auch bedeutend tiefere Grundflächenhaltungen notwendig. Damit sind die Vorteile des Plenterprinzips für Mischungen von schattentoleranten mit schattenintoleranten Arten infrage gestellt, denn eine gruppen- und horstweise Mischung orientiert sich nicht an der maximalen Wertleistung des Einzelbaumes, sondern ebenso an der gezielten Verjüngung.

Folgerungen und Praxisrelevanz

Der Dauerwald mit Buche kann bei einem Vorrat zwischen 21 und 25 m²/ha in ein demografisches Gleichgewicht geführt werden. Um dieses Gleichgewicht zu erhalten, braucht es in der BHD-Klasse 3 (8–11.9 cm) rund 90–120 Bäume pro Hektare. Bei dieser Grundfläche kann der Bergahorn nur in kleinen Anteilen erhalten bleiben, da er unter typischen Lichtverhältnissen von unter 10% der Freilandstrahlung in der Einleitung der Verjüngung im Dauerwald weniger als 25% der Stammzahl ausmacht und

gleichzeitig zu lange unterdrückt bleibt, um die Vorteile seiner Wachstumsstrategie nutzen zu können. Die Bergahornverjüngung kann in Lücken von >400 m² gefördert werden und muss im Gegensatz zur Buche sowohl pflegerisch begünstigt wie auch mit rechtzeitigen Erweiterungen der Lücke gefördert werden. In kleineren Lücken dauert es mehr als 30 Jahre, bis der Bergahorn einen BHD von 4 cm erreicht. In diesem Alter ist das Höhenwachspotenzial des Bergahorns bereits stark reduziert und der Aufwuchs in die Kronenschicht stark infrage gestellt.

Um Baumartenmischungen mit Baumarten unterschiedlicher Schattentoleranz auf Buchenstandorten zu erhalten oder zu schaffen, braucht es ein vielfältiges Mosaik an unterschiedlichen Verjüngungsnischen. Dies bedingt im Dauerwald die Abkehr von den Vorteilen der alleinigen einzelbaumweisen Nutzung hin zu gruppenweisen Entnahmen. Um möglichst vielfältige und reich strukturierte Wälder zu schaffen, ist die kleinflächige, freie Kombination verschiedener Hiebsarten in Abhängigkeit des Verjüngungszieles geeignet. ■

Eingereicht: 19. September 2021, akzeptiert (mit Review): 27. September 2022

Dank

An alle Forstingenieure, Försterinnen und Waldeigentümer, die die Untersuchungen in ihren Wäldern ermöglicht und unterstützt haben. An alle Mitarbeitenden, die bei Feld- und Laborarbeiten tatkräftig mitgeholfen haben. An ThüringenForst (Ralf Wenzel) für die zur Verfügung gestellten Inventurdaten der Buchenplenterwälder im Hainich. An die WSL (David Forrester) für die Daten der langfristigen Wachstums- und Ertragsforschung. An den Fonds zur Förderung der Wald- und Holzforschung (Projekt-Nr. 2017.15) für die finanzielle Unterstützung.

Literatur

- AMMER C (2017) Unraveling the Importance of Inter- and Intraspecific Competition for the Adaptation of Forests to Climate Change: In: Cánovas FM, Lüttge U, Matyssek R (Eds.), *Progress in Botany* 78. Springer, Cham, pp. 345–367
- ANDERSON MC (1964) Studies of the Woodland Light Climate: I. The Photographic Computation of Light Conditions. *J Ecol* 52 (1): 27–41. doi: 10.2307/2257780
- BACHOFEN H (1999) Gleichgewicht, Struktur und Wachstum in Plenterbeständen. *Schweiz Z Forstwes* 150 (5): 157–170. doi: 10.3188/szf.1999.0157
- BACHOFEN H (2009) Nachhaltige Verjüngung in ungleichförmigen Beständen. *Schweiz Z Forstwes* 160: 2–10. doi: 10.3188/szf.2009.0002
- BARNA M, BOSELA M (2015) Tree species diversity change in natural regeneration of a beech forest under different management. *For Ecol Manage* 342: 93–102. doi: 10.1016/j.foreco.2015.01.017
- BRANG P, SPATHELF P, LARSEN J B, BAUHUS J, BONCINA A ET AL (2014) Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry* 87: 492–503. doi: 10.1093/forestry/cpu018
- BRÜLLHARDT M (2020) Light Availability, Growth Patterns and Demographic Sustainability in Temperate Uneven-Aged Mixed Deciduous Forests. Doctoral Thesis. ETH Zurich. doi: 10.3929/ethz-b-000453306
- BRÜLLHARDT M, ROTACH P, BIGLER C, NÖTZLI M, BUGMANN H (2020A) Growth and resource allocation of juvenile European beech and sycamore maple along light availability gradients in uneven-aged forests. *For Ecol Manage* 474: 118314. doi: 10.1016/j.foreco.2020.118314
- BRÜLLHARDT M, ROTACH P, FORRESTER D I, BUGMANN H (2021) Sustainable regeneration in uneven-aged deciduous forests managed by selection silviculture: the role of demographic structure. *Forestry* 95 (2): 201–214. doi: 10.1093/forestry/cpab041
- BRÜLLHARDT M, ROTACH P, SCHLEPPI P, BUGMANN H (2020B) Vertical light transmission profiles in structured mixed deciduous forest canopies assessed by UAV-based hemispherical photography and photogrammetric vegetation height models. *Agric For Meteorol* 281: 1–11. doi: 10.1016/j.agrformet.2019.107843
- CANHAM C D, LEPAGE P T, COATES K D (2004) A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. *Can J For Res* 34: 778–787. doi: 10.1139/x03-232
- EMBORG J (1998) Understorey light conditions and regeneration with respect to the structural dynamics of a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *For Ecol Manage* 106: 83–95. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00299-5
- FORRESTER D I (2014) A stand-level light interception model for horizontally and vertically heterogeneous canopies. *Ecol Model* 276: 14–22. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2013.12.021
- FORRESTER D I, NITZSCHE J, SCHMID H (2019) The Experimental Forest Management project: An overview and methodology of the long-term growth and yield plot network. Swiss Federal Institute of Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf.
- HEIN S, COLLET C, AMMER C, GOFF N L, SKOVSGAARD J P, SAVILL P (2009) A review of growth and stand dynamics of *Acer pseudoplatanus* L. in Europe: implications for silviculture. *Forestry* 82: 361–385. doi: 10.1093/forestry/cpn043
- ISHII H, AZUMA W, NABESHIMA E (2013) The need for a canopy perspective to understand the importance of phenotypic plasticity for promoting species coexistence and light-use complementarity in forest ecosystems. *Ecol Res* 28: 191–198. doi: 10.1007/s11284-012-1025-6
- KNOKE T (2009) Zur finanziellen Attraktivität von Dauerwaldwirtschaft und Überführung: eine Literaturanalyse. *Schweiz Z Forstwes* 160(6): 152–161. doi: 10.3188/szf.2009.0152
- LAFOND V, LAGARRIGUES G, CORDONNIER T, COURBAUD B (2014) Uneven-aged management options to promote forest resilience for climate change adaptation: effects of group selection and harvesting intensity. *Ann For Sci* 71: 173–186. doi: 10.1007/s13595-013-0291-y
- LÄTT N (1992) Können unsere Laubmischwälder plenterartig bewirtschaftet werden? Langzeiterfahrungen aus einem Mittel-landbetrieb. *Schweiz Z Forstwes* 143: 417–430
- MOESER D, ROUBINEK J, SCHLEPPI P, MORS DORF F, JONAS T (2014) Canopy closure, LAI and radiation transfer from airborne LiDAR synthetic images. *Agric For Meteorol* 197: 158–168. doi: 10.1016/j.agrformet.2014.06.008
- MÖLLER A (1922) *Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung.* Julius Springer, Berlin.
- PETRIȚAN A M, VON LÜPKE B, PETRIȚAN I C (2009) Influence of light availability on growth, leaf morphology and plant architecture of beech (*Fagus sylvatica* L.), maple (*Acer pseudoplatanus* L.) and ash (*Fraxinus excelsior* L.) saplings. *Eur J For Res* 128: 61–74. doi: 10.1007/s10342-008-0239-1
- POMMERENING A, MURPHY S T (2004) A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry* 77: 27–44. doi: 10.1093/forestry/77.1.27

- PRETZSCH H (2009) Forest dynamics, growth, and yield. Springer, Berlin
- PRETZSCH H, DAUBER E, BIBER P (2013) Species-specific and ontogeny-related stem allometry of European forest trees: evidence from extensive stem analyses. *For Sci* 59: 290–302. doi: 10.5849/forsci.11-102
- RATCLIFFE S, HOLZWARTH F, NADROWSKI K, LEVICK S, WIRTH C (2015) Tree neighbourhood matters – Tree species composition drives diversity–productivity patterns in a near-natural beech forest. *For Ecol Manage* 335: 225–234. doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.032
- SCHÜTZ J-P (2006) Modelling the demographic sustainability of pure beech plenter forests in Eastern Germany. *Ann For Sci* 63: 93–100. doi: 10.1051/forest:2005101
- SCHÜTZ J-P (1999) Close-to-nature silviculture: is this concept compatible with species diversity? *Forestry* 72: 359–366. doi: 10.1093/forestry/72.4.359
- VON CARLOWITZ H C (1713) *Sylvicultura oeconomica oder Haußwirthliche Nachricht und Naturmäßige Anweisung zur Wilden Baum-Zucht*. Braum, Leipzig
- ZELLWEGER F, BALTENSWEILER A, SCHLEPPI P, HUBER M, KÜCHLER M ET AL (2019) Estimating below-canopy light regimes using airborne laser scanning: an application to plant community analysis. *Ecol Evol*. 9: 9149–9159. doi: 10.1002/ece3.5462

Disponibilité de la lumière, croissance des arbres et durabilité dans les forêts pérennes sur des stations de hêtres

La dynamique de régénération des forêts sur des sites mésique et oligotrophe est déterminée par la disponibilité de la lumière, qui joue un rôle majeur dans la compétitivité des arbres. Dans le cadre de la gestion en forêt pérenne, la régénération est initiée sous la canopée et reste généralement à l'ombre pendant une certaine période. Afin de mieux quantifier la croissance des espèces de feuillus présents dans ces conditions sur les sites de hêtraie par rapport aux possibilités de mélange dans la forêt pérenne, des hêtres (*Fagus sylvatica* L.) et des érables sycomores (*Acer pseudoplatanus* L.) des classes de fourré et bas perchis ont été soumis à une analyse de disque de tige. Alors que le développement de la hauteur et du diamètre des deux espèces d'arbres dépendait fortement de la disponibilité de la lumière, il a été démontré que la croissance en hauteur du hêtre bénéficiait de densités de peuplement plus élevées. L'érable sycomore a bénéficié d'une couronne plus longue, qui devrait être favorisée par les soins, mais a montré des augmentations de hauteur réduites avec l'âge. Dans l'équilibre démographique à la forêt pérenne dominée par le hêtre (surface terrière de 21–25 m²), le passage à la futaie est donc fortement remis en question pour l'érable, surtout dans les petites trouées (<270 m²) avec moins de 10% de la lumière solaire. Dans ces conditions, sa part est inférieure à 25% et le temps de passage par les deux premières classes de DHP (1-8 cm) est en moyenne de 51 ans. Afin de maintenir un équilibre démographique, il faut viser 90–120 tiges par hectare dans la classe DHP 8–12 cm. Afin d'assurer des proportions importantes d'érable sycomore dans le mélange, il convient de le rajeunir dans des trous dans la canopée de >400 m². Une mosaïque diversifiée de niches de régénération peut être créée en forêt pérenne par des interventions spatialement hétérogènes pour maintenir des mélanges d'espèces d'arbres.

Light availability, tree growth and sustainability in uneven-aged forests on beech site types

The availability of light plays a major role in shaping the regeneration dynamics in oligotrophic and mesic forests. In selection silviculture, regeneration is initiated below canopy and usually remains shaded for a certain period. To better quantify growth patterns under these conditions on beech site types, beech (*Fagus sylvatica* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) of the thicket and pole stage classes were subjected to an extensive stem disc analysis. The results were then used to explore the possibilities of species mixtures in uneven-aged forests. While height and diameter development of both tree species depended strongly on the availability of light, it was shown that height growth of beech was larger in dense stands. Sycamore maple benefited from a longer crown and should therefore be released from competing neighbors by active management interventions. But already at small diameters, height growth was reduced the older the sycamore trees were. Therefore, at the demographic equilibrium in beech selection forests (basal area of 21–25 m²), growth of sycamore into the crown layer is strongly questioned, especially in small gaps (<270 m²) with less than 10% light availability. Under these conditions, its share in the regeneration is less than 25%, and the time to outgrow from the first two diameter-at-breast-height (DBH) classes (1–8 cm DBH) is on average 51 years. To maintain a demographic equilibrium, 90–120 trees per hectare should be present in DBH class 3 (8–12 cm DBH). However, to ensure a substantial proportion of sycamore maple in the mixture, it should be regenerated in gaps of at least 400 m². By spatially heterogeneous removals and group cuttings a diverse mosaic of regeneration niches can be created to initiate and maintain a mixture of tree species.