

Reihe KLIMOPASS-Berichte

Projektnr.: 4500354096/23

Weißtanne und Douglasie als Ersatzbaumarten für Fichte

Vergleichende Untersuchungen zur Resilienz entlang eines Höhen-
hentranssekts vom Rheintal bis in die montanen Lagen des
Schwarzwaldes

von

V. Vitali, J. Bauhus

Finanziert mit Mitteln des Ministeriums für Umwelt, Klima und
Energiewirtschaft Baden-Württemberg

Juni 2016

KLIMOPASS

– Klimawandel und modellhafte Anpassung in Baden-Württemberg



Baden-Württemberg

MINISTERIUM FÜR UMWELT, KLIMA UND ENERGIEWIRTSCHAFT

HERAUSGEBER	LUBW Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg Postfach 100163, 76231 Karlsruhe
KONTAKT KLIMOPASS	Dr. Kai Höpker, Daniel Schulz-Engler Referat Medienübergreifende Umweltbeobachtung, Klimawandel; Tel.:0721/56001465, klimopass@lubw.bwl.de
FINANZIERUNG	Ministerium für Umwelt, Klima und Energiewirtschaft Baden-Württemberg - Programm Klimawandel und modellhafte Anpassung in Baden-Württemberg (KLIMOPASS)
BEARBEITUNG UND VERANTWORTLICH FÜR DEN INHALT	Valentina Vitali, Prof. Dr. Jürgen Bausch, Professur für Waldbau, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg Tennenbacherstr. 4 79085 Freiburg im Breisgau
BEZUG	http://www.fachdokumente.lubw.baden-wuerttemberg.de/servlet/is/91063/ ID Umweltbeobachtung U82-W03-N18
STAND	Juni 2016, Internetausgabe Juni 2016

Verantwortlich für den Inhalt sind die Autorinnen und Autoren. Der Herausgeber übernimmt keine Gewähr für die Richtigkeit, die Genauigkeit und Vollständigkeit der Angaben sowie für die Beachtung privater Rechte Dritter. Die in den Beiträgen geäußerten Ansichten und Meinungen müssen nicht mit denen des Herausgebers übereinstimmen.

Nachdruck für kommerzielle Zwecke - auch auszugsweise - ist nur mit Zustimmung der LUBW unter Quellenangabe und Überlassung von Belegexemplaren gestattet.

ABBILDUNGSVERZEICHNIS	4
ZUSAMMENFASSUNG	6
1 EINLEITUNG	8
1.1 Stand der Forschung	10
2 MATERIAL, METHODEN UND ANALYSE	13
2.1 Untersuchungsgebiet	13
2.2 Probennahme und Datenerfassung	16
2.3 Dendrochronologische Analysen	17
2.4 Analyse der Konkurrenz in Mischbeständen	18
2.5 Klimadaten	21
2.6 Mastjhere	21
2.7 Statistik	21
3 ERGEBNISSE	23
3.1 Effekt von Trockenjahren auf das Baumwachstum	23
3.2 Klimasensitivität des Jahrringwachstums	27
3.3 Zusammenhang zwischen Schwefeldioxid-Konzentrationen und Jahrringwachstum	28
3.4 Einfluss der Standortsgüte (Ertragsklassen) auf die Trockenstressreaktionen	30
3.5 Der Einfluss von Mastjahren auf das Jahrringwachstum	31
3.6 Auswirkung der Konkurrenzintensität auf das Jahrringwachstum	33
3.7 Auswirkung der Baumartenmischung auf das Jahrringwachstum	34
3.8 Umfassendes Statistisches Modell der Trockenstressreaktionen	37
3.9 Limitierungen des Projekts	38
4 SCHLUSSFOLGERUNG	39
5 DANKSAGUNG	42
6 LITERATUR	42
7 ANHANG - ABBILDUNGEN	48
8 ANHANG –STATISTISCHE MODEL	54
8.1 Zusätzliche Statistische Modelle	55

Abbildungsverzeichnis

- Abbildung 1** Übersichtskarte der drei Höhentransekte. Untersuchungsgebiete sind rot umrandet. Höhenunterschiede sind farblich differenziert (s. Legende). 13
- Abbildung 2** In jedem Untersuchungsgebiet (Kandel, Blauen, Hornisgrinde) wurde ein Transekt mit drei Höhenstufen (300-500, 600-800, 900-1200 m. ü. M.) und je Höhenstufe mit zwei unterschiedlichen Expositionen (Nord und Süd) etabliert, so dass insgesamt 6 Mischbestände je Transekt beprobt wurden. In jedem Bestand wurden 15 dominante, gesunde Bäume pro Baumart beprobt. 14
- Abbildung 3** Beziehung zwischen Resistenzwerten und Konkurrenzintensität, gemessen als die Summe der Grundfläche der Konkurrenten aller Baumarten (TotNID). PTotNID zeigt den Effekt der zunehmenden Konkurrenz auf die Trockenstressreaktion. mono-Werte zeigen keinen signifikanten Effekt der Gruppierung in Rein- und Mischbestandssituationen. 19
- Abbildung 4** Unbearbeitete Jahrringchronologien der untersuchten Baumarten. Die Dürrejahre 1976 und 2003 sind durch vertikal gestrichelte rote Linien hervorgehoben. 23
- Abbildung 5** Mittelwerte der Wachstumsreaktion Resistenz, Erholung, Resilienz und relative Resilienz des Jahres 1976 und 2003 für jede Baumart. Signifikante Statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch unterschiedliche Großbuchstaben (A,B,C) dargestellt. 24
- Abbildung 6** Mittelwerte der Wachstumsreaktion Resistenz, Erholung, Resilienz und relative Resilienz das Jahre 2003 für jede Baumart. Signifikante Statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch unterschiedliche Großbuchstaben (A,B,C) dargestellt. Gleichheit wird durch die Verwendung des gleichen Buchstabens verdeutlicht. 25
- Abbildung 7 a.** Durchschnittliche Jahrringbreiten der Baumarten und **b.** durchschnittliche Trockenheitsindices für Mai, Juni, Juli und August für die drei Höhenlagen. Die Trockenjahre 1976 und 2003 sind durch vertikale Linien in Rot hervorgehoben. 27
- Abbildung 8** Durchschnittliche Jahrringweite der Baumarten und durchschnittliche jährliche SO₂-Konzentrationen. 29
- Abbildung 9** Resistenz, Erholung, Resilienz und Relative Resistenz der Baumarten Tanne, Douglasie und Fichte in Abhängigkeit von der Ertragsklasse (dGZ100, hier: Ertragsklasse). 30
- Abbildung 10** Zusammenhang zwischen Abweichungen der Jahrringbreiten vom Durchschnitt der Jahre 2001 bis 2011 und den Abweichungen der geernteten Zapfenmengen vom Mittelwert des gleichen Zeitraums. Daten zu den geernteten Zapfenmengen wurden von ForstBW für die Bereiche der Regierungspräsidien Freiburg und Karlsruhe bereitgestellt. 32
- Abbildung 11** Auswirkung der Nachbarschaftskonkurrenz (TotNID, bestimmt für 10 m Radius) auf die Trockenstressreaktion von Einzelbäumen der drei untersuchten Baumarten. 33
- Abbildung 12** Vergleich der Intensität der Konkurrenz in gemischten und mono-spezifischen Baumnachbarschaften für Zentralbäume der jeweiligen Baumart für unterschiedliche Trockenstressreaktionen. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt den Median der Reaktion der mono-spezifischen Baumnachbarschaft je Baumart. Die Kombinationen der Baumartengruppen haben eine zunehmende Zahl an Baumarten (1...4) und sind wie folgt kodiert: AA=Tanne, Br=Laubbäume, Df=Douglasie, Ns=Fichte. 35
- Abbildung 13** Vergleich des Mischungseffekts zwischen Baumarten. Für jeden Mischungstyp in den Baumnachbarschaften ist die mittlere Reaktion gezeigt. Schwarze Punkte zeigen die Reaktion der jeweiligen mono-spezifischen Baumnachbarschaften. 36

Abbildung 14 a, b, c. Detaillierte kartographische Darstellung der drei gewählten Transekte. Jeder Transekt ist durch den ersten Buchstaben seines Namens abgekürzt (K=Kandel, B=Blauen, H=Hornisgrinde). Die geographischen Ausrichtungen sind durch N(=Norden) und S(=Süden) gekennzeichnet. Die Höhen jedes Transekts werden durch L(=low/tief), M(=mittel) und H(=hoch) angegeben.....	48
Abbildung 15 Grundfächentransformierte Durchschnittschronologien der einzelnen Baumarten.....	49
Abbildung 16 Jahrringchronologien des Kandel-Transekts aufgeteilt nach Nord- und Südhängen und den drei gewählten Höhenlagen. Die Lage der Trockenjahre 1976 and 2003 werden durch gestrichelte rote Linien repräsentiert.....	50
Abbildung 17 Jahrringchronologien des Blauen Transekts aufgeteilt nach Nord- und Südhängen und den drei gewählten Höhenlagen. Die Lage der Trockenjahre 1976 and 2003 werden durch gestrichelte rote Linien repräsentiert.....	51
Abbildung 18 Jahrringchronologien des Hornisgrinde Transekts aufgeteilt nach Nord- und Südhängen und den drei gewählten Höhenlagen. Die Lage der Trockenjahre 1976 and 2003 werden durch gestrichelte rote Linien repräsentiert.....	52
Abbildung 19 “Regular subset exhaustive variables selections routine figure”. Die signifikanten Variablen jeder Reaktion wurden gewählt um das finale Modell zu testen (Kapitel 3.8).....	53
Tabelle 1 Standörtliche Beschreibung der drei Untersuchungsgebiete (Kandel, Blauen and Hornisgrinde) und Transekte.....	15
Tabelle 2 Beschreibung des Baumkollektivs der beprobten Bestände.	16
Tabelle 3 Korrelationswerte der Jahrringchronologien der Baumarten und Schwefeleinlagerung, mit dem gleichen Jahr und mit dem Vorjahr.	28
Tabelle 4 Prozentuale Veränderungen der “Komplementarität“ zwischen Trockenstressreaktion von Nachbarbäumen im Mischbestand und mit Konkurrenten im Reinbestand. Rt03, RC03, und Rs03 sind die Resistenz, die Erholung und die Resilienz in Bezug auf das Trockenjahr 2003.	34
Tabelle 5 Allgemeines Modell zur Berücksichtigung von signifikanten Variablen als Prädiktor der Trockenstressreaktionen. Werte zeigen den Koeffizient jeder Variablen. Sternchen markieren die signifikanten Werte.....	37
Tabelle 6a,b Effekte und Signifikanzlevel der Speziesunterschiede der beiden untersuchten Dürrejahre 1976 und 2003. Unter Bezugnahme auf Abbildung 5.....	54
Tabelle 7 Effekte und Signifikanzlevel der Höhenlage und Spezies auf Dürrereaktionen. Unter Bezugnahme auf Abbildung 6.	54
Tabelle 8 Effekte und Signifikanzlevel von Spezies und Ertragsklasse. Unter Bezugnahme auf Abbildung 9. ...	54
Tabelle 9 Effekte und Signifikanzlevel des Nachbarschafts-Index (TotNID) für jede Spezies. Unter Bezugnahme auf Abbildung 11.	54

Zusammenfassung

Die Anpassung der Wälder an den Klimawandel ist gegenwärtig eine der größten Herausforderungen der Forstwirtschaft. Im Zuge dessen stellt die prognostizierte klimawandelbedingte Zunahme extremer Wetterereignisse, wie z.B. häufigere und intensivere Dürreperioden, eine bisher unkalkulierbare Bedrohung für unsere Wälder dar. Daher ist die Generierung von Wissen um adäquate Entscheidungen für den Erhalt gesunder und produktiver Waldökosysteme eine dringliche waldbauliche Aufgabe. Im Falle einiger trockenstresssensitiver Baumarten könnte dies bedeuten, dass geeignete, trockenheitstolerante Ersatzbaumarten gefunden werden müssen.

Das Ziel dieses Projekts war es, die Trockenstresstoleranz der wirtschaftlich wichtigsten Nadelbaumarten des Schwarzwaldes zu vergleichen und dabei herauszufinden, ob bzw. unter welchen Standortbedingungen Weißtanne und Douglasie geeignete Ersatzbaumarten für die trockenstressempfindliche Fichte sind. Erstmals ist mit dieser Studie ein umfassender und direkter dendro-ökologischer Vergleich der Baumarten Weißtanne (*Abies alba*), Fichte (*Picea abies*) und Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) untereinander auf mehreren Standorten ermöglicht worden. Die Probestämme wurden in Mischbeständen der drei Baumarten ausgewählt. Die Bestände stocken auf Standorten, die jeweils repräsentativ sind für den südlichen, mittleren und nördlichen Schwarzwald. Um den Einfluss unterschiedlicher klimatischer Bedingungen abbilden zu können, wurden die Proben an jedem Standort entlang eines Höhengradienten entnommen.

Trotz der Zunahme der Niederschlagssumme mit der Höhe, hatte die Höhenlage lediglich einen marginal signifikanten, eher zufälligen Einfluss auf die Wachstumsreaktion der drei Baumarten während und nach Trockenjahren. Tiefergelegene Standorte waren nur geringfügig trockenstressanfälliger als Standorte höherer Lagen. Grundsätzlich waren Erholung und Resilienz des Dickenwachstums nach einer Trockenheit der Probestämme aus Beständen besserer Ertragsklassen bei allen Baumarten höher. Die Ertragsklasse, als Ausdruck der Standortsgüte, hatte allerdings keinen Einfluss auf die Wachstumsreaktion während extremer Trockenjahre (Resistenz). Während die Fichte die niedrigste Trockenheitsresistenz und –resilienz und die höchste Variabilität bei der Erholung zeigte, wies Tanne die höchste Trockenheitsresistenz auf. Zudem war die Variabilität über die verschiedenen Höhenstufen bei Tanne am niedrigsten. Zudem zeigte die Analyse des radialen Baumwachstums der letzten 30 Jahre, dass a) Douglasie stets höhere Zuwachsraten hatte als Fichte und Weißtanne; dass b) Weißtanne nach einem Zuwachseinbruch in den 1970er und 80er Jahren einen kontinuierlichen Anstieg des jährlichen Radialzuwachses hatte; und dass c) Fichte einen langjährigen, abnehmenden Trend im jährlichen Radialzuwachs aufweist.

Die Analyse des Einflusses der Baumnachbarschaft auf das Wachstum von Einzelbäumen zeigte, dass sowohl innerartliche als auch zwischenartliche Komplementarität eine Rolle spielt. Die Variabilität der Wachstumsreaktionen nahm mit zunehmender Artenzahl der direk-

ten Nachbarn ab. Bei allen Baumarten verbesserten sich vor allem Erholung und Resilienz mit zunehmender Mischung in der direkten Nachbarschaft. Bei der Weißtanne wurde zudem eine erhöhte Trockenstressresistenz mit zunehmender Mischung gefunden. Der Effekt eines erhöhten Mischungsanteils in der direkten Nachbarschaft (Konkurrenzqualität) auf die Trockenstressreaktion des jährlichen Radialzuwachses war hierbei stärker als der Effekt der Dichte der Nachbarschaft (Konkurrenzintensität). Diese Studie bildet, aufgrund ihrer einmaligen Datengrundlage und der richtungsweisenden Ergebnisse, eine wichtige Basis für weitere Studien zur Anpassung von Mischbeständen an die sich ändernden Umweltbedingungen.

1 Einleitung

Die Forstwirtschaft steht vor großen Herausforderungen, da der Klimawandel die Vitalität und Produktivität der aktuellen Waldbestände verändern wird (Albert et al., 2015; EEA, 2008; IPCC, 2007). Um die Waldökosystemfunktionen und -dienstleistungen aufrechterhalten zu können, müssen daher dringend waldbauliche Methoden zur Anpassung von aktuellen und zukünftigen Waldbeständen an den Klimawandel entwickelt werden (Linder, 2000; Lindner et al., 2000; Köhl et al., 2010). In allen bisherigen Klimaszenarien für Mitteleuropa werden außergewöhnlich trockene Vegetationsperioden als größte Herausforderung für gegenwärtige Waldökosysteme betrachtet (Albert et al., 2015). Daher muss die Entwicklung von Methoden zur Anpassung der Wälder an derartige Trockenperioden im Waldbau prioritär behandelt werden.

Die Fichte (*Picea abies*, Karst) ist aus ökonomischer Sicht die zurzeit wichtigste Baumart in Baden-Württemberg. Ihr Anteil an der Waldfläche macht hier mehr als 30% aus. Entsprechend hat sich die lokale Holzindustrie auf die Verarbeitung von Nadelholz spezialisiert, wobei der Fokus auf der Fichte liegt. Aufgrund ihrer Sensitivität gegenüber hohen Temperaturen und ihrer Anfälligkeit für Trockenstress und Schädlingsbefall (z.B. Borkenkäfer), wird der Anteil der für Fichten geeigneten Standorte in Zukunftsprognosen deutlich heruntergestuft. Im Zuge dessen wird in Baden-Württemberg der Ersatz der trockenstressanfälligen Fichte durch trockenstresstolerantere Baumarten als nötig betrachtet. Angesichts mangelnder Erkenntnisse und geringer Erfahrung mit den infrage kommenden Ersatzbaumarten hinsichtlich Trockenstresstoleranz und Wachstumspotenzial auf unterschiedlichen Standorten, ist eine vergleichende Studie hier dringend erforderlich.

Im aktuellen Klimaschutzgesetz Baden-Württembergs ist als ein wichtiges Klimaschutzziel die Reduktion unvermeidbarer Auswirkungen des Klimawandels durch vorsorgende Anpassungsmaßnahmen festgelegt. Für das Handlungsfeld Forstwirtschaft ist das Einbringen resistenterer Nadelbaumarten anstelle der Fichte benannt. Weißtanne (*Abies alba*) und Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) werden als mögliche, trockenheitstolerantere Ersatzbaumarten für gefährdete Fichtenbestände diskutiert. Von Bedeutung sind bei diesen Baumarten neben einer möglichen höheren Trockenstressresistenz die Holzeigenschaften und wirtschaftlichen Verwertungs- und Wertschöpfungsmöglichkeiten, die jenen der Fichte ähneln. Allerdings ist die gesellschaftliche Akzeptanz der Tanne, die als charakteristische Baumart natürlicher Wälder gesehen wird, wahrscheinlich höher als die Akzeptanz der eingeführten Douglasie (Reif, 2010). Da jedoch Mischwälder eine der Hauptstrategien für die Anpassung der Wälder an den Klimawandel sind, könnten auch Mischungen mit Weißtanne als und Douglasie eine adäquate Lösung sein. Vor diesem Hintergrund wurden in der vorliegenden Studie folgende Hypothesen getestet:

1. Fichte (*Picea abies*), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und Weißtanne (*Abies alba*) unterscheiden sich untereinander in ihrer Resistenz, Erholung und Resilienz während bzw. nach extremen Trockenereignissen.

2. Die relativen Unterschiede in den Wachstumsreaktionen von Fichte, Douglasie und Weißtanne ändern sich mit der Höhenlage.
3. Baumartenmischungen in der Nachbarschaft haben positive Effekte auf das Wachstum von Einzelbäumen in Fichten-Douglasien-Weißtannen-Mischbeständen.

1.1 STAND DER FORSCHUNG

In Hinsicht auf die für Zentraleuropa prognostizierten Klimabedingungen wird die Fichte in Baden-Württemberg als sehr gefährdete Baumart betrachtet. Frühere Studien haben gezeigt, dass die Resilienz dieser Baumart gegenüber Trockenjahren zu niedrig ist (z.B. (Kahle et al., 2007; Kahle et al., 2008; Pretzsch, 2012; Prietzel und Bachmann, 2011; Boden et al., 2014). Bestätigung findet diese Annahme darüber hinaus durch bereits offensichtlichen Trockenstress der Fichte an ihren südlichen Verbreitungsgrenzen (Kohnle et al., 2008).

Bereits zahlreiche Studien belegen eine positive Korrelation zwischen wärmeren Sommern und häufigerem Schädlingsbefall bei der Fichte (Bentz et al., 2010; Okland und Bjornstad, 2006; Lloret et al., 2011). Hier spielt insbesondere die Anfälligkeit gegenüber Borkenkäfern (*Coleoptera: Scolytidae*) bei (trockenheitsbedingt) geschwächten Fichtenbeständen eine wichtige Rolle. Diese Anfälligkeit führt zu einer zusätzlich signifikant erhöhten Mortalität (McDowell et al., 2008). Angesichts des prognostizierten Temperanstiegs (IPCC, 2007; Hanewinkel, 2010) ist somit ein deutlicher Fichten-Rückgang in kollin-submontanen Gebieten zu erwarten (Hanewinkel, 2010; Hanewinkel et al., 2010). Folglich wird für die nächsten 60 bis 80 Jahre von einem Fichten-Rückgang im gesamten Schwarzwald ausgegangen, vermutlich wird die Baumart hier lediglich in den Hochlagen erhalten bleiben (Hanewinkel et al., 2010; Hanewinkel, 2010). Ein derartiger Rückgang der Fichte könnte ohne waldbauliche Steuerung zu einer erheblichen Ausdehnung von Buchenbeständen (*Fagus sylvatica*) führen, wie dies bereits an der Baumartenverteilung in der jüngsten Altersklasse der Bundeswaldinventur zu erkennen ist (BME (Hanewinkel, 2010)L 2014). Die Ausdehnung der Buche würde bei heutigen wirtschaftlichen Verwertungsmöglichkeiten der Baumarten langfristig zu einem deutlich geringeren wirtschaftlichen Ertrag der Forstbetriebe führen (Möhring et al., 2008).

Bereits aus den aktuellen Inventurdaten ist ein deutlicher Rückgang der Fichten-Anbaufläche ersichtlich: zwischen 1987 und 2002 ist ein Verlust von 219.000 Hektar im ehemaligen West-Deutschland dokumentiert worden. Zwischen 2002 und 2012 nahm die geeignete Anbaufläche für Fichten in Deutschland um 242.000 Hektar (-8%) ab (BMEL, 2014). Im Falle eines Totalverlustes der Anbauflächen für Fichten in Baden-Württemberg wäre von einem finanziellen Verlust von 700 Mio. Euro bis 2030 und von bis zu 3,3 Mrd. Euro bis 2100 auszugehen (Hanewinkel, 2010). Die Weißtanne hingegen hat derzeit mit 7 % einen geringen Anteil an der Baumartenzusammensetzung in Baden-Württemberg. Auch wenn die Verteilung der Tanne regionale Schwerpunkte aufweist, finden sich Vorkommen der Art in nahezu allen Wuchsregionen mit Ausnahme des Rheintals. Dies belegt ihre breite Standortamplitude. Vielerorts unbekannt ist, dass die Tanne in Baden-Württemberg die potenziell natürlich am weitesten verbreitete Nadelbaumart wäre. Es wird vermutet, dass ihr Anteil an der potenziell natürlichen Vegetation landesweit etwas unter 20 % liegt (BMEL, 2014).

Auch der Anteil der Douglasie macht im Land Baden-Württemberg derzeit einen relativ geringen Baumartenanteil von 3 % aus, wobei Schwarzwald und Neckarland die größten Vorkommen haben. Jedoch kann in den kommenden Jahren mit einem deutlichen Anstieg des Douglasienanteils an der Baumartenfläche des Landes gerechnet werden. Ohne Berücksichtigung von Klimaprojektionen ist langfristig bereits eine Erhöhung von bis zu 6 % in öffentlichen Wäldern vorgesehen (BMEL, 2014). Gemäß den Richtlinien für die Waldentwicklungs-

typen soll die Douglasie in öffentlichen Wäldern allerdings ausschließlich in Mischbeständen angebaut werden. Im Privatwald sind zunehmend Reinbestände vorzufinden. Zur Kompensation der Fichte in Baden-Württemberg werden Douglasie und Tanne genannt, wobei den Baumarten bereits heute ein gute Anbauwürdigkeit bescheinigt wird (Bolte et al., 2009). Sowohl Douglasie als auch Tanne sind wahrscheinlich deutlich trockenheitstoleranter als die Fichte (Prietzl und Bachmann 2011). Die Douglasie wird insbesondere aus ökonomischem Interesse diskutiert, da es sich um eine schnell-wachsende und sehr produktive Baumart mit einem hohen Wachstumspotenzial auf hiesigen Standorten handelt (Kohnle et al., 2008), die auf dem Holzmarkt einen höheren Gewinn bringt als Tanne oder Buche (Prietzl und Bachmann, 2011).

Die Weißtanne wird auch aus ökologischen Gründen als eine mögliche Ersatzbaumart für die Fichte im Schwarzwald angesehen. Zudem erwiesen sich insbesondere ältere Tannen in den letzten Jahren unter den gegenwärtigen Klimabedingungen in Baden-Württemberg als äußerst stabil (Meining et al., 2013). Untersuchungen zur Tanne im Weinbauklima der Gegend um Heilbronn legen zudem die Vermutung nahe, dass die Tanne selbst dort auf geeigneten Standorten und bei entsprechender waldbaulicher Behandlung eine wichtige Mischbaumart sein könnte (Dittmar et al., 2012). Die Tanne hat bisher auch auf mäßig-trockenen (Niederschlagssummen von 600 bis 700 mm), tonreichen Substraten in Zentralfranken, eine hohe Vitalität (Kölling und Borchert, H., 2004). Unter den Klimabedingungen in Baden-Württemberg in den letzten Jahren erwies sich die Weißtanne als besonders stabile Baumart (Meining et al., 2013). Auch in einer Reihe von anderen Publikationen wird der Tanne, im Vergleich zu anderen mit ihr vergesellschafteten Baumarten, eine relativ hohe Trockenstresstoleranz bescheinigt (Muck, P. et al., 2008; Kohnle et al., 2008; Dittmar et al., 2012; Lebourgeois et al., 2013). Anhand eines Vergleichs zwischen erwartetem und tatsächlichem Höhenwachstum konnte gezeigt werden, dass die Anbaumöglichkeiten der Weißtanne weit über ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet liegen (Nothdurft et al., 2012).

Eine Mischbestand kann definiert werden als “Bestand, in welchem weniger als 80% der Kronen zu einer einzigen Baumart gehören” (Burns und Honkala, 1990). Basierend auf der Nischentheorie wird bei Mischbeständen davon ausgegangen, dass an einem Standort an dem zwei oder mehr Arten koexistieren, die Ressourcennutzung durch Komplementär- und/oder Konkurrenzeffekte beeinflusst wird. Unterschiedliche Gewichtung in der Ressourcennutzung und ein unterschiedliches Adaptationsverhalten weisen darauf hin, dass die Arten in einem Mischbestand die Ressourcen eines Standortes auf einem insgesamt höheren Niveau ausschöpfen als in Reinbeständen (Forrester und Bauhus, 2016). In Bezug auf die Wasserversorgung kann dies bedeuten, dass einzelne oder alle beteiligten Baumarten in Mischbeständen einem erhöhten Wasserstress ausgesetzt sind (Grossiord et al., 2014).

Die hohe Konkurrenzkraft der Douglasie erschwert vielerorts die dauerhafte Implementierung von Douglasien-Mischbeständen (Flaig, H., Aretz, A. et al., 2003). Da jedoch eine Reihe von ökologischen und naturschutzfachlichen Aspekten dafür sprechen eine nicht-heimische Baumart wie die Douglasie in Mischung mit heimischen Baumarten anzubauen, sollten waldbauliche Methode zur Förderung von Douglasien-Mischbeständen gefunden werden (Reif, 2010). Dieser Gedanke kann durch die Erkenntnis untermauert werden, dass die Weißtanne in

Mischbeständen weniger Trockenstress anfällig ist als in Reinbeständen (Lebourgeois et al., 2013). Zudem konnten positive Effekte einer Baumartenmischung für das Baumwachstum in Mischbeständen aus Fichte und Tanne demonstriert werden (Forrester et al., 2013; Danescu et al., 2016). Erkenntnisse hinsichtlich der Zuwachsänderungen von Douglasie, Weißtanne und Fichte in Mischbeständen fehlen allerdings bisher.

2 Material, Methoden und Analyse

2.1 UNTERSUCHUNGSGEBIET

Im Rahmen dieser Studie wurden die Wachstumsreaktionen von Douglasie, Weißtanne und Fichte in 60 bis 100-jährigen Mischbeständen des zentralen und südlichen Schwarzwalds untersucht. Basierend auf Zuwachsbohrungen wurden die Trockenstressreaktionen anhand dendro-ökologischer Jahrring-Analysen retrospektiv untersucht. Im Zuge dessen entstand eine der größten dendro-ökologischen Datensätze gemischter Nadelwälder Zentraleuropas. Die Proben decken viele verschiedene Standorte

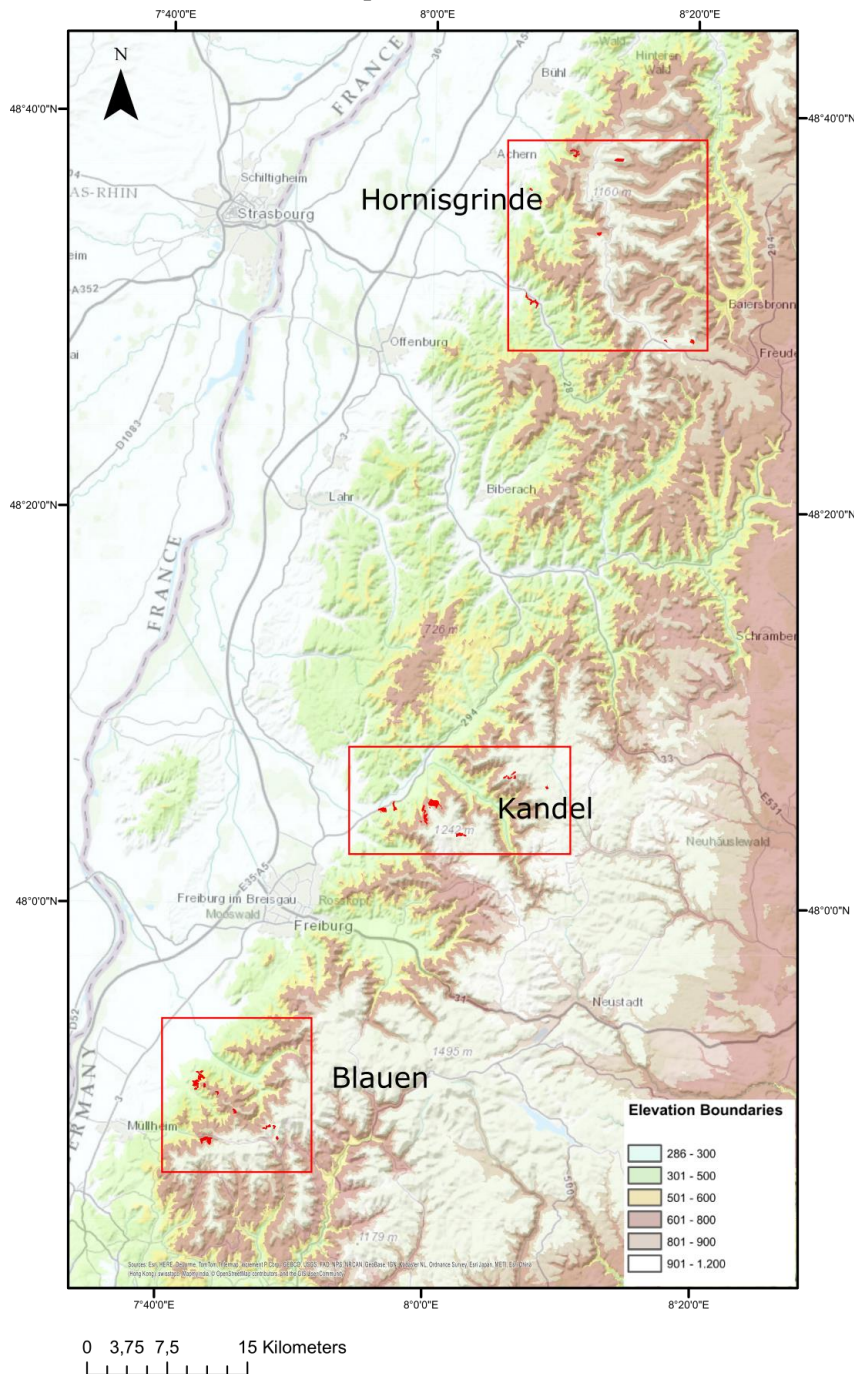


Abbildung 1 Übersichtskarte der drei Höhen transekte. Untersuchungsgebiete sind rot umrandet. Höhenunterschiede sind farblich differenziert (s. Legende).

ab, sodass die Ergebnisse der Studie auf die regionalen Populationen der drei Baumarten übertragen werden können.

Es wurden drei Transekte (Staufen, Kandel und Hornisgrinde) etabliert, die jeweils in je drei Höhenlagen unterteilt wurden. Diese reichen von der kollinen bis submontanen untersten Lage (Verlauf zwischen 200-550 m.ü.M.), über die mittlere submontan bis montane Lage (zwischen 650-800 m. ü. M.), bis zur hohen, montan bis hochmontanen Lage (900-1100 m. ü. M.) (Abbildung 1; eine detaillierte kartographische Darstellung der drei gewählten Transekte findet sich zudem in Abbildung 14 im Anhang, Abbildung 2).

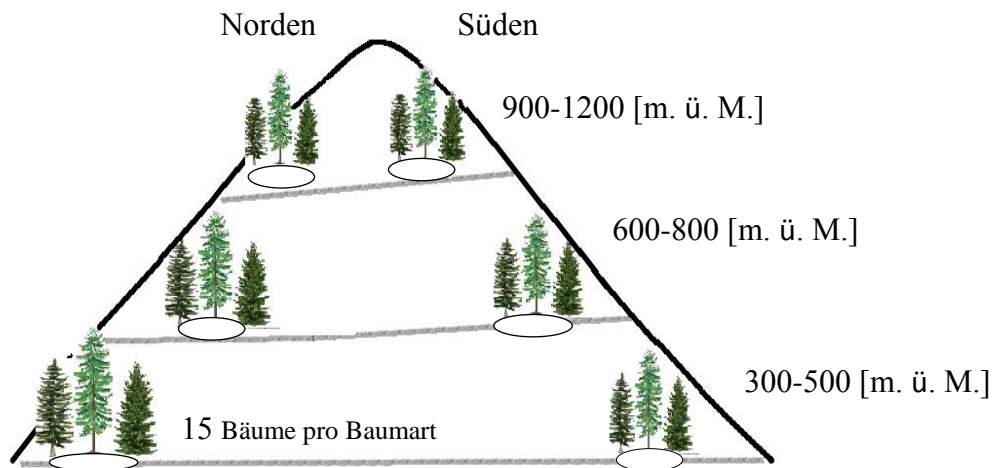


Abbildung 2 In jedem Untersuchungsgebiet (Kandel, Blauen, Hornisgrinde) wurde ein Transekt mit drei Höhenstufen (300-500, 600-800, 900-1200 m. ü. M.) und je Höhenstufe mit zwei unterschiedlichen Expositionen (Nord und Süd) etabliert, so dass insgesamt 6 Mischbestände je Transekt beprobt wurden. In jedem Bestand wurden 15 dominante, gesunde Bäume pro Baumart beprobt.

Somit wurde eine gleichmäßige Verteilung der beprobten Bäume über den gesamten Höhenverlauf sichergestellt. Um neben der Höhenlage auch unterschiedliche Einstrahlungssituationen zu berücksichtigen, wurden in jeder Höhenlage Untersuchungsflächen mit nördlicher und südlicher Exposition gewählt.

Tabelle 1 Standörtliche Beschreibung der drei Untersuchungsgebiete (Kandel, Blauen und Hornisgrinde) und Transekte

Untersuchungsgebiet	Kandel					
	KNH	KNM	KNL	KSH	KSM	KSL
Höhe [m. ü. M.]	1000-1100	680-800	300-400	1079-1127	640-810	300-370
Ausrichtung [°]	355-5	40-0	20-0	175-270	210-270	230-270
Ertragsklasse 1 [dGZ100] ¹	12	15	17	7	12	15
DMI ² , (2003)	98.33, (64)	71.41 (47)	48.63 (32)	93.67 (57)	60.27 (40)	47.39 (31)
Durchschnittliche Jahrestemperatur (T, °C)	5.68	7.73	9.67	6.62	8.7	10.04
Durchschnittlicher Niederschlag (P, mm) ³	1836	1509	1141	1854	1344	1133
Durchschnittliche Min Jan / Max Juli Temperatur ⁴ (Tmin / Tmax, °C)	-11.6/24.0	-10.1/27.0	-9.0/29.8	-10.8/25.5	-9.5/28.3	-8.6/30.3
Untersuchungsgebiet	Blauen					
	BNH	BNM	BNL	BSH	BSM	BSL
Höhe [m. ü. M.]	945-1080	680-760	430-550	895-1060	670-780	465-550
Ausrichtung [°]	355-0	20-50	355-0	150-240	185-265	120-250
Ertragsklasse 1 [dGZ100]	13	17	18	13	14	16
DMI, (2003)	89.62 (67)	78.24 (57)	67.56 (50)	86.76 (64)	59.81 (44)	50.55 (38)
Durchschnittliche Jahrestemperatur (T, °C)	6.33	6.95	7.7	6.75	8.31	8.77
Durchschnittlicher Niederschlag (P, mm)	1744	1581	1426	1732	1305	1131
Durchschnittliche Min Jan / Max Juli Temperatur (Tmin / Tmax, °C)	-11.1/25.0	-9.5/25.8	-9.4/26.9	-10.9/25.7	-9.5/27.8	-9.7/28.5
Untersuchungsgebiet	Hornisgrinde					
	HNH	HNM	HNL	HSH	HSM	HSL
Höhe [m. ü. M.]	850-920	680-790	290-365	930-1015	550-650	320-460
Ausrichtung [°]	330-30	355-0	350-0	100-190	180-210	120-210
Ertragsklasse 1 [dGZ100]	12	15	19	10	16	17
DMI, (2003)	98.62 (62)	107.2 (71)	62.99 (44)	94.21 (63)	75.6 (52)	56.96 (39)
Durchschnittliche Jahrestemperatur (T, °C)	6.29	5.94	8.87	6.61	7.8	9.37
Durchschnittlicher Niederschlag (P, mm)	1907	2036	1416	1864	1602	1314
Durchschnittliche Min Jan / Max Juli Temperatur (Tmin / Tmax, °C)	-11.2/25.3	-10.9/24.8	-9.1/29.2	-10.5/25.7	-9.6/27.3	-8.5/29.7

¹ Ertragsklasse Baumarten-spezifische Wachstumstabellen für Baden-Württemberg wurden für die Zuweisung von Qualitätswerten verwendet (ForstBW).

² Trockenheitsindex nach de Martonne (DMI) berechnet als $DMI = P / (T + 10)$ (Martonne, 1926).

³ Durchschnittliche Jahresniederschlagssumme 1960-2014

⁴ Durchschnittstemperatur des kältesten und des wärmsten Monats

2.2 PROBENNAHME UND DATENERFASSUNG

Durch die vollständige Beprobung der drei Transekte ergibt sich ein Datensatz von 18 Untersuchungsflächen mit jeweils 15 beprobten Bäumen pro Art. Insgesamt wurden pro Baumart 270 Bäume der Arten Weißtanne, Fichte und Douglasie beprobt. Alle Untersuchungsflächen sind im Besitz des Landes Baden-Württemberg und die Beprobung wurde mit Zustimmung der zuständigen Förster bzw. Forstverwaltung durchgeführt. In jedem Bestand wurden für 15 dominante, gesunde Bäume pro Baumart je zwei Bohrkerne auf 1,30 m Stammhöhe (Brusthöhe) mit einem Zuwachsbohrer (Suunto, 400 mm, Finland) entnommen. Darüber hinaus wurden die zusätzlichen Variablen Brusthöhendurchmesser (BHD), Baumhöhe, Baumart und Entfernung und Winkel zu konkurrierenden Bäumen zur Berechnung der Konkurrenzindizes in einem 10 m-Radius aufgenommen. Hierbei wurden in direkter Konkurrenz zueinander stehende Bäume als Probebäume ausgeschlossen. Baumstümpfe wurden in gleicher Weise dokumentiert und der BHD aus einer Form-Faktor-Gleichung von 10 Bäumen eines jeden Untersuchungsgebiets extrapoliert. Die Stammdurchmesser wurden in drei Höhen gemessen (10, 70 und 130 cm) und der BHD der Stümpfe durch höhen-abhängige Koeffizienten korrigiert und dann auf die höheren 5 cm aufgerundet.

Tabelle 2 Beschreibung des Baumkollektivs der beprobten Bestände.

		Durchschnittliche Baumhöhe (m)			Durchmesser Bäume (BHD, cm)			Durchschnittliches Alter (in Jahren) ¹		
		Douglasie	Fichte	Tanne	Douglasie	Fichte	Tanne	Douglasie	Fichte	Tanne
Hornisgrinde	HNH	31.4	27.9	27.5	67	48.6	61.1	66	76	102
	HNM	35.9	33.4	33.2	63.6	60.1	62.5	74	90	89
	HNL	43.3	37	35.9	80	59.8	61	78	78	90
	HSB	27.5	25.9	26.2	52.6	50.6	59.9	69	85	101
	HSM	38	33.8	34	66.1	55.9	66	67	84	106
	HSL	37.6	31.2	30.2	60.3	53.5	50.6	63	70	80
Kandel	KNH	35.1	30.9	27.9	72.2	57.4	48.6	85	88	97
	KNM	42	34.5	33.6	80.2	61	60.5	101	83	106
	KNL	45.5	35.9	37.3	87.2	59.5	67.2	90	90	97
	KSH	31.2	28.3	27.1	61.1	53	54.8	95	127	96
	KSM	38.9	31.7	29.6	78.4	59.3	67.8	96	81	123
	KSL	37.4	31.6	31.7	69.5	50.4	49.3	79	68	90
Blauen	BNH	32.5	31.2	39.1	80.7	55.6	62.9	95	83	106
	BNM	36.6	36.4	42.9	76.3	57.5	62.7	81	86	107
	BNL	31.7	31.8	36.3	61.7	48.7	58.1	59	70	77
	BSB	27.8	29.6	34.4	64.8	51.1	59.5	64	99	103
	BSM	29	30.2	38.4	68.8	50.4	57.4	73	76	92
	BSL	34.1	31.9	41.8	80.4	48.9	61.2	78	82	98

¹ Alter für alle Baumarten im Jahr 2014, Mittelwert der Höhe und des BHD aller Zielbäume.

2.3 DENDROCHRONOLOGISCHE ANALYSEN

Zur besseren Erkennbarkeit der Jahrringe wurden die Bohrkerne einseitig geschliffen und poliert. Anschließend wurden die Jahrringbreiten mit Hilfe des WINDENDRO Bildverarbeitungsprogrammes (Regents Instruments, Quebec) vermessen, dokumentiert und datiert. Bedingt durch die hohe Produktivität der untersuchten Bestände waren die Jahrringe vergleichsweise breit und klar voneinander zu unterscheiden. Daher war eine mikroskopische Untersuchung der Jahrringe nicht notwendig und die aufbereiteten Bohrkerne konnten eingescannt und digitalisiert werden. Anschließend wurden die Jahrringchronologien visuell abgeglichen. Eine Qualitätskontrolle wurde mittels Vergleich durch Kreuzvalidierung der erstellten Jahrringchronologien mit dem Programm COFECHA (Holmes, 1983) durchgeführt, um eine korrekte Zuordnung der Jahrringe zu den jeweiligen Kalenderjahren gewährleisten zu können. Im nächsten Schritt wurde nach Baumart, Standort (Höhe und Exposition) getrennt die Gleichläufigkeit berechnet. Sie ist ein Maß für die Gleichheit des Zuwachses verschiedener Jahrringchronologien und resultiert aus deren Verlauf – der gemeinsamen Zu- oder Abnahme der Jahrringbreite. Die Gleichläufigkeit wird in Prozent angegeben, wobei 100 % eine totale Übereinstimmung bedeutet (Schweingruber, 1988). Bei den im Rahmen dieses Projektes datierten Proben variierte die Gleichläufigkeit zwischen 60 und 85%. Diese vergleichsweise hohe Gleichläufigkeit ist ein Zeichen für die hohe Korrelation des Wachstumsverhaltens zwischen den Bäumen der jeweiligen Baumart. Diese Ergebnisse zeigen ein interessantes Bild der heutigen Situation: die beiden vorgeschlagenen Ersatzbaumarten zeigen ein robusteres Verhalten als die Fichte – nun sogar unter der Berücksichtigung von extremen Klimaereignissen. Die *common period*¹ Analyse zeigt die hohe statistische Qualität der Zuwachsdaten der Probestämme für die Untersuchung des Klima-Wachstums-Verhältnisses: aus den vorliegenden Zuwachschronologien aller Probestämme ging ein starkes Signal externer Einflüsse hervor. Dies wurde durch hohe Expressed Population Signal (EPS)-mit Werten zwischen 0,8 und 0,9 bestätigt. Wenn der EPS-Wert über 0,85 liegt, so eignet sich die Chronologie für dendroklimatische Analysen (Wigley et al. 1984). Aus den Zuwachschronologien wurde die Synchronität der Wachstumsverläufe der einzelnen Arten, auch zwischen den Untersuchungsflächen, erkennbar ein Zeichen für ähnliche Reaktionen auf das Klima.

Um kurzzeitige Veränderungen und Wachstumsunterschiede zu identifizieren, wurden Vergleiche zwischen den Baumarten anhand der Rohdaten der Jahrringweiten durchgeführt. Anschließend wurden die Jahrringweiten in jährliche Grundflächenzuwächse umgewandelt (Abbildung 15). Aufgrund der geringen Zahl bis ins Mark reichender Bohrkerne erwiesen sich die erhaltenen Werte jedoch als schlechte Indikatoren für die Einschätzung des Klima-Wachstums-Verhältnisses. Es wurden daher letztendlich die Jahrringbreiten (in mm) für die weitere Analyse verwendet. Für die Messung der Trockenstressreaktionen wurden sowohl Rohdaten, als auch standardisierte Daten verwendet. Die Ergebnisse zeigten allerdings keine signifikanten Unterschiede zwischen diesen beiden Ansätzen auf. Um trotzdem sicherzugehen, dass die möglichen Alterstrends die Analyse nicht beeinträchtigen, wurden die weiteren

¹ Gemeinsame Zeitperiode in der die Jahresringchronologie von >10 Bäumen vermessen wurden

Analysen mit den standardisierten Jahrring-Daten durchgeführt. Auf einzelne Chronologien wurde eine klassische *Spline* Standardisierung unter der Verwendung nicht-exponentieller Funktionen des Softwarepakets R auf die einzelnen Chronologien angewendet (detrrend.series with ModNegExp, dplR package; Cook und Kairiūkštis, 1990; Bunn, 2010).

Die Trockenstressreaktionen der drei Baumarten wurden mit Fokus auf die Trockenjahre 1976 und 2003 berechnet. Die Indizes wurden aus den kreuzvalidierten Chronologien der einzelnen Bäume berechnet. Die Wahl dieser zwei Jahre wurde durch eine Weiserjahr-Analyse bestätigt. Diese Jahre zeichnen sich durch 20-prozentige Zuwachseinbrüche für alle drei Baumarten in Verbindung mit niedrigen Trockenheitsindex-Werten aus (Abbildung 7: de Martonne Index-DMI für die vegetative Periode enthält die Monate Mai, Juni, Juli und August (Martonne, 1926). Für Details s. Kapitel 2.5). Auf der Grundlage der Jahrringchronologien wurden in Anlehnung an Lloret et al. (2011) die Variablen Resistenz, Erholung, Resilienz und die relative Resilienz zur Einschätzung des Trockenstresses wie folgt berechnet:

$$\text{Resistenz (Rt)} = \frac{TJ}{\text{PreTJ}}$$

$$\text{Erholung (Rc)} = \frac{\text{PostTJ}}{TJ}$$

$$\text{Resilienz (Rs)} = \frac{\text{postTJ}}{\text{preTJ}}$$

$$\text{Relative Resilienz (RRs)} = \frac{(\text{postTJ} - TJ)}{\text{preTJ} - TJ} \times 1 - \frac{TJ}{\text{preTJ}}$$

Wobei TJ = Der Radialzuwachswert des Trockenjahres; preTJ = Radialzuwachswert des Vortrockenjahres; postTJ = Radialzuwachswert des Nachtrockenjahres.

Die durchschnittlichen Jahrringbreiten der Jahre vor und nach den Trockenjahren wurden als Mittelwerte der jeweiligen zwei Vor- und Nachtrockenjahre berechnet. Von einem Einbeziehen längerer Perioden vor und nach den Trockenjahren wurde abgesehen, da andernfalls die Gefahr bestanden hätte, die Auswirkungen anderer Trockenjahre in diese Perioden mit aufzunehmen. So konnte zum Beispiel für das Jahr 2006 ein starker Zuwachseinbruch identifiziert werden, der sowohl auf Trockenheit, als auch auf Mastjahre im Zusammenhang mit Trockenheit zurückgeführt werden könnte (Meining und Wilpert, 2006). Um diese Vorgehensweise mit nur 2 Jahren vor und nach Trockenjahren zu prüfen, wurden auch Intervalle mit bis zu +/- 8 Jahren getestet. Die Ergebnisse waren in diesen Fällen weniger signifikant, die Hauptaussagen blieben jedoch erhalten.

2.4 ANALYSE DER KONKURRENZ IN MISCHBESTÄNDEN

Vorherige Studien in Mischbeständen von Tanne und Fichte zeigten, dass beide Baumarten zwar voneinander profitieren, das Ausmaß dieses positiven Mischungseffekts jedoch von Klimafaktoren, Ertragsklasse und Standortdichte abhängig ist (Forrester et al., 2013). Um den Effekt von Konkurrenz auf das radiale Wachstum einzelner Bäume einschätzen zu können, wurde im Rahmen der vorliegenden Studie der Nachbarschafts-Index von Forrester et al.

(2013) angewandt. Um eine möglichst hohe Variabilität von Konkurrenzverteilungen abdecken zu können, wurden verschiedene Kombinationen der Zusammensetzung der Nachbarschaftskonkurrenz bei der Datenaufnahme im Feld berücksichtigt. Die Intensität der Konkurrenz (TotNID) die ein einzelner Baum erfährt, wurde für jeden Baum als Funktion der Grundfläche aller Konkurrenten in einem Radius von 10 m berechnet. Die Grundflächen der Konkurrenten wurden je nach Abstand vom Zielbaum und der Baumart mittels einer einfachen Summierungsgleichung gewichtet (Forrester et al., 2013):

$$TotNID_i = \sum_{j=1}^n \frac{size_j}{Distance_{ij}}$$

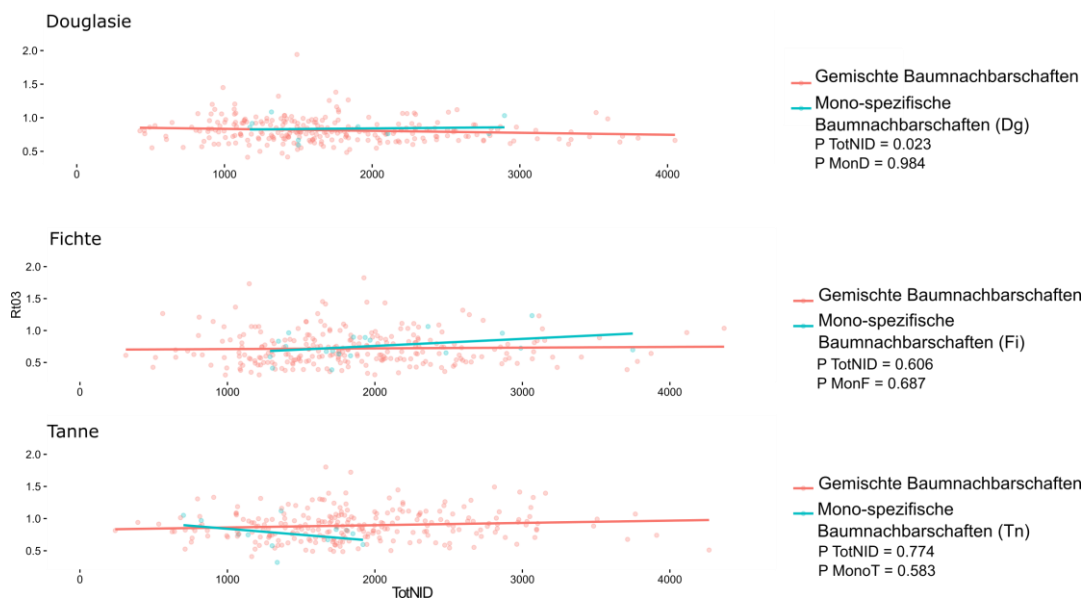


Abbildung 3 Beziehung zwischen Resistenzwerten und Konkurrenzintensität, gemessen als die Summe der Grundfläche der Konkurrenten aller Baumarten (TotNID). P_{TotNID} zeigt den Effekt der zunehmenden Konkurrenz auf die Trockenstressreaktion. mono-Werte zeigen keinen signifikanten Effekt der Gruppierung in Rein- und Mischbestandssituationen.

Wobei NID_i den Einfluss der Nachbarschaft auf einen zentralen Baum beschreibt (i), wobei die Nachbarschaften aus n Bäumen besteht (j); die Baumgröße wird als Grundfläche des Baums (in cm^2) quantifiziert; die Distanz (in m) als die Distanz zwischen dem Stammzentrum des zentralen Baums (i) und dessen j -tem Nachbarn. Alle Bäume in einem Radius von 10 m wurden als Konkurrenten des zentralen Baums (i) registriert. Kein Konkurrenzbaum wurde wiederum als Zentralbaum ausgewählt, so dass die untersuchten Baumnachbarschaften unabhängig waren. Für die Arten der Konkurrenz zwischen den drei Nadelbaumarten wurden insgesamt 15 Kategorien definiert. Darüber hinaus wurde eine weitere Kategorie für Laubbäume implementiert, welche in der Folge zu 80% aus *Fagus sylvatica* bestand. Die verschiedenen Umgebungen konnten daher sowohl als monospezifisch, als auch aus zwei, drei oder maximal vier Baumarten bestehen. Eine Vergleich der Verteilung der Konkurrenzintensität in monospezifischen Baumnachbarschaften mit denen von gemischten Nachbarschaften zeigte, dass diese sich nicht signifikant unterschieden und somit verglichen werden konnten (Abbildung 4).

Zusätzlich zur quantitativen Auswertung der Konkurrenz spielt auch die Qualität der Konkurrenz, bedingt durch die unterschiedliche Ressourcennutzung verschiedener Baumarten, eine wichtige Rolle für das Wachstum und für die Trockenstressreaktion. Konkurrenzkonstellationen wurden in 15 Kategorien unterteilt und mit dem relativen „Standardlevel der monospezifischen Baumnachbarschaft“ einer jeden Baumart verglichen. Der Komplementaritätseffekt, berechnet als prozentualer Unterschied der Trockenstressreaktion zwischen monospezifischen und hetero-spezifischen Baumnachbarschaften, floss in die Quantifizierung des Gesamteffekts zunehmender Konkurrenz auf den Trockenstress ein.

2.5 KLIMADATEN

Die für die Berechnung der Klimasensitivität benötigten Witterungsdaten wurden als interpolierte Daten des REGNIE Projekts der Datenbank des Deutschen Wetterdienstes (DWD 2013), entnommen. Für die Berechnung des Trockenheitsindex nach de Martonne (DMI) wurden die monatlichen Witterungsparameter Niederschlagssumme, Temperatur-Minimum, -Maximum und Durchschnittstemperatur von jedem Untersuchungsgebiet beim DWD eingeholt. Der DMI wurde für die Periode 1960 bis 2014 jeweils sowohl als Ganzjahreswert, als auch als Wert für die Vegetationsperiode (jeweils für die Monate Mai bis August, da diese die signifikantesten waren) wie folgt berechnet (Maliva und Missimer, 2012).

$$DMI = P / (T + 10)$$

Im Folgenden wurde, basierend auf den resultierenden DMI-Werten, mithilfe des Jahrring-Korrelationsprogrammes DENDROCLIM2002 (Biondi und Waikul (2004) der Einfluss der Witterung auf die Trockenstressreaktionen der Probebäume getestet. Aufgrund der Kürze (ca. 60 Jahre) der Zuwachschronologien wurde ein 30-jähriges Intervall gewählt, welches schrittweise vorwärts- und rückwärts- mit den Zuwachsdaten korreliert wurde. Die zu analysierende Zeitspanne wurde auf den Zeitraum zwischen 1989 und 2015 festgelegt. Um die Wahrscheinlichkeit möglicher Fehlinterpretationen zu minimieren, wurde dieser Zeitraum nicht weiter verkürzt.

Die für die zusätzliche Analyse der Schwefeldioxid-Einlagerung benötigten Daten wurden von der Schauinsland-Wetterstation (DE0003R) [1977.01.02-2010.12.31] (Abbildung 8) eingeholt (Tørseth et al., 2012).

2.6 MASTJHARE

Ein Faktor, der bei Bäumen häufig für Variation im Durchmesserzuwachs führt, ist ihre Fruchtbildung (Seifert und Müller-Starck, 2009). Für die Analyse von Mastjahren wurden die Erntemengen von Zapfen für den Zeitraum 2001 bis 2011 (RP Freiburg und Karlsruhe, Landesbetrieb Forst Baden-Württemberg) verwendet.

2.7 STATISTIK

Um die Trockenstressreaktionen der Probebäume erklären zu können, wurden Kovarianzanalysen durchgeführt und multiple Regressionsmodelle berechnet. Hierbei wurden lineare Modelle mit einfachen und multiplen Variablen berechnet (Crawley, 2005). In diesem Zuge wurde jeweils die Variable mit dem niedrigsten Akaike-Wert (AIC) ausgeschlossen. Zur Einschätzung der Güte der Regressionsmodelle wurden die Parameterkoeffizienten getestet, sodass aufgrund der resultierenden R^2 -Werte die Modell-Eignung quantifiziert werden konnte. Darüber hinaus wurde mit der *regular subset*-Methode ein halbautomatischer Modellaufbau durchgeführt. Dabei wurden, durch die schrittweise-vorwärts und schrittweise-rückwärts gerichtete, Variablen-Auswahl (*exhaustive search*), nach und nach Variablen hinzugefügt und deren t-Statistik-Koeffizienten untereinander verglichen. So konnte für jede Variable der Bei-

trag zur Modell-Aussage hinsichtlich Trockenstressreaktion geprüft und quantifiziert werden (Tab. 11). Alle Modellierungen wurden mit dem Programm R Version 3.1.2 (R Development Core Team, 2014) durchgeführt.

3 Ergebnisse

3.1 EFFEKT VON TROCKENJAHREN AUF DAS BAUMWACHSTUM

Um eine bessere Vergleichbarkeit der Baumarten untereinander zu ermöglichen, wurden durchschnittliche Chronologien berechnet (Abbildung 4). Bei den allgemeinen Wachstumstrends lag die Douglasie auf dem höchsten Niveau. Der Radialzuwachs bei Fichten nahm im Laufe der letzten 40 Jahre sukzessive ab, wohingegen sich die Weißtanne nach einer Wachstumsdepression in den 70er und frühen 80er Jahre erholt hat. Weißtannen weisen heute eine höhere durchschnittliche Wachstumsrate auf als Fichten (Elling et al., 2009).



Abbildung 4 Unbearbeitete Jahrringchronologien der untersuchten Baumarten. Die Dürrejahre 1976 und 2003 sind durch vertikal gestrichelte rote Linien hervorgehoben.

Speziell in den Trockenjahren 1976 und 2003 (rot gestrichelte Linie, Abbildung 4), wurde in allen Fällen eine Abnahme der Jahrringbreiten festgestellt. Das Jahrringwachstum der Douglasien fällt in Trockenjahren auf ein höheres absolutes Niveau zurück als das von Tannen und Fichten. Dies könnte, abgesehen von einer höheren Trockenheitstoleranz, durch ein geringeres Durchschnittsalter der beprobten Douglasien und ein höheres durchschnittliches Niveau bedingt sein.

Durchschnittliche Chronologien einzelner Transekte (Abbildung 16, 17, 18) und Wachstumsreaktionen auf Einzelbaumebene wurden berechnet, um den Effekt von deskriptiven Variablen (z.B. Höhe über NN der Bestände, Exposition, Ertragsklasse) zu testen. Die große Variabilität der Ergebnisse zeigte jedoch kein klares Muster, dass Einzelvariablen hätte zugeordnet werden können. Solch starke Variabilität kann durch unterschiedliches Management, unterschiedliche Produktivitäten und die relativ geringen Unterschiede der Höhenlagen im Schwarzwald bedingt sein.

Ziel dieser Studie war es, eine große Auswahl unterschiedlicher Standorte zu berücksichtigen, da dies eine weitaus verlässlichere Übertragung der Ergebnisse auf die Gesamtpopulation ermöglicht. Trockenstressreaktionen, erkennbar durch deutliche Zuwachseinbrüche, traten an allen Standorten gleichzeitig auf. Wie zu erwarten, waren die Ausmaße der Zuwachsreaktionen der drei Baumarten auf Trockenstress sehr unterschiedlich und unterschieden sich darüber hinaus zwischen den betrachteten Extremjahren (Abbildung 5, Tabelle 6 a,b im Anhang).

Im Vergleich zu Douglasie und Weißtanne zeigten Fichten in allen Fällen die geringste Resistenz gegenüber Trockenheit. Fichten zeigten auch eine sehr variable Erholungsrate; besonders im Jahr 2003 war die Resilienz in Bezug auf das Trockenjahr geringer als bei den anderen Baumarten. Zudem wurden die Zuwachsraten der Jahre vor der Trockenheit in den anschließenden zwei Jahren nicht wieder erreicht. Tatsächlich blieb die durchschnittliche relative Resilienz (RR) weit unter dem Schwellenwert

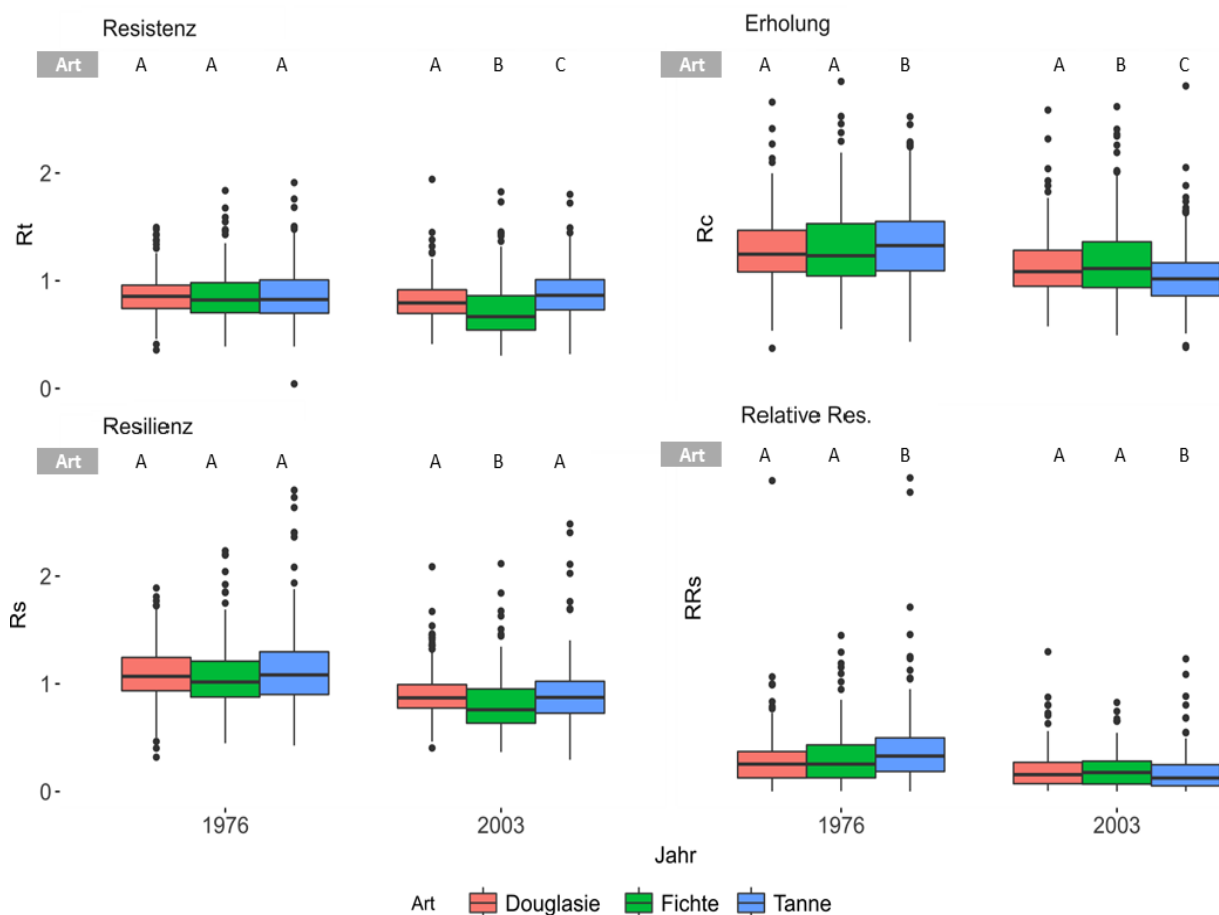


Abbildung 5 Mittelwerte der Wachstumsreaktion Resistenz, Erholung, Resilienz und relative Resilienz des Jahres 1976 und 2003 für jede Baumart. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch unterschiedliche Großbuchstaben (A,B,C) dargestellt.

von 1,0, was einen nachhaltigen negativen Einfluss der Trockenheit anzeigt. Im Jahr 2003 war die Weißtanne die resistenste der drei betrachteten Baumarten. Dies erklärt auch den geringen Erholungswert, da keine deutlichen Zuwachsrückgänge kompensiert werden musste. Anders als im Jahr 2003, einem Jahr in dem die Fichten-Zuwächse in hohen Lagen weniger zurückging als jene von Weißtanne und Fichte in niedrigeren Höhenlagen, gingen dem Jahr 1976 einige Trockenjahre voraus. Daher ist es wahrscheinlich, dass diese Vorkonditionierung das Baumwachstum 1976 negativ beeinflusst hat (vgl. Becker, 1989).

Während des Trockenjahres 1976 verhielten sich alle betrachteten Baumarten ähnlich. Insbesondere Fichten und Douglasien wiesen keine signifikanten Zuwachsreaktionen auf. Weißtanne wies jedoch bereits bei der Trockenheit von 1976 eine signifikant höhere Erholungsrate und Resilienz auf. Im Jahr 2003 fielen die Trockenstressreaktionen deutlicher aus als 1976. Die Baumart Fichte zeigte 2003 in Form der niedrigsten Resistenz- und Resilienzwerte den größten Trockenstress an. Die Wachstumsreaktionen von Douglasie und Weißtanne ähnelten

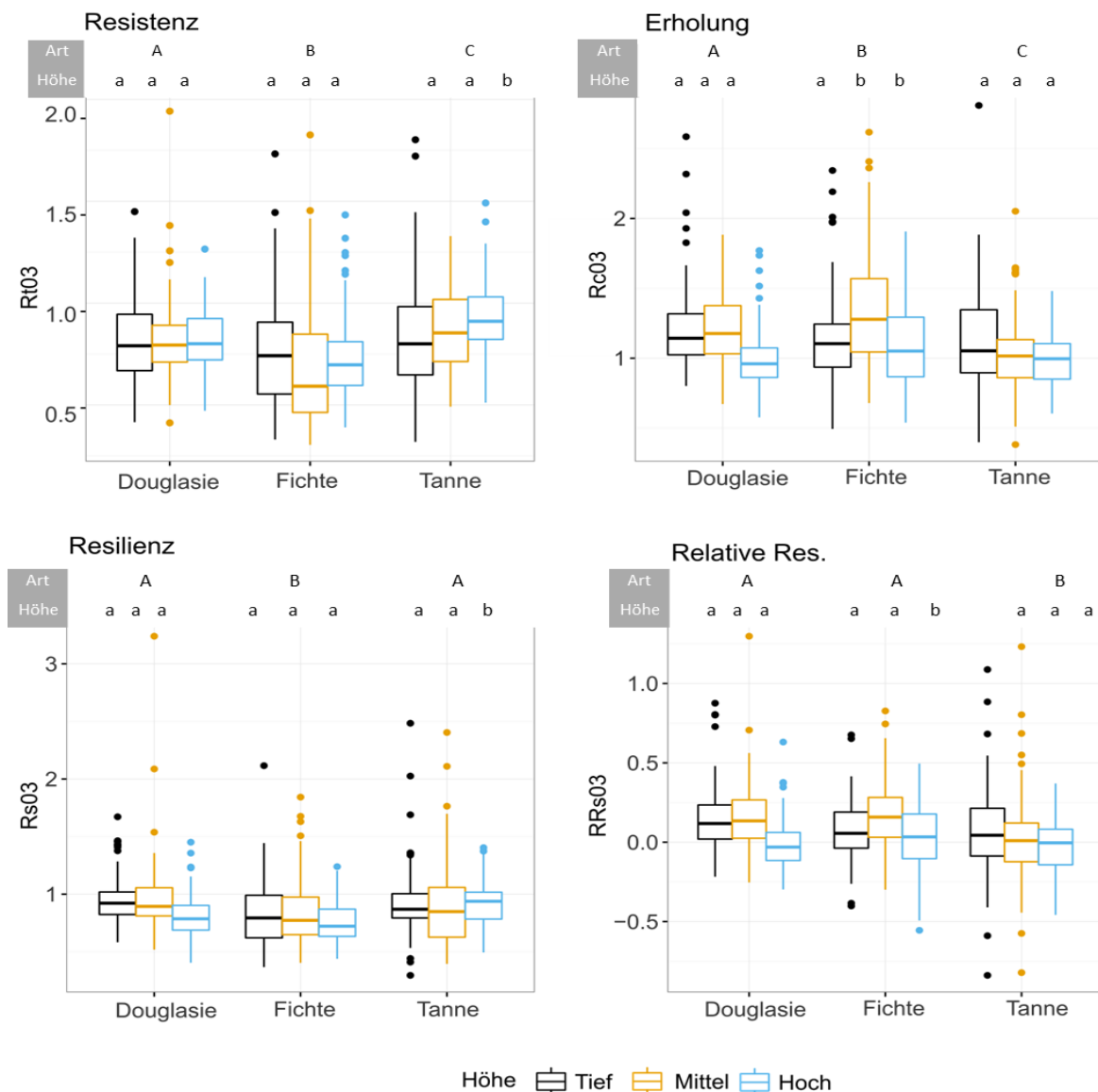


Abbildung 6 Mittelwerte der Wachstumsreaktion Resistenz, Erholung, Resilienz und relative Resilienz das Jahre 2003 für jede Baumart. Signifikante Statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch unterschiedliche Großbuchstaben (A,B,C) dargestellt. Gleichheit wird durch die Verwendung des gleichen Buchstabens verdeutlicht.

sich und vielen weniger stark aus. Weißtanne zeigte die höchste Resistenz und, zusammen mit Douglasie, die höchste Resilienz. Die geringe Erholungsrate sollte nicht irrtümlich als eine geringe Zuwachsreaktion, sondern als Ausbleiben einer Reaktion betrachtet werden, da nach dem Trockenereignis keine intensive Erholung notwendig war. Die hohe Erholungsrate der Fichte, welche nicht signifikant höher war als jene der Douglasie, zeigt eine hohe Variabilität der Trockenstressreaktion zwischen den einzelnen Bäumen. Im Gegensatz zu unseren Erwartungen zeigten die verschiedenen Höhenlagen keinen gerichteten Einfluss auf die Trockenstressreaktion, wie aus Abbildung 6 für die Wachstumsreaktion aller Baumarten im Jahr 2003 ersichtlich. Hier wurden nur geringe, signifikante Unterschiede gefunden. Da auch Modelle mit der Berücksichtigung der Interaktion von Baumarten und Höhenlage (ANOVA Test der Modelle 1 im Anhang) keine signifikanten Unterschiede zeigten, oder eine bessere Erklärung erlaubten, wurde das einfachste Modell ausgewählt (Tabelle 7 im Anhang). Die Signifikanzlevel und Resultate des Modells sind im Anhang aufgeführt (Modell 2). Die Hauptaussage dieser Analysen ist, dass, mit Ausnahme der Reaktionen der Weißtanne die Erholung und Resilienz des Jahrringwachstums in hohe Lagen signifikant langsamer bzw. weniger vollständig ist. In mittleren und tiefen Lagen wurde kein Unterschied zwischen den Reaktionen der Baumarten gefunden, mit Ausnahme auffällig hoher Erholungswerte von Weißtanne in mittleren Lagen. Ein Vergleich zwischen den Baumarten weist auf eine deutlich geringere Resistenz und Erholung der Fichte hin, wie bereits in vorherigen Analysen deutlich wurde. Das Ausbleiben signifikanter Unterschiede entlang des Höhengradienten kann evtl. auf die geringen Höhenunterschiede zwischen den gewählten Beständen zurückgeführt werden. Da diese Standorte nicht die von Trockenstress am stärksten betroffenen Gebiete abdecken, blieb die Zuwachsreaktion einerseits geringer als zunächst erwartet. Andererseits zeigen die Ergebnisse, dass die untersuchten Wirtschaftswälder auch extreme Trockenjahre überstehen können. Im Gegensatz zu Ergebnissen anderer Studien (z.B. , Dittmar und Elling, W., 1999; 2005; Savva et al., 2006; Leal et al., 2007) konnte in der vorliegenden Studie kein positiver Effekt warmer Sommer auf das Baumwachstum beobachtet werden. Ein möglicher Grund dafür könnte sein, dass die gewählten Standorte in den Hochlagen nicht nahe genug an der Baumgrenze liegen, wo das Baumwachstum durch warme Sommer zunimmt (Fritts et al., 1965). Bäume an optimalen Standorten reagieren generell weniger stark auf Temperaturänderungen als Bäume an temperaturlimitierten Standorten (z.B. Čejková und Kolář, 2009; Wilson und Hopfmueller, 2001). Die hier gefundenen Unterschiede zwischen Baumarten wurden auch durch andere Untersuchungen bestätigt. Eine Analyse der Auswirkungen auf Trockenheit auf das Baumwachstum unterschiedlicher Baumarten auf schweizerischen Dauerbeobachtungsflächen zeigte eine höhere Trockenstresssensitivität der Fichte im Vergleich zur Weißtanne, die insgesamt nur wenig beeinflusst war (Zingg und Bürgi, 2008). Tannen, und auf durchlässigen Böden auch Douglasien (Mauer und Palatova, 2012), besitzen ein tiefes Wurzelsystem welches ihnen erlaubt, tiefer gelegene Wasserreserven zu nutzen. Fichten hingegen entwickeln typischerweise ein eher oberflächliches Senkerwurzelsystem aus, das auf wechselfeuchten Böden sehr flachgründig ausgeprägt sein kann (Larcher, 2003). Daher könnte das Wachstum von Fichten stärker negativ beeinflusst werden, sollte ein Temperaturanstieg nicht mit einer Erhöhung der Wasserverfügbarkeit verbunden sein. Im Zuge der gegenwärtigen Erwärmungstrends nimmt spätsommerlicher Trockenstress von subalpinen Fichten in den Schweizer Alpen schon seit ~1900 zu (Büntgen et al., 2006).

3.2 KLIMASENSITIVITÄT DES JAHRRINGWACHSTUMS

Die Klimasensitivitätsanalyse mit DENDROCLIM2002 zeigte für alle Standorte eine hohe, an manchen Standorten signifikant, positive Korrelation mit den Mai-Temperaturen und den Juni-Juli-Niederschlagssummen. Die Analyse der Monate zeigte, dass Weißtanne eher auf hohe Frühlingstemperaturen (April und Mai) positive reagierte, während das Radialwachstum der Douglasien darüber hinaus positiv mit den Januar- und Februar-Temperaturen korrelierte. Die Analyse der Jahre verdeutlichte zusätzlich, dass das Radialwachstum der Weißtanne entlang des Höhengradienten konstant positiv mit den Mai-Temperaturen korrelierte. Bei Douglasie und Fichte traf selbiges zu, jedoch lediglich im Falle der mittleren und hohen Lagen. Die Zuwachschronologien von Fichte und Douglasie korrelierten dagegen in den tiefen Lagen positiv mit den Mai-, Juni- und Augusttemperaturen und negativ mit den entsprechenden Niederschlagssummen. Grundsätzlich wurde das Wachstum der Weißtanne der letzten 30 Jahre insbesondere von der Temperatur entlang des gesamten Höhengradienten beeinflusst; Douglasie und Fichte zeigten lediglich in den tiefen Lagen eine starke Korrelation mit den Temperaturen. Diese Ergebnisse stimmen mit Erkenntnissen aus dem polnischen Tiefland überein. Hier hatten besonders die Frühjahrestemperaturen im April und Mai und hohe Niederschläge im Sommer einen positiven Effekt auf das Wachstum. Die jährlichen Zuwächse der Fichte waren hier stärker vom Niederschlag als der Temperatur abhängig, während jene von Douglasie und Weißtanne stärker auf die Temperatur reagierten (Feliksik und Wilczyński, 2009). In der vorliegenden Studie konnte keine klare Beziehung zwischen dem DMI für Mai, Juni, Juli und August und dem Radialwachstum der Probestämme identifiziert werden. Lediglich eine schwach negative Beziehung zu Resistenz und Resilienz und eine positive Beziehung zur Erholungsrate konnten gefunden werden. Dies könnte durch geringe Unterschiede des Trockenheitsindex´ der Trockenjahre zwischen den Transekten, insbesondere zwischen den Transekten des Blauen und Kandel, bedingt sein (Abbildung 7). Die Jahre 1992 und 1998, welche auch als Trockenjahre bekannt sind, waren aus den Zuwachs- und Höhendaten weniger ersichtlich und hatten keinen starken Einfluss auf die Radialzuwächse (weniger als 20 % Zuwachseinbruch) und wurden aus diesem Grund hier nicht berücksichtigt.

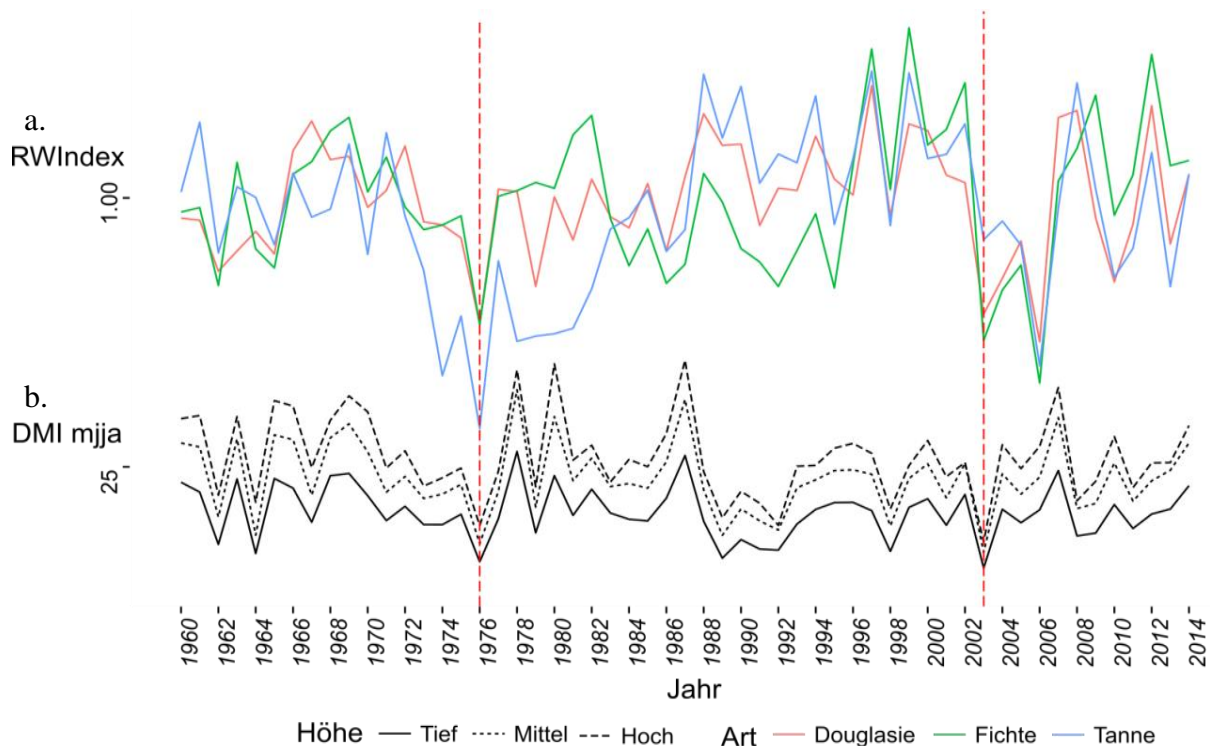


Abbildung 7 a. Durchschnittliche Jahrringbreiten der Baumarten und **b.** durchschnittliche Trockenheitsindices für Mai, Juni, Juli und August für die drei Höhenlagen. Die Trockenjahre 1976 und 2003 sind durch vertikale Linien in Rot hervorgehoben.

3.3 ZUSAMMENHANG ZWISCHEN SCHWEFELDIOXID-KONZENTRATIONEN UND JAHR-RINGWACHSTUM

Da das Wachstum der Bäume auch durch Schadstoffe beeinflusst wird, wurden Daten der Schwefeldioxidkonzentrationen der Wetterstation am Schauinsland der Jahre 1972-2011 wurden mit den unbearbeiteten Jahrringchronologien korreliert, um mögliche Effekte auf das Wachstum der Baumarten zu untersuchen (Abbildung 8). Dabei wurde angenommen, dass die Daten der Station am Schauinsland repräsentativ sind für die gesamte untersuchte Region. Die Korrelationen zwischen Wachstum und Schwefeldioxidkonzentrationen des gleichen Kalenderjahres zeigten einen signifikant-negativen Effekt auf das Wachstum der Weißtanne. Ein noch stärkerer (negativer) Effekt zeigte sich, wenn die SO_2 -Konzentrationen des vorangegangenen Jahres berücksichtigt wurden (Tabelle 5). Dieser starke negative Einfluss von SO_2 bzw. der damit verbundenen sauren Deposition auf das Wachstum von Weißtanne wurde für ganz Süddeutschland dokumentiert (Elling et al., 2009). Schwefeldioxid (SO_2)-Emissionen wurden als Einflussfaktor für den Wachstumsrückgang von Tannen in Bayern diskutiert (Elling et al., 2009). Eine ähnlich starke Auswirkung wird für den Schwarzwald jedoch als unwahrscheinlich angesehen, da die SO_2 -Konzentrationen hier wesentlich geringer ausfielen als in Bayern (Beilke und Uhse, 1999). Im Gegensatz dazu war das Wachstum der Douglasien nicht mit SO_2 -Konzentrationen korreliert (Maaten-Theunissen et al., 2013). Das Jahrringwachstum der Fichten wies sogar eine positive Korrelation mit den SO_2 -Konzentrationen des gleichen Kalenderjahres auf (Tabelle 8 im Anhang). Dies kann jedoch ein Artefakt der Synchronisierung der abnehmenden SO_2 -Konzentrationen und der Wachstumsabnahme der Fichte seit den frühen 90er Jahren sein.

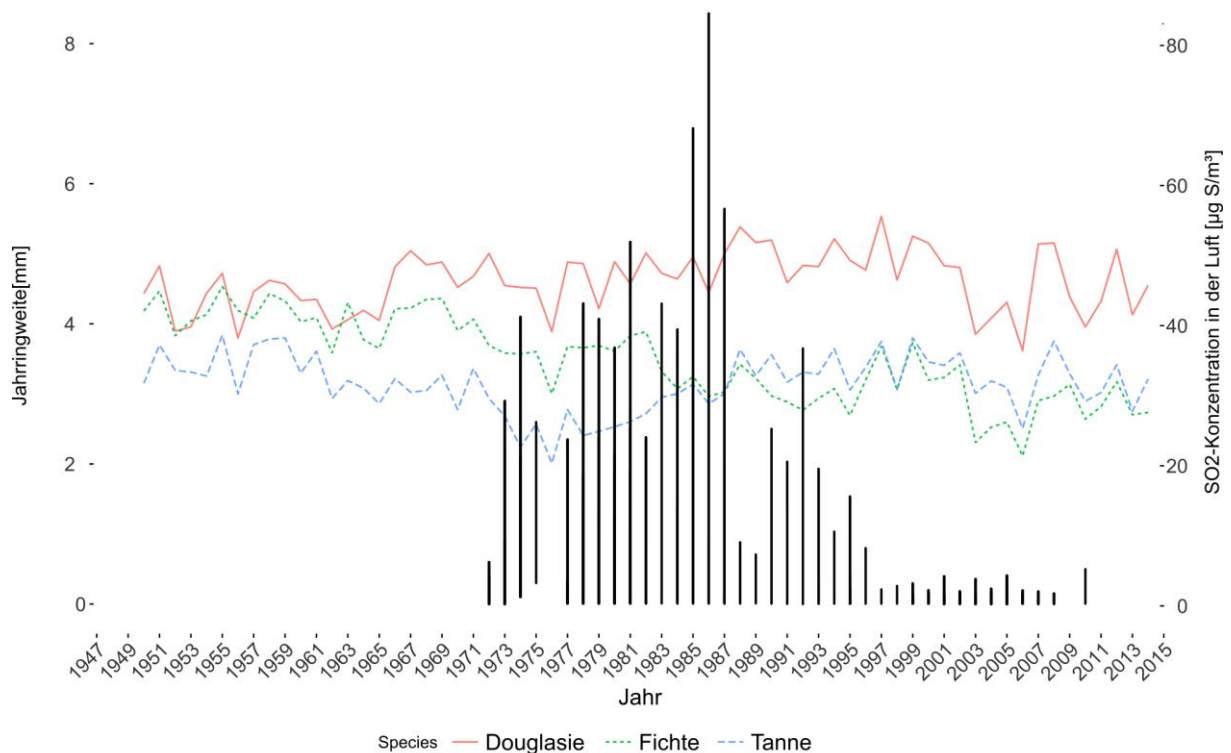


Tabelle 3 Korrelationswerte der Jahrringchronologien der Baumarten und Schwefeleinlagerung, mit dem gleichen Jahr und mit dem Vorjahr.

Abbildung 8 Jahringweite der durchschnittliche Konzentrationen.	1972-2015		SO ₂		Durchschnittliche Baumarten und jährliche SO ₂ -
	1972-2015	SO ₂	1972-2015	SO ₂ (Jahr-1)	
	DouglRw	-0.04254	DouglRw	-0.15185	
	FichteRw	0.476615	FichteRw	0.362057	
	TanneRw	-0.56092	TanneRw	-0.62157	

3.4 EINFLUSS DER STANDORTSGÜTE (ERTRAGSKLASSEN) AUF DIE TROCKENSTRESS-REAKTIONEN

Alle Analysen zeigten einen signifikanten Standortseffekt. Daher wurden Ertragsklassen ($dGZ\ 100^2$) als erklärende Variable für die Wachstumsreaktion verwendet (Albert und Schmidt, 2010). Die Ertragsklassen wurden aus den Baumarten spezifischen Ertragstafeln für Baden-Württemberg (ForstBW) über das Alter und die Höhe des Baumes abgeleitet. Zur Bestimmung des Alters wurden die Bohrkerne verwendet.

Diese Werte wurden als erklärende Variable eingesetzt und zeigten, dass die relative Erholungsrate (Rc) und Resilienz (Rs, RRs) positiv mit der Ertragsklasse korrelierten und dass gleichzeitig die Resistenz nicht zunahm. Des Weiteren zeigten alle Baumarten ähnliche Trends mit kleinen Unterschieden in ihrer Stärke, in allen Fällen erschien der Effekt jedoch eher klein (Abbildung 9, Tabelle 7). Da die Standortsgüte (hier quantifiziert als Ertragsklasse) viele Standortsfaktoren umfasst, sollten in Zukunft diese Faktoren (z. B. Bodenwasserverfügbarkeit, Lufttemperatur) separat quantifiziert werden, um zu einem besseren Prozessverständnis zu gelangen.

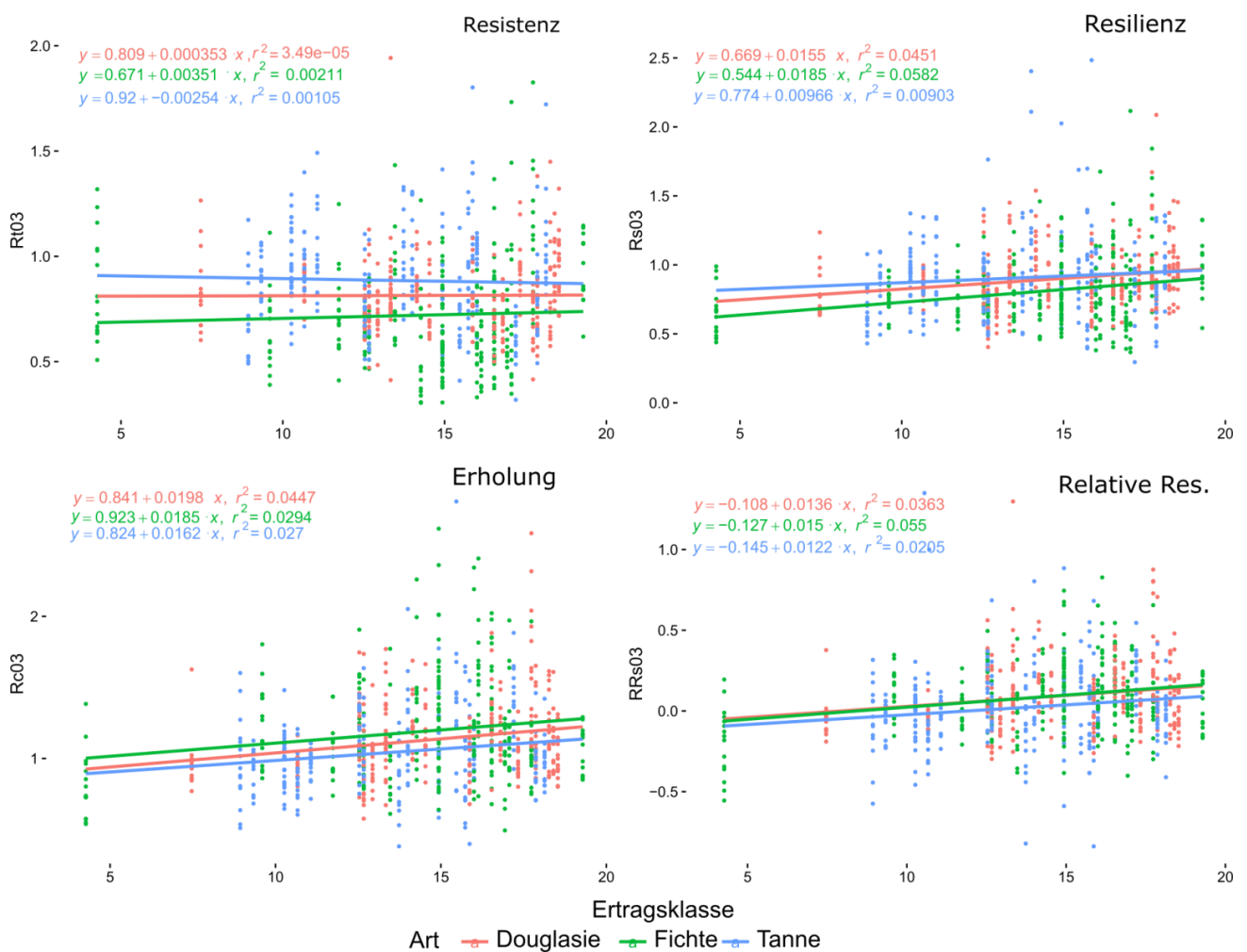


Abbildung 9 Resistenz, Erholung, Resilienz und Relative Resistenz der Baumarten Tanne, Douglasie und Fichte in Abhängigkeit von der Ertragsklasse ($dGZ100$, hier: Ertragsklasse).

² $dGZ\ 100$ = durchschnittlicher Gesamtwuchs der Bestände bis zum Alter 100.

3.5 DER EINFLUSS VON MASTJAHREN AUF DAS JAHRRINGWACHSTUM

Der Einfluss von Mastjahren ist auf das Dickenwachstum von Bäumen ist nur für Dauerbeobachtungsflächen, für die jährliche Samenfallmengen vorliegen, gut beschrieben. Für retrospektive Studien auf anderen Flächen gibt es nur ungenügende Daten zur Quantifizierung der Samenproduktion. Daher wurden für die vorliegende Analyse die Daten der regionalen Zapfenernte im Staatswald für die drei untersuchten Baumarten in den Regierungsbezirken Freiburg und Karlsruhe als ein grobes Maß für die Intensität der Fruktifikation verwendet. Da die Erntemengen nicht nur durch das Samenangebot sondern auch durch den Marktpreis und die Lagerbestände beeinflusst werden, können die Mengen der gepflückten Samen bzw. Zapfen nur einen unscharfen und relativen Hinweis auf die zeitliche Variation in der Fruktifikation bieten. Für die vorhandenen Daten ergibt sich in dieser Studie kein Zusammenhang zwischen den Geernteten Zapfenmengen und den Jahrringbreiten.

Einzelne Studien berichten von einem Rückgang des Durchmessers und/oder des Höhenwachstums (Aichmüller, 1962; Dohrenbusch et al., 2002) oder auch der Jahrringbreiten (Selås et al., 2002) von Fichten aufgrund von Fruchtbildung. Eis et al. (1965) beobachten eine Abnahme des Durchmessers der Jahrringe von Douglasien in Jahren der Zapfenbildung, welches suggeriert, dass die für die Zapfenentwicklung benötigten Kohlenhydrate aus der Photosynthese und nicht aus eingelagerten Reserven stammen. Koenig und Knops (2000) zeigten eine negative Korrelation zwischen Zapfenbildung und Wachstum. Seifert und Müller-Starck (2009) konnten jedoch keinen Zielkonflikt zwischen Zapfenbildung und Stammwachstum fruchtbildender Fichten in Bayern zwischen 2003 und 2006 erkennen. Bisher gibt es keine Studien zum Einfluss der Fruchtbildung auf das Radialwachstum von Weißtanne. Die Synchronizität der Fruchtbildung zwischen und innerhalb von Baumarten wurde durch Koenig und Knops (2000; Koenig und Knops, 1998) untersucht und eine Synchronizität der Zapfenproduktion in 500 km entfernten Beständen nachgewiesen. Daher lassen sich die in der Literatur beschriebenen Mastjahre aus Süddeutschland und aus regionaler Inventur mit großer Sicherheit verallgemeinern, da wir hier geringere Entfernungen betrachten. Aus der Literatur konnte für 2006 ein Mastjahr für Fichten und Weißtannen identifiziert werden (Meining und Wilpert, 2006). Dies kann durch unsere Daten bestätigt werden und kann in Teilen die geringe Jahrringbreite des Jahres 2006 erklären. Allerdings können ansonsten keine weiteren Rückschlüsse aus den Mastjahren gezogen werden. Für eine zuverlässigere Analyse sollten die Jahrringe an Versuchsflächen gemessen werden, für die gleichzeitig auch jährliche Samen- bzw. Zapfenmengen quantifiziert worden sind.

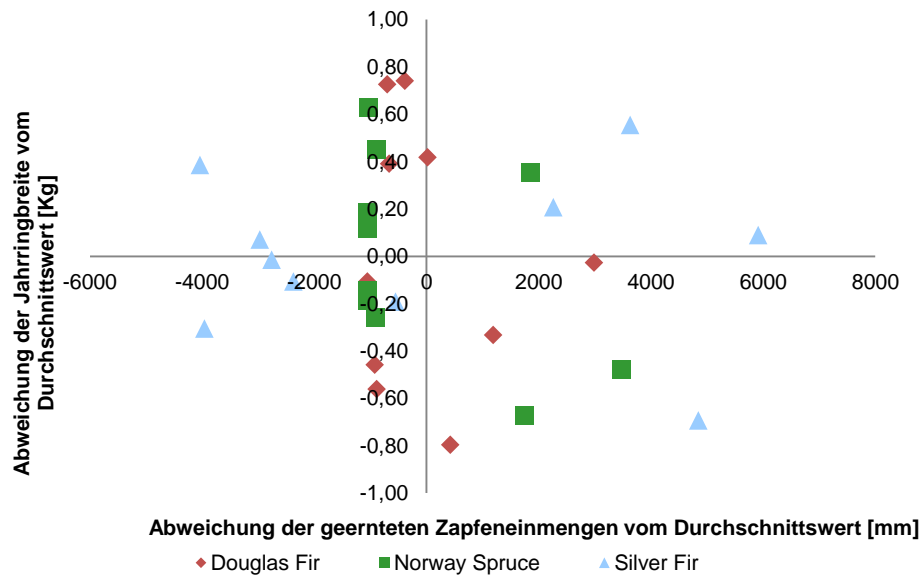


Abbildung 10 Zusammenhang zwischen Abweichungen der Jahrringbreiten vom Durchschnitt der Jahre 2001 bis 2011 und den Abweichungen der geernteten Zapfenmengen vom Mittelwert des gleichen Zeitraums. Daten zu den geernteten Zapfenmengen wurden von ForstBW für die Bereiche der Regierungspräsidien Freiburg und Karlsruhe bereitgestellt.

3.6 AUSWIRKUNG DER KONKURRENZINTENSITÄT AUF DAS JAHRRINGWACHSTUM

Einige Studien zeigen, dass die Wachstums- und Stressreaktionen einzelner Baumarten in Trockenzeiten stark von der Zusammensetzung des Bestandes abhängen können. Jedoch fehlte bisher eine spezifische Studie zu physiologischen Veränderungen in Mischbeständen von Douglasie, Weißtanne und Fichte. Es gibt Hinweise, dass Weißtanne in Mischbeständen auf trockenen Standorten weniger trockenstressempfindlich ist als in Reinbeständen auf feuchten Standorten (Forrester et al., 2013; Lebourgeois et al., 2013; Forrester und Pretzsch, 2015). Es wurde auch gezeigt, dass der Mischungseffekt bei der Weißtanne von bestimmten monatlichen Temperaturen und der Bestandesdichte abhängt (Forrester und Bauhus, 2016). Daher kann ein Standortvergleich, wie er in dieser Studie durchgeführt wurde, wichtige Informationen auf die offene Frage liefern, in welchem Maß das Wachstum einer Baumart in Mischbeständen reduziert oder gefördert wird. Des Weiteren konnte durch die Untersuchung der Konkurrenz einzelner Bäume ein verbessertes Verständnis der Auswirkung verschiedener Mischungsverhältnisse und Strukturen in Mischbeständen geschaffen werden.

Der Nachbarschafts-Index (TotNID (Forrester et al., 2013) wurde verwendet, um die Auswirkung der Konkurrenzsituation in einer Baumnachbarschaft auf die Trockenstressreaktion des Zentralbaums der Nachbarschaft (mit 10 m Radius) zu beurteilen. Diese Analyse wurde nur mit den Werten des Jahres 2003 durchgeführt, da eine Rekonstruktion der Baumnachbarschaft für das Jahr 1976 nicht möglich war. Die Resistenz von Fichte und Tanne wurde durch eine erhöhte Konkurrenz nicht signifikant beeinflusst, wohingegen Douglasie eine geringe Abnahme mit zunehmender Konkurrenz zeigte, aber keine signifikanten Veränderungen aller weiteren Wachstumsreaktionen (Abbildung 11, Tabelle 9 im

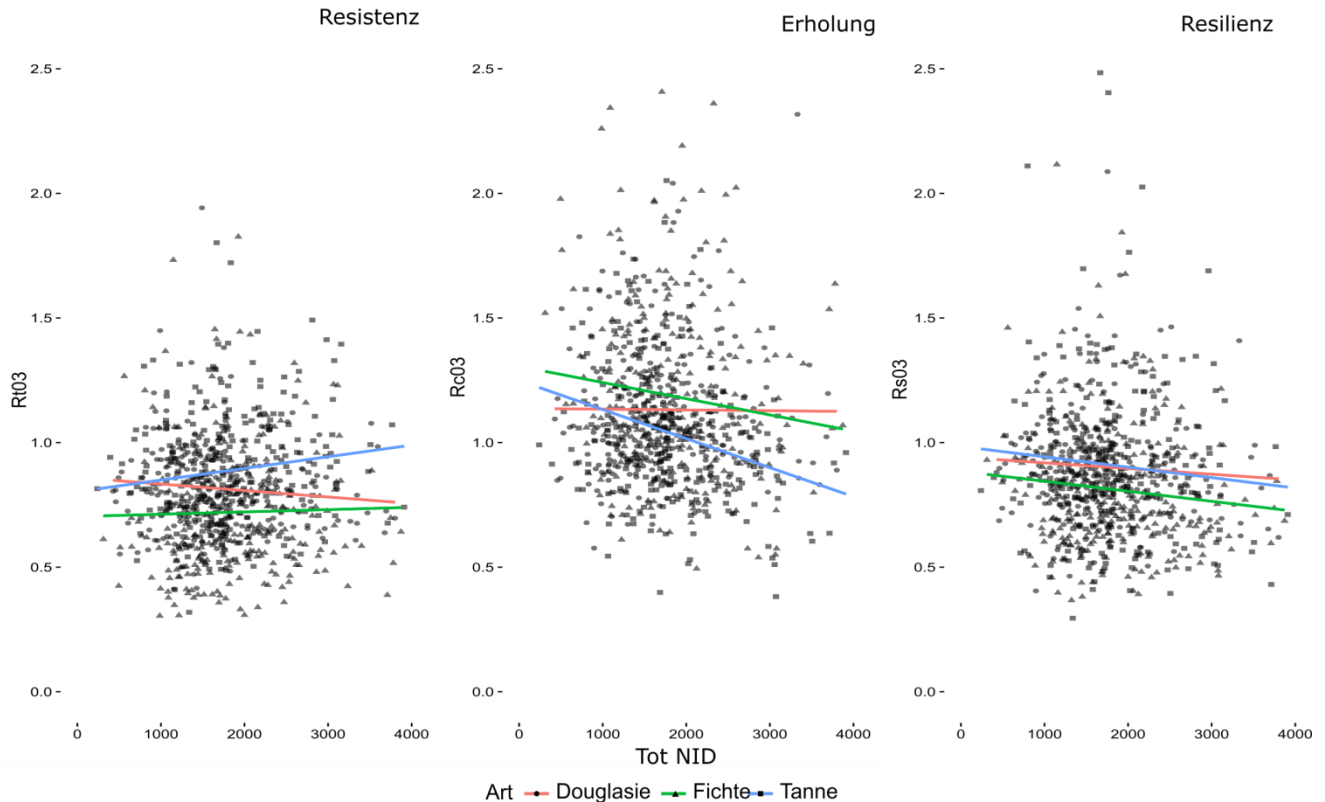


Abbildung 11 Auswirkung der Nachbarschaftskonkurrenz (TotNID, bestimmt für 10 m Radius) auf die Trockenstressreaktion von Einzelbäumen der drei untersuchten Baumarten.

Anhang). Im Gegensatz dazu zeigten sowohl Fichte als auch Tanne einen signifikant negativen Einfluss der Konkurrenzintensität auf die Resistenz und Resilienz des Jahrringwachstums. Um sicher zu gehen wurde der Effekt von Baumartenverhältnissen in Konkurrenzsituationen getestet; keine Gruppe zeigte einen auffälligen Effekt auf die Trockenstressreaktion (Anhang Modell 3).

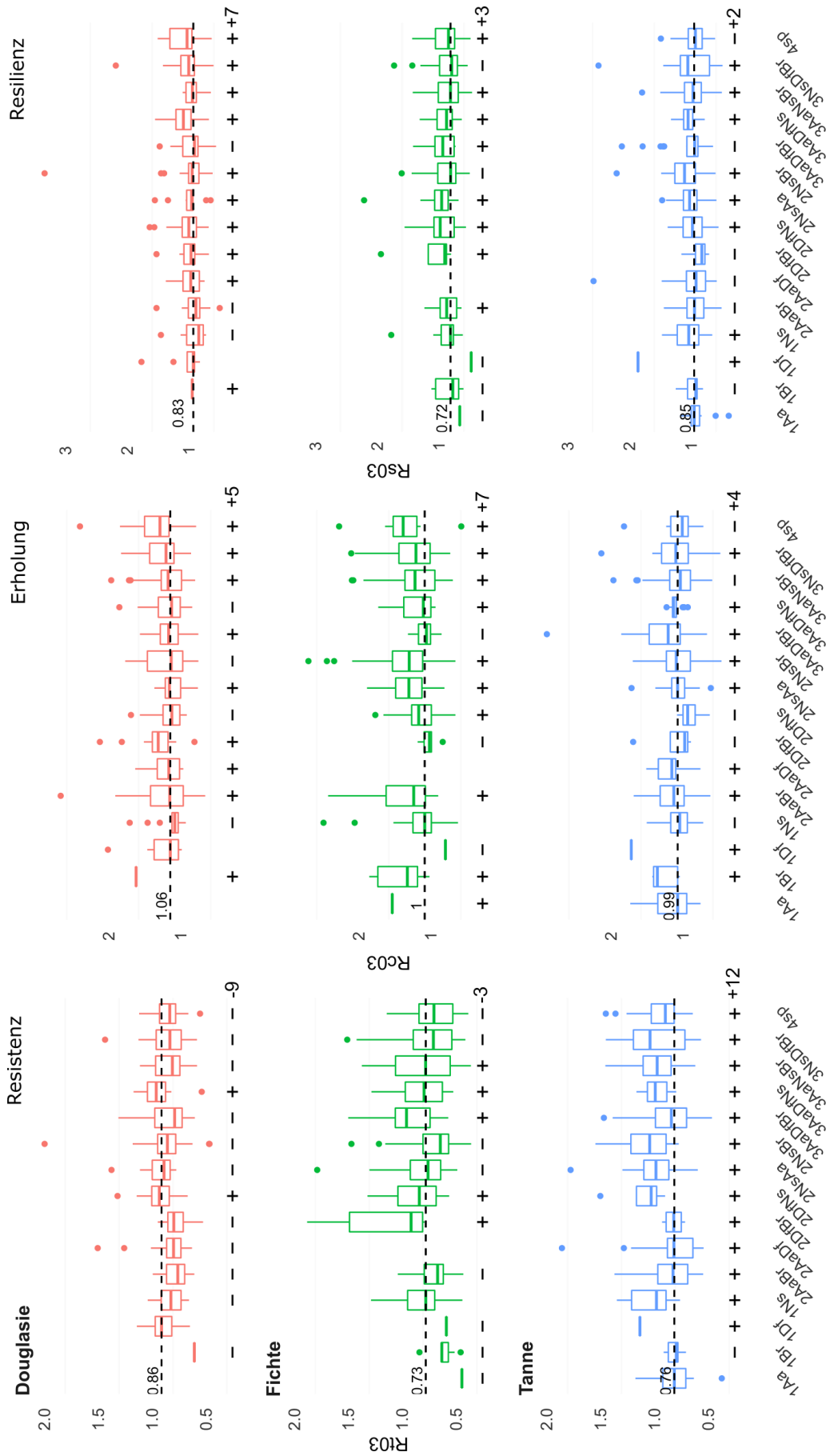
3.7 AUSWIRKUNG DER BAUMARTENMISCHUNG AUF DAS JAHRINGWACHSTUM

Eine zunehmende Mischung mit anderen Baumarten hat die Resistenz von Fichte und Douglasie in Bezug auf das Trockenjahr 2003 stark reduziert. Tannen hingegen haben in hohem Maße von einem Mischungseffekt profitiert. Andererseits profitiert sowohl die Erholung als auch die Resilienz aller Baumarten von einer Erhöhung der Baumartenkonkurrenz in Mischbeständen. Dies könnte auf die Unterschiede in Wasser- und Lichtnutzung, bedingt durch unterschiedliche Wurzel- und Kronensysteme, zurückzuführen sein. Tatsächlich waren die in dieser Studie betrachteten Douglasien im Schnitt ca. 10 m höher als die anderen Baumarten. Dies könnte auch erklären, warum Douglasien in Mischbeständen am stärksten beeinträchtigt waren, da Kronen der Sonneneinstrahlung hier am stärksten ausgesetzt sind (Abbildung 12). Es wurde in anderen Studien beschrieben, dass die Tanne von Mischung mit anderen Baumarten profitiert (Lebourgeois et al., 2013); auch unsere Ergebnisse bestätigen eine erhöhte Trockenstressresistenz und -resilienz der Tanne in Mischständen. Interessanterweise verhalten sich Resistenz und Erholung der Fichte gegenläufig, mit einem stark negativen Effekt der Mischung auf die Resistenz und einem stark positiven Effekt auf die Erholung. Über die ursächlich verantwortlichen Prozesse für diese positiven und negativen Interaktionen der Baumarten in Mischung kann an dieser Stelle nur spekuliert werden.

Tabelle 4 Prozentuale Veränderungen der "Komplementarität" zwischen Trockenstressreaktion von Nachbarbäumen im Mischbestand und mit Konkurrenten im Reinbestand. Rt03, Rc03, und Rs03 sind die Resistenz, die Erholung und die Resilienz in Bezug auf das Trockenjahr 2003.

$$\text{Komplementarität \%} = \frac{\text{Resp Mix} - \text{Resp Mono}}{\text{Resp Mono}}$$

	Douglasie	Fichte	Tanne
Rt03	-7.4	-10.2	15.5
Rc03	2.6	12.1	2.7
Rs03	4.7	7.5	2.3



Konkurrenzverteilung

Abbildung 12 Vergleich der Intensität der Konkurrenz in gemischten und mono-spezifischen Baumnachbarschaften für Zentralbäume der jeweiligen Baumart für unterschiedliche Trockenstressreaktionen. Die schwarz gestrichelte Linie zeigt den Median der Reaktion der mono-spezifischen Baumnachbarschaft je Baumart. Die Kombinationen der Baumartengruppen haben eine zunehmende Zahl an Baumarten (1...4) und sind wie folgt kodiert: AA=Tanne, Br=Laubbäume, Df=Douglasie, Ns=Fichte.

Ein Vergleich der Trockenstressreaktionen der drei Baumarten untereinander zeigt, dass Erholung und Resilienz mit zunehmender Mischung der Baumarten für alle betrachteten Baumarten ähnlich verlaufen (besonders in einer Drei-Baumarten-Nachbarschaft) und dass Tannen und Fichten gegensätzliche Reaktionen für den gleichen Typ von Mischbestand zeigen (Abbildung 13). Das Wachstum aller drei Baumarten unter Trockenstress ist generell besser in gemischten als in mono-spezifischen Baumnachbarschaften, da Resistenz, Resilienz und Erholung hier eine bessere und gleichmäßigere Wachstumsleistung zeigten. Eine zunehmende Zahl an Publikationen beschäftigt sich mit der Suche nach den verantwortlichen Hauptfaktoren für Komplementarität und Konkurrenzreaktionen in Mischbeständen. Die Verfügbarkeit von Licht und Wasser, sowie die Standortsgüte scheinen die Hauptfaktoren für die Intensität von Baumarteninteraktion zu sein (Forrester, 2014). Allerdings wurde noch nie zuvor ein Vergleich der Trockenstressreaktionen dieser drei Baumarten in Mischbeständen durchgeführt. Daher ist unklar, welche Prozesse in welchem Maße zu diesen Interaktionen beitragen.

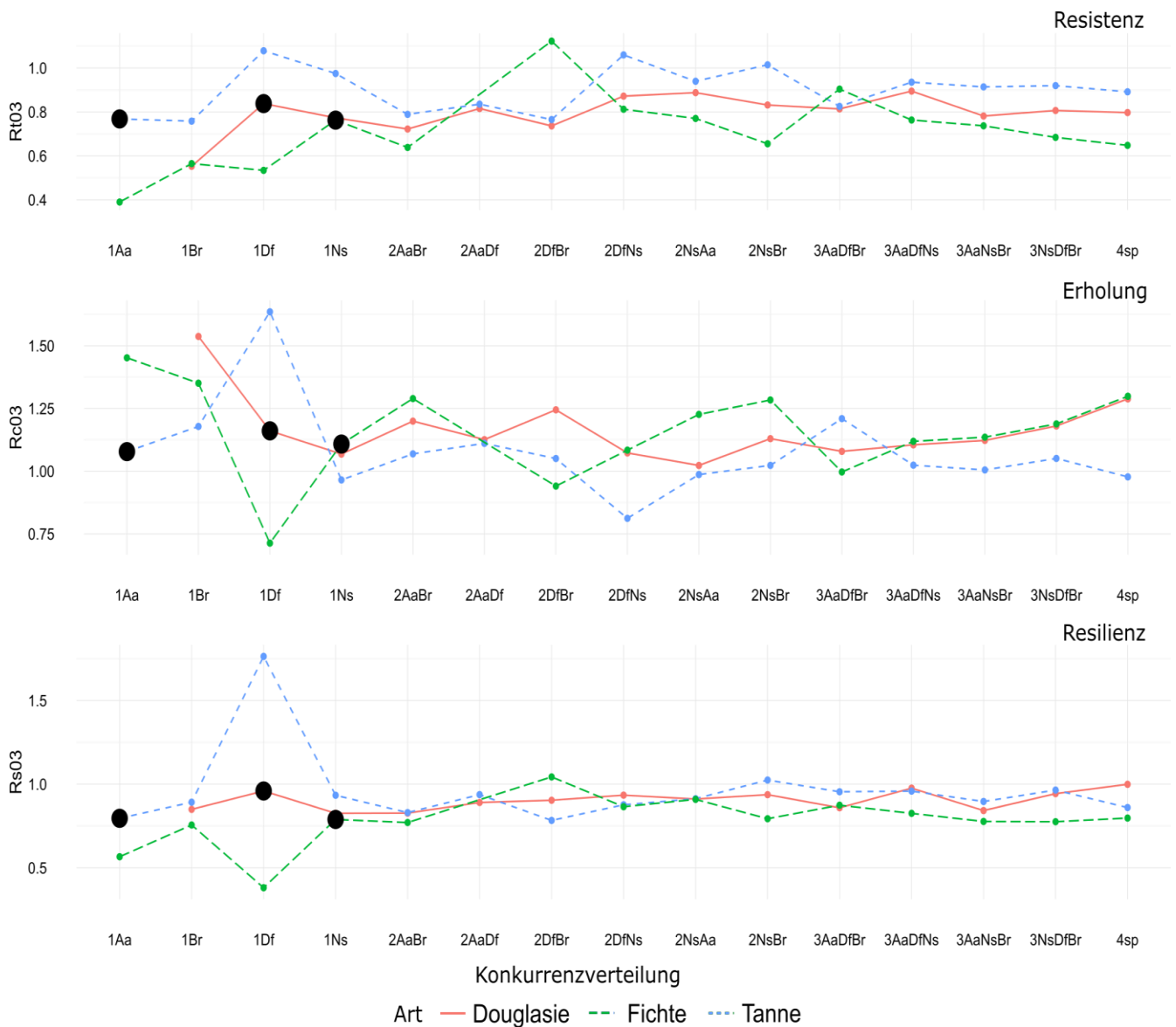


Abbildung 13 Vergleich des Mischungseffekts zwischen Baumarten. Für jeden Mischungstyp in den Baumnachbarschaften ist die mittlere Reaktion gezeigt. Schwarze Punkte zeigen die Reaktion der jeweiligen mono-spezifischen Baumnachbarschaften.

3.8 UMFASSENDES STATISTISCHES MODELL DER TROCKENSTRESSREAKTIONEN

Um die Aussagekraft der vorangegangenen Analysen zu testen, wurde ein umfassendes statistisches Modell unter der Verwendung der zuvor beschriebenen Variablen getestet. Die gewählte Methode zum Aufbau des Modells war die ‘‘Schrittweise-Vorwärts-Selektion’’³ enthalten im ‘‘leaps’’ Paket mit ‘‘regsubset’’, mit der Liste der folgenden Variablen, welche Standort, Klima, Baum und Konkurrenzvariablen enthielten:

$$Resp \sim Species.y + Altitude + DMI_{mja} + SiteQuality + DBH + slope + exposition + TotNID + NID1_{Fichte} + NID2_{Tanne} + NID3_{Douglasie} + NID4_{Br} + SpDiversity$$

Tabelle 5 Allgemeines Modell zur Berücksichtigung von signifikanten Variablen als Prädiktor der Trockenstressreaktionen. Werte zeigen den Koeffizient jeder Variablen. Sternchen markieren die signifikanten Werte.

	Rt	Rc	Rs	RRs
Art Fichte	-0.138***	0.054	-0.152***	-0.014
Art Tanne	0.081***	-0.107***	-0.003	-0.085***
Höhenlage Mittel	-0.064***	0.027	-0.044	0.020
Höhenlage Hoch	-0.079***	-0.138***	-0.173***	-0.094***
DMI_{mja}	1.258**	0.676	1.605***	0.347
BHD	-0.002**	-0.0003	-0.003***	-0.001
Ausrichtung	-0.0002***	0.0001	-0.0002**	0.00002
TotNID	-0.00000	-0.00003*	-0.00003*	-0.00003**
NiD1_{Fichte}	0.006	-0.030	-0.020	-0.026
NID2_{Tanne}	0.006	-0.031	-0.020	-0.026
NID3_{Douglasie}	0.005	-0.031	-0.021	-0.026
NID4_{Br}	0.005	-0.030	-0.021	-0.025
1Aa	-0.180**	0.103	-0.135	0.046
1Df	0.050	0.150	0.185	0.135
1Br	-0.072	0.175	0.035	0.107
2AaBr	-0.093	0.103	-0.036	0.057
2DfNs	0.064	-0.002	0.075	0.012
2NsAa	0.015	0.070	0.073	0.059
2NsBr	0.015	0.059	0.053	0.038
3AaDfBr	-0.001	0.102	0.058	0.059
3AaDfNs	0.026	0.047	0.070	0.043
3AaNsBr	0.005	0.043	0.021	0.015
3NsDfBr	0.021	0.051	0.064	0.043
4species	-0.007	0.099	0.054	0.061
Constant	0.309	4.155	3.026	2.717
R2	0,195	0,112	0,126	0,095

Notes:

*p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01

Nachbarschafts-Index gewichtet durch Abstand zu den Konkurrenten (2.4)

Kodierung der Baumartenzusammensetzung: Aa= Tanne, Df=Douglasie, Ns=Fichte, Br=Buche

³ Schrittweise-Vorwärts-Selektion (Forward-stepwise-regression), ein halbautomatischer Prozess des Modellaufbaus, bei dem nach und nach Variablen hinzugefügt werden, und deren t-Statistik Koeffizienten untereinander verglichen werden.

Leider erreichte dieses Modell nur ein Bestimmtheitsmaß von $r^2=0.16$ und zeigt so, dass diese Variablen keine starken Indikatoren für die Reaktion auf Trockenheit sind (Abbildung 19 im Anhang). Die durch die halbautomatische Methode ausgewählten Variablen wurden dann verwendet, um das finale Modell zu testen, welches letztendlich ein Bestimmtheitsmaß von 0.19 für die Resistenz ergab. Das gleiche Modell wurde dann für alle anderen Wachstumsvariablen verwendet - mit ähnlich geringen Bestimmtheitsmaßen ($r^2 \sim 0.1$).

Unter der Betrachtung aller Variablen wird klar, dass sowohl Standort- und Klimavariablen, als auch Baumartenunterschiede die Hauptfaktoren sind, welche die Reaktion auf Trockenheit bedingen. Die Zusammensetzung und Diversität der Bestände spielen eine gewisse, untergeordnete Rolle.

3.9 LIMITIERUNGEN DES PROJEKTS

Eine Schwäche der meisten bisherigen retrospektiven Untersuchungen zu Trockenstresstoleranz von Bäumen ist, dass diese größtenteils an lebenden bzw. überlebenden Bäumen durchgeführt wurden, sodass Extremsituationen die zu Mortalität führen, ausgeblendet bleiben. Das hat damit zu tun, dass in Wirtschaftswäldern, in denen solche Untersuchungen stattfinden, tote Bäume regelmäßig entfernt werden und dass Versuchsflächen, auf welchen dies nicht geschieht, in der Regel nicht auf Extremstandorten angelegt werden. Daher ist es nicht verwunderlich, dass Mortalität im Zusammenhang mit Trockenheit für die drei Baumarten im Schwarzwald bisher nicht untersucht worden ist. Die durchschnittlichen Jahrringchronologien der drei Baumarten zeigten eine konstante Wachstumsabnahme der Fichte, ein in jüngerer Zeit verstärktes Wachstum der Weißtanne und ein stabiles Wachstum der Douglasie. Es ist aber möglich, dass der Einfluss extremer Klimaereignisse unterschätzt wurde, da tote und schwache/sterbende Bäume in der vorliegenden Studie nicht berücksichtigt wurden (Bréda und Badeau, 2008; Lu et al., 1995). Mit Hilfe von Mortalitätsmodellen wurde gezeigt, dass Bäume ein Absterben durch abnehmende Zuwachsraten über einen Zeitraum von bis zu 50 Jahren hinweg ankündigen (Bigler und Bugmann, 2004). Ein kontinuierliches Abnehmen der Zuwachsraten von Bäumen könnte daher unter Umständen als Alarmsignal gewertet werden. Bisher wurden Resistenz, Resilienz und Erholung des Jahrringwachstums in Bezug auf Trockenjahre in Anlehnung an Lloret et al. (2011) standardmäßig für lebende, vitale Bäume berechnet. Um diese Aspekte bei der Analyse des Einflusses von Trockenstress auf Baumpopulationen zu integrieren, sollten in Zukunft auch Jahrringdaten von kürzlich abgestorbenen und sterbenden Bäumen erhoben werden. Dadurch können evtl. Muster identifiziert werden, die Rückschlüsse auf die Vitalität und mögliche Mortalität der Baumarten einzelner Untersuchungsgebiete auf zukünftige Trockenheit zulassen (Bigler und Bugmann, 2004; Bigler et al., 2004).

In der vorliegenden Untersuchung haben wir uns auf weit verbreitete, extreme Trockenjahre konzentriert, ohne die genaue Intensität der Trockenheit an den untersuchten Standorten zu quantifizieren. Um die Aussagekraft von retrospektiven Analysen zu erhöhen und ein Datengrundlage zu schaffen, die auch für die Vorhersage der Auswirkungen zukünftiger Trockenstressereignisse verwendet werden kann, sollte in Zukunft auch die Intensität von Trockenheit, sowie der zeitlichen Abstand zwischen Trockenheitsereignissen betrachtet werden. Bisher traten nur vereinzelte und isolierte Trockenheitsereignisse auf. Sollten extrem warme und

trockene Sommer jedoch in Zukunft zunehmen, könnten größere Schäden entstehen. In anderen Studien wurde gezeigt, dass einerseits Bäume weniger sensitiv reagieren, wenn der Trockenheit einige feuchtere Jahre vorhergegangen sind (Pichler und Oberhuber 2007) und andererseits dass aufeinanderfolgende Trockenjahre einen wesentlich höheren Schaden verursachen können (Allen et al., 2010; Lebourgeois et al., 2013).

Die hier erarbeiteten Ergebnisse bestätigen, dass die Fichte in der untersuchten Region die anfälligste der drei Nadelbaumarten gegenüber Trockenstress ist, wohingegen Douglasie und Weißtanne trockenstresstoleranter sind. Unsere Analysen zeigen klare Unterschiede der drei Baumarten in der Trockenstressresistenz von 2003. Es wurde aber keine direkte Verbindung der Wachstumsreaktion mit der Höhenlage gefunden. Eine mögliche Verbindung könnte von der Einfachheit der genutzten Klimaindizes überdeckt worden sein, oder von einer zu groben Einteilung der Witterungsparameter, wodurch schwache Witterungsschwankungen bzw. -trends nicht identifizierbar waren.

4 Schlussfolgerung

Die vorliegende Untersuchung hatte das Ziel, die Trockenheitstoleranzen zwischen der als trockenstressempfindlich eingestuften Fichte (*Picea abies*) und den möglichen Ersatzbaumarten Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und Weißtanne (*Abies alba*) zu vergleichen. Um die Ergebnisse auf eine möglichst große standörtliche Bandbreite übertragen zu können, wurde ein Design gewählt, indem die Reaktion dieser Baumarten auf extreme Trockenjahre entlang von drei Höhen transekten am Westabfall des südlichen, mittleren und nördlichen Schwarzwald untersucht wurden. Anhand dieses Designs sollte ebenso festgestellt werden, ob sich die Eignung von Douglasien und Tannen als Ersatzbaumarten für die Fichte zwischen verschiedenen Höhenstufen unterscheidet. Dabei wurde ein retrospektiver Ansatz gewählt, in dem die Reaktion auf Trockenheit durch die Variation im Jahrringwachstum der Bäume quantifiziert wurde. Die Bäume wurden in Mischbeständen der drei Baumarten geprobt, um einerseits eine direkte standörtliche Vergleichbarkeit zu gewährleisten und andererseits um zu untersuchen, ob Mischbestände geeignet sind, den Trockenstress in einem gewissen Umfang abzupuffern.

Die Jahrringanalysen zeigten, dass das Durchmesserwachstum von Douglasien und Tannen im Vergleich zu Fichte in extremen Trockenjahren weniger stark einbricht und sich schneller von dem Trockenstress in den nachfolgenden Jahren erholt. Bei der Tanne nahm die Resistenz gegenüber Zuwachs Einbrüchen in Trockenjahren mit der Höhenlage zu, bei Douglasien und Fichte war das nicht der Fall. Die Trockenstresstoleranz der Tanne war allerdings Trockenjahr 1976 deutlich weniger ausgeprägt als im Trockenjahr 2003. Dies lässt sich möglicherweise auf die Zuwachsdepressionen in den siebziger und achtziger Jahren, die bei dieser Baumart festgestellt worden sind, zurückzuführen. Diese Zuwachsdepression bei Tanne steht möglicherweise mit den hohen atmosphärischen Säurebelastungen während dieser Zeit in Zusammenhang. Die in dieser Studie durchgeführten Analysen zum Zusammenhang zwischen

Jahrringwachstum der Tanne und SO₂-Konzentration der Luft bestätigen diese Tendenz für die Tanne, nicht jedoch für die anderen beiden Baumarten.

Die Höhenlage und die Exposition (Nord oder Süd) der untersuchten Bestände hatten nur einen geringen Einfluss auf die Wachstumsreaktion der drei Baumarten während und nach extremen Trockenjahren. Dies lässt sich mit den Verhältnissen in solchen Jahren erklären, in denen unabhängig von der Höhenlage das gesamte Bodenprofil austrocknen kann. In Übereinstimmung mit dieser Spekulation steht der Befund, dass die Einbrüche im Jahrringwachstum während extremer Trockenjahre auch auf besonders guten Standorten ähnlich stark waren als auf schlechten Standorten (gemessen als Ertragsklasse). Allerdings hatte die Standortgüte einen positiven Einfluss auf die Erholung nach Trockenheit. Daher bieten höhere Lagen in solchen Jahren lediglich einen geringeren Temperaturstress, dieser wurde aber nicht separat untersucht. Zudem können die geringen Unterschiede zwischen den Wachstumsreaktionen auch auf relativ geringe Unterschiede in den Höhenlagen zurückgeführt werden. In jedem Fall zeigen diese Ergebnisse, dass die Tanne nicht nur in mittleren und höheren Lagen sondern auch in den tieferen Lagen eine geeignete Ersatzbaumart für die Fichte sein kann. Umgekehrt zeigen Analysen, dass auch die Douglasien hinsichtlich Niveau des Jahrringwachstums und Trockenstresstoleranz der Fichte auch in den hohen Lagen des Schwarzwalds überlegen ist.

Der Einfluss von Mischbeständen auf das Jahrringwachstum der drei Nadelbaumarten war nicht eindeutig und auch nicht sehr ausgeprägt. Während die Tanne von der Mischung mit den anderen Arten am stärksten während der Trockenheit profitiert, spielt die Mischung bei der Fichte hauptsächlich in der Erholungsphase eine positive Rolle. Die Douglasien wurden von den Mischungen am wenigsten beeinflusst. Das mag mit ihrem dominanten Status in diesem Mischbeständen zu tun haben.

Bei dem hier verfolgten, retrospektiven Ansatz gilt zu bedenken, dass nur das Jahrringwachstum der Überlebenden Bäume analysiert werden konnte. Daher wurde der Einfluss von Trockenheit auf die Mortalität nicht mit erfasst. Für eine umfassende Bewertung der Trockenstresstoleranz der Baumarten sollte dieser Aspekt unbedingt noch mit in die Betrachtung einbezogen werden.

Trotz dieser Unsicherheiten hat diese Untersuchung gezeigt, dass mit der Tanne und der Douglasie jeweils eine einheimische und eine eingeführte Baumart als relative trockenstresstolerante, alternative Baumarten für die Fichte zur Verfügung stehen. Wo die standörtlichen Grenzen dieser Ersatzbaumarten in der Zukunft liegen werden, wurde in diesem Projekt nicht untersucht. Dazu müsste das Prozessverständnis zum Zusammenhang zwischen Wasserverfügbarkeit und Wachstum und Mortalität sowie den Befall mit Schädlingen und Pathogenen deutlich verbessert werden. Nur auf dieser Grundlage können die Auswirkungen unterschiedlicher Klimaszenarien auf die Wähler von morgen verlässlich eingeschätzt werden.

Beide Baumarten haben eine lange waldbauliche Tradition in Baden-Württemberg und eignen sich sehr gut für den Anbau in Mischbeständen. Um eine weitere Verbreitung dieser Nadelbaumarten zu ermöglichen und damit den Ersatz von labilen Fichtenbeständen voranzutreiben, sind vielfältige Anstrengungen erforderlich. Dazu gehören die Information von Waldbe-

sitzern über Potenziale und Risiken, die mit diesen Baumarten verbunden sind, die Unterstützung der Waldbesitzer beim Umbau ihrer Wälder, die Verbesserung der Wissensgrundlagen über die Ökologie und Physiologie der Baumarten, insbesondere in Grenzbereichen ihrer Verbreitung, sowie viele nachgeordnete Maßnahmen (z. B. angemessene Jagd), die eine Verjüngung der Baumarten auf größerer Fläche überhaupt ermöglichen. Während die Douglasie ein von der Holzwirtschaft nachgefragtes Nadelholz bietet, wird das Holz der Tanne im Vergleich zu Fichtenholz für viele Verwendungen immer noch als minderwertig angesehen und bringt den Waldbesitzern daher geringere Erlöse in den entsprechenden Sortimenten. Auch hier sind weitere Anstrengungen zur Entwicklung von innovativen Holzprodukten erforderlich, damit der Umbau zu stabilen Wäldern der Zukunft nicht mit betrieblichen und volkswirtschaftlichen Nachteilen verbunden ist.

5 Danksagung

Die Autoren bedanken sich bei Dr. Rüdiger Unseld für die Unterstützung bei der Konzipierung des Projekts und für die kritische Durchsicht des Abschlussberichts. Unser großer Dank gebührt auch Thomas Weich, der die Auswahl der Versuchsflächen vorbereitet und durchgeführt sowie die Beprobung der Bestände unterstützt hat. Für die Unterstützung bei der Gewinnung und der Präparation der Bohrkerne bedanken wir uns bei Audrey Louy, Clara Arranz and Raphaële Piché. Herzlichen Dank auch an Magdalena Gerhardt, die uns bei der sprachlichen Überarbeitung des Berichts unterstützt hat. Ohne die großzügige Unterstützung durch ForstBW, die zuständigen Forstbezirke und Revierförster wäre die Durchführung des Projekts nicht möglich gewesen.

6 Literatur

- Aichmüller, R. (1962): Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf Stärkenwachstum, Verzweigung und Benadelung der Fichte. *Forstwiss Centralbl* 81, 1962, S. 156–181.
- Albert, M., J. Hansen, J. Nagel, M. Schmidt, H. Spellmann (2015): Assessing risks and uncertainties in forest dynamics under different management scenarios and climate change. *Forest Ecosystems* 2, 1/2015, S. 7063.
- Albert, M., M. Schmidt (2010): Climate-sensitive modelling of site-productivity relationships for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) and common beech (*Fagus sylvatica* L.). *Forest Ecology and Management* 259, 4/2010, S. 739–749.
- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci, N. Cobb (2010): A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 4/2010, S. 660–684.
- Becker, M. (1989): The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research* 19, 1989, S. 1110–1117.
- Beilke, S., K. Uhse (1999): Jahresbericht 1998 aus dem Messnetz des Umweltbundesamtes., 1999.
- Bentz, B. J., J. Régnière, C. J. Fettig, E. M. Hansen, J. L. Hayes, J. A. Hicke, R. G. Kelsey, J. F. Negrón, S. J. Seybold (2010): Climate Change and Bark Beetles of the Western United States and Canada. Direct and Indirect Effects. *BioScience* 60, 8/2010, S. 602–613.

- Bigler, C., H. Bugmann (2004): Assessing the performance of theoretical and empirical tree mortality models using tree-ring series of Norway spruce. *Ecological Modelling* 174, 3/2004, S. 225–239.
- Bigler, C., J. Gričar, H. Bugmann, K. Čufar (2004): Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. *Forest Ecology and Management* 199, 2-3/2004, S. 183–190.
- Biondi, F., K. Waikul (2004): DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & Geosciences* 30, 3/2004, S. 303–311.
- Boden, S., H.-P. Kahle, K. v. Wilpert, H. Spiecker (2014): Resilience of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) growth to changing climatic conditions in Southwest Germany. *Forest Ecology and Management* 315, 2014, S. 12–21.
- Bolte, A., D. R. Eisenhauer, H. P. Ehrhart, J. Groß, M. Hanewinkel, C. Köllig, I. Profft, M. Rohde, P. Röhe, K. Amereller (2009): Klimawandel und Forstwirtschaft – Übereinstimmungen und Unterschiede bei der Einschätzung der Anpassungsnotwendigkeiten und Anpassungsstrategien der Bundesländer. *Landbauforschung - vTI Agriculture and Forestry Research* 4, 2009, S. 269–278.
- Bréda, N., V. Badeau (2008): Forest tree responses to extreme drought and some biotic events: Towards a selection according to hazard tolerance? *Comptes Rendus Geoscience* 340, 9-10/2008, S. 651–662.
- Bunn, A. G. (2010): Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia* 28, 4/2010, S. 251–258.
- Büntgen, U., D. C. Frank, M. Schmidhalter, B. Neuwirth, M. Seifert, J. Esper (2006): Growth/climate response shift in a long subalpine spruce chronology. *Trees* 20, 1/2006, S. 99–110.
- Burns, R. M., B. Honkala (1990): *Silvics of North America. Agric. Handb. USDA Forest Service*, Washington, DC. 654, 1990.
- BWI (2014): *The Forests in Germany. Selected Results of the Third National Forest Inventory*. Federal Ministry of Food and Agriculture (BMEL).
- Čejková, A., T. Kolář (2009): Extreme Radial Growth Reaction of Norway Spruce Along An Altitudinal Gradient in the Šumava Mountains. *Geochronometria* 33, -1/2009.
- Cook, E., L. Kairiūkštis (1990): *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental science*. Kluwer Academic Publishers; International Institute for Applied Systems Analysis, Dordrecht, Netherlands, Boston.
- Crawley, M. J. (2005): *Statistics. An introduction using R*. J. Wiley, Chichester, West Sussex, England.
- Danescu, A., A. T. Albrecht, J. Bauhus (2016): Structural diversity promotes productivity of mixed, uneven-aged forests in southwestern Germany. *Oecologia*, 2016.
- Deutscher Wetterdienst (2013): *REGNIE: Regionalisierte Niederschläge Verfahrensbeschreibung und Nutzeranleitung. REGNIE: Verfahrensbeschreibung und Nutzeranleitung*, 2013.
- Dittmar, C., Elling, W. (1999): Radial growth of Norway spruce and European beech in relation to weather and altitude. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 118, 1999, S. 251–270.
- Dittmar, C., K. H. Lieber, A. Rothe, C. Zang (2012): Die Tanne im Weinbauklima. *AFZ-Der*, 3/2012/2012, S. 4–7.

- Dohrenbusch, A., S. Jaehne, M. Bredemeier, N. Lamersdorf (2002): Growth and fructification of a Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) forest ecosystem under changed nutrient and water input. *Annals of Forest Science* 59, 4/2002, S. 359–368.
- EEA (2008): Impacts of Europe's changing climate—2008 indicator-based assessment. European Environment Agency Report 4, 2008, S. 246.
- Eis, S., E. H. Garman, L. F. Ebell (1965): Relation Between Cone Production And Diameter Increment Of Douglas Fir (*Pseudotsuga Menziesii* (Mirb.) Franco), Grand Fir (*Abies Grandis* (Dougl.) Lindl.), And Western White Pine (*Pinus Monticola* Dougl.). *Canadian Journal of Botany* 43, 12/1965, S. 1553–1559.
- Elling, W., C. Dittmar, K. Pfaffelmoser, T. Rötzer (2009): Dendroecological assessment of the complex causes of decline and recovery of the growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Southern Germany. *Forest Ecology and Management* 257, 4/2009, S. 1175–1187.
- Feliksik, E., S. Wilczyński (2009): The Effect of Climate on Tree-Ring Chronologies of Native and Nonnative Tree Species Growing Under Homogenous Site Conditions. *Geochronometria* 33, -1/2009.
- Flaig, H., Aretz, A., D. Elsner, W. Weimer-Jehle (2003): Klimaentwicklung und Wald [Elektronische Ressource]: ein Beitrag zum Waldprogramm Baden-Württemberg. Stuttgart: Universitätsbibliothek der Universität Stuttgart., 2003.
- Forrester, D. I. (2014): The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests. From pattern to process. *Forest Ecology and Management* 312, 2014, S. 282–292.
- Forrester, D. I., J. Bauhus (2016): A Review of Processes Behind Diversity—Productivity Relationships in Forests. *Current Forestry Reports* 2, 1/2016, S. 45–61.
- Forrester, D. I., U. Kohnle, A. T. Albrecht, J. Bauhus (2013): Complementarity in mixed-species stands of *Abies alba* and *Picea abies* varies with climate, site quality and stand density. *Forest Ecology and Management* 304, 2013, S. 233–242.
- Forrester, D. I., H. Pretzsch (2015): Tamm Review. On the strength of evidence when comparing ecosystem functions of mixtures with monocultures. *Forest Ecology and Management* 356, 2015, S. 41–53.
- ForstBW: ForstBW Praxis Zuwachstabelle.
- Frank, D., J. Esper (2005): Characterization and climate response patterns of a high-elevation, multi-species tree-ring network in the European Alps. *Dendrochronologia* 22, 2/2005, S. 107–121.
- Fritts, H. C., D. G. Smith, J. W. Cardis, C. A. Budelsky (1965): Tree-ring characteristics along a vegetation gradient in Northern Arizona. *Ecology* 46, 1965, S. 394–401.
- Grossiord, C., A. Granier, S. Ratcliffe, O. Bouriaud, H. Bruelheide, E. Checko, D. I. Forrester, S. M. Dawud, L. Finer, M. Pollastrini, M. Scherer-Lorenzen, F. Valladares, D. Bonal, A. Gessler (2014): Tree diversity does not always improve resistance of forest ecosystems to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111, 41/2014, S. 14812–14815.
- Hanewinkel, M. (2010): Klimawandel: Arealverschiebung von Hauptbaumarten in Südwestdeutschland., 2010.
- Hanewinkel, M., D. Cullmann, H. G. Michiels (2010): Künftige Baumarteneignung für Fichte und Buche in Südwestdeutschland. *AFZ-DerWald* 65, 19/2010, S. 30–33.

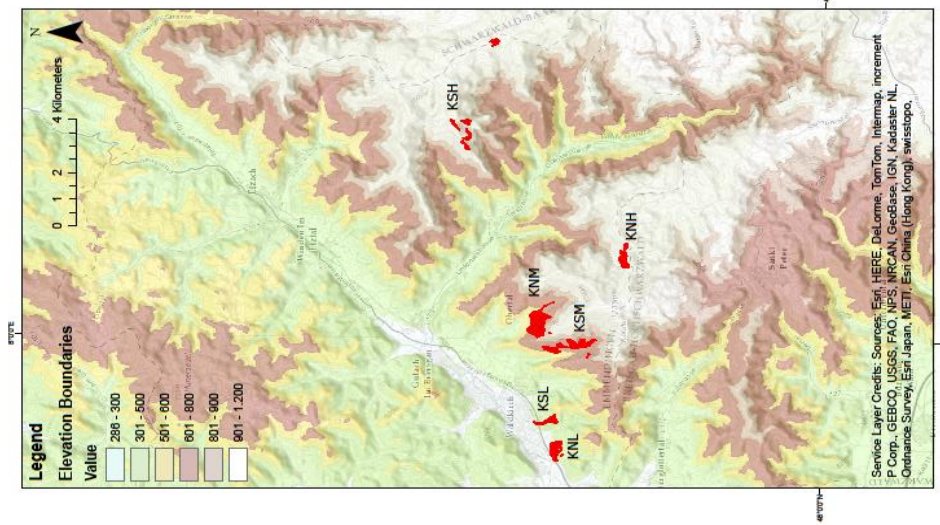
- Holmes, R. L. (1983): Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurements. *Tree Ring Bulletin* 43, 1983, S. 69–78.
- IPCC (2007): International Panel on Climate Change fourth assessment report., 2007.
- Kahle, H.-P., A. Mutschler, H. Spiecker (2007): Zuwachsreaktionen von Waldbäumen auf Trockenstress - Erste Ergebnisse retrospektiver Analysen in verschiedenen Höhenlagen des Südschwarzwaldes unter besonderer Berücksichtigung der Jahre 1947, 1976 und 2003. Bericht Sektion Ertragskunde im DVFF: 6-16., 2007, S. 6–16.
- Kahle, H.-P., H. Spiecker, E. Aldinger, H. G. Michiels (2008): Auswirkungen extrem warmer und trockener Witterungsbedingungen auf das Wachstum von Fichten und Buchen in verschiedenen Höhenlagen im Südschwarzwald. *Berichte Freiburger Forstliche Forschung Heft* 76, 2008, S. 34.
- Koenig, Knops (2000): Patterns of Annual Seed Production by Northern Hemisphere Trees: A Global Perspective. *The American naturalist* 155, 1/2000, S. 59–69.
- Koenig, W. D., J. M. H. Knops (1998): Scale of mast-seeding and tree-ring growth. *Nature* 396, 6708/1998, S. 225–226.
- Köhl, M., R. Hildebrandt, K. Olschofsky, R. Köhler, T. Rötzer, T. Mette, H. Pretzsch, M. Köthke, M. Dieter, M. Abiy, F. Makeschin, B. Kenter (2010): Combating the effects of climatic change on forests by mitigation strategies. *Carbon balance and management* 5, 2010, S. 8.
- Kohnle, U., S. Hein, H. G. Michiels (2008): Waldbauliche Handlungsmöglichkeiten angesichts Klimawandel. *FVA-einblick* 01/08, 2008, S. 50–53.
- Köllig, C., Borchert, H. (2004): Gibt es eine Trockentanne im fränkischen Keuper? *LWF-* 46, 2004, S. 22–23.
- Larcher, W. (2003): *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups.* Springer, Berlin, New York.
- Leal, S., T. Melvin, M. Grabner, R. Wimmer, K. Briffa (2007): Tree-ring growth variability in the Austrian Alps. The influence of site, altitude, tree species and climate. *Boreas* 36, 4/2007, S. 426–440.
- Lebourgeois, F., N. Gomez, P. Pinto, P. Mérian (2013): Mixed stands reduce *Abies alba* tree-ring sensitivity to summer drought in the Vosges mountains, western Europe. *Forest Ecology and Management* 303, 2013, S. 61–71.
- Linder, M. (2000): Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiology* 20, 5_6/2000, S. 299–307.
- Lindner, M., P. Lasch, M. Erhard (2000): Alternative Forest Management Strategies under Climatic Change - Prospects for Gap Model Applications in Risk Analyses. *Silva Fennica* 34, 2/2000, S. 101–111.
- Lloret, F., E. G. Keeling, A. Sala (2011): Components of tree resilience: effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120, 12/2011, S. 1909–1920.
- Lu, P., P. Biron, N. Bréda, A. Granier (1995): Water relations of adult Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst) under soil drought in the Vosges mountains. *Ecol. Modell.* 174, 1995, S. 225–239.
- Maaten-Theunissen, M., H.-P. Kahle, E. Maaten (2013): Drought sensitivity of Norway spruce is higher than that of silver fir along an altitudinal gradient in southwestern Germany. *Annals of Forest Science* 70, 2/2013, S. 185–193.

- Maliva, R., T. M. Missimer (2012): Arid lands water evaluation and management. Springer, Berlin, New York.
- Martonne, E. de (1926): Une nouvelle fonction climatologique. L'indice d'aridité. La Météorologie, 1926, S. 449–458.
- Mauer, O., E. Palatova (2012): Root system development in Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* [Mirb.] Franco) on fertile sites. Journal of Forest Science 58, 9/2012, S. 400–408.
- McDowell, N., W. T. Pockman, C. D. Allen, D. D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D. G. Williams, E. A. Yezzer (2008): Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? The New phytologist 178, 4/2008, S. 719–739.
- Meining, S., K. von Wilpert (2006): Waldzustandsbericht 2006 der forstlichen versuchs- und forshungsanstalt Baden_Württemberg. FVA, Freiburg, 2006.
- Meining, S. V., K. v. Wilpert, J. Schäffer, P. Hartmann, J. Schumacher, J. R. Delb, R. Hug, A. Hölscher, N. Agustin (2013): Waldzustandsbericht 2013. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg. Hrsg., 2013, S. 65.
- Möhring, B., G. Leefken, C. Gutsche (2008): Ergebnisse angewandter Forschung zur Buche. Univ.-Verl. Göttingen; [Niedersächs. Staats- und Univ.-Bibliothek] [Vertrieb], Göttingen, [Göttingen].
- Muck, P., Borchert, H., Elling, W., Hahn, J., Immler, T., Konnert, M., Walentowski, H., Walter, A. (2008): Die Weißtanne – ein Baum mit Zukunft. LWF aktuell 67, 2008, S. 56–58.
- Nothdurft, A., W. Wolf, A. Ringeler, J. Böhner, J. Saboroeski (2012): Spatio-temporal prediction of site index based on forest inventories and climate change scenarios. Forest Ecology and Management 279, 2012, S. 97–111.
- Okland, B., O. N. Bjornstad (2006): A resource-depletion model of forest insect outbreaks. Ecology 87, 2/2006, S. 283–290.
- Pichler, P., W. Oberhuber (2007): Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. Forest Ecology and Management 242, 2-3/2007, S. 688–699.
- Pretzsch, H. (2012): Zuwachsreaktionen auf Trockenstress in Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen. DVFFA – Sektion Ertragskunde, Jahrestagung 2012, 2012, S. 21–32.
- Prietzl, J., S. Bachmann (2011): Verändern Douglasien Wasser und Boden? Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (StMELF) 84, 2011.
- Reif, A. (2010): Waldbau und Baumartenwahl in Zeiten des Klimawandels aus Sicht des Naturschutzes. Abschlussbericht eines F+E-Vorhabens im Auftrag des Bundesamtes für Naturschutz FKZ 3508 84 0200. Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Savva, Y., J. Oleksyn, P. B. Reich, M. G. Tjoelker, E. A. Vaganov, J. Modrzyński (2006): Interannual growth response of Norway spruce to climate along an altitudinal gradient in the Tatra Mountains, Poland. Trees 20, 6/2006, S. 735–746.
- Schweingruber, F. H. (1988): Tree rings - basic applications of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Kluwer Academic Publishers.
- Seifert, T., G. Müller-Starck (2009): Impacts of fructification on biomass production and correlated genetic effects in Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.). European Journal of Forest Research 128, 2/2009, S. 155–169.

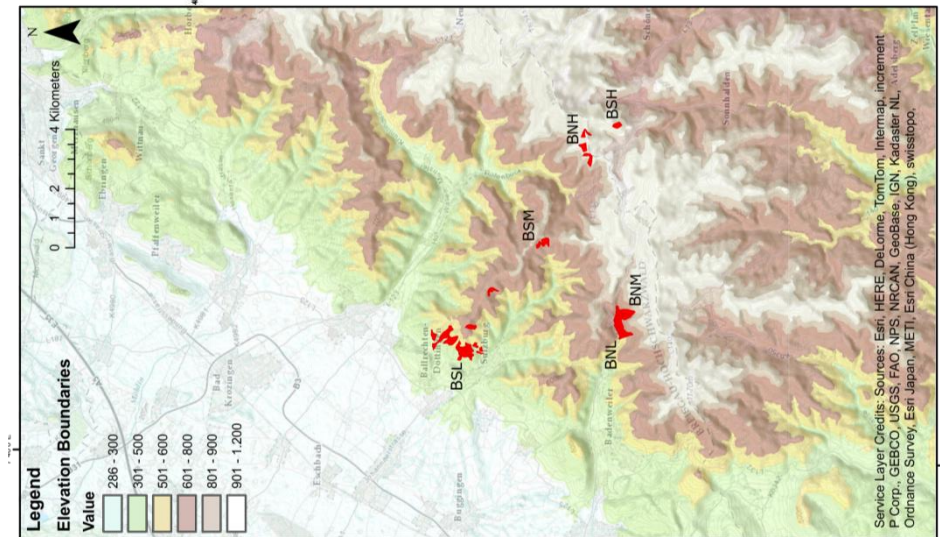
- Selås, V., G. Piovesan, J. M. Adams, M. Bernabei (2002): Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 2/2002, S. 217–225.
- Tørseth, K., W. Aas, K. Breivik, A. M. Fjæraa, M. Fiebig, A. G. Hjellbrekke, C. Lund Myhre, S. Solberg, K. E. Yttri (2012): Introduction to the European Monitoring and Evaluation Programme (EMEP) and observed atmospheric composition change during 1972–2009. *Atmospheric Chemistry and Physics* 12, 12/2012, S. 5447–5481.
- Wigley, T. M. L., K. R. Briffa, P. D. Jones (1984): On the Average Value of Correlated Time Series, with Applications in Dendroclimatology and Hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology* 23, 2/1984, S. 201–213.
- Wilson, R., M. Hopfmueller (2001): Dendrochronological investigations of Norway spruce along an elevational transect in the Bavarian Forest, Germany. *Dendrochronologia* 19 (1), 2001, S. 67–79.
- Zingg, A., A. Bürgi (2008): Trockenperioden seit 1900 und Waldwachstum. Eine Analyse langfristiger Datenreihen | Drought periods since 1900 and growth of forest stands: an analysis of long-term data series. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 159, 10/2008, S. 352–361.

7 Anhang - Abbildungen

a. Kandeltransekt



b. Blauen Transekt



c. Hornisgrinde Transekt

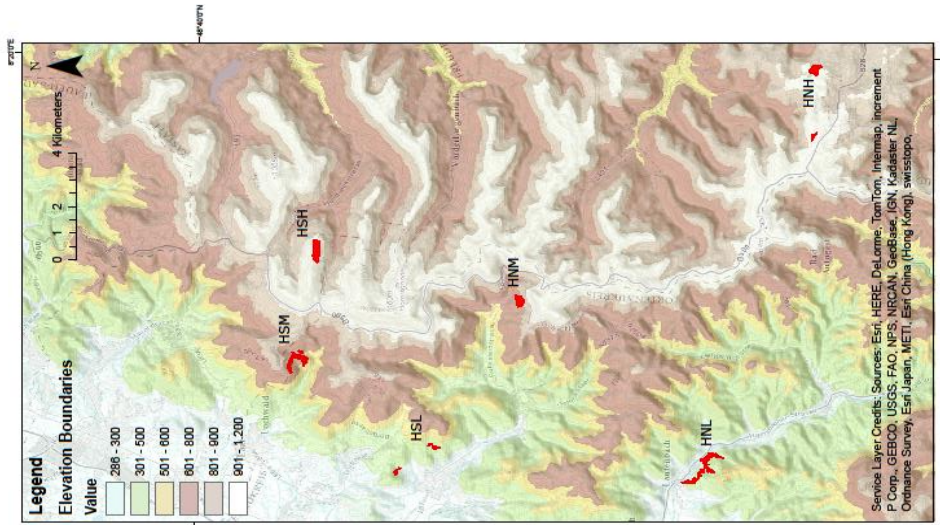


Abbildung 14 a, b, c. Detaillierte kartographische Darstellung der drei gewählten Transekte. Jeder Transekt ist durch den ersten Buchstaben seines Namens abgekürzt (K=Kandel, B=Blauen, H=Hornisgrinde). Die geographischen Ausrichtungen sind durch N(=Norden) und S(=Süden) gekennzeichnet. Die Höhen jedes Transekts werden durch L(=low/tief), M(=mittel) und H(=hoch) angegeben.

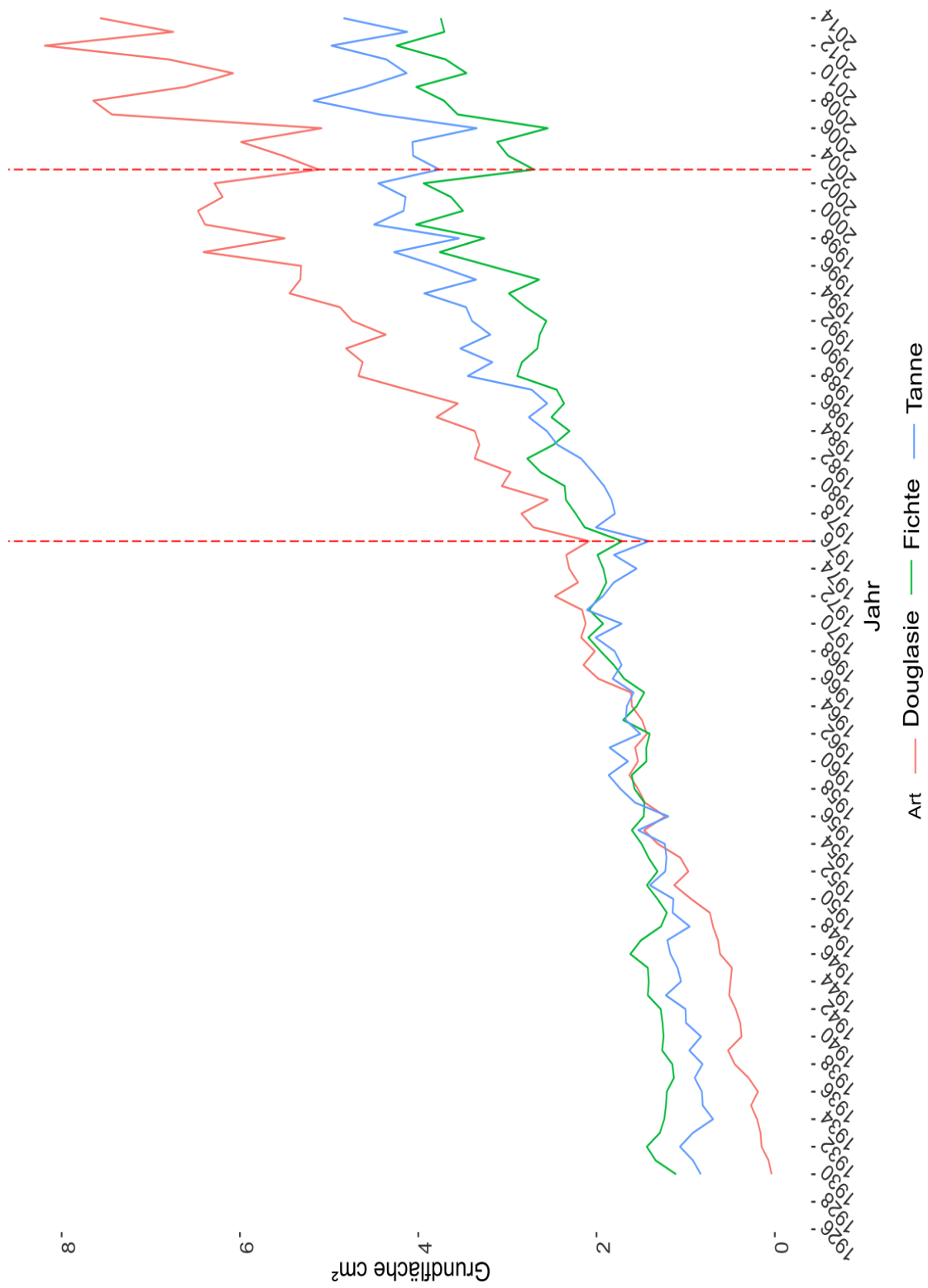
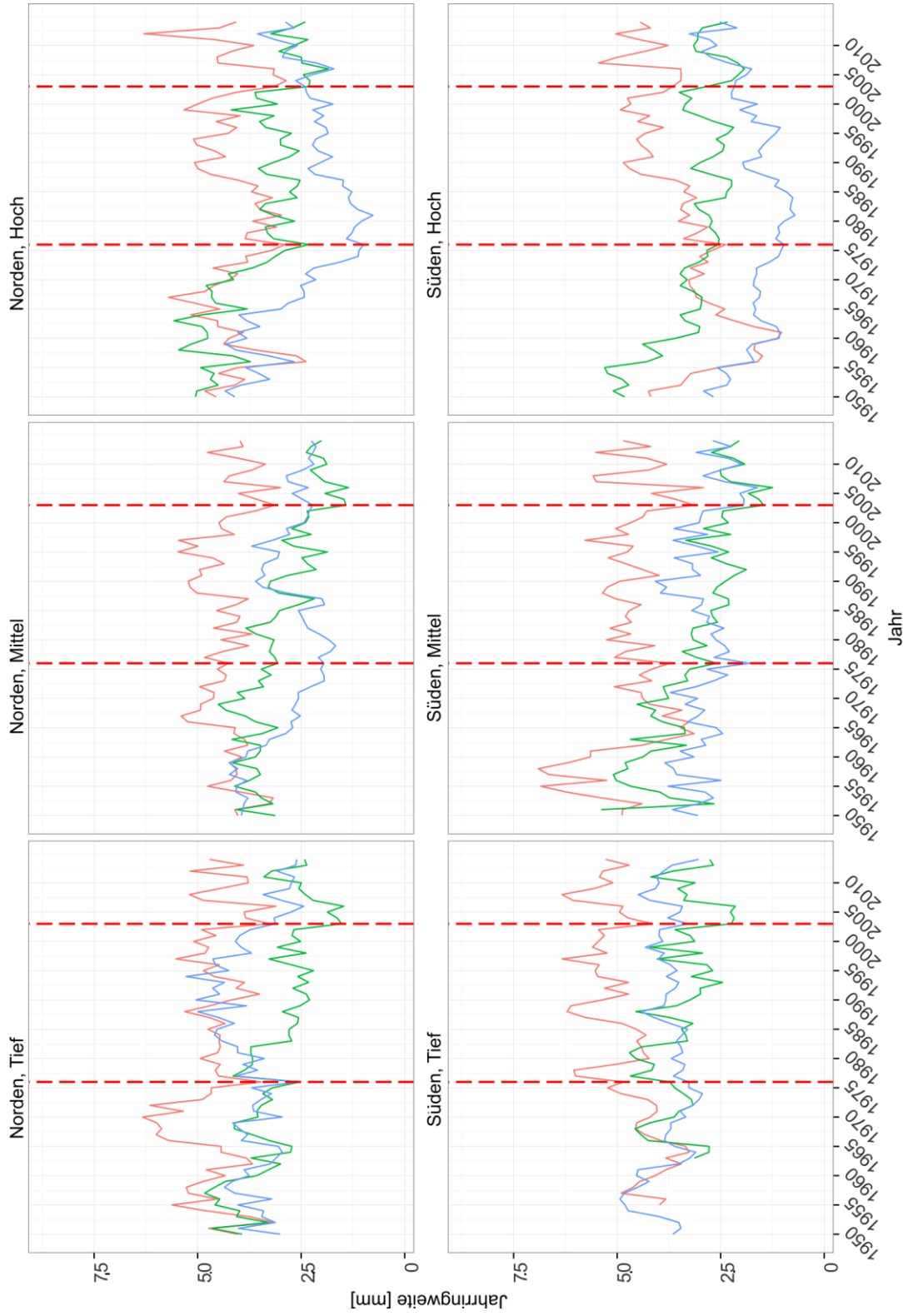


Abbildung 15 Grundflächentransformierte Durchschnittschronologien der einzelnen Baumarten

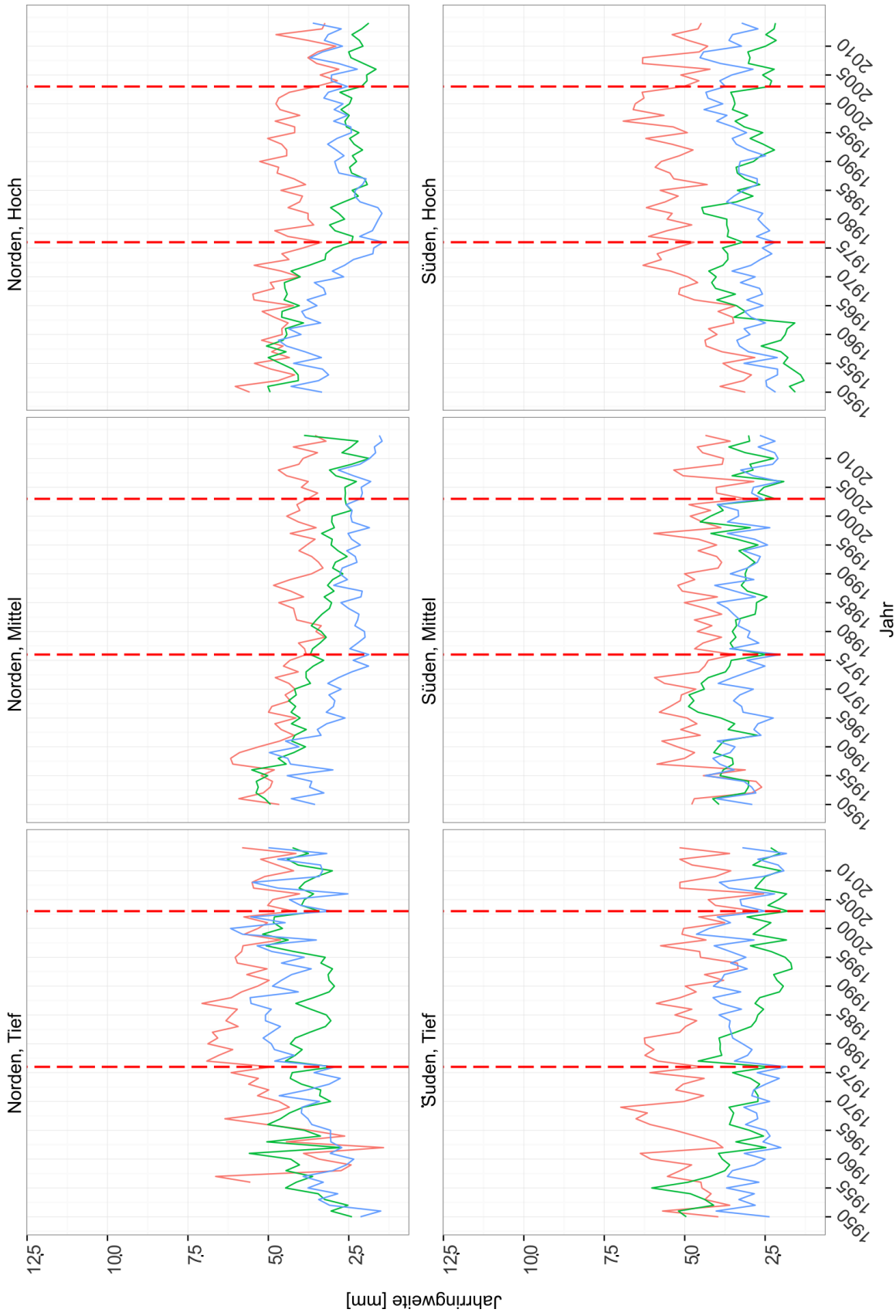
Kandel Tranksekt



Art — Douglasie — Fichte — Tanne

Abbildung 16 Jahrringschronologien des Kandel-Transseks aufgeteilt nach Nord- und Südhängen und den drei gewählten Höhenlagen. Die Lage der Trockenjahre 1976 and 2003 werden durch gestrichelte rote Linien repräsentiert.

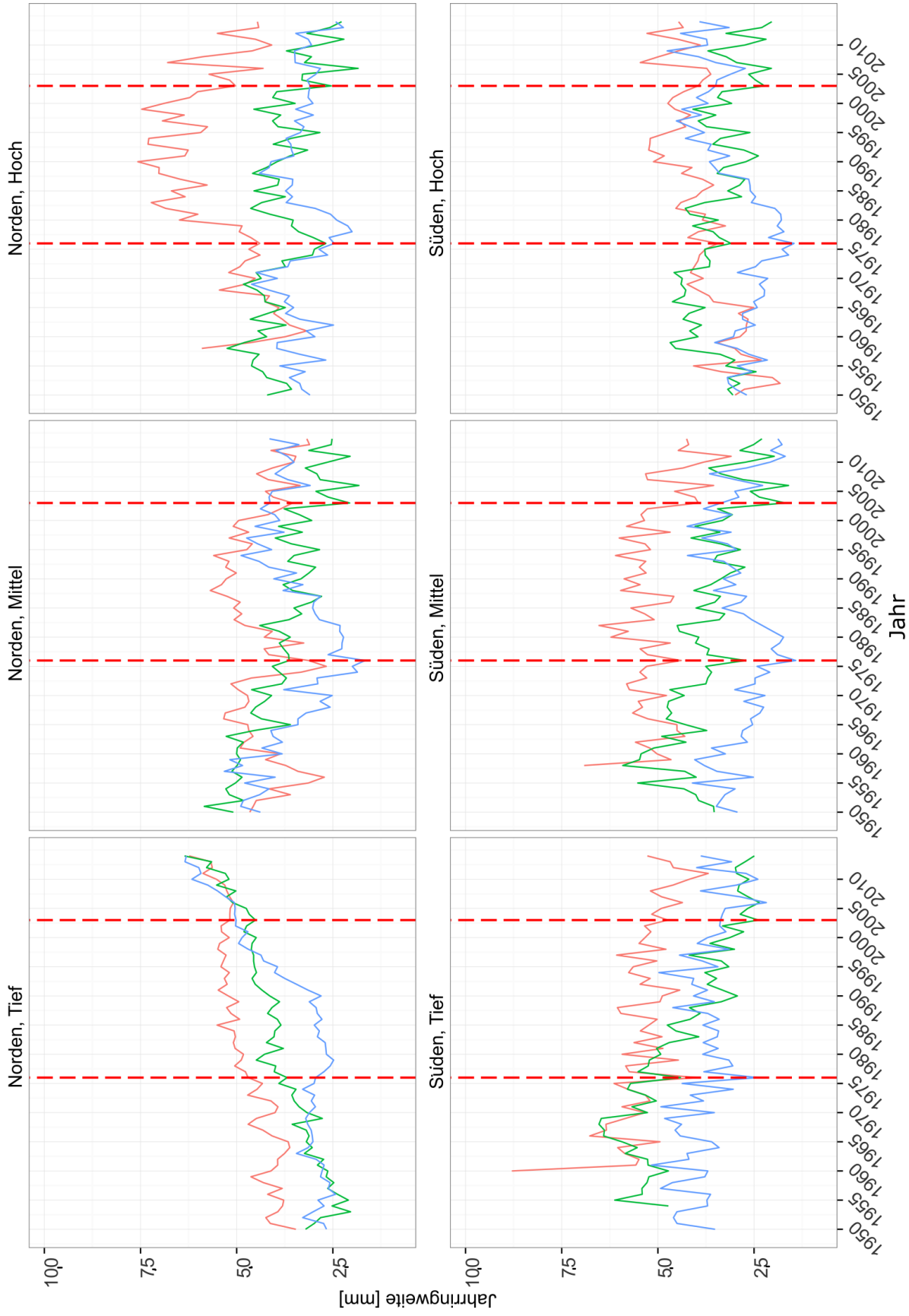
Blauen Tranksekt



Art — Douglasie — Fichte — Tanne

Abbildung 17 Jahrringchronologien des Blauen Transekts aufgeteilt nach Nord- und Südhängen und den drei gewählten Höhenlagen. Die Lage der Trockenjahre 1976 und 2003 werden durch gestrichelte rote Linien repräsentiert.

Hornisgrinde Transekt



Art — Douglasie — Fichte — Tanne

Abbildung 18 Jahrringchronologien des Hornisgrinde Transekts aufgeteilt nach Nord- und Südhängen und den drei gewählten Höhenlagen. Die Lage der Trockenjahre 1976 und 2003 werden durch gestrichelte rote Linien repräsentiert.

8 Anhang – Statistische Model

Tabelle 6a,b Effekte und Signifikanzlevel der Speziesunterschiede der beiden untersuchten Dürrejahre 1976 und 2003. Unter Bezugnahme auf Abbildung 5.

==== Schätzungen Zusammenfassung =====				
a.	Rt76	Rc76	Rs76	RRs76
-				
Fichte	-0.014	0.008	-0.034	-0.021
Tanne	0.005	0.105*	0.064	-0.058*
R2	0.001	0.006	0.001	0.022
=====				
b.	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
Fichte	-0.094***	0.053*	-0.100***	-0.006
Tanne	0.071***	-0.093***	-0.005	-0.075***
R2	0.083	0.036	0.028	0.022
=====				

Tabelle 7 Effekte und Signifikanzlevel der Höhenlage und Spezies auf Dürrereaktionen. Unter Bezugnahme auf Abbildung 6.

= Schätzungen Zusammenfassung =====				
	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
Fichte	-0.094***	0.053**	-0.100***	-0.006
Tanne	0.071***	-0.093***	-0.005	-0.075***
Mittel	-0.016	0.022	-0.003	0.014
Hoch	0.021	-0.140***	-0.080***	-0.100***
R2	0.087	0.087	0.046	0.072
=====				

Tabelle 8 Effekte und Signifikanzlevel von Spezies und Ertragsklasse. Unter Bezugnahme auf Abbildung 9.

==Ertragsklasse=====				
	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
Fichte	-0.093***	0.059**	-0.095***	-0.002
Tanne	0.072***	-0.077***	0.008	-0.064***
Ertragskl	0.001	0.011***	0.009***	0.008***
R2	0.084	0.057	0.047	0.043
=====				

Tabelle 9 Effekte und Signifikanzlevel des Nachbarschafts-Index (TotNID) für jede Spezies. Unter Bezugnahme auf Abbildung 11.

=== Nachbarschafts-Index =====				
	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
Douglasie				
TotNID	-0.00003*	-0.00000	-0.00003	0.000
R2	0.011	0.00000	0.005	0.00004
Fichte				
TotNID	0.0001	-0.0001**	-0.0004*	-0.00005**
R2	0.0004	0.017	0.011	0.023
Tanne				
TotNID	0.0002	-0.001***	-0.0005**	-0.0001***
R2	0.004	0.035	0.014	0.040
=====				

8.1 ZUSÄTZLICHE STATISTISCHE MODELLE

Modell 1

Vergleich von Interaktions- und Nicht-Interaktionsmodell

Model 1: Rt03 ~ Species * Altitude
 Model 2: Rt03 ~ Species + Altitude

	Res.Df	RSS	Df	Sum of Sq	F	Pr(>F)
1	799	39.726				
2	803	40.115	-4	-0.3889	1.9555	0.09944 . ⁴

Modell 2

Responses Species and altitude effect

Reaktion: Rt03

Varianzanalyse

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Species	2	3.656	1.82824	36.5969	6.156e-16 ***
Altitude	2	0.187	0.09328	1.8673	0.1552
Residuals	803	40.115	0.04996		

Call:

lm(formula = Rt03 ~ Species + Altitude, data = Trees)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.56481	-0.14765	-0.03181	0.12206	1.14520

Coefficients:

	Estimate	Std.Err	t.value	Pr(> t)
(Intercept)	0.813	0.017	46.26	< 2e-16 ***
SpeciesNorway Spruce	-0.093	0.019	-4.85	1.42e-06 ***
SpeciesSilver Fir	0.070	0.019	3.66	0.000263 ***
AltitudeMiddle	-0.016	0.019	-0.85	0.395440
AltitudeHigh	0.020	0.019	1.07	0.281847

Residual standard error: 0.2235 on 803 Df

Multiple R-squared: 0.08743, Adjusted R-squared: 0.08288

F-statistic: 19.23 on 4 and 803 Df, p-value: 4.029e-15

Reaktion: Rc03

Varianzanalyse

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Species	2	2.930	1.46477	15.786	1.887e-07 ***
Altitude	2	4.167	2.08354	22.454	3.246e-10 ***
Residuals	803	74.512	0.09279		

Call:

lm(formula = Rc03 ~ Species + Altitude, data = Trees)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.73514	-0.19241	-0.04423	0.13613	1.72533

Coefficients:

	Estimate	Std.Err	t.value	Pr(> t)
(Intercept)	1.176	0.0239	49.10	< 2e-16 ***
SpeciesNorway Spruce	0.052	0.0262	2.00	0.04546 *
SpeciesSilver Fir	-0.093	0.0262	-3.54	0.00041 ***
Altitude Middle	0.022	0.0262	0.84	0.39593
Altitude High	-0.139	0.0262	-5.33	1.28e-07 ***

Residual standard error: 0.3046 on 803 Df

Multiple R-squared: 0.08696, Adjusted R-squared: 0.08241

F-statistic: 19.12 on 4 and 803 Df, p-value: 4.921e-15

Reaktion: Rs03

Varianzanalyse

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Species	2	1.710	0.85512	11.7136	9.675e-06 ***
Altitude	2	1.108	0.55390	7.5874	0.000544 ***
Residuals	803	58.621	0.07300		

Call:

lm(formula = Rs03 ~ Species + Altitude, data = Trees)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.63786	-0.15560	-0.04482	0.12038	2.30475

Coefficients:

	Estimate	Std.Err	t.value	Pr(> t)
(Intercept)	0.937	0.021	44.13	< 2e-16 ***
SpeciesNorway Spruce	-0.099	0.023	-4.28	2.0e-05 ***
SpeciesSilver Fir	-0.004	0.023	-0.20	0.83876
Altitude Middle	-0.002	0.023	-0.10	0.9142
Altitude High	-0.079	0.023	-3.42	0.00064 ***

Residual standard error: 0.2702 on 803 Df

Multiple R-squared: 0.04587, Adjusted R-squared: 0.04111

F-statistic: 9.65 on 4 and 803 Df, p-value: 1.262e-07

Response: RRs03

Varianzanalyse

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Species	2	0.939	0.46937	9.6383	7.305e-05 ***
Altitude	2	2.099	1.04974	21.5556	7.606e-10 ***
Residuals	803	39.105	0.04870		

Call:

lm(formula = RRs03 ~ Species + Altitude, data = Trees)

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.88796	-0.13644	-0.01536	0.11288	1.16906

Coefficients:

	Estimate	Std.Err	t.value	Pr(> t)
(Intercept)	0.124	0.0173	7.18	1.59e-12 ***
SpeciesNorway Spruce	-0.006	0.0190	-0.32	0.743
SpeciesSilver Fir	-0.075	0.0190	-3.96	8.11e-05 ***
Altitude Middle	0.013	0.0190	0.72	0.466
Altitude High	-0.100	0.0190	-5.28	1.63e-07 ***

Residual standard error: 0.2207 on 803 Df

Multiple R-squared: 0.07209, Adjusted R-squared: 0.06747

F-statistic: 15.6 on 4 and 803 Df, p-value: 2.688e-12

⁴ Signif. codes: '***' 0.001 highly significant '**' 0.01 '*' 0.05, '.' non-significant

Modell 3 TotNID und Speziesanteil (%)

=Douglasie=====

	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
TotNID	-0.00004** (0.00002)	0.00001 (0.00002)	-0.00003 (0.00002)	0.00000 (0.00002)
niD1Perc	0.026 (0.032)	-0.093 (0.049)	-0.036 (0.048)	-0.063 (0.038)
niD2Perc	0.026 (0.032)	-0.093 (0.049)	-0.037 (0.048)	-0.063* (0.038)
niD3Perc	0.026 (0.032)	-0.092 (0.049)	-0.035 (0.048)	-0.061 (0.038)
niD4Perc	0.024 (0.032)	-0.090 (0.049)	-0.036 (0.048)	-0.060 (0.038)
Constant	-1.698 (3.216)	10.355** (4.925)	4.575 (4.753)	6.273* (3.794)
Observations	268	268	268	268
R2	0.053	0.095	0.030	0.075
Adjusted R2	0.035	0.078	0.011	0.057

Note: *p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01

Tanne=====

	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
TotNID	0.00001 (0.00002)	-0.0001*** (0.00002)	-0.0001** (0.00002)	-0.0001*** (0.00002)
niD1Perc	0.002 (0.037)	-0.026 (0.048)	-0.022 (0.050)	-0.025 (0.042)
niD2Perc	0.00002 (0.037)	-0.025 (0.048)	-0.024 (0.050)	-0.024 (0.042)
niD3Perc	0.001 (0.037)	-0.025 (0.048)	-0.022 (0.050)	-0.023 (0.042)
niD4Perc	-0.00000 (0.037)	-0.025 (0.048)	-0.024 (0.050)	-0.024 (0.042)
Constant	0.788 (3.748)	3.707 (4.832)	3.328 (5.001)	2.539 (4.167)
Observations	270	270	270	270
R2	0.106	0.059	0.051	0.061
Adjusted R2	0.089	0.041	0.033	0.043

Note: *p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01

Fichte=====

	Rt03	Rc03	Rs03	RRs03
TotNID	-0.00001 (0.00002)	-0.0001* (0.00003)	-0.0001** (0.00002)	-0.00004** (0.00002)
niD1Perc	-0.020 (0.055)	0.038 (0.077)	-0.009 (0.055)	0.011 (0.046)
niD2Perc	-0.020 (0.055)	0.038 (0.077)	-0.009 (0.055)	0.011 (0.046)
niD3Perc	-0.020 (0.055)	0.036 (0.077)	-0.009 (0.055)	0.010 (0.046)
niD4Perc	-0.022 (0.055)	0.039 (0.077)	-0.011 (0.055)	0.011 (0.046)
Constant	2.789 (5.458)	-2.487 (7.711)	1.856 (5.486)	-0.933 (4.578)
Observations	269	269	269	269
R2	0.037	0.038	0.038	0.036
Adjusted R2	0.019	0.020	0.020	0.017

Note: *p<0.1; **p<0.05; ***p<0.01

