Klaus von Gadow Waldstruktur und Waldwachstum Unveränderter Nachdruck durch Verlag Kessel, www.forstbuch.de Mit freundlicher Genehmigung durch den Universitätsverlag Göttingen.

© Alle Rechte vorbehalten, Universitätsverlag Göttingen 2003 und Verlag Kessel 2023 Unveränderter Nachdruck und Vertrieb durch Verlag Kessel Eifelweg 37 • 53424 Remagen-Oberwinter Tel.: 02228-493 • Fax: 03212-1024877 • webmaster@forstbuch.de Bestellungen der Druckversion über den Buchhandel und die Homepages www.forstbuch.de www.verlagkessel.de www.forestrybooks.com

Druckerei www.business-copy.com

Die freie Onlineversion ist auf der Seite des Universitätsverlags Göttingen unter https://doi.org/10.17875/gup2003-244 erhältlich.

Satz und Layout: Sonja Rüdiger Umschlagentwurf: Margo Bargheer Umschlagabbildung: W. Tambour ISBN 3-930457-32-6

Klaus von Gadow

Waldstruktur und Waldwachstum

Verlag Kessel www.forstbuch.de

Vorwort

Beeinflusst durch die Arbeiten von Mitscherlich (1971, 1975), Ulrich (1986) und Kramer (1988) befasst sich die Waldforschung nicht mehr ausschließlich mit der wirtschaftlichen Nutzung der Wälder, sondern zunehmend mit dem Ökosystem Wald, seiner Struktur und Dynamik. Neben der Suche nach allgemeingültigen Erkenntnissen über die vielfachen Wechselbeziehungen zwischen den im Wald lebendenden Organismen und deren anorganischer Umgebung gehört die Beschreibung von Bäumen und Waldbeständen und die Prognose der Walddynamik zu den wichtigen Aufgaben der Waldforschung.

Eine direkte Folge der großräumigen Waldzerstörung seit der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts ist ein ungewöhnlich hoher Artenschwund. Viele Tier- und Pflanzenarten starben aus oder sind vom Aussterben bedroht. Diese bedrohliche Situation führte zu einer verstärkten Aktivität im Bereich der Diversitätsforschung. Neben der Dichte gehört daher die Struktur und Diversität zu den charakteristischen Merkmalen der Waldbestände. Die Waldstruktur gibt Auskunft über die Verteilung der Baumarten und Baumdimensionen im Gelände. Die Raumstruktur wird nicht nur bestimmt durch die Verteilung der Baumstandpunkte im Gelände, sondern vor allem durch das räumliche Nebeneinander der Baumarten und Baumdimensionen. Wälder sind einschichtig oder mehrschichtig, artenarm oder artenreich und durch die Kombination dieser Attribute ergibt sich eine große Vielfalt möglicher Zustände.

Bäume besitzen die Fähigkeit, auf Änderungen in der belebten und unbelebten Umwelt zu reagieren. Diese Fähigkeit zeigt sich in der Dynamik des Wachstums, d.h. in der Reaktion auf einen aktuellen Ausgangszustand, der durch die herrschenden Standorts- und Konkurrenzbedingungen bestimmt wird. Diese Vielfalt der möglichen Reaktionen gilt es zu erfassen und zu beschreiben, sodass aus den Einzelbeobachtungen generelle Erfahrungen entstehen, die in Form von Modellen nutzbar gemacht werden können. Die Wachstumsprognosen sollen glaubwürdig, zugleich aber auch möglichst detailliert sein. Diese Anforderungen sind nicht einfach zu erfüllen, denn die aktuellen Ausgangszustände sind vielfältig und die möglichen Reaktionen darauf zahlreich. Immer detailliertere Modelle mit zunehmend höherer Auflösung können dazu führen, dass ein Modell letztendlich untauglich bzw. unzweckmäßig wird. Bei der Prognose des Waldwachstums gibt es keinen universell gültigen Maßstab. Die biologischen Prozesse auf einer gegebenen Hierarchiestufe werden durch die Prozesse auf einer niederen Stufe bestimmt und durch die Bedingungen auf einer höheren Stufe eingeschränkt. Das Baumwachstum wird durch physiologische Prozesse im Baum bestimmt, aber die im Bestand herrschenden Konkurrenzbedingungen beschränken die Möglichkeiten der Entwicklung. Die meisten Modelle der Waldentwicklung werden für ganz bestimmte Zwecke konzipiert. Sie unterscheiden sich in Bezug auf ihre Allgemeingültigkeit, - ihre Anwendbarkeit für eine Bandbreite von Gegebenheiten, - und in Bezug auf ihre Genauigkeit, die durch den Prognoseschätzfehler bestimmt wird. Eine hohe Genauigkeit wird gewöhnlich auf Kosten einer geringen Allgemeingültigkeit erreicht und die Auswahl eines geeigneten Modelltyps beruht daher in der Regel auf einem Kompromiss.

Informationen über das Baumwachstum und die Holzerträge von Waldbeständen werden für unterschiedliche Zwecke benötigt. Die forstbetriebliche Planung benötigt Wuchsmodelle, um waldbauliche Optionen für reale Waldbestände zu erzeugen, deren Ausgangszustand mehr oder weniger gut bekannt ist. Die Produktionsplanungen der holzverarbeitenden Industrie stützen sich auf regionale Prognosen des Holzaufkommens zur Schätzung zukünftiger Sortenerträge. Stadtverwaltungen benötigen Prognosen des Ast- und Wurzelwachstums von Straßen- und Parkbäumen. Die Politik stützt sich auf Wuchsmodelle, um die Auswirkungen von Stoffeinträgen und Klimaänderungen zu beschreiben.

Die Bereitstellung von Informationen für solch unterschiedliche Zwecke ist Aufgabe der waldwachstumskundlichen Forschung. Auf der Basis zahlreicher, zum Teil langfristig angelegter Einzeluntersuchungen versucht die waldwachstumskundliche Modellforschung, Anregungen für effektive Datengewinnung zu geben, praxistaugliche Prognoseinstrumente zu entwickeln und grundlegende Gesetzmäßigkeiten der Walddynamik zu erkennen. Dabei beschränkt sich das Interesse nicht mehr auf ein bestimmtes Wuchsgebiet. Beispiele aus unterschiedlichen Regionen der Erde belegen grundsätzliche Erkenntnisse.

Dieser Text entstand während der letzten 12 Jahre als Beilage zu meiner Lehrveranstaltung *Waldwachstum* im Institut für Waldinventur und Waldwachstum der Georg-August-Universität Göttingen. Es ist ein Versuch, auf der Grundlage der richtungweisenden Arbeiten meiner Vorgänger, neue Möglichkeiten für die Waldwachstumsforschung aufzuzeigen, nicht nur im Hinblick auf die waldbauliche Entwicklung in Deutschland, sondern auch unter Einbeziehung von Beispielen aus anderen Ländern. Mein besonderer Dank gilt Frau Sonja Rüdiger für Textformatierung und Korrekturen.

Klaus v. Gadow

Inhaltsverzeichnis

1 Grundlagen	1
Standörtliche Rahmenbedingungen	3
Strahlung	3
Temperatur	11
Wasser	16
Luft	22
Nährstoffhaushalt	23
Modellierung der standörtlichen Rahmenbedingungen	26
Bonitierung von Waldstandorten	31
Der Bestand als Bonitätsmaßstab	32
Bonitierung im schlagweisen Wald	32
Relative Höhenbonität	33
Absolute Höhenbonität	34
dGZ-Bonitäten	41
Ertragsniveau	41
Dynamische Bonitierung	43
Bonitierung in ungleichaltrigen Beständen	43
Bonitierung mit Hilfe von Standortsparametern	44
Bodenparameter	45
Bodenvegetation	48
Klassifizierung	58
Zeigerwertmethode	50
	51
Vergleich der Bonitierungsansatze	53
2 Morphologie der Waldbäume	55
Die Baumkrone	55
Das Kronenfenster – Erfassung der Kronenform im Gelände	57
Digitalisierung des Kronenprofils	59
Einfluss der Durchforstung auf die Kronenausprägung	59
Kronenmodelle höherer Auflösung	65
Der Baumschaft	69
Formzahlen	70
Formqotienten, Ausbauchungsreihen und Splines	70
Parameterkarge nicht lineare Schaftfunktionen	71
Die modifizierte Brink-Funktion	74
Beispiel einer Anpassung	74
Einheitsschaftmodelle	76
Holzqualität	79

Die Wurzel	82
Grobwurzeln: Erfassung und Struktur	84
Feinwurzeln: Erfassung und Struktur	88
3 Dichte und Konkurrenz	91
Bestandesgrundfläche	92
Bestandesdichteindex	93
Relativer Baumabstand	95
Kronenkonkurrenzfaktor	96
Überschirmung	97
BAL und BALMOD "Grundfläche der Größeren"	97
Kronenschirmflächen der Größeren	100
B left le	101
Lüberlappende Einflussbereiche	102
Distanzgewogenes BHD-Verhältnis	102
Verfügbarer Wuchsraum	108
Weitere Beispiele zur Punktdichte	109
4 Waldstruktur und Diversität	113
Artenvielfalt	113
Unimodale Durchmesserverteilung	116
Multimodale Durchmesserverteilung	119
Durchmesserhöhenverteilung	122
Einheitshöhenkurve	123
Bivariate Häufigkeitsverteilung	124
Abudanz und Dominanz	126
Parameter der Raumstruktur	131
Aggregation – das baumbezogene Winkelmass	132
Artendurchmischung	136
Dimensionsdifferenzierung	137
Erwartete und beobachtete räumliche Strukturen	140
5 Bestandeswachstum	143
Datengewinnung	144
Langfristig beobachtete Dauerversuchsflächen	145
Unechte Zeitreihen	147
Intervallflächen	150
Regionale Produktionsmodelle	152

Gesamtwuchsleitung und Zuwachs	153			
Normalertragstafeln				
Beispiel Regionale Ertragstafeln für Rotbuche	161			
Daten aus Wachstumsfunktionen	163			
Empirische Versuchflächendaten	164			
Parametrisierung der Ertragstafelmodelle	164			
Normale Grundflächenentwicklung	165			
Normale Stammzahlentwicklung	166			
Mathematische Produktionsmodelle	167			
Beispiel: Ertragsschätzung für Kiefernwälder in Rußland	167			
Murray's DGZ_{max} - Modell	168			
Zuwachsprozente	170			
Dichteabhängige Bestandeswuchsmodelle	171			
Die Beziehungen zwischen Bestandesdichte und Wachstum	171			
Beispiel dichteabhängiger Bestandesmodelle	174			
Wuchsmodell für Fichtenbestände	175			
Bestandesvolumen und Sortimentverteilung	178			
Zusammenfassung	181			
6 Wachstumsmodelle höherer Auflösung	183			
Repräsentativbaum-Modelle	185			
Die Prognose von Durchmesserverteilungen	185			
Ein Beispiel aus China	187			
Ein Beispiel aus Chile	189			
Ein Beispiel aus Südafrika	190			
Die einfache Durchmesserfortschreibung	196			
Die Veränderung der relativen Grundfläche	198			
Die direkte Zuwachsschätzung	199			
Zuwachsschätzung mit Hilfe nicht parametrischer Ansätze	203			
Aktualisierung gespeicherter Inventurdaten: Ein Beispiel aus Spanien	205			
Positionsabhängige Einzelbaummodelle	207			
Simulative Reproduktion von Baumpositionen	207			
Die Modelle WASIM und MOSES	209			
Das Modell SILVA	211			
Kleinflächenmodelle	213			
Verjüngung	216			
Mortalität	218			
Räumliche Darstellung	218			
Literaturverzeichnis	220			

v

Kapitel 1

Grundlagen

Beeinflusst durch die Arbeiten von Mitscherlich (1971, 1975), Ulrich (1986) und Kramer (1988) befasst sich die moderne Waldforschung nicht mehr ausschließlich mit der wirtschaftlichen Nutzung der Wälder, sondern zunehmend mit dem Ökosystem Wald, seiner Struktur und Dynamik. Unabhängig von dem jeweils aktuellen Nutzen strebt die Waldforschung nach allgemeingültigen Erkenntnissen über die vielfachen Wechselbeziehungen zwischen den im Wald lebenden Organismen und deren anorganischer Umgebung. Gleichzeitig orientiert sie sich an den Bedürfnissen der Gesellschaft. Als Teil der forstwissenschaftlichen Disziplinen ist die Waldwachstumsforschung sowohl grundlagen- als auch praxisorientiert (Sterba, 1997).

Das Wachstum ist eine komplexe Reaktion der Waldbäume auf unterschiedliche externe Einflüsse. Zu den natürlichen Einflussfaktoren zählen die organischen und anorganischen Randbedingungen für die Entwicklung von Waldökosystemen Nach Ulrich lässt sich die Umgebung der Organismen mit physikalischen und chemischen Parametern beschreiben. Klima und Mineralsubstanz des Bodens bestimmen in Rückkoppelung mit den Organismen den physikalisch-chemischen Zustand der Umgebung der Organismen (Abb. 1-1).



Abbildung 1-1. Prinzip der Rückkoppelung im Ökosystem Wald zwischen den Organismen und ihrer anorganischen Umgebung.

Die Organismen nehmen Energie und Stoffe auf und geben diese an die Umgebung ab, sie bilden die *Senken* und *Quellen* für Energie und Stoffe (Heinrich u. Hergt, 1990, S. 43 ff.). Bei der *Primärproduktion* erfolgt auf Grund der Photosynthese und Ionenaufnahme die Bildung von Phytomasse. Es finden sog. endergonische Reaktionen statt, die von außen Energie benötigen:

$$CO_2 + H_2O + xM^+ + yA^- + (y-x)H^+ + Energie \rightarrow CH_2OMxAy + O_2$$

Bei der *Sekundärproduktion* (der "Atmung") läuft der Prozeß in umgekehrter Richtung ab. Organische Substanz wird unter Sauerstoffaufnahme zersetzt, aufgenommene Energie wird in Form von Wärme wieder freigesetzt:

$$CH_2OMxAy + O_2 \rightarrow CO_2 + H_2O + xM^+ + yA^- + (y-x)H^+ + Energie$$

Schließlich erfolgt die Mineralisierung der organischen Substanz. Atmosphäre und Hydrosphäre liefern also wichtige Randbedingungen für das Wachstum der Waldbäume. Sie sind Reaktionsräume, in denen Stoffe aufgenommen und abgegeben werden.

Zu den *anthropogenen* Einflussgrößen zählen die immissionsbedingten Klimaveränderungen sowie die forstlichen Eingriffe und deren unmittelbare Auswirkungen auf das Waldklima Die Waldwachstumsforschung gewinnt Informationen über die Reaktion der Bäume auf solche externen Einflüsse. Die gewonnenen Informationen werden sowohl für die forstbetriebliche Planung als auch für Holzaufkommensprognosen der holzverarbeitenden Industrie benötigt. Sie bilden zudem einen wichtigen Teil des Erkenntnisfortschritts in der Waldökologie und liefern Grundlagen für forstpolitische Entscheidungen.

Die waldwachstumskundliche Forschung ist somit ein Teilbereich der waldökologischen Forschung. Sie basiert auf bereits vorhandenen biochemischen Erkenntnissen und liefert ihrerseits Methoden und Modelle, die Aussagen über die Waldentwicklung erlauben. Die Frage nach der zukünftigen Entwicklung von Wäldern ist insbesondere im Hinblick auf veränderte Waldbaukonzepte von entscheidender Bedeutung. Im Mittelpunkt derartiger Prognosen steht die Erkenntnis, dass die vielerorts angestrebte ökologisch orientierte, multifunktionelle Waldnutzung einer Abwägung der ökologischen und ökonomischen Ansprüche an den Wald bedarf⁴.

¹ Siehe z. B. Otto (1989), Niedersachsen (1991), Nordrhein-Westfalen (1991), Hessen (1993), Sturm (1994).

Diese Frage verlangt nach waldwachstumskundlichen Forschungsmethoden, die über die empirischen Ansätze der Vergangenheit hinausgehen. Es werden Informationen über die Entwicklung und Struktur von Wäldern benötigt, die im Hinblick auf ihre gegenwärtigen Flächenanteile in Deutschland bisher nicht ausreichend repräsentiert sind (Bundeswaldinventur, 1990). Aus diesem Grund ist die Waldwachstumsforschung häufig auf Schätzungen und Annahmen angewiesen. Dabei spielt die Simulation der Waldentwicklung mittels geeigneter Modelle und Algorithmen eine wichtige Rolle.

Die Ziele und Methoden der Modellierung werden durch den Modellzweck bzw. die angestrebte Erkenntnis bestimmt. So könnte das Wachstum von einzelnen Bäumen oder Waldbeständen beispielsweise im Hinblick auf die produzierte Biomasse, die vorhandenen Sortimente und die Struktur- und Konkurrenzverhältnisse kurz- oder langfristig modelliert werden. Erst die durch den Modellzweck erzwungene Fokussierung auf gewisse Aspekte des abzubildenden Systems erlaubt eine effiziente und knappe Darstellung desselben (Bossel, 1994a, S. 28).

Die folgenden Abschnitte befassen sich mit einer Darstellung der standörtlichen Rahmenbedingungen und deren Einfluss auf die Photosynthese. Weitergehende Informationen sind den diesbezüglichen Sachbüchern zu entnehmen. Im Anschluss an diesen allgemeinen Teil wird anhand von Beispielen die algorithmische Interpretation unterschiedlicher Systemgrößen sowie ihre Integration in entsprechende Modelle der Wachstumsmodellierung veranschaulicht.

Standörtliche Rahmenbedingungen

Die anorganische Umgebung der Waldbäume lässt sich unterteilen in die Bereiche Klima und Boden. Das Klima wird bestimmt durch die komplexen Faktoren *Strahlung, Temperatur, CO₂-Gehalt der Luft* und *Niederschlag.* Zur Charakterisierung dieser Einflussgrößen bedarf es der Beschreibung der Austauschprozesse zwischen Atmosphäre und Hydrosphäre in Form von Gasen, Partikeln, Wasser, gelösten Stoffen und Energie. Diese Austauschprozesse (auch als *Inputs* und *Outputs* bezeichnet) bilden die Grundbedingungen für das Baumwachstum.

Strahlung

Unter Strahlung versteht man eine Energieübertragung zwischen zwei Körpern oder Oberflächen. Die von der Sonne ausgehende elektromagnetische Strahlung wird als kurzwellige Strahlung bezeichnet und umfasst ultraviolette, sichtbare und infrarote Wellenlängenbereiche². Im Rahmen der waldwachstumskundlichen Forschung interessiert zum einem der Anteil der Strahlung, der tatsächlich auf die Erdoberfläche bzw. die Pflanzen auftrifft, zum anderen der photosynthetisch aus-

² Wellenlängenbereiche: ultraviolett (200-360 nm), sichtbar (360-760 nm) und infrarot (760-3000 nm)

nutzbare Anteil der Strahlung, der als photoaktive Strahlung (PAR³) bezeichnet wird.

Die Sonne strahlt etwa 42²⁶ Joule pro Sekunde aus, wovon bis zur Grenze der Erdatmosphäre rund 8.4 Joule pro cm² pro Minute gelangen. Dieser Wert wird als Solarkonstante bezeichnet. Auf die Erdoberfläche gelangt jedoch nur ein Anteil von ca. 47% dieser Strahlung - die *Globalstrahlung*. Die Strahlungsverluste sind auf Absorption, Reflexion und Streuung beim Durchdringen der Atmosphäre zurückzuführen. Die Globalstrahlung besteht jedoch nicht nur aus direkter Sonnenstrahlung, sondern gelangt zudem als diffuse Himmelsstrahlung und als reflektierte Strahlung zum Boden.

Für das Baumwachstum entscheidend ist die Photoproduktion, das heißt die Umwandlung von Strahlungsenergie in chemische Energie durch die Photosynthese. Eine Voraussetzung für die Quantifizierung der Photoproduktion ist die Kenntnis der Strahlungsmenge, die in einem bestimmten Zeitraum durch die Blätter absorbiert wird (Mitscherlich, 1971, S. 50 ff.; Raven et al. 1987, S. 95 ff.). Im Rahmen der Modellierung des Wachstums von Waldbeständen interessiert die Integration dieser Systemgröße einschließlich ihrer täglichen und jährlichen Veränderungen. Inzwischen existieren eine Reihe von Ansätzen zur Berechnung der photoaktiven Strahlung. Hierzu bedient man sich spezieller Systemgleichungen, welche die photoaktive Strahlung in Abhängigkeit von der Sonnenhöhe beschreiben. Die Sonnenhöhe wiederum wird bestimmt durch die geographische Breite, die Tageszeit und die Sonnendeklination.

Die Sonnenhöhe ist definiert als Winkel der Sonnenposition zur bestrahlten Erdoberfläche. Je größer dieser Winkel ist, desto kürzer der Weg, den die Strahlung durch die Atmosphäre zurücklegen muss, und desto geringer ist dementsprechend der atmosphärische Strahlungsverlust, der auch als atmosphärische Trübung bezeichnet wird⁴. Mittags steht die Sonne am höchsten, das heißt, ihr Winkel zur bestrahlten Erdoberfläche ist groß und die durch die Atmosphäre verursachte Trübung gering. Mit abnehmender Sonnenhöhe nimmt die Trübung zu. Nach Penning de Vries u. Van Laar (1982, S. 105) kann die Sonnenhöhe mit Hilfe der nachstehenden Systemgleichung berechnet werden:

$$\sin(\beta) = \sin(\text{LAT}) * \sin(\text{Dekl}) + \cos(\text{LAT}) * \cos(\text{Dekl}) * \cos(15 * (\text{Std} - 12))$$
 1-1

wobei
sin (ß) = Sonnenhöhe, d.h. der Winkel der Sonnenposition zur bestrahlten Erdoberfläche
LAT = geographische Breite
Std = Tageszeit
Dekl = Sonnendeklination, d. h. der Winkel zwischen Sonne und Erdrotationsebene

³ PAR ist die Abkürzung für 'photo-active radiation'.

⁴Bei tiefstehender Sonne wird die blaue Sonnenstrahlung fast ganz zerstreut, und nur noch gelbe und rote Strahlung gelangt direkt zur Erdoberfläche. Die Sonne erscheint daher bei ihrem Auf- und Untergang rot.

Die Sonnendeklination wiederum ergibt sich aus dem Kalendertag (Tag) mit:

$$\delta = -23.4 \cdot \cos\left(2\pi \frac{Tag + 10}{365}\right)$$

Am Tag der Wintersonnenwende, dem 22. Dezember, nimmt die Variable *Tag* den Wert 355 an. Dann ist $cos(2\pi) = 1$ und $\delta = -23.4$.

Mit Hilfe der Gleichung 1-1 ist es möglich, den Verlauf der Sonnenhöhe im Tages- und Jahresverlauf sowie für unterschiedliche Breitengrade darzustellen. Abb.1-2 zeigt beispielhaft den Verlauf der Sonnenhöhe während eines Jahres für drei unterschiedliche Breitengrade.



Abbildung 1-2. Die Sonnenhöhe im Jahresverlauf am Äquator, am 50. Grad nördlicher Breite und am nördlichen Polarkreis, jeweils um 12 Uhr.

Abb.1-3 zeigt den Verlauf der Sonnenhöhe im Tagesgang für den 50. Breitengrad an 3 unterschiedlichen Tagen im Jahr.

Die photoaktive Strahlung (PAR, in Watt/m²) ergibt sich aus dem photosynthetisch wirksamen Anteil der Gesamtstrahlung (47 %), reduziert durch die Bewölkung ($0 \le \text{WOLK} \le 1$) und die atmosphärische Trübung (sin (β) · $e^{-0.15 / \sin (\beta)}$), also

$$PAR = 1360 \cdot 0.47 \cdot WOLK \cdot sin(\beta) \cdot e^{-0.15/sin(\beta)}$$
1-3



Abbildung 1-3: Die Sonnenhöhe im Tagesverlauf für den 50. Breitengrad an 3 unterschiedlichen Tagen im Jahr.

In Verbindung mit dem in den Abb.1-2 und 1-3 dargestellten Jahres- und Tagesverlauf der Sonnenhöhe kann nun die photoaktive Strahlung für einen bestimmten Tag und eine bestimmte Uhrzeit ermittelt werden. Abb.1-4 zeigt das Ergebnis einer entsprechenden Berechnung für drei ausgewählte Tage, wobei für die Bewölkung der Faktor 0.5 angenommen wurde.



Abbildung 1-4: Photoaktive Strahlung (PAR) im Tagesverlauf für drei ausgewählte Tage.

Unter Verwendung der verfügbaren Systemgleichungen ist die Integration der Strahlungskomponente im Rahmen der Wachstumsmodellierung denkbar einfach. Die tägliche photoaktive Strahlungsmenge kann als Zeitintegral der momentanen Strahlung für einen beliebigen Tag und Ort auf der Nordhalbkugel berechnet werden (vgl. Bossel, 1992).

Eine Alternative zur modellhaften Berechnung bildet die empirische Ermittlung der Strahlungssummen für unterschiedlich geneigte und exponierte Waldstandorte. Nach Alisov et. al. (1956) lässt sich die Beziehung zwischen Hangneigung, Exposition und Strahlungsintensität eines Waldstandortes durch Gl. 1-4 darstellen.

$$\rho = \cos(LAT - 20, 4) * \cos(\beta) + \sin(LAT - 20, 4) * \sin(\beta) * \sin(\alpha) - 0, 5$$
 1-4

wobei

ρ	=	Änderung der Strahlungsintensität bezogen auf den Meridian im Vergleich zur senkrecht gemessenen Strahlungsintensität
LAT	=	geographische Breite
β	=	Hangneigung
α	=	Exposition (Osten = 0° , Süden = 90°)

Abb.1-5 zeigt eine Gegenüberstellung der empirischen und theoretischen Ermittlung der Strahlungssummen. Von Bedeutung ist hier weniger der Vergleich der in den Grafiken dargestellten absoluten Werte als vielmehr der Verlauf der Kurven und ihre Lage zueinander.



Abbildung 1-5: Besonnungssummendiagramm (links) für unterschiedlich geneigte und exponierte Standorte während der Vegetationsperiode in der Region Göttingen (Biederbick, 1992) und modellhafte Darstellung (rechts) des Einflusses der Exposition und Hangneigung auf die Strahlungsintensität nach Alisov et. al. (1956) für den 52. Breitengrad (Göttingen).

Die auf das Kronendach eines Baumbestandes auftreffende Strahlungsintensität nimmt in Folge der Lichtdämpfung in den unteren Kronenstraten ab. Dieser komplizierte Prozess wird häufig mit Hilfe einer einfachen Exponentialgleichung beschrieben und folgt dem sogenannten Lambert-Beer-Gesetz (Mitscherlich, 1971, S. 67; Leemans, 1992). Die Lichtdämpfung im Bestand kann mit Hilfe der Gl. 1-5 beschrieben werden.

$I_z = I_0$	$\cdot e^{-k}$	·Fz
vobei		
I_z	=	Strahlungsintensität im Kronenstratum z
I_0	=	Strahlungsintensität im Freien
k	=	empirischer Lichtdämpfungskoeffizient
F,	=	kumulativer Blattflächenindex im Stratum z

In einem vereinfachten Ansatz kann der Kronenraum in fünf Straten unterteilt werden (Abb. 1-6; s. Jansen u. Martin, 1995). Der Anteil P(z) im z-ten Stratum an der vollen Strahlungsmenge ergibt sich aus P(z) = $e^{-k (z-1)}$ mit k = 0.6931.



Abbildung 1-6: Exponentielle Lichtdämpfung nach einem Vorschlag von Bossel (1992).

Beispiel: Für das dritte Stratum ergibt sich P(3) = 0.25, - ein Viertel der vom Kronendach absorbierten Strahlungsmenge ist hier verfügbar.

Die Form der Lichtdämpfung, d.h. die vertikale Verteilung der Beleuchtungsstärke in einem Waldbestand ist abhängig von den über den einzelnen Messhöhen befindlichen Laubmassen bzw. dem Blattflächenindex. Diese treten im oberen Kronenbereich gehäuft auf und nehmen nach unten hin ab, daher verläuft die Licht-Extinktion nicht-linear. Nicht berücksichtigt ist jedoch, dass die Blätter an der oberen Kronenperipherie schräg aufwärts, die unteren mehr horizontal gestellt sind. Diesen Besonderheiten sind u.a. Monsi u. Saeki (1953), Saeki (1963) und Mitscherlich (1971, S. 68) nachgegangen.

Die Lichtverteilung ändert sich im jahreszeitlichen Rhythmus und wird u.a. beeinflusst von der Baumart und von der Bestandesbehandlung. Turton (1985) konnte unterschiedliche Lichtdämpfungsformen für mehrere Baumarten in Australien nachweisen. Die Unterschiede waren vor allem bedingt durch die artspezifischen Kronenstrukturen und Astwinkel. Im Sommer bei voller Belaubung ist das Gefälle der Strahlungsintensität in einem Laubwald zwischen dem unteren und oberen Kronenbereich sehr stark, nach dem Laubabfall erheblich ausgeglichener (Hutchison u. Matt, 1977; Koop, 1989).

1-5

Bei gleicher Baumart kann die Form der Lichtdämpfung in erheblichem Maß durch forstliche Eingriffe beeinflusst werden. Schwach durchforstete Douglasienund Fichtenbestände weisen einen dicht geschlossenen Kronenraum und darunter einen hohen kahlen Stammraum auf. In stark durchforsteten Nadelbaumbeständen ist daher trotz tief angesetzter Kronen die Lichtdämpfung geringer (Mitscherlich, 1971, S. 71).

Solche Erfahrungen werden schließlich dazu verwendet, das Baumwachstum über die Photoproduktion zu schätzen. Dafür gibt es unterschiedliche Ansätze. Besonders einfach ist das Vorgehen von Sievänen (1993), der beispielsweise die jährliche Photoproduktion einer Kiefer mit Hilfe der Gl. 1-6 schätzt:

$$P = 0.8 \cdot (0.003 \cdot PAR)$$

wobei

P = Photoproduktion einer Kiefer (kg Trockensubstanz pro Jahr) PAR = die durch eine Kiefer absorbierte photoaktive Strahlung (MJ pro Jahr⁵).

Die Photoproduktion ergibt sich somit über die maximale Photosyntheserate, welche 0.003 kg Trockensubstanz pro MJ Strahlungsenergie beträgt, und den Verlust an Biomasse durch Atmung, der hier auf 20 % geschätzt wird.

Eine differenziertere Darstellung der Photoproduktion ermöglicht die Lichtreaktionskurve, die die Beziehung zwischen der Assimilationsleistung (ASSI) und der photoaktiven Strahlung (PAR) beschreibt (Abb. 1-7). Die Photoproduktion strebt einem Maximalwert zu. Beim Erreichen dieses Maximums spricht man von Lichtsättigung. Die Lichtsättigung ist bei Lichtblättern höher als bei Schattenblättern (Matsuda u. Baumgartner, 1975) und zu Beginn der Vegetationsperiode ebenfalls höher als gegen Ende der Vegetationszeit (Maier u. Teskey, 1992; Luxmore et al., 1995).

Der Abszissenschnittpunkt der Lichtreaktionskurve, der sogenannte Lichtkompensationspunkt, ist definiert als diejenige Strahlungsmenge, bei der CO_2 - Aufnahme und -Abgabe einander entsprechen. Dies ist beispielsweise morgens und abends bei geringer Strahlungsintensität, sowie im unteren Kronenbereich der Fall. Der Lichtkompensationspunkt liegt bei den Lichtbaumarten höher als bei den Schattbaumarten, bei jüngeren Individuen der gleichen Baumart niedriger als bei älteren - was den Jungpflanzen das Aufwachsen unter Schirm ermöglicht - und bei den Lichtblättern im gleichen Baum höher als bei den Schattenblättern (Kramer, 1988, S. 33).

Die allgemeine Beziehung zwischen der Assimilationsleistung (ASSI) und der photoaktiven Strahlung (PAR) kann mit Hilfe der Gl. 1-7 beschrieben werden.

1-6

⁵ 1 Joule/Sek entspricht 1 Watt. Diese Einheiten sind nur dann in Photonenflußeinheiten (mol/s) transformierbar, wenn die Wellenlänge bekannt ist (vgl. Gates, 1980; Mohr u. Schöpfer, 1992; Atkins, 1987).

 $ASSI = max ASSI \cdot \left[l - e^{-k \cdot (PAR - PAR_0)} \right]$ wobei ASSI = Assimilationsleistung [mg $CO_2/dm^2/h$] = Maximale Assimilationsleistung maxASSI = empirische Konstante, mit k = f(Baumart, rel. Luftfeuchte, Temperatur, CO₂- Gehalt)k PAR = Photoaktive Strahlung PAR_{a} = Lichtkompensationspunkt

Abb.1-7 zeigt beispielhaft die Grafik einer Lichtreaktionskurve. Der Koeffizient k beträgt im Beispiel 0.0061, $PAR_0 = 20$ Watt/m² und maxASSI = 15 mg CO₂ / dm^2 / h.



Abbildung 1-7: Beispielhafte Darstellung einer Lichtreaktionskurve mit Lichtkompensationspunkt.

Ein besonders aufwendiger Ansatz zur Schätzung der Photoproduktion ist das von Wang u. Jarvis (1990) beschriebene Verfahren. Für 52 Bäume eines Bestandes wurden zunächst mit Hilfe eines Kronenmodells die Blattflächen ermittelt, dann wurde stündlich die photoaktive Strahlung berechnet, und schließlich wurden für Lichtund Schattenblätter getrennt die Transpirations- und Photoproduktionsraten bestimmt.

Bei der Modellierung der Photoproduktion entsteht die Frage nach den Mechanismen der Allokation, d.h. nach der Zuweisung der Assimilate auf unterschiedliche Pflanzenkompartimente. Kurth (1998) unterscheidet zwei methodische Vorgehensweisen, den zentralistischen Ansatz und die Vorstellung der Ast-Autonomie (Abb. 1-7).

1-7



Abbildung 1-7a. Kohlenstoff-Allokation im Baum: der zentralistische Ansatz (a) und die Vorstellung der Ast-Autonomie (b) nach Kurth (1998).

In der zentralistischen Vorstellung werden die durch den Zweig X produzierten Assimilate ausgehend vom zentralen C-pool auf potentiell alle anderen Organe verteilt. In der Vorstellung der Ast-Autonomie können die Assimilate nur von X selbst verbraucht werden und von den Organen, die zum Pfad unterhalb von X gehören.

Bei der Beurteilung solcher Prozessmodelle ist zu berücksichtigen, dass Baumwachstum sehr viel mehr bedeutet als lediglich die Zunahme an Biomasse. Bäume besitzen die Fähigkeit, mit Hilfe differenzierter Anpassungsmechanismen auf Veränderungen der Umweltbedingungen zu reagieren. Diese Fähigkeit manifestiert sich in einer Vielfalt von Zellausprägungen, Gewebestrukturen und Organausformungen, die ein Baum im Laufe seines Lebens hervorbringt. Viele Einzelheiten dieser noch weitgehend unbekannten Prozesse haben aber einen wesentlichen Einfluss auf das Wachstum (Raven et al., 1987).

Temperatur

Der größte Teil der absorbierten Strahlung wird in Wärme umgewandelt. Ökologisch entscheidend ist dabei nicht allein die dem Boden oder den Organismen zugeführte Wärmemenge, sondern der sich einstellende *Wärmezustand* des bestrahlten Körpers, seine *Temperatur* (Schubert, 1991, S.28). Der Wärmezustand eines Körpers ändert sich in Abhängigkeit von der zugeführten oder abgegebenen *Wärmeenergie*. Im Rahmen der waldwachstumskundlichen Forschung interessieren insbesondere der Tages- und Jahresgang der Temperatur und ihr Einfluss auf die Photoproduktion.

Die Temperatur im Jahresgang beeinflusst den Beginn und damit die Dauer der Vegetationsperiode. Den Beginn des Austreibens der Fichte in verschiedenen Höhenlagen der deutschen Mittelgebirge hat Mitscherlich (1971, S. 101) aus Beobachtungen des deutschen Wetterdienstes zusammengefasst. Abb. 1-8 zeigt diese Beziehungen für den Harz, den Schwarzwald und das Alpenvorland. Das Datum des Austreibens nimmt je 100m Höhenzunahme um durchschnittlich 3.8 Tage zu.⁶



Abbildung 1-8: Das Datum des Austreibens der Fichte in verschiedenen Höhenlagen in Harz, Schwarzwald und Alpenvorland nach Mitscherlich (1971, S. 101).

Nach den Untersuchungen von Hänninen (1990) und Kramer (1996) ist der Zeitpunkt des Austreibens nicht photo-induziert, sondern ausschließlich temperaturabhängig. Der Blattaustrieb erfolgt an dem Tag, an dem die Erwärmungsrate einen kritischen Wert überschreitet. Dieser Wert ist nicht konstant, sondern fällt monoton mit der Zeit.

Die Untersuchungen von Chroust (1968) und Mitscherlich (1971, S. 102 ff.) zeigen einige Besonderheiten der Temperaturprofile in Waldbeständen. Die Verteilung der Lufttemperatur ist stark abhängig von der Durchforstungsart. In undurchforsteten Fichtenbeständen liegt das Maximum der Tagestemperatur im oberen, bei starker Durchforstung im mittleren bis unteren Kronenbereich, mit entsprechender Auswirkung auf die Bodenerwärmung. In Laubwaldbeständen erwärmt sich der Stammraum rascher als in Nadelwaldbeständen. Dort liegt das Temperaturmaximum vor dem Laubausbruch am Boden, nach dem Laubaustrieb im oberen Kronenbereich.

Eine Temperaturzunahme geht gewöhnlich einher mit einer Steigerung der enzymatischen Aktivität, die sich unmittelbar auf die Photosyntheserate auswirkt (Mooney, 1986, S. 352). Im Hinblick auf die Assimilation liegt das Temperaturoptimum der höheren Pflanzen zwischen 25° und 30°C, das Minimum etwa zwischen 0° und 5°C, während das Maximum bei 40° bis 50°C erreicht sein dürfte (Kramer, 1988, S. 35). Je nach Klimaregion variieren Pflanzen jedoch sehr stark hinsichtlich ihrer Reaktion auf den Faktor Temperatur. So weisen beispielsweise mehrjährige Wüstenpflanzen ein Optimum bei Temperaturen von über 40°C auf, antarktische Pflanzen hingegen von etwa 0°C (Mooney, 1986, S. 352).

Innerhalb einer bestimmten Klimaregion ist in der Regel ein gleichgerichteter Einfluss der Temperatur auf die Photosyntheserate nachzuweisen, das heißt, eine

⁶ Eine Verzögerung des Austreibens ist gelegentlich auch in Tallagen bei Kaltluftstau zu beobachten.

Temperaturzunahme führt im allgemeinen zu einer erhöhten Assimilationsleistung. Gleichzeitig folgt auf eine Temperaturzunahme jedoch auch eine Steigerung der Respirationsrate, die u. U. die Assimilation übersteigt. Sinnvolle Aussagen über den Einfluss der Temperatur auf die Assimilationsleistung sind deshalb nur unter Berücksichtigung der Nettoassimilationsleistung möglich. Abb. 1-9 verdeutlicht diesen Zusammenhang anhand eines Beispiels.





Abbildung 1-9: Einfluss der Temperatur auf die Bruttoassimilation, die Respiration und die Nettoassimilation (Milligramm CO₂ pro Gramm Trockensubstanz pro Stunde) von Zirbensämlingen (nach Mitscherlich, 1975, S. 147).

Tatsächlich besteht ein sehr kompliziertes Wechselspiel zwischen den verschiedenen auf die Photosynthese einwirkenden Faktoren. Die Untersuchungen von Schulze (1970) an einer Altbuche im Solling belegen, dass nur dann ein positiver Einfluss einer Temperaturzunahme nachzuweisen ist, wenn auch die Beleuchtungsstärke und die relative Luftfeuchtigkeit zufriedenstellend sind. Im Temperaturbereich von 8-24°C war bei geringer Beleuchtungsstärke (10 klx) und sehr niedriger Luftfeuchtigkeit (30 %) die Assimilation unabhängig von der Blatt-Temperatur auf einem sehr niedrigen Niveau etwa gleich hoch. Ein Temperaturanstieg auf ca. 20-24°C hatte jedoch bei günstigerer Luftfeuchtigkeit und höherer Beleuchtungsstärke (ab 30 klx) eine wesentliche Steigerung der Nettoassimilation zufolge.

Nach Kramer (1988, S. 35) erklären sich diese unterschiedlichen Reaktionen auf die Temperatur dadurch, dass Bruttoassimilation und Respiration in unterschiedlicher Weise von den genannten Klimafaktoren abhängig sind. Mitscherlich (1975, S. 157f.) weist darauf hin, dass zu den Klimafaktoren noch die Einflüsse der Wasserund Nährstoffversorgung hinzutreten, die wiederum von der Transpirationsrate, der Wasserleitung im Baum und dem nutzbaren Bodenwasser abhängig sind. Zudem sind deutliche artspezifische Unterschiede hinsichtlich des Einflusses der Temperatur auf die Nettoassimilation im Tages- und Jahresgang nachweisbar.

Der Faktor Temperatur einschließlich seiner kurz- und langfristigen Veränderungen wird inzwischen auch in der waldwachstumskundlichen Modellforschung berücksichtigt. Als Beispiel sei hier das von Bossel (1994b) entwickelte Modell TREEDYN3 genannt. Das Modell berücksichtigt die wichtigsten Faktoren, welche die dynamische Entwicklung des Systems *Baum* bestimmen, wobei die grundlegenden ökophysiologischen Prozesse im allgemeinen für verschiedene Arten und Standorte identisch sind. *TREEDYN3* ist deshalb als generelles Modell konzipiert, das durch entsprechende Parameterwerte an eine konkrete Situation angepasst werden kann. Nach Bossel (1994b, S. 19) ergibt sich die durchschnittliche Lufttemperatur *T* für einen Kalendertag des Jahres durch Gl. 1-8.

$$T = T_{avg} + \frac{T_{amp}}{2} \cdot sin \left[2\pi \left(t_s - \frac{1}{12} \right) - \frac{\pi}{2} \right]$$
wobei

$$T = Durchschnittliche Tagestemperatur
$$T_{avg} = Durchschnittliche Jahrestemperatur
$$T_{amp} = Schwankung der Durchschnittstemperatur zwischen kältestem und
wärmstem Monat
$$t_s = 'seasonal time'; es gilt: t_s = (t_d + 10) / 365, wobei t_d = Kalendertag$$$$$$$$

Wie bereits erwähnt, ist die Respirationsrate proportional abhängig von der Temperatur. Nach Bossel (1994b, S.19) kann der Einfluss der Temperatur auf die Respiration näherungsweise mittels folgender quadratischer Funktion beschrieben werden:

$$k_{Tr} = \begin{cases} \left(\frac{T - T_0}{T_n - T_0}\right)^2, wenn \ T_0 \le T \le 40^{\circ}C \\ 0 \ , sonst \end{cases}$$
 1-9

wobei

In Entsprechung hierzu kann nun auch der Temperatureinfluss auf die Assimilation kalkuliert werden. Die Photosyntheserate erreicht bei der Temperatur T_{opt} ein Maximum und geht bei weiterem Temperaturanstieg gegen Null. Die Abhängigkeit der Photosyntheserate von der Temperatur kann dann wie folgt beschrieben werden:

$$k_{Tp} = \begin{cases} 2\left(\frac{T-T_{p0}}{T_{opt}-T_{p0}}\right)^{2}, wenn \ T_{p0} \leq T \leq \frac{T_{opt}+T_{p0}}{2} \\ 1-2\left(\frac{T-T_{p0}}{T_{opt}-T_{p0}}\right)^{2}, wenn \ \frac{T_{opt}+T_{p0}}{2} < T \ und \ k_{Tp} \geq 0 \\ 0 \ , sonst \end{cases}$$

$$1-10$$

wobei

 $\substack{k_{Tp} \\ T}$ = Einfluss der Temperatur auf die Photosynthese = Aktuelle Temperatur T_{p0} = Minimumtemperatur der Photosynthese T = Temperatur, bei der die Photosynthese ihr Optimum erreicht

Die Zusammenführung dieser beiden Faktoren ermöglicht eine Aussage über die Nettoassimilation.

Ein weiteres Beispiel für die Berücksichtigung des Faktors Temperatur findet sich bei Kellomäki et. al. (1993) in Form des Modells FINNFOR, das für die Untersuchung des Einflusses von Klimaänderungen auf die Struktur und die Wachstumsprozesse in borealen Waldökosystemen entwickelt wurde. Die Integration des Temperaturfaktors erfolgt deshalb sowohl hinsichtlich seiner stündlichen, täglichen und monatlichen als auch der jährlichen Veränderungen. Die Berechnung der durchschnittlichen Tagestemperatur (T(d)) basiert auf einem Markov-Prozess (vgl. Richardson 1981; Haith et al., 1984), wonach:

$$dT(d) = \mu_{mT} + \rho_{mT} \cdot (dT(d-1) - \mu_{mT}) + \sigma_{mT} \cdot n_i \cdot (1 - \rho_{mT}^2)^{1/2}$$
 1-11

wobei

T(d)	=	Durchschnittliche Temperatur für den Tag d
μ_{mT}	=	Durchschnittliche Monatstemperatur
σ_{mT}	=	Standardabweichung der durchschnittlichen Monatstemperatur
$ ho_{mT}$	=	Autokorrelation der monatlichen Durchschnittstemperatur
n;	=	Normalverteilte Zufallszahl N(0,1)

Die stündlichen Temperaturwerte (hT(h)) für die Stunde h und den Tag d werden im Rahmen des Modells FINNFOR mit Hilfe einer Sinus-Funktion berechnet. Es gilt:

$$hT(h) = dT(d) + \left(\frac{\sigma_{dT}}{2}\right) \cdot \sin\left((h-6) \cdot 15\right)$$
 1-12

wobeı

T(h) = mittlere Temperatur für die Stunde h und den Tag d Standardabweichung der Tagestemperatur innerhalb eines Monats = σ_{dT}

Beiden Modellen ist gemeinsam, dass der Temperaturgang auf der Grundlage bekannter Durchschnittstemperaturen und ihrer Variation hergeleitet wird. Bei *TREEDYN3* folgt die Modellierung des Temperatureinflusses auf die Nettoassimilation den grundlegenden Erkenntnissen über die Wirkungsrichtung der Temperatur, muss aber letztlich noch hinsichtlich der konkreten Parameterwerte einer speziellen Situation angepasst werden.

Wasser

Wasser ist für alle Organismen einer der entscheidenden Umweltfaktoren, da alle Lebensvorgänge unmittelbar oder mittelbar mit ihm verbunden sind; es ist Bestandteil der Stoffwechselprozesse, dient als Quellungs- und Lösungsmittel, als Transportmittel für die am Stoffwechsel beteiligten Substanzen und versetzt das Plasma in einen lebensnotwendigen Hydraturzustand (Schubert, 1991, S. 39). Die Verfügbarkeit von Wasser beeinflusst die Photosynthese sowohl indirekt über stomatäre Effekte als auch direkt hinsichtlich biochemischer Effekte auf den Photosyntheseprozess (Mooney, 1986, S. 352f.).

Nach Kramer (1988, S. 36) setzt sich der Wachstumsfaktor Wasser aus den drei Elementen Luftfeuchtigkeit, Niederschlag und Bodenfeuchte zusammen. Somit sind die Wasserverhältnisse eines Standortes nicht nur von der Luftfeuchtigkeit und dem Niederschlag, sondern auch vom Boden und der Geländeausformung abhängig. Die drei Faktoren können sich jedoch nur zum Teil oder gar nicht kompensieren (Mitscherlich, 1975, S. 151). So vermag eine hohe Luftfeuchtigkeit die Bodenaustrocknung nur zu einem geringen Teil zu kompensieren. Umgekehrt kann jedoch auch eine geringe Luftfeuchtigkeit nicht durch ausreichend verfügbares Bodenwasser ausgeglichen werden.

Auf der Basis zahlreicher Fichtenversuchsflächen konnten Schübeler et. al. (1995) einen Zusammenhang zwischen der unter sonst optimalen Bedingungen erreichbaren Maximalhöhe und der Wasserzahl darstellen. Als geeignete Wirkungsfunktion wurde die Beta-Funktion verwendet (Gl. 1-13 und Abb. 1-10).

$$p(H \max) = b_1 \cdot [WZ - a]^{b_2} \cdot [b - WZ]^{b_3}$$
 1-13

mit

p(Hmax) = maximal erreichbare relative Höhe bei Wasserzahl WZa = 0.40 (unterer Grenzwert)b = 8.90 (oberer Grenzwert) $b_1 = 0.03178$ $b_2 = 1.363$ $b_3 = 1.0$ Die größte beobachtete Höhe auf den Versuchsflächen betrug 42 m, auf einer Fläche mit der Wasserzahl 5.6 (*mäßig frisch* bis *sehr frisch*). Bei einer Wasserzahl von 2 (*mäßig trocken*) und 8 (*feucht*) wurden jeweils nur 40 % dieser Höhe erreicht.



Abbildung 1-10: Mittelhöhen von Fichtendauerversuchsflächen für unterschiedliche Wasserzahlen, aufgetragen als Relativ-Werte der Maximalhöhe von 42 m.

Zwischen Photosynthese und Transpiration besteht zwangsläufig ein enger Zusammenhang. Die Öffnung der Stomata ermöglicht die Aufnahme von CO_2 , während gleichzeitig das Wasser in die Atmosphäre verdunstet. Optimale Photosyntheseleistungen sind nur bei voller Wassersättigung der Blätter möglich. Bereits geringe Wasserdefizite führen zu einer Verengung der Stomata, die eine drastische Minderung der Transpiration und Assimilation nach sich zieht (Mitscherlich, 1975; Kramer, 1988). So erklärt sich nach Walter (1960) die sogenannte "Mittagsdelle" der Tagesassimilationskurve mit dem teilweisen Schluss der Stomata aufgrund einer angespannten Wasserversorgung. Anhand dieser "Mittagsdelle" sei nochmals auf die Bedeutung des Zusammenspiels der verschiedenen Wachstumsfaktoren hingewiesen. So muss beispielsweise der Faktor Strahlung auch hinsichtlich seines Einflusses auf die übrigen Faktoren und in Verbindung mit diesen betrachtet werden.

Für die Transpirationsrate im Vergleich zur Photosyntheserate ergeben sich deutliche baumartenspezifische Unterschiede. Kiefer und Birke haben einen besonders verschwenderischen, Buche und Douglasie hingegen einen relativ geringen Wasserverbrauch (Kramer, 1988, S. 36f.).

Die wasserwirtschaftliche Bedeutung der Baumarten wird u.a. durch die Höhe der artspezifischen Interzeptionsverluste bestimmt (Abb. 1-11). Interzeption erfolgt dadurch, dass die Regentropfen durch Adhäsion an die Blattoberflächen gebunden werden. Bei hoher Oberflächenspannung des Blattes (die z. B. durch einen Wachsüberzug gegeben ist) ist die Adhäsion gering, die Tropfen rollen leicht über die Blattoberfläche ab. Bei geringer Oberflächenspannung verteilt sich der Tropfen auf der Blattoberfläche und läuft erst ab, wenn sein Gewicht die Adhäsion am Blattrand überwindet. Besonders stark sind die Adhäsionskräfte dort, wo sie von zwei Seiten aus wirken können, wie z.B. in einer Blattachsel.

Stammablauf und Kronendurchlass liegen bei den meisten Laubbäumen etwas höher als bei den Nadelbäumen. Allerdings nimmt bei den Nadelbäumen der Kronendurchlass mit zunehmendem Niederschlag zu, sodass nach Mitscherlich (1971, S. 205) der Anbau der Fichte in niederschlagsreichen Mittelgebirgslagen nicht so ungünstig zu beurteilen ist wie in niederschlagsarmen Tieflagen.



Abbildung 1-11: Interzeptionsverlust _____, Kronendurchlass _____ und Stammablauf _____ bei Baumarten nach Mitscherlich (1971, S. 205) S = Sommer, W = Winter.

Besonders bedeutsam für das Wachstum der Waldbäume sind Änderungen im Bodenwasserhaushalt. Mit Ausnahme des fließenden Grundwassers entstammt das Bodenwasser zum größten Teil den Niederschlägen und wird dort entweder als Haftwasser festgehalten oder fließt ab. Als *Feldwasserkapazität* wird die Haftwassermenge bezeichnet, die eine Bodenschicht 2-3 Tage nach voller Wasserauffüllung zurückzuhalten vermag.

Je mehr ein Boden mit Wasser gesättigt ist, desto geringer ist die Saugspannung, die sich im Boden einstellt. Mit fortschreitendem Wasserentzug durch die Wurzel steigt die Saugspannung in Abhängigkeit der Porengrößeverteilung an, und das im Boden gespeicherte Wasser kann zunehmend schlechter von den Wurzeln genutzt werden. Wenn das Wasser so fest gebunden ist, dass es nicht mehr durch die Wurzeln aufgenommen werden kann, ist der *Welkepunkt* (pF 4,2) erreicht. Die im Porensystem des Bodens herrschende Saugspannung ist somit eine physikalische Widerstandsgröße, die das Wurzelwachstum wesentlich beeinflusst. Mit zunehmender Saugspannung im pF-Bereich 3.0 - 3.5 zeigt die Wurzel eine starke Einschränkung des Wachstums. (Mitscherlich, 1975; S. 28 f.). Oberhalb von pF 3.5 erreicht der Wassergehalt für das Wurzelwachstum bereits eine kritische Grenze. Teepe et al. (2000) konnten sehr anschaulich die Abnahme des Gesamtporenvolumens und die Veränderung der Saugspannungskurven nach dem Befahren mit Rückemaschinen in einem sandigen Waldboden zeigen (Abb. 1-12).



Abbildung 1-12. Saugspannungskurven für einen schwach tonigen Sand (St2) in 0-5 cm Tiefe vor und nach dem Befahren mit Rückefahrzeugen (nach Teepe et al., 2000).

Besonders auffällig ist der unterschiedliche Verlauf der pF-Kurve im unteren Saugspannungsbereich (bis ca. pF 2,0). Hieran ist zu erkennen, dass die Verdichtung insbesondere zu einer Abnahme der Grobporen geführt hat und eine schlechtere Bodendurchlüftung zur Folge hat.

Nach einem Vorschlag von Shugart (1984) ergeben sich die monatlichen Änderungen im Bodenwasserhaushalt aus der Differenz von Niederschlag und Evapotranspiration (Abb. 1-12a).

Ein Beispiel für die Modellierung der Evapotranspiration, also der gesamten von einem mit Pflanzen bedeckten Boden an die Atmosphäre abgegebenen Wasserdampfmenge, findet sich bei Botkin (1993, S. 55). Die Herleitung der tatsächlichen Evapotranspiration E erfordert dabei zunächst eine Kalkulation der potentiellen Evapotranspiration E_0 in mm pro Standardmonat⁷:

⁷ Zum Vergleich siehe Kellomäki et. al. (1993, S.7f).



Tafel 1-1: Buchenbestand mit femelartiger Verjüngung; Thüringer Forstamt Bleicherode.