# Der Einfluß von Feuer auf den Kohlenstoffhaushalt sibirischer Kiefernwälder (*Pinus sylvestris L.*) unter ökosystemaren und populationsbiologischen Aspekten

Inaugural-Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde

der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften

der Universität Bayreuth

vorgelegt von Christian Wirth aus Jena

erstellt am Lehrstuhl für Pflanzenökologie I der Universität Bayreuth und am Max-Planck-Institut für Biogeochemie , Jena

Jena, Mai 2000

# Danksagung

Mein Dank gilt Herrn <u>Prof. Dr. E.-D. Schulze</u> für die Überlassung des Themas, die Finanzierung, die nicht nur "einmalige" sondern mehrmalige Möglichkeit das Untersuchungsgebiet in Sibirien zu besuchen, für sein überaus beherztes Anpacken bei der Feldarbeit, seine Bereitschaft zur Diskussion und nicht zuletzt für das Gewähren großer Freiräume bei der Arbeit.

Etliche KollegInnen sind mit mir in Sibirien durch Dick und Dünn gegangen sind. Allen eidesstattlichen Erklärungen zum Trotz kann eine mehrjährige Arbeit in einem so abgelegenen Untersuchungsgebiet kaum etwas anderes sein als ein Gemeinschaftsprojekt. Die Beiträge einzelner lassen sich nur unvollkommen aus dem Ganzen herauslösen. Ich versuche es dennoch und bedanke mich im Einzelnen bei:

#### Expedition 1995 und 1997

Dr. Reiner Zimmermann für viele wissenschaftliche und nicht wissenschaftliche Lektionen.

<u>Dr. Waldemar Ziegler</u> für seine selbstlose Hilfe über all die Jahre bei jeder Art von Arbeit, ganz gleich wie kompliziert oder stupide sie auch gewesen sein mag.

Frau Inge Schulze für die gute Feldküche und soziales Wirken am Lagerplatz.

Birgit Schulze für ihre Eigenschaft als mitdenkende und hocheffektive Universalhilfskraft.

Waltraut Schulze für große Verdienste bei Ernte und Datenhaltung .

<u>Barbara Lühker</u>, die innerhalb unserer Gruppe bodenkundliche Pionierarbeit geleistet hat. Sie hat all ihre Daten zur Komplementierung für die vorliegende Arbeit bereitwillig zur Verfügung gestellt und hat mir auch sonst viel geholfen.

<u>Prof. Natasha Vygodskaya, Eckhard Schulze, Martin Backor, Irina Milyukova, Maxim</u> <u>Panvyorov, Andrej Sogatchev, Wela Kusnetzova, Sergej Grigoriev, Nadja Savushkina, Chleb</u> <u>Vygodsky</u> und <u>Dimitry Cherniakovsky</u>, die durch ihre Feldarbeit und ihre Organisationsleistungen maßgeblich zur Erarbeitung des Datensatzes beigetragen haben. <u>Dr. Johann Goldammer</u> und dem FIRESCAN science team dafür, daß sie uns auf das Untersuchungsgebiet aufmerksam gemacht haben.

#### **Expedition 1998**

<u>Martin Siry</u> und <u>Gernot Hardes</u>, die mir mit ihren hervorragenden Diplomarbeiten geholfen haben, die Wichtigkeit des Faktors Feuer zu erkennen, und die zusammen mit <u>Birgit Schulze</u> und <u>Bettina Sauer</u> Maßstäbe in punkto Teamarbeit gesetzt haben. Noch nie hatte Wissenschaft so viel Spaß gemacht wie in diesem Sommer!

<u>Dr. Nadja Tchebakova</u> und <u>Olga Shibsitova</u> vom Sukachev Institut of Forest Research in Krasnoyarsk für die organisatorische Hilfestellung bei allen Reiseangelegenheiten.

<u>Dr. John Lloyd</u> für logistische Unterstützung und viele anregende Diskussionen und Hilfestellungen.

Danilo Mollicone für sein Gespür beim Auffinden interessanter Untersuchungsgegenstände und seine Hilfe in allen Fragen der Fernerkundung

<u>Julie Styles</u>, <u>Kieran Lawton</u> und <u>Norbert Etzrodt</u> für das spontane Aushelfen bei der Feldarbeit und die netten Abende im Lager

#### **Expedition 1999**

<u>Stefan Schäfgen</u>, <u>Claudia Czimczik</u> und <u>Oliver Kracht</u> für die Hilfe u. a. bei den Regenerationsuntersuchungen.

Dr. Alexander Shashkin und seinen Leuten für Fahrtdienste und Motorsägearbeiten

Im Labor des Lehrstuhls für Pflanzenökologie der Universität Bayreuth haben mich hilfreich und mit viel Interesse an der Arbeit unterstützt: <u>Rudolf Meserth, Burkhart Stumpf, Bärbel</u> <u>Scheitler, Elke Panschitz, Petra Dietrich, Libus Badewitz, Margarethe Wartinger, Bettina</u> <u>Kuppinger, Dr. Guntram Bauer</u> und <u>Dr. Hermann Heilmeier</u>.

Im Max-Planck-Institut für Biogeochemie möchte ich mich bedanken bei <u>Kerstin Seume</u>, <u>Elke Panschitz</u>, <u>Ines Hilke</u>, <u>Barbara Lühker</u>, <u>Harald Schmalwasser</u>, <u>Bertram Smolny</u> und <u>Jürgen Richter</u>.

<u>Iris Kuhlmann</u> hat zunächst als wissenschaftliche Hilfskraft, später als TA exzellente Arbeit bei der dendrochronologische Analyse der Stammscheiben geleistet.

Für gedankliche Hilfeleistungen möchte ich mich bedanken bei

<u>Martina Mund</u>, die als Kollegin und Diskussionspartnerin ein Geschenk des Himmels ist und die sich wie niemand sonst mit meiner Arbeit inhaltlich auseinandergesetzt hat.

meinen Kollegen <u>Dr. Jon Lloyd</u>, <u>Dr. Frank Kelliher</u>, <u>Corinna Rebmann</u>, <u>Olaf Kolle</u> und <u>Alexander Knohl</u>.

meinen peniblen KorrektorInnen: Alexander Knohl, Grzegorz Adamiec, Armin Klein, ...

Zuletzt möchte ich mich bei meiner lieben Frau <u>Dorte von Stünzner</u> bedanken. Sie ist der gute Stern über dieser Arbeit – und ein vielseitiger Stern dazu, der zweimal (1995 und 1997) mit mir die sibirischen Strapazen durchlebte, der Korrektur las, der mich fachlich beriet und der, wenn er nicht unmittelbar helfend eingegriffen hat, einfach für mich leuchtete.

# 1 Einleitung

#### 1.1 Der Kohlenstoffhaushalt russischer Wälder im globalen Kontext

Forschung zum Kohlenstoffhaushalt von Ökosystemen geschieht heutzutage vor dem Hintergrund der globalen Klimaveränderungen. Als potentielle Senke oder Quelle des in der Atmosphäre rasant akkumulierenden Treibhausgases CO<sub>2</sub> stellt die Vegetation der Erdoberfläche ein wichtiges Regulativ dar (Schulze et al. 1996). Während der 80iger Jahre betrugen die anthropogenen CO<sub>2</sub>-Emissionen 7,1 Gt C pro Jahr (1 Gt =  $10^9$  t). Hiervon wurden 5,5 Gt C pro Jahr durch die Verbrennung fossiler Brennstoffe und 1,6 Gt C pro Jahr durch die Rodung tropischer Wälder freigesetzt. Gut ein Viertel dieser Gesamtemissionen wurde der Atmosphäre durch die terrestrische Vegetation wieder entzogen (1,8 Gt C pro Jahr; IPCC 1995, Schimel 1995). In dem Klimaschutz-Bestreben, die Netto-Emissionen von CO<sub>2</sub> zu reduzieren, erlangte die Idee an Bedeutung, die biotischen Kohlenstoffflüsse der Landoberfläche positiv zu beeinflussen. Die Absicht der Staatengemeinschaft zur Erhöhung der terrestrischen CO<sub>2</sub>-Aufnahme manifestiert sich im Kyoto-Protokoll der UN-Klimarahmenkonvention von 1997 (Artikel 3.3 und 3.4). Das für solche Maßnahmen benötigte Wissen um die genaue Größenordung, die Variabilität und die Sensitivität des terrestrischen Kohlenstoffhaushaltes ist jedoch noch lückenhaft (WBGU 1998). So waren 1,4 Gt C der insgesamt 1,8 Gt C pro Jahr an CO<sub>2</sub>-Aufnahme nicht etwa direkt ermittelt worden, sondern resultierten als "Restposten" aus der Bilanz der übrigen Flüsse, die bekannt waren (Heimann 1997). Wo auf der Landoberfläche und durch welche Prozesse genau sich diese Aufnahme vollzieht, ist Gegenstand der wissenschaftlichen Debatte (Lloyd 1999).

Der boreale Wald Rußlands umfaßt mit 760 Mio Hektar 22 % der Waldfläche der Erde und enthält mit 180 Gt C fast 10 % der terrestrischen Kohlenstoffvorräte oder etwa ein Drittel des in der Atmosphäre enthaltenen Kohlenstoffs (Shvidenko und Nilsson 1999). Die aktuellste und bislang umfassendste Abschätzungen der Kohlenstoffbilanz dieses großen Gebietes wurde von Shvidenko und Nilsson (1999) durchgeführt. Sie errechneten eine mittlere Kohlenstoffsenkenkapazität des russischen Waldes von etwa 0,28 Gt pro Jahr für den Zeitraum 1961 bis 1993. Dies entspricht 15 % der terrestrischen CO<sub>2</sub>-Aufnahme von 1,8 Gt pro Jahr während der 80iger Jahre (siehe oben). Der Beitrag dieser Zone zum globalen Kohlenstoffkreislauf ist also zweifellos bedeutsam. Die Kohlenstoffbilanz einer Region ist aber eine sehr variable Größe. So weisen Shvidenko und Nilsson (1999) darauf hin, daß während der Periode 1983 bis 1993 – dies entspricht dem Bilanzierungszeitraum von Schimel (1995) - die Kohlenstoffbilanz des russischen Waldes fast ausgeglichen war (-0,05 bis + 0,015 Gt C pro Jahr). Dieses überraschende Ergebnis stand im Gegensatz zu früheren Abschätzungen anderer Autoren, die für denselben Zeitraum viel höhere Senkenstärken von 0,18 Gt C pro Jahr (Isaev et al. 1995), 0,16 Gt C pro Jahr (Lelaykin et al. 1997) und 0,3 Gt C pro Jahr (Kolchugina und Vinson 1995, Krankina et al. 1996) errechnet hatten. Die Analyse dieser früheren Arbeiten ergab, daß neben anderen Unterschieden vor allem die durch Störungen verursachten Kohlenstoffverluste mangelhaft abgebildet oder gar nicht berücksichtigt waren. So errechneten Shvidenko und Nilsson (2000) einen mittleren Kohlenstoffverlust im Zeitraum 1988-1992 allein durch Feuer von 0,13 Gt C pro Jahr. Jedes Jahr entstehen in Sibirien im Durchschnitt 19.600 Waldbrände auf einer Fläche von etwa 3 Mio ha mit tiefgreifenden Konsequenzen für die Kohlenstoffbilanz (Kasischke und Stocks 2000). Viele Autoren haben bereits prognostiziert, daß die globalen Klimaänderungen für den Kohlenstoffhaushalt vor allem durch Änderungen der Störungsregime insbesondere der Feuerregime wirksam werden (Flannigan und Van Wagner 1991, Kurz und Apps 1996).

# 1.2 Ökosystemare Kohlenstoffflüsse und Feuer

Die über die Zeit integrierte Bilanz von Kohlenstoffgewinnen und Kohlenstoffverlusten bestimmt, ob ein Ökosystem als Kohlenstoffsenke oder – quelle fungiert. Normalerweise wird diese Bilanz von physiologischen Prozessen dominiert. Tagsüber gewinnt die Vegetation Kohlenstoff über den Prozeß der Photosynthese. Bei Tag sowie bei Nacht verliert ein Ökosystem Kohlenstoff durch Atmungsprozesse. Bei Bäumen werden etwa 50 % der in der Photosynthese gewonnen Kohlenhydrate zur energetischen Aufrechterhaltung enzymatischer Vorgänge veratmet (autotrophe Atmung  $R_a$ ) (Abbildung 1-1). Die anderen 50 % dienen dem materiellen Aufbau von Biomasse und erscheinen im Ökosystem als Pflanzenwachstum (Nettoprimärproduktion  $NPP = BPP \cdot R_a$ ). Die Vegetation produziert fortwährend überschüssige Biomasse. Diese wird entweder von Herbivoren gefressen und veratmet oder als Bestandesabfall (Nekromasse) in Form von Organen (Abwurf von Laub, Nadeln oder toten Ästen) oder als ganze Pflanzen (Selbstausdünnung) zunächst der organischen Bodenauflage zugeführt, wo sie von Bodenorganismen veratmet wird (heterotrophe Atmung  $R_h$ ). Der Kohlenstoff, der in einem aufwachsenden Waldbestand nach Abzug der heterotrophen Atmung im Ökosystem verbleibt, akkumuliert als Biomasse oder in der nicht abgebauten Nekromasse im Ökosystem. Die Bilanz aus Nettoprimärproduktion und heterotropher Atmung wird Netto-Ökosystemproduktion genannt (engl. *net ecosystem productivity*  $NEP = NPP-R_h$ ). Dem Ökosystem kann auch Kohlenstoff verloren gehen, wenn die heterotrophe Atmung die Nettoprimärproduktion übertrifft. Auf der Ebene der Netto-Ökosystemproduktion erhält die Netto-Kohlenstoffaufnahme durch die Vegetation nach meteorologischer Definition ein negatives Vorzeichen, eine Netto-Kohlenstoffabgabe dagegen ein negatives Vorzeichen.



Abbildung 1-1: Verschiedene Ebenen der Kohlenstoffflüsse in Feuerökosystemen. Gepunktete Pfeile bezeichnen durch Feuer bedingte Kohlenstoffverluste aus dem Ökosystem.

Figure 1-1: Levels of productivity in fire ecosystems. Dotted arrows indicate fire induced carbon losses.

Mit dem Auftreten von Feuer ändert sich die physiologische Kohlenstoffbilanz in komplexer Weise. Dabei entfaltet Feuer folgende drei Wirkungen in Ökosystemen: (1) Feuer tötet Organismen, (2) Feuer verbrennt organisches Material und (3) Feuer bewirkt chemische Umwandlungen von Substanzen. Wie beeinflussen diese drei Prozesse die ökosystemare Kohlenstoffbilanz? (1) Oft tötet Feuer Organismen nur ab, ohne sie dabei vollständig zu verbrennen (Yevdokimenko 1996, Matveev und Usolt'zev 1996, FIRESCAN science team 1996). Insbesondere verholzte Pflanzenorgane werden selten direkt verbrannt (Lorbert und Warnatz, 1993). Die durch das Feuer zusätzlich entstandene Nekromasse ist aber dem Abbau durch Xylophagen und Bodenorganismen unterworfen, so daß anschließend die heterotrophe Atmung erhöht ist ( $R_h^+ = R_h + IF$ ), während andererseits die *NPP* durch das Ausscheiden photosynthetisch aktiver Biomasse erniedrigt ist. Diese Verlagerung hin zur heterotrophen Atmung in der physiologischen Bilanz bewirkt einen indirekten Kohlenstoffverlust durch Feuer (*IF*) und damit eine erniedrigte *NEP* (= *NPP* [erniedrigt] –  $R_h$  – *IF*). Erst nachdem alle zusätzliche Nekromasse abgebaut ist und die Bestandeslücken wieder mit photosynthetisch aktiver Biomasse gefüllt sind, kehrt die *NEP* zu ihrem Anfangswert zurück.

(2) Bei der unmittelbaren Verbrennung von leicht entzündlicher Bio- oder Nekromasse wird CO<sub>2</sub> freigesetzt und geht auf diese Weise dem Ökosystem verloren (Dixon und Krankina 1993, Volokitina 1996). Dieser direkte Kohlenstoffverlust durch Feuer (DF) tritt im Gegensatz zur kontinuierlichen Veratmung von Kohlenstoff nur sporadisch auf, umfaßt aber dennoch etwa 50 % des durch Feuer verursachten Kohlenstoffverlustes (Shvidenko und Nilsson 2000). Die Akkumulation der überlebenden Biomasse und der nicht verbrannten Nekromasse wird hier mit  $NEP_{\rm F}$  (= NEP - DF) bezeichnet.

(3) Die beiden wichtigsten chemischen Umwandlungen durch Feuer sind (a) die thermische Mineralisierung von Nährstoffen und damit verbundene Düngungseffekte (Raison 1979, Neary et al. 1999) und (b) die Produktion stabiler Kohlenstoffverbindungen (engl. *black carbon;* Kuhlbusch und Crutzen 1995, Schulze et al. 1999). Hierbei wird der Kohlenstoff durch pyrogene Stabilisierung dem mikrobiellen Abbau und somit dem biologischen Kreislauf wahrscheinlich auf lange Zeit entzogen wird. Eine mögliche Definition der sogenannten Netto-Biom-Produktion (NBP) ist die langfristige Fixierung atmosphärischen Kohlenstoffs in *black carbon.* (Schulze und Heimann 1998).

## 1.3 Untersuchungsobjekt und ökosystemare Fragestellungen

Ein wesentliches Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Quantifizierung der langfristigen Dynamik der Kohlenstoffflüsse *NPP*, *NEP* und *NEP<sub>F</sub>* am Beispiel nicht anthropogen beeinflußter Kiefernwälder in Zentral-Sibirien. Diese Wälder entwickeln sich als gleichaltrige Bestände über einen Zeitraum von mehreren Jahrhunderten. Während dieser Lebensspanne

werden sie wie der Großteil der borealen Waldtypen Eurosibiriens mehrfach von Waldbränden heimgesucht (Sannikov und Goldammer 1996, Swetnam 1996). Zur langfristigen Kohlenstoffbilanz dieser Wälder tragen daher alle oben genannten Prozesse bei. In der vorliegenden Arbeit wird die Dynamik der Kohlenstoffvorräte überwiegend über den Chronosequenzansatz ermittelt. Hierbei werden räumlich nebeneinander existierende, in sich gleichaltrige Waldbestände unterschiedlichen Alters als repräsentativ für eine zeitliche Abfolge von Entwicklungsstadien angesehen. Die wichtigsten ökosystemaren Fragestellungen und Untersuchungsansätze lauteten:

- Wie groβ ist die NPP? Ansatz: Zuwachsanalysen an Erntebäumen und Hochrechnung auf Bestandesebene.
- *Welche Faktoren kontrollieren die NPP*? Ansatz: Korrelation von Wachstumsparametern mit biotischen und abiotischen Variablen.
- Wie hoch ist die NEP? Ansatz: Quantifizierung von Kohlenstoff in Bio- und Nekromasse. Änderung des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats entlang der nicht gebrannten Chronosequenz. Bestandesweise Abschätzung der historischen Entwicklung des Vorrats während der letzten 10 Jahre über Zeit-nach-Feuer-Analysen und Ermittlung historischer NPP.
- Wie hoch ist die NEP<sub>F</sub> und welchen Einfluß haben Unterschiede im Feuerregime und in der Standortgüte? Ansatz: Änderung des Ökosystem-Kohlenstoffpools entlang der gebrannten Chronosequenzen.
- Welche Rolle spielen die Eigenschaften einzelner Ökosystemkompartimente f
  ür NEP bzw. NEP<sub>F</sub>? Ansatz: Betrachtung der Dynamik einzelner Kompartimente mit unterschiedlicher Sensititivtät gegen
  über Feuer.
- Wie groß sind die indirekten und direkten Kohlenstoffverluste durch Feuer (IF und DF) im Vergleich zur heterotrophen Atmung (R<sub>h</sub>)? Ansatz: Modellierung der kumulativen Kohlenstoffeinträge in das Ökosystem und Vergleich mit tatsächlicher Akkumulation unter verschiedenen Feuerregimen.

#### 1.4 Feuer, Kohlenstoff und populationsbiologische Fragestellungen

Homogene, gleichaltrige Wälder repräsentieren nur einen Teil der Zentralsibirischen Kiefernwaldlandschaft. So existieren im Untersuchungsgebiet große waldfreie Areale (Hardes 1999), wie sie in ähnlicher Weise auch in der borealen Zone Kanadas beschrieben worden sind (Lavoie und Sirois 1998). Gleichsam als Übergang zu homogenen Altersklassenwäldern gibt es mehrstufige, vertikal und horizontal stratifizierte Bestände. Selbst innerhalb der gleichaltrigen Bestände sind räumliche Muster erkennbar. Diese strukturelle Vielfalt ist eine charakteristische Eigenschaft borealer Wälder mit ausgeprägten Störungsregimen (Walter und Breckle 1986; Pastor et al. 1999). Heterogenität in den Größenverteilungen und der räumlichen Verteilung von Bäumen ist aber gleichbedeutend mit der Heterogenität von Kohlenstoffvorräten. Vor diesem Hintergrund ergibt sich eine zentrale These dieser Arbeit: Für ein kausales Verständnis der Feuereinwirkungen auf den Kohlenstoffhaushalt von Ökosystemen reicht der Ökosystem-Ansatz alleine nicht aus und muß durch die Untersuchungen der Populationsdynamik ergänzt werden. Dies soll im folgenden näher beleuchtet werden.

Die Begriffe "Kohlenstoffvorrat" und "Kohlenstofffluß" entstammen der ökosystemaren Betrachtungsweise. Das Ökosystem wird dabei als ein "Behältnis" von Kohlenstoff gedacht. Innerhalb dieses Behältnisses verteilt sich der Kohlenstoff auf verschiedenste Kompartimente des Ökosystems, deren Art und Abgrenzung der Fragestellung entsprechend definiert werden müssen (z. B. "Stammbiomasse", "Individuen der Art X" oder "Humusschicht"). Zeitliche Änderungen der Kohlenstoffvorräte entlang der Chronosequenzen in diesen Kompartimenten entsprechen Kohlenstoffflüssen. Nun handelt es sich bei den resultierenden Flüssen nicht notwendigerweise um konkrete biologische oder pedologische Prozesse, sondern zunächst um eine rein deskriptive Quantifizierung von Stoffverlagerungen. Für ein kausales Verständnis der Kohlenstoff-Dynamik werden Einblicke in Art, Intensität und Regulation der zugrundeliegenden Prozesse benötigt. der vorliegenden Arbeit wurde die In Kompartimentierung deshalb so gewählt, daß die einzelnen Kompartimente möglichst einheitliche Materialien und spezifische biologische oder physikalische Prozesse beherbergen und somit auf abiotische und biotische Einflüsse weitestgehend gleichgerichtet reagieren. So wurde z. B. die organische Auflage nach holzigen und nicht holzigen Bestandesabfällen unterteilt, diese Fraktionen wiederum nach Herkunft und Zersetzungsgraden. Die Kompartimentierung der Biomasse erlaubte es, zwischen photosynthetisch aktiver Nadelbiomasse und holzigen Stütz- und Leitungsgeweben zu unterscheiden etc. Diese Art der funktionalen Kompartimentierung hat zwei Konsequenzen: (1) Die eigentlichen Akteure, also die biologischen Individuen, existieren nicht als autonome funktionale Einheiten. Dies hat zur Folge, daß alle Prozesse, die selektiv nur bestimmte Individuen beeinflussen oder aber von diesen in unterschiedlicher Weise ausgeübt werden, aus der ökosystemaren Perspektive nicht verstanden werden können. (2) Es entstehen räumlich homogene, horizontale Schichtungen. Tatsächlich wird z. B. in vielen Ökosystemmodellen das Blätterdach eines Waldes als ein einziges großes Blatt abgebildet (*big leaf model;* Lloyd 1995). Biologische Individuen existieren sie gleichzeitig.

Die Populationsbiologie befaßt sich mit den Prozessen, die die Populationsgröße bzw. die Dichte von Organismen regulieren, und untersucht räumliche Verteilung von Individuen (Begon und Mortimer 1986). Sie erfaßt Geburt und Tod, Auswanderung und Einwanderung von Individuen (Silvertown und Lovett Doust 1993). Für monotypische Kiefernpopulationen umfaßt dies die Samenausbreitung, Regeneration, dichteabhängige Mortalität (durch intraspezifische Konkurrenz) und dichteunabhängige Mortalität (durch Störungen). Alle diese Prozesse sind potentiell selektiv, räumlich explizit und manifestieren sich letztlich auch als Kohlenstoffflüsse auf ökosystemarer Ebene.

Die Prozesse der Samenausbreitung und der Regeneration, aber auch Kenntnisse über die Mortalitätsfaktoren während sehr früher Entwicklungsstadien erlangen eine Bedeutung bei der Untersuchung der Frage, warum bestimmte Gebiete waldfrei sind und bleiben. Im Vergleich der Chronosequenzen mit ihren unterschiedlich intensiven Feuerregimen lassen sich die spezifischen Eigenheiten und der jeweils relative Beitrag der beiden Mortalitätstypen während späterer Entwicklungsstadien studieren. Während in der nicht gebrannten Chronosequenz nur dichteabhängige Mortalität zu erwarten ist, wird in der stark gebrannten Sequenz dichteunabhängige Mortalität durch Feuer dominieren. Beide Formen der Mortalität gehen mit Änderungen der Kohlenstoffflüsse einher und hinterlassen charakteristische Spuren in der Bestandesstruktur, die mit verschiedenen populationsbiologischen Methoden quantifiziert werden können (Hara 1984a, Kenkel 1988, Weiner 1990, Stoll et al. 1994). Eine besondere Bedeutung kommt hierbei der Selektivität der Mortalität zu (Peet und Christensen 1987). Ist die Mortalität Größen-selektiv, das heißt sterben bevorzugt kleinere Individuen, so ergibt sich ein kleinerer Kohlenstofffluß von der Biomasse in die Nekromasse, als bei einer nicht selektiven Mortalität.

Um den relativen Beitrag der Mortalitätsformen zur Verminderung der Kohlenstoffakkumulation zu ermitteln, bieten sich Selbstausdünnungsmodelle an. In Beständen, in denen Bäume nur durch intraspezifische Konkurrenz sterben, stellen diese Modelle einen quantitativen Zusammenhang zwischen der Bestandesdichte und einer maximal erreichbaren Biomasse her (Selbsausdünnungsgrenze; Yoda 1964, Westoby 1984). Niedrigere Biomassen deuten auf dichteunabhängige Mortalität hin, deren Beitrag zur Verminderung der Kohlenstoffvorräte in der Biomasse sich quantifizieren läßt.

Die beiden wichtigsten populationsbiologischen Fragenkomplexe sind im Folgenden aufgeführt. Die entsprechenden Untersuchungsansätze sind im Methodenteil erläutert.

## Fragenkomplex I: Entstehung von waldfreien Arealen

- Wie entstehen waldfreie Areale in einer ansonsten von Wald dominierten Landschaft, die sich durch große Substrathomogenität auszeichnet?
- Welche Mortalitätsfaktoren verhindern oder verzögern eine Wiederbewaldung der waldfreien Areale?
- Welchen Einfluß hat das Feuer auf die Regeneration und damit auf die Entstehung neuer Kohlenstoffsenken?

# Fragenkomplex II: Relativer Beitrag dichteabhängiger und dichteunabhängiger Mortalität zur Kohlenstoffbilanz

- Wann und in welcher Intensität tritt dichteabhängige Mortaltität durch Feuer bzw. dichteunabhängige Mortalität durch Konkurrenz während der Bestandesentwicklung auf?
- Bis zu welchem Grade sind die beiden Arten der Mortalität selektiv betreffen also nur bestimmte Individuen?
- Welchen Einfluß haben die Mortalitätsregime auf die jeweilige Dynamik des Kohlenstoffvorrates in den Kompartimenten Totholz und Biomasse.
- Wieweit reduzieren verschiedene Regime dichtunabhängiger Mortalität durch Feuer die Biomasse auf Werte unterhalb der Selbstausdünnunggrenze. Folgt die Unterschreitung der Selbstausdünnungsgrenze bestimmten Gesetzmäßigkeiten?

# 2 Material und Methoden

# 2.1 Standort

## 2.1.1 Geographische Lage

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in der Zone der mittleren Taiga Zentral-Sibiriens ca. 40 km westlich der am Ufer des Jenissej gelegenen Ortschaft Zotino (60,89983°N / 89,69325°O), Regierungsbezirk Krasnoyarsk. Der Jenissej trennt die Großlandschaft der westsibirschen Tiefebene vom zentralsibirischen Bergland. Das Untersuchungsgebiet liegt somit am östlichsten Rand der westsibirischen Tiefebene, die das größte zusammenhängenden Moorgebiete der Erde einschließt (Walter und Breckle 1986). Die untersuchten Kiefernbestände befinden sich im Umkreis von 5 km jeweils zweier Basislager, die etwa 25 km voneinander entfernt sind. Die genauen geographischen Positionen der einzelnen Bestände sind in Tabelle 2-1 aufgeführt.



Abbildung 2-1: Geographische Lage des Untersuchungsgebietes.

Figure 2-1: Map showing the geographical position of the study area.

# 2.1.2 Geologie und Böden

Der tiefere Untergrund der westsibirischen Tiefebene wird gebildet durch ein paläozoisch gefaltetes Fundament gebildet (Franz 1973). Die Oberfläche dieses 1000 bis 4000 m tief liegenden Fundaments beeinflußt jedoch nicht die heutige Geomorpholgie des Gebietes, da es von mächtigen meso-känozoischen Sedimenten überlagert ist. Seit dem Oberen Jura (vor ca. 140 Mio. Jahren) war die Tiefebene im Laufe der Jahrmillionen mehreren Trans- und Regressionen unterworfen, so daß es zu Zeiten von Flachmeerbildungen zur Ablagerung von

Tonen und tonigen Sanden, zu Zeiten von terrestrischen Regimen dagegen zur Ablagerung von fluviatilen und limnischen Sedimenten kam (Zubakov 1958, Pogonya-Stefanovich 1963). Das heutige flache Relief ist das Ergebnis lang andauernder mariner, fluviatiler und limnischer Akkumulationsprozesse, die heute noch von einer durch rezente tektonische Bewegungen hervorgerufenen Senkung von 0,07 - 0,25 mm pro Jahr gefördert werden (Franz 1973, Walter 1984).

Durch die Vergletscherungen im Quartär wurden die Oberflächenformen des westsibirischen Tieflandes stark beeinflußt. Da die Maximalvergletscherung (zu Zeiten der Djnepr-Vergletscherung vor etwa 13.000 Jahren) nur bis 61° nördlicher Breite reichte, befand sich das südlich der Gletschergrenze liegende Untersuchungsgebiet damals im periglazialen Raum und ist somit Teil eines etwa 30 km breiten Bandes aus Sanderflächen, das sich vom Jenissej quer durch die Ob-Niederung bis zum Ural zieht. Der Untersuchungsraum zeigt demnach ein flachwelliges Relief mit geringen Höhenunterschieden (max. 10-15 m). Charakteristisch ist das mosaikartige Nebeneinander von Vollformen (zumeist Dünenrücken) und Hohlformen, in denen Vermoorungen vom Typ des kontinentalen Strangmoores ("Aapamoor") auftreten. Dieser Moortyp ist nicht wie die ozeanischen Moortypen rein ombrotroph, sondern aufgrund seines reliefbedingten Ursprungs größtenteils minerotroph. Die für das westsibirische Tiefland charakteristischen Vermoorungen wurden nach der letzten Eiszeit (vor ca. 10.000 – 12.000 Jahren) in Gang gesetzt. Ablagerungen von alluvialen, zum großen Teil wasserundurchlässigen Sedimenten in den eisfrei werdenden Gebieten hatten lokal Wasserstau zur Folge.

Die Böden des Untersuchungsraumes, der außerhalb der Permafrostzone liegt, sind erdgeschichtlich gesehen sehr jung, da ihr Ausgangsmaterial erst während der Warm- und Kaltzeitwechsel im Pleistozän entstand. Unter dem borealen Klima bildeten sich im Laufe der Jahrtausende Podsole und dem Podsol verwandte Böden heraus (z. B. Gley-Podsol). Der Bodentyp der untersuchten Bestände ist ein Eisen-Humus-Podsol mit folgender charakteristischer Horizontabfolge: L = organischer Auflagehorizont aus kaum zersetzter Kiefern-, Zwergstrauch- und Flechtenstreu;  $O_f/O_h$  = organischer Auflagehorizont aus mittel bis stark zersetzter Streu oberhalb des Mineralbodens (*f* von fermentiert, *h* von humifiziert);  $A_h$  = mineralischer Oberbodenhorizont mit Akkumulation organischer Substanz;  $A_e$  = sauer gebleichter Eluvialhorizont;  $B_s$  = mineralischer Unterbodenhorizont, der bei Podsolen als Illuvialhorizont mit Sesquioxiden angereichert ist; C = weitestgehend unbeeinflußte Quarzsande als Ausgangssubstrat der Bodenbildung (Nomenklatur nach AG BODENKUNDE 1982). Die Ergebnisse der durch Siebung und Schlämmung erfolgten Korngrößenanalyse zeigten deutlich, daß es sich bei den untersuchten Böden um Sandböden des Typs "schwach schluffiger Sand" (u'S) handelte (Sand: 96 %, Schluff: 3 %, Ton 1 %) (Hardes 1999 und Siry 1999).

#### 2.1.3 Klima

Die meteorologischen Daten sind in der nahegelegenen Klimastation des Flughafens der Ortschaft Bor gemessen worden (61°45' N, 91°13'). Die Lufttemperatur liegt im langjährigen Jahresmittel bei –3,7 °C. Die mittlere Temperatur im Juli beträgt 17,3 °C, die mittlere Temperatur im Januar –22,9 °C. Die Vegetationsperiode definiert als Anzahl der Tage mit einer Tagesmitteltemperatur über 5 °C dauert im Durchschnitt 147 Tage. Die mittlere Temperatur während der Vegetationsperiode ist 11,5 °C (Glebov 1969).

Im Jahresmittel fallen 493 mm Niederschlag. Ein Großteil der Niederschläge in der Vegetationsperiode fällt während unregelmäßig auftretender Sommergewitter, zwischen denen Trockenperioden von bis zu 3 Wochen auftreten können (Kelliher et al. 1998). Während des vergangenen Jahrhunderts sind die Winterniederschläge deutlich von 150 auf 300 mm angestiegen (Vaganov et al. 1999).

#### 2.1.4 Allgemeine Feuerklimatologie

Ausbruchswahrscheinlichkeit und Ausbreitungsvermögen von Waldbränden sind bei gleichem Angebot an brennbarem Material stark abhängig vom Klima. Um diese Abhängigkeit zu beschreiben, wurde 1970 in Canada das *Fire Weather Index* (FWI) System entwickelt (Stocks & Lynham 1996). In diesen Index gehen die Tagesmittel der Temperatur, der Windgeschwindigkeit, der relativen Luftfeuchtigkeit und des Niederschlages ein. Um die Feuergefahr eines längeren Zeitraumes zu charakterisieren, können nicht einfach die Tages-Indices gemittelt werden, weil in einer Periode mit abwechselnd sehr hohen und sehr niedrigen Tages-Indices eine viel höhere Feuergefahr besteht als in einer, in der nur mittlere Tages-Indices auftreten. Um hohe Indexwerte stärker zu gewichten, wurde das *Daily Severity Rating* (DSR) entwickelt, das sich nach einer empirischen Potenzfunktion berechnet (DSR = 0.0272 FWI<sup>1.77</sup>). Die *Daily Severity Ratings* werden zur Beschreibung einer beliebig längeren Periode gemittelt. Für das Untersuchungsgebiet standen zur Charakterisierung der

Feuergefahr während der Vegetationsperiode (Mai bis September) komplette Feuerklima-Datensätze der Klimastation Bor (s. o.) zur Berrechnung des FWI für die Jahre 1982 bis 1985 zur Verfügung. Abbildung 2-2 zeigt die monatlichen Mittel der *Daily Severity Ratings*, die sogenannten *Monthly Severity Ratings* (MSR). Das durchschnittliche MSR für alle Monate während der vier Jahr betrug 2,4 und lag damit nur knapp unter dem Grenzwert 2,5, der eine hohe Feuergefahr anzeigt. Der Wert lag in 9 von insgesamt 20 Monaten über diesem Grenzwert und in drei Monaten wurde sogar der Grenzwert 4,5 für extreme Feuergefahr überstiegen. Die höchste Feuergefahr besteht im Juni.

In den Waldkiefernwäldern Rußlands nimmt die durchschnittliche Feuerfrequenz von Norden nach Süden und mit zunehmender Kontinentalität von Westen nach Osten zu (Sannikov & Goldammer 1996). Für das Untersuchungsgebiet wird eine mittleres Intervall von wiederkehrenden Oberflächenfeuern von 13 bis 23 Jahren angegeben, das jedoch mit der Bodenfeuchte stark variiert. Kiefernbestände in Mooren brennen im Mittel nur alle 90 Jahre (Furyaev 1996). Vergleichswerte für Skandinavien und den europäischen Teil Rußlands sind 58 bis 71 Jahre. Die Anzahl durch Blitzschlag entfachter Brände pro Region nimmt ebenfalls von Norden nach Süden zu. Entlang des 60. Längengrades sind es bei etwa 70° n. Br. 0,3 Brände pro 10<sup>5</sup> ha und Jahr, bei 51° dagegen 15,8 Brände pro 10<sup>5</sup> ha und Jahr.



Abbildung 2-2: Feuergefahr charakterisiert als monatlicher Mittelwert der Daily Severity Ratings (MSR = monthly severity rating). Basisdaten für die Berechnung dieses Parameters entstammen der

Bor Airport Klimastation. Die horizontalen Linien indizieren Schwellenwerte für hohe bzw. extreme Feuergefahr.

Figure 2-2: Fire risk characterised as monthly average of the daily severity rating. Indices calculated from data of Bor Airport climate station. Horizontal lines indicate threshold values for high and extreme fire risks, respectively.

# 2.1.5 Allgemeiner Überblick über die Vegetation

Auf den Sanderflächen stockt die Waldkiefer (*Pinus sylvestris L.*) als nahezu alleinige Baumart. Der Unterwuchs wird dominiert von Flechten der Gattungen *Cladonia*, *Cladina* und *Cetraria* sowie den Laubmoosen *Polytrichum juniperinum* HEDW., *Pleurozium schreberi* (BRITT.) MID und *Dicranum polysetum* SW. Bei höherer Standortgüte treten verstärkt Zwergsträucher auf wie *Vaccinium vitisi-idea* und *V. myrtillus*. Im Übergangsbereich zu den Hoch- und Niedermooren kommen *V. uliginosum* und *Ledum palustre* dazu. Die untersuchten Waldkiefernbestände sind durchweg primärer Natur und stellen ein örtliches Klimaxstadium dar (Safranova 1993). Walter & Breckle (1986) haben die Waldkiefernwälder als wichtigen Vegetationsbestandteil der großen Moorgebiete der westsibirischen Tiefebene angesprochen. Nach Shvidenko und Nilsson (1994) stocken Waldkiefern auf 37 % der Waldfläche Westsibiriens, während sie bezogen auf ganz Sibirien nur einen Flächenanteil von 14 % haben.

Gelegentlich kommen größere Freiflächen vor, auf denen vereinzelte Waldkiefern stocken, in größerer Dichte dagegen Jungwuchs von *Populus tremula* L. Die Krautschicht dieser Flächen wird gebildet aus den oben genannten Kryptogamen, weiterhin dem Gras *Calamagrostis* cf. *obtusata*, mehrere Quadratmeter großen Polstern von *Arctostaphylos uva-ursi* L., und außerdem *Pulsatilla* cf. *vernalis*, sowie Arten der Gattungen *Polygonum* und *Senecio*.

Eine andersartige Vegetation wächst entlang der Fließgewässer. Am Rand der Flußniederungen im Kontaktbereich zu den Dünenkämmen befinden sich Niedermoore mit den Arten *Carex rostrata* STOKES, *Carex pauciflora* LIGHTF., *Eriophorum angustifolium* HONCK., *Menyanthes trifoliata* L., *Comarum palustre* L., *Dactylorhiza* sp., *Saxifraga hirculus* L., *Listera ovata* (L.) R. BR). Bachnah schließt sich ein Waldsaum an, wo neben *Betula alba* L. die Baumarten der Dunklen Taiga vorherrschen, insbesondere *Pinus sibirica* DU. TOUR., *Abies sibirica* LEDEB., *Picea abovata* LEDEB., *Larix sibirica* und *Sorbus sibirica*. Die Krautschicht wird hier von hochwüchsigen Stauden wie *Aconitum septentrionale*, *A. volubile Paeonia anomala*, *Delphinium elatum*, *Saussurea latifolia* und *Crepis sibirica* dominiert.

Die Vegetation der weitläufigen Hochmoore ist in ein kleinräumiges Mosaik gegliedert. Die Bulten der typischen Hochmoore schließen sich im kontinentalen Aapamoor zu mehr oder weniger parallel verlaufenden Strängen zusammen, deren Ausrichtung durch die vorherrschende Fließrichtung des Grundwassers bestimmt wird. Auf diesen Strängen trifft man folgende Arten häufig an: *Pinus sylvestris* f. *willkommii, Pinus sibirica, Betula alba* L., *Betula nana* L., *Ledum palustre* L., *Chamaedaphne calyculata, Vaccinium vitis-idea* L., *Rubus chamaemorus* L., *Oxycoccus microcarpus* TURCZ., verschiedene Bulten-Sphagnen, *Polytrichum strictum* und Arten der Gattung *Cladonia*.

Zwischen den Strängen erstrecken sich größere Schlenkenkomplexe (sog. Rimpis), in deren Zentrum oft Moorseen aufgebrochen sind. Die Schlenkenvegetation wird im randlichen Bereich gebildet von Scheuchzeria palustris L., Oxycoccus palustris PERS., Carex rostrata STOKES, Andromeda polifolia L. Im zentralen Bereich dominieren Rhynchospora alba (L.) VAHL., Carex limosa L., Carex pauciflora LIGHTF., Juncus sp., Trichophorum cespitosa (L.) HARTM., Drosera rotundifolia L., Drosera intermedia L.

# 2.2 Der Chronosequenzansatz in gestörten Ökosystemen

Der Chronosequenzansatz beschreibt die Dynamik von Vegetationseinheiten dadurch, daß Merkmale (z. B. Bestandeshöhe, Biomasse, Blattflächenindex) verschieden alter Stadien einer Sukzession entlang einer gedachten Zeitachse miteinander verglichen werden (Ranger et al. 1995). Ein räumliches Nebeneinander von Sukzessionsstadien wird also als ein zeitliches Vegetationseinheiten, Nacheinander interpretiert. Damit im vorliegenden Fall Einartenbestände der Waldkiefer, zeitlich angeordnet werden können, sollten die Individuen innerhalb eines Bestandes gleichaltrig sein. In der Forstwissenschaft wird ein Bestand als gleichaltrig bezeichnet, wenn die größte prozentuale Abweichung vom mittleren Alter 10 % nicht übersteigt (Oliver und Larson 1996). Entscheidend für die Gültigkeit des Chronosequenzansatzes ist, daß sich die Bestände einer Chronosequenz theoretisch in nichts unterscheiden als in altersabhängigen Eigenschaften, das heißt daß keine edaphischen, hydrologischen oder klimatischen Unterschiede zwischen den Standorten bestehen. Bestände für die dies gilt, können sich jedoch noch in ihrem Störungsregime unterscheiden. Störungen wie Feuer, Windbruch und Insektenkalamitäten können die Entwicklung von Wäldern maßgeblich beeinflussen, ohne unbedingt eine neue Sukzession einzuleiten (Peet & Christensen 1987). Im Untersuchungsgebiet spielen in diesem Zusammenhang zyklisch wiederkehrende Störungen durch natürliche Oberflächenbrände die größte Rolle. Deshalb sollten die Bestände einer Chronosequenz auch einem vergleichbaren Regime dieses Störungstypes unterworfen sein. Die individuelle Feuerhistorie einzelner Bestände schlägt sich in meßbaren strukturellen und ökosystemaren Parametern nieder und erhält sich über lange Zeit (*ecosystem memory*, Holling et al. 1996). "Aufeinanderfolgende" Stadien solch einer Chronosequenz können daher die Dynamik dieser Parameter während einer Bestandesentwicklung unter einem konstanten Regime zyklischer Störungen durch Feuer abbilden.

#### 2.3 Auswahl der Bestände für die Chronosequenzen

Aus dem Gesagten wird deutlich, daß der Auswahl geeigneter Bestände für die Chronosequenzen eine große Bedeutung zukommt. Insgesamt wurden vier Chronosequenzen aufgestellt, die sich in Standortgüte und Störungsregime unterschieden. Dabei wurde zunächst darauf geachtet, daß alle Stadien der Bestandesentwicklung einer Chronosequenz möglichst gleichmäßig repräsentiert waren. Demgemäß war das Alter der Bestände ein wichtiges Auswahlkriterium. Das Alter wurde vor Ort anhand von Holzbohrkernen bestimmt, die mit Hilfe eines Zuwachsbohrers (Suunto, 30 cm –  $\emptyset$  5 mm) entnommen wurden.

Die Ansprache der Standortgüte erfolgte im Feld anhand der Bodenvegetation und der Alters-Höhen-Kurve. Beide Parameter stellen Indikatoren der Standortgüte dar. Die Einteilung der Ertragsklassen von Wäldern nach ihrer charakteristischen Bodenvegetation geht auf Cajander (1926) zurück, dessen für Skandinavien entwickeltes System auch in Rußland weite Verbreitung gefunden hat (Walter und Breckle 1986). Im Untersuchungsgebiet wurde unterschieden zwischen Kiefernwäldern des Flechtentyps und des Vacciniumtyps. Das in der Forstwirtschaft vielfach verwendete System der Höhenbonitierung zur Ansprache von Ertragsklassen basiert auf der Tatsache, daß der zeitliche Verlauf des Höhenwachstums eines Bestandes eng mit der Standortgüte korreliert (Assmann und Franz 1963, Mitscherlich 1970). Es wurde in der vorliegenden Arbeit lediglich eine relative und keine absolute Höhenbonitierung angestrebt wird. Die Kriterien für eine ertragskundlich exakte absolute 5000 Höhenbonitierung (Pflanzung mit Anfangsstammzahlen von Individuen, Gültigkeitsbereich nur zwischen 50 und 120 Jahren, konstantes Durchforstungsregime; Assmann und Franz 1963) sind in natürlichen Beständen naturgemäß nicht erfüllt. Vor der Auswahl eines Bestandes wurde daher neben dem Alter auch die Höhe einiger Individuen ermittelt und das Verhältnis von Höhe und Alter zur Einordnung mit den entsprechenden Daten der bereits vermessenen Bestände verglichen.

Die Ansprache des Feuerregimes im Feld ist vergleichsweise schwierig. Zur Ermittlung der historischen Feuerfrequenz eines Bestandes werden statt Bohrkernen ganze Stammscheiben benötigt, auf denen datierbare Brandnarben erhalten sind (Schweingruber 1996). Da nicht bei jedem Feuer alle Bäume auch tatsächlich verletzt werden, muß die Branddatierung an Stammscheiben möglichst vieler Bäume durchgeführt werden. Die Entnahme von Stammscheiben an mehreren Bäumen ist als Voruntersuchung nicht praktikabel und somit ist nur eine nachträgliche Analyse der Feuerfrequenz möglich. Das anhand der Scheiben ermittelte Branddatum muß über die dendrochronologische Methode der Kreuzdatierung (engl. cross dating) überprüft werden (siehe Abschnitt 2.8.1). Eine grobe a priori Abschätzung der Feuerfrequenz anhand von Bohrkernen war möglich, indem man die Häufigkeit von Wachstumsdepressionen (= Sequenz sehr enger Jahrringe) oder aber Freistellungsreaktionen feststellt (= Sequenzen sehr weiter Jahrringe; Ishikawa et al. 1999), die oft die Folge von Feuerschäden sind. Besonders jüngere Brandnarben sind zudem für lange Zeit äußerlich sichtbar, wenn auch nicht exakt datierbar. Als wichtigster Indikator für die Intensität des historischen Feuerregimes, die sowohl durch die Frequenz als auch durch die Intensität vergangener Brände bestimmt wird, wurde im Feld die Bestandesstruktur herangezogen. Die strukturellen Kriterien werden bei der Vorstellung der einzelnen Chronosequenzen beschrieben. Es sei darauf hingewiesen, daß die endgültige Zugehörigkeit eines Bestandes zu einer Chronosequenzen erst zusammen mit der nachträglichen dendrochronologischen Analyse seiner Feuergeschichte entschieden wurde.

Im Einzelnen wurden folgende vier Chronosequenzen aufgestellt (die Nomenklatur der Bestände setzt sich zusammen aus dem Bestandesalter und einem für die Chronosequenz charakteristischen Kürzel für die Standortqualität und das Feuerregime in englischer Sprache, wie sie bereits in früheren Publikationen des Autors verwandt wurden; Wirth et al. 1999, Wirth et al. 2000):

1. Sehr dichte Bestände des Flechtentyps (Standort-Kürzel *l* wie *lichen* = Flechte), die nie gebrannt hatten (Feuer-Kürzel u wie *unburned* = nicht gebrannt), bestehend aus jeweils einem  $2_{lu}$ -,  $14_{lu}$ -,  $28_{lu}$ -,  $31_{lu}$ -,  $54_{lu}$ - und  $95_{lu}$ jährigen Bestand. Charakteristisch war weiterhin das Vorkommen von stark unterdrückten Individuen und einer trotz Gleichaltrigkeit entsprechend großen Variabilität der Baumgrößen.

- Weniger dichte Bestände des Flechtentyps (Standort-Kürzel *l*), die aber immer noch ein homogenes Erscheinungsbild besaßen und keine größeren Bestandeslücken aufwiesen. Brandnarben als Anzeichen früherer Oberflächenfeuer waren immer auch äußerlich sichtbar. Bestände mit diesen Eigenschaften wurden als "moderat gebrannt" klassifiziert (Feuer-Kürzel *m wie moderately burned*). Diese Sequenz umfaßte jeweils einen 67<sub>lm</sub>-,130<sub>lm</sub>, 138<sub>lm</sub>-, 200<sub>lm</sub>-, 204<sub>lm</sub>-, und 383<sub>lm</sub>jährigen Bestand.
- 3. Offene, parkartige Bestände des Flechtentyps (Standort-Kürzel *l*), in denen größere Bestandeslücken auftreten konnten. Die Variabilität der Größe der Einzelbäume war gering und im Bestandesgefüge existierte keinerlei Differenzierung nach sozialer Stellung. Oft existierten neben der dominierenden Altersklasse weitere Kohorten. An einem Individuum waren oft mehrere verschieden alte Brandnarben sichtbar. Die Bestände wurden als "stark gebrannt" klassifiziert (Feuer-Kürzel *h* wie *heavily burned*). Diese Sequenz umfaßte jeweils einen 14<sub>*lh*</sub>-, 26<sub>*lh*</sub>-, 48<sub>*lh*</sub>-, 215<sub>*lh*</sub>-, 238<sub>*lh*</sub>-, 244<sub>*lh*</sub>-, 274<sub>*lh*</sub>- und einen 321<sub>*lh*</sub>jährigen Bestand.
- 4. Dichte hochwüchsige Bestände des Vacciniumtyps (Standort-Kürzel v) mit komplettem Kronenschluß. Bis auf den jüngsten Bestand dieser Sequenz waren äußerlich sichtbare Brandnarben vorhanden, weshalb sie als moderat gebrannt eingeordnet wurden (Feuer-Kürzel *m*). Diese Chronosequenz wurde von einem 12<sub>vu</sub>-, 53<sub>vm</sub>-, 95<sub>vm</sub>-, und einem 266<sub>vm</sub>jährigen Bestand gebildet und von Siry (1999) im Rahmen der Diplomarbeit untersucht.

Name	Mittleres Bestandes-	Altersspanne der	Plot- fläche	Anzahl lebender	Geographische Position	Fragmentierungsmaße		gsmaβe	Weitere Bestandesmerkmale und Bearbeitungsintensität	
	alter	Erntebäume		Bäume	(60°N,/89°O)	A	с	d		
	[Jahre]	[Jahre]	[ <i>m</i> <sup>2</sup> ]		-	[ha]	[ <i>km</i> ]	[km]	(GW = Grundwasser)	
Bestände des Flechtentyps - nicht gebrannt ( $lu =$ engl. lichen - unburnt)										
$2_{lu}$		10.15	400	100	45,14°N / 25,21°E	43	2,6	0	Inventur 1997	
14 <sub>lu</sub>	$14 \pm I$	12-15	200	198	44,68 N / 26,32 E	21	0,9	0	Inventur und Vollernte 1998	
$28_{lu}$	28 ± 1	27-30	200	200	43,46°N / 08,88°E	5,4	0,2	0	2,5 m	
31 <sub>1u</sub>	31 <u>± 1</u>	30-32	100	101	43,67'N / 09,38'E	12	0	0,5	Inventur und Vollernte 1997	
54 <sub>1u</sub>	54	54; (n = 1)	97	60	43,46°N / 09,21°E	0,2	0	0,1	Inventur 1995	
95 <sub>1u</sub>	95 ± 0,5	94-95			45,46´N / 24,65´E	1,5	0,5	0	im Moor; GW bei 2 m	
Beständ	de des Flechtent	pys – moderat geb	orannt ( <i>lm</i>	= engl. <i>l</i> icher	n – moderately burnt)	)				
67 <sub>lm</sub>	67 ± 1	65-67	225	64	43,35°N / 08,48°E	0,3	0,05	0	Inventur und Vollernte 1995; GW bei 2 m	
130 <sub>lm</sub>	130	130 (180)	400	61	45,14°N / 25,21°E	43	2,6	0	Inventur 1997; Bor Island; Feuerexperiment in 1993 (FIRESCAN 1996); GW bei 3,5 m	
138 <sub>lm</sub>	138 ± 1	136-141 (199)	400	44	43,38°N / 08,17°E	13	0,7	0	Inventur und Vollernte 1995; GW bei 1,4 m	
200 <sub>lm</sub>	$200\pm0,5$	199-200	5000	239	45,04'N / 23,34'E	62	1,5	0	Inventur und Vollernte 1998; Eddy- Kovarianz Meßfläche; GW bei 3 m	
204 <sub>lm</sub>	203,9 ±3	(187) 202-209	900	72	43,41°N / 08,97°E	8,8	0,9	0	Inventur und Vollernte 1995; GW bei 1,9 m	
383 <sub>lm</sub>	383 ± 3	378-387	900	41	43,46'N / 08,39'E	0,2	0,03	0	Inventur und Vollernte 1995; GW bei 1,6 m	
Beständ	de des Flechtent	yps – stark gebrar	nnt ( <i>lh</i> = en	gl. <i>l</i> ichen – <i>h</i>	eavily burnt)					
14 <sub>lh</sub>					44,68'N / 26,32'E				Inventur und Vollernte 1998	
26 <sub>lh</sub>	32 ± 0,4	31-34	200	35	44,69'N / 26,30'E	2	0	1	Inventur und Vollernte 1998	
48 <sub>lh</sub>	48 <u>±</u> 4	41-52	600	116	44,47′N / 22,81′E	65	0	1,5	Inventur und Vollernte 1998	
50 <sub>lh</sub> 215 <sub>lh</sub>	$50$ $215 \pm 14$	50 (n = 1) 204-232	2500 5000	53 135	42,94 N / 07,91 E 44,03 N / 09,78 E	25 198	0,8 1,5	0	Eddy-Kovarianz Meßfläche Inventur und Vollernte 1996; Eddy- Kovarianz Meßfläche	
235 <sub>1h</sub>	235 ±75	182-321	5000	78	45,08°N / 08,67°E	80	0	1,5	Inventur 1997; Bestehend aus einem frisch und einem nicht frisch gebrannten Teil; einen mittleren Baum geerntet	
238 <sub>th</sub>	238 ±17	(144) 219-249	2500	32	45,05°N / 11,89°E	105	0	5	Inventur 1997, einen mittleren Baum geerntet; Regeneration in Bestandeslücken;	
244 <sub>lh</sub>	244,2 ±118,8	139-430	2500	58	43,50°N / 08,39°E	0,5	0,1	0	Inventur und Vollernte 1995; mehrere Altersklassen: GW bei 2 m	
274 <sub>lh</sub>	273,5 ±142,1	173-374	4000	20	44,43'N / 07'27'E	0,6	0	0,2	Inventur 1996, zwei mittlere Bäume geerntet; mehrere Altersklassen	
321 <sub>lh</sub>	321 ±22	284-340	1843	30	45,12'N / 08,47'E	0,5	0	3,5	Inventur 1997, einen mittleren Baum geerntet	
Beständ	de des Vacciniur	ntyps – moderat g	ebrannt (v	m = engl. Va	ccinium – <i>m</i> oderately	burnt)				
12 <sub>vu</sub>	12 ± 2	10-14	100	86	45,46'N / 22,72'E	3,1	0	0,5	Inventur und Vollernte 1998; Regeneration nach Kahlschlag,	
53 <sub>vm</sub>	51 ± 4,7	43-53	100	108				0	Inventur und Vollernte 1996; zwei Altersklassen; Unterwuchs mit Ledum palustre	
95 <sub>vm</sub>	95 ± 0,5	94-95	400	79	43,72°N / 19,34°E	2,0	0,02	0	Inventur und Vollernte 1998; benachbart zu 266 <sub>vm</sub>	
266 <sub>vm</sub>	266 ± 10	(155)250-277	750	32	43,72'N / 19,34'E	1,5	0,03	0	Inventur 1998, einen mittleren Baum geerntet; letzter bekannter Altbestand des Vactyps im Untersuchungsgebiet,	
270 <sub>vm</sub>	270	-	254	15	09,98°N / 24,44°E				Daten von Etzrodt & Holz (Inventur 1998) ; 70 km nördlich des Untersuchungsgebietes	

Tabelle 2-1: Übersicht über die Bestände der vier Chronosequenzen. Die geographische Position der Bestände wurde mit einem GPS (Garmin, GPS 12 channel, Olathe, KS, USA) bestimmt. Die Fragmentierungsparameter sind im einzelnen: A = gesamte Fläche der Population, c = Kontaktlinie mit einem Feuchtgebiet (Moor oder Flußaue) und d = Abstand zum nächsten Feuchtgebiet.

Table 2-1: Stand description containing average stand age, range of ages, plot size, number of trees per plot, geographical coordinates, parameters used to calculate a fragmentation index (A = total area of the whole stand, c = contact line with wetland directly adjacent to stand border, d = distance to next wetland if no contact zone with wetland exists) and description of characteristic features of the stands.

#### 2.4 Bestandesinventur

Die rechteckigen, oft quadratischen Meßflächen (Plots) wurden falls möglich in Nord-Süd-Richtung so abgesteckt, daß darin etwa 50-100 Bäume enthalten waren. Diese Zahl wurde bei sehr alten Beständen unterschritten. In jedem Fall wurde darauf geachtet, daß die Diagonale der Meßfläche nicht kürzer ist als die mittlere Baumhöhe. Zuerst wurden lebende und stehende tote Bäume innerhalb des Plots unabhängig voneinander nummeriert. Die Standardinventur umfaßte folgende Parameter:

- Zur Positionsbestimmung der Einzelbäume wurden Polarkoordinaten der Bäume (Azimuth und Entfernung vom Meßpunkt) innerhalb der Meßfläche vom Zentrum der Fläche mittels Peilkompaß (Suunto KB-14/360, Finnland) und Maßband vermessen.
- Die Gesamthöhe der Bäume und die Höhe des Kronenansatzes wurde mit Höhenmessern der Firmen Haga und Suunto (PM-5/1520, Finnland) bestimmt.
- Der Brusthöhendurchmesser (BHD) wurde mit einem Maßband bestimmt.
- Zur Ermittlung der Kronenprojektion wurden nach Möglichkeit acht, bisweilen auch nur vier Kronenradien gemessen. Die Kronenradien, die den Abstand vom Stamm zum äußersten Rand der Krone darstellen, wurden in konstantem Winkel nach den Himmelsrichtungen orientiert. Die Ablotung der Astspitzen auf die Meßeben erfolgte mit dem Höhenmesser der Firma Suunto. Zur Berechnung der Kronenprojektion wurden bei acht Radien die acht Dreiecksflächen addiert, die von jeweils zwei benachbarten Kronenradien eingeschlossen wurden. Bei vier Radien wurde eine Kreisfläche mit dem mittleren Radius berechnet.
- Für die meisten Bestände wurde der Blattflächenindex mit einem LAI-Meter bestimmt (LI-3000-A portable areameter, Licor, Lincoln, Nebraska, USA). In den Beständen 28<sub>lu</sub>, 67<sub>lm</sub>, 138<sub>lm</sub>, 204<sub>lm</sub>, 215<sub>lh</sub>, 244<sub>lh</sub> und 53<sub>vm</sub> wurde der Blattflächenindex über destruktive Methoden bestimmt. Für die Methodenbeschreibung siehe Wirth (1996).
- Die Bodenvegetation wurde nach zwei unterschiedlichen Methoden aufgenommen. Während der Expeditionen 1995 bis 1997 wurden Mikrotransekte aufgenommen. Entlang je fünf Transekte von 3-5 m Länge wurde die Deckung der Bodenvegetation mit einer Auflösung von 0,5 cm aufgenommen. Es wurde differenziert zwischen der Streuauflage, verschiedenen Gefäßpflanzen- und Moosarten sowie Flechten. Da es vor Ort nicht möglich

war, die Flechten auf Artniveau anzusprechen, wurde diese Gruppe nicht weiter aufgetrennt. Während der späteren Expeditionen (1998 und 1999) wurde der prozentuale Deckungsanteil der Bodenvegetation auf zehn zufällig im Plot ausgewählten 1x1 m Quadraten abgeschätzt und gemittelt.

#### 2.5 Fragmentierung der Bestände durch Feuchtgebiete

Im borealen Landschaftsmosaik stellen Moore und Flußauen wichtige Feuerbarrieren dar (Furyaev 1996). Je enger Waldbestände mit Feuchtgebieten in Kontakt stehen und mit diesen verzahnt sind, umso weniger instensiv ist das zu erwartende Feuerregime der Bestände. Um zu beschreiben, inwieweit die untersuchten Bestände durch Feuchtgebiete vor Feuer geschützt sind, wurde ein Fragmentierungsindex F entwickelt. Die zur Berechnung dieses Index benötigten Parameter wurden durch Luftbildanalyse erhalten und sind in Tabelle 2-1 aufgeführt. Der Index F wurde errechnet nach

$$F = (c/b+1)^{2*} [A^{0,5}(d+1)]^{-1}$$

A = Gesamtfläche des Bestandes [km<sup>2</sup>]

- b = Länge der Umrißlinie oder Grenze des Bestandes [km] errechnet als  $b = 4*A^{0.5}$
- *c* = Kontaktlinie mit angrenzendem Feuchtgebiet (Moor oder Flußaue) [km]

d = Entfernung zum nächstgelegenen Feuchtgebiet [km], falls c = 0

#### 2.6 Oberirdische Biomasse

#### 2.6.1 Die Auswahl der Erntebäume

Für eine komplette Biomasseernte ("Vollernte") wurden pro Bestand mindestens fünf Bäume geerntet. Das Bestandeskollektiv wurde anhand der Verteilungen der Brusthöhendurchmesser in fünf Größenklassen eingeteilt. Aus jeder Klasse wurde ein mittlerer, normal gewachsener Erntebaum ausgewählt. Wurden zusätzliche Bäume geerntet, so wurden diese aus der mittleren Größenklasse ausgewählt. Durch die Nummerierung war es möglich, die fünf Erntebäume nachträglich im Bestand wieder aufzufinden. In 17 von den insgesamt 27 inventarisierten Beständen wurde eine Vollernte durchgeführt, in fünf vorwiegend sehr alten Beständen wurde nur jeweils ein repräsentativer Mittelstamm geerntet, in weiteren fünf Beständen wurde nicht geerntet (Tabelle 2-1). Vollernten wurden dann nicht durchgeführt, (a) wenn es sich um sehr alte schutzwürdige Bestände handelte, (b) wenn Ernten in vergleichbaren Beständen bereits durchgeführt worden waren oder (c) wenn keine ausreichende Zeit für eine Vollernte zur Verfügung stand. Biomasse-Analysen wurden an insgesamt 107 Bäumen durchgeführt.

#### 2.6.2 Biomasseanalyse von Einzelbäumen

#### 2.6.2.1 Stammkompartimente

Die Erntebäume wurden mit einer Motorsäge gefällt. An jedem Meter des Stammes wurde eine Markierung angebracht und der jeweilige Umfang zur späteren Errechnung des Stamm-Frischvolumens gemessen. Daraufhin wurden die Äste entfernt und der verbleibende Schaft in 1-m-Stücke zersägt, an deren Unterseite jeweils eine 3-8 cm dicke Scheibe abgetrennt wurde. Das Frischgewicht aller Scheiben wurde unverzüglich mit einer Mettler 16-kg Waage gewogen und die Grenze zwischen Splint- und Kernholz markiert. Die Stammscheiben dienten der späteren Bestimmung des Wassergehaltes, der Trockenraumdichte des Holzes, der Splintfläche, des Splintholz-, Kernholz- und Rindenvolumens und der dendrochronologischen Zuwachsanalyse. Die Stammscheiben wurden zur Vortrocknung im Feld in der Sonne ausgelegt. Die weitere Trocknung erfolgte in Bayreuth in den Trockenräumen der Bindlacher Forstklänge. Die vollständige Trocknung bis zur Gewichtskonstanz wurde nur an einigen repräsentativen Scheiben bei 80°C im Labor-Trockenschrank durchgeführt.

Im Rahmen der Stammanalyse wurde die Dicke des Kernholzes und des Splintholzes entlang von zwei Radien der getrockneten Stammscheiben vermessen. Bei besonders exzentrischen Scheiben wurden vier Radien vermessen. Da die Dicke der Rinde durch die starke Furchung der Borke sehr variabel ist, wurde sie mindestens 10 mal entlang des Umfangs in regelmäßigen Abständen gemessen. Aus den mittleren Dicken ließen sich die Radien des Kernholzes, des Holzkörpers (Kern- + Splintholz) und des gesamten Meterstückes (Holzkörper + Rinde) errechnen. Aus den Radien war das Volumen der Kompartimente Kernholz ( $V_{Kern}$ ), Splintholz ( $V_{Splint}$ ) und Rinde ( $V_{Rinde}$ ) der einzelnen Meterstücke über die Formel für das Volumen eines Kegelstumpfes  $V = 1/3h\pi(r_u^2 + r_ur_o + r_o^2)$  bestimmbar (V = Volumen, h = Höhe von 1 m,  $r_u =$  unterer Radius,  $r_o =$  oberer Radius), wobei  $V_{Borke} = V_{Gesamt} - V_{Holzkörper}$  und  $V_{Splint} = V_{Holzkörper} - V_{Kern}$ . Die Addition der Werte für die Meterstücke ergab dann das Volumen des jeweiligen Kompartiments auf Gesamt-Stammebene.

Zur Bestimmung der Trockenraumdichte wurden von 15 zufällig ausgewählten Bäumen pro Standortgüteklasse (Flechten- versus Vacciniumtyp) Würfel aus dem Kern- und Splintholz ein- und derselben Scheibe (immer die 2m-Scheibe) gesägt. Die Würfel wurden für die Volumenbestimmung exakt vermessen und anschließend gewogen. Bei diesem Versuchsdesign wurde der Einfluß des Feuerregimes auf die Holzdichte nicht in Betracht gezogen. Ein gepaarter, zweiseitiger t-Test ergab, daß die Differenz der Dichten von Splintholz (415,4  $\pm$  50,8 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup>) und Kernholz (453,8  $\pm$  55,5 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup>) hochsignifikant ist  $(35,4 \text{ kg}_{TG}/\text{m}^3, 95\%$ -Vertrauensintervall [19,3; 51,5],  $t_{[15]} = 4,7, P < 0,001$ ). Die relativ hohe ließ sich nicht durch Dichteunterschiede Standardabweichung zwischen den Standortgüteklassen erklären. Der Vergleich jeweils der Splint- und Kernholzdichten von Bäumen der Standorte des Flechten- und des Vacciniumtyps ergab keine signifikanten Unterschiede ( $P_{Kernholz} = 0,69$ ,  $P_{Splintholz} = 0,49$ ). Der Mittelwert aus der Splint- und Kernholzdichte beträgt 434,6 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup>. Dieser Wert wird für die Nekromassebestimmung des Totholzes benötigt. Die Rindendichte wurde nur an 5 Würfeln bestimmt und betrug 471,1  $\pm$  $2,3 \text{ kg}_{\text{TG}}/\text{m}^3$ .

#### 2.6.2.2 Kronenkompartimente

Folgende Kronenkompartimente wurden berücksichtigt: Grobäste, Feinäste, sowie Zweige und Nadeln aufgetrennt nach Jahrgängen. Einleitend soll zunächst das Prinzip der Unterprobennahme erläutert werden. Dieses Verfahren besteht aus zwei unterschiedlichen Schritten, die abwechselnd nacheinander ausgeführt werden: (1) Auftrennung und (2) Verkleinerung des Probenvolumens. Beide Schritte führen zu immer neuen Unterproben. Unterproben nimmt man aus Gründen der Arbeitsersparnis. Anhand der Unterproben will man detaillierte Informationen gewinnen (hier: Wassergehalt der verschiedenen Kompartimente, Anteil der Kompartimente an Trockenbiomasse), die unmöglich für die Gesamtprobe ermittelt werden können. So ist es zum Beispiel kaum möglich, die gesamte grüne Biomasse eines großen Baumes nach Jahrgängen und Organen aufzutrennen. Die Information, die an der Unterprobe ermittelt wurde, wird dann rechnerisch auf die Gesamtheit der Probe übertragen. Dafür muß aber gewährleistet sein, daß die Unterprobe die Gesamtheit der Probe repräsentiert. Das ist um so eher gegeben, je homogener diese Gesamtheit ist. Aus diesem Grund erfolgt die Auftrennung in unterschiedliche Kronenkompartimente, um die Homogenität derjenigen Gesamtheit zu erhöhen, von der eine Unterprobe entnommen wird.

Die im folgenden detailliert beschriebene Ernteprozedur ist in Abbildung 2-3 und Abbildung 2-4 in einem Flußdiagramm mit den konkreten Beispielen der Erntebäume 76 des Bestandes 2001m und 9 des Bestandes 2041m illustriert. Die Aufarbeitung der Baumkrone im Feld begann mit der Auftrennung aller vom Stamm abgesägten Äste nach Grobästen ( $\emptyset \ge 5$  cm) und Feinästen ( $\emptyset < 5$  cm) incl. Zweige und Nadeln (FÄ+Z+N). Die Auftrennung erfolgte mit kräftigen Gartenscheren. Die Gesamt-Frischgewichte dieser ersten beiden durch Auftrennung entstandenen Unterproben 1 wurden mit Hilfe von Personen- und groben Federwaagen bestimmt. Aus der Unterprobe 1 der Grobäste wurde eine Unterprobe 2 entnommen und zur Bestimmung des Wassergehaltes und anderer Parameter gewogen. Im Gegensatz zur Unterprobe 1 der Grobäste war die Unterprobe 1 der Feinäste (FÄ+Z+N) in sich nicht homogen und mußte daher weiter aufgetrennt werden. Dafür wurde zunächst das Probenvolumen verkleinert. Aus dem Haufen der Feinäste wurden etwa 10 bis 15 Feinästen inclusive Zweige und Nadeln zufällig ausgewählt (= Unterprobe 2 FÄ+Z+N) und gewogen. Diese Unterprobe 2 wurde dann aufgetrennt in die Unterprobe 3 "Feinäste" (unbenadelter Teil) und die Unterprobe 3 "Zweige und Nadeln" (als Zweige wurden alle Triebe definiert, die Nadeln tragen) und erneut gewogen. Die Unterprobe 3 der Feinäste war nun homogen und es konnte eine Unterprobe 4 zur Analyse genommen und gewogen werden. Die Unterprobe 3 "Zweige und Nadeln" war noch nicht homogen und mußte abermals aufgetrennt werden. Dafür wurde wieder das Probenvolumen verkleinert, wodurch Unterprobe 4 "Nadeln und Zweige" entstand. Diese bestand aus wiederum zufällig ausgewählten benadelten Trieben, die zum Teil verzweigt, häufiger aber unverzweigt waren. Unterprobe 4 "Zweige und Nadeln" wurde dann direkt vor Ort nach Jahrgängen aufgetrennt. Die Jahrestriebe waren in Regel durch die Narben der Apikalschuppen, unterschiedliche Färbung der Nadeln und Triebe und vor allem durch die unterschiedlichen Nadellängen, die für einzelne Jahre typisch sind, gut identifizierbar. Bis hierhin war die Vorgehensweise für alle Erntebäume identisch. Die beiden sich anschließenden Verfahren unterschieden sich darin, ob die Trennung der Nadeln und Zweige im Feld oder im Labor vorgenommen wurde. Die sehr arbeitsaufwendige Trennung im Feld war zur Bestimmung der projezierten Nadelfläche nötig, die nur im frischen Zustand gemessen werden kann. Gleichzeitig erlaubte die Trennung im Feld es auch den Wassergehalt von Nadeln und Zweigen unabhängig voneinander zu bestimmen.

Trennung der Nadeln und Zweige im Labor (Alternativ-Verfahren I; Abbildung 2-3): Im Feld wurden die Frischgewichte (FG5) der Unterproben 5 "Jahrgänge Z+N" auf einer mobilen 400 g Analysenwaage (Mettler Toledo PB 303) gemessen und anschließend in Papiertüten aufbewahrt. Diese Proben wurden tagsüber an der Sonne getrocknet und nachts in einer Aluminiumkiste, die mit einem generatorbetriebenen Heißluftgebläse als Trockenschrank umgebaut worden war. Im Bayreuther Labor wurden die Unterproben 5 dann in Trockenschränken bei 80°C bis zur Gewichtskonstanz nachgetrocknet und dann die Nadelfaszikel von den Zweigen getrennt. Dieser letzte Trennungsschritt ergab die Unterproben 6. Aus diesen läßt sich der prozentuale Trockengewichts-Anteil der Jahrgänge der Nadeln sowie der Zweige von Unterprobe 4 errechnen. 100 % entsprechen der Summe aller TG6.

<u>Trennung der Nadeln und Zweige im Feld</u> (Alternativ-Verfahren II; Abbildung 2-4): Die Frischgewichte der Nadeln und Zweige (FG 5) konnten im Feld getrennt gemessen werden. Die anschließende Trocknung erfolgte auf die oben beschriebene Weise. Im Unterschied zu Alternativ-Verfahren I wurden die Trockengewichte über den Wassergehalt der Organe errechnet. Der Wassergehalt der Nadel- und Zweigjahrgänge wurde als Steigung der Geraden der Regression von Trockengewicht (TG5) gegen Frischgewicht (FG5) einer Vielzahl von Proben errechnet. Die zur Berechnung verwandten Wassergehalte sind in Tabelle 2-2 aufgeführt. Der prozentuale Trockengewichtsanteil von Unterprobe 4 errechnet sich dann aus den korrigierten Trockengewichten TG5 mit der Summe dieser ( $\Sigma$  TG5) als 100 %.



 $\Sigma \mathbf{T}\mathbf{G6}_{N+Z} = \mathbf{T}\mathbf{G4}_{N+Z} = \mathbf{25,3 g}$ 

Abbildung 2-3: Generelles Ernteschema für alle Kompartimente. Das Ernteschema für Nadeln und Zweige gilt nur für die Auftrennung im Labor. Für die Auftrennung im Feld siehe Alternativ-Verfahren II in Abbildung 2-4. Die Fortsetzung der Rechnung (Pfeil "weitere Rechnung" rechts oben) erfolgt in Abbildung 2-5. Gepunktete Pfeile symbolisieren Rechenschritte.

Figure 2-3: Sampling strategy for all compartments. Presented sampling scheme für needle and twigs only valid for separation in the laboratory. Sampling scheme for separation in the field see alternative

scheme II in Abbildung 2-4. The calculation is continued in Abbildung 2-5. Dotted arrows indicate steps involving calculations.



 $\Sigma$  TG5 (errechnet) = TG4 = 53,3 g

Abbildung 2-4: Ernteschema für die Trennung der Nadeln und Zweige im Feld – Alternativ-Verfahren II.

Figure 2-4: Sampling scheme for separation of needles and twigs in the field – alternative strategy II

Die Summierung der TG6 bzw. der errechneten TG5 ergab das zu FG4 gehörige Trockengewicht (TG4). Damit konnte der durchschnittliche Wassergehalt der gesamten heterogenen Unterprobe als Quotient TG4/FG4 ermittelt werden. Mit diesem Verhältnis wurde nun das Trockengewicht der größeren Unterprobe 3 (TG3) berechnet. Summierte man dieses TG3 mit dem entsprechenden Trockengewicht der Feinäste (TG4<sub>FÅ</sub>), so erhielt man das zur Unterprobe 2 gehörige Trockengewicht (TG2). Durch Bildung des Quotienten TG2/FG2 und anschließender Multiplikation des Quotienten mit FG1 errechnete sich TG1 der "noch heterogenen" Unterprobe 1, die neben Nadeln und Zweigen nun auch Feinäste enthält.

Gleichzeitig ist aus Unterprobe 2 bekannt, welchen Anteil einerseits die Feinäste und andererseits die grüne Biomasse (Zweige + Nadeln) an TG1 haben.

	Wasser- gehalt (%)	а	Sa	$\mathbb{R}^2$	n
Nadeln 0jährig (Ernte Juli/August)	59,8	0,402	0,0085	0,975	28
Nadeln 0jährig (Ernte Juni)	67,9	0,321	0,0125	0,986	10
Nadeln 1jährig und älter (Bestände außer 53 <sub>vm</sub> )	45,6	0,554	0,0037	0,991	210
Nadeln 1jährig und älter $(53_{vm})$	52,0	0,480	0,0085	0,990	29
Zweige 0jährig	53,8	0,462	0,0119	0,951	40
Zweige 1jährig und älter	46,6	0,534	0,0032	0,990	230
Feinäste	49,8	0,502	0,0089	0,990	33
Grobäste	51,5	0,485	0,0191	0,974	30

Tabelle 2-2: Umrechnungsfaktoren von Frisch- zu Trockengewicht als Steigung der linearen Regression von Frischgewicht (x) auf Trockengewicht (y) nach der Gleichung y = ax, wobei Wassergehalt [%] = (1-a)\*100; s<sub>a</sub> = Standardfehler der Steigung, n = Probenumfang.

Tabelle 2-3: Fresh weight / dry weight ratio as slope of regression of dry weight (y) on fresh weight (x) according to y = ax. water content [%] = (1-a)\*100; s<sub>a</sub> = standard error of slope, n = sample size.

In Abbildung 2-5 ist der weitere Verlauf der Rechnung für den exemplarischen Erntebaum 76 skizziert. TG1 für Feinäste, Zweige und Nadeln (8,0 kg) wurde nach den oben errechneten Prozentsätzen für "Feinäste" (hier 53 % von 8,0 kg = 4,2 kg) und "Zweige und Nadeln" (47 % von 8,0 kg = 3,8 kg) aufgeteilt. Anschließend erfolgte die Aufteilung der Gruppe "Zweige und Nadeln" in Organe und Jahrgänge nach den in Abbildung 2-5 errechneten Prozentsätzen.

Gesamt-TG Feinäste, Nadeln, Zweige : 8,0 kg								
		* 0,53	* 0,47					
F	einäste: 4,2 kg	I		eln und				
			Zweig		ge: 3,8 kg			
Aufteilung nach prozentualem Anteil der								
Nadel- und Zweigjahrgänge an TG4								
Jahr-	Anteil Nadeln Anteil Zweige Trockengewic		ngewicht	Trockengewicht				
gang	an TG4	an TG4	Na	deln	Zweige			
	[%]	[%]	[kg pro	Baum]	[kg pro Baum]			
0jg.	12,5	2,7	0,	47	0,10			
1jg.	14,5	2,5	0,	55	0,09			
2jg.	16,1	3,0	0,	61	0,11			
3jg.	15,1	3,1	0,	57	0,12			
4jg.	10,2	4,3	0,	39	0,16			
5jg.	7,1	2,6	0,	27	0,10			
6jg.	0,8	5,5	0,	03	0,21			
				$\Sigma = 3.$	8 kg			

Abbildung 2-5: Fortsetzung von Abbildung 2-3 – Anwendung der ermittelten prozentualen Biomasseanteile auf das errechnete Gesamttrockengewicht von Nadeln und Zweigen.

Figure 2-5: Figure 2-3 continued. Separation of total dry weight of needles and twigs according to relative biomass ratios of individual shoots.

# 2.6.3 Die Ermittlung allometrischer Funktionen zur Hochrechnung der Biomasse auf die Bestandesebene

Die Hochrechnung der Biomasse auf die Bestandesebene erfolgte prinzipiell nach der allometrischen Methode (Baskerville 1965). Der Vorteil dieser Methode besteht darin, daß man über eine empirische mathematische Funktion aus einer für alle Bäume einfach zu messenden Wachstumsgröße x (z. B. BHD oder Baumhöhe) eine aufwendig zu messende Wachstumsgröße m (z. B. Nadelbiomasse) errechnet. Die Grundannahme ist, daß das Verhältnis der relativen Wachstumsgeschwindigkeiten der zwei Wachstumsgrößen x und mkonstant ist (Wenk et al. 1990).

$$[(dm/dt)*m^{-1}]/[(dx/dt)*x^{-1}] = b = konstant$$

Nach Umformung der Gleichung erhält man  $dm^*(1/m)=b^*dx^*(1/x)$ . Integration ergibt dann den Ausdruck ln  $m = \ln a + b^* \ln x$ . Durch Delogarithmierung der Gleichung erhält man die sogenannte allometrische Funktion  $m = a^*x^b$ . Sind die Parameter a und b dieser Funktion für die Wachstumsgrößen BHD und z. B. die Nadelbiomasse bekannt, läßt sich aus dem BHD (= x = Prediktorvariable) eines Baumes dessen Nadelbiomasse  $m_n$  berechnen. Allometrie im eigentlichen Sinne liegt dann vor, wenn die beiden Wachstumsgrößen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit zunehmen. Isometrie liegt dann vor, wenn beide Größen gleich schnell zunehmen. Wenn m und x beide eindimensional sind, dann heißt b = 1: isometrisches Wachstum, b > 1: positiv allometrisches Wachstum, b < 1: negativ allometrisches Wachstum. Wenn x eindimensional (BHD), m aber zweidimensional (z. B. Grundfläche) ist, dann ist b =2 die Vergleichsgröße für isometrisches Wachstum. Ist m dreidimensional (m = Biomasse), dann ist b = 3 die Vergleichsgröße.

Der einfachste Fall ist die Berechnung bestandesspezifischer allometrischer Funktionen getrennt nach Kompartimenten. Die Parameter a und b werden hierbei durch Regressionsanalyse der Wertepaare (x,m) von den fünf Erntebäume einer Vollernte ermittelt, die jeweils eine von fünf BHD-Größenklassen repräsentieren (Siehe 2.5.1). Damit ist gewährleistet, daß die entsprechende allometrische Funktion für alle Bäume des Bestandes gültig ist. Grundsätzlich existieren zwei zum Teil widerstreitende Ziele bei der Ermittlung von allometrischen Funktionen. (1) Einerseits soll der Gültigkeitsbereich der Funktion so groß wie möglich sein, (2) andererseits sollen die Fehler der Parameter a und b so gering wie möglich gehalten werden. Ersteres erreicht man, indem man die Erntebäume mehrerer ähnlicher Bestände zur Berechnung einer allometrischen Funktion heranzieht. Damit steigt aber auch gleichzeitig die Gefahr, daß zu dem Anteil an der Varianz der Parameter a und b, der durch biologische Variabilität und Interaktionen innerhalb der Population erklärbar ist, ein Varianzanteil hinzukommt, der in den Unterschieden zwischen den zusammengefaßten Beständen begründet liegt. Dadurch können sich die Fehler der Parameter a und b erhöhen. Dies würde nahelegen, nur bestandesspezifische allometrische Funktionen zu entwickeln. Zwei Gründe sprechen allerdings dagegen. Erstens besteht bei einer Berechnung, die nur auf fünf Erntebäumen basiert, die Gefahr, daß nicht repräsentative Bäume zu sehr gewichtet wurden. Als Endpunkte der Regression bestimmen insbesondere die Dimensionen des kleinsten und größten Erntebaumes sehr stark die Parameter. Diese Gefahr wird durch die Hinzunahme der Erntebäume eines vergleichbaren Bestandes verringert. Zweitens ergeben sich durch die Zusammenfassung allgemeingültigere Funktionen, die z. B. für eine bestimmte Spanne an Bestandesaltern gelten. Diese sind dann auch auf die inventarisierten Bestände anwendbar, in denen keine Ernte durchgeführt worden ist. In der vorliegenden Arbeit wurden für die Bestimmung der Biomasse jedes Kompartiments die Erntebäume aller Bestände sukzessive nach verschiedenen Kriterien wie Alter, Standort und Bestandesstruktur zusammengefaßt und die Gruppierungen regressionsanalytisch verglichen. Hierbei wurden vier grundlegende Kriterien bei der Gruppierung berücksichtigt:

- 1. Bäume eines Bestandes werden nicht unterschiedlichen Gruppen zugeordnet.
- 2. Die Gruppierungen sollen kontinuierlich und/oder ökologisch sinnvoll sein, das heißt die Bestände sollen eine Gruppe repräsentieren, die auch als einheitlich wahrgenommen werden kann. So macht es z. B. keinen Sinn, einen jungen nicht gebrannten Bestand des Flechtentyps mit einem mittelalten stark gebrannten und einem moderat gebrannten Altbestand des Vacciniumtyps zusammen zu gruppieren.
- Es müssen dieselben Prediktoren zur Verfügung stehen. Junge Bestände mit sehr kleinen Bäumen, an denen nur der Basisdurchmesser (D<sub>0</sub>) bestimmt werden kann, können nicht zusammen mit Beständen gruppiert werden, für die der BHD gemessen wird.
- Wenn die Verwendung des BHD als alleinigem Prediktor im Gegensatz zum Prediktorenpaar BHD und Höhe in der Form D<sup>2</sup>H (s. u.) befriedigende Ergebnisse liefert, werden diese bevorzugt.

Um die Gruppierung entsprechend ausführen zu können, wurden zuerst die Daten zur natürlichen Basis logarithmus-transformiert. Die allometrische Potenzfunktion  $m = a^*x^b$  erhält dabei die Form einer Geradengleichung: ln  $m = \ln a + b^* \ln x$ , wobei der allometrische Exponent b der Steigung entspricht und sich der Parameter a durch Delogarithmierung des *y*-Achsenabschnittes ln a errechnet. Die Variable *m* ist immer das Trockengewicht eines Kompartimentes pro Baum in [kg], die Variable x (= Prediktor) kann durch den *BHD* [m], bei kleinen Bäumen den Basis-Durchmesser ( $D_0$ ) [m] oder durch das Produkt (BHD)<sup>2</sup>\*Baumhöhe ( $D^2H$ ) [m<sup>3</sup>] repräsentiert werden. In der linearisierten Form lassen sich dann mit regressionsanalytischen Verfahren statistisch signifikante Unterschiede in den Schätzern der Parameter a und b unterschiedlicher Gruppierungen von Beständen ermitteln. Als Signifikanzniveau wurde  $\alpha = 0,05$  gewählt. In einem ersten Schritt wurde überprüft, ob Unterschiede in den Geradensteigungen b bestehen. Da oft mehr als zwei Geraden verglichen wurden, mußte hier ein varianzanalytisches Verfahren angewandt werden (ANOVA). Ein

anschließender ungeplanter multipler Steigungsvergleich (post-hoc Test der Steigung) nach der GT2-Hochberg-Methode konnte aufzeigen, zwischen welchen einzelnen Steigungen signifikante Unterschiede bestanden (Sokal und Rohlf 1995, S. 495). Da diese beiden Verfahren in den kommerziellen Statistik-Software-Paketen (z. B. SPSS oder Systat) nicht abgedeckt sind, wurde eine entsprechende Routine in dem Tabellenkalkulationsprogramm Excel programmiert. Geraden mit statistisch gleichen Steigungen können immer noch unterschiedliche y-Achsenabschnitte haben. Um Unterschiede zwischen y-Achsenabschnitten, letztlich also den Positionen der Geraden gleicher Steigung, zu testen, wurde eine Kovarianz-Analyse mit der Statistik-Software SPSS 9.0 durchgeführt. Die Gruppierungen der Bestände entsprechen in der statistischen Terminologie den Behandlungseffekten und ln (*BHD*,  $D_0$  oder  $D^2H$ ) der Kovariate.

Die Parameter a und b wurden nicht nach der gängigen Regressionsmethode der kleinsten Quadrate bestimmt, da diese auf der Annahme basiert, daß *x* die unabhängige, kontrollierte Variable ist und *m* die abhängige. Das impliziert, daß die Variable *x* keinen Fehlerterm enthält. Tatsächlich kann eine Dimension eines Organismus gegenüber einer anderen nicht unabhängig sein (LaBarbera 1989). So ist z. B. der BHD abhängig von der Nadelbiomasse, weil das Dickenwachstum von der Photosyntheseleistung der Krone abhängt. Umgekehrt ist die Nadelbiomasse nach der "pipe-model"-Theorie (z. B. Waring und Running 1998) vom Wassernachleitungsvermögen des Stammes abhängig, das eng mit dem BHD korreliert. In solchen Fälle gegenseitiger Abhängigkeit (*model II regression*) sind beide Variablen *m* und *x* mit einem Fehler behaftet. Eine Methode, die dies für die Berechnung der Parameter a und b berücksichtigt ist die *Reduced Major Axis* oder *Geometric Mean* Regression (Sokal und Rohlf 1995, S. 544). Die Steigung dieser Regressionsgeraden v<sub>mx</sub> ist bestimmt durch den einfachen Ausdruck v<sub>mx</sub> =  $\pm s_m/s_x$ , wobei sm und sx die Standardabweichungen aller *m<sub>i</sub>* bzw. *x<sub>i</sub>* sind.

# 2.7 Kohlenstoffvorräte im Ökosystem

#### 2.7.1 Kohlenstoffvorräte in der Biomasse

Die für die Kohlenstoff-Analyse vorgesehenen Proben wurden mit Kugelmühlen (Retsch MM 200, Haan, Deutschland) und Rotationsmühlen (Cyclotec 1093 Sample mill – Foss Tecator, Tecator AB, Hoganaf, Schweden) gemahlen. Gröbere Holzkompartimente wurden vorher mit einem Schredder (Retsch SM 2000 Haan, Deutschland) zerkleinert. Nach dem Mahlvorgang
wurden die Proben bei 80°C getrocknet und anschließend im Exsikator aufbewahrt. Die Einwaage für den C/N-Analysator (Carlo Erba Comp. Milano, Italien und ELEMENTAR Varia EL, Hanau, Deutschland) betrug etwa 30 mg für holzige Kompartimente und 15-20 mg für die Nadeln. Für die Nadel- und Zweigproben wurde als Standard Atropin verwendet (C<sub>17</sub>H<sub>23</sub>NO<sub>3</sub>; CE Instruments Cod 338 40008) mit prozentualen Kohlenstoff- und Stickstoffkonzentrationen von 70,56 % bzw. 4,84 %. Für die Holzkompartimente mit ihren extrem geringen N-Konzentrationen wurden die Bodenstandards 2 oder 5 eingesetzt (HE 33860200 bzw. HE 33860600, HEKAtech GmbH, Wegberg, Deutschland), der nur 0,064 % bzw. 0,021 % Stickstoff und 0,762 bzw. 0,141 % Kohlenstoff enthalten. Die C/N-Messung an den Wurzeln wird im Zusammenhang mit den Bodenproben besprochen.

#### 2.7.1.1 Kohlenstoffgehalte in den Stammkompartimenten

Von den Stammkompartimenten wurden die Elementarkonzentrationen in 81 Splintholz-, 51 Kernholz und 64 Rindenproben von 2-m-Scheiben verschiedener Bäumen gemessen. Von einem Höhengradienten innerhalb der Erntebäume bezüglich der Elementkonzentrationen wurde nach Helmisaari und Siltala (1989) nicht ausgegangen. Die höhere Anzahl an Splintholz- gegenüber Kernholzproben ergibt sich aus der Tatsache, daß jüngere Bäume noch kein Für die Kernholz ausgebildet haben. Stammkompartimente wurden die Elementkonzentrationen also an Stichproben gemessen. Zur Hochrechnung der Ergebnisse dieser Stichproben wurden daher die flächenbezogenen Biomassen der Stammkompartimente (siehe Abschnitte 2.5.2 und 2.5.3) mit den mittleren Konzentrationswerten multipliziert. Diese Mittelwerte waren das Ergebnis einer statistischen Analyse, mit der zuvor Unterschiede in den Konzentrationen zwischen den Beständen oder Chronosequenzen getestet worden waren.

# 2.7.1.2 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte in den Kronenkompartimenten

Mit den Grob- und Feinästen, von denen jeweils die Kohlenstoff von 8 Proben von verschiedenen Bäumen gemessen worden waren, wurde verfahren wie unter 2.7.1.1. Zur Berechnung der Kohlenstoffgehalte in den Nadeln und Zweigen, wurden die Biomassen der einzelnen Jahrgänge auf Bestandesebene mit den entsprechenden mittleren Kohlenstoffkonzentrationen der Jahrgänge mulitpliziert (vgl. auch Abschnitt 3.2.2 im Ergebnisteil). Die Stickstoffkonzentrationen in den Nadeln, die zur Charakterisierung des Ernährungszustandes der Bäume gemessen wurden, sind bestimmt durch das Wechselspiel mindestens zweier Prozesse: (1) Die Stickstoffkonzentrationen in Nadeln sind durch den

Prozeß der Nährstoff-Retranslokation stark vom Organalter abhängig (Helmisaari 1992). (2) Gleichzeitig variiert der Anteil der einzelnen Nadeljahrgänge an der Gesamt-Nadelbiomasse in Abhängigkeit von vielen Faktoren wie klimabedingten Schwankungen der Produktivität (Schweingruber 1996), Ernährungszustand (Aerts 1995) und genetischer Variabilität (Reich et al 1996). Angesichts dieser Komplexität wurden die Stickstoffkonzentrationen der 1- bis 3jährigen Nadeln gemittelt. Die Stickstoffkonzentration aller Nadeljahrgänger aller Erntebäume finden sich in Anhang C.

#### 2.7.2 Kohlenstoffvorräte im Totholz

BHD und Höhe des stehenden Totholzes wurden im Rahmen der Inventur aufgenommen. Die Nekromasse stehender toter Bäume wurden nach den für die lebenden Stämme entwickelten allometrischen Funktionen errechnet. Von stehenden, toten Bäumen, deren Spitzen abgebrochen waren, wurden neben der Höhe h der Basisdurchmesser ( $d_u = 2r_u$ ) und der Durchmesser an der Abbruchstelle ( $d_o = 2r_o$ ) gemessen. Aus diesen Daten wurde nach der Formel für einen Kegelstumpf  $V = 1/3h\pi(r_u^2 + r_ur_o + r_o^2)$  das Stammvolumen bestimmt, woraus über das Mittel der Trockenraumdichte von Splint- und Kernholz die Nekromasse berechnet wurde. Länge, unterer und oberer Durchmesser des liegenden Totholzes wurden auf der Plotfläche aufgenommen, woraus mit obiger Formel die Volumina errechnet wurden. Im Gegensatz dazu wurde in drei Beständen (95vm, 14lh, 95lu) die line-intersect Methode zur Bestimmung des Totholzvolumens verwandt (Lee et al. 1997). Hierzu wurde mit Trassierband ein Gitter über die Plotfläche gelegt. Dort wo liegendes Totholz die Gitterlinien schnitt, wurde der Durchmesser notiert. Das Volumen des Totholzes auf der Plotfläche errechnet sich dann nach der Formel  $V = \pi^2 \Sigma d^2 / 8L$  mit V = Volumen pro Fläche [m<sup>3</sup>/m<sup>2</sup>], d = Durchmesser des Totholzes an der Gitterlinie [m] und L = Länge der Gitterlinie [m]. Eine besondere Situation ergab sich in Bestand  $12_{vu}$ , der eine Regeneration nach Kahlschlag darstellte und aus diesem Grund kein Totholz aufwies. Das Volumen des Totholzes, das nach einer natürlichen Bestandesgründung durch Feuer angefallen wäre, wurde aus der Vermessung der Baumstümpfe rekonstruiert. Über die Relation BHD [m] = 0,678  $D_0$  [m] + 0,04 (R<sup>2</sup> = 0,97, n = 15, D<sub>0</sub> in den Grenzen [0,1m; 0,7 m]) konnte über den berechneten DBH aus den vorhandenen allometrischen Funktionen die Nekromasse der Stamm- und Astkompartimente bestimmt werden.

Liegendes Totholz ist dem Abbau unterworfen und somit bestehen Unterschiede in der Dichte des Holzes. Aus diesem Grund wurde das kartierte Totholz in drei Klassen von Zersetzungsstadien eingeteilt. Holz der Zersetzungsklasse 1 ist gar nicht bis kaum zersetzt. Kriterium im Feld: Die Spitze eines Messers dringt nicht tiefer in den Holzkörper ein, als dies bei einem lebendem Stamm der Fall wäre. Bei Holz der Zersetzungsklasse 2 sind Spuren der Zersetzung äußerlich bereits sichtbar. Kriterium: Die Spitze eines Messer läßt sich leicht in den Splintholzbereich einführen, nicht jedoch in das Kernholz. An der Oberfläche befinden sich je nach Mikroklima bereits kleinere Moostriebe oder Flechtenthalli. Holz der Zersetzungsklasse 3 ist vollkommen morsch. Kriterium: Unter einem Fußtritt zerfällt der komplette Holzkörper. Solche Stämme sind oft schon von einer dicken Moos- und Flechtenschicht überdeckt. Die Dichte des Holzes der Zersetzungsklasse 1 wird als unverändert angesehen und gleicht damit der mittleren Dichte lebenden Holzes (434,6 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup>). Die Dichten der Stadien fortschreitender Zersetzung wurden jeweils rechnerisch um ein Drittel reduziert. Damit ergibt sich für Zersetzungsklasse 2 eine Dichte von 286 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup> = 66 % und für Zersetzungsklasse 3 eine Dichte von 143 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup> = 33 %. Dies erfolgte in Anlehnung an die Ergebnisse von Krankina und Harmon (1995), die Zersetzungsgrade von russische Waldkiefern in fünf Klassen eingeteilt haben. Die Dichte ihrer ersten (402 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup>) = 100 %), dritten (234 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup> = 58 %) und fünften Klasse (130 kg<sub>TG</sub>/m<sup>3</sup> = 32 %) kommt der vorliegenden Klasseneinteilung nach denselben Kriterien und den relativen Abständen in 33 %-Schritten zwischen den Klassen sehr nahe. Die Multiplikation der Volumina mit den der Zersetzungklasse entsprechenden Dichten ergab dann die Nekromasse, aus der sich multipliziert mit den für die lebenden Holzkompartimente ermittelten Elementkonzentrationen die Kohlenstoffvorräte errechnen.

Für eine Analyse der Stoffflüsse aus den Chronosequenz-Daten war es notwendig den Vorrat an liegendem Totholz in zwei Kompartimente aufzuteilen: (1) "altes" Totholz, das noch aus der vorhergehenden Generation stammt und während des bestandesgründenden Feuers angefallen war und (2) "neues" Totholz, das aus dem aufwachsenden Bestand entweder durch Konkurrenzdruck im Rahmen der Selbstausdünnung oder unter dem externen Einfluß von Oberflächenfeuern ausgeschieden ist. Für diese Auftrennung wurde die Verteilung der jeweils größeren Durchmesser (=  $2r_u$ ) des liegenden Totholzes in Beziehung gesetzt mit der Durchmesserverteilung (BHD) des lebenden Bestandes. Alles Totholz dessen größter Durchmesser zwei Drittel der Durchmesserspanne des lebenden Bestandes überschreitet, wurde als "Altes" Totholz ( $H_{TA}$ ) eingestuft, alles darunter als "Neues" Totholz ( $H_{TS}$  = stehendes neues Totholz und  $H_{TL}$  = liegendes neues Totholz; vgl. Abschnitt 4.1). Die zugrundeliegende Annahme ist, daß nur die kleineren Bäume (also diejenigen, die den kleineren zwei Dritteln der Population angehören) durch Konkurrenz oder Oberflächenfeuer während der Bestandesentwicklung sterben (Wirth et al. 1999).

#### 2.7.3 Kohlenstoffvorräte im Boden und in der Bodenvegetation

Der erste Schritt der Bodenprobenahme war das Graben eines Profilgrabens mit einer Mindesttiefe von 80 cm. Eine Wand dieses Grabens wurde zur Ansprache des Profils geglättet und an mehreren Stellen der Wand wurden die Dicke der Auflageschichten und der Bodenhorizonte gemessen. Die Proben wurden in Form eines Blockes im Zentrum der Profilwand bis zu einer Tiefe von 25 cm nach Horizonten getrennt gesammelt. Falls nicht anders vermerkt wurde jede entnommene Bodenprobe im Frischzustand gewogen und dann in feste Papiertüten ("Hähnchentüten") getan. Auf der ganzen quadratischen Oberfläche des Blocks wurden zunächst die Gefäßpflanzen der Bodenvegetation geerntet. Als nächste Schicht im Block wurden die Flechten gesammelt. Die Flechtenschicht war jedoch immer vermischt mit dem Nadel- und Zweig-Litter (Horizont Ol). Die sehr zeitaufwendige Trennung von Litter und Flechten mit der Pinzette im Feld konnte während der Expedition 1998 nicht durchgeführt werden. Die beiden darunter liegenden Humusschichten Of und Oh waren oft verbacken und wurden daher zusammen gesammelt. Darunter befand sich in der Regel ein dünner tiefschwarzer mit vielen Holzkohlestückchen durchsetzter Ah. Dieser wurde vom tiefer gelegenen mittlelgrauen Übergangshorizont Aeh zwischen dem Ah und dem Eluvialhorizont Ae mit einem Löffel auf der Fläche des Blockes abgeschabt. Aufgrund der geringen Mächtigkeit des A<sub>h</sub> war es oft schwierig zu entscheiden, ob das als A<sub>h</sub> gesammelte Material noch der organischen Auflage zuzuordnen ist. Um diese Entscheidung zu objektivieren, wurde dies später bei der Auswertung der gemessenen Kohlenstoffkonzentration entschieden. In Anlehnung an die Bodenkundliche Kartieranleitung (AG Boden 1994) wurden Horizonte mit Kohlenstoffkonzentrationen über 17 % (= 30 % organisches Material) als organische Auflage klassifiziert. Während der Expedition 1995 wurde der obere Ah zusammen mit Of und Oh gesammelt. Auch der Aeh wurde noch komplett gesammelt und verpackt. Der Ae war bereits so mächtig, daß die Probe des gesamten Monolithen nicht mehr komplett ins Labor gebracht werden konnte. Bevor der ganze Bodenkörper des Ae zur Frischgewichtsbestimmung und zum Aussieben der Wurzeln entnommen wurde, wurde ein Lagerungsdichte-Zylinder entnommen, gewogen und in einer Tüte verwahrt. Mit dem B-Horizont wurde in gleicher Weise verfahren.

Der B-Horizont wurde nur bis zu einer Tiefe von 25 cm unterhalb der Oberfläche des Mineralbodens entnommen.

Während der Expedition 1995 wurden pro Bestand 5 Blöcke mit einer Oberfläche von 25 cm \* 25 cm entnommen. In den späteren Jahren (1996-1998) wurden je 3 Blöcke mit einer Oberfläche von 30 cm \* 30 cm entnommen. In zwei älteren Beständen der stark gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps, die besonders große Freiflächen aufwiesen, wurde angesichts der dadurch größeren Heterogenität des Streueintrages in den Boden (vgl. Liski 1995) die Anzahl der Blöcke erhöht. Im Bestand 215<sup>th</sup> wurden 13, im Bestand 235<sup>th</sup> wurden 5 Blöcke der Oberfläche 30 cm \* 30 cm entnommen.

Nach Trocknung aller Boden- und Vegetationsproben bis zur Gewichtskonstanz wurden diese gemahlen. Vom Mahlgut wurden 30 mg für die Kohlenstoffanalyse eingewogen. Als Standard wurden wie für Holz die Bodenstandards 2 bzw. 5 (HE 33860200 bzw. HE 33860600, HEKAtech GmbH) verwandt. Besondere Vorsicht war bei den Proben derjenigen Mineralbodenhorizonte geboten, die einen größeren Anteil an leichter organischer Substanz und Holzkohle aufwiesen (typischerweise A<sub>h</sub> und A<sub>he</sub>). Schon bei behutsamer Handhabung entmischten sich der relativ grobe Sand und die organische Partikel. Es wurden aufgrund der zu erwartenden höheren Variabilität der Kohlenstoffkonzentration drei Proben pro Horizontprobe gemahlen und gemessen. Die Entnahme für die Befüllung der Mahlbecher erfolgt mit einem Löffel, mit dem zuvor die Horizontprobe langsam durchmischt worden war.

Die Berechnung der flächenbezogenen Kohlenstoffkonzentration im Boden eines Bestandes wurde wie folgt durchgeführt. Das Trockengewicht eines Horizontes wurde mit dessen gemessener Elementkonzentration multipliziert. Da flächentreu beprobt wurde, mußte für die Horizonte, die komplett gesammelt wurden, keine Lagerungsdichte bekannt sein. Die mächtigen Mineralbodenhorizonte waren dagegen nicht zur Trockengewichtsbestimmung ins Labor gebracht worden. In diesem Fall wurde das volumen- und flächenbezogene Trockengewicht über das Volumen und die Lagerungsdichte bzw. über das Frischgewicht und das ebenfalls aus dem Material der Lagerungsdichtezylinder bekannte Trockengewichts-Frischgewichts-Verhältnis bestimmt. Daten der verschiedenen Profile pro Bestand wurden gemittelt. Das heißt es wurde nicht vorher Konzentrationen oder Lagerungsdichten gemittelt, sondern jedes Profil wurde getrennt mit den darin erhobenen Parametern ausgewertet. Die Daten werden im Ergebnisteil nicht horizontweise dargestellt, sondern jeweils zusammengefaßt zu den Gruppen Mineralboden (A<sub>h</sub> + A<sub>eh</sub> + A<sub>e</sub> + B) und organische Auflage

 $(O_1 + O_f + O_h)$ . Kohlenstoffgehalte und -konzentrationen sind für alle Bestände und Unterproben horizontweise in Anhang D und Anhang E dargestellt.

#### 2.7.4 Kohlenstoffvorräte in den Wurzeln

Da keine Wurzelgrabungen durchgeführt wurden, mußten die zur Berechnung der Grobwurzel- und Wurzelstockbiomasse notwendigen Funktionen der Literatur entnommen werden. Grobwurzeln sind definiert als Wurzeln mit einem Durchmesser größer 20 mm. Hierfür wurden aus Vanninen et al. (1996) die Relationen zwischen Grobwurzeln und oberirdischer Biomasse für finnische Waldkiefern verwandt. Für die Bestände des Flechtentyps der vorliegenden Arbeit wurden ein konstantes Verhältnis von 0,16 angewandt, das nach Vanninen et al. (1996) für Bestände des ozeanischen Calluna-Typs gültig ist. Für Bestände höherer Standortgüteklassen ("Myrtillus-Typ") war das Verhältnis nicht konstant Funktion: (Grobwurzeln/oberirdische folgte der Verhältnis Biomasse) = und 0,57\*Bestandesalter [a] -0,24. Dieses Verhältnis und damit der Anteil der Wurzeln an der Gesamtbiomasse wird im Laufe der Jahre kleiner. Diese Funktion ergibt bei Bestandesaltern um 200 Jahre ein Verhältnis von 0,16.

Die Mittelwurzeln ( $\emptyset$  zwischen 2 und 20 mm) und Feinwurzeln ( $\emptyset$  < 2 mm) wurden im Rahmen der bodenkundlichen Analysen quantifiziert. Wie bereits erwähnt wurden im Feld alle Mineralbodenhorizonte, auch diejenigen, die nicht mitgenommen wurden, komplett auf Wurzeln durchsiebt (Maschenweite 2 mm). Im Labor wurden die Wurzelproben in einer mit Wasser gefüllten Schüssel von anhaftenden Sandpartikeln gesäubert und nach Grob-, Mittelund Feinwurzeln aufgetrennt. Für die weitere Auftrennung in lebende und tote Wurzeln wurden möglichst alle Wurzeln auf ihre Holz- und Rindenfarbe (lebend: rötlich bis gelbe Farbtöne / tot: braun-gräuliche Farbtöne) und ihre Konsistenz (lebend: im trockenen Zustand spröde / tot: im trockenen Zustand eher weich und biegsam) hin untersucht. In vielen Mineralbodenproben waren noch z.T. bedeutende Reste von Feinwurzeln. Um das Gewicht dieser Fraktion zu ermitteln, wurden diese Bodenproben in einer Siebkaskade mit Schüttelvorrichtung (5 mm, 2 mm, 0,2 mm, 5 µm) abermals gesiebt. Nach "Goldwäscher"artigem Schwenken der größeren Korngrößenfraktionen setzten sich die Feinwurzeln auf der Oberfläche ab, was einer Dichtefraktionierung entspricht. Dort ließen sie sich bequem mit Löffelspatel eine Winkelpinzette oder einem abtrennen. Bei den kleineren Korngrößenfraktionen waren es nicht nur Wurzeln, die sich absetzten, sondern auch eine

große Menge an organischen Partikeln. Um den Anteil an Wurzeln an dieser organischen Mischprobe zu bestimmen, wurden kleine genau abgewogene Unterproben unter dem Binokular auf Feinstwurzeln hin untersucht und deren Anteil dann auf die Gesamtprobe hochgerechnet. Diese Methode des Unterprobennehmens und Auslesens unter dem Binokular mußte auch für die organischen Horizonte angewandt werden, bei denen eine Dichtefraktionierung nicht möglich war. Die Kohlenstoffkonzentrationen der Wurzeln wurden in gleicher Weise gemessen wie alle anderen Biomassekompartimente. Die Kohlenstoffkonzentration für die Grobwurzeln wurden der Diplomarbeit von Barbara Lühker 1997 entnommen.

#### 2.8 Stammanalyse

#### 2.8.1 Ermittlung der historischen Volumenzuwächse

Die Scheiben der Erntebäume wurden auf einer Seite in einem Holzfachbetrieb mit Bandschleifmaschinen bis zu einer Korngröße von 100 bis 180 vorgeschliffen. Darauf wurden auf der geschliffenen Seite vier Radien so markiert, daß Störungen im Holz wie Risse, Astlöcher und Brandwunden ausgespart blieben. Entlang dieser Radien erfolgte der Feinschliff mit einem Dreieckschleifer und per Hand bis zu einer Korngröße von 600. Nach dieser Behandlung sollten einzelne Holzzellen unter dem Binokular erkennbar sein. Die Radien wurden erneut markiert und es wurde von der Waldkante aus jeder zehnte Ring markiert sowie die Anzahl der Ringe entlang der Radien bestimmt. Aufgrund der engen Jahrringe erwies es sich hierbei für die Markierung als günstig, den Bleistift mit feinem Schleifpapier spatelförmig anzuspitzen. Bei gut gewachsenen runden Scheiben wurden nur jeweils zwei gegenüberliegenden Radien gezählt. Ergab das Zählen mehrerer Radien pro Scheibe unterschiedliche Ergebnisse, so war es nötig mit visueller Überprüfung oder rechnergestützter Kreuzdatierung (*cross correlation*) die Position "fehlender Jahrringe" zu ermitteln (s. u.).

Zur Messung von Jahrringbreiten wurden die Scheiben auf einen Positioniertisch (LINTAB<sup>®</sup> III Digital *Lin*ear *Tab*le; 410-1/100-HF-130, Frank Rinn Distribution, Heidelberg, Deutschland) gelegt, der unter einem Binokular bewegt werden kann. Die Auslenkung des Positioniertisches, die z. B. durch das Abfahren eines Jahrrings entsteht, wird mit einer Auflösung von 0,01 mm digitalisiert und von der software TSAP<sup>®</sup> 3.0 (*T*ime Series Analysis Program, Frank Rinn Distribution, Heidelberg, Deutschland) erfaßt. Entlang der Radien wurde für die äußeren 30 Jahre jeder einzelne Jahrring vermessen, das weiter innen liegende Holz dagegen dekadenweise. Bei den Scheiben, bei denen es Anzeichen für fehlende Jahrringe gab, wurden die ganzen Radien zur Kreuzdatierung mit einer Auflösung von einem Jahr vermessen. Innerhalb der Software TSAP<sup>©</sup>, gibt es eine Routine zu Kreuzdatierung, die den Vergleich mehrerer Jahrringsequenzen (= Zeitreihen) ermöglicht. Das Maß der Übereinstimmung zweier Zeitreihen wird rechnerisch als Korrelationkoeffizient und Gleichläufigkeit angegeben. Gleichzeitig hat man visuelle Kontrolle und kann die Zeitreihen manuell bearbeiten. Sind ein oder mehrere Jahrringe nicht ausgebildet, so sind die Zeitreihen ab diesem Zeitpunkt um ein oder mehrere Jahre gegeneinander verschoben und die Übereinstimmung ist entsprechend gering. Durch den Vergleich von Teilen der Zeitreihen kann dann der Bereich ermittelt werden, wo der Jahrring fehlt – meistens innerhalb einer Folge sehr enger Jahrringe. Durch Einfügen eines oder mehrerer Jahrringe an dieser Stelle steigen dann die Übereinstimmungsmaße sprunghaft an.

Die Jahrringsequenzen wurden aus TSAP<sup>®</sup> in das Tabellenkalkulationsprogramm Excel<sup>®</sup> exportiert, mit dem dann die Berrechnung der historischen Volumenzuwächse durchgeführt wurde. Durch Subtraktion des Stammvolumens zum Zeitpunkt *t* vom Stammvolumen zum Zeitpunkt *t*+n errechnet sich der Zuwachs während der Zeitspanne n. Praktisch werden die Volumina *V* zunächst für jeden Stammabschnitt nach der Formel für den Kegelstumpf berechnet:  $V = 1/3h\pi (r_u^2 + r_u r_o + r_o^2)$ . Hierbei ist *h* die Höhe von 1 m oder 2 m, je nachdem ob von jedem oder jedem zweiten Meter des Stammes Scheiben genommen wurden, *r<sub>u</sub>* der untere Radius, *r<sub>o</sub>* der obere Radius. Die Radien *r<sub>u</sub>* und *r<sub>o</sub>* wurden durch Addition der Mittelwerte der Radialzuwächse eines bestimmten Zeitabschnittes berechnet. Die Mittelwerte ergeben sich aus den jeweils 2 bis 4 vermessenen Radien pro Scheibe. Der Volumenzuwachs für ein Stammstück *i* ist dann  $\Delta V_i = 1/3h\pi [(r_u^2_{t+n} + r_u_{t+n}r_o_{t+n} + r_o^2_{t+n}) - (r_u^2_t + r_u_tr_o_t + r_o^2_t)]$  und der Volumenzuwachs des gesamten Baumes ist  $\Sigma_i \Delta V_i$ . Für die letzten 30 Jahre konnte so der jährliche Volumenzuwachs des Gesamtbaumes errechnet werden, für weiter zurückliegende Perioden nur die dekadenweisen Zuwächse.

#### 2.8.2 Ermittlung der historischen Höhenzuwächse

Auch das historische Höhenwachstum läßt sich anhand der Stammanalyse rekonstruieren. Kennt man die Höhe  $h_i$  (z. B. 10 m) und das Alter  $a_i$  (z. B. 130 Jahre) einer Scheibe *i* im Verhältnis zum Alter  $a_0$  der Basisscheibe bei 0 m (z. B. 200 Jahre), dann läßt sich daraus berechnen, daß der Baum  $a_0 - a_i$  Jahre (200 – 130 = 70 Jahre) gebraucht hat, um die Höhe  $h_i$  (=10 m) zu erreichen.

#### 2.9 Nettoprimärproduktion (NPP)

#### 2.9.1 NPP der Holzkompartimente

Aufgrund der Stammanalyse sind die Volumenzuwächse der Erntebäume während der letzten Jahre bekannt. Diese Volumenzuwächse lassen sich durch Multiplikation mit der Trockenraumdichte und der Kohlenstoffkonzentration von Splintholz in Kohlenstoffestlegung durch Stammholzzuwachs umrechnen [mol C Baum<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup>]. Für die Zuwächse der Erntebäume während der letzten 10 Jahre vor dem Erntejahr wurden gesonderte allometrische Beziehungen über  $x = BHD^{2*}H\ddot{o}he$  errechnet. Dies geschah im Gegensatz zu den allometrischen Funktionen zur Biomassenberechnung bestandesweise, weil der jährliche Zuwachs stark von annuellen Klimaschwankungen abhängig ist und sich daher Bäume aus Beständen, die in verschiedenen Jahren geerntet worden sind, nicht zusammenfassen lassen. Die Hochrechnung der Zuwächse auf die Bestandesebene über das Bestandeskollektiv erfolgte in gleicher Weise wie für die Biomasse und ergab die Stamm-NPP während der letzten 10 Jahre in [mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>]. Für den Vergleich mit der Nadel-*NPP* wurden die Werte der letzten drei Jahre vor dem Erntejahr gemittelt, um die annuelle Variabilität auszugleichen und einen für das Bestandesalter und den Chronosequenztyp charakteristischen Wert zu erhalten. Die Originalwerte der annuellen Stammzuwächse individueller Erntebäume sind Anhang F aufgeführt.

#### 2.9.2 NPP der Nadeln und Zweige

Auch die Information über den Nadelzuwachs bleibt aufgrund der hohen Nadelalter des sibirischen Ökotyps der Wald-Kiefer (Reich et al. 1996) über einige Jahre erhalten. Bei einem maximalen Nadelalter von 8 Jahren konnte davon ausgegangen werden, daß auch die dreijährigen Nadeln noch vollständig erhalten waren. Es wurden analog zu den Stammzuwächsen bestandesweise allometrische Funktionen über x = BHD für die ein- bis dreijährigen Nadeln ermittelt. Die nulljährigen Nadeln und Zweige wurden für die Abschätzung der Produktivität nicht herangezogen, da sie je nach Erntetermin während der

Vegetationsperiode noch nicht voll entwickelt waren. Die nach der Hochrechnung auf die Bestandesebene erhaltenen Werte für die Nadel-*NPP* der letzten drei Jahre wurden ebenfalls gemittelt, um annuelle Schwankungen auszugleichen. Die *NPP* der Zweige wurde nur für die einjährigen Zweige berechnet, da die Gefahr bestand, daß sich die Zweigbiomasse der vorhergehenden Jahrgänge durch sekundäres Dickenwachstum bereits erhöht hat, was zu einer Überschätzung der Zweig-*NPP* geführt hätte. Die Biomassen der ein- bis dreijährigen Nadeln der Erntebäume sind in Anhang B aufgelistet.

# 2.9.3 Ergänzende Berrechnung der NPP der übrigen Kompartimente

Da der Zuwachs an Biomasse der restlichen Kompartimente (Äste, Rinde, Wurzeln) nicht direkt gemessen wurde, mußte er aus anderen Größen abgeleitet werden. Dabei mußten unterschiedliche Annahmen getroffen werden.

- Proportionalität: Es wurde angenommen, daß der Zuwachs an Biomasse von Grob- und Feinästen, Rinde und Grobwurzeln proportional zum Stammzuwachs ist. Der Proportionalitätsfaktor errechnet sich aus dem Verhältnis von der Biomasse des betreffenden Kompartiments zur Stammbiomasse – beides auf Bestandesebene.
- Umsatzrate: Die Feinwurzel-NPP (Wurzeln mit einem Durchmesser kleiner 2 mm) wurde aus der Feinwurzelbiomasse errechnet unter der Annahme, daß das durchschnittliche Lebensalter von Kiefern-Feinwurzeln in der borealen Zone 2 Jahre beträgt (Schoettle und Fahey 1994). Wird eine eine gleichbleibende Vorratsgröße (Feinwurzelbiomasse) durch die Umsatzrate (2 Jahre) dividiert, so ergibt sich der jährlichen Eintrag (Feinwurzel-NPP).

# 2.10 Populationsbiologische Untersuchungen

# 2.10.1 Intraspezifische Konkurrenz in adulten Populationen

# 2.10.1.1 Populationstruktur und Größenverteilungen

Die Struktur einer Population kann durch die Analyse der Häufigkeitsverteilungen von Größen beschrieben werden, die in der Regel in Form eines Histogrammes dargestellt werden. Bezugspunkt für die Analyse ist die Normalverteilung. Diese ist symmetrisch, das heißt

Mittelwert, Median und Modus fallen zusammen, und innerhalb des Intervalls  $\pm$  einer Standardabweichung vom Mittelwert sind 68,27 % der Population enthalten. Eindimensionale Baumgrößen wie BHD und Höhe sind in gleichaltrigen Populationen, in denen keine Interaktionen zwischen den Individuen bestehen, in der Regel normalverteilt. Dies liegt darin begründet, daß die natürliche Variabilität der relativen Wachstumsraten normalverteilt ist. Dies wiederum hat eine log-normale, also L-förmige Verteilung der Biomassen zur Folge. Sind Massen als dreidimensionale Maße log-normal verteilt, so sind die entsprechenden eindimensionalen Maße dieser Körper wiederum normal verteilt (Westoby 1984). Kommt es nun zu asymmetrischer Konkurrenz zwischen den Individuen (größere Individuen entwickeln höhere relative Wachstumsraten als kleinere), so sollten die Verteilungen eindimensionaler Maße von der Normalverteilung abweichen und rechtsschief werden (Mohler et al. 1978, Hara 1984). Bildlich gesprochen schnellen wenige große Individuen relativ zu den kleineren nach vorn und verlängern dadurch den rechten Ausläufer der Verteilung. Setzt dann im weiteren Verlauf dichteabhängige Mortalität bei den kleineren Individuen ein, so kehrt sich der Trend wieder um, weil am linken Rand der Verteilung Individuen wegsterben. Es entsteht so wieder eine Normalverteilung oder sogar eine linksschiefe Verteilung. Dichteunabhängige Mortalität modifiziert Selektivität je nach die Größenverteilung ebenfalls. Verteilungsanalysen geben also Aufschluß über Konkurrenz- und Mortalitätsregime in Populationen.

Die Abweichungen von der Form der Normalverteilung werden hier durch den statistischen Parameter der Schiefe g ausgedrückt. Die Schiefe beschreibt die Asymmetrie einer Verteilung, also das Ausmaß, in dem links und rechts vom Modus eine unterschiedliche Anzahl von Fällen auftritt. Die Schiefe einer Normalverteilung hat den Wert 0. Ein großer positiver Wert für die Schiefe bedeutet einen langen rechten Ausläufer; ein extrem negativer Wert bedeutet einen langen linken Ausläufer.

Nach Sokal und Rohlf (1995) kann die Signifikanz der Abweichung einer Probenstatistik von einem vorgegebenen Wert allgemein nach der Formel  $t_s = (St-St_p)/s_{St}$  berechnet werden ( $t_s = t$ -Wert der Student-Verteilung, St = Wert der Statistik [z. B. Schiefe],  $St_p =$  parametrischer, vorgegebener Wert gegen den die Statistik getestet werden soll,  $s_{St} =$  Standardfehler der Statistik). Da im Falle von Schiefe die Abweichung von einer Normalverteilung getestet werden soll, ist  $St_p = 0$ . Somit verkürzt sich obige Formel  $t_s = g/s_g$ . Die Zahl der Freiheitsgrade für den Standardfehler der Schiefe s<sub>g</sub> ist unendlich. Somit sind die kritischen t<sub>s</sub>- Werte für die verschiedenen Signifikanzniveaus wie folgt:  $t_{0,05[\infty]} = 1,96 / t_{0,01[\infty]} = 2,576 / t_{0,001[\infty]} = 3,291.$ 

Obwohl bei allen untersuchten Bestände eine Kohorte klar dominierte (eine Kohorte ist eine in sich gleichaltrige Subpopulation), enthielten manche Bestände vor allem der stark gebrannten Sequenz zwei bis mehrere jüngere oder ältere Kohorten. Die Analyse der Größenverteilungen in Hinblick auf Konkurrenzphänomene ist jedoch nur dann aussagekräftig, wenn im Bestand nur eine Kohorte existiert. Bei Beständen mit klar abgegrenzten Nebenkohorten, die nur aus wenigen Individuen bestanden, wurden diese wegen möglicher Verzerrungen aus der Analyse ausgeklammert. Dies geschah bei den Beständen 14*lh*, 26*lh*, 138*lm*, 235*lh*, 321*lh* und 270*vm*. Waren in den Beständen die Nebenkohorten weniger klar abgegrenzt oder zahlenmäßig bedeutsamer, so wurde die Analyse für diese Beständen nicht durchgeführt. Dies war der Fall für die Bestände 48*lh*, 50*lh*, 53*vm*, 130*lm*, 244*lh* und 274*lh*.

Neben der Form der Größenverteilungen ist auch die Streubreite der Größen um den Mittelwert der Population ein wichtiger Indikator für Konkurrenzprozesse. Ausgehend von anfänglich exponentiellem Wachstum und einer Normalverteilung der relativen Wuchsraten ist eine Zunahme der Variabilität im Laufe der Bestandesentwicklung bis zum Einsetzen selektiver dichteabhängiger Mortalität zu erwarten (Hara 1984a, Hara 1984b, Westoby 1984, Stoll et al. 1994). Mit Einsetzen selektiver Mortalität (kleinere, unterdrückte Individuen sterben) sollte die Größenvariabilität wieder abnehmen (Knox et al. 1989). Das verwendete Maß zum Vergleich der Variabilität ist der Varianzkoeffizient CV, der die Standardabweichung als prozentuale Abweichung vom Mittelwert angibt (CV = Standardabweichung\*100/Mittelwert).

#### 2.10.1.2 Relative Wachstumsrate und Symmetrie der Konkurrenz

Nach Stoll et al. (1994) liegt in einer gleichaltrigen, geschlossenen Population dann asymmetrische Konkurrenz vor, wenn es eine positive Korrelation zwischen der relativen Wachstumsrate und der Größe der Individuen gibt. Liegt keine oder eine negative Korrelation dieser beiden Größen vor so kann es sich, falls Konkurrenz überhaupt vorliegt, nur um symmetrische Konkurrenz handeln (Weiner 1990). Symmetrische Konkurrenz bedeutet, daß der Konkurrenzeffekt der Pflanzen auf ihre Nachbarn proportional zu ihrer Größe ist – typisch für Wurzelkonkurrenz (Casper und Jackson 1997) –, während bei asymmetrischer Konkurrenz größere Pflanzen einen überproportionalen Konkurrenzeffekt auf kleinere Pflanzen im Verhältnis zu ihrer Größe ausüben – typisch für Lichtkonkurrenz (Silvertown und Lovett Doust 1993, Schwinning und Weiner 1998). Schwinning und Weiner (1998) weisen daraufhin, daß die RGR aufgrund des sigmoidalen Wachstumsverlauf von Pflanzen mit der Größe bzw. dem Alter abnimmt. Innerhalb einer Population besitzen also größere Individuen einen "intrinsischen" Wachstumsnachteil gegenüber kleineren. Dieser Zusammenhang erhöht noch einmal die Signifikanz einer positive Korrelation zwischen der Größe und der relativen Wachstumsrate. In der vorliegenden Arbeit konnte die relative Wachstumsrate nur für die Erntebäume untersucht werden, weil nur von diesen die Volumenzuwächse gemessen wurden (vgl. Abschnitt 2.8.1). Die relative Wachstumsrate wurde berechnet als prozentualer Anteil des mittleren Volumenzuwachs während der letzten 10 Jahre relativ zum aktuellen Stammvolumen unter Rinde.

#### 2.10.1.3 Räumliche Verteilungen (spacing)

Das räumliche Verteilungsmuster der Bäume wurde mit der nearest neighbour-Methode nach Clark und Evans (1954) analysiert. Diese Methode liefert ein Verteilungsmaß, das angibt, auf welche Weise und in welchem Maße die untersuchte Verteilung beliebiger Punkte auf einer Fläche von einer Zufallsverteilung abweicht. Es liegt eine Zufallsverteilung dann vor, wenn alle Einzelbäume mit gleicher Wahrscheinlichkeit an jedem beliebigen Ort der Fläche vorkommen können und wenn die Position eines Baumes nicht durch die Position eines anderen Baumes beeinflußt wird. Das verwendete Maß, der Aggregationsindex, errechnet sich aus den Distanzen der Bäume zu ihrem nächsten Nachbarn. Die Abmessung dieser Distanzen erfolgte im Feld mit Hilfe eines Maßbandes. Für zwei nah benachbarte Bäume, die sich selbst die nächsten Nachbarn sind, geht die Distanz doppelt in die Berechnung ein. Der Aggregationsindex nach Clark und Evans vergleicht die mittlere Distanz zwischen den Bäumen  $r_a$  mit einem theoretisch hergeleiteten, für eine Zufallsverteilung charakteristischen Abstand  $r_e$ . Das Verhältnis  $R = r_a/r_e$  (= Aggregationsindex) beschreibt dann die Abweichung der vorliegenden räumlichen Verteilung von einer Zufallsverteilung und kann Werte zwischen 0 (alle Individuuen auf einem Punkt) und 2,149 (gleichmäßiges hexagonales Muster) annehmen. R < 1 zeigt also eine geklumpte Verteilung an,  $R \cong 1$  eine Zufallsverteilung und R > 1 eine regelmäßige Verteilung. Die ursprünglich von Clark und Evans angegebene Formel für den theoretischen Abstand bei Zufallsverteilung lautet  $r_e = 1/(2\rho^{1/2})$ . Hier geht lediglich die Populationsdichte  $\rho = N/A$  ein, wobei N die Anzahl der Individuen und A [m<sup>2</sup>] die Untersuchungsfläche ist. Diese Formel wurde von Sinclair (1985) modifiziert, um die Verzerrung des Aggregationsindex nach Clark und Evans in Richtung Regelmäßigkeit auszugleichen. Diese Verzerrung entsteht durch den Randeffekt: Wenn die nächsten Nachbarn der randlichen Individuen außerhalb der Untersuchungsfläche liegen und deshalb nicht notiert werden, ergibt sich ein höheres  $r_a$ . Die Formel für  $r_e$  von Sinclair lautet mit L = Länge der Plotgrenze [m]:

$$r_e = 0.5 (A/N)^{1/2} + (0.051 + 0.041N^{-1/2})(L/N)$$

Um zu testen, ob die Abweichung von der Zufallsverteilung statistisch signifikant ist, wurde ein einseitiger *t*-Test angewandt. Der t-Wert wird berechnet nach der Formel  $t = (r_a - r_e) / s_{re}$ . Die Zahl der Freiheitsgrade für  $s_{re}$  ist unendlich. Damit ergeben sich die folgenden kritischen  $t_s$ -Werte für die verschiedenen Signifikanzniveaus:  $t_{0,05[\infty]} = 1,96 / t_{0,01[\infty]} = 2,576 / t_{0,001[\infty]} =$ 3,291. Sinclair gibt zur korrigierten Berechnung des Standartfehlers von  $r_e$  folgende Formeln an:

$$\sigma_{\rm re} = (1/N)^* (0.07A + 0.37^* L(A/N)^{1/2})^{1/2}$$

#### 2.10.2 Selbstausdünnungsverhalten

In der Phase der Selbstausdünnung, wenn die Mortalität der Individuen ausschließlich durch intraspezifische Konkurrenz verursacht wird, läßt sich in monotypischen Beständen der Zusammenhang zwischen der Populationsgröße (N) eines Bestandes und der Biomasse pro Individuum (m) über einen konstanten Exponenten b beschreiben:  $m = cN^b$ , wobei c ein ebenfalls konstanter Skalierungsfaktor ist (Yoda 1963). Diese Formulierung ist ungünstig (WELLER 1987), da m über N errechnet wird, indem die Bestandesbiomasse M durch die Individuenanzahl N dividiert wird und somit eine Autokorrelation vorliegt. Eine günstigere Formulierung wird mit der Größe M erreicht. Da m = M/N, ergibt sich über die Umrechnung  $M = cN^bN^I$  die neue Formel

$$M = cN^{b+1} = cN^{b'}$$
 (1).

Ein weiterer Grund, diese Formulierung zu wählen, liegt darin, daß die Angabe einer durchschnittlichen Biomasse pro Individuum die Tatsache verwischt, daß diese Größe in der Natur einer hohen Variabilität unterliegt. Die Logarithmierung der Potenzfunktion (1) ergibt eine Geradengleichung log  $M = (b+1)\log N + c$  mit c als y-Achsenabschnitt und (b+1) als Steigung der Geraden. Die Selbstausdünnungsdynamik wird graphisch üblicherweise in dieser Geradenform dargestellt. Die Parameter c und b werden durch Regressionsanalyse ermittelt, wobei die Steigung und der y-Achsenabschnitt der *Reduced Major Axis* Regression verwandt werden muß, weil auch der Prediktor N fehlerbehaftet und nicht unabhängig von M ist.

In früheren Publikationen wurde der empirisch ermittelte Exponent b = -3/2, bzw. b + 1 = -1/2als universelle Konstante angesehen, gültig für alle Pflanzenarten und Standorte (Westoby 1984). Dieser Auffassung wurde nach einer statistischen Überprüfung aller verfügbaren Datensätze von Weller (1987) widersprochen. Seitdem wird der Exponent b zunehmend als Variable aufgefaßt, die in Abhängigkeit von der artspezifischen Pflanzengeometrie variiert (White 1981; Osawa 1995) und über die entsprechenden Exponenten allometrischer Wachstumsfunktionen modelliert werden kann (Weller 1987b; Verwijst 1989; Osawa 1993). Die Interpretation der Daten im Lichte dieser Modelle wird im Abschnitt 4.2.2 weiter ausgeführt. Die Modellstruktur wird ebenfalls dort erläutert.

# 2.10.3 Feuerbedingte Schädigungen und Mortalität innerhalb der Populationen

Zur Untersuchung der Dynamik feuerbedingter Mortalität wurden Baumpopulationen unterschiedlichen Alters aufgesucht, die Spuren von datierbaren, nur kurz zurückliegenden Brandereignissen aufwiesen. Es sollten damit Aussagen darüber gemacht werden, (a) wie groß der Prozentsatz der durch das Feuer getöteten bzw. geschädigten Individuen ist und (b) welche Eigenschaften die Individuen hatten, die dem Feuer zum Opfer fielen. Zur Beantwortung dieser Fragen wurden Anzahl und BHD bzw. Höhe sowohl der überlebenden, der geschädigten als auch der getöteten Individuen ermittelt. So konnte der Einfluß feuerbedingter Mortalität anhand der Änderungen in den BHD- und Höhenverteilungen analysiert werden. Da keine kontrollierten experimentellen Feuer gelegt wurden, deren Art und Intensität bekannt wäre, handelt es sich bei dieser Untersuchung nur um eine Analyse von Fallbeispielen. Im einzelnen wurden folgende drei Situationen aufgesucht:

1. Das erste Fallbeispiel war ein im Mittel 235jähriger Bestand des Flechtentyps, der von einer kleinen Forststraße durchkreuzt wurde. Diese Straße hatte die Ausbreitung eines Oberflächenbrandes geringer Intensität gestoppt und somit den Bestand in einen gebrannten und einen nicht gebrannten Bereich geteilt. Der Einfluß dieser Feuers im Jahre 1990 auf die adulte 235jährige Population und eine 18jährige Verjüngung wurde untersucht.

- Drei 10 m \* 10 m große Plots einer fleckenartig verteilten 39jährigen Verjüngung des Flechtentyps wurden untersucht, die zwei Jahre vor der Untersuchung von einem Oberflächenfeuer getroffen worden sind.
- 3. Eine Untersuchung, in wieweit Feuer die Populationen differenziert, wurde in den Beständen 67<sub>lm</sub>, 138<sub>lm</sub>, 204<sub>lm</sub>, 215<sub>lh</sub> und 383<sub>lm</sub> der moderat gebrannten Chronosequenz durchgeführt. Hierfür machte man sich zunutze, daß alle diese Bestände im Jahre 1964 von einem großflächigen Feuer betroffen waren. Alle Bäume innerhalb dieser Bestände wurden daraufhin untersucht, ob äußerlich Feuernarben aus dem Jahre 1964 noch sichtbar waren. Anschließend wurden die BHD der toten Individuen, der 1964 geschädigten Individuen und derjenigen Individuen, die zur Zeit der Untersuchung keine Brandnarben aufwiesen, miteinander verglichen.

#### 2.10.4 Untersuchungen zur Regeneration

Bei den im folgenden beschriebenen Untersuchungen zur Regeneration handelt es sich im wesentlichen um Analysen räumlicher Verteilungsmuster unterschiedlicher Entwicklungsstadien von jungen Kiefern vom Keimlingsstadium bis zu einem Alter von etwa 40 Jahren. Insbesondere ging es um die Frage, warum in manchen Situationen Regeneration erfolgreich stattfindet, in anderen jedoch nicht. Das Augenmerk richtete sich dabei auf diejenigen Gebiete, die - wie in der Einleitung beschrieben - einen offenen parkartigen Charakter ausweisen oder sogar nahezu baumfrei sind, ohne daß zunächst edaphische oder geomorphologische Unterschiede zu den dichter bewaldeten Bereichen wahrnehmbar wären. Gerade in solchen offenen, oftmals von Gräsern und Flechten dominierten Gebieten war es von Interesse zu untersuchen, ob Kiefern-Regeneration an Sonderstandorten dennoch stattfindet. Aus der Beschaffenheit dieser Sonderstandorte sollten Rückschlüsse gezogen werden auf die abiotischen Faktoren die andernorts Regeneration verhindern. Die jungen Kiefern wurden falls nicht anders vermerkt der Höhe nach in folgende Größenklassen eingeteilt: a: 0-5 cm - b: 5-20 cm - c: 20-50 cm - d: 0,5-2 m; e: 2-4 m - f: 4-6 m - g: 6-8 m.

# 2.10.4.1 Beschreibung der Regenerationsflächen

Es wurden Untersuchungen zur Regeneration in drei Gebieten durchgeführt:

- Regenerationsfläche 1 (60°43,46'N / 89°08,88'O): Dieses Gebiet umfaßt die Fläche des Bestandes 28<sub>lu</sub>. Es handelte sich um eine dichte, gleichaltrige Regeneration, die nach einem Brandereignis im Jahr 1964 aufgekommen ist. Vereinzelt hatten dazwischen Individuen der adulten 204<sub>lm</sub>jährigen Population überlebt – je nach Schädigungsgrad mit unterschiedlicher Vitalität. Die Größe der untersuchten Fläche war 50 m \* 64 m.
- Regenerationfläche 2 (60°44,68'N / 89°26,32'O): Diese Regenerationsfläche erstreckte sich entlang eines Gradienten vom Rand eines moderat gebrannten Altbestandes hin zum Zentrum einer etwa 2 km<sup>2</sup> großen baumfreien Fläche. Randlich des 200jährigen Altbestandes schloß sich eine dichte 14jährige Verjüngung an (14<sub>lu</sub>). Diese verlief als etwa 200 m breites Band parallel zum Waldrand und ging zum Zentrum der Freifläche in eine sehr lichte ebenfalls 14jährige Verjüngung über (14<sub>lh</sub>), auf die eine grasdominierte (*Calamagrostis obtusata*) Fläche ohne Regeneration folgte. Die Kartierung dieses Gebietes, die Rekonstruktion der Brandgeschichte und die Ermittlung der Kohlenstoffund Stickstoffvorräte ist von Gernot Hardes im Rahmen seiner Diplomarbeit durchgeführt worden (Hardes 1999).
- Regenerationsfläche 3 (60.73439° N / 89.37726° E) Das Erscheinungsbild dieser offenen, parkartigen Fläche wurde von vereinzelt stehenden Altbäumen mit breiten, tiefausladenden Kronen geprägt, unter denen sich Zentren von Kiefernverjüngung befanden. Diese Untersuchungsfläche hatte eine Größe von 50 m \* 60 m.

# 2.10.4.2 Der Einfluß der Bodenbeckung

Der Boden in der Regenerationfläche 3 wurde in 2 Strata unterteilt: (1) Freiflächen und (2) Flächen innerhalb des Kronenbereiches der Altbäume. Der Anteil der Flächen unter den Baumkronen an der Gesamtfläche ließ sich aus den vermessenen Kronenprojektionen der Altbäume errechnen. Auf der viel größeren Freifläche wurde 100mal zufällig ein 40 x 40 cm großes Quadrat geworfen (= 16 m<sup>2</sup>). 18 Quadrate wurden auf der Fläche unter den Baumkronen zufällig plaziert (= 2,88 m<sup>2</sup>). Auf der Freifläche wurde in diesen Quadraten der prozentuale Deckungsanteil von Flechten einerseits und von freiem oder wenig bedecktem Mineralboden andererseits in Schritten von 10 % geschätzt (z. B. 60 % Flechten, 40 % Boden). Außerdem wurde die Anzahl der Keimlinge (getrennt nach den Größenklassen a und b) notiert, die jeweils in diesen beiden Flächeneinheiten vorkamen. Unter den Baumkronen gab es keinen frei liegenden Mineralboden, sondern eine etwa 2-4 cm dicke Humusschicht. Demgemäß wurde dort unterschieden zwischen Flechten und frei liegender Humusschicht. Die Keimlinge wurden in gleicher Weise notiert. Mit einem  $\chi^2$ -Test wurde dann getestet, ob die Keimlinge zufällig auf die Flächeneinheiten verteilt waren oder ob sie in einer Flächeneinheit bevorzugt auftraten.

# 2.10.4.3 Der Einfluß von liegendem Totholz auf die Abundanz von Jungbäumen

In der Regenerationsfläche 2 wurden zwei Strata getrennt untersucht: Die waldrandnahe dichte 14jährige Verjüngung (äußere Zone) und die gleichalte waldrandferne, weniger dichte Verjüngung (innere Zone), die im Kontakt stand zum baumfreien Zentrum. In jedem Stratum wurden fünf quadratische Plots mit einer Seitenlänge von 10 m zufällig ausgelegt. Zunächst wurde in jedem dieser Plots die Länge aller Toholzstücke ( $\Sigma L_t$ ) mit einem Durchmesser größer 5 cm gemessen. Durch Spraymarkierungen des Totholzes wurden Doppelmessungen vermieden. Danach wurde von sämtlichen vorhandenen Bäumen die Höhe gemessen und ihre Position im Verhältnis zum Totholz beschrieben. Es wurde notiert, ob die Bäume innerhalb eines Abstandes von weniger als 5 cm vom Totholz (Bereich 1) oder weiter entfernt als 5 cm von liegendem Totholz wuchsen (Bereich 2).

Ähnlich wie in Abschnitt 2.10.4.2 wurde dann mit einem  $\chi^2$ -Test überprüft, ob die vermessenen Bäume zufällig über die für die Verjüngung zur Verfügung stehende Plotfläche (A<sub>v</sub>) verteilt waren, oder ob Assoziationen zum Totholz bestanden, das heißt Bäume gehäuft im Bereich 1 auftraten. Dafür mußte zuerst die zur Verfügung stehende Fläche berechnet werden. Diese entspricht der Plotfläche (100 m<sup>2</sup>) abzüglich der Fläche, die von liegenden Stämmen bedeckt wird (A<sub>s</sub>). Der mittlere Durchmesser der liegenden Stämme wurde auf 0,1 m geschätzt. Dies multipliziert mit dem bekannten Wert für  $\Sigma L_t$  ergab die bedeckte Fläche ( $A_s = 0, 1^* \Sigma L_t$ ). Die Fläche des Bereiches 1 errechnet sich zu  $A_1 = 0,05^*2^* \Sigma L_t$ . Die Flächen  $A_s$  und  $A_1$  sind nach diesen Berechnungen also gleich groß. Die Fläche des Bereiches 2 errechnet sich nach  $A_2 = A_v$ -( $A_1$ + $A_s$ ), wobei davon ausgegangen wird, daß die Überschätzung der Flächengrößen, dadurch daß Überschneidungen nicht eingerechnet sind, nicht sehr groß ist.

# 2.10.4.4 Der Einfluß der Entfernung der potentiellen Samenquellen auf die Abundanz innerhalb der Regeneration

Auf der Regenerationsfläche 2 wurden entlang von zehn 220 m langen Transekten alle 20 m in einem 2 x 2 m großen Quadrat die Abundanz der Regeneration aufgetrennt nach den vorkommenden Höhenklassen a bis g bestimmt. Die Transekte begannen 20 m im Inneren des Altbestandes, der die Regenerationsfläche 2 nach außen begrenzte, und reichten dann bis 200 m weit in Richtung zum Zentrum der Freifläche in die Regeneration hinein.

Eine zweite Transektuntersuchung wurde im Zusammenhang mit der Plotfläche des Bestandes 26<sub>*lh*</sub> durchgeführt. Direkt in westlicher Richtung angrenzend an die 50 m \* 50 m große Untersuchungsfläche (unterteilt in 10 m \* 10 m Untereinheiten) befand sich eine isolierte Gruppe von Altbäumen. Vom Rand der Fläche 26<sub>*lh*</sub> ausgehend wurden ins Zentrum dieser Altbaumgruppe weitere drei mal drei aneinandergrenzende Untereinheiten der Fläche 10 m \* 10 m gelegt, so daß insgesamt drei 80 m lange Transekte mit der Flächenauflösung der Untereinheiten entstanden. Pro Untereinheit wurde die Abundanz der Bäume kleiner 20 cm bestimmt. Die Daten der drei Transekte wurden arithmetisch gemittelt.

Ein weiteres Fallbeispiel ergab sich durch die Tatsache, daß auf einer Waldinsel im Moor (Bor Island) im Jahre 1993 ein experimentelles Kronenfeuer gelegt worden war, das die einheitliche etwa 130jährige Kiefernpopulation auf der Insel bis auf wenige Reste zerstörte. Nur ein sehr kleiner Bereich (sog. Appendix, vgl. Abbildung 3-61) wurde vom Feuerexperiment ausgespart und war daher noch mit der Generation der 130jährigen Bäume bestockt, die als Samenquelle dienen konnten. Desweiteren kamen als potentielle Samenquellen vereinzelte Kiefern im umgebenden Moor vor. Quer über die Insel wurden in ungefährer Ost-West-Ausrichtung 6 Transekte gelegt, die den Ausmaßen der Insel entsprechend variable Längen hatten. Entlang dieser Transekte wurden alle 100 m 10 m \* 10 m große Plots nach Sämlingen ausgezählt. In den randlichen Bereichen war der Abstand zwischen diesen Plots nur 50 m. Die Ergebnisse dieser Aufnahme wurden dann kartographisch dargestellt.

# 2.10.4.5 Der Einfluß von Überhältern auf Größenverteilungen und räumliche Muster innerhalb von Regenerationen

Auf der Regenerationsfläche 1 wurden innerhalb des 50 m \* 64 m großen Plots 17 Transekte der Breite 1 m und der Länge 50 m in einem konstanten Abstand von 4 m positioniert. Für

jeden Quadratmeter der Transekte wurde notiert, ob Regeneration vorhanden war und falls das der Fall war, welcher Höhenklasse (0-0,5 m / 0,5-1 m / 1-2 m / 2-3 m usw. in Meterschritten) die Verjüngung zuzurechnen war. Kam mehr als ein Individuum pro Quadratmeter vor, so wurde die mittlere Höhe der Individuen einer Höhenklasse zugeordnet. Auf derselben Fläche wurden dann die Positionen der toten und lebenden Überhälter der heute 204jährigen Population vermessen. Bei den lebenden Überhältern wurde zwischen vitalen und geschädigten Individuen unterschieden. Unterscheidungskriterium war die abgeschätzte Benadelungsdichte und die Größe der Brandnarbe. Individuen mit einer Benadlungsdichte unter 60 % derjenigen eines gesunden Baumes und mit Brandnarben mit einer Breite von gößer als 10 cm wurden als geschädigt angesehen.

Um zu testen, ob Interaktionen zwischen den Überhältern und der Verjüngung bestehen, wurde eine spezielle *nearest-neigbour*-Analyse durchgeführt. Um 51 Überhälter herum (17 tote, 7 geschädigte und 27 vitale Überhälter) wurde in 8 gleich großen, nach Himmelsrichtungen orientierten Segmenten die Entfernung des Überhälters zum nächsten im Segment vorkommenden 28jährigen Jungbaum vermessen und dessen Zugehörigkeit zu einer der oben genannten Höhenklassen notiert. Es wurden nur Jungbäume in Betracht gezogen, die weniger als 4,5 m vom Überhälter entfernt waren, so daß es auch Segmente gab, in denen kein Jungbaum vermessen wurde.

In der Regenerationsfläche 2 wurde die Gruppierung von Jungwuchs um 23 Altbäume herum über ein Transektdesign untersucht. Die Transekte mit den Ausmaßen 10 m \* 2 m wurden so gelegt, daß sie von der Stammbasis aus jeweils 5 m nach Süden und 5 m nach Norden reichten. Als Länge des Transektes wurde 10 m gewählt, weil dann etwa die Hälfte der Transektquadrate überschirmt war und die andere Hälfte Freifläche darstellten. In jedem der Unterquadrate der Größe 1 m \* 1 m wurde die Anzahl der Bäume aufgetrennt nach den oben genannten Größenklassen bestimmt. Desweiteren wurde von jedem Überhälter, die Kronenprojektion in 8 Himmelsrichtungen, der BHD, die Gesamthöhe und die Höhe des Kronenansatzes gemessen. Für die Anwendung des  $\chi^2$ -Tests, der die Abweichungen von einer Zufallsverteilung testet, wurden drei Teilbereiche definiert: (1) Freifläche, die nicht überschirmt ist. (2)nördlicher Überschirmungsbereich und (3)südlicher Überschirmungsbereich. Die Größe der Bereiche wurde nach der jeweiligen Kronenprojektion bestimmt, wobei nur komplette 1 m\* 1 m Quadrate einem Teilbereich zugeordnet werden konnten. Für die Aufteilung wurde in normaler Weise auf- oder abgerundet. Einer nördlichen Überschirmung mit einem Kronenradius von 2,6 m wurden 2 \* 3 Quadrate in nördlicher Richtung zugeordnet.



Abbildung 2-6: Design der Transektuntersuchung in Regenerationsfläche 2 Figure 2-6: Design of transect study in regenerationa area 2.

# 2.11 Statistische Verfahren und verwendete Software

Folgende statistische Verfahren wurden mit Hilfe der Software SPSS 9.0.1<sup>©</sup> (1999) durchgeführt: Unabhängige und gepaarte *t*-Tests, einfache Varianzanalyse (ANOVA) mit ungeplantem multiplem Mittelwertvergleich nach Hochberg (GT2-Hochberg-Methode), Korrelation (zweiseitig), einfache lineare Regression, multiple Regressionsanalyse, Kovarianzanalyse (ANCOVA), Kolmogorov-Smirnoff-Tests auf Abweichungen von der Normalverteilung,  $\chi^2$ -Tests. Signifikanztests sind falls nicht anders angegeben zweiseitig. Ebenso wurden die statistischen Kenngrößen Schiefe und deren Standardfehler, sowie Varianzkoeffizienten mit SPSS 9.0.1<sup>©</sup> errechnet.

Für die Parameterbestimmung in linearen Regressionsmodellen wurden die Steigungen und *y*-Achsenabschnitte der *Reduced Major Axis* Regression verwandt (Erläuterung siehe Abschnitt 2.6.3). Für die Durchführung multipler Steigungsvergleiche innerhalb der Regressionsanalyse wurde eine Routine in dem Tabellenkalkulationsprogramm Excel<sup>®</sup> programmiert (nach Sokal und Rohlf 1995, S. 495). Erläuterungen zu statistischen Vergleichen der Schiefe und der Aggregationsindices nach Clark und Evans (1954) finden sich in den Abschnitten 2.10.1.1 und 2.10.1.3.

Generell ist bei allen durchgeführten Tests das Signifikanzniveau mit  $\alpha = 0,05$  festgelegt. Sofern nicht anders angegeben folgt einem Plus-Minus-Zeichen (±) immer die Standardabweichung. Freiheitsgrade werden in eckigen Klammern angegeben. Die Ergebnisse der ANOVA werden in Grafiken und Tabellen durch die Indizierung von "homogenen Untergruppen" präsentiert. Dies sind diejenigen Populationen, für die sich mit einem ungeplanten multiplen Mittelwertsvergleich auf dem Signifikanzniveau  $\alpha = 0,05$  keine statistisch signifikanten Unterschiede ergaben und die infolgedessen mit gleichen Buchstaben gekennzeichnet wurden. Nicht normalverteilte Datensätze wurden mit einer Logarithmus-Transformation normalisiert.

# 3 Ergebnisse

#### 3.1 Charakterisierung der Chronosequenzen

#### 3.1.1 Charakterisierung der Chronosequenzen anhand von Inventurergebnissen

Der zeitliche Verlauf des Höhenwachstums gilt als wichtiger Indikator für die Standortgüte und dient in der Forstwissenschaft dazu, Produktivitätsklassen zu charakterisieren (Mitscherlich 1970). Auf die Problematik der Höhenbonitierung in natürlichen Waldökosystemen wurde in Abschnitt 2.3 hingewiesen. Der Verlauf der Bestandesmittelhöhen entlang der vier Chronosequenzen in Abbildung 3-1 illustriert die Standortunterschiede zwischen den Beständen des Flechten- und des Vacciniumtyps. Unterschiede zwischen den drei Chronosequenzen des Flechtentyps ließen sich anhand der Mittelhöhen nicht erkennen, obwohl die Bestände je nach Feuereinfluß in ihrer Struktur sehr verschieden waren (vgl. Abbildung 3-4). Die größeren Schwankungen bei den stark gebrannten Beständen lagen begründet in dem Vorhandensein von jüngeren bzw. älteren Kohorten (siehe Altersspanne in Tabelle 2-1). Während die Mittelhöhenkurve der Flechtenbestände nach 150 Jahren bei etwa 16 m stark abflachte und in den weiteren 200 Jahren der Bestandesentwicklung lediglich auf 17 m anstieg, erreichten die Bestände des Vacciniumtypes nach 266 Jahren eine mittlere Höhe von 23 m.

Der individuelle Verlauf des historischen Höhenwachstums der Erntebäume ist in Abbildung 3-2 dargestellt. Im Vergleich mit den Höhenbonitätsfächern nach Wiedemann (1951) entwicklten sich die Einzelbäume der Bestände des Flechtentyps im Übergangsbereich zwischen den Höhenbonitätsklassen IV und V. Die Bäume des Bestandes  $12_{vu}$  lagen dagegen im Fächer der höheren Bonität III und diejenigen des Bestandes  $95_{vm}$  befanden sich im Übergangsbereich zwischen den Bonitätsklassen IV und III. Grundsätzlich erstreckte sich die Phase des maximalen Höhenwachstums zwischen den Bestandesaltern 30 und 50 Jahre. Danach nahm die Höhenkurve etwa ab einem Bestandesalter von 60 bis 70 Jahren einen flacheren Verlauf.



Abbildung 3-1: Zeitlicher Verlauf der mittleren Bestandeshöhen entlang der vier Chronosequenzen. Trendlinien für die nicht gebrannte Chronosequenz (gepunktet) und für die moderat gebrannte Chronosequenzen (gestrichelt) des Flechtentyps sind als zum Vergleich manuell eingezeichnet worden. Dargestellt sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung.

Figure 3-1: Temporal course of height growth along the four chronosequences. The trend lines are manually added. Error bars represent standard deviation; x = stand age [years]; y = average height of trees [m].

Während die Dynamik der mittleren Bestandeshöhen keine Unterschiede zwischen den Chronosequenzen mit unterschiedlichen Feuerregimen abbildete, wurde bei der Betrachtung des individuellen Höhenwachstums der Erntebäume der Feuereinfluß sichtbar. Zunächst ließ sich eine Reduktionen des Höhenwachstums durch Feuerschädigung erkennen. Dies wurde besonders deutlich anhand der Höhenkurven der Bestände  $26_{lh}$ ,  $53_{vm}$  und  $215_{lh}$  (Abbildung 3-2). Alle drei Bestände waren sehr früh in ihrer Bestandesentwicklungen von Oberflächenfeuern getroffen geworden ( $26_{lh}$  und  $53_{vm}$  im Alter von 18 Jahren,  $215_{lh}$  nach 29 Jahren) und zeigten demgemäß in der Folge reduzierte Raten des Höhenwachstums. Die Höhenkurve des Bestandes  $53_{vm}$  lag aus diesem Grunde anfänglich im Fächer der



Abbildung 3-2: Aus der Stammanalyse rekonstruierter Verlauf der historischen Höhenzuwächse der Erntebäume. Dargestellt sind Mittelwerte ± Standardfehler aus jeweils 5 bis 8 Erntebäumen (Anzahl der Erntebäume siehe auch Tabelle 3-2). Gleichzeitig sind die Grenzen der Höhenbonitätsfächer nach Wiedemann (1951) dargestellt (Bonitäten VII bis III).

Figure 3-2: Height growth patterns as derived from stem analysis of the sample trees. Error bars represent standard errors from 5 to 8 sample trees [exact number of trees can be read in Tabelle 3-2]. Height growth isolines of site classes VII to III according to Wiedemann (1951); x = stand age [years]; y = tree height [m].

Bonitätsklasse V, verzeichnete dann aber ab einem Bestandesalter von 30 Jahren einen sehr steilen Anstieg und durchkreuzte innerhalb der folgenden 20 Jahre anderthalb Bonitäten. Insbesondere während der Altersphase (Abbildung 3-2 unten) zeigten die Erntebäume des sehr dichten, nicht gebrannten Bestandes  $95_{lu}$  ein deutlich stärkeres Höhenwachstum als diejenigen der weniger dichten moderat gebrannten Bestände  $200_{lm}$  und  $204_{lm}$  und diese

wiederum zeigten ein stärkeres Höhenwachstum als die Erntebäume des sehr offenen, stark gebrannten Bestand 215<sub>*lh*</sub>. Auffällig niedrig verläuft die Höhenkurve des Bestandes 383<sub>*lm*</sub>. Während der Jugendphase zeigten die Erntebäume ein Wuchsverhalten entsprechend der Bonität VI. Im Laufe der Bestandesentwicklung ab dem Alter von 150 Jahren wechselte der Bestand in die nächst höhere Bonität V. Dieser Trend könnte mit klimatischen Veränderungen während der letzten Jahrhunderte zusammenhängen. Ein sehr ähnliches Bild für den Bestand 383<sub>*lm*</sub> ergab sich auch beim Studium der Volumenzuwächse (Abbildung 3-37).

Das umgekehrte Bild ergab sich für die Dynamik des mittleren Brusthöhendurchmessers der Bestände, die mit Ausnahme der moderat gebrannten Bestände einen linearen Verlauf aufwies (Abbildung 3-3). Unterschiede zwischen Standortgüteklassen (Flechtenversus Vacciniumtyp) bestanden nicht, wohl aber zwischen den drei Chronosequenzen der Flechtenbestände. Während der ersten 100 Jahre lagen die mittleren BHD



Abbildung 3-3: Zeitlicher Verlauf des mittleren Brusthöhendurchmessers der Bestände entlang der vier Chronosequenzen. Trendlinien für die nicht gebrannte Chronosequenz (gepunktet) und für die moderat gebrannte Chronosequenzen (gestrichelt) des Flechtentyps sind als zum Vergleich manuell eingezeichnet worden. Dargestellt sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung.

Figure 3-3: Temporal course of diameter growth along the four chronosequences. The trend lines are manually added. Error bars represent standard deviations; x = stand age [years]; y = diameter at breast height [m].

der nicht gebrannten Sequenz deutlich unterhalb derjenigen der moderat und stark gebrannten. Besonders bei den älteren Beständen wurde dann auch eine Differenzierung zwischen den moderat und stark gebrannten Beständen sichtbar. Die BHD der Bestände der stark gebrannten Sequenz lagen zum Teil 30 % höher als die der moderat gebrannten Bestände. Die Differenz zwischen den mittleren BHD der ältesten Bestände beider Sequenzen beträgt etwa 10 cm.

Diese Unterschiede in der Dynamik des Dickenwachstums gehen höchstwahrscheinlich auf die Unterschiede in der Bestandesstruktur zurück. In Abbildung 3-4A ist die Dynamik der Bestandesdichte der Chronosequenzen dargestellt. Es wurde hierfür eine logarithmische Darstellung gewählt, um Unterschiede bei Beständen geringer Dichte sichtbar zu machen. Die Bestände der nicht gebrannten Sequenz wiesen die höchsten Dichten auf. Dies wird besonders klar im Vergleich der Bestände 95<sub>*lu*</sub> und 67<sub>*lm*</sub>. Obgleich 28 Jahre älter, übertraf die Dichte des nicht gebrannten Bestandes 95<sub>*lu*</sub> diejenige des moderat gebrannten Bestandes 67<sub>*lm*</sub> (0,39 Ind. m<sup>-2</sup> versus 0,22 Ind. m<sup>-2</sup>) um fast das Doppelte. Die Dichten der stark gebrannten Bestände wiederum sind deutlich geringer als die der moderat gebrannten. Größerer Standraum ermöglicht den Bäumen in den stark gebrannten Beständen ein intensiveres Dickenwachstum. Die Dichtedynamik der Vacciniumbestände ist vergleichbar mit derjenigen der moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps.



Abbildung 3-4: Wichtige Parameter der Bestandesstruktur: (A) Bestandesdichte logarithmisch aufgetragen; (B) Grundfläche; (C) Blattflächenindex (LAI) und (D) Kronenprojektion auf die Bestandesebene, was der Summe der individuellen Kronenprojektionen aller Plotbäume im Verhältnis zur Plotfläche in [%] entspricht.

Figure 3-4: Important parameters of stand structure: (A) stand density [individuals per m<sup>2</sup>], (B) basal area [m<sup>2</sup>\*ha<sup>-1</sup>], (C) leaf area index (LAI) [m<sup>2</sup>\*m<sup>-2</sup>], and (D) stand level crown projection, as sum of tree crown projections in relation to plot area as percentage [%]; x = stand age [years].

Die Grundfläche, als Summe der Stamm-Querschnittsflächen bei 1,3 m pro Hektar, stieg innerhalb der nicht und moderat gebrannten Chronosequenzen während der ersten 70 Jahre zunächst rapide an mit einer Rate von etwa 0,4 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> a<sup>-1</sup> (Abbildung 3-4B). Während sich dieser lineare Anstieg jedoch bei der nicht gebrannten Sequenz bis zu einem Wert von 40 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> (Bestand 95<sub>*lu*</sub>) fortsetzte, hatte die moderat gebrannte Sequenz nach 67<sub>*lm*</sub> Jahren schon ein Plateau bei Werten um 31 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> erreicht. Die Grundflächen der Anfangs- und Endpunkte der Chronosequenz des Vacciniumtyps lagen deutlich höher als bei gleichaltrigen Beständen des Flechtentyps, wohingegen die Grundfläche des Bestandes  $95_{vm}$  mit 32 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> deren Niveau nicht überstieg. Die geringen und gleichzeitig variablen Bestandesdichten der stark gebrannten Bestände des Flechtentyps hatten entsprechend geringe Grundflächen zur Folge, die in einem weiten Bereich von Werten zwischen 5 und 25 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup> lagen.

Die Kronendach-Parameter Blattflächenindex (LAI) und Kronenprojektion zeigten ebenfalls geringe Unterschiede zwischen den Altern, dagegen große Unterschiede zwischen den Chronosequenzen. Der LAI der nicht und moderat gebrannten Bestände war gleich und blieb unabhängig vom Bestandesalter konstant bei Werten zwischen 1,2 und 1,6 (Abbildung 3-4C). Lediglich bei den beiden Beständen  $67_{lm}$  und  $95_{lu}$  wurden höhere LAI um 1,9 gemessen. Die Blattflächenindizes der älteren Vacciniumtyp-Bestände lagen deutlich über diesem Niveau ( $95_{vm}$ : 2,3 und  $266_{vm}$ : 2,4), diejenigen der stark gebrannten Bestände des Flechtentyps zum großen Teil deutlich darunter. Nur die Bestände 235<sub>lh</sub> und 321<sub>lh</sub> wiesen trotz geringerer Bestandesdichten Blattflächenindices von über 1,2 auf. Dies deutet darauf hin, daß lichte Bestände bezüglich des LAI bis zu einem gewissen Grade mit verstärkter Ausbildung der Krone die geringen Dichten kompensieren können.

Nur die Bestände des Vacciniumtyps erreichten mehr als 100% ige Kronendeckung (Abbildung 3-4D). Die hohe Kronendeckung von 230 % in Bestand  $12_{vu}$  resultiert aus dem Ineinandergreifen der noch nicht in sich geschlossenen Kronen der jungen Bäume. Die nicht gebrannten erreichten nach etwa 30 Jahren eine konstante Kronendeckung von 70 %, die moderat gebrannten lediglich eine sehr konstante Deckung von 60 %. Wieder lagen die stark gebrannten Bestände bis auf zwei (215<sub>*lh*</sub> und 321<sub>*lh*</sub>) deutlich unter diesen Niveau.

# 3.1.2 Charakterisierung der Standorte anhand der Bodenvegetation

Die Ergebnisse der Vegetationskartierung (Tabelle 3-1) lassen eine Differenzierung der Bestände nach der Bodenbedeckung auf vier Ebenen erkennen (aufgelistet nach abnehmender Ausprägung): 1. Unterschiede zwischen den ausgewählten Vegetationstypen (Flechtenversus Vacciniumtyp), 2. einen Alterstrend innerhalb der Chronosequenzen, 3. lokale Besonderheiten einzelner Bestände und 4. Unterschiede zwischen Feuerregimen innerhalb der Flechtenbestände.

Bestand:	n	Ę		. 2	щ	, m	) <sub>m</sub>	4m	3 <sub>Im</sub>	-fi	्म	, E	5 <sub>lh</sub>	4 <sub>lh</sub>	л	mv	шл	0 vm
	7	14	28	95	67	136	20(	202	38:	14	26	48	21:	24	12	53	95	266
	Flechtentyp				Flechtentyp				Flechtentyp				Vacciniumtyp					
	nicht gebrannt			moderat gebrannt				stark gebrannt				mod. gebrannt						
MINERALBODEN	65	7								22	29	3			Į			1
Polytrichum piliferum HEDW.	11	63								77	21	4						
Calamagrostis obtusata TRIN.	<1	23						<1	<1	52	12					<1		<1
Carex pediformis C. A. MEY.		2	<1							<1	<1	•						
Chamaenerion ang. (L.) HOLUB.	3	1													<1			
Betula pubescens EHRH.		<1								7					<1	<1		
Polygonum sp.		<1								2		<1						
Arctostaphylos alpina (L.) SPRENG.										1	<1	1						
Polytrichum juniperinum HEDW.	5		19	<1	1	4	1	8	6				5	5	Ĩ			<1
STREUAUFLAGE	21	7	39	26	55	62	12	57	44	8	21	36	51	32			9	61
Cladonia spp.*		6	42	70	38	24	71	32	43	1	30	54	39	61	<1		1	12
Dicranum undulatum WEB. & MOHR				<1	<1	<1	<1	2	<1				<1				2	5
TOTHOLZ	3	9	5		4	2		<1	<1	•			1	1	-			
Pinus sylvestris L. (juv.)	<1					<1		<1	<1	2		<1	1	<1				1
Cetraria islandica (L.) ACH.				2			1											
Diphasium complanatum				3														
Pinus cembra ssp. sibirica		<1		<1											<1			
Pleurozium schreberi (BRID.) MITT.			<1	<1		3	10	2	<1						30	100	92	11
Vaccinium vitis-idea L.					<1	3	2		3				2	1	6	34	34	7
Vaccinium myrtillis L.						<1	2		1					<1	10	6	11	<1
Carex cf brizoides L.															40			
Polytrichum formosum HEDW.															30	<1		
Ledum palustre L.						1										24		1
Vaccinium uliginosum L.																19		
Empetrum nigrum L.																6		
Equisetum sylvaticum L.															<1	<1		
Rosa acicularis LINDL.															<1	<1		
Sorbus sibirica HEDL.															<1	<1		
Populus tremula L.															<1	<1		<1
Solidago virgaurea L.															<1			
Maianthemum bifolium (L.) SCHMIDT															1			
Peltigera aphtosa (L.) WILLD.																		<1
Abies sibirica															1			

Tabelle 3-1: Deckung der Bodenvegetation und andere Deckungstypen in Prozent. Umrahmt sind Artengruppen, die für die jeweilige Chronosequenz bzw. Altersstufe charakteristisch sind.\*Folgende Arten der Gattung Cladonia sind bestimmt worden (Martin Backor, pers. Mitt.): C. stellaris (OPIZ) POUZAR et VEZDA, C. mitis SANDST., C. tenuis (FLK.) HARM., C. portentosa (DUFOUR) COEM., C. rangiferina (L.) WEB., C. turgida HOFFM., C. unicialis (L.) WEB., C. subsquamosa (NYL.) VAIN., C. phyllophora HOFFM., C. acuminata (ACH.) NORRL., C. cariosa (ACH.) SPRENG., C. deformis (L.) HOFFM., C. coccifera (L.) WILLD., C. squamosa HOFFM., C. macrophylla (SCHAER.) STENH.

Table 3-1: Percentage cover of understory vegetation, soil and litter types. Characteristic species groups are framed in boxes. The following lichen species of the genus Cladonia have been determined (Martin Backor, pers. com.): C. stellaris (OPIZ) POUZAR et VEZDA, C. mitis SANDST., C. tenuis (FLK.) HARM., C. portentosa (DUFOUR) COEM., C. rangiferina (L.) WEB., C. turgida HOFFM., C. unicialis (L.) WEB., C. subsquamosa (NYL.) VAIN., C. phyllophora HOFFM., C. acuminata (ACH.) NORRL., C. cariosa (ACH.) SPRENG., C. deformis (L.) HOFFM., C. coccifera (L.) WILLD., C. squamosa HOFFM., C. macrophylla (SCHAER.) STENH; first colums: species, following columns: stands.

Zunächst wurden die floristischen Unterschiede zwischen den Chronosequenzen des .Flechten- und des Vacciniumtyps deutlich. Dies ist nicht verwunderlich, da die Zugehörigkeit der Bestände zu einer der beiden Vegetationstypen auch ein Auswahlkriterium war. Während der Boden vor allem in den älteren Beständen des Flechtentyps zu etwa 90 % entweder von Nadelstreu oder Flechten bedeckt war, so waren in den Beständen des Vacciniumtyps zu einem ähnlich hohen Prozentsatz das Moos Pleurozium schreberi und die Zwergsträucher Vaccinium myrtillus und V. vitis-idea an der Deckung beteiligt. Nur im ältesten Bestand 266vm des Vacciniumtyps, der unmittelbar an den Bestand 95<sub>vm</sub> anschließt, erreichte die Streuauflage wieder eine Deckung von 61 % und es traten auch wieder Flechten auf (12 %). Der Bestand 266<sub>vm</sub> wurde dadurch den Beständen des Flechtentyps wieder ähnlicher, ist jedoch durch das stärkere Vorkommen von Pleurozium schreberi, Vaccinium vitis-idea und Dicranum undulatum von diesen verschieden. Auch innerhalb der Vegetationstypen und innerhalb der einzelnen Chronosequenzen bestanden Unterschiede in der Bodenvegetation. Am deutlichsten war der Alterstrend innerhalb der Flechtenbestände. Junge Bestände, die auf einer frischen Brandfläche regenerierten, wiesen noch viel freie Mineralbodenfläche aber kaum Streu auf. Das Pioniermoos Polytrichum piliferum erreichte schon nach 2 Jahren Deckungsgrade um die 10 % und nach weiteren 10 Jahren (Bestände 14<sub>lu</sub> und 14<sub>lh</sub>) bis zu 77 %. Die Flechtendecke war noch wenig ausgeprägt, was damit zusammenhing, daß die Flechtenpolster erst sehr geringe Durchmesser erlangt hatten. So war beispielsweise in einem 13jährigen Bestand (nicht Teil dieser Arbeit) der Median der Durchmesser der Flechtenthalli entlang der Transekte nur 4,0 cm mit einem Maximum bei 24 cm, im Bestand 215<sub>lh</sub> dagegen 11,0 cm mit einem Maximum bei 97 cm. Weiterhin kamen in jungen Beständen typische Arten der Offenflächen vor wie Carex pediformis, Betula pubescens, eine Art der Gattung Polygonum und Arctostaphylos alpina. Im Anfangsstadium nicht vertreten waren die Moose Pleurozium schreberi und Dicranum undulatum. Die Unterschiede zwischen den stark gebrannten Beständen einerseits und den nicht bis moderat gebrannten Beständen andererseits waren wenig ausgeprägt aber vorhanden. Während der frühen Phase der Sukzession fällt auf, daß in den Beständen 14<sub>lh</sub> und 26<sub>lh</sub> anders als in den Beständen 14<sub>lu</sub> und 28<sub>lu</sub> der Anteil an Clamagrostis obtusata und Polytrichum piliferum höher ist und der an Totholz geringer. Die älteren Bestände unterschieden sich vor allem im Hinblick auf die Artengruppe Pleurozium schreberi, Vaccinium vitis-idea und V. myrtillus, die eigentlich für den Vacciniumtyp charakteristisch war. Pleurozium schreberi kam in den stark gebrannten Beständen überhaupt nicht vor und die Vaccinium-Arten waren im Vergleich schwächer vertreten.

Einzelne Bestände wichen in ihrer Artenkombination von dem für den Vegetationstyp und die Altersklasse typischen Muster ab. Innerhalb der Flechtenbestände sind hier die räumlich nah beieinander gelegenen Bestände 95<sub>*lu*</sub> und 200<sub>*lm*</sub> zu nennen. Diese hatten eine deutlich höhere Flechtendeckung von 70 % verglichen mit Werten zwischen 30 und 40 % bei den übrigen Beständen. *Cladonia stellaris* (OPIZ) ist in den beiden Beständen die häufigste Flechtenart (etwa 60 % Deckung). Diese Rentierflechtenart bevorzugt hohe Luftfeuchtigkeit und kommt in den anderen Beständen des Flechtentyps nicht vor. In Bestand 200<sub>*lm*</sub> war außerdem die Artengruppe des Vacciniumtyps (*Pleurozium schreberi* 10 %, *Vaccinium vitis-idea* 7 % und *V. myrtillus* 2 %) fast in ähnlicher Weise entwickelt wie in Bestand 266<sub>*vm*</sub>. In Bestand 95<sub>*lu*</sub> trat als Besonderheit noch der Flachbärlapp *Diphasium complanatum* auf. Innerhalb der Bestände des Vacciniumtyps nimmt der Bestand 53<sub>*vm*</sub> eine Sonderstellung ein. Die starke Deckung der Arten *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum* und *Empetrum nigrum* zeigen eine Vermoorung und starken Grundwassereinfluß an.

# 3.1.3 Charakterisierung der Chronosequenzen anhand der Branddatierungen und der Landschaftsanalyse

Die nachträgliche Analyse der Brandhistorie ergab deutliche und bisweilen statistisch signifikante Unterschiede zwischen den *a-priori* im Feld als nicht gebrannt, moderat gebrannt und stark gebrannt klassifizierten Beständen des Flechtentyps. So war das durchschnittliche bestandesinterne mittlere Feuerintervall (MFI) der stark gebrannten Bestände mit 25,1  $\pm$  9,9 Jahren signifikant niedriger ( $P_{[6,7]} = 0,039$ ) als dasjenige der moderat gebrannten Sequenz (43,2  $\pm$  17,5 Jahre). Ebenso gab es innerhalb der stark gebrannten Bestände auch eine nicht signifikante Tendenz zu kürzeren Zeiten des besonders wichtigen ersten Feuerintervalls (*IFI* = engl. *initial fire interval*). Dies dauerte 27,5  $\pm$  9,1 Jahre gegenüber 42,0  $\pm$  25,5 Jahre in den moderat gebrannten Beständen. Auf diesen Unterschied im IFI wies auch die Tatsache, daß der Anteil toter stehender Bäume in den stark gebrannten (18,0  $\pm$  10,4 %). Dies kann dahingehend interpretiert werden, daß intensive Mortalität zu einem frühen Zeitpunkt weniger Individuen übrig läßt, aus denen sich später kontinuierlich ein intermediärer Pool an stehendem Totholz rekrutieren könnte. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß im MFI und IFI durchaus Unterschiede innerhalb der Populationen bestehen. Anhand der

Mittelwerte für MFI und IFI konnte die Chronosequenz des Vacciniumtyps als moderat gestört eingeordnet werden.

Vor dem Hintergrund dieser Feuerfrequenz-Daten wird die besondere Situation in den nicht gebrannten Beständen  $54_{lu}$  und  $95_{lu}$  deutlich. Einfache Modelle zur Analyse von Feuerfrequenzen betrachten Feuer in der Regel als unabhängige Ereignisse. Das bedeutet, daß Poisson-Prozeß die Feuerfrequenz als modelliert werden kann. wonach die Wahrscheinlichkeit eines Feuerereignisses exponentiell mit der Zeit nach dem letzten Brand zunimmt. Die Wahrscheinlichkeit  $P_{-f}$ , daß ein Bestand nach einem Feuerereignis nicht noch einmal brennt ist dann  $P_{-f}(t) = 1 - e^{-\xi t}$ . Der Koeffizient  $\xi$  ist die typische Ereignisfrequenz, in unserem Fall also der Kehrwert des landschaftstypischen Feuerintervalls. Wenn wir von einem landschaftstypischen Feuerintervall von 23 Jahren ausgehen (Goldammer und Sannikov 1996), das weitgehend vom Allgemeinklima und vom Vegetationstyp bestimmt ist, dann ist  $\xi = 0.043$ . Daraus läßt sich errechnen, daß die Wahrscheinlichkeit für einen Bestand unter dem landschaftstypischen Feuerklima 54 Jahre nicht zu brennen 9,6 % und 95 Jahre nicht zu brennen nur 1,6 % ist.

Aus dem Gesagten kann gefolgert werden, daß es sich bei der Brandgeschichte der Bestände  $54_{lu}$  und  $95_{lu}$  entweder tatsächlich um extrem seltene Ereignisse handelt, oder daß für den speziellen Standort die landschaftstypische Feuerfrequenz nicht gilt. Man kann die obige Berechnung auch als Test für die Nullhypothese H<sub>0</sub> = "Die Feuerfrequenz der Bestände  $54_{lu}$  und  $95_{lu}$  unterscheidet sich nicht von der landschaftstypischen Frequenz" auffassen. Für den Bestand  $95_{lu}$  läßt sich diese H<sub>0</sub> ablehnen (*P* = 0,016 < 0,05). Dies und die deutlichen Unterschiede in den mittleren und anfänglichen Feuerintervallen deuteten darauf hin, daß die Feuerfrequenz lokale Unterschiede aufweist.

Bestand	Anzahl brand- datierter	Anzahl der datierten	Bestandes- internes Mittleres	Erstes Feuerinterval (IFI)	Anteil stehender toter	Fragmen- tationsindex (F)		
	Bäume	Feuer	Feuerinterval		Bäume			
	r#1	r#1	(MFI)	[Johno]	F0/ 1			
Flooptont	[#]	[#]	[Jaiire]	[Janre]	[70]	•		
14.	yp – ment 3 5		inge Destanue)	> 14	0	18		
28.	8	0	-	> 14	7.8	4,0		
$\frac{20}{u}$	5	0		> 20	1	19		
$J1_{lu}$	5	0		2 51	1	1,7		
Flechtent	vn – nicht	gebrannt (äl	tere Bestände)					
5414	1	0	-	> 54	0	18.6		
95 <sub>11</sub>	5	0	-	> 95	13,8	33,3		
		MW			6,9	25,9		
		Stabw			-	-		
Flechtent	yp – modei	rat gebrannt						
$67_{lm}$	8	1	33,5	36	1,5	27,5		
$130_{lm}$	7	1	65,0	93	17,0	5,9		
$138_{lm}$	12	8	15,3	32	25,4	6,1		
$200_{lm}$	9	3	51,0	25	11,1	2,7		
$204_{lm}$	5	3	40,8	27	30,1	10,4		
$383_{lm}$	5	6	54,7	39	22,6	30,5		
		MW	43,2	42,0	18,0	13,9		
		Stabw	17,5	25,5	10,4	12,0		
Flachtant	vn stark	achronnt						
26 <sub>11</sub>	5 - 5 - 5 - 5		16	16	0	35		
$\frac{20_{ln}}{48_{ln}}$	5	5	87	26	17	0,5		
215	5	6	30.7	20	3.4	0,8		
235 <sub>1h</sub>	1	8	26.1	28	1.3	0.4		
238 <sub>1h</sub>	1	9	23.8	22	5,8	0,2		
$244_{lh}$	5	6	34,9	31	20,9	11.8		
$321_{lh}$	1	8	35,7	45	0	3,1		
		MW	25,1	27,5	2,9	4,7		
		Stabw	9,9	9,1	4,1	7,4		
<b>X</b> 7		I	4					
v acciniui	11 moc 5	ierat gebran	nı	> 12	2	27		
$1 \angle_{vu}$	5	1	- 26.5	> 12 18	$\tilde{02}$	3,1 2,1		
$05_{vm}$	5 5	2	20,3	10	0,2	3,4 75		
270	2	∠ 3	67.5	67	14,5	7,5 9.1		
210 <sub>vm</sub>	4	MW	41 Q	33 7	<b>6</b> 9	<sup>9,1</sup> 68		
		Stabw	22,3	28,9	6,9	2,8		

Tabelle 3-2: Feuerregime der Bestände charakterisiert durch das bestandesinterne mittlere Feuerintervall *MFI* (= Bestandesalter geteilt durch die Anzahl der Feuer) und durch die Länge des ersten Feuerintervalls *IFI*. Der Anteil toter Bäume an der Bestandesdichte lebender Bäume ist als Indikator für das durchschnittliche Mortalitätsregime angegeben. Der Fragmentationsindex *F* ist ein Maß für die Verzahnung der Bestandesfläche mit Feuchtgebieten. Je höher der Index, desto stärker ist die Verzahnung und umso geschützter ist der Bestand gegen Feuer. MW = Mittelwert, Stabw = Standardabweichung.

Table 3-2: Characterisation of fire regimes; colums: number of dated trees; number of dated fires per stand; stand internal mean fire interval *MFI* [years] (= stand age divided by number of recorded fires); length of initial fire interval *IFI* [years]; The percentage of dead standing trees in relation to stand density of living trees as indicator of average mortality regime; fragmentation index *F* characterising the degree of fire protection by adjacent wetlands. High indices indicate high protection by wetlands against fire. MW = average, Stabw = standard deviation.

Der mittlere Fragmentationsindex F, der die Intensität der Verzahnung der Bestandesfläche mit umgebenden Feuchtgebieten beschreibt und somit ein Maß für den Schutz gegen Feuer darstellt, nahm den höchsten Wert (25,9) in den ungebrannten alten Beständen 54lu und 95lu an. Die nicht gebrannten jungen Bestände wurden nicht in die Berechnung einbezogen, weil diese aufgrund ihres geringen Alters noch nicht einem generellen Störungstyp zugeordnet werden konnten. Die moderat gebrannten Bestände einen niedrigeren hatten Fragmentationsindex von  $13.9 \pm 12.0$ , der jedoch signifikant höher war als derjenige der stark gebrannten  $(4,7 \pm 7,4; P[6,7] = 0,012;$  Werte logarithmus-transformiert). Es ergab sich eine signifikant negative Korrelation zwischen den logarithmus-transformierten Werten des Fragmentationsindex F und der Feuerfrequenz = 1/MFI aller Bestände (r = 0.539; P = 0.026; Abbildung 3-5). Diese Ergebnisse legen nahe, daß die Fragmentierung der Waldlandschaft durch Moore und Flußauen lokal geringere Feuerfrequenzen entstehen läßt, als diese für das Landschaftsmittel zu erwarten wären.



Abbildung 3-5: Korrelation der logarithmus-transformierten Werte für den Fragmentationsindex F und für die Feuerfrequenz = 1/MFI für alle Bestände.

Figure 3-5: Correlation of log-transformed fragmentation index F and fire frequency (= 1/MFI) for all stands;  $x = \text{logarithm of Fragmentation index [dimensionless]}; y = \text{logarithm fire frequency as one over <math>MFI$  [year<sup>-1</sup>].

# 3.2 Kohlenstoffvorräte

# 3.2.1 Allometrische Funktionen zur Hochrechnung der Biomasse

Die Notwendigkeit, für die Hochrechnung der oberirdischen Biomasse bestandesübergreifende allometrische Funktionen zu formulieren, wurde bereits in Abschnitt 2.5.3 erläutert. Die Entscheidungsfindung, für welches Kompartiment dabei welche Bestände zusammengefaßt werden können, wird im folgenden illustriert. Dazu sei hier noch einmal an die vier Gruppierungkriterien erinnert: 1. Nur bestandesweise Gruppierungen, 2. Gruppierungen sollten kontinuerlich und/oder ökologisch sinnvoll sein, 3. derselbe Prediktor muß vorhanden sein und 4. einfachere Preditkoren werden bevorzugt (BHD statt D<sup>2</sup>H).

Die Stammbiomasse wurde über den Prediktor D<sup>2</sup>H errechnet, um die strukturbedingte Variabilität der Baumform, genauer des Formfaktors, rechnerisch weitestgehend aus der Regression herauszunehmen. In Abbildung 3-6 sind Stammgewichte der Erntebäume in zwei Gruppen gegeneinander aufgetragen. Damit wurde der Tatsache Rechnung getragen, daß jüngere Bäume (weiße Quadrate) bei kleineren Werten von D<sup>2</sup>H zu höheren Stammgewichten hin abwichen. Die Gruppe "jung" umfaßte die Erntebäume der Bestände 12<sub>vm</sub>, 26<sub>lh</sub>, 28<sub>lm</sub> und 48<sub>lh</sub>, die Gruppe "alt" dagegen alle älteren. Der statistische Vergleich der beiden Regressionsgeraden ergab, daß die Steigung der Gruppe "alt" statistisch signifikant größer war ( $F_{[1;82]} = 59$ , P < 0,001). Andere Gruppierungen nach Standortgüte (Flechten versus Vaccinium) oder Feuerregime (nicht – moderat – stark gebrannt) ergaben keine signifikanten Unterschiede.


Abbildung 3-6: Doppellogarithmische Abbildung von D<sup>2</sup>H gegen das Stamm-Trockengewicht unter Rinde. Die angegebenen Regressionsgleichungen sind mit der Reduced Major Axis Regression bestimmt. Der Gruppe "jung-1" gehören die Bestände  $12_{vu}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lu}$  und  $48_{lh}$  an, der Gruppe "alt" alle älteren Bestände.

Figure 3-6: Double logarithmic plot of D<sup>2</sup>H against dry weight of stem wood, Reduced Major Axis regression was used. Group "jung-1" comprises stands  $12_{vu}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lu}$  und  $48_{lh}$ . All other stands are summarised as group "alt"; x = natural logarithm of D<sup>2</sup>H [m<sup>3</sup>]; y = natural logarithm of stem dry weight under bark [kg].

Die Streuung der Regressionen der Rinden-Trockengewichte gegen D<sup>2</sup>H war größer als für die Stamm-Trockengewichte (Abbildung 3-7). Die günstigste Gruppierung ergab sich wieder nach dem Alter, wobei diesesmal drei Gruppen gebildet wurden. Der Gruppe "jung-2" gehörten die Bestände  $12_{vu}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lu}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  und  $67_{lm}$  an, der Gruppe "95" die Bestände  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  und der Gruppe ">100" alle älteren. Die Steigungen der drei Geraden, also die allometrischen Exponenten, erwiesen sich nach einer Varianzanalyse als signifikant unterschiedlich ( $F_{[3;78]} = 10,7$ ; P < 0,001). Ein anschließender post-hoc-Test ergab zusätzlich, daß alle drei Steigungen auf einem Signifikanzniveau von  $\alpha = 0,05$  unterschiedlich waren.



Abbildung 3-7 Doppellogarithmische Abbildung von D<sup>2</sup>H gegen das Rinden-Trockengewicht. Die angegebenen Regressionsgleichungen sind mit der Reduced Major Axis Regression bestimmt. Der Gruppe "jung-2" gehören die Bestände  $12_{vu}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lu}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  und  $67_{lm}$  an, der Gruppe "95" die Bestände  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  und der Gruppe ">100" alle älteren.

Figure 3-7: Double logarithmic plot of D<sup>2</sup>H against dry weight of bark. Reduced Major Axis regression was used. Group "jung-1" comprises stands  $12_{vu}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lu}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  and  $67_{lm}$ , group "95" consists of stands  $95_{lu}$  and  $95_{vm}$ . All other stands belong to group ">100"; x = natural logarithm of D<sup>2</sup>H [m<sup>3</sup>]; y = natural logarithm of bark dry weight [kg].

Bezüglich der Feinäste sind die Bestände in gleicherweise gruppiert worden wie für die Rinde. Generell gab es bei den Steigungen signifikante Unterschiede ( $F_{[2;71]} = 2,8; P = 0,038$ ). Der post-hoc-Test ergab jedoch keine signifikant unterschiedlichen Steigungen für die Gruppen "95" und ">100". Eine Kovarianzanalyse ergab ebenfalls keine signifikanten Unterschiede zwischen den beiden Gruppen hinsichtlich der y-Achsenabschnitte (Mittlere Differenz = 0,436; P = 0,107). In Abbildung 3-8 sind alle drei Gruppen mit den entsprechenden Regressionsgeraden dargestellt. Für die Hochrechnung wurden die Gruppen "95" und ">100" konsequenterweise zusammengefaßt.



Abbildung 3-8: Doppellogarithmische Abbildung von D<sup>2</sup>H gegen das Feinast-Trockengewicht. Die angegebenen Regressionsgleichungen sind mit der Reduced Major Axis Regression bestimmt. Der Gruppe "jung-2" gehören die Bestände  $12_{vm}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lm}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  und  $67_{lm}$  an, der Gruppe "95" die Bestände  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  und der Gruppe ">100" alle älteren.

Figure 3-8: Double logarithmic plot of dbh against dry weight of fine branches. Reduced Major Axis regression was used. Group "jung-2" comprises stands  $12_{vm}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lm}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  and  $67_{lm}$ , group "95" consists of stands  $95_{lu}$  and  $95_{vm}$ . All other stands belong to group ">100"; x = natural logarithm of diameter at breast height [m<sup>3</sup>]; y = natural logarithm of fine branch dry weight [kg].

Bei der Nadelbiomasse bot sich abermals eine altersmäßige Aufteilung der Bestände an, diesmal jedoch in vier Gruppen (Gruppe "jung-2": Bestände  $12_{vu}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lu}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  / Gruppe "95": Bestände  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  / Gruppe "200": Bestände  $138_{lm}$ ,  $200_{lm}$ ,  $204_{lm}$  und  $215_{lh}$  / Gruppe "300": Bestände  $266_{vm}$ ,  $244_{lh}$ ,  $274_{lh}$  und  $383_{lm}$ ). Abbildung 3-9 verdeutlicht, daß die Regressionsgeraden dieser vier Gruppen schindelartig übereinander liegen. Die statistische Überprüfung ergab signifikante Unterschiede zwischen den Steigungen ( $F_{[3;70]} = 13,6$ ; P <0,001), wobei laut post-hoc-Test keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei ältere Gruppen "95", "200" und "300" bestanden.



Abbildung 3-9: Doppellogarithmische Abbildung von D<sup>2</sup>H gegen das Nadel-Trockengewicht. Die angegebenen Regressionsgleichungen sind mit der Reduced Major Axis Regression bestimmt. Der Gruppe "jung-2" gehören die Bestände  $12_{vm}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lm}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  und  $67_{lm}$  an, der Gruppe "95" die Bestände  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$ , der Gruppe "200" die Bestände  $138_{lm}$ ,  $200_{lm}$ ,  $204_{lm}$  und  $215_{lh}$  und der Gruppe "300" die Bestände  $266_{mv}$ ,  $244_{lh}$ ,  $274_{lh}$  und  $383_{lm}$ .

Figure 3-9: Double logarithmic plot of dbh against dry weight of needles. Reduced Major Axis regression was used. Group "jung-2" comprises stands  $12_{vm}$ ,  $26_{lh}$ ,  $28_{lm}$ ,  $48_{lh}$ ,  $53_{vm}$  and  $67_{lm}$ , group "95" consists of stands  $95_{lu}$  and  $95_{vm}$ , group "200" comprises stands  $138_{lm}$ ,  $200_{lm}$ ,  $204_{lm}$  und  $215_{lh}$ . All older stands belong to group "300"; x = natural logarithm of diameter at breast height [m<sup>3</sup>]; y = natural logarithm of needle dry weight [kg].

Mit einer Kovarianzanalyse wurde danach überprüft, ob Unterschiede in den y-Achsenabschnitten, also den Positionen der Geraden bestanden. Wiederum gab es einen signifikanten Gruppeneffekt ( $F_{[2;44]} = 8,2$ ; P = 0,001). Der anschließende paarweise Vergleich, der einem post-hoc-Test gleich kommt, ergab hochsignifikante Unterschiede zwischen der Gruppe "95" und "200" sowie zwischen Gruppe "95" und "300" (Tabelle 3-3). Bei dem Vergleich der Gruppen "200" und "300" übersteigt die Irrtumswahrscheinlichkeit den Schwellenwert 5 % um nur 0,3 Prozent. Angesichts dieser geringen Überschreitung und aufgrund der Tatsache, daß sich für die Zweigbiomasse (Tabelle 3-4) signifikante Unterschiede ergaben, wurde auch für die Gruppe 300 eine separate allometrische Funktion errechnet.

NADELBIOMASSE	Mittlere Differenz der y-Achsenabschnitte	Standardfehler	Signifikanz
"95" versus "200"	0,570	0,165	0,001
"95" versus "300"	0,871	0,219	< 0,001
"200" versus "300"	0,301	0,151	0,053

Tabelle 3-3: Paarweiser Vergleich der *y*-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden für die Regressionen von ln BHD auf ln Nadel-Trockengewicht der Gruppen "95", "200" und "300" mittels Kovarianzanalyse.

Table 3-3: Pairwise comparisons of intercepts of regression lines of the regressions ln needle dry weigth against ln dbh with covariance analysis; columns: pairs; average difference of intercepts; standard error; error probability.

Die Situation stellte sich für die Zweigbiomasse sehr ähnlich dar. Die Bestände wurden in gleicher Weise gruppiert. Es gab signifikante Unterschiede in den Steigungen ( $F_{[3;71]} = 8,8$ ; P < 0,01), was wieder nur auf die geringe Steigung der Gruppe "jung" zurückzuführen war. Die Steigungen der Regressionsgerade der Gruppen "95", "200" und "300" unterschieden sich statistisch nicht, wohl aber deren *y*-Achsenabschnitte ( $F_{[2;44]} = 15,1$ ; P < 0,001) (Tabelle 3-4).

ZWEIGBIOMASSE	Mittlere Differenz der	Standardfehler	Signifikanz	
	Y-Achsenabschnitte			
"95" versus "200"	0,744	0,159	< 0,001	
"95" versus "300"	1,132	0,211	< 0,001	
"200" versus "300"	0,378	0,145	0,011	

Tabelle 3-4: Paarweiser Vergleich der *y*-Achsenabschnitte der Regressionsgeraden für die Regressionen von ln BHD auf ln Zweig-Trockengewicht der Gruppen "95", "200" und "300" mittels Kovarianzanalyse.

Table 3-4: Pairwise comparisons of intercepts of regression lines of the regressions ln twig dry weight agains ln dbh with covariance analysis; columns: pairs; average difference of intercepts; standard error; error probability.

Zusammenfassend sind die wichtigsten Parameter und statistischen Kenngrößen der allometrischen Funktionen in Tabelle 3-5 dargestellt. Die Werte für die Biomasse der Kompartimente pro Baum, auf denen die Regressionsanalyse beruht, sind in Anhang A aufgelistet.

Organ	Gruppe	X	a	b	Spanne x	n	R <sup>2</sup>	SEE von b	KF
		[m <sup>3</sup> ; m]			[m]				
Stamm	BHD < 0,03	$D_0^2 H$ $D^2 H$	63,77 74 22	0,9862	0,0003-0,03	10	0,986	0,0411	1,0019
exci. Borke	"Jung-1 "alt"	$D^{2}H$	137,31	0,7983 a 1,0074 b	0,0001-0,25	28 58	0,903 0,990	0,0300	1,0010
Borke	BHD < 0,03 ,,jung-2" ,,95" ,,>100"	$\begin{array}{c} {D_0}^2 H \\ D^2 H \\ D^2 H \\ D^2 H \\ D^2 H \end{array}$	12,85 9,46 11,76 11,13	0,8941 0,6597 a 0,8524 b 1,0302 c	0,0003-0,03 0,0001-0,35 0,011-1,19 0,18-3,99	10 41 10 35	0,982 0,932 0,986 0,894	0,0418 0,0274 0,0362 0,0583	1,0020 1,0008 1,0015 1,0039
Grobäste	Alle (ohne 200 <sub>ld</sub> )	BHD	3325,73	4,2807	0,13-0,48	32	0,932	0,2043	1,0211
Feinäste	BHD < 0,03 ,,jung-2" ,,95" + ,,>100"	D <sub>0</sub> BHD BHD	8858,64 608,86 316,02	3,9198 2,5283 a 2,8277 b	0,017-0,06 0,008-0,17 0,04-0,42	4 28 45	0,999 0,864 0,884	0,0341 0,1860 0,1463	1,0006 1,0175 1,0107
Zweige	BHD < 0,03 ,,jung-2" ,,95" ,,200" ,,300"	D <sub>0</sub> BHD BHD BHD BHD	2582,64 98,72 366,91 c 113,73 e 219,57 f	3,1490 2,1666 a 3,3395 b 3,1345 b 4,0931 b	$\begin{array}{c} 0,017\text{-}0,06\\ 0,008\text{-}0,17\\ 0,04\text{-}0,25\\ 0,10\text{-}0,484\\ 0,242\text{-}0,420\end{array}$	5 35 10 24 10	0,930 0,854 0,965 0,930 0,851	0,4798 0,1442 0,2208 0,1763 0,5581	1,1220 1,0105 1,0247 1,0157 1,1685
Nadeln	BHD < 0,03 ,jung-2" ,,95" ,,200" ,,300"	D <sub>0</sub> BHD BHD BHD BHD	2559,31 271,15 1407,21 c 461,15 d 1030,25 d	2,8337 2,0916 a 3,3652 b 3,0998 b 4,1068 b	0,017-0,06 0,008-0,17 0,04-0,25 0,10-0,484 0,242-0,420	5 10 24 10 5	0,963 0,926 0,986 0,911 0,806	0,3154 0,0992 0,1413 0,1970 0,6393	1,0510 1,0049 1,0100 1,0196 1,2268

Tabelle 3-5: Die wichtigsten Parameter und statistischen Kenngrößen der allometrischen Funktionen der Biomasse. SEE = Standardfehler der Steigung b; KF = Korrekturfaktor nach Baskerville (1965). Statistisch homogene Untergruppen bezüglich der Parameter a und b sind mit gleichen Buchstaben gekennzeichnet. Die Zugehörigkeit der einzelnen Bestände zu den genannten Gruppen ist im Text genannt.

Table 3-5: Parameter and statistical indicators of the allometric biomass relationships; colums: biomass compartment; group; x = predictor; a = intercept of RMA regression; b = slope of RMA regression; range of predictor [m]; sample size; explained variance R2; standard error of b; correction factor according to Baskerville (1965).

#### 3.2.2 Kohlenstoffkonzentrationen in den Biomassekompartimenten

Da in dieser Arbeit alle Biomassen in Kohlenstoffeinheiten angegeben werden sollen, ist es an dieser Stelle nötig, als Berechnungsgrundlage die Kohlenstoffkonzentrationen der Biomassekompartimente darzustellen. Einen Überblick über die Kohlenstoffkonzentrationen der einzelnen Kompartimente gibt die Abbildung 3-10. Auffällig niedrig ist mit  $44.9 \pm 0.7$  % die Kohlenstoffkonzentration in den Flechten. Relativ niedrig ist auch die Kohlenstoffkonzentration in den Feinwurzeln. Kernholz wies mit 50,2 ± 2,1 % eine signifikant höhere Kohlenstoffkonzentration auf als Splintholz (48,8  $\pm$  0,7 %). Zweige (51,4  $\pm$ 1,3 %) und Nadeln (51,7  $\pm$  1,6 %) unterschieden sich nicht und die höchste Kohlenstoffkonzentration wurden in der Rinde gemessen (52,4  $\pm$  1,6 %). Die statistischen Tests auf Standortunterschiede (Flechten- versus Vacciniumtyp) ergaben keine Unterschiede für die Holzkompartimente Kernholz (50,1 ± 2,0 %  $[n = 40] \Leftrightarrow 51,3 \pm 2,6$  % [n = 9]; P =0,17), Splintholz (49,0  $\pm$  0,9 % [n = 48]  $\Leftrightarrow$  49,1  $\pm$  0,3 % [n = 10]; P = 0,92) und Rinde (52,5  $\pm 1.7 \% [n = 32] \Leftrightarrow 52.8 \pm 1.2 \% [n = 9]; P = 0.17).$ 



Abbildung 3-10: Kohlenstoffkonzentrationen in den Haupt-Biomassekompartimenten. In Klammern ist die Probengröße n angegeben. Statistisch homogene Untergruppen sind durch gleiche Buchstaben gekennzeichnet. Die Konzentrationen der Zweige und Nadeln sind noch nach Standorttypen aufgetrennt worden (s. u.).

Figure 3-10: Carbon concentration in main biomass compartments; sample size is given in brackets; statistically homogeneous subgroups are indicated by letters; Concentrations of needles and twigs were subdivided according to site class later on; y = carbon concentration as % of dry weight.

Die Werte für Nadeln und Zweige als Gesamtheit können nicht einfach direkt miteinander verglichen werden, weil hier die Kohlenstoffkonzentration vom Organalter abhängt. Die Kohlenstoffkonzentrationen der Nadeln nehmen sowohl für die Bestände des Flechtentyps als auch für die des Vacciniumtyps signifikant mit dem Nadelalter zu (Abbildung 3-11). Desweiteren unterschieden sich die Steigungen der in Abbildung 3-11 eingezeichneten Regressionsgeraden signifikant für die beiden Standorttypen ( $F_{[1,430]} = 5,1$ ; P < 0,05), weshalb eine Kovarianzanalyse zum Test des Standorttyp-Effektes nicht möglich ist. Der direkte Vergleich von Organaltern ergab jedoch signifikante Unterschiede zwischen den Standorttypen für die Ojährigen ( $t_{1681} = 2,3; P = 0,02$ ), die 1jährigen ( $t_{1681} = 2,8; P = 0,006$ ) und die 3 jährigen Nadeln ( $t_{[70]} = 2,0$ ; P = 0,049). Den signifikanten Effekten des Organalters und des Standorttyps wurde dadurch Rechnung getragen, daß getrennt nach Standorttyp Konzentrations-Mittelwerte berechnet wurden, die mit den prozentualen Biomasseanteilen gewichtet worden waren. Diese mittleren Kohlenstoffkonzentrationen wurden gebraucht, um die Nadelbiomasse, die ja das Ergebnis der Biomassenhochrechnung war, in Kohlenstoffeinheiten zu konvertieren. Der Mittelwert der Kohlenstoffkonzentrationen der Nadeln für die Bestände des Flechtentyps war 51,0 %, der für die des Vacciniumtyps 52,3 %.



Abbildung 3-11: Änderung der Kohlenstoffkonzentration in den Nadeln mit dem Nadelalter.

Figure 3-11: Change of carbon concentrations with age of needles; x = age of needles [years], y = carbon concentrations as % of dry weight; values were separated according to site class.

Im Gegensatz zu den Nadeln nahm die Kohlenstoffkonzentration der Zweige für beide Standorttypen mit dem Organalter signifikant ab (Abbildung 3-12). Es gab keine Unterschiede in den Steigungen der Regressionsgeraden der Daten beider Standorttypen ( $F_{[1]}$ ;  $_{253]} = 0,1$ ; P = 0,37). Die Kovarianzanalyse ergab, daß für alle Zweigalter die Kohlenstoffkonzentrationen in den Zweigen der Bäume der Bestände des Flechtentyps um 1,1 % signifikant höher waren (mittlere Differenz = 1,1 %; Standardfehler = 0,16; P < 0,001). Die für die Biomasseanteile gewichteten Mittelwerte der Kohlenstoffkonzentrationen in den Zweigen sind 51,7 % für die Bestände des Flechtentyps und 50,6 % für die des Vacciniumtyps. Die Abnahme der Kohlenstoffkonzentration in den Zweigen mit dem Alter hängt wahrscheinlich mit der relativen Abnahme des Rindenanteils im Laufe des sekundären Dickenwachstums zusammen.



Abbildung 3-12: Änderung der Kohlenstoffkonzentration in den Zweigen mit dem Zweigalter.

Figure 3-12: Change of carbon concentrations with age of twigs; x = age of twigs [years], y = carbon concentrations as % of dry weight; values were separated according to site class.

#### 3.2.3 Kohlenstoffvorräte in der Biomasse

Für die Kohlenstoffspeicherung in der Biomasse ist die Konstruktionsbiomasse von vorrangiger Bedeutung, die in Abbildung 3-13 als Summe der holzigen Kompartimente Kernholz, Splintholz, Rinde, Grobäste, Feinäste und Grobwurzeln dargestellt ist. Da die Biomasse der verbleibenden Kompartimente Zweige, Nadeln und Feinwurzeln vergleichsweise gering ist (Tabelle 3-6) kann Abbildung 3-13 als Illustration des Verlaufs der Gesamtbiomasse angesehen werden. Die Biomassedynamik spiegelt weitestgehend die Unterschiede zwischen den Chronosequenzen wider, wie bereits in sie den Inventurergebnissen erkennbar waren (Abbildung 3-4). Erwartungsgemäß erreichte die Konstruktionsbiomasse in den Beständen des Vacciniumtyps mit einem nahezu linearen Anstieg von etwa 3,8 mol C m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup> den höchsten Wert (266<sub>vm</sub>: 1106 mol C m<sup>-2</sup>) und übertrifft damit gleichaltrige Bestände des Flechtentyps um das doppelte. Die Akkumulation der Konstruktionsbiomasse begann in den nicht gebrannten Beständen des Flechtentyps später, nahm dann aber einen deutlich steileren Verlauf (etwa 8 mol C m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>) zwischen den Bestandesaltern 31<sub>*lu*</sub> und 95<sub>*lu*</sub>. Beginnend bei Bestand 67<sub>*lm*</sub> akkumulierten die moderat gebrannten Bestände Kohlenstoff mit einer zehnfach geringeren Rate von 0,8 mol C m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>. Diese geringere Rate wurde aber bis in hohe Bestandesalter aufrecht erhalten und resultierte in einer Konstruktionsbiomasse von 713 mol C m<sup>-2</sup> im Bestand 383<sub>*lm*</sub>. Die Biomassen der stark gebrannten Bestände des Flechtentyps lagen deutlich unterhalb derjenigen der moderat gebrannten.



Abbildung 3-13: Zeitlicher Verlauf der Konstruktionsbiomasse entlang der vier Chronosequenzen als Summe der holzigen Kompartimente Kernholz, Splintholz, Rinde, Grobäste, Feinäste und Grobwurzeln.

Figure 3-13: Temporal course of biomass of supporting tissues along the four chronosequens; The term "supporting tissues" comprises the compartments heartwood, sapwood, bark, coarse and fine branches and coarse roots; x = stand age [years]; y = biomass of supporting tissues [mol C m<sup>-2</sup>].

	Kernholz	Splintholz	Borke	Grobäste	Feinäste	Zweige	Nadeln	Grobwurzeln	Oberirdische Biomasse	Stammvolumen über Rinde
				[mol (	C m <sup>-2</sup> ]					$[m^3 ha^{-1}]$
$\begin{array}{c} 12_{vu} \\ 53_{vm} \\ 95_{vm} \\ 266_{vm} \end{array}$	6,2 25,0 88,3 297,5	58,9 163,8 291,9 441,7	16,3 27,3 39,9 66,0	4,1 11,3 108,2	6,6 23,3 18,9 37,9	4,8 8,5 6,0 8,2	16,4 28,2 22,2 38,5	35,0 47,5 93,3 154,8	109,2 280,2 478,5 998,0	22,8 60,9 117,9 223,0
$\begin{array}{c} 2_{lu} \\ 14_{lu} \\ 28_{lu} \\ 31_{lu} \\ 54_{lu} \\ 95_{lu} \end{array}$	- 0,9 4,8 58,3 199,5	6,8 32,7 49,8 108,1 238,4	2,5 9,9 14,3 26,1 48,3	- - 1,9 9,5	0,8 4,4 7,8 21,2 20,9	2,8 2,4 3,8 8,7 6,0	7,6 8,7 13,6 29,4 22,5	3,4 10,0 15,9 34,5 92,2	20,5 59,1 94,1 253,8 545,1	2,6 12,2 19,3 53,3 133,9
$\begin{array}{c} 67_{lm} \\ 130_{lm} \\ 138_{lm} \\ 200_{lm} \\ 204_{lm} \\ 383_{lm} \end{array}$	97,4 148,1 167,6 251,6 231,3 312,8	118,6 174,6 196,0 138,9 132,0 167,9	30,5 27,5 31,2 33,5 30,9 41,5	4,2 9,6 17,4 45,1 24,5 59,2	28,2 7,5 11,2 16,4 13,3 24,4	10,3 2,3 3,3 4,5 3,8 4,6	34,1 10,3 14,7 19,6 16,6 22,2	54,5 64,3 74,7 85,9 76,3 107,7	323,2 379,9 441,5 452,2 509,6 632,6	67,8 96,6 108,8 115,1 107,0 141,6
$\begin{array}{c} 14_{\rm lh} \\ 26_{\rm lh} \\ 48_{\rm lh} \\ 215_{\rm lh} \\ 235_{\rm lh} \\ 238_{\rm lh} \\ 244_{\rm lh} \\ 274_{\rm lh} \\ 321_{\rm lh} \end{array}$	1,3 15,8 165,5 106,4 123,8 125,1 82,4 208,2	$1,3 \\11,9 \\57,7 \\102,3 \\57,3 \\65,6 \\67,0 \\42,1 \\107,7 \\$	0,4 3,4 13,8 23,4 14,1 16,4 16,6 10,9 27,6	3,0 33,6 27,3 35,0 35,0 28,7 82,7	0,3 0,1 14,6 14,1 10,5 12,6 12,2 8,6 25,5	0,8 1,3 5,2 3,7 2,7 3,2 2,6 2,1 6,1	1,3 0,6 17,4 16,3 11,9 14,0 12,7 10,2 29,4	0,7 3,1 21,5 60,5 38,8 45,6 46,3 27,6 72,3	4,1 18,5 127,6 358,9 230,3 270,7 271,2 185,0 487,1	0,5 4,7 24,4 79,2 48,2 55,8 56,6 36,7 93,1

Tabelle 3-6: Biomasse aller Kompartimente, die nach einer Biomasseernte über allometrische Funktionen hochgerechnet wurden. Die Biomasse der Grobwurzeln wurde nach Literaturwerten in Relation zur oberirdischen Biomasse berechnet (Vanninen et al. 1996). Die Umrechnungsfaktoren in kg C pro m<sup>2</sup> oder t C pro ha sind 0,012 bzw. 0,12.

Table 3-6: Biomass compartments scaled up to the stand level by use of allometric relationships. Biomass of coarse roots was calculated from published ratios between aboveground biomass and coarse root biomass [Vanninen et al. 1996]. Factors to convert the unit mol C m<sup>-2</sup> to kg C m<sup>-2</sup> or t C ha<sup>-1</sup> are 0,012 and 0,12, respectively.

Die Dynamik der holzigen Kompartimente verlief aus allometrischen Gründen weitestgehend parallel (Tabelle 3-6). Es gab jedoch einen Anpassungsspielraum in den Verhältnissen der holzigen Kompartimente zueinander. So wird in Abbildung 3-14 deutlich, daß das Verhältnis von Grobast- zu Stammholzbiomasse generell mit dem Bestandesalter zunahm und in den offeneren, stark gebrannten Beständen am höchsten lag, in den nicht gebrannten Beständen mit hohen Bestandesdichten am niedrigsten.



Abbildung 3-14: Verhältnis von Grobast- zu Stammholzbiomasse.

Figure 3-14: Coarse branch – stem wood biomass ratio; x = stand age [years]; y = ratio [dimensionless].

Auch das Verhältnis von Splintholzbiomasse zu Kernholzbiomasse erwies sich innerhalb bestimmter Grenzen als variabel. Dieses Verhältnis nahm generell mit dem Alter exponentiell bis zu einem konstanten Wert ab. Es zeigte sich, daß die Bestände der beiden Standorttypen (Flechten versus Vaccinium) unterschiedlichen Dynamiken folgten. Die Bestände des Vacciniumtyps besaßen ab einem Bestandesalter von etwa 40 Jahren einen relativ höheren Splintholzanteil. Die älteren Bestände des Flechtentyps hatten doppelt soviel Kernholz ausgebildet wie Splintholz, während im Bestand  $266_{vm}$  der Splintholzanteil 60 % der Stammholzbiomasse ausmachte. Bei jüngeren Bestandesaltern war das Verhältnis umgekehrt, was damit begründet werden kann, daß nur in den produktiveren Beständen des Vacciniumtyps ( $12_{vu}$ ) die Bäume mit 12 Jahren schon eine Größe erreicht hatten, bei der normalerweise die Kernholzbildung einsetzt.



Abbildung 3-15: Verhältnis von Splintholz- und Kernholzbiomasse auf Bestandesebene. Für die beiden Standorttypen wurden exponentielle Ausgleichsfunktionen berechnet. Diese lauten für die Bestände den Vacciniumtyps:  $y = 1,01 + 10,16*e^{-0,0134x}$  (R<sup>2</sup> = 0,981; gestrichelte Linie) und für die des Flechtentyps:  $y = 0,51 + 121,5*e^{-0,0686x}$  (R<sup>2</sup> = 0,618; durchgezogene Linie).

Figure 3-15: Age trend of stand level sapwood/heartwood ratio. Exponential functions were fit to data points; Vaccinium-type:  $y = 1,01 + 10,16 \cdot e^{-0,0134x}$  (R<sup>2</sup> = 0,981; broken line) and lichen type:  $y = 0,51 + 121,5 \cdot e^{-0,0686x}$  (R<sup>2</sup> = 0,618; solid line); x = stand age [years]; y = ratio [dimensionless].

Ein ganz andersartiges Muster wies die Dynamik der Nadel- und Zweigbiomassen auf (Abbildung 3-16). Innerhalb der nicht und moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps wies die Nadelbiomasse ein deutliches Maximum von 35 mol C m<sup>-2</sup> nach etwa 60 bis 70 Jahren auf. Danach erfolgte innerhalb weniger Jahrzehnte ein ebenso steiler Abfall zu halb so hohen Werten (etwa 15 mol C m<sup>-2</sup>), gefolgt von einem leichten Anstieg der Werte innerhalb der nächsten 200 Jahre zu einem Niveau von 22 mol C m<sup>-2</sup> bei  $383_{lm}$ . Im Verlauf der Nadelbiomasse der Bestände des Vacciniumtyps war kein Maximum erkennbar, was allerdings daran liegen kann, daß dieses wahrscheinlich frühere Maximum mit den vier Punkten der Chronosequenz nicht abgebildet werden konnte. Die Nadelbiomassen der Bestände  $12_{vu}$  und  $266_{vm}$  waren mit etwa 35 bzw. 154 mol C m<sup>-2</sup> ungefähr doppelt so hoch wie die Nadelbiomassen gleichaltriger Bestände des Flechtentyps. Die Nadelbiomassen der stark gebrannten Bestände des Flechtentyps lagen nicht in demselben Maße unterhalb derer der

nicht und moderat gebrannten Sequenzen, wie dies für die Konstruktionsbiomasse der Fall gewesen war. Dies zusammen mit dem deutlich höheren Verhältnis von Grobast- zu Stammbiomasse deutete daraufhin, daß die geringeren Bestandesdichten teilweise durch vermehrte Allokation ins Kronenwachstum ausgeglichen werden konnten.



Abbildung 3-16: Dynamik der Nadel- und Zweigbiomasse. Trendlinien sind manuell hinzugefügt worden (Vacciniumtyp: gestrichelte Linie, nicht und moderat gebrannte Bestände des Flechtentyps: durchgezogene Linie). Die Umrechnungsfaktoren in kg C pro m<sup>2</sup> oder t C pro ha sind 0,012 bzw. 0,12.

Figure 3-16: Dynamics of needle and twig biomass. Trendlines were added manually – Vacciniumtype: broken line, nuburned and moderateyl burnde stands: solid line. Factors to convert the unit mol C  $m^{-2}$  to kg C  $m^{-2}$  or t C ha<sup>-1</sup> are 0,012 and 0,12, respectively.



Abbildung 3-17: Grafik zur Veranschaulichung des Maximumverlaufs der Nadelbiomasse; links: Darstellung der Bestandesdichten und der mittleren Nadelbiomassen pro Baum jeweils mit Anpassungsfunktionen (exponentielle Abnahme bzw. Polynom 2. Grades mit positivem Exponenten); rechts: Darstellung der Produkte der einzelnen Datenpunkte von Bestandesdichte und mittlerer Nadelbiomasse pro Baum, sowie des Produkts der entsprechenden Funktionen aus der linken Grafik.

Figure 3-17: Figure to explain occurrence of a peak in the temporal course of needle biomass; left: x = stand age [years],  $y_1 =$  stand density [trees m<sup>-2</sup>; filled circles],  $y_2 =$  Average needle biomass per tree [kg dry weight; open squares]; right: products of individual data points and of functions were fitted for density and needle biomass per tree.

Die Entstehung des ausgeprägten Maximumverlaufs der Nadelbiomasse läßt sich aus dem Zusammenspiel zweier Parameter verstehen, erstens der Dynamik der Bestandesdichte und zweitens der mittleren Nadelbiomasse pro Baum. Obwohl die Nadelbiomasse der Bestände nicht über Mittelwerte sondern über Regressionen hochgerechnet wurde, veranschaulicht Abbildung 3-17, wie allein durch die Dynamik dieser beiden Größen ein deutliches Maximum der Nadelbiomasse bei den Bestandesaltern 54<sub>lu</sub> und 67<sub>lm</sub> Jahren auftritt. Der Wiederanstieg der Nadelbiomasse mit dem Alter, wie er auch bei der Hochrechnung ermittelt wurde (Abbildung 3-16 oben), konnte nur mit der Multiplikation der Einzelwerte simuliert werden, nicht aber durch die Multiplikation der Funktionen. Dies liegt darin begründet, daß die negative Exponentialfunktion der Form  $y = a + be^{-cx}$  die Dichte in Bestand 383<sub>lm</sub> stark unterschätzte.

Für die Wurzelbiomasse wäre ein entsprechender Verlauf zu erwarten, aber die im Rahmen der Bodenanalyse erhobenen Biomassen der Mittel- und Feinwurzeln ergaben ein weniger konsistentes Bild (Abbildung 3-18 und Tabelle 3-7).



Abbildung 3-18: Dynamik der Biomasse der Feinwurzeln (oben) und Mittelwurzel (unten). Fehlerbalken repräsentieren die Standardabweichung.

Figure 3-18: Dynamics of  $y_1$  = fine roots (top) and  $y_2$  = medium roots (bottom). Error bars show standard deviations; x = stand age [years].

Es war ein Anstieg der Feinwurzelbiomassen innerhalb der Bestände des Flechtentyps in den ersten 50 Jahren der Bestandesentwicklung zu erkennen (siehe auch Tabelle 3-7). Danach schwankten die Werte unabhängig von Feuerregime und Standorttyp zwischen 10 und 20 mol C m<sup>-2</sup>, also in derselben Größenordnung wie die Nadelbiomassen, wobei die Bestandesmittelwerte selber z. T. große Standardabweichungen aufwiesen. Auffällig waren die hohen Werte für die Wurzelbiomasse in den beiden jüngsten Beständen des Vacciniumtyps  $12_{vu}$  und  $53_{vm}$ . Hier muß die Möglichkeit erwähnt werden, daß Wurzeln anderer Arten der sehr gut entwickelten Krautschicht unbeabsichtigerweise in die Analyse mit eingegangen sein könnten. Eine noch stärkere Streuung manifestierte sich in den Werten für die Mittelwurzeln, was aber nicht verwundert, da zunehmend größere Wurzelkompartimente weniger gleichmäßig in der Bodensäule verteilt sind.

	Mittelwurzeln		Feinwurzeln	
	[mol C m <sup>-2</sup> ]	n	[mol C m <sup>-2</sup> ]	n
$12_{vu}$	$6,3 \pm 2,1$	3	$23,9 \pm 22,7$	3
53 <sub>vm</sub>	$22,9 \pm 15,8$	2	$30,9 \pm 16,2$	2
95 <sub>vm</sub>	$10,0 \pm 7,1$	3	$14,6 \pm 4,5$	3
266 <sub>vm</sub>	$22,2\pm7,7$	3	13,0 ± 6,8	3
$2_{lu}$	0	1	0	2
$14_{lu}$	$0,2 \pm 0,2$	3	$1,0 \pm 1$	3
$28_{lu}$	$2,2 \pm 2,2$	5	$9,1 \pm 4,2$	5
$31_{lu}$	$6,8 \pm 2,3$	2	$7,0\pm0,9$	2
95 <sub>lu</sub>	$17,1 \pm 10,3$	3	$14,1 \pm 4,3$	3
67 <sub>lm</sub>	$4,9 \pm 9,0$	5	8,4 ± 3,8	5
$130_{lm}$	9,0	1	$19,8\pm8,9$	2
$138_{lm}$	$2,4 \pm 3,1$	5	$10,0 \pm 5,2$	5
$200_{lm}$	$18,9\pm5,7$	3	$18,7\pm6,6$	3
$204_{lm}$	$1,1 \pm 1,4$	5	$13,1 \pm 9,9$	5
383 <sub>lm</sub>	$5,8\pm 6,8$	5	$11,2 \pm 2,0$	5
14 <sub>lh</sub>	n. b.		$0,8 \pm 0,8$	2
$26_{lh}$	$3,9 \pm 3,5$	2	$4,6 \pm 1,8$	2
$48_{lh}$	$11,7 \pm 4,9$	3	$17,4 \pm 2,7$	3
$215_{lh}$	$15,1 \pm 12,4$	10	$23,2 \pm 9,0$	10
$235_{lh}$	$7,8 \pm 4,7$	5	$10,5 \pm 5,8$	5
$238_{lh}$	$3,5 \pm 3,7$	4	$3,0 \pm 2,2$	4
244 <sub>lh</sub>	$11,1 \pm 17,2$	5	$13,4 \pm 15,8$	5

Tabelle 3-7: Biomasse der Fein- und Mittelwurzeln, die im Rahmen der Bodenanalysen erhoben wurden (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung). Die Probenanzahl n bezieht sich auf die analysierten Bodenprofile. n. b. = Wert nicht bestimmt.

Table 3-7: Biomass of fine and medium roots estimated from excavated soil monoliths [average  $\pm$  standard deviation]. Sample size n relates to number of monoliths taken per plot. n. b. = value not determined.

#### 3.2.4 Kohlenstoffvorräte im Totholz

Die Nekromasse des Totholzes zu Beginn einer Sukzession ist bestimmt durch die Biomasse der vorangegangen Generation, die durch ein Kronenfeuer vernichtet worden ist. Der Kohlenstoffvorrat im Totholz der jungen Bestände  $2_{lu}$ ,  $12_{vu}$  und  $14_{lu}$  war mit Werten zwischen 400 und 530 mol C m<sup>-2</sup> sehr hoch (Abbildung 3-19). Diese Werte entsprechen der Konstruktionsbiomasse eines etwa 200- bis 250jährigen moderat gebrannten Bestandes des Flechtentyps oder eines etwa 100jährigen Bestandes des Vacciniumtyps (vergleiche Tabelle 3-6). Innerhalb von 100 Jahren der neuen Sukzession verringerte sich dieser Vorrat auf etwa 20 mol C m<sup>-2</sup> und war nach 150 Jahren fast vollständig aufgezehrt. Die exponentielle Kurvenanpassung der Daten der nicht und moderat gebrannten Bestände (incl. Vacciniumtyp) ergab die Funktion  $y = 472,3^*e^{-0,028x}$ . Mit der Zerfallskonstanten k = -0,028 betrug die Zeit nach der 50 % des Totholzes abgebaut waren (Halbwertszeit  $t_{0.5}$ ) 24,7 Jahre nach der Formel  $t_{0.5} = (\ln 2)/k$ . Die Zeit, nach der 95 % abgebaut war, betrug 107 Jahre ( $t_{0.95} = 3/k$ ). Die Abbaurate entspricht einer Umsatzrate  $\tau = 1/k$  von 35,7 Jahren. Die Nekromasse in den jungen Beständen des stark gebrannten Flechtentyps (14<sub>lh</sub> und 26<sub>lh</sub>) ist mit Werten um 100 mol C m<sup>-2</sup> auffällig niedrig. In  $48_{lh}$  war nahezu kein Totholz vorhanden (3,4 mol C m<sup>-2</sup>). Dies kann nur bedeuten, daß die vorangegangene Generation entweder in einem sehr jungen Stadium vernichtet worden ist oder einen sehr lichten Altbestand darstellte. Hierfür soll der Vergleich der Bestände 14<sub>lh</sub> und 14<sub>lu</sub> als Beispiel dienen. Während die Dichte junger Baumleichen (D<sub>0</sub> < 6 cm) im Bestand  $14_{lu}$  mit 0,018 Individuen pro m<sup>2</sup> sehr gering war, zeigt die hohe Dichte im Bestand  $14_{lh}$  (0,14 Individuen pro m<sup>2</sup>), daß hier eine junge Kiefernpopulation dem Feuer zum Opfer gefallen ist. Das umgekehrte Bild ergab sich für die vorangegangenen Altbestände. Während die Dichte des 200jährigen Altbestandes vor dem Feuer im Bestand  $14_{lu}$  0,060 Individuen pro m<sup>2</sup> betrug, so erreichte sie im Bestand  $14_{lw}$  nur 0,012 Individuen pro m<sup>2</sup>.



Abbildung 3-19: Dynamik der Nekromasse der Totholzkompartimente: Totholz, das aus der vorhergehenden Kiefern-Generation stammt (oben), liegendes Totholz (mitte) und stehendes Totholz, das aus dem aufwachsenden Bestand ausgeschieden ist.

Figure 3-19: Necromass dynamics of different compartments of dead wood; upper figure: dead wood originating from the previous generation; middle figure: lying dead wood originating from the current stand; lower figure: standing dead wood originating from the current stand; x = stand age [years], y = dead wood mass [mol C m<sup>-2</sup>].

Die Nekromasse, die durch Selbstausdünnung und feuerbedingte Mortalität im aufwachsenden Bestand entstand, war in den jungen Beständen erwartungsgemäß minimal. Dichteabhängige Mortalität, also Selbstausdünnung, setzt erst dann ein, wenn sich die Standräume der Einzelbäume soweit überlappen, daß intraspezifische Konkurrenz entsteht. Daß dies erst nach mehreren Jahrzehnten der Fall ist, zeigte sich daran, daß es in den nicht gebrannten Beständen des Flechtentyps bis zu einem Bestandesalter von 31 Jahren kein "neues" Totholz gab.

Das Vorkommen von "neuem" Totholz in Bestand 26<sub>*lh*</sub> ist die Folge des Brandes, der diesen Bestand vor 14 Jahren heimgesucht hatte (Tabelle 3-2). Daß die Totholzproduktion allein durch Selbstausdünnung nicht sehr hoch ist, wird anhand der geringen Nekromasse im nicht gebrannten Bestand 95<sub>*lu*</sub> (44,5 mol C m<sup>-2</sup> = 7,3 % Biomasse) im Vergleich mit den moderat gebrannten Beständen 67<sub>*lm*</sub> (56,5 mol C m<sup>-2</sup> = 16,9 % der Biomasse) und 95<sub>*vm*</sub> (159,4 mol C m<sup>-2</sup> = 29,3 % der Biomasse) deutlich. Diese Zahlen und Verhältnisse deuten daraufhin, daß feuerbedingte Mortalität eine wesentlich stärkere Umverteilung von Kohlenstoff aus dem Biomassevorrat in den Nekromassevorrat bewirkt als die Selbstausdünnung. Dies und der hohe Totholzvorrat in Bestand 95<sub>*vm*</sub> erklärt auch die Tatsache, daß die absolute Biomasse dort trotz der höheren Standortgüte geringer war als in Bestand 95<sub>*lu*</sub>. Ein Oberflächenfeuer im Jahre 1948 hatte zu einer Umverteilung des Kohlenstoffs in den Nekromassepool geführt.



Abbildung 3-20: Prozentualer Anteil der Stämme der Zersetzungklasse 1 (ZK 1: kaum zersetzt) an der Nekromasse des liegenden Totholzes, das aus dem aktuellen Bestand ausgeschieden ist.

Figure 3-20: Percentage share of trees of decay class 1 (hardly decomposed) at the necromass of lying dead wood origination from the current stand (= y); x = stand age [years].

Mit zunehmendem Bestandesalter und damit höherer mechanischer Stabilität der Einzelbäume befand sich relativ mehr Nekromasse in stehenden toten Bäumen (Abbildung 3-19 unten). Hierzu paßt auch die Beobachtung, daß bei den liegenden Stämmen der Prozentsatz des wenig zersetzten Holzes (Zersetzungsklasse 1) mit dem Bestandesalter signifikant abnahm (Abbildung 3-20), was auf eine geringere "Nachlieferung" von Totholz hindeutet. Der Gesamt-Nekromassepool (liegend + stehend) der älteren moderat gebrannten Bestände bleib ungefähr konstant, nahm dabei Werte zwischen 50 und 100 mol C m<sup>-2</sup> an.

	Totholz liegend vorhergehende Generation	Totholz liegend aktuelle Generation	Totholz stehend aktuelle Generation	Totholz Grobwurzeln berechnet	Σ
			[mol C m <sup>-2</sup> ]		
$12_{vu}$	400,0	-	-	64,0	464,0
$53_{vm}$	100,0	-	-	16,0	116,0
$95_{vm}$	48,4	139,8	19,6	33,2	241,0
266 <sub>vm</sub>	-	33,8	24,9	9,4	68,1
$2_{lu}$	462,0	-	-	74,0	536,0
$14_{lu}$	376,4	-	-	60,2	436,6
$28_{lu}$	104,6	-	2,1	17,1	123,8
$31_{lu}$	212,2	-	0,7	34,1	247,0
95 <sub>1u</sub>	13,2	27,9	16,6	9,2	66,9
67 <sub>lm</sub>	150,7	56,5	0,1	33,2	240,5
$130_{lm}$	8,4	24,2	49,8	13,2	95,6
$138_{lm}$	14,7	24,7	41,6	13,0	94,0
$200_{lm}$	-	5,1	11,8	2,7	19,7
$204_{lm}$	-	11,8	59,0	11,3	82,1
383 <sub>lm</sub>	-	12,9	81,5	15,1	109,5
14 <sub>lh</sub>	147,3	-	11,7	25,4	184,4
$26_{lh}$	105,6	6,9	45,0	25,2	182,6
<b>48</b> <sub>lh</sub>	3,4	1,2	0,2	0,8	5,6
$215_{lh}$	-	4,9	2,2	1,1	8,2
$235_{lh}$	-	8,0	2,2	1,6	11,9
$238_{lh}$	-	2,9	8,5	1,8	13,2
$244_{lh}$	-	10,6	28,5	6,3	45,4
$321_{lh}$	-	11,6	-	1,8	13,4

Tabelle 3-8: Nekromasse der Totholzkompartimente: Totholz, das aus der vorhergehenden Kiefern-Generation stammt, liegendes Totholz und stehendes Totholz, das aus dem aufwachsenden Bestand ausgeschieden ist. Die Grobwurzelnekromasse wurde analog zur Biomasse der Bestände des Flechtentyps durch Multiplikation der oberirdischen Nekromasse mit dem Faktor 0,16 errechnet.

Table 3-8: Necromass of coarse woody debris compartments; columns: lying dead wood originating from the previous generation; lying dead wood originating from the current stand; standing dead wood originating from the current stand; estimated coarse root necromass as constant fraction of 16 % of above-ground necromass.

#### 3.2.5 Kohlenstoffvorräte im Boden

### 3.2.5.1 Horizontierung und Kohlenstoffkonzentrationen

Während im weiteren Verlauf die Bodenkohlenstoffvorräte nur noch in aggregierter Form ("Mineralboden" versus "organische Auflage") behandelt werden, soll in diesem Kapitel die Bodenmorpholgie und die genauere Verteilung der Kohlenstoffkonzentrationen besprochen werden. Für die nicht gebrannten Bestände des Flechtentyps war eine generelle Zunahme der organischen Auflage und ein Verschwinden des Übergangshorizontes A<sub>eh</sub> zu beobachten (Abbildung 3-21). In Bestand 14<sub>*lu*</sub> trat ein stark mit Holzkohle durchsetzter Horizont A<sub>h</sub> auf, der Reste einer verbrannten organischen Auflage enthielt.



Abbildung 3-21: Mittlere Horizontmächtigkeiten der Böden der Chronosequenzen bis zum Horizont  $A_e$ . Flechtentyp – nicht gebrannt (oben links), – moderat gebrannt (rechts oben), – stark gebrannt (links unten) und Vacciniumtyp (rechts unten). Als Nullinie gilt die obere Grenze des Mineralbodens. Die untere Horizontgrenze des B-Horizontes ist nicht dargestellt, da sie in allen Profilen die Beprobungstiefe von 25 cm übertraf. + = bei den Beständen  $14_{lu}$ ,  $14_{lh}$ ,  $26_{lh}$ ,  $48_{lh}$ ,  $95_{lu}$  und  $200_{lm}$  konnte die Mächtigkeit des  $O_1$  nicht angegeben werden, weil die Nadeln und Zweige in einer Matrix von Flechtenpolstern verfangen waren.

Figure 3-21: Average thickness of soil layers (= y-axis [cm]); top/left: lichen type – not burned; top/right: lichen type – moderately burned; bottom/left: lichen type – heavily burned, bottom/rigth – Vaccinium-type moderately burned. The Zero-line deliniates the upper border of the mineral soil. The B-horizon extends in all stands to below –25 cm of soil depth.

Die organischen Auflage im frisch gebrannten Bestand  $2_{lu}$  war deswegen sehr hoch, weil hier ein intensives, sehr schnelles Kronenfeuer die Bäume nur abgetötet hatte, ohne deren Nadeln

zu verbrennen, und auch am Boden nur die Flechtendecke und den O<sub>1</sub> konsumiert hatte. (FIRESCAN science team 1996). Der neue O<sub>1</sub> bestand also aus frisch herabgerieselten, zuvor abgetöteten Nadeln. Entlang der Sequenz der moderat gebrannten Bestände ließen sich keine Unterschiede erkennen. Der O<sub>f</sub> + O<sub>h</sub>, der O<sub>1</sub> und der A<sub>e</sub> waren von variabler Mächtigkeit. Es war bis auf Bestand 200<sub>*lm*</sub> ein etwa 3 cm dicker Übergangshorizont A<sub>eh</sub> über dem A<sub>e</sub> ausgebildet. In der stark gebrannte Sequenz fiel die geringere Mächtigkeit der organischen Auflage auf, die nur in Bestand 215<sub>*lu*</sub> 3 cm überschritt. Der A<sub>e</sub> war durchgehend schwach ausgebildet und in Bestand 48<sub>*lh*</sub> sogar ganz abwesend. In den Beständen des Vacciniumtyps waren dagegen sehr mächtige A<sub>e</sub>-Horizonte ausgebildet, und ein A<sub>eh</sub> kam nur im jüngsten Bestand 12<sub>*vu*</sub> vor. Die Mächtigkeit der organische Auflage schwankte um 4 cm und zeigte kaum einen Alterstrend. Der etwas mächtigere O<sub>f</sub> + O<sub>h</sub> in Bestand 53<sub>*vm*</sub> war auf leichte Torfbildung durch das Moos *Pleurozium schreberi* zurückzuführen.

Einen Überblick über die Kohlenstoffkonzentrationen der Horizonte der verschiedenen Bestände gibt Tabelle 3-9. Vergleich der Kohlenstoffkonzentration Im der Mineralbodenhorizonte zwischen den Chronosequenzen zeigte sich, daß trotz hoher Variabilität, die sich innerhalb der Bestände manifestierte, die auch hohe Kohlenstoffkonzentration im Ae der stark gebrannten Bestände des Flechtentyps signifikant höher war  $(F_{[3;77]} = 8,0; P < 0,001)$  als diejenige der moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps und des Vacciniumtyps (Abbildung 3-22). Ebenso wiesen die stark gebrannten Bestände auch höhere Kohlenstoffkonzentrationen im A<sub>eh</sub> auf ( $F_{[3;53]} = 2,9; P = 0,42$ ).



Abbildung 3-22: Kohlenstoffkonzentrationen in den drei Mineralbodenhorizonten  $A_{eh}$ ,  $A_e$  und B im Vergleich zwischen den vier Chronosequenzen. Signifikante Unterschiede ergaben sich nur im  $A_e$ . Die Buchstaben kennzeichnen statistisch homogene Untergruppen. Die Kohlenstoffkonzentrationen einzelner Horizonte sind in Anhang D angegeben.

Figure 3-22: Between-chronosequence comparison of carbon concentrations within the three mineral horizons  $A_{eh}$ ,  $A_e$  and B (= *y*-axis [%]). Significant differences could only be detected in the  $A_{e-}$  horizon. Letter indicate statistically homogeneous subgroups. Carbon concentration in individual horizons are given in Appendix D.

Da die Horizonte mit starkem organischen Anteil (A<sub>h</sub>, O<sub>h</sub>, O<sub>f</sub>, O<sub>l</sub>) aufgrund der sehr schwierigen Auftrennung in verschiedenen Expeditionsjahren leicht unterschiedlich gesammelt worden waren, ist der statistische Vergleich erschwert. Grundsätzlich läßt sich aber ein Abfall der Kohlenstoffkonzentration mit der Horizonttiefe nachzeichnen. Schwankten die Kohlenstoffkonzentrationen im O<sub>l</sub> noch zwischen 44 und 53 %, so fielen sie im O<sub>f</sub>+O<sub>h</sub> je nach partieller Durchmischung mit Mineralboden auf Werte um 30 %, wenn auch mit sehr großer Schwankungsbreite. Im Mischhorizont O<sub>f</sub>+O<sub>h</sub>+A<sub>h</sub> sanken die Konzentrationen abermals und lagen im Schnitt bei 20 %. Im A<sub>h</sub> wurden dann nur noch Werte um 7 % gemessen und im darunter liegenden Mischhorizont A<sub>eh</sub> Werte um 2,5 %. Zum A<sub>e</sub> hin reduzierten sich die Konzentrationen dann noch einmal um den Faktor 5 auf etwa 0,5 %. Nur in den stark gebrannten Beständen gab es einen signifikanten Unterschied zwischen den Konzentrationen im A<sub>e</sub>- und im B-Horizont.

	В	Ae	A <sub>eh</sub>	A <sub>h</sub>	O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub>	O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub>	Ol	$O_l +$	Flech
					+A <sub>h</sub>			Flech -ten	-ten
				,		s	,	-ten	
$12_{vu}$	0,31	0,29	-	9,2	-	26,5	-	36,6	-
	$\pm 0,08$	$\pm 0,08$		(n=1)		$\pm 1,3$		$\pm 6,3$	
$53_{\rm vm}$	0,2	0,27	1,6	16,0	-	48,5	52,7		-
05	$\pm 0.08$	$\pm 0,16$	$\pm 0,6$	$\pm 5,1$		$\pm 7,5$	$\pm 0,2$	10 7	
95 <sub>vm</sub>	+0.13	+ 0.1	-	<b>9,2</b> +0.6	-	<b>44,</b> 2 + 7.2	-	<b>40,</b> 7	-
266	0.42	0.13 +	_	<u> </u>	-	$\frac{1}{28.4}$ +	_	<b>47.4</b> +	_
<b>_</b> 000m	(n=1)	0,02		0.05		10,5		1.4	
	. ,	,		,		,		,	
$2_{lu}$	$\textbf{0,35} \pm$	0,42 $\pm$	<b>3,0</b> ±	-	<b>41,5</b> $\pm$	-	<b>53,4</b> $\pm$	-	-
	0,02	0,1	0,2		1,8		2,0		
14 <sub>lu</sub>	0,38 ±	<b>0,33</b> ±	-	-	16,0±	-	-	38,9 ±	-
28.	0,07	0,18 0.34 +	10+	_	3,3	_	50 <b>2</b> +	0,0	<b>45 0</b> ±
20lu	0.05	0, <b>34</b> ± 0.09	1,9 ±		<b>24,0</b> ± 8.3		<b>30,3</b> ⊥ 1.6		<b>43,0</b> ± 0.9
95 <sub>lu</sub>	<b>0,62</b> ±	<b>0,67</b> ±	-	<b>11,9</b> ±	-	<b>42,5</b> ±	-	<b>46,7</b> ±	-
	Ó,08	0,27		1,3		1,2		1,1	
	0.15	0.00	1.0		10.0				=1 0
67 <sub>lm</sub>	<b>0,1</b> 7	0,23	1,8	-	18,0	-	44,9 + 0.6	-	51,9 + 1.0
130.	± 0,11 0 4	± 0,06	± 0,8	_	± 4,7 28 3	_	± 0,6 44 7	_	± 1,0 49 7
130 <sub>lm</sub>	+0.07	+0.09	+0.4		+4.1		+0.15		+0.4
138 <sub>lm</sub>	0,44	0,38	2,3	-	20,7	-	45,5	-	50,9
	± 0,38	±0,12	± 0,7		± 2,6		± 0,6		±1,4
$200_{lm}$	0,33	0,44	5,2	5,7	-	43,2	-	46,3	-
	$\pm 0,18$	$\pm 0,12$	(n=1)	$\pm 3,7$		$\pm 4,4$		± 1,3	
$204_{lm}$	0,18	0,16	1,5	-	23,8	-	44,6	-	50,1
202	$\pm 0.07$	± 0,09	± 0,3		± 10,7		$\pm 0,5$		± 2,5
JoJim	+ 0.1	+ 0.1	+ 0.4	-	<b>20,0</b> + 6 1	-	52,5 + 0.7	-	<b>44,0</b> + 1.0
	± 0,1	± 0,1	± 0,4		± 0,1		± 0,7		± 1,0
$14_{lh}$	0,34	0,73	1,7	6,8	-	-	-	34,9	-
	$\pm 0,04$	$\pm 0,27$	(n=1)	$\pm 2,4$				$\pm 6,7$	
26 <sub>lh</sub>	0,31	0,64	-	6,1	-	-	-	39,6	-
40	$\pm 0,04$	$\pm 0,27$	2.4	$\pm 4,1$		21.1		± 11,9	
4ð <sub>lh</sub>	<b>0,4</b> + 0,1	-	<b>3,4</b> + 2 3	<b>0,1</b> (n-1)	-	31,1 + 9 5	-	<b>45,2</b> + 0.6	-
215 <sub>m</sub>	0.15	0.7	± 2,5 3,0	9.6		<u> </u>		± 0,0	
	± 0.09	$\pm 0.16$	± 1,7	± 4,8		$\pm 15.1$			
238 <sub>lh</sub>	0,17	0,5	3,7	6,6		37,2			
	$\pm 0,08$	$\pm 0,24$	$\pm 3,5$	$\pm 5,0$		$\pm 7,8$			
$244_{lh}$	0,26	1,5	3,5	-	26,8	-	46,8	-	44,7
	$\pm 0,2$	$\pm 1,1$	$\pm 2,0$		$\pm 17,8$		$\pm 8,2$		±0,9

Tabelle 3-9: Kohlenstoffkonzentrationen der Bodenkompartimente in Prozent vom Trockengewicht des Bodens – horizontweise dargestellt. Die unterschiedlichen Zusammenfassungen der organischen Kompartimente sind vorwiegend in unterschiedlichen Probenahmenstrategien während der verschiedenen Expeditionen begründet. Die Daten der Bestände  $53_{vm}$ ,  $215_{lh}$ ,  $238_{lh}$  sind von Barbara Lühker (1997) erhoben worden. Die Kohlenstoffkonzentrationen einzelner Horizonte sind in Anhang D angegeben.

Table 3-9: Carbon concentration of soil compartments in [%] of soil dry weight – column captions indicate soil horizons. The differences in compartimentalisation are due to changes in the sampling strategy. Data for the stands  $53_{vm}$ ,  $215_{lh}$ ,  $238_{lh}$  were adopted from Lühker 1997. Carbon concentration in individual horizons are given in Appendix D.

### 3.2.5.2 Kohlenstoffvorräte in Mineralboden und organischer Auflage

Die Kohlenstoffvorräte in den Bodenkompartimenten "organische Auflage" (O<sub>h</sub> [Kohlenstoffkonzentration > 17 %], O<sub>f</sub> und O<sub>l</sub>) und "Mineralboden" (B, A<sub>e</sub>, A<sub>eh</sub>, A<sub>h</sub> [Kohlenstoffkonzentration < 17 %]) zeigten nach einer Korrelationsanalyse mit den Bestandesmittelwerten bei keiner Chronosequenz eine Abhängigkeit vom Bestandesalter (

Tabelle 3-10; Abbildung 3-25).

	Org. Auflage	Mineralboden	Gesamtboden
Flechtentyp – nicht gebrannt	P = 0,29	P = 0,15	P = 0,18
Flechtentyp – moderat gebrannt	<i>P</i> = 0,61	P = 0,48	P = 0,82
Flechtentyp – stark gebrannt	P = 0,27	P = 0,95	P = 0,35
Vacciniumtyp	P = 0,18	P = 0,28	P = 0,51
Alle	<i>P</i> = 0,21	P = 0,49	P = 0,68

Tabelle 3-10: Irrtumswahrscheinlichkeiten der Korrelationsanalyse: Abhängigkeit der Kohlenstoffvorräte vom Bestandesalter

Table 3-10: Significance level of correlation analyses between soil carbon pools and stand age; columns: chronosequence, organic layer, mineral layer, sum of organic and mineral layer.

Die wirkliche Triebfeder für die Dynamik der Kohlenstoffvorräte wurde deutlich, wenn die Vorräte gegen die Zeit nach dem letzten Feuer statt gegen das Bestandesalter aufgetragen wurden. Die organische Auflage stieg während der ersten 50 Jahre nach dem letzten Brand linear mit einer Rate von 3,4 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (r = 0.87,  $F_{[1,16]} = 58,3$ , P < 0.001). Bei dieser Korrelation wurden die Bestände aller Chronosequenzen zusammengefaßt und der Bestand 2<sub>lu</sub> ausgenommen (Die Ausnahmesituation in dem Bestand 2<sub>lu</sub> wurde bereits bei der Besprechung der Horizontmächtigkeiten erläutert). Nach diesem Anstieg über die ersten 40 Jahre nach dem letzten Feuer stabilisierte sich der Kohlenstoffvorrat in der organischen Auflage auf einem Niveau von 170 mol C m<sup>-2</sup>. Eine gegenläufige Dynamik konnte im Mineralboden beachtet werden. Etwa 10 bis 15 Jahre nach dem letzten Feuerereignis erreichten die Vorräte im Mineralboden bis 25 cm Tiefe Werte um 180 mol C m<sup>-2</sup>. In den folgenden 20 Jahren reduzierte sich dieser Kohlenstoffvorrat um 100 mol C m<sup>-2</sup> auf Werte um 80 mol C m<sup>-2</sup>.

woran sich wieder ein langsamer Anstieg anschloß. 95 Jahre nach dem letzten Brandereignis waren die Kohlenstoffvorräte wieder auf etwa 150 mol m<sup>-2</sup> angestiegen.



Abbildung 3-23: Kohlenstoffvorräte (a) in der organischen Auflage, (b) im Mineralboden bis 25 cm Tiefe und (c) in der Summe dieser beiden Kompartimente in Abhängigkeit von der Zeit nach dem letzten Feuer.

Figure 3-23: Soil carbon stocks in soil as a function of time since fire [years]; (a) in the oganic layer, (b) in the mineral soil layer down to a depth of 25 cm and (c) in both soil compartmens together (a+b);  $x = \text{time since fire [years]}; y = \text{carbon pool [mol C m}^2$ ].

Diese Dynamik legt den Schluß nahe, daß nach einem Feuer Kohlenstoff in Form von Holzkohle aus der Verbrennung der organischen Auflage innerhalb von 10 Jahren in den Mineralboden eingewaschen wird, um dort nach weiteren 10 bis 20 Jahren wieder zu verschwinden. Da nur die obersten 25 cm des Mineralboden beprobt worden waren, kann keine Aussage darüber getroffen werden, ob der Kohlenstoff in tiefere Schichten verlagert wird, oder aus dem Oberboden heraus durch biogene Abbauprozesse entweicht. Als Nettoeffekt der gegenläufigen Dynamiken von organischer Auflage und Minalboden, die eine Verlagerung von Kohlenstoff dokumentieren, zeigt der Gesamt-Kohlenstoffvorrat eine Dynamik, die durch eine anfängliche Abnahme auf ein Minimum, gefolgt von einem erneuten asymptotischen Anstieg gekennzeichnet ist (vgl. auch Abbildung 4-12). Nur nach längerer Bodenentwicklung ohne Feuer kann der Kohlenstoffvorrat in beiden Kompartimenten wieder auf ein Niveau von 360 mol C m<sup>-2</sup> ansteigen.



Abbildung 3-24: Änderung des Kohlenstoffvorrates in der organischen Auflage (Symbole siehe Abbildung 3-23) und Änderung im Streueintrag angenähert als Nadel-Nettoprimärproduktion (X) der Bestände älter als 50 Jahre mit der Zeit nach dem letzten Brand.

Figure 3-24: Change of carbon stocks in the organic layer (symbols) as compared to changes in litter input approximated as Needle-*NPP* (crosses) with time since the last fire. Only stands older than 50 years were included. x = time since fire [years];  $y_1 =$  organic layer carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>];  $y_2 = NPP$  of needles [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>].

Es muß bei der Zeit-nach-Feuer-Analyse beachtet werden, daß die Größe des Streueintrages eine mögliche Kovariate darstellt. Der Streueintrag, der über die Nadel-

Nettoprimärproduktion angenähert werden kann (vgl. Abschnitt 3.3.1), ist abhängig vom Bestandesalter und über die Bestandesdichte vom Chronosequenztyp. Da die stark gestörten Bestände aber öfter brennen, ist auch die mittlere Zeit nach Feuer geringer. Weiterhin ist es offensichtlich, daß sehr junge Bestände geringere Zeitabstände zum letzten Feuer aufweisen als ältere. So gab es eine signifikant positive Korrelation zwischen Nadel-*NPP* und dem Kohlenstoff-Vorrat in der organischen Auflage [ $r_{[20]} = 0,57$ ; P = 0,008], wenn auch die jungen Bestände miteinbezogen wurden. Diese Korrelation verschwand wenn nur Bestände älter als 50 Jahre berücksichtigt wurden [ $r_{[13]} = 0,22$ ; P = 0,47). Abbildung 3-21 läßt auch vermuten, daß die organische Auflage nach einem Brand nur teilweise aufgezehrt wird.

## 3.2.6 Dynamik des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats

# 3.2.6.1 Verteilung des Kohlenstoffs im Ökosystem

Die Abbildung 3-25 illustriert den zeitlichen Verlauf der Kohlenstoffvorräte in den vier Chronosequenzen aufgetrennt in fünf Hauptkompartimente: 1. Physiologisch hoch aktive Biomasse (Nadeln, Zweige, Fein- und Mittelwurzeln), 2. Konstruktionsbiomasse (Kern- und Splintholz, Rinde, Grob- und Feinäste, Grobwurzeln), 3. Totholz, 4. organische Auflage und 5. Mineralboden. Die Einteilung der Biomassekompartimente in physiologisch hoch aktive Biomasse einerseits und Konstruktionsbiomasse andererseits spiegelt die fundamentalen Unterschiede verschiedener Organe in der Langlebigkeit und der Fähigkeit wider, Kohlenstoff zu akkumulieren und zu speichern.

Der Gesamt-Kohlenstoffvorrat im Boden (Organische Auflage + Mineralboden) beträgt gemittelt über alle Bestände 250 ± 67 mol C m<sup>-2</sup>. Im Vergleich der vier Chronosequenzen untereinander traten keine signifikanten Unterschiede auf ( $F_{[3;18]} = 0,07, P = 0,98$ ).



Abbildung 3-25: Dynamik der Kohlenstoffvorräte in fünf zusammenfassenden Kompartimenten. (1) Physiologisch hoch aktive Biomasse (Nadeln, Zweige, Fein- und Mittelwurzeln), (2) Konstruktionsbiomasse (Kern- und Splintholz, Rinde, Grob- und Feinäste, Grobwurzeln), (3) Totholz, (4) organische Auflage und (5) Mineralboden. (a) Flechtentyp – nicht gebrannt, (b) Flechtentyp – moderat gebrannt, mit den jungen nicht gebrannten als Ausgangspunkte, (c) Flechtentyp – stark gebrannt und (d) Vacciniumtyp – moderat gebrannt.

Figure 3-25: Dynamics of ecosystem carbon pools divided into five compartment (1) physiologically highly active biomass components with high turn-over rates [needles, twigs, fine and medium roots], (2) biomass of supporting tissues [heart- and sapwood, bark, coarse and fine branches, coarse roots], (3) dead wood necromass, (4) organic layer and (5) mineral layer to a soil depth of 25 cm; (a) lichen type – unburned, (b) lichen type – moderately burned with young unburned stands as initial stage, (c) lichen type – heavily burned and (c) Vaccinium-type – moderately burned.

Die Variabilität der Kohlenstoffvorräte in den Hauptkompartimenten Biomasse (1 + 2) und Totholz-Nekromasse (3) ist dagegen viel höher. Dementsprechend variierte der prozentuale Anteil des Gesamt-Bodenkohlenstoffs (4 + 5) am Gesamt-Kohlenstoffvorrat. Der durchschnittliche Anteil gemittelt über alle Bestände betrug  $34 \pm 11$  %. Nur in einem Bestand  $(48_{lh})$  erreichte der Bodenkohlenstoff einen Anteil von über 50 %, was sich auf den geringen Kohlenstoffvorrat in Totholz zurückführen ließ. In den beiden alten Beständen  $266_{vm}$  und  $383_{lm}$  lag der Anteil sogar unterhalb von 20 %. Der durchschnittliche Anteil der holzigen Kompartimente (2 + 3) am Gesamt-Kohlenstoffvorrat war am niedrigsten in den stark gebrannten Beständen des Flechtentyps (58 %, 297 ± 108 mol C m<sup>-2</sup>), höher in den nicht und moderat gebrannten Beständen des Flechtentyps (70 %, 571 ± 179 mol C m<sup>-2</sup>) und am höchsten in den moderat gebrannten Beständen des Vacciniumtyps (77 %, 810 ± 334 mol C m<sup>-2</sup>). Hier wurden auch die höchsten relativen und absoluten Werte für die physiologisch hoch aktive Biomasse gemessen (12 %, 71 ± 22 mol C m<sup>-2</sup>). Die entsprechenden Werte in den nicht und moderat gebrannten Sequenzen des Flechtentyps waren 5 % (37 ± 17 mol C m<sup>-2</sup>).

### 3.2.6.2 Generelles Muster der Kohlenstoffdynamik im Ökosystem

Der zeitliche Verlauf des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats mit dem Bestandesalter läßt sich für die nicht und moderat gebrannten Sequenzen in drei Phasen untergliedern (Abbildung 3-26).

- Während der ersten 30 bis 40 Jahre nimmt der Kohlenstoffvorrat stark ab (negative Kohlenstoffbilanz).
- 2. Es folgt ein Wiederanstieg des Kohlenstoffvorrats auf das ursprüngliche Niveau oder darüber hinaus im Laufe der nächsten 50 Jahre (positive Kohlenstoffbilanz).

3. Während der folgenden Jahrhunderte nimmt der Kohlenstoffvorrat langsamer aber kontinuierlich zu (schwach positive Kohlenstoffbilanz).



Abbildung 3-26: Zeitlicher Verlauf des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats mit dem Bestandesalter entlang der vier Chronosequenzen. Die Trendkurven sind manuell eingefügt.

Der Vergleich von Abbildung 3-26 mit Abbildung 3-19 (oben) zeigt, daß der schnelle Abfall des Kohlenstoffvorrats in Phase 1 auf den Abbau des Totholzes zurückzuführen war, das aus der vorhergegangenen Generation von Altbäumen stammte. Dieser Kohlenstoffverlust trat so deutlich in der Gesamtdynamik hervor, weil die Kohlenstoffakkumulation in der Biomasse noch sehr gering war. In Phase 2 dagegen war die Akkumulationsrate von Kohlenstoff in der Biomasse maximal, während sich der Vorrat im Totholz nur noch geringfügig veränderte. In der Summe führte dies zu einem Wiederaufbau der ursprünglichen Kohlenstoffvorräte. Der leichte Anstieg der Vorräte in Phase 3 war durch die kontinuierliche Kohlenstoffakkumulation Konstruktionsbiomasse in der verursacht, während die Kohlenstoffvorräte im Totholz auf niedrigem Niveau gleich blieben. Die 3-Phasen-Dynamik mit dem Bestandesalter scheint damit allein von den Änderungen in den holzigen

Figure 3-26: Temporal course of ecosystem carbon pools with stand age along the four chronosequences. Non-linear trend lines were added manually. x = stand age [years]; y = ecosystem carbon pools [mol C\*m<sup>-2</sup>].

Kompartimenten (Konstruktionsbiomasse und Totholzmasse) abzuhängen. Wie bereits erwähnt wurde, wiesen die Kohlenstoffvorräte im Boden keine Abhängigkeit vom Bestandesalter auf, sondern fluktuierten in Abhängigkeit von der Frequenz der Oberflächenbrände.

# 3.2.6.3 Der Einfluß der Standortgüte auf die Kohlenstoffbilanz

Wiewohl in allen Chronosequenzen bis auf die stark gebrannte Sequenz diese Dynamik des Ökosystem-Kohlenstoffvorrates in drei Phasen sichtbar war, so gab es doch im Blick auf den exakten Verlauf chronosequenz-spezifische Unterschiede. So war in der Chronosequenz des Vacciniumtyps die Verminderung der Kohlenstoffvorräte in Phase 1 weniger extrem ausgeprägt als in den Chronosequenzen des Flechtentyps. Obwohl die anfänglichen Kohlenstoffvorräte vergleichbar waren, verringerte sich der Kohlenstoffvorrat in der nicht gebrannten Sequenz des Flechtentyps von 807 mol C m<sup>-2</sup> (2<sub>lu</sub>) auf 480 mol C m<sup>-2</sup> (28<sub>lu</sub>, 31<sub>lu</sub>), während sich der Kohlenstoffvorrat in der Sequenz des Vacciniumtyps von 889 mol C m<sup>-2</sup>  $(12_{vu})$  nur auf 720 mol C m<sup>-2</sup> (53<sub>vm</sub>) verringerte. Dies läßt darauf schließen, daß die Kohlenstofffreisetzung nach einem bestandeserneuernden Kronenfeuer bei höherer Standortgüte geringer ist (etwa 6 mol C m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup> [Vacciniumtyp] versus 10 mol C m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup> [Flechtentyp]). Die Kohlenstoffakkumulation in der Biomasse begann in der Chronosequenz des Vacciniumtyps eher und verlief mit einer höheren Rate als in den Chronosequenzen des Flechtentyps (Abbildung 3-25). Die Kohlenstoffverluste durch Totholzabbau wurden hier also früher und stärker durch Wachstum kompensiert. Schon im Bestand  $12_{vu}$  (109,2 mol C m<sup>-2</sup>) war die oberirdische Biomasse deutlich höher als in den fast 20 Jahre älteren Beständen des Flechtentyps 28<sub>lu</sub> und 31<sub>lu</sub> (59,1 mol C m<sup>-2</sup> bzw. 94,1 mol C m<sup>-2</sup>). Auch während der "Alters"-Phase 3 traten Unterschiede in Abhängigkeit von der Standortgüte auf. Obwohl das Feuerregime in den moderat gebrannten Beständen des Vacciniumtyps und des Flechtentyps vergleichbar war, akkumulierten die Bestände des Flechtentyps Kohlenstoff mit einer 70 % geringeren Rate als die Bestände des Vacciniumtyps. Die Kohlenstoffakkumulationsrate in den Beständen des Flechtentyps betrug während der Altersphase 0,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ( $R^2 = 0.70$ mir einem 95%-Konfidenzintervall (KI) von 0,08-1,56). Ein direkter Vergleich der Kohlenstoffvorräte von 95<sub>vm</sub> und 266<sub>vm</sub> ergab eine signifikant höhere Akkumulationsrate von 2,5 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Der höchste Kohlenstoffvorrat überhaupt wurde mit 1522 mol C m<sup>-2</sup> im Bestand 266<sub>vm</sub> gemessen.
### 3.2.6.4 Der Einfluß des Feuers auf die Kohlenstoffbilanz

Entlang der stark gebrannten Chronosequenz konnte ein Verlauf des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats in drei Phasen nicht beobachtet werden. Die Bestandesentwicklung startete mit geringen Kohlenstoffvorräten von 300 mol C m<sup>-2</sup>, da kaum Totholz aus der vorhergehenden Generation vorhanden war. Während der folgenden 200 Jahre konnten dann noch weitere 300 mol C m<sup>-2</sup> festgelegt werden. Eine lineare Regression ergab eine Akkumulationsrate von 1,0 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (R<sup>2</sup> = 0,61, 95%-KI 0,1-2,1). Diese Rate unterschied sich nicht signifikant von derjenigen der moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps, wie die starke Überlappung der Konfidenzintervalle bereits anzeigt. Allerdings findet die Akkumulation von einem niedrigeren Niveau aus statt. Eine Kovarianzanalyse mit dem Bestandesalter als Kovariate und dem Feuerregime als Gruppenvariable ergab einen hoch signifikanten Behandlungseffekt ( $F_{[1;12]} = 76,1, P < 0,001$ ) und eine mittlere Differenz von 352,3 ± 40,4 (Standardfehler) mol C m<sup>-2</sup>. Unabhängig vom Bestandesalter waren die Kohlenstoffvorräte in den moderat gebrannten Flechtenbeständen um durchschnittlich 352,3 mol C m<sup>-2</sup> höher als in den stark gebrannten.

Innerhalb der Bestände des Flechtentyps verringert das Einsetzen der Oberflächenfeuer mit Bestand 67<sub>*lm*</sub> den Ökosystem-Kohlenstoffvorrat im Vergleich zum nicht gebrannten Bestand 95<sub>*lu*</sub> nachhaltig (Abbildung 3-26). Der Bestand 95<sub>*lu*</sub> erreichte trotz seines relativ geringen Alters den höchsten Kohlenstoffvorrat (1133,7 mol C m<sup>-2</sup>) aller Bestände des Flechtentyps, was sich auf den großen Kohlenstoffvorrat in der Konstruktionsbiomasse und in den ungestörten Bodenkompartimenten zurückführen läßt. Der Kohlenstoffvorrat im Totholz ist dagegen vergleichsweise gering, da die Selbstausdünnung allein wenig Totholz anlieferte (vgl. Abschnitt 3.2.4). Der Nettoeffekt der Oberflächenfeuer auf die Kohlenstoffbilanz ist also zunächst negativ und scheint den Gesamt-Kohlenstoffvorrat unterhalb einer für den Standort potentiell möglichen Kohlenstoff-Speicherkapazität zu halten.

#### 3.3 Nettoprimärproduktion

#### 3.3.1 Generelle Dynamik der Stamm- und Nadelproduktion

Die exakte Bestimmung der Nettoprimärproduktion (*NPP*) wurde nur für die Kompartimente Stammholz, Nadeln und Zweige durchgeführt. Die *NPP* aller anderen Kompartimente wurde

entweder proportional zur Stammproduktion errechnet oder entstammt im Falle der Feinwurzeln der Bodenanalyse (vgl. Abschnitt 3.3.2). Die Dynamik der *NPP* soll deshalb im folgenden auf der Grundlage der gemessenen Werte für Stamm und Nadel-*NPP* dargestellt werden (Abbildung 3-27).



Abbildung 3-27: Nettoprimärproduktion in den Kompartimenten Stamm und Nadeln entlang der vier Chronosequenzen. Die Fehlerbalken repräsentieren als Standardabweichung die interannuelle Variabilität während der letzten drei Jahre vor dem Erntejahr, im Falle der Nadeln die Standardabweichung des Mittelwertes der 1- bis 3jährigen Nadeln.

Figure 3-27: Net primary productivity within the biomass compartments stem and needles along the four chronosequences. Error bars indicate the standard deviation of interannual variability of *NPP* during three years before the harvest. Varability of *NPP* of needles as average and standard deviation of biomass of needle age classes 1-3 years; y-Axes are scaled to cover the same range. x = stand age [years]; y = NPP [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>].

Der Verlauf der Stamm-NPP der Flechtenbestände wies nach einem steilen Anstieg ein Maximum von 8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> bei einem Bestandesalter von etwa 100 Jahren auf, das die Bestände 67<sub>lm</sub>, 95<sub>lu</sub>, 95<sub>vm</sub> und 138<sub>lm</sub> umfaßt. Der Verlauf in Form einer Maximum-Kurve zeigte sich auch in der Dynamik der Nadelbiomasse (Abbildung 3-16). Die Nadelbiomasse erreichte jedoch früher das Maximum und fiel danach schnell ab. Das Maximum der Nadel-NPP wurde ebenfalls früher erreicht (Bestand 67<sub>lm</sub>: 5,6 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) und fiel zu den Beständen 95<sub>lu</sub>, 95<sub>vm</sub> und 138<sub>lm</sub> hin bereits deutlich ab. Im Vergleich der Chronosequenzen lag die NPP der beiden jüngsten Bestände des Vacciniumtyps 12vu und 53vm für beide Kompartimente deutlich oberhalb derjenigen gleichaltriger Bestände des Flechtentyps. Innerhalb der Chronosequenzen des Flechtentyps war die Differenzierung der NPP nach Feuerregime (nicht gebrannt: höchste Werte - stark gebrannt: niedrigste Werte) sehr viel weniger ausgeprägt als bei der Konstruktionsbiomasse oder der Grundfläche. Die feuerbedingte Dichtereduktion auf Bestandesebene kann demnach durch verstärktes Wachstum der überlebenden Einzelbäume zumindest teilweise ausgeglichen werden können. Auf diesen Punkt wird im Rahmen der Volumenzuwachsanalyse noch genauer eingegangen werden (Abschnitt 3.3.3.1).



Abbildung 3-28: Optimumverlauf des Verhältnisses von Holz- zu Nadel-*NPP*. Die kleineren ungefüllten Kreise kennzeichnen die Werte der Erntebäume. Die Werte der Bestände stellen nicht Mittelwerte dar, sondern enthalten als Produkte einer Hochrechnung die zusätzliche Information über die Verteilung der Größenklassen. Die hohen, stark streuenden Werte für Bestand  $12_{vu}$  wurden nicht dargestellt (3,3 ± 3,1).

Figure 3-28: Optimum-curve of the ratio of stem to needle *NPP*. Small open circels indicate ratios of individual sample trees. Stand level values are not just averages but contain information of size class distributions. The very high and variable data points of the stand  $12_{vu}$  were omitted. x = stand age [years]; y = ratio [dimensionless].

Das Verhältnis von Holz-*NPP* zu Nadel-*NPP* war nicht konstant, sondern wies ebenfalls ein Maximum bei etwa 100 Jahren auf (Abbildung 3-28). Dieses Allokationsmuster galt sowohl auf Bestandesebene als auch auf Einzelbaumebene. Während der frühen Jugendphase (Bestände  $14_{lu}$  und  $14_{lh}$ ) war die Nadel-*NPP* höher als die Stamm-*NPP* (Holz-/Nadel-*NPP* < 1). Dieses Verhältnis kehrte sich in den folgenden Jahrzehnten um und erreicht bei den Beständen  $95_{lu}$ ,  $95_{vm}$  und  $138_{lm}$  Werte um 1,5, das heißt die Holz-*NPP* überstieg in dieser Phase die Nadel-*NPP* um 50 %. Bei den älteren Beständen sank das Verhältnis wieder unter 1. Obwohl der Gesamtverlauf des Allokationsmusters quer durch die Chronosequenzen konsistent war, schien es auch Unterschiede zwischen den Chronosequenzen zu geben. In den Beständen des Vacciniumtyps wurde im Verhältnis zum Nadelwachstum mehr, in den stark gebrannten Beständen des Flechtentyps dagegen weniger in das Holzwachstum investiert, als dies in den nicht und moderat gebrannten Beständen des Flechtentyps der Fall war.

# 3.3.2 Gesamt-Nettoprimärproduktion inklusive modellierter Werte

Tabelle 3-11 enthält die *NPP* aller Kompartimente. Wie in Abschnitt 2.9 erwähnt wurden nur die Werte der Stamm-, Zweig- und Nadel-*NPP* direkt gemessen. Die übrigen holzigen Kompartimente wurden proportional zur Stamm-Biomasse errechnet (Äste, Rinde, Grobwurzeln). Die Größe, deren Berechnung die größte Unsicherheit aufwies, war die Feinwurzel-*NPP*. Die angewendete Berechnungsstrategie war wie folgt: Unter der Annahme, daß das Lebensalter von Feinwurzeln 2 Jahre beträgt, wurde die Feinwurzelbiomasse der Bodenanalyse zur Abschätzung der *NPP* halbiert. Diese Werte sind in Tabelle 3-11 in der Spalte "Feinwurzeln – Bodenanalyse" aufgeführt. Da diese Werte sehr streuen, wurden sie gegen die Nadelproduktion regrediert. Die Steigung der Regression ergab eine Proportionalitätskonstante von 1,38. (Feinwurzel-*NPP* = 1,38\*Nadel-*NPP*; R<sup>2</sup> = 0,70;  $F_{[1;16]}$  = 40,6; P < 0,001). Diese multipliziert mit der Nadel-*NPP* ergab dann die Werte der Spalte "Feinwurzeln" korrigiert. Diese letztere Abschätzung der Feinwurzel-*NPP* ging auch in die Gesamt-*NPP* " $\Sigma$ " ein.



Abbildung 3-29: Regression der Feinwurzel-*NPP* aus der Bodenanalyse gegen die Nadel-*NPP*. Das Regressionsmodel wurde ohne Konstante gewählt und es wurden alle Bestände zusammengefaßt.

Figure 3-29: Regression of *NPP* of fine roots against *NPP* of needles. *NPP* of fine roots was estimated as biomass divided by 2 assuming a turn-over rate of fine roots of two years. The regression model does not contain a constant and stands of all chronosequences were pooled. x = NPP of needles [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>]; y = NPP of fine roots [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>].

	Stamm	Nadeln	Zweige	Äste	Borke	Grobwurzeln	Feinwurzeln <sup>2</sup> Bodenanalyse	Feinwurzeln <sup>3</sup> korrigiert	Σ	ANPP	Trocken - Vol Zuwachs unter Rinde
$[mol C m^{-2} a^{-1}]$ [r								$[m^3 ha^{-1} a^{-1}]$			
$12_{vu}$	$9,9 \pm 1,8$	$3,0 \pm 1,0$	2,3	1,0	2,5	2,4	12,0	4,0	25,1	18,7	2,7
$53_{vm}$	$11,8 \pm 1,0$	$8,3 \pm 1,8$	1,7	2,1	0,9	3,5	4,7	11,3	39,6	24,8	3,3
95 <sub>vm</sub>	$7,6\pm0,\!4$	$4,5\pm1,1$	1,2	0,6	0,8	1,6	7,3	6,1	22,4	14,7	2,1
$2_{lu}$	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	<	<	<
$14_{lu}$	$1,1 \pm 0,3$	$1,5 \pm 0,5$	0,5	0,1	0,3	0,3	0,5	2,0	5,7	3,5	0,3
$28_{lu}$	$2,2 \pm 0,3$	$2,1 \pm 0,1$	0,5	0,3	0,5	0,5	4,7	2,8	8,9	5,6	0,6
31 <sub>lu</sub>	$3,5 \pm 0,5$	$3,3 \pm 0,2$	0,8	0,5	0,8	0,9	3,7	4,5	14,2	8,9	1,0
95 <sub>lu</sub>	$6{,}5\pm0{,}6$	$4,5\pm1,5$	0,7	0,4	0,6	1,4	7,3	6,1	20,2	12,7	1,8
67 <sub>lm</sub>	$7,8^{1}$	5,6	0,9	0,8	0,7	1,4	4,9	7,6	24,7	15,8	2,2
$138_{lm}$	$6,9 \pm 0,7$	$3,8 \pm 0,4$	0,5	0,6	0,6	1,5	5,2	5,1	18,9	12,4	1,9
$200_{lm}$	$1,9 \pm 0,02$	$3,5 \pm 0,4$	0,6	0,5	0,3	0,7	6,8	4,4	12,5	6,8	0,5
$204_{lm}$	$3,2 \pm 0,2$	$3,2 \pm 1,2$	0,5	0,3	0,2	0,4	9,7	4,8	11,7	7,4	0,9
383 <sub>lm</sub>	$3,7\pm0,2$	$4,\!4\pm1,\!1$	0,8	0,7	0,3	0,9	5,8	6,0	16,9	9,9	1,0
14 <sub>lh</sub>	$0,1 \pm 0,02$	$0,2 \pm 0,04$	0,05	0,3	0,04	0,03	0,4	0,3	0,7	0,7	<
26 <sub>lh</sub>	$0,2\pm0,04$	$0,6\pm0,09$	0,1	0,002	0,1	0,1	2,3	0,8	1,8	1,0	0,1
48 <sub>lh</sub>	$3,2 \pm 0,7$	$3,6\pm0,7$	0,1	0,8	0,6	0,8	8,7	4,9	6,1	8,3	0,9
215 <sub>lh</sub>	$1,8 \pm 0,3$	$3,0\pm0,71$	0,5	0,3	2,0	0,3	3,4	4,1	11,9	7,6	0,5
$244_{lh}$	$1,5^{1}$	2,2	0,3	0,3	0,1	0,1	6,7	3,0	7,5	4,4	0,4

Tabelle 3-11: Nettoprimärproduktion der Bestände. Die Fehlerangaben repräsentieren als Standardabweichung die interannuelle Variabilität der Stamm-*NPP* während der letzten drei Jahre vor dem Erntejahr, im Falle der Nadeln die Standardabweichung des Mittelwertes der 1- bis 3jährigen Nadeln. Alle kursiv gedruckten Werte sind proportional zur Stamm-Biomasse errechnet oder entstammen der Bodenanalyse. <sup>1</sup>Hier wurde ein Zehntel des letzten Dekadenzuwachses verwendet. <sup>2</sup> Feinwurzelbiomasse aus Bodenanalyse dividiert durch die veranschlagte Feinwurzellebensdauer von zwei Jahren. <sup>3</sup> Nadel-*NPP* multipliziert mit der Steigung der Funktion Feinwurzel-*NPP* = 1,38\*Nadel-*NPP*; R<sup>2</sup> = 0,70.  $\Sigma$  = Summe aller Kompartimente, ANPP = Oberirdische *NPP*, Trocken-Vol.-Zuwachs = Stammvolumenzuwachs bezogen auf den trockenen Zustand. Zur groben Abschätzung des Frischvolumenzuwachs multiplizieren mit 1,3.

Table 3-11: Net primary productivity within different biomass compartments. Error bars indicate the standard deviation of interannual variability of *NPP* during three years before the harvest. Varability of *NPP* of needles as average and standard deviation of biomass of needle age classes 1-3 years. Values in italics denote *NPP* calculated form stem-*NPP* proportional to the biomass ratios. <sup>1</sup>calculated as a tenth of the increment during the last decade. <sup>2</sup>*NPP* of fine roots was estimated as biomass divided by 2 assuming a turn-over rate of fine roots of two years. <sup>3</sup>Needle-*NPP* multiplied with the slope of the regression on the previous figure according to *NPP* of fine roots = 1,38\*NPP of needles.  $R^2 = 0.9$ ;  $\Sigma =$  total sum; *ANPP* = Above-ground *NPP*; Trocken-Vol.-Zuwachs = stem increment based on dry wood volume – multiply with 1,3 to estimate fresh volume increment. columns:stands;stem; needles; twigs; branches; bark; coarse roots; fine roots (soil analysis); fine roots corrected; total; above-ground *NPP* and volume increment under bark.

Die weitaus höchste Gesamt-*NPP* wurde mit knapp 40 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> in Bestand 53<sub>vm</sub> erreicht (Abbildung 3-30). Das Maximum innerhalb der Flechtenbestände war nur etwa doppelt so hoch und wurde bei Bestand 67<sub>lm</sub> erreicht (24,7 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Die *NPP* von Bestand 67<sub>lm</sub> übertraf die *NPP* des nicht gebrannten Bestandes 95<sub>lu</sub> um 4,5 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Dies zeigt, daß eine durch Feuermortalität reduzierte Dichte wie bei Bestand 67<sub>lm</sub> (0,22 Individuen m<sup>-2</sup>) die *NPP* stimulieren kann, während die hohe Dichte in Bestand 95<sub>lu</sub> (0,39 Individuen m<sup>-2</sup> – obwohl deutlich älter) möglicherweise zu einer Stagnation der *NPP* führt.



Abbildung 3-30: Verlauf der Gesamt-NPP in den Beständen der vier Chronosequenzen.

Figure 3-30: Course of *NPP* along the four Chronosequences. x = stand age [years]; y = NPP [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>].

In der Altersphase der moderat gestörten Bestände des Flechtentyps pendelte sich die *NPP* bei Werten um 15 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ein. Es ist allerdings nicht klar, ob der erneute Anstieg der *NPP* von 12 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> bei den Beständen 200*lm* und 204*lm* zu 16,9 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> bei Bestand 383*lm* eine Umkehrung des Alterstrends darstellt oder nur bestandesspezifische Variabilität repräsentiert. Das *NPP*-Verhältnis der Kompartimente mit hohem Umsatz (Nadeln + Feinwurzeln) zu den holzigen Kompartimenten war in den jüngeren und produktiveren Beständen etwa 1 : 1. Dieses Verhältnis stieg mit dem Alter und mit dem Störungsgrad auf (2-4) : 1 und im extremen Fall auf 8 : 1 (Bestand 26*lh*).

### 3.3.3 Einflußfaktoren auf die Nettoprimärproduktion auf Einzelbaumebene

Die *NPP* als ökosystemarer Parameter ist naturgemäß von dem Entwicklungstadium und der Bestandesdichte derjenigen Organismen abhängig, die die Stoffproduktion bewerkstelligen. Oben wurde bereits gezeigt, daß es innerhalb der Chronosequenzen mit Ausnahme der stark gebrannten Sequenz eine deutliche Abhängigkeit der *NPP* vom Bestandesalter gab (Abbildung 3-30). Gleichzeitig bestanden unabhängig vom Alter der Bestände starke Unterschiede in der *NPP* zwischen den Chronosequenzen, die sich zu einem Teil durch die störungsbedingten Unterschiede in den Bestandesdichten erklären lassen (Abbildung 3-4). Zu diesen beiden Kontrollvariabeln, Alter und Bestandesdichte, treten weitere biotische und abiotische Kontrollvariabeln hinzu, deren Einfluß sich vor allem auf Einzelbaumebene manifestiert. Die Bedeutung solcher Fakoren wie Feuerschädigung, Standraum, Klima, Stickstoff- und Wasserversorgung soll in den folgenden Abschnitten beleuchtet werden.

## 3.3.3.1 Der Einfluß von Oberflächenfeuern auf das Baumwachstum

Die folgenden vier Grafiken illustrieren die Bedeutung des Feuers und der sozialen Stellung für den historischen Verlauf des Volumenwachstums [m<sup>3</sup> pro Jahr] einzelner Erntebäume (Abbildung 3-31 bis Abbildung 3-35; Meßwerte des Dekadenzuwachses siehe Anhang G). Wie bereits erwähnt wurde die Auswahl der Bäume systematisch aus fünf BHD-Klassen getroffen. Zur besseren Charakterisierung des durchschnittlichen Bestandesdynamik wurden in einigen Beständen zusätzlich drei Bäume aus der mittleren BHD-Klasse geerntet (dies gilt für die Bestände  $28_{lu}$ ,  $67_{lm}$ ,  $138_{lm}$  und  $204_{lm}$ ).

Innerhalb der nicht gebrannten Bestände divergierten die Volumenwachstumsraten der Erntebäume unterschiedlicher sozialer Stellung sehr stark (Abbildung 3-31) und die Bäume behaupteten im Verlauf der Bestandesentwicklung ihre soziale Stellung. Zum Zeitpunkt der Ernte war der jährliche Volumenzuwachs des größten Baumes im Vergleich zum kleinsten Baum in Bestand  $14_{lu}$  um den Faktor 34 größer, in  $28_{lu}$  um den Faktor 25 und in  $95_{lu}$  sogar um den Faktor 200 größer. Da im Bestand  $14_{lu}$  das Auftreten von intraspezifischer Konkurrenz wenig wahrscheinlich war (vgl. Abschnitte 3.4.1 bis 3.4.4) läßt sich diese Divergenz hier nur durch genetische Variabilität oder kleinräumige Variabilität der Standortverhältnisse erklären. Gleiches gilt für den Bestand  $28_{lu}$ . Im Gegensatz dazu hatte sich in Bestand  $95_{lu}$  eine deutliche

soziale Bestandeshierarchie herausgebildet. Bei dem stark unterdrückten Baum 72 in  $95_{lu}$  waren für die letzten 30 Jahre keine einzelnen Jahrringe mehr erkennbar. Die Volumenwachstumsraten der drei mittleren Bäume des Bestandes 95lu flachten im Alter von 50 Jahren ab und blieben während der folgenden fünf Jahrzehnte auf einem konstanten Niveau. Nur der größte Baum (B70) konnte in den letzten 50 Jahren seinen Zuwachs noch steigern.



Abbildung 3-31: Jährliche Volumenzuwächse der Erntebäume der Bestände der nicht gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps. Dickere Linien zeigen die Mittelwerte der vorangegangenen Dekade, dünnere Linien zeigen die annuelle Variabilität während der letzten 30 Jahre.

Figure 3-31: Historical annual volume increment of sample trees in the unburned stands of the lichen type as derived from stem analysis. Thicker lines represent 10year averages, thinner lines represent the annual variability. x = tree age [years]; y = volume increment [m<sup>3</sup> y<sup>-1</sup>].

Die interannuelle Variabilität des Volumenwachstums, die durch die dünnen Linien repräsentiert wird, verlief auffällig gleichgerichtet. Der Einfluß des Klimas auf die interannuelle Variabilität des Volumenwachstums wird in Abschnitt 3.3.3.3 genauer

besprochen. Hier soll hervorgehoben werden, daß die klimabedingte interannuelle Variabilität der Volumenwachstumsrate unabhängig von der Baumgröße einen Variationsbereich von  $\pm$  20 % um des Dekadenmittel selten überschritt.

Feuerereignisse, wie sie im Verlauf der Volumenwachstumsraten der Erntebäume der moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps sichtbar werden (Abbildung 3-33), verursachen sehr viel größere Schwankungen des Volumenwachstums. In der Regel reagierten die Bäume auf Feuerschädigung mit einer etwa 10jährigen Wachstumsdepression. Diese konnte so ausgeprägt sein, daß ganze Sequenzen von Jahrringen ausfielen. Diese extreme Form der Wachstumsdepression ist beispielsweise sichtbar bei den Bäumen 4 und 60 des Bestandes 67<sub>lm</sub> oder bei den kleineren Individuen des Bestandes 26<sub>lh</sub> in Abbildung 3-34. Der Schädigungsgrad der Bäume während eines Feuerereignisses fiel sehr variabel aus. Das illustrieren die Ergebnisse der Brandwundenanalyse in Abbildung 3-32 (vgl. dazu auch Abbildung 3-52 in Abschnitt 3.4.5). Durchschnittlich 50 % der Individuen eines Bestandes, die ein Feuer überlebt haben, wiesen auch 30 Jahre nach dem letzten Feuer noch deutlich erkennbare Brandnarben auf. Im Einzelnen waren im Bestand 67<sub>lm</sub> 58 % verletzt, in 138<sub>lm</sub> 36 %, in 204<sub>lm</sub> 58 % in 215<sub>lh</sub> nur 20 % und in 383<sub>lm</sub> 86 %, wobei hier auch ältere Brandwunden sichtbar waren. Die Schädigungsklasse wird durch den prozentualen Anteil (in 10%-Schritten) ausgedrückt, den die breiteste Stelle einer Brandwunde am Gesamtumfang des Baumes hat. Die Anzahl der Individuen in den unterschiedlichen Schädigungsklassen ist sehr variabel.



Abbildung 3-32: Verteilung der Schädigungsklassen innerhalb von Populationen 30 Jahre nach Brand einem Oberflächenbrand. Die Schädigungsklasse (*x*-Achse) wird ausgedrückt durch den prozentualen Anteil, den die breiteste Stelle einer Brandwunde am Gesamtumfang des Baumes an dieser Stelle hat. Die Brandwunden waren in der Regel am breitesten in der Nähe der Stammbasis. Auf der *y*-Achse ist die absolute Anzahl der Individuen aufgetragen, die den Schädigungsklassen angehören.

Figure 3-32: Distribution of damage classes within populations that were subject to fire 30 years ago. The damage class (x-axis) ist expressed as percentage of the circumference at breast height that is damaged. Fire scars tended to be biggest near the stem base.

Während bei den meisten verletzten Bäumen die Wundbreite zwischen 15 und 35 % des Umfanges ausmachte, konnten auch Bäume überleben, bei denen die maximale Wundbreite weit über die Hälfte des Umfangs ausmachte. Obwohl der Einfluß des Schädigungsgrades auf Ausmaß und Länge der Wachstumsdepressionen im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter quantifiziert worden ist, so ist es doch naheliegend einen engen Zusammenhang anzunehmen.

Während die Erntebäume der nicht gebrannten Bestände während der Bestandesentwicklung ihre soziale Stellung beibehielten, so konnte in den gebrannten Chronosequenzen beobachtet werden, daß Bäume nach Brandereignissen ihre soziale Stellung ändern konnten. An vielen Stellen wird diese Neuordnung des sozialen Gefüges sichtbar. Deshalb seien hier nur ein paar Beispiele genannt. In Bestand  $67_{lm}$  (8 Bäume untersucht) wechselt Baum 1 nach dem Brandereignis von 1964 von der vorletzten Position 7 auf Position 5 und überholt damit die Bäume 60 und 46. In Bestand  $204_{lm}$  bewirkte vor allem das Brandereignis im Jahre 1850, daß Baum 48 von Position 3 auf heute Position 7 abfiel. Derselbe Brand brachte Baum 5 in Bestand 383<sub>*lm*</sub> von Position 1 auf Position 2, während der spätere Brand im Jahre 1964 Baum 9 von Position 4 auf Position 3 wechseln ließ.

Ähnliche Verhältnisse fanden sich bei der stark gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps. Die Anzahl der Feuerereignisse war jedoch höher (Statistik siehe Abschnitt 3.1.3). In den Beständen 26<sub>lh</sub> und 48<sub>lh</sub> läßt sich im Gegensatz zu den bisher gezeigten Daten der Einfluß des Feuers auf die annuelle Variabilität der Volumenzuwächse studieren. Vor allem im Bestand  $48_{lh}$  war die deutlich feuerinduzierte Variabilität (bis zu  $\pm$  70 % um das Dekadenmittel) viel größer als die klimatisch induzierte (etwa  $\pm$  25 %). Dabei war der Einfluß der konkreten Feuer noch nicht einmal so groß, daß sich Wachstumsdepression auch im Dekadenmittel hätten ausdrücken können. Die Wachstumsraten der Bäume des Bestandes 48<sub>th</sub> hatten sich nach allen Feuern bereits nach etwa 2 bis 3 Jahren wieder vollständig erholt. Am Beispiel des Bestandes 26<sub>lh</sub> wurde dagegen erkennbar, wie massiv intensive Feuer während eines frühen Entwicklungsstadiums das Wachstum reduzieren können. Noch 16 Jahre nach dem Brand 1982 waren die Volumenwachstumsraten stark reduziert und betrugen nur etwa 20 % derjenigen Raten vor dem Brand. Auch der Bestand 53<sub>vm</sub> wurde Opfer eines frühen Feuers (ebenfalls im Alter von 18 Jahren). Die überlebenden Einzelbäume wiesen jedoch wohl aufgrund höherer Standortgüte etwa 15 Jahre nach dem Brand sehr hohe Wachstumsraten auf. Hier hatte das Feuer anscheinend die Entwicklung einfach nur aufgehalten.



Abbildung 3-33: Jährliche Volumenzuwächse der individuellen Erntebäume der Bestände der moderat gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps. Dickere Linien repräsentieren Mittelwerte der vorangegangenen Dekade, dünnere Linien zeigen die annuelle Variabilität des Zuwachses während der letzten 30 Jahre. Vertikale Pfleile deuten Feuerereignisse an; B45 = Erntebaum Nummer 45.

Figure 3-33: Historical annual volume increment of individual sample trees in the moderately burned stands of the lichen type as derived from stem analysis. Thicker lines represent 10-year averages, thinner lines represent the annual variability. Pointers indicate fire events. x = tree age [years]; y = volume increment [m<sup>3</sup> tree<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>].



Abbildung 3-34: Jährliche Volumenzuwächse der individuellen Erntebäume der Bestände der stark gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps. Dickere Linien repräsentieren die Dekadenmittel, dünnere Linien zeigen die annuelle Variabilität des Zuwachses. Vertikale Pfleile deuten Feuerereignisse an; B45 = Erntebaum Nummer 45.

Figure 3-34: Historical development of annual volume increment of sample trees in the heavily burned stands of the lichen type as derived from stem analysis. Thicker lines represent 10year averages, thinner lines represent the annual variability. Pointers indicate fire events. x = tree age [years]; y = volume increment [m<sup>3</sup> tree<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>].



Abbildung 3-35: Jährliche Volumenzuwächse der Erntebäume der Bestände der moderat gebrannten Chronosequenz des Vacciniumtyps. Dickere Linien repräsentieren die Dekadenmittel des Zuwachses, dünnere Linien zeigen die annuelle Variabilität des Zuwachses. Vertikale Pfleile deuten Feuerereignisse an; B45 = Erntebaum Nummer 45.

Figure 3-35: Historical development of annual volume increment of sample trees in the moderately burned stands of the Vaccinium type as derived from stem analysis. Thicker lines represent 10year averages, thinner lines represent the annual variability. Pointers indicate fire events. x = tree age [years]; y = volume increment [m<sup>3</sup> tree<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>].

Ebenso wie im nicht gebrannten Bestand  $95_{lu}$  erreichte der Volumenzuwachs der Erntebäume der moderat und stark gebrannten Chronosequenzen nach etwa 50 Jahren ein Plateau. Dies wurde besonders deutlich für die Bäume der Bestände  $67_{lh}$ ,  $138_{lm}$ ,  $204_{lm}$  und  $48_{lh}$ . Zu jeder Zeit der

Bestandesentwicklung – bis ins hohe Alter – konnten jedoch Feuerereignisse dazu führen, daß nach kurzen Wachstumsdepressionen die Volumenwachstumsraten sprunghaft anstiegen. Dieser Wachstumsanstieg könnte zwei Gründe haben. (1) Freistellung der überlebenden Bäume, dadurch daß benachbarte Bäume vom Feuer getötet worden sind. (2) Die beschleunigte pyrogene Mineralisation bewirkt einen Düngungseffekt auf die überlebenden Bäume. Die in Abbildung 3-36 dargestellten Ergebnisse sprechen für die erste Hypothese. Selbst im hohen Alter (211 Jahre) und bei ursprünglich geringen Dichten (0,05 Individuen pro m<sup>2</sup>) hatte die Freistellung einen stark erhöhten radialen Zuwachs zur Folge. Im Durchschnitt aller untersuchten Individuen, die im Rahmen einer Holzernte im Jahre 1983 als Samenbäume freigestellt worden waren, hatte sich der Zuwachs durch die Freistellung verfünffacht. Einzelne Individuen reagierten sogar mit einer Erhöhung des radialen Wachstums um den Faktor 8. Als Annäherung kann davon ausgegangen werden, daß sich der Volumenzuwachs demgemäß grob verdreißigfacht hatten. Zudem reagierten Individuen mit ursprünglich höheren radialen Wachstumsraten schneller und intensiver auf die Freistellung als gering wüchsigere Individuen (Abbildung 3-36).



Abbildung 3-36: Änderung des radialen BHD-Zuwachses in neun Bäumen, die während einer Holzernte im Jahre 1983 als Samenbäume freigestellt worden waren. Das Alter der Bäume zum Zeitpunkt der Ernte war 211 Jahre. Die Bestandesdichte vor der Ernte betrug 0,05 Individuen pro  $m^2$ , was der Dichte des Bestandes  $383_{lm}$ .entspricht.

Figure 3-36: Rapid change of radial increment of nine trees, that were left as seed trees during a harvest in 1983. Tree age at harvest was 211 years. Pre-harvest stand density was 0,05 trees per m<sup>2</sup> equivalent to the density of the stand  $383_{\text{lm}}$ . x = year; y = radial increment [mm].

Bislang wurden nur die relativen Änderungen der Volumenzuwächse von Einzelbäumen innerhalb der Bestände betrachtet. Einen Vergleich der Wachstumsraten zwischen den Beständen erlaubt Abbildung 3-37. Grundsätzlich waren die mittleren Einzelbaumzuwächse zunächst abhängig von der Standortgüte. Innerhalb der jeweiligen Altersgruppen in Abbildung 3-37 erlangten die Bestände 12vu, 53vm und 95vm die höchsten Volumenzuwächse, wobei berücksichtigt werden muß, daß die Bestandesentwicklung in 53<sub>vm</sub> durch ein sehr frühes Feuer verzögert worden war. Die Abhängigkeit der Wachstumsraten von der Standortgüte wurde jedoch überlagert von Freistellungseffekten (vgl. Abbildung 3-36). Die Erntebäume der feuerbeeinflußten Bestände wiesen generell höhere Volumenzuwächse auf als die nicht gebrannten. So war der mittlere Volumenzuwachs der Einzelbäume im moderat gebrannten Bestand 138<sub>lm</sub> (0,0018 m<sup>3</sup> a<sup>-1</sup>) nach 50 Jahren trotz gleicher Standortgüte fast doppelt so hoch wie im nicht gebrannten Bestand  $95_{lu}$  (0,001 m<sup>3</sup> a<sup>-1</sup>), während die Stammholzproduktion auf Bestandesebene auf gleichem Niveau war (vgl. Tabelle 3-11). Der Verlauf der Einzelbaumzuwächse im Bestand 67<sub>lm</sub> verlief zunächst parallel zu Bestand 95<sub>lu</sub>, wurde dann aber durch das Feuer im Jahre 1964 zurückgeworfen (Wachstumsdepression). Nach dreißig Jahren hatte sich das Wachstum jedoch soweit erholt, daß der mittlere Volumenzuwachs bei einem Bestandesalter von 70 Jahren den Wert in Bestand 95lu deutlich überstieg.

Im Vergleich der Altbestände wiederholte sich dieses Muster. Der am stärksten gestörte Bestand 215<sub>*lh*</sub> zeigte die höchsten Einzelbaumzuwächse. Der starke Anstieg des Einzelbaumwachstums während der Jugendphase war korrelliert mit einem frühen Feuer, das den Bestand 215<sub>*lh*</sub> im Alter von 29 Jahren traf (1812). Ebenso stiegen die Einzelbaumzuwächse im Bestand 200<sub>*lm*</sub> als Reaktion auf das frühe Feuer im Bestandesalter von 26 Jahren (1824) steil an, um während der letzten 95 Jahre, in denen kein Feuer mehr aufgetreten war, wieder unterhalb des Wachstumsniveaus von Bestand 215<sub>*lh*</sub> zu fallen. Deutlich geringere Einzelbaumzuwächse wies der Bestand 204<sub>*lm*</sub> auf. Hier war das erste Feuer erst im Bestandesalter von 59 Jahren aufgetreten. Ähnlich wie im Bestand 67<sub>*lm*</sub> verlief das Einzelbaumwachtsum zunächst parallel zu den Werten des nicht gebrannten Bestandes 95<sub>*lu*</sub>. Erst nach dem Feuer im Bestandesalter von 59 Jahren, dem zuerst eine kurze Wachstumsdepression folgte, überstiegen die Einzelbaumzuwächse das Niveau der Zuwächse des Bestandes  $95_{lu}$ . Während der folgenden 100 Jahre stabilisierten sich die Einzelbaumzuwächse des Bestandes  $204_{lm}$  auf einem Niveau von 0,0018 m<sup>3</sup> a<sup>-1</sup>. Der nächste sprunghafte Anstieg auf einen Wert von 0,0025 m<sup>3</sup> a<sup>-1</sup> ereignete sich erst wieder nach dem intensiven Feuer (1964) im Bestandesalter von 173 Jahren. Die Einzelbaumzuwächse während der Jugendphase des ältesten Bestandes  $383_{lm}$  erwiesen sich als extrem niedrig. Der Vergleich mit Bestand  $95_{lu}$ , der als nicht gebrannter Bestand die maximale Bestockungsdichte repräsiert, macht deutlich, daß die geringen Einzelbaumzuwächse in der Jugendphase von Bestand  $383_{lm}$  nicht mit zu engem Standraum zu erklären sind. Ebenso scheidet eine geringere Standortgüte als Erklärung aus (vgl. Tabelle 3-1). Möglicherweise waren vor 350 Jahren, also Mitte des 17. Jahrhunderts, die klimatischen Bedingungen ungünstiger für das Wachstum (vergleiche die ebenfalls abnormal niedrige Höhenkurve in Abbildung 3-2). Es ist bemerkenswert, daß die Volumenzuwächse über einen Zeitraum von 380 Jahren nahezu linear anstiegen.



Abbildung 3-37: Bestandes-Mittelwerte der Volumenzuwächse. Bei der Berechnung der Mittelwerte wurden der jeweils kleinste und größte Erntebaum nicht mit einbezogen. Die Bestände sind der Übersicht halber dem Alter nach gruppiert. Der Bestand  $95_{1u}$  ist als ungestörte Referenz hervorgehoben. Die Standardabweichungen wurden nicht berechnet, da die Bäume nicht zufällig sondern systematisch ausgewählt worden sind. Einen Eindruck der Schwankungsbreiten geben die Darstellungen der Einzelbaumkurven (Abbildung 3-31 bis Abbildung 3-35).

Figure 3-37: Average of volume increment of harvested trees with smallest and largest trees excluded. Stands were grouped according to age classes. The stand 95lu is highlighted as control representing the growth dynamics without fire. No standard deviation is shown, because trees were not sampled randomly. x = tree age [years]; y = volume increment [m<sup>3</sup> tree<sup>-1</sup> y<sup>-1</sup>].

Die maximalen Volumenzuwächse auf Einzelbaumebene lagen bei 0,013 m<sup>3</sup> a<sup>-1</sup> (siehe Baum 29 in Bestand 244<sub>*lh*</sub> oder Baum 7 in Bestand 215<sub>*lh*</sub> in Abbildung 3-34). Die Daten in Abbildung 3-37 legen jedoch nahe, daß die Obergrenze des Bestandesdurchschnitts der Einzelbaumzuwächse bei etwa 0,004 m<sup>3</sup> a<sup>-1</sup> liegt. Ob und wann im Laufe der Bestandesentwicklung diese durchschnittliche Rate erreicht wurde, hing – wie beschrieben –

stark von der Feuergeschichte der Bestände ab. Frühe Feuer erlaubten das Erreichen dieser Marke schon nach 50 Jahren, während ein eher moderates später einsetzendes Feuerregime erst nach 380 Jahren zu diesem Wachstumsniveau führte.

#### 3.3.3.2 Reaktion der Stamm- und Nadel-NPP auf die annuelle Variabilität des Klimas

In der Jahrringstruktur der Bäume und in der Abfolge verschiedener Nadeljahrgänge ist die Information über die *NPP* vergangener Jahre gespeichert. Die Stammholz-Produktion läßt sich auf Baumebene über die gesamte Lebensspanne des Baumes verfolgen. Auf Bestandesebene ist dies retrospektiv nur über solche Zeiträume möglich, für die angenommen werden kann, daß die Mortalitätsrate gegenüber der aktuellen Dichte vernachläßigbar klein war. Je weiter man in die Vergangenheit zurückgeht, umso größer wird der Anteil des bereits ausgeschiedenen Bestandes an der *NPP*. Über den ausgeschiedenen Bestand lag jedoch keine Information vor. Die Mortalitätsuntersuchungen (vgl. Abschnitt 3.4.5) deuteten daraufhin, daß Mortalität pulsartig nach Oberflächenfeuern auftritt. Da in allen auf *NPP* untersuchten Beständen mit Ausnahme von Bestand 48<sub>l/h</sub> das letzte Oberflächenfeuer über 30 Jahre zurücklag (vgl. Abbildung 3-32 bis Abbildung 3-35), kann angenommen werden daß die Mortalitätsrate während der der Ernte vorangehenden Dekade relativ gering war und somit vernachlässigt werden kann. Für das Stammholz wurde daher die interannuelle Variabilität der *NPP* während der letzten zehn Jahre erfaßt (Anhang F), für die Nadeln war dies dagegen aufgrund der Nadelalterung nur für die letzten drei Jahre durchführbar (Anhang B).

Aus Gründen der Vergleichbarkeit ist in Abbildung 3-38 sowohl für Stammholz als auch für Nadeln die Variabilität nur während der letzten drei Jahre vor der Ernte als prozentuale Abweichung vom Mittelwert dargestellt. Durch die unterschiedlichen Erntetermine liegen die Daten überlappend für die Spanne von 1992 bis 1997 vor.



Abbildung 3-38: Interannuelle Variabilität des Zuwachses an Stammholz (oben) und Nadel (unten) auf Einzelbaumebene während der Periode 1992 bis 1997. Dargestellt sind prozentuale Abweichungen vom Mittelwert der Zuwächse der letzten drei Jahre vor der Ernte. Ungefüllte Kreise und Vierecke repräsentieren Jahresmittelwerte.

Figure 3-38: Interannual Variability of stem (top) and needle *NPP* (bottom) for individual sample trees during the period between 1992 and 1997. Variability is presented as percentage deviation from the average of three years before harvest. Open circles and squares indicate averages across all trees. x = year; y = percentage deviation from average [%].

Die interannuelle Variabilität der Stammholzproduktion war viel geringer als die der Nadelproduktion. Nur in 22 % der Fälle war hier die prozentuale Abweichung vom Mittelwert höher als 20 %. In keinem Fall war die Abweichung höher als 40 %. Die Abweichung der Nadelproduktion vom Mittelwert überstieg dagegen in 44% der Fälle 50 % und in 11 % der Fälle war die Abweichung höher als 50 %. Die Nadelproduktion war in bestimmten Jahren deutlich erhöht oder erniedrigt. So betrug im Jahre 1996 die durchschnittliche Abweichung vom Mittelwert + 25 %, im Jahre 1995 dagegen – 25 % und im Jahre 1994 wieder + 12 %. Dies deutet darauf hin, daß der interannuellen Variabilität der Nadelproduktion klimatische Jahresschwankungen zugrunde liegen.

### 3.3.3.3 Schwankungen der Stamm-NPP als mögliches Klimasignal

Daß sich die Produktion im Verlauf der Jahre gleichgerichtet ändert, ließ sich auch am Beispiel der Stammproduktion auf Bestandesebene demonstrieren. Wurde in Abbildung 3-38 die Stammholz-Produktion für einzelne Erntebäume in indizierter Form dargestellt, so stellen die Daten in Abbildung 3-39 für jeden Bestand den Verlauf der historischen Stamm-*NPP* während der letzten Dekade vor der Ernte dar. Jeder Datenpunkt ist hier das Ergebnis einer gesonderten Hochrechnung über eine allometrische Funktion. Aus diesem Grund geht in den Verlauf der Stamm-*NPP* die Wachstumsdynamik der sozial höher gestellten und daher mit der Atmosphäre intensiver gekoppelten Bäume stärker ein, weil die dominanten Bäume einen größeren Beitrag zur *NPP* liefern.

In Abbildung 3-39 oben, die den Verlauf der historischen Stamm-*NPP* zeigt, treten zunächst Alterstrends (besonders deutlich z. B. in  $12_{vu}$  und  $53_{vm}$ ) und Unterschiede im Produktionsniveau hervor. Um die annuellen Schwankungsmuster der Zeitreihen zu betonen, mußten die Daten sowohl um den Alterstrend bereinigt werden als auch bezüglich des Produktionsniveaus normiert werden. Dies wird erreicht, indem die Absolutwerte der Stamm-*NPP* als prozentuale Abweichung von der bestandesspezifischen Regression der 10 Stamm-*NPP*-Werte gegen das Kalenderjahr abgebildet werden (Abbildung 3-39 unten). Nach dieser Normierungsprozedur wird deutlich, daß der Verlauf der historischen Stamm-*NPP* für alle Bestände mit Ausnahme von  $48_{th}$ , der noch im Jahre 1996 gebrannt hatte, eine gleichgerichtete annuelle Variabilität aufweist. Besonders auffällig sind die stark positiven Abweichungen der Stamm-*NPP* im Jahr 1992. Leicht erhöhte Werte ergaben sich auch für die Jahre 1986 und 1994, während in den Jahren 1989, 1995 und 1996 niedrige Werte auftraten.



Abbildung 3-39: Variabilität der Stamm-*NPP* während der Jahre 1985 bis 1997. Absolutwerte der Stamm-*NPP*, die über allometrische Funktionen für jedes Jahr der Dekade vor dem Erntejahr hochgerechnet wurden, sind in der oberen Abbildung dargestellt. Für Bestand  $67_{\rm lm}$  existiert nur der Dekadenzuwachs, dessen zehnter Teil durch die entsprechende Markierung repräsentiert wird. In der unteren Abbildung ist die Variabilität der Stamm-*NPP* als prozentuale Abweichung von der linearen bestandesweisen Regression durch die Werte der Stamm-*NPP* der Dekade in der oberen Abbildung dargestellt (= Stamm-*NPP*-Index).

Figure 3-39: Variability of stem *NPP* during the period between 1985 and 1997. top: absolute values of stem *NPP* as calculated by use of year-by-year allometric relationships during the decade previous

to harvest. For stand  $67_{\text{lm}}$  growth increment could only be measured in decadel step and the ten-year average is indicated by a marker. bottom: Variability of stem *NPP* as percentage deviation from a linear trend line (= Index of stem *NPP*).

Es liegt nahe, die Schwankungen in der Stamm-*NPP* auf die interannuelle Variabilität des allen Beständen gemeinsamen Klimas während der letzten 10 Jahre zurückzuführen. In Tabelle 3-12 sind die statistischen Maßzahlen für die Koeffizienten der multiplen Regressionen des Mittelwertes der prozentualen Abweichungen der Stamm-*NPP* in Abhängigkeit von Niederschlag und Tagesmittel-Temperatur während der Vegetationsperiode aufgeführt. Modell 1 verwendet als Prediktoren Niederschlag und Temperatur der aktuellen Vegetationsperiode, auf die sich die *NPP*-Messung bezieht, Modell 2 Niederschlag und Temperatur des jeweils vorangehenden Jahres. Die multiple Regression nach Modell 1 war nicht signifikant ( $F_{[2;10]} = 0,84$ ; P = 0,46). Die Regression nach Modell 2 war soeben nicht signifikant ( $F_{[2;10]} = 4,00$ ; P = 0,053), zeigte aber den sehr deutlichen Trend, daß die Stamm-*NPP* positiv auf erhöhten Niederschlag und Temperatur während der vorangehendend Vegetationsperiode reagierte. Innerhalb der Regression Modell 2 ist nur die Temperatur (P = 0,050) alle Koeffizienten nicht signifikant.

	В	SF B	Beta-Faktor	Т	Sig T
Modell 1	-				
Konstante	-47,8	38,6		-1,24	0,24
Niederschlag [mm] aktuelles Jahr	0,030	0,038	0,237	0,80	0,44
Temperatur [°C] aktuelles Jahr	3,07	2,66	0,342	1,15	0,28
Modell 2					
Konstante	-109,2	44,1		-2,47	0,033
Niederschlag [mm] vorhergehendes Jahr	0,089	0,035	0,68	2,57	0,028
Temperatur [°C] vorhergehendes Jahr	6,44	2,885	0,59	2,23	0,050

Tabelle 3-12: Ergebnisse der multiplen Regressionen. Abhängige Variable ist der Mittelwert der prozentualen Abweichungen der Regression der Stamm-*NPP* (vgl. Abbildung 3-39 unten). Die unabhängigen Variablen sind jeweils Niederschlag und Tagesmittel-Temperatur während der Vegetationsperiode entweder des aktuellen oder vorangehenden Jahres. B = Regressionskoeffizient,

SF B = Standartfehler des Koeffizienten, Beta-Faktor = standardisierter Regressionskoeffizient, T = t-Wert, Sig T = Signifikanz von T (zweiseitig).

Table 3-12: Results of a multiple regression with index of stem *NPP* as dependend variable and growing season precipitation and temperature as independend variables; Model 1 =actual year, Model 2 = previous year; B = regression coefficient, SF B = standard error of regression coefficient, Beta-Faktor = standardised regression coefficient, T = t-value, Sig T = two-sided significance; Niederschlag = precipitation; Temperatur = temperature.

# 3.3.3.4 Einfluß der Stickstoffversorgung auf die Produktivität

Es wurde bereits unter 3.3.3 darauf hingewiesen, daß die Bestandesdichte den Haupteinflußfaktor auf die Bestandes-*NPP* darstellt. Es ist daher wenig sinnvoll, den Einfluß der Stickstoffversorgung auf die Produktivität auf Bestandesebene zu diskutieren. So könnte beispielsweise ein einzelstehender Baum in einem stark gestörten Bestand mit geringer Dichte bei einer guten individuellen Stickstoffversorgung ein hohes Wachstum aufweisen. Auf Bestandesebene würde der guten Stickstoffversorgung jedoch aufgrund der geringen Bestandesdichte eine sehr geringe *NPP* gegenüberstehen. Verlagert man die Korrelation von Stickstoffversorgung und Wachstum auf die Baumebene, so müssen bei einem Chronosequenz-Datensatz notgedrungen junge mit großen Bäumen verglichen werden. Es jedoch ist allseits bekannt und wurde auch bereits in Abschnitt 3.3.3.1 gezeigt, daß es einen klaren Alterstrend des Wachstums gibt. Um alle Bäume miteinander vergleichen zu können, wird also eine Normierung der Produktivität benötigt, die den Alterseffekt herausnimmt.



Abbildung 3-40: Mittlere Nadeleffzienz der Erntebäume der Bestände aufgetragen gegen das Bestandesalter. Die Nadeleffizienz bezeichnet den Holzzuwachs pro Nadelbiomasse in [m<sup>3</sup> Stammholz/ kg Nadeln] und kann als Maß für die Assimilationsleistung der Krone angesehen werden.

Figure 3-40: Wood growth efficiency of needles of individual trees plotted against stand age. Wood growth efficiency is wood growth per needle biomass [ $m^3$  wood per kg<sub>dw</sub> needles] and can be viewed as measure for assimilatory efficiency of the crown.

Dieses gelingt zufriedenstellend, wenn man die Produktivität als Stammholzproduktion pro Nadelbiomasse ausdrückt. Diese Größe wird in der Literatur auch einfach "Nadeleffizienz" genannt (engl. needle efficiency – z. B. Kuuluvainen 1991). In Abbildung 3-40 wird deutlich, daß der Alterstrend durch dieses Maß der Produktivität herausgefiltert wurde. Ebenso werden aber auch Größenunterschiede innerhalb einer Population herausgefiltert, die auf die soziale Stellung zurückzuführen sind. Zudem bestanden große Unterschiede in der Nadeleffizienz zwischen den vier Chronosequenzen. Während die moderat und stark gebrannten Bestände nur Nadeleffizienzen zwischen 0,1 und 0,2 m<sup>3</sup><sub>Holz</sub> kg<sup>-1</sup><sub>Nadel</sub> erreichten, lagen die Werte der Bestände des Vacciniumtyps und der nicht gebrannten Bestände des Flechtentyps bei Werten zwischen 0,25 und 0,4 m<sup>3</sup><sub>Holz</sub> kg<sup>-1</sup><sub>Nadel</sub>. In einem nächsten Schritt soll nun untersucht werden, ob diese Unterschiede in Zusammenhang mit der Stickstoffversorgung zu bringen sind.



Abbildung 3-41: Mittlerer Stickstoffgehalt der 1- bis 3jährigen Nadelfaszikel der Erntebäume aufgetragen gegen das mittlere Gewicht der 1- bis 3jährigen Nadelfaszikel. Die Regressionsgeraden der Bestände des Flechtentyps sind dargestellt als gepunktet Linie für die nicht gebrannte, als durchgezogene Linie für die moderat gebrannte und als gestrichelte Linie für die stark gebrannte Sequenz. Die Regressiongerade für die Bestände des Vacciniumtyps ist als gestrichpunktete Linie dargestellt. Zusätzlich ist die Untergrenze für Stickstoffmangelversorgung für mitteleuropäische Kiefern nach Tölle und Hofmann (1970) angegeben (breit gestrichelt).

Figure 3-41: Average nitrogen content of 1- to 3-year old fascicles (= short shoot bearing two needles) against average fascicle dry weight. Dotted regression lines: unburned, solid line: moderately burned, broken line: heavily burned chonosequence of the lichen type; broken-dotted line: chronosequence of the Vaccinium type.

In Abbildung 3-41 ist für alle Erntebäume der mittlere Stickstoffgehalt der 1- bis 3jährigen Nadeln gegen deren mittleres Gewicht aufgetragen. Eine Regression durch die Datenpunkte der einzelnen Chronosequenzen, die durch den Ursprung gezwungen wird, ergibt die mittlere Stickstoffkonzentration in [ $\mu$ mol N mg<sub>TG</sub><sup>-1</sup>]. Ein statistischer Vergleich der Steigungen kommt also einem Test auf Unterschiede in den Stickstoffkonzentrationen zwischen den Chronosequenzen gleich. Die signifikant niedrigsten mittleren Nadel-N-Konzentrationen (0,556  $\mu$ mol N mg<sub>TG</sub><sup>-1</sup>) besaßen die Bäume der moderat gebrannten Sequenz (Tabelle 3-13). Signifikant höhere Konzentrationen wurden bei den Bäumen der stark und der nicht

gebrannten Sequenz ( 0,646 bzw. 0,676 µmol N mg<sub>TG</sub><sup>-1</sup>) gefunden. Der Mittelwert der Nadel-N-Konzentration war am höchsten in den Bäumen der Bestände des Vacciniumtyps, welche sich signifikant von der Konzentration der stark gebrannte Bestände nicht aber von der der nicht gebrannten Bestände unterschied. Es sei an dieser Stelle daraufhingewiesen, daß nur in der nicht gebrannten Sequenz die Residuen mit dem Nadelgewicht zunahmen, was bedeutet, daß die N-Konzentration der leichteren Nadeln durchaus auch in dem Bereich der moderat gebrannten Sequenz lagen. Im Vergleich der moderat und stark gebrannten Bestände, deren Nadelgewichte über einen ähnlichen Bereich verteilt sind, läßt sich indirekt auf einen Aufwärtstrend der einzelnen Punkte im Diagramm nach einer Intensivierung des Feuerregimes schließen. Ein solcher "hypothetischer" Aufwärtstrend könnte nach Timmer und Armstrong (1987) auf Stickstoffmangel in der moderat gebrannten Chronosequenz hindeuten.

Chronosequenz	Steigung ± Standardfehler [µmol N*mg <sub>dw</sub> -1]	95 % VI	n	F	Р	<b>R</b> <sup>2</sup>
Flechtentyp – moderat gebrannt	$0,556^{a} \pm 0,016$	0,523 - 0,589	23	1216,5	<0,0001	0,981
Flechtentyp – stark gebrannt	$0,646^{b} \pm 0,014$	0,617 - 0,675	26	2091,6	<0,0001	0,988
Flechtentyp – nicht gebrannt	$0,676^{\rm bc} \pm 0,030$	0,610 - 0,741	13	496,0	<0,0001	0,974
Vacciniumtyp	$0,773^{\rm c} \pm 0,020$	0,731 - 0,851	16	1495,0	<0,0001	0,989

Tabelle 3-13: Regressionsanalytischer Vergleich der Stickstoffkonzentration der 1- bis 3jährigen Nadeln der Erntebäume der vier Chronosequenzen. Die errechnete mittlere Stickstoffkonzentration entspricht der Steigung der Geraden in der vorangegangenen Abbildung. Die hochgestellten Buchstaben hinter den Steigungen bezeichnen statistisch homogene Untergruppen. 95 % VI = 95-%-Vertrauensintervall; n = Freiheitsgerade der Regression; F = F-Wert; P = Irrtumswahrscheinlichkeit.

Table 3-13: Between chronosequence comparison of nitrogen concentration of 1- to 3-year old needles by use of regression analysis. Nitrogen concentration is calculated as slope of regression lines in the previous figure; small letters indicate statistically homogeneous subgroups. 95 % VI = 95-%-confidence interval; n = degrees of freedom of regression; F = F-value; P = error probability.

Die Nadeleffizienz der Erntebäume nahm mit steigender Stickstoffkonzentration der 1-3jährigen Nadeln zu (oberer Fächer in Abbildung 3-42). Eine Ausnahme bildeten die Erntebäume der stark gebrannten Bestände, die zwar mit 646  $\mu$ mol N mg<sub>TG</sub><sup>-1</sup> eine mittelgute Stickstoffversorgung aufwiesen, gleichzeitig jedoch die geringste Nadeleffizienz (0,12 m<sup>3</sup><sub>Holz</sub> kg<sup>-1</sup><sub>Nadel</sub>) zeigten. Da die relativ freistehenden Bäume der stark gebrannten Sequenz des Flechtentyps große und ausladende Kronen ausbilden (vgl. auch Abbildung 3-14) und dementsprechend auch sehr hohe Nadelbiomassen tragen ist die wahrscheinlichste Erklärung für die geringe Nadeleffizienz wohl Selbstbeschattung im Inneren der Krone.



Abbildung 3-42: Zusammenhang zwischen Nadeleffizienz und Stickstoffkonzentration in den 1- bis 3jährigen Nadeln. Die kleineren Symbole zeigen die Werte einzelnen Erntebäume an, die größeren mit bidirektionalen Fehlerbalken die Mittelwerte der Chronosequenzen. Die manuell eingezeichneten gestrichelten Linien grenzen den Bereiche der stark gestörten Chronosequenz von demjenigen der nicht und moderat gestörten Sequenzen ab.

Figure 3-42: Relationship between wood growth efficiencey of needles and nitrogen concentration of 1- to 3-year old needles. Small data points indicate values of individual sample trees; large data points with bidirectional error bars indicate chronosequence averages. x = average nitrogen concentration in 1- to 3-year old needles [µmol N g<sup>-1</sup><sub>dw</sub>], y = growth efficiency of needles [m<sup>3</sup> increment of wood per kg<sub>dw</sub> of needles].

## 3.4 Populationsbiologie

### 3.4.1 Populationsstruktur und Größenverteilungen

Mit dem Bestandesalter wurden die Höhenverteilungen in allen Chronosequenzen zunehmend linksschief (Abbildung 3-43). Während die Höhenverteilungen in den jüngeren Bestände noch einer Normalverteilung entsprachen und in Bestand  $14_{lu}$  sogar signifikant rechtsschief waren, so traten signifikante Abweichungen von einer Normalverteilung in Richtung negativer Schiefe erst ab einem Bestandesalter von 95 Jahren auf.



Abbildung 3-43: Schiefe der Höhenverteilungen. Eine Normalverteilung besitzt eine Schiefe von 0. Positive Werte zeigen eine rechtsschiefe, negative Werte eine linksschiefe Verteilung an. Die mit Sternchen markierten Bestände weichen signifikant von einer Normalverteilung ab (\*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001). Die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler an.

Figure 3-43: Skewness of height distributions. A normal distribution has a skewness of zero. Positive skewness indicates a distribution skewed to the right, negative skewness indicates a skewness to the left. Data points marked with asteriks denote stands with distributions that deviate significantly from zero (\*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001); error bars show standard error; x = stand age [years], y = skewness of height distribution [dimensionless].

Der Altersverlauf der Schiefe der BHD-Verteilungen zeigte ebenfalls einen Trend zu immer kleineren Werten der Schiefe bis in den negativen Bereich hinein (Abbildung 3-44). Anders als bei Höhenverteilungen waren die BHD-Verteilungen jedoch bei jungen Bestandesaltern deutlicher rechtsschief (Bestände  $14_{lu}$ : g = 0,9; P < 0,001 und  $31_{lu}$ : g = 0,68:). Der höchste Schiefewert bei den Höhenverteilungen wurde in Bestand  $26_{lh}$  mit nur 0,42 erreicht. Die niedrigsten Schiefewerte der BHD-Verteilungen werden in den beiden ältesten Beständen erreicht (Bestand  $321_{lh}$ : g = -0,37 und  $383_{lm}$ : g = -0,53). Trotz dieses sichtbaren Alterstrends zu niedrigeren Werten für g, traten signifikant linksschiefe BHD-Verteilungen im Alter gar nicht auf und der Bestand  $204_{lm}$  war sogar hochsignifikant rechtschief. Im Vergleich der Chronosequenzen untereinander fiel auf, daß bis auf den eben genannten Bestand  $204_{lm}$  signifikant positive Abweichungen von einer Normalverteilung nur in den nicht gebrannten Beständen des Flechtentyps auftraten.



Abbildung 3-44: Schiefe der BHD-Verteilungen. Eine Normalverteilung besitzt eine Schiefe von 0. Positive Werte zeigen eine rechtsschiefe, negative Werte eine linksschiefe Verteilung an. Die mit Sternchen markierten Bestände weichen signifikant von einer Normalverteilung ab (\*P < 0.05, \*\*P < 0.01, \*\*\*P < 0.001). Die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler an.

Figure 3-44: Skewness of diameter distributions. A normal distribution has a skewness of zero. Positive skewness indicates a distribution skewed to the right, negative skewness indicates a skewness

to the left. Data points marked with asteriks denote stands with distributions that deviate significantly from zero (\*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001); error bars show standard error. x = stand age [years], y = skewness of diameter distribution [dimensionless].

Die Variabilität in den Höhenverteilungen nahm mit dem Bestandesalter deutlich ab (Abbildung 3-45). Die jüngeren ungebrannten Bestände wiesen mit Werten zwischen 30 und 40 % die höchsten Varianzkoeffizienten auf. Nach etwa 200jähriger Bestandesentwicklung pendelten sich die Varianzkoeffizienten bei Werten zwischen 10 und 20 % ein. Besonders aufschlußreich ist der Vergleich gebrannter und nicht gebrannter Bestände in der Anfangsphase der Chronosequenzen. Das Auftreten von Feuerereignissen scheint die Höhenvariabilität in den Beständen drastisch zu reduzieren. In der Altersstufe bis 35 Jahren hat der gebrannte Bestand 26<sub>th</sub> einen deutlich geringeren Varianzkoeffizienten als die nicht gebrannten (26 % statt im Mittel 35 %). Ebenso ist die Variabilität im moderat gebrannten Bestand 67<sub>th</sub> gegenüber derjenigen im ungebrannten Bestand 95<sub>tu</sub> erniedrigt (16 % statt 27 %). Während der Altersphase waren die Varianzkoeffizienten der stark gebrannten gegenüber den moderat gebrannten etwas erhöht.



Abbildung 3-45: Varianzkoeffizient der Höhenverteilungen (= Standardabweichung\*100 / Mittelwert)

Figure 3-45: Coefficient of variance of height distribution in percent (= standard deviation \* 100 divided by average); x = stand age [years], y = coefficient of variance [%].

Die Variabilität innerhalb der BHD-Verteilungen unterschied sich kaum von derjenigen der Höhenverteilungen (Abbildung 3-46). Die Varianzkoeffizienten nahmen mit dem Bestandesalter ab. Es sind dieselben deutlichen Unterschiede in Bezug auf das Feuerregime erkennbar. Allerdings ist das Niveau der BHD-Variabilität durchgängig höher als das der Höhenvariabilität. Bei der Höhenvariabilität fiel der Varianzkoeffizient von 35 % in den jungen Beständen auf etwa 17 % in der Altersphase ab. Bei der BHD-Variabilität konnte ein Abfall von 55 bis 23 % beobachtet werden.



Abbildung 3-46: Varianzkoeffizient der BHD-Verteilungen (= Standardabweichung\*100 / Mittelwert)

Figure 3-46: Coefficient of variance of diameter distribution in percent (= standard deviation \* 100 divided by average); x = stand age [years], y = coefficient of variance [%].

#### 3.4.2 Test auf asymmetrische Konkurrenz

Eine positive Korrelation zwischen der relativen Volumenwachstumsrate und dem aktuellen Volumen der Bäume als Anzeichen für die Existenz von asymmetrischer Konkurrenz (gleichbedeutend mit Lichtkonkurrenz) konnte nur in vier Beständen beobachtet werden:  $14_{lu}$ ,  $67_{lm}$ ,  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  (Abbildung 3-47). Ein nicht signifikanter aber deutlicher Trend einer

positiven Korrelation war erkennbar für den Bestand  $31_{lu}$ . Die Korrelationskoeffizienten nach Pearson und die entsprechenden Signifikanzniveaus sind bestandesweise in Tabelle 3-14 dargestellt. Um das Ausmaß der größenabhängigen Unterschiede in der relativen Zuwachsrate zu beschreiben, wurden zusätzlich die Regressionsgeraden der Bestände mit signifikanter Korrelation miteinander verglichen. Die RMA-Steigungen der Bestände lauteten im Einzelnen:  $14_{lu}$ :  $0,31 / 67_{lm}$ :  $0,14 / 95_{lu}$ :  $0,45 / 95_{vm}$ : 0,56. Die Steigungen unterschieden sich signifikant voneinander ( $F_{[3:15]} = 7,0$ ; P < 0,005). Der post-hoc-Test ergab, daß die beiden geringeren Steigungen in den Beständen  $14_{lu}$  und  $67_{lm}$  und die beiden höheren Steigungen in den Beständen  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  jeweils eine homogene Untergruppe bildeten. Daraus kann gefolgert werden, daß die stärkste Lichtkonkurrenz in den Beständen  $95_{lu}$  und  $95_{vm}$  auftrat, schwächere Lichtkonkurrenz in den Beständen  $14_{lu}$  und  $67_{lm}$  sowie  $31_{lu}$  und keine Lichtkonkurrenz in allen anderen Beständen. Dies schließt allerdings nicht das Vorhandensein von symmetrischer Wurzelkonkurrenz aus.



Abbildung 3-47: Korrelation von relativer Volumenwachstumsrate mit dem aktuellen Stammvolumen. Die relative Wachstumsrate (RGR) wurde berechnet als prozentualer Anteil des mittleren Volumenzuwachses während der letzten 10 Jahre relativ zum Logarithmus des aktuellen Stammvolumen unter Rinde. (a) junge Bestände; (b) mittelalte Bestände; (c) alte Bestände. Nur die mit Sternchen markierten Korrelationen sind signifikant (\* P < 0.05; \*\* P < 0.01).

Figure 3-47: Standwise correlation of relative volume growth rate with actual stem volume. The relative volume growth rate was calculated as proportion of average volumen growth during the last 10 years before harvest in relation to the logarithm of actual stem volume under bark in [%]. (a) young stands; (b) stands of medium age; (c) old stands. Significant correlations are marked with asteriks (\* P < 0,05; \*\* P < 0,01); *x* = natural logarithm of stem volume [m<sup>3</sup>], *y* = relativen growth rate [%].
	<i>n</i> =	Pearson's r =	<i>P</i> =
$12_{vu}$	5	- 0,47	0,423
$53_{vm}$	5	- 0,06	0,923
95 <sub>vm</sub>	5	+ 0,97	0,002**
$14_{lu}$	5	+ 0,90	0,036*
$28_{lu}$	8	- 0,20	0,631
$31_{lu}$	5	+ 0,81	0,096
95 <sub>lu</sub>	5	+ 0,99	0,001**
(7	0	. 0.75	0.021*
07 <sub>lm</sub>	8	+ 0,75	0,031*
$138_{lm}$	7	+0,04	0,933
$200_{lm}$	5	- 0,78	0,117
$204_{lm}$	8	+0,57	0,105
383 <sub>lm</sub>	5	+ 0,33	0,582
$13_{log}$	5	- 0,77	0,128
$14_{lh}$	5	+0,82	0,084
$26_{lh}$	5	- 0,48	0,409
$48_{lh}$	5	+0,06	0,929
$215_{lh}$	4	+0,65	0,343
$244_{lh}$	5	- 0,85	0,066

Tabelle 3-14: Statistische Maßzahlen der Korrelation von relativer Volumenwachstumsrate mit dem aktuellen Stammvolumen. Signifikante Korrelationen sind fett gedruckt. (\* P < 0,05; \*\* P < 0,01).

Table 3-14: Statistical indicators of the correlation between relative volume growth rate and actual stem volume. Significant correlations are highlighted with bold letters (\* P < 0,05; \*\* P < 0,01)

# 3.4.3 Räumliche Verteilungsmuster in den Beständen

Für die nicht und moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps konnte ein signifikanter Alterstrend von einer geklumpten Verteilung (Bestand  $14_{lu}$ :  $t_{[93]} = 1,73$ ; P < 0,05) hin zu einer signifikant regelmäßigen Verteilung (Bestände  $204_{lm}$ :  $t_{[69]} = 3,21$ ; P < 0,001 und  $383_{lm}$ :  $t_{[35]} = 2,26$ ; P < 0,05) beobachtet werden (Abbildung 3-48). Eine Ausnahme von diesem allgemeinen Trend bildet der Bestand  $200_{lm}$ , für den eine signifikant geklumpte Verteilung ermittelt wurde ( $t_{[121]} = 1,51$ ; P < 0,05). Diese Abweichung steht möglicherweise im Zusammenhang mit der relativ geringen Dichte von 0,048 Individuen pro m<sup>2</sup> in Bestand  $200_{lm}$ . Der etwa gleichaltrige Bestand  $204_{lm}$  besaß dagegen eine Dichte von 0,08 Individuen pro m<sup>2</sup>. Entlang der Chronosequenz des Vacciumtyps zeigte sich ein Trend von signifikant geklumpten Verteilungen ( $12_{vu}$ :  $t_{[81]} = 3,79$ ; P < 0,001 und  $95_{vm}$ :  $t_{[76]} = 2,81$ ; P < 0,01) zu Zufallsverteilungen in den Altbeständen  $266_{vm}$  und  $270_{vm}$ . Die stark gebrannten Bestände des Flechtentyps ließen ein weniger konsistentes Bild erkennen. Während in den Beständen  $48_{lh}$  und 215<sub>*lh*</sub> signifikant geklumpte Verteilungen vorlagen (Bestand 48<sub>*lh*</sub>:  $t_{[117]} = 1,99$ ; P < 0,05und 215<sub>*lh*</sub>:  $t_{[71]} = 2,52$ ; P < 0,01), wurde in Bestand 235<sub>*lh*</sub> eine hochsignifikant regelmäßige Verteilung vorgefunden ( $t_{[39]} = 3,29$ ; P < 0,001). In der Gesamtschau des Alterstrends läßt sich jedoch sagen, daß die Aggregationsindices in den stark gebrannten Beständen niedriger waren als in den moderat gebrannten Beständen des Flechtentyps.



Abbildung 3-48: Räumliches Verteilungsmuster der Bäume im Bestand analysiert mit der nearest neighbour-Methode nach Clark & Evans (1954). Der Aggregationsindex ist für Randeffekte korrigiert nach der Formel von Sinclair (1985). Bei einer zufälligen räumlichen Verteilung nimmt der Aggregationsindex den Wert 1 an. Positive Werte zeigen eine tendenziell regelmäßige, negative Werte eine geklumpte Verteilung an. Die mit Sternchen markierten Bestände weichen signifikant von einer Zufallsverteilung ab (\*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001).

Figure 3-48: Spatial pattern of trees characterised by an aggregation index after Clark & Evans (1954). The aggregation index was corrected for edge effects according to Sinclair (1985). A randomly pattern has an aggregation index of 1. Positive values indicate a regular pattern, whereas negative values indicate a clumped pattern. Stands marked with asteriks deviate significantly from a random pattern. (P < 0.05, \*\*P < 0.01, \*\*\*P < 0.001); *x* = stand age [years], *y* = aggregation index.

# 3.4.4 Selbstausdünnungsverhalten

Innerhalb der nicht gebrannten Sequenz des Flechtentyps nahm beginnend bei den Beständen  $14_{lu}$  über  $28_{lu}$  und  $31_{lu}$  nur die Biomasse zu, während die Dichte zunächst konstant bei einem Individuum pro m<sup>-2</sup> blieb (antilog<sub>10</sub> von 0 = 1) (Abbildung 3-49). Die dadurch

entstehende vertikale Trajektorie knickte im weiteren Verlauf ab. Zwischen den Beständen  $31_{lu}$  und  $54_{lu}$  setzte Mortalität ein, das heißt ein weiteres Ansteigen der Biomasse war nur im Verein mit Dichtereduktion möglich. Bis zum Bestand  $95_{lu}$  ergibt sich eine neue Trajektorie mit einer Steigung von etwa –1,7. Als Vergleich ist in Abbildung 3-49 die Steigung von –0,5 abgebildet. Diese Steigung ist in gewissen Grenzen artspezifisch und daher keine Konstante.



Abbildung 3-49: Selbstausdünnungsdiagramm, in dem der dekadische Logarithmus der oberirdischen Biomasse  $[kg_{TG}*m^{-2}]$  gegen den dekadischen Logarithmus der Bestandesdichte  $[Ind*m^{-2}]$  aufgetragen ist. Die Zahlen neben den Datenpunkten geben das Bestandesalter an.

Figure 3-49: Self-thinning diagram. The decadal logarithm of above-ground biomass  $[kg_{dw}*m^{-2}]$  is plotted against the decadal logarithm of stand density  $[Ind*m^{-2}]$ . Numbers next to data points indicate stand ages.

Sie stellt jedoch den Mittelwert der Steigungen empirisch ermittelter Trajektorien der Selbstausdünnung einer Vielzahl von Pflanzenpopulationen unter Lichtkonkurrenz dar. Die Trajektorie der nicht gebrannten Bestände bis Bestand  $95_{lu}$ , die innerhalb der Bestände des Flechtentyps als obere Grenze möglicher Biomasse-Dichte-Kombinationen gelten muß (Selbstausdünnungsgrenze), verlief also wesentlich steiler als erwartet. Im Gegensatz dazu

folgte die Biomasse-Dichte-Dynamik in den moderat gebrannten Beständen einer sehr viel flacheren Trajektorie mit einer RMA-Steigung von -0,26 und einem y-Achsenabschnitt von 3,32 ( $r^2 = 0.93$  mit einem 95%-Konfidenzintervall von -0.18 bis -0.34). Die Steigung von -0,26 war also signifikant flacher als die theoretische Steigung von -0,5. Außerdem lagen die moderat gebrannten Bestände deutlich unterhalb der Selbstausdünnunggrenze, das heißt im Verhältnis zu ihrer Dichte haben sie weniger Biomasse akkumuliert als potentiell möglich. Die RMA-Regression für die vergleichsweise wenigen Datenpunkte der Chronosequenz des Vacciniumtyps ergab eine Steigung von -0.81 und einen y-Achsenabschnitt von 5.68 ( $r^2 =$ 0,93 mit einem 95%-Konfidenzintervall von -0,44 bis -1,17). Diese Trajektorie war also ebenfalls steiler als -0,5 (wenn auch nicht signifikant). Die höhere Standortgüte in den Beständen des Vacciniumtyps machte sich vor allem dadurch bemerkbar, daß sich die Bestände schneller entlang der Trajektorie bewegten. Bei höheren Dichten (0,25 bis 1 Bäume pro m<sup>2</sup>) lag zudem die obere Grenze der Biomasse-Dichte-Kombinationen deutlich niedriger als dies für die Bestände des Flechtentyps der Fall ist. Letztere konnten also in diesem Bereich bei gleicher Dichte mehr Biomasse pro Fläche akkumulieren. Dieses Phänomen kehrte sich ab einer Dichte von etwa 0,25 Bäumen pro m<sup>2</sup> um. Die stark gebrannten Bestände des Flechtentyps waren mit ihren geringen Dichten und Biomassen deutlich von den moderat und nicht gebrannten Beständen abgesetzt, was auf große Unterschiede im Mortalitätsregime zwischen diesen Gruppen hinweist.

# 3.4.5 Feuerbedingte Schädigung und Mortalität innerhalb der Populationen

Das Feuer, das 7 Jahre vor der Bestandesinventur im Jahre 1997 in einem Teilbereich des Bestandes 235<sub>*lh*</sub> aufgetreten war, hat in der alten, 235jährigen Kohorte keine Mortalität hervorgerufen (Abbildung 3-50). Im Gegensatz dazu wurde die im Jahre 1997 18jährige Kohorte, die nach einem Feuer im Jahre 1979 aufgekommen war, vollständig vernichtet. Die Leichen dieser zum Zeitpunkt des Feuers 11jährigen Bäume sind in dem gebrannten Teil noch auffindbar gewesen. Innerhalb der Kohorten war die Mortalität in beiden Fällen nicht selektiv: In der älteren Kohorte haben 100 % der Individuen in der jungen Kohorte 0 % überlebt.

Selektive Mortalität konnte in einer zweiten Fallstudie beobachtet werden. In Abbildung 3-51 ist die Höhenverteilung von toten und lebenden Kiefern einer im Jahre 1997 39jährigen Population dargestellt. Die toten Bäume resultierten aus einem zwei Jahre zurückliegenden

Oberflächenfeuer (1995). Die Anfangsdichte vor dem Feuer betrug 1,29 Individuen pro m<sup>2</sup>, die Dichte nach Feuer nur noch 0,18 Individuen pro m<sup>2</sup>. Das Feuer hatte also eine Dichtereduktion um 85 % zur Folge, wobei dem Feuer vorwiegend kleinere Individuen zum Opfer fielen. Die Höhe der toten Bäume war mit 2,9 ± 1,4 m signifikant geringer als die der überlebenden, die 4,8 ± 1,6 betrug ( $t_{[79]} = 11,3$ ; P < 0,001). Der Varianzkoeffizient der Höhenvariabilität verringerte sich von 48,3 % auf 33,3 %. Das Feuer änderte auch die Form der Verteilung. War die Höhenverteilung der Bäume vor dem Brand (überlebende und tote) mit einer Schiefe  $g = 0,94 \pm 0,12$  (Standardfehler) noch hochsignifikant rechtsschief ( $t_{[\infty]} = 8,1$ ; P < 0,001), so wich die Höhenverteilung der überlebenden Bäume dagegen nicht mehr signifikant von einer Normalverteilung ab ( $t_{[\infty]} = 0,3$ ). Die Schiefe der neuen Verteilung betrug 0,086 ± 0,33.



Abbildung 3-50: BHD-Histogramme der Bestandesinventur 1997 zweier Teilbereiche des Bestandes 235<sub>lh</sub>, mit unterschiedlicher Feuerhistorie. Links: Teilbereich, der zuletzt im Jahre 1979, also vor 18 Jahren gebrannt hatte. Rechts: Teilbereich, der zuletzt im Jahre 1990, also vor 7 Jahren gebrannt hatte. Beispiel für nicht-selektive Mortalität innerhalb der Kohorten.

Figure 3-50: Diameter distributions within two parts of stand  $235_{lh}$  differing in fire history. left: last fire in 1979 – 18 years before measurement; right: last fire in 1990 – 7 years before measurement. Example for non-selective mortality; x = dbh [m], y = frequency.



Abbildung 3-51: Feuerbedingte Mortalität in einer 39jährigen Population dargestellt anhand der Höhenverteilungen überlebender und toter Bäume. Fallbeispiel für selektive Mortalität.

Figure 3-51: Fire-related mortality in a 39-year old population. Shown are height distributions of trees being killed by a recent fire (white bars) of having survived the fire (black bars). Example for selective mortality. x = tree height [m], y = frequency.

Es war nicht möglich in den Beständen 67<sub>*lm*</sub>, 138<sub>*lm*</sub>, 204<sub>*lm*</sub>, 215<sub>*lh*</sub> und 383<sub>*lm*</sub> festzustellen, wieviele und welche Bäume dem gemeinsamen Feuer im Jahre 1964 zum Opfer gefallen waren. Allerdings konnten die Bäume dem Verletzungsgrad entsprechend stratifiziert und verglichen werden (vgl. auch Abbildung 3-32). Lebende Bäume, die Brandnarben aufwiesen, hatten signifikant niedrigere Brusthöhendurchmesser in den Beständen 138<sub>*lm*</sub> und 215<sub>*lh*</sub> als diejenigen lebenden Bäume, bei denen eine Brandnarbe nicht sichtbar war. In den Beständen 138<sub>*lm*</sub>, 204<sub>*lm*</sub> und 215<sub>*lh*</sub> hatten die toten Bäume wiederum signifikant geringere Durchmesser als die verletzten Bäume.



Abbildung 3-52: Mittlere Brusthöhendruchmesser nicht oder gering geschädigter, sichtbar geschädigter und toter Bäume in fünf Beständen des Flechtentyps, die alle im Jahre 1964 gebrannt haben. Buchstaben kennzeichnen statistisch homogene Untergruppen. Die tiefgestellten Zahlen zeigen die Zugehörigkeit zu einem Bestand an. Fehlerbalken kennzeichnen die Standardabweichung.

Figure 3-52: Average dbh of non- or slightly damaged, visibly damaged and dead trees in five stands of the lichen type all of which have been subject to a fire in 1964. Small letters indicate statistically homogeneous subgroups. Their subscripts refer to the different stands. Error bars represent the standard deviation. y = dbh [m].

Der genaue Unterschied im BHD zwischen den verletzten und unverletzten Bäumen entsprach dem mittleren Durchmesserzuwachs der moderat gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps in 31 Jahren (4,5 cm; vgl. Steigung der BHD-Altersbeziehung in Abbildung 3-3). Dies kann dahingehend gedeutet werden, daß die geschädigten Bäume seit 1964 kaum noch im Durchmesser zugewachsen sind. Ob die toten Bäume direkt aus dem Feuer im Jahre 1964 resultierten, konnte nicht rekonstruiert werden. Daher ist eine Aussage über den Grad der Selektivität des Feuers nicht zulässig. Im jüngsten und ältesten Bestand 383<sub>lm</sub> und 67<sub>lm</sub> ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Gruppen.

Die Ergebnisse der Untersuchung der Feuermortalität können sich folgendermaßen zusammenfassen lassen: Direkte Mortalität durch Feuer, die selektiv auf kleinere Individuen gerichtet ist, tritt vorwiegend bei Bestandesaltern von etwa 20 bis 100 Jahren auf. Jüngere

Bestände werden mit hoher Wahrscheinlichkeit vollständig vernichtet. In älteren Beständen überlebt der Großteil der Individuen. Je nach Beschädigungsgrad und damit einhergehenden Wachstumsdepressionen ändert sich jedoch der Status der Individuen im Konkurrenzgefüge.

# 3.4.6 Analyse von Regenerationsmustern

# 3.4.6.1 Konkurrenz zwischen Regeneration und Überhältern

Die Transektanalyse in der Regenerationsfläche 1 (Teilbereich von Bestand  $28_{lu}$ ) ergab, daß 45 % der Untersuchungfläche (50 m \* 64 m) frei von Regeneration war. Etwa die Hälfte der Fläche (55 %) waren von den Individuen der 28jährigen Regeneration bedeckt. Diese 55 % teilten sich nach Höhenklassen folgendermaßen auf: Höhenklasse 0,5-1 m: 2 %, 1-2 m: 10 %, 2-3 m: 19 %, 3-4 m: 16 % und 4-5 m: 8 %. Abbildung 3-53 illustriert die Ergebnisse der Transektuntersuchung in Form einer Karte, in der zusätzlich zur Regeneration die Position der vitalen 200jährigen Überhälter eingezeichnet ist.



Abbildung 3-53: Karte eines Teilbereiches des regenerierenden Bestandes  $28_{lu}$ . Vorkommen und Höhe der 28jährigen Generation wurde entlang von 17 parallelen Transekten mit 4 m Abstand und mit einer räumlichen Auflösung von einem Meter auf einer Gesamtfläche von 50 m\*64 m aufgenommen. Die Regeneration wird durch die grauen Rechtecke abgebildet, deren Dimension die im jeweiligen Quadratmeter vorherrschende Höhenklasse repräsentiert. Die schwarzen Punkte kennzeichnen die Positionen etwa 200jähriger Überhälter.

Figure 3-53: 50 m \* 64 m plot within the  $28_{lu}$ -year old regeneration. Presence and height class was recorded along 17 parallel transects set out in distances of 4 m. Spatial resolution along the transect was 1 m. The occurrence of regeneration trees are represented by grey rectangles their size varying according to the height class of the trees. Black dots show positions of vital 200-year old overstorey trees.

Es ist bereits auf dieser Karte zu erkennen, daß die Verjüngung nicht gleichmäßig über die Untersuchungsfläche verteilt sondern sichtbar geklumpt war. Die visuelle Überprüfung legt nahe, daß dieses Verteilungsmuster durch die Bildung von Höfen (konzentrischen Freiflächen) um die Überhälter herum hervorgerufen wurde.



Abbildung 3-54: Nächste-Nachbar-Distanz von Bäumen der 28jährigen Regeneration zu Überhältern unterschiedlicher Vitalitätsklassen. Pro Überhälter (vital, geschädigt, tot) wurden 8 nächste Nachbarn der Regeneration in 8 Himmelsrichtungssektoren vermessen. Die Nächste-Nachbar-Abstände der Regeneration wurden getrennt nach fünf Höhenklassen dargestellt. Fehlerbalken zeigen den Standardfehler; Buchstaben indizieren statistisch homogene Untergruppen; Zahlen neben den Datenpunkten zeigen die Probengröße der Bäume der Regeneration, Prozentzahlen beziehen sich auf die Anteile innerhalb einer Vitalitätsklasse.

Figure 3-54: Nearest neighbour distances of regenerating trees in relation to overstorey trees. Nearest neighbour distances were compared between five height classes of regenerating trees. Overstorey trees were classified according to three vitality classes. (black circles = nearest neighbours of dead overstorey trees; grey circles = nearest neighbours of damaged overstorey trees, white circles = nearest neighbours of vital overstorey trees). Letters indicate statistically homogeneous subgroups. Error bars represent standard error. Numbers next to data points show sample size.

In Abbildung 3-54 wird deutlich, daß die Hofgröße vom Vitalitätsgrad der Überhälter abhängig ist. Alle Höhenklassen des Jungwuchses zusammengefaßt betrug der mittlere Abstand des nächsten Jungbaumes zu vitalen Überhältern 2,3  $\pm$  0,9 m, zu geschädigten 1,6  $\pm$ 1,0 m und zu toten 1,1  $\pm$  0,7 m. Eine ANOVA mit anschließendem post-hoc-Test ergab, daß diese Abstände hochsignifikant unterschiedlich sind ( $F_{[2;358]} = 77,6$ ; P < 0,001; Signifikanz aller Differenzen der Abstände P < 0,001). Auch innerhalb der einzelnen Höhenklassen ergaben sich signifikante Unterschiede (vgl. Signifikanzlettern in Abbildung 3-54). Weiterhin blieben die nächsten Nachbarn der vitalten Überhälter, von denen 88 % kleiner als 2 m sind, wesentlich kleiner als diejenigen neben toten Überhältern, von denen nur 36 % kleiner als 2 m sind.

# 3.4.6.2 Positive Interaktionen zwischen Jungwuchs und Überhältern bei Regeneration ohne Feuer

Mit Ausnahme der obersten Höhenklasse g (6-8 m Höhe) war keine der Größenklassen des Jungwuchses in Regenerationsfläche 3 zufällig verteilt (Tabelle 3-15). Während die Individuen der beiden kleinsten Größenklassen a und b (0-5 cm bzw. 5-20 cm Höhe) signifikant häufiger außerhalb des Kronenbereiches der Altbäume auftraten, kamen größere Individuen (> 20 cm Höhe) signifikant häufiger unter dem Schirm der Altbäume vor.

	Freif	läche	Unter	Schirm		
Flächenanteil	[%]					
	43,9 (2	202 m²)	56,1 (2	258 m²)		
Individuendichte		[Individuen m <sup>-2</sup> ]				Р
Größenklasse	beob.	erw.	beob.	erw.		
0-5 cm (a)	2,16	1,55	1,07	1,55	45,2	< 0,001
5-20 cm (b)	1,72	1,43	1,21	1,43	4,3	< 0,05
20-50 cm (c)	0,16	0,30	0,40	0,30	33,4	< 0,001
0,5-2 m (d)	0,01	0,22	0,38	0,22	83,9	< 0,001
2-4 m (e)	0,01	0,08	0,14	0,08	29,7	< 0,001
4-6 m (f)	0,01	0,06	0,09	0,06	15,3	< 0,001
6-8 m (g)	0,02	0,03	0,04	0,03	2,0	0,161

Tabelle 3-15:  $\chi^2$ -Test, der überprüft, ob die beobachtete (beob.) Häufigkeit (hier als Dichte ausgedrückt) der Regeneration außerhalb und innerhalb des Kronenbereiches von einer Zufallsverteilung abweicht. Die erwartete (erw.) Dichte für eine Zufallsverteilung ist ebenfalls

angegeben. P ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine Zufallverteilung vorliegt. Insgesamt wurden ausgehend von 23 Bäumen 460 m<sup>2</sup> untersucht.

Table 3-15:  $\chi^2$ -test exploring the hypothesis, wether the observed frequencies (beob.) of regenerating trees inside and outsied the crown projection area of overstorey trees deviate from a random distribution. The expected frequency (erw.) is also given. P is the probability of the trees being randomly distributed. An area 460 m<sup>2</sup> around 23 overstorey trees was investigated; Freifläche = area outside crowns; Unter Schirm = area under crowns Flächenanteil = percentage share of area; Größenklasse = height classes of regenerating trees.

Eine genauere Analyse der Verteilung des Jungwuches innerhalb des Kronenbereiches ergab, daß Individuen aller Größenklassen signifikant häufiger auf der Nordseite des Stammes anzutreffen waren als auf der Südseite (Tabelle 3-16). Der relative Trennungseffekt (Nord versus Süd) nahm mit der Größenklasse zu. Unterschieden sich die Dichten in den Größenklassen a und b etwa um den Faktor 2, so waren die Dichten in den Klassen c und d auf der Nordseite um den Faktor 4, für die Klassen e und f um den Faktor 5 höher. In gleicher Weise zeigt Abbildung 3-55, die den Transektcharakter der Untersuchung illustriert, daß die Bäume der Größenklassen über 20 cm Höhe vorwiegend unter nördlichen Überschirmung der Altbäume auftreten.

	Unter Schi	irm (Nord)	Unter Sch	irm (Süd)		
Flächenanteil	[%]					
	51,2 (1	32 m²))	48,8 (1	26 m²)		
Individuendichte	[Individuen m <sup>-2</sup> ]			$\chi^2$	Р	
Größenklasse	beob.	erw.	beob.	erw.		
0-5 cm (a)	1,38	1,07	0,74	1,07	24,7	< 0,001
5-20 cm (b)	1,64	1,21	0,75	1,21	41,5	< 0,001
20-50 cm (c)	0,64	0,40	0,15	0,40	38,8	< 0,001
0,5-2 m (d)	0,61	0,38	0,13	0,38	40,5	< 0,001
2-4 m (e)	0,23	0,14	0,05	0,14	15,7	< 0,001
4-6 m (f)	0,15	0,09	0,03	0,09	9,9	< 0,01
6-8 m (g)	0,07	0,04	0,02	0,04	4,1	< 0,05

Tabelle 3-16:  $\chi^2$ -Test, der überprüft, ob die beobachtete (beob.) Häufigkeit (hier als Dichte ausgedrückt) der Regeneration im Kronenbereiches südlich und nördlich des Stammes von einer Zufallsverteilung abweicht. Die erwartete (erw.) Dichte für eine Zufallsverteilung ist ebenfalls angegeben. P ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine Zufallverteilung vorliegt. Insgesamt wurden ausgehend von 23 Bäumen 258 m<sup>2</sup> untersucht.

Table 3-16:  $\chi^2$ -test exploring the hypothesis, wether the observed frequencies (beob.) of regenerating trees on the north and south side of the crown projection area of overstorey trees from a random distribution. The expected frequency (erw.) is also given. P is the probability of the trees being randomly distributed under the crown. An area 258 m<sup>2</sup> around 23 overstorey trees was investigated;

Unter Schirm = area under crowns; Nord = north side; Süd = south side; Flächenanteil = percentage share of area; Größenklasse = height classes of regenerating trees.



Abbildung 3-55: Nord-Süd-Verlauf der Dichten verschiedener Größenklassen in räumlicher Relation zu einem Überhälter. Bäume bis 20 cm Höhe sind außerhalb der Kronenprojektion am häufigsten. Jungwuchs höher als 20 cm konzentriert sich vor allem auf der Nordseite der Überhälter unter deren Überschirmung. Datenpunkte stellen Mittelwerte der Dichten aus den Nord-Süd-Transekten um 23 Bäume herum dar. Der Durchmesser der stilisierten Baumkrone entspricht in etwa dem durchschnittlichen Kronenradius der Überhälter.

Figure 3-55: Densities of regenerating trees of different height classes (= y-axis) along north-south transects crossing the crown projection areas under overstorey trees. Regenerating trees < 20 cm in height were most frequent outside the crown area. Regenerating trees > 20 cm in height concentrated on the north side underneath the crowns of overstorey trees. Data points show averages of 23 transects.

Die Dichtedynamik entlang einer über die Baumhöhenklassen angenäherten Zeitskala ist in Abbildung 3-56 dargestellt. Die zeitliche Betrachtung gilt nur unter der Annahme, daß innerhalb der Teilbereiche alle Höhenklassen ursprünglich dem gleichen Mortalitätsregime unterlegen haben. Die Anfangsdichten auf der Freifläche waren deutlich höher (Höhenklassen 0-5 cm: 2,2 bzw. 5,9 Individuen m<sup>-2</sup> und 5-20 cm: 1,7 bzw. 2,0 Ind. m<sup>-2</sup>) als unter dem nordseitigen Schirm der Altbäume (0-5 cm: 1,4 Ind. m<sup>-2</sup> und 5-20 cm: 1,6 Ind. m<sup>-2</sup>). Zwischen den Höhenklassen b und c (5-20 cm und 20-50 cm) nahm in beiden Fällen die Dichte sprunghaft ab. Der Dichtesprung war allerdings auf der Freifläche sehr viel ausgeprägter, so daß sich die Dichteverläufe überkreuzten. Die Dichte aller Höhenklassen

über 20 cm war unter dem nordseitigen Schirm der Altbäume deutlich höher. Die Dichtedynamik unter dem südseitigen Schirm ähnelt dem Verlauf der Freifläche. Die Ergebnisse zeigen, daß die Mortalitätsrate auf der Freifläche und unter dem südseitigen Schirm der Bäume höher ist. Als Vergleich sind die Dichten der nicht gebrannten Bestände des Flechtentyps ihren mittleren Höhen entsprechend dargestellt. Diese Bestände hatten sich im Gegensatz zum Jungwuchs der Regenerationsfläche 3 nach Feuer etabliert und unterliegen offensichtlich einem weit weniger intensiven Mortalitätsregime.



Abbildung 3-56: Dichtedynamik in den unterschiedlichen Teilbereichen der Regenerationsfläche 3. Die Abfolge der Höhenklassen wird stellvertretend für Altersklassen des Jungwuchses angegeben. Die Daten dieses Abschnitts (3.4.6.2) wurden ergänzt durch Mikroquadrat-Untersuchung (Flechten versus Mineralboden; Abschnitt 3.4.6.3) und die Dichtedaten der nicht gebrannten Bestände  $14_{lu}$ ,  $28_{lu}$  und  $54_{lu}$  des Flechtentyps (vgl. Abschnitt 3.1.1).

Figure 3-56: Density dynamics in different areas within regeneration area 3. The sequence of height classes on the *x*-axis can be viewed as proxy for tree age. The data of this section (3.4.6.2) were supplemented with data from the microquadrat investigation (lichen versus mineral soil; section 3.4.6.3) and data of the unburned stands  $14_{lu}$ ,  $28_{lu}$  und  $54_{lu}$  of the lichen type (see section 3.1.1); x = height class [m], y = density [ind. m<sup>-2</sup>].

Die Tatsache, daß die Mortalitätsrate in der Regeneration ausgerechnet auf der Nordseite der überschirmenden Altbäume und dort in deren unmittelbarer Nähe abgesenkt war, spricht dafür, daß die Mortalität nicht dichteabhängig war. Vielmehr scheint ein Schutz vor zu hoher Sonneneinstrahlung die Überlebenswahrscheinlichkeit zu erhöhen. Da dies offensichtlich für die Chronosequenzbestände  $14_{lu}$ ,  $28_{lu}$  und  $54_{lu}$  nicht zutrifft, die alle der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt sind, ist es möglich, daß das beschriebene Schutzphänomen nur für Regeneration ohne vorhergehende Feuer von Bedeutung ist. Im Gegenteil hat die Anwesenheit von vitalen Überhältern in Bestand  $28_{lu}$  hatte das Wachstum der Regeneration sogar negativ beeinflußt (vgl. Abschnitt 3.4.6.1).

Nicht alle Altbäume in Regenerationsfläche 3 waren in gleicher Weise geeignet, unter ihrem Schirm Regeneration zu fördern oder Mortalität abzumildern. Das obige Ergebnis ließ vermuten, daß dies mit ihrer Fähigkeit zusammenhängt, Schatten zu spenden. Die Anzahl von Jungbäumen höher als 20 cm unter nordseitigem Schirm war signifikant positiv mit dem Kronenradius der Altbäume korreliert (r = 0,58;  $F_{[1;19]} = 9,6$ ; P = 0,006). Auch gab es einen nicht-signifikanten Trend, daß die Anzahl der Jungbäume negativ mit der Höhe des Kronenansatzes korreliert (r = -0,24; P = 0,3). Der vorliegende Variationsbereich des Kronenansatzes war jedoch zu gering, um eine diesbezügliche, signifikante Korrelation abzubilden. Der Überhälter mit dem höchsten Kronenansatz (8,6 m), der gleichzeitig eine recht ausladende Krone hatte (3,5 m im Radius), zeigte keinen Jungwuchs an der Nordseite. Im Durchschnitt lag der Kronenansatz bei 3,3 m Stammhöhe.

# 3.4.6.3 Der Einfluß von Flechten als Bodenbedeckung auf die Regeneration

Auch in Regenerationsfläche 3 wurde auf der Freifläche zwischen den Bäumen in Mikroquadraten untersucht, welche Rolle die Flechtenbedeckung für das Aufkommen von Kiefernkeimlingen hat. Die Analyse von 100 zufällig plazierten Mikroquadraten (0,4 m \* 0,4 m) ergab, daß der Boden zu 64,1 % von Flechtenpostern der Gattung *Cladonia* bedeckt war. Zwischen den Flechtenpostern herrschte offener Mineralboden vor, der sehr selten geringmächtig mit organischem Material bedeckt war. Die Regeneration der Höhenklassen a (0-5 cm) und b (5-20 cm), die allein in den Mikroquadraten aufgefunden wurden, konzentrierte sich auf die Bodenfläche zwischen den Flechtenpolstern (Tabelle 3-17). In der Höhenklasse a war die Dichte auf Mineralboden (13,1 Individuen pro m<sup>2</sup>) um den Faktor 7 höher als in den Flechtenpolstern (1,9 Individuen pro m<sup>2</sup>). In der Höhenklasse b war die Dichte auf Mineralboden (3,3 Individuen pro m<sup>2</sup>) nur noch um Faktor 2,5 höher als in den Flechtenpolstern (1,3 Individuen pro m<sup>2</sup>). Die Abweichung von einer Zufallsverteilung der Individuen war innerhalb beider Höhenklassen signifikant (Tabelle 3-17). Die Dichte nimmt auf Mineralboden von Höhenklasse a zu b um den Faktor 4 ab, in den Flechtenpolstern

dagegen nur um den Faktor 1,5. Dies deutet darauf hin, daß die Keimungwahrscheinlichkeit auf Mineralboden zwar höher ist, andereseits aber diejenigen Keimlinge, die im Schutze der Flechten aufkommen, eine relativ höhere Überlebenswahrscheinlichkeit besitzen.

	Offener Mi	neralboden	Flechte	npolster		
Flächenanteil	[%]					
	35,9 (5	5,7 m²)	64,1 (1	0,3 m²)		
Individuendichte	[Individuen m <sup>-2</sup> ]				$\chi^2$	Р
Größenklasse	beob.	erw.	beob.	erw.		
0-5 cm (a)	13,1	5,9	1,9	5,9	45,2	< 0,001
5-20 cm (b)	3,3	2,0	1,3	2,0	4,3	< 0,05

Tabelle 3-17:  $\chi^2$ -Test, der überprüft, ob die beobachtete (beob.) Häufigkeit (hier als Dichte ausgedrückt) der Regeneration in den beiden Flächentypen "offener Mineralboden" und "Flechtenposter" von einer Zufallsverteilung abweicht. Die erwartete (erw.) Dichte für eine Zufallsverteilung ist ebenfalls angegeben. P ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine Zufallverteilung vorliegt. Die Analyse beruht auf Zählungen, die in 100 zufällig plazierten Mikroquadraten durchgeführt wurden, welche addiert eine Fläche von 16 m<sup>2</sup> ergaben.

Table 3-17:  $\chi^2$ -test exploring the hypothesis, wether the observed frequencies (beob.) of seedlings within lichen cushions (Flechtenpolster) or bare mineral soil surface between lichens (offener Mineralboden) deviates from a random distribution. The expected frequency (erw.) is also given. P is the probability of the trees being randomly distributed. The analysis is based on seedling counts and soil cover estimates in 100 randomly placed microquadrats comprising together an area of 16 m<sup>2</sup>; Offener Mineralboden = mineral soil surface.

# 3.4.6.4 Der Einfluß von liegendem Totholz auf die Regeneration

Vielfach konnte in den weniger geschlossenen Altbeständen des stark gebrannte Flechtentyps beobachtet werden, daß sich der ansonsten spärliche Jungwuchs entlang von gefallenen Baumstämmen angesiedelt hatte. Zur beispielhaften Veranschaulichung dieses Phänomens wurde ein extremer Fall solch einer Assoziation von Totholz und Jungwuchs 500 m westlich des Bestandes 215<sub>*lh*</sub> kartiert (Abbildung 3-57). Es ist gut sichtbar, daß außerhalb einer sehr schmalen Zone von 1 bis 1,5 m rings um den liegenden Stamm mit einem BHD von etwa 30 cm keine Verjüngung mehr auftrat. Besonders große Individuen befanden sich in der Nähe des Wurzelstumpfes.



Abbildung 3-57: Fallbeispiel der Assoziation von Jungwuchs (schwarze Kreise) zu liegendem Totholz. Der ehemalige Kronenbereich des toten Baumes, der zum Zeitpunkt des Todes etwa 250 Jahre alt war, ist durch eine Ellipse gekennzeichnet. Die Größe der schwarzen Punkte korrespondiert mit der Höhe der Jungbäume.

Figure 3-57: Example illustrating the association between regenerating trees (black circles) and a lying dead tree or log. The former crown area of the downed tree is indicated by an ellipse.

Dieses Phänomen wurde statistisch in der Regenerationsfläche 2 untersucht. Dabei wurde unterschieden zwischen der "äußeren Zone" der Regenerationsfläche 2, die sich direkt an den Waldrand des Altbestandes anschloß, und der "inneren Zone", die im direkten Kontakt mit der baumfreien Kernzone des Gebietes stand. In beiden Zonen war die Verteilung der 14jährigen Bäume nicht zufällig (Tabelle 3-18). Die Bäume traten bevorzugt in sehr enger räumlicher Nähe zu liegenden Totholzstämmen auf. In der inneren Zone war die Dichte innerhalb des nur 5 cm breiten Kontaktbereiches zu liegenden Totholzstämmen 0,67 Individuen pro m<sup>2</sup> und damit um den Faktor 13 höher als außerhalb dieses Bereiches (0,05 Individuen pro m<sup>2</sup>). Immer noch hochsignifikant ( $\chi^2 = 28,5$ ; P < 0,001) aber dennoch weniger ausgeprägt war die Assoziation mit Totholz in der äußeren Zone der Regenerationsfläche 2. Hier standen 1,05 Individuen pro m<sup>2</sup> innerhalb des Kontaktbereiches zum Totholz 0,42 Individuen pro m<sup>2</sup> außerhalb dieses Bereiches gegenüber. Die Dichten unterschieden sich also nur noch etwa um den Faktor 2.

	totholznal	n (< 5 cm)	totholzfer	n (> 5 cm)		
Flächenanteil	[%]					
	13 (5	7 m²)	87 (38	86 m²)		
Individuendichte	[Individuen m <sup>-2</sup> ]		$\chi^2$	Р		
	beob.	erw.	beob.	erw.		
"innere Zone"	0,67	0,13	0,05	0,13	132,3	< 0,001
"äußere Zone"	1,05	0,54	0,42	0,54	28,5	< 0,001

Tabelle 3-18:  $\chi^2$ -Test, der überprüft, ob die beobachtete (beob.) Häufigkeit (hier als Dichte ausgedrückt) der Regeneration in den beiden Flächentypen "totholznah" (näher als 5 cm an nächstem liegendem Totholz) und "totholzfern" (weiter als 5 cm entfernt vom nächstem liegendem Totholz) von einer Zufallsverteilung (erw.) abweicht. P ist die Wahrscheinlichkeit, daß eine Zufallverteilung vorliegt. Die Analyse beruht auf Zählungen, die pro Zone in 5 zufällig plazierten Plots der Größe 10 m \* 10 m durchgeführt wurden. Die zu Verfügung stehende Fläche war in beiden Zonen exakt dieselbe (57 m<sup>2</sup> + 386 m<sup>2</sup> = 441 m<sup>2</sup>). Die Differenz zu 500 m<sup>2</sup> entspricht der Fläche, die die liegenden Stämme einnehmen.

Table 3-18:  $\chi^2$ -test exploring the hypothesis, wether the observed frequencies (beob.) of regenerating trees in a corridor of 5 cm adjacent to dead lying trees (totholznah) or outside this corridor (totholzfern) deviates from a random distribution. The expected frequency (erw.) is also given. P is the probability of the trees being randomly distributed. Two subzones were investigated: an inner zone close to the center of a large treeless area (innere Zone) and an outer zone close to a forest edge (äußere Zone). The analysis is based on measurements in 5 plots of size 10 m\*10 m randomly placed in each subzone. The areas available for regeneration do not add up to 500 m<sup>2</sup> because lying trees cover 59 m<sup>2</sup> in both subzones.

# 3.4.6.5 Der Einfluß der Entfernung der Samenquelle auf die Regeneration

In Abbildung 3-58 sind zunächst die Sämlingsdichten (Höhenklasse 0-20 cm) unter dem weitgehend geschlossenen Schirm einiger Bestände der Chronosequenzen dargestellt (Daten zur Kronenprojektion vgl. Abbildung 3-4). Alle registrierten Sämlinge sind unter der Anwesenheit normal entwickelter Bodenvegetation und ohne vorhergehende Feuerereignisse aufgekommen. Die durchschnittliche Sämlingdichte beträgt etwa 2,5 Individuen pro m<sup>2</sup> und entspricht somit der Sämlingsdichte (Höhenklasse 0-5 cm und 5-20 cm) unter Schirm in der Regenerationsfläche 2 (2,3 Individuen pro m<sup>2</sup>). Die Sämlingsdichte in Bestand 95<sub>vm</sub>, in dem das Moos *Pleurozium schreberi* dichte Polster bildet ist deutlich erniedrigt (vgl. Tabelle 3-1).



Abbildung 3-58: Sämlingsdichten (0-20 cm Höhe) unter dem Schirm von geschlossenen Beständen unterschiedlichen Alters und Standortgüte. Für die Bestände  $28_{lu}$ ,  $138_{lm}$ ,  $204_{lm}$  und  $383_{lm}$  sind Mittelwerte und Standardabweichungen der Sämlingszählung aus fünf 5 m \* 5 m großen Quadraten pro Bestand dargestellt. Bei den Beständen  $95_{vm}$  und  $266_{vm}$  beträgt die Anzahl der Quadrate 16 beziehungsweise 12 und umfaßt die gesamte Plotfläche.

Figure 3-58: Density of seedlings < 20 cm on the forest floor of closed forest stands of differing age and site quality. For  $28_{lu}$ ,  $138_{lm}$ ,  $204_{lm}$  und  $383_{lm}$  averages and standard deviations of counts in five 5 m \* 5 m plots per stand are presented. In stands  $95_{vm}$  and  $266_{vm}$  the complete plot area was counted in 16 and 12 grid cells, respectively.

Entlang der Transekte in Regenerationsfläche 3 (Abbildung 3-59) war die Position der potentiellen Samenquellen auf den randlichen 200jährigen Altbestand beschränkt. Mit zunehmender Entfernung vom Waldrand wuchs daher auch die Distanz zur Samenquelle. Innerhalb des Altbestandes erreichte die Dichte der Individuen in den drei untersten Höhenklassen die höchsten Werte. Die Summe aus den Höhenklassen 0-5 cm und 5-20 cm betrug 0,93 Individuen pro m<sup>2</sup> und lag damit unter dem Durchschnitt der Sämlingdichten unter Schirm (2,5 Individuen pro m<sup>2</sup>, siehe Abbildung 3-58). Mit zunehmender Entfernung vom Waldrand nahm die Individuendichte ab. In 40 m Entfernung vom Waldrand war die Dichte der 0-5 cm hohen Sämlinge bereits auf Null abgesunken. Die Dichten der Größenklassen 5-20 cm und 20-50 cm erreichten erst ab einer Entfernung von 100 Metern vom Waldrand Werte nahe Null. Auffällig waren die niedrigeren Dichten der beiden Höhenklasse 5-20 cm und 20-50 cm in 20 m Entfernung vom Waldrand, die dann mit zunehmender Entfernung zunächst wieder auf Werte über 0,1 Individuen pro m<sup>2</sup> anstiegen. Die Individuen, die sich der 14jährigen Verjüngung (Bestand  $14_{lu}$ ) zuordnen lassen, gehören den Höhenklassen 0,5-2 m und 2-4 m an (vgl. Abschnitt 2.10.4.1). Für diese beiden Größenklassen war die Dichte maximal in unmittelbarer Waldrandnähe, nicht jedoch unter Schirm, und der Dichteabfall zur Freifläche hin war weniger stark ausgeprägt.



Abbildung 3-59: Dichteverlauf der Individuen aufgetrennt nach Höhenklassen mit der Entfernung vom Waldrand. Dargestellt sind Mittelwerte von 20 Transekten der Länge 220 m, entlang derer alle 20 m ein 2 m \* 2 m großes Quadrat ausgezählt wurde. Der Waldrand ist durch die vertikale Linie gekennzeichnet.

Figure 3-59: Density of regenerating trees in relation to a forest edge (position see vertical line: Waldrand). Averages of 20 transects of length 220 m are presented. Along each transect every 20 m a 2 m \* 2 m plot was counted. x = distance from forest edge [m], y = density [ind. m<sup>-2</sup>].

Wenn man davon ausgeht, daß das Muster der Samenverbreitung in Relation zur Samenquelle im Laufe der Jahre wenig variabel ist, dann müssen Unterschiede in den Abundanzen verschiedener Höhen- und Altersklassen Unterschiede in den Mortalitätsregimen abbilden. Im vorliegenden Fall könnte der geringere Dichteabfall mit zunehmender Entfernung von der Samenquelle in Höhenklassen 0,5-2 m und 2-4 m bedeuten, daß die Sämlingsmortalität unmittelbar nach dem Brand im Jahre 1985, der zur Begründung der Regenerationen  $14_{lu}$  und  $14_{lh}$  (vgl. Abschnitt 2.10.4.1, S. 53) geführt hatte, geringer war.

Ein ähnliches Verbreitungsmuster der Sämlinge (hier Höhenklasse 0-5 cm und 5-20 cm Höhe) in Relation zur Samenquelle ergab sich bei der Analyse des zweiten Transektes. Unter Schirm im Zentrum der 200jährigen Altbaumgruppe erreichte die Dichte knapp 1,5 Individuen pro m<sup>2</sup>. Zum Waldrand hin sank die Dichte dann auf 0,35 Individuen pro m<sup>2</sup> und erreichte im regenerierenden Bestand  $26_{lh}$ , der sich in 20 bis 70 m Entfernung vom Zentrum der Altbaumgruppe erstreckte, ein konstantes Niveau bei 0,2 Individuen pro m<sup>2</sup>.



Abbildung 3-60: Verlauf der Sämlingsdichte (Höhenklassen 0-5 cm und 5-20 cm) in Relation zur Samenquelle, die durch eine Altbaumgruppe innerhalb einer großen Freifläche repräsentiert wurde. Das Transekt verläuft durch den Bestand  $26_{lh}$ , der sich rechts (östlich) der Altbaumgruppe anschließt (20-70 m).

Figure 3-60: Seedling density (height classes 0-5 and 5-20 cm) in relation to a seed source represented by a group of mature trees in the center of an extensive treeless area. The five transects cross the plot area of the stand  $26_{lh}$ ; x = distance form center of overstorey tree group [m], y = density [ind. m<sup>-2</sup>].

Ein weiteres interessantes Fallbeispiel ergab sich durch die Tatsache, daß auf einer Waldinsel im Moor (Bor Island) im Jahre 1993 ein experimentelles Kronenfeuer gelegt wurde, das die einheitliche etwa 130jährige Kiefernpopulation auf der Insel bis auf wenige Reste zerstörte.



Abbildung 3-61: Sämlingskartierung im Jahre 1998 auf einer Waldinsel im Moor, die Gegenstand eine Feuerexperimentes im Jahre 1993 gewesen ist. Lebende etwa 130jährige Bäume (weiße Kreise) existieren nur auf dem Appendix und nördlich davon am Rande der Insel. Zahlen in den Kreisen entlang der Transekte repräsentieren die Anzahl von Sämlingen (0-50 cm) pro 100 m<sup>2</sup>. Die Kreise sind grau dargestellt, wenn die Anzahl der Sämlinge pro 100 m<sup>2</sup> 10 überschritt. Im südöstlichen Randbereich der Insel breitete sich das Gras *Clamagrostis obtusata* flächenhaft aus.

Figure 3-61: Seedling mapping carried out in 1998 on forest island in a large bog that was subject to high intensity fire experiment in 1993. Living trees represented by open circles survived only on or close to the appendix. Numbers in circles indicate number of seedlings (<50 cm) per 100 m<sup>2</sup>. The gras *Calamagrostis obtusata* started to colonise the island from the south-east corner.

Lebende Bäume, die als Samenquellen für die Regeneration der Insel in Frage kämen, existierten nur auf dem Appendix und nördlich davon am Rande der Insel (Abbildung 3-61). Außerdem gab es auf den Strangbereichen im Moor vereinzelte, kleinwüchsige Kiefern. Obwohl die Wachstumsbedingungen für Sämlinge sehr gut waren (die etwa 4 jährigen Sämlinge hatten bereits eine Höhe von durchschnittlich 30 cm erreicht), waren die Sämlingsdichten im Zentrum der Insel mit 0,02 bis 0,05 Sämlingen pro m<sup>2</sup> außerordentlich gering. Es sei an dieser Stelle daran erinnert, daß die Sämlingsdichten (Höhenklassen 0-5 und 5-20 cm) unter Schirm bei durchschnittlich 2 Individuen pro m<sup>2</sup> lagen und im Extremfall 13 Individuen pro m<sup>2</sup> betragen konnten. Die Sämlingsdichten im Zentrum der Insel waren also um den Faktor 100 geringer als bei Anwesenheit von Samenbäumen zu erwarten gewesen wäre. Unmittelbar in der Nähe des Appendix erreichten die Sämlingsdichten dann auch höhere Werte (0,67 Individuen pro m<sup>2</sup>). Ansonsten fanden sich auch am Rand der Insel erhöhte Dichten (durchschnittliche 0,3 Individuen pro m<sup>2</sup>), wobei hier der Sameneintrag nur von den im Moor wachsenden Kiefern geleistet werden konnte. Wahrscheinlich weil die Insel etwa 5 bis 7 m über das Moor hinausragte, blieb der Sameneintrag auf die randlichen Hangbereiche beschränkt.

# 4 Modellberrechnungen

Ziel des folgenden Abschnittes ist die Synthese der Daten anhand von mechanistischen, empirischen oder auch nur semi-quantitativen Modellen. Die Modellierung wurde vom Ergebnisteil abgesetzt, weil – wie bei jeder Modellbildung – eine Reihe von Annahmen getroffen werden mußten. In der Mehrzahl stützen sich die Modellierungen jedoch auf die im Ergebnisteil präsentierten Daten.

# 4.1 Produktivität, Mortalität und Kohlenstoffumsatz in der organischen Auflage

# 4.1.1 Berechnung des Holzanteils des kumulativ ausscheidenden Bestandes

Nur ein Teil des im Laufe der Bestandesentwicklung oberirdisch produzierten Holzes ( $H_G$ ; G für gesamt) akkumuliert als Biomasse ( $H_L$ ; L für lebend) im System. Der andere Teil ( $H_T$ ; T

für tot) scheidet entweder durch dichteabhängige oder dichteunabhängige Mortalität aus. Es gilt

$$H_G(t) = H_L(t) + H_T(t)$$
 (1).

Totes Holz tritt im Ökosystem in unterschiedlichen Formen auf, entweder als stehendes Totholz ( $H_{TS}$ ) oder als liegendes Toholz ( $H_{TL}$ ), das heißt

$$H_T(t) = H_{TS}(t) + H_{TL}(t)$$
 (2).

Diese Unterscheidung ist wichtig, da nur liegendes Totholz in Kontakt mit Bodenorganismen kommt und so im Laufe der Zeit sehr viel schneller abgebaut werden kann. Die zeitliche Änderung des insgesamt produzierten oberirdischen Holzvorrates  $H_G$  ist gleich der zeitlichen Dynamik des oberirdischen Holzwachstums, also der Holz-Nettoprimärproduktion. Damit gilt  $dH_G/dt = NPP_H(t)$ , woraus folgt, daß

$$H_G(t) = {}_{t0}\int^t dH_G/dt = {}_{t0}\int^t NPP_H(t)$$
 (3).

Die zeitliche Dynamik der oberirdischen Holz-Nettoprimärproduktion  $NPP_H$  (*t*) kann über den Verlauf von  $NPP_H$  (*t*) entlang der Chronosequenzen abgeschätzt werden, während  $H_L$  (*t*) aus der Biomasseanalyse bekannt ist. Der durch Mortalität ausscheidende Bestand  $H_{TL}$  (*t*), der der organischen Auflage zugeführt wird, kann aufgrund des kontinuierlichen Abbaus naturgemäß entlang einer Chronosequenz als kumulative Größe nicht gemessen werden. Aus der Kombination der Ausdrücke (1) bis (3) kann der durch Mortalität ausscheidende Bestand berechnet werden als

$$H_{TL}(t) = {}_{t0} \int^{t} NPP_{H}(t) - [H_{L}(t) + H_{TS}(t)]$$
(4).

Da die Werte für alle genannten Größen nur für konkrete Zeitpunkte (Bestände) in den Chronosequenzen existieren, mußten die entsprechenden kontinuierlichen Funktionen empirisch durch mathematische Kurvenanpassung generiert werden. Abbildung 4-1 zeigt den zeitlichen Verlauf von  $NPP_H$  inklusive der angepaßten Funktionen für die nicht und moderat gebrannten Chronsequenzen des Flechtentyps und die entsprechenden Integrale der Funktionen. Die Datenpunkte der nicht gebrannten Sequenz wurden mit der Richard-Chapman-Wachstumsfunktion angepaßt,  $y = a(1-e^{-bx})^c$ , die als sehr anpassungsfähig aber schlecht extrapolierbar gilt (Wenk et al. 1990). Die Datenpunkte der moderat gebrannten Bestände wurden über die Exponentialfunktion  $y = a + be^{-cx}$  angepaßt. Folgende Parameter wurden errechnet: nicht gebrannt (t = [0;95]):  $NPP_H(t) = 8,58*(1-e^{-0,0389*t})^{1,7455}$  ( $\mathbb{R}^2 = 0,95$ ; P = 0,049). moderat gebrannt (t = [67;383]  $NPP_H(t) = 4,28 + 16,38*e^{-0,0145*t}$  ( $\mathbb{R}^2 = 0,67$ ; P = 0,329). Die Integration der Richard-Chapman-Funktion führt zu hypergeometrischen Funktionen, welche elementar nicht darstellbar sind. Daher wurden die entsprechenden Integrale in dem Tabellenkalkulationsprogramm Excel<sup>©</sup> numerisch gelöst durch kumulative Aufsummierung der Jahreszuwächse obiger Funktionen.



Abbildung 4-1: links: Dynamik der oberirdischen Holzproduktion,  $NPP_{\rm H}(t)$  (vgl. auch Tabelle 3-11  $\Sigma$  Stamm, Rinde, Äste, Zweige). Anpassung: Flechtentyp – nicht gebrannt:  $NPP_{\rm H}(t) = 8,58*(1-e^{-0.0389*t})^{1,7455}$ ; Flechtentyp – moderat gebrannt:  $NPP_{\rm H}(t) = 4,28 + 16,38*e^{-0.0145*t}$ . rechts: Integrale  $_{t0}\int^{t} NPP_{\rm H}(t)$  der angepaßten Funktionen.

Figure 4-1: left: Dynamics of above-ground wood production  $NPP_{\rm H}(t)$  (see also Tabelle 3-11  $\Sigma$  stem, bark, branches, twigs). Curve-fitting: lichen type – unburned.  $NPP_{\rm H}(t) = 8,58*(1-e^{-0,0389*t})^{1,7455}$ ; lichen type – moderately burned  $NPP_{\rm H}(t) = 4,28 + 16,38*e^{-0,0145*t}$ . right: Integrals  ${}_{10}\int^{t} NPP_{\rm H}(t)$  of the fitted functions; x = stand age [years],  $y = NPP_{\rm H}$  [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>].

Es wurde noch ein zweiter Weg zur Berechnung von  $H_G(t)$  beschritten. Wie gezeigt wurde, unterlag die Nettoprimärproduktion annuellen und mehrjährigen Schwankungen, die den Alterstrend entlang der Chronsequenzen überlagerten. Es war daher wünschenswert, ein alternatives und von der *NPP* unabhängiges Maß für  $H_G(t)$  zu berechnen, hier genannt H'<sub>G</sub> (*t*). Aus dem Verlauf der Bestandesdichten entlang der Chronosequenzen ergab sich, wieviel Bäume in einem Zeitintervall aus dem Bestand ausschieden. Um mit dieser Information die Holznekromasse zu bestimmen, müßte das Gewicht des mittleren ausscheidenden Baumes während eines Intervalls bekannt sein. Abbildung 4-2 illustriert die Vorgehensweise. Jede Population wurde unterteilt in eine Subpopulation, die während des nächsten Chronosequenzintervalls "rechnerisch" sterben wird, und eine Subpopulation die überleben wird. So sank zum Beispiel vom Bestand 671m zum Bestand 1381m die Dichte von 0,284 auf 0,124 Individuen pro m<sup>2</sup>. Mit anderen Worten 0,16 Individuen pro m<sup>2</sup> werden also im Intervall [67;138] sterben, das heißt 56 % der Individuen in Bestand 671m gehörten zur zukünftig ausscheidenden Subpopulation. Nun haben die Mortalitätsanalyse (Abschnitt 3.4.5) und die populationsbiologischen Untersuchungen (Abschnitt 3.4.1) gezeigt, daß in jungen Jahren vorwiegend die kleineren Individuen ausschieden, das heißt die Mortalität war selektiv. Mit zunehmendem Alter nahm die Selektivität ab. Die mittleren Biomassen der ausscheidenden Subpopulation wurden nun folgendermaßen bestimmt. Für den jüngeren Beständen (bis einschließlich 138<sub>lm</sub>) wurde angenommen, daß nur die kleinsten Individuen sterben. Die mittlere Biomasse der Individuen des ausscheidenden Bestandes in 67<sub>lm</sub> errechnete sich also als Mittelwert der Biomassen der unteren 56 % der Biomassenverteilung. Für die Bestände 200 (also 204<sub>lm</sub> und 200<sub>lm</sub>) wurde eine reduzierte Mortalität (halb-selektiv) im Intervall [200;383] angenommen, dergestalt daß sich die Mortalität nur aus den unteren zwei Dritteln der Population rekrutiert. Die mittlere Biomasse der Individuen des ausscheidenden Bestandes ist also der Mittelwert der Biomassen der unteren 2/3 der Population. Für die Population des Bestandes 383<sub>lm</sub> wird keine selektive Mortalität mehr angenommen.



Abbildung 4-2: Mittlere Biomassen der Bäume der jeweils ausscheidenden und überlebenden Subpopulationen der Bestände der moderat gebrannte Chronosequenz. Hierbei wurden jeweils die Bestände  $130_{\rm lm}$  und  $138_{\rm lm}$  sowie die Bestände  $200_{\rm lm}$  und  $204_{\rm lm}$  als Wiederholungen für ein Entwicklungsstadium zusammengefaßt. Die durchgezogene Linie markiert die mittlere Biomasse der ausscheidenden Bäume während eines Chronosequenzintervalls und berechnet sich als Mittelwert der angrenzenden auscheidenden Subpopulationen.

Figure 4-2: Average biomass of trees of either the dying or surviving subpopulations of the moderately burned chronosequence. The stands  $130_{\text{lm}}$  and  $138_{\text{lm}}$  as well as the stands  $200_{\text{lm}}$  and  $204_{\text{lm}}$  were regarded as repeated samples. The solid line denotes the average biomass of dying trees of adjacent stands. *x* = stand age [years], *y* = biomass per tree [mol C tree<sup>-1</sup>].

Bis hierhin wurde nun für alle Bestände die mittlere Biomasse der Individuen des zukünftig ausscheidenden Bestandes ermittelt. Nun sterben diese Individuen aber erst irgendwann im kommenden Chronosequenzintervall, das heißt sie wachsen noch eine Weile. Die wirkliche mittlere Biomasse der Individuen, die während des folgenden Intervalls ausscheiden werden, ist also höher. Um einen realistischen Wert der mittleren Biomasse der ausscheidenden Individuen für ein Chronosequenzintervall zu erhalten, wurde der Mittelwert der zukünftig ausscheidenden Populationen aus den beiden Bestände gebildet, die jeweils das Intervall begrenzen (durchgezogene treppenförmige Linie in Abbildung 4-2). Die mittlere Biomasse der ausscheidenden Individuen während eines Chronosequenzintervalls [ $t_1$ ; $t_2$ ] multipliziert mit der Dichteabnahme ergab dann die Nekromasse des ausscheidenden Bestandes  $H_T$  in den Grenzen [ $t_1$ ; $t_2$ ]. In Abbildung 4-3 sind die beiden Arten der Ermittlung von  $H_{TL}(t)$  (als to  $\int^{t} NPP_{H}(t) - [H_{L}(t)]$  $+ H_{TS}$ ] und  $H'_{TL}(t)$  aus der Mortalitätsanalyse) graphisch dargestellt. Die Mittelwertsfunktion aus  $H_{TL}$  (t) und  $H'_{TL}$  (t) wurde im weiteren Verlauf der Modellierung als oberirdischer Holzinput in das Bodenkompartiment der organischen Auflage betrachtet. Die Form der Mittelwertsfunktion legte nahe, daß die Hauptperiode der Mortalität ausgedrückt als Nekromasse zwischen den Bestandesaltern 100 und 200 Jahren liegt. Abbildung 4-3 zeigt weiterhin, daß im Verlauf der Bestandesentwicklung der moderat gebrannten Chronosequenz nur etwa ein Drittel (713 mol C m<sup>-2</sup>) der insgesamt produzierten oberirdischen Holzbiomasse (2071 mol C m<sup>-2</sup>) in der lebenden Biomasse bzw. in der stehenden Nekromasse akkumulierten. Im Gegensatz dazu ist der ausscheidende Bestand in der nicht gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps minimal (Abbildung 4-4). Die Mittelwertsfunktion der Funktionen  $H_G(t)$  und  $H'_G(t)$  stimmte überein mit der stehenden Bio- bzw. Nekromasse  $[H_L$  $(t) + H_{TS}(t)$ ]. Mit anderen Worten: Alles oberirdische Holz, das jemals in der nicht gebrannten Chronosequenz produziert worden ist, akkumulierte in der stehenden Biomasse bzw. im stehenden Totholz, dessen Anteil an der stehenden Holzmasse jedoch sehr gering war. Dementsprechend konnte in den folgenden Berechnungen der geringe Eintrag von Kohlenstoff aus den oberirdischen Holzkompartimenten in die organische Auflage vernachlässigt werden. Diese Ergebnisse deuten daraufhin, daß erstens in Bestand  $95_{lu}$  die Selbstausdünnung noch nicht voll eingesetzt haben konnte, und daß zweitens die in der moderat gebrannten Chronosequenz viel früher einsetzende Mortalität feuerbedingt sein mußte.



Abbildung 4-3: Berechnung des ausscheidenden Bestandes  $H_{TL}(t)$  als  ${}_{t0}\int^{t} NPP_{H}(t) - [H_{L}(t) + H_{TS}(t)]$ (oben und gestrichelte Linie bzw. weiße Quadrate unten) und mittels der Mortalitätsanalyse (unten: gestrichpunktete Linie und gefüllte Kreise) für die <u>moderat gebrannte Chronosequenz</u>. Aus den beiden mit der Richard-Chapman-Wachstumsfunktion angepaßten Werteverläufen von  $H_{TL}$  in der unteren Abbildung wurde eine Mittelwertsfunktion berechnet.

Figure 4-3: Calculation of cumulative mortality  $H_{TL}(t)$  as  $_{t0}\int^t NPP_H(t) - [H_L(t) + H_{TS}(t)]$  (top and broken line and quadrates bottom) and as derived from the analysis of mortality (bottom: broken dotted line and filled circles) for the <u>moderately burned chronosequence</u>. The data in the lower figure were both fitted using the Richard-Chapman growth function. The solid line represents the average of the two functions; x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].



Abbildung 4-4: Vergleich der kumulativen oberirdischen Holzproduktion als  $_{t0}\int^t NPP_{\rm H}(t)$  (gestrichelte Linie) und aus der Mortalitätsanalyse als  $H'_{TL}(t)$  plus  $H_L+H_{TS}$  (gestrichpunktete Linie) mit der Summe aus lebender Biomasse und stehender Nekromasse (graue Balken) in der <u>nicht</u> gebrannten Chronosequenz. Die Mittelwertsfunktion dieser beiden Funktionen ist als durchgezogene Linie dargestellt.

Figure 4-4: Cumulative mortality  $H_{TL}(t)$  calculated as  ${}_{t0}\int^t NPP_H(t) - [H_L(t) + H_{TS}(t)]$  (broken line) and as derived from the analysis of mortality as  $H'_{TL}(t)$  plus  $H_L+H_{TS}$  (broken dotted line) for the <u>unburned chronosequence</u>. The functions are compared with the sum of biomass and standing dead wood (grey bars); x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

# 4.1.2 Berechnung des kumulativen Streufalls

Anders als die holzigen Kompartimente der Konstruktionsbiomasse akkumuliert die Nadelbiomasse nicht mit zunehmendem Bestandesalter entlang einer Chronosequenz (vgl. Abbildung 3-16). Da die Nadel-*NPP* [*NPP<sub>N</sub>* (*t*)] jedoch etwa in derselben Größenordnung lag wie die oberirdische Holz-*NPP* [*NPP<sub>H</sub>* (*t*)] (Abbildung 3-27, Tabelle 3-11), folgt daraus, daß der Umsatz der Nadeln in der Biomasse sehr viel größer sein mußte als derjenige von holzigen Kompartimenten.

Die Berechnung der kumulativen Nadelproduktion  $[N_G(t)]$  erfolgte analog zur Berechnung von  $H_G(t)$  über die Integration des Funktionsverlaufs der Nadel-*NPP*, also gilt

$$N_G(t) = {}_{t0} \int^t NPP_N(t)$$
 (5).

Abbildung 4-5 zeigt den zeitlichen Verlauf von  $NPP_H$  inklusive der angepaßten Funktionen für die nicht und moderat gebrannten Chronsequenzen des Flechtentyps und die entsprechenden Integrale der Funktionen. Die Datenpunkte der nicht gebrannten Sequenz wurden mit der Richard-Chapman-Wachstumsfunktion angepaßt  $[y = a(1-e^{-bx})^c]$ , die der moderat gebrannten Bestände über das Polynom  $y = a + bx + cx^2$ . Folgende Parameter wurden errechnet:

nicht gebrannt (t = [0;95]):  $NPP_N(t) = 4,71*(1-e^{-0,035*t})^{1,2892}$  ( $\mathbb{R}^2 = 0,98$ ; P = 0,021). moderat gebrannt (t = [67;383]  $NPP_N(t) = 6,41 - 0,0263t + 0,0001t^2$  ( $\mathbb{R}^2 = 0,67$ ; P = 0,329).

Die entsprechenden Integrale wurden in dem Tabellenkalkulationsprogramm Excel<sup>©</sup> numerisch durch kumulative Aussummierung der Jahreszuwächse aus obigen Funktionen gelöst.

Das Integral der Nadel-*NPP* wurde als Abschätzung für den kumulativen Eintrag von Nadelkohlenstoff in das Bodenkompartiment genommen. Da die Nadel-*NPP* während eines Großteils der moderat gebrannten Chronosequenz nur zwischen 3 und 5 mol C m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup> schwankte, glich das Integral  $_{t0}\int^t NPP_N(t)$  fast einer linearen Funktion. Kurzfristige Schwankungen der Nadelbiomasse, die sich in geringem Ausmaß durch eine altersabhängige Änderung der Lebensdauer der Nadeln hätten ergeben können, sind als Zwischenspeicher nicht berücksichtigt.



Abbildung 4-5: links: Dynamik der Nadelproduktion,  $NPP_N$  (*t*) (vgl. auch Tabelle 3-11); rechts: Integrale  $_{t0}\int^t NPP_N(t)$  der angepaßten Funktionen.

Figure 4-5: left: dynamics of needle production  $NPP_N$  (*t*) (see also Tabelle 3-11); right: Integrals  $_{t0}\int^t NPP_N(t)$  of the fitted functions; x = stand age [years].

#### 4.1.3 Umsatzraten der organischen Auflage in Abhängigkeit vom Feuerregime

In den beiden vorangegangenen Kapiteln wurden der Input von Holz- und Nadelnekromasse in die organische Auflage als oberstes Bodenkompartiment quantifiziert. In einem nächsten Schritt sollte dieser kumulative Eintrag an Kohlenstoff entlang der Chronosequenz mit der tatsächlichen Dynamik der Kohlenstoffvorräte in der organischen Auflage ( $O_N+O_{TL}$ ) verglichen werden. Abbildung 4-6 verdeutlicht, daß nach einer Dauer von 383 Jahren nur 6 % des jemals eingetragenen Derbholz- und Nadel-Kohlenstoff in der organischen Auflage wiedergefunden werden konnten. Weiterhin war der Kohlenstoffpool in der organischen Auflage inklusive des aktuell liegenden Totholzes entlang der Chronosequenz nahezu konstant, während die kumulative Funktion des Eintrages fast linear anstieg. Der Eintrag war also auch mehr oder weniger konstant ist. Dieser Sachverhalt (konstanter Vorrat und konstanter Input) erlaubte die Berechnung der Umsatzrate  $\tau$  (*turn-over*) nach der Formel  $\tau = Vorrat / Zufuhr$  oder konkret:

$$\tau = (O_N + O_{TL}) / (dH_{TL}/dt + NPP_N)$$
(6)

Der Mittelwert des Kohlenstoffpools der organischen Auflage inklusive liegenden Totholzes  $(O_N + O_{TL})$  betrugt 165 ± 24 mol C m<sup>-2</sup>. Der Wert für  $(dH_{TL}/dt + NPP_N)$  wurde als Steigung

der linearen Regression der Werte des Gesamt-Inputs (durchgezogene dickere Line in Abbildung 4-6) errechnet (6,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, davon  $NPP_N$  3,6 und  $dH_{TL}/dt$  3,2 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Diese Gesamtrate erhöhte sich auf 8,6 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, wenn man zusätzlich zum Nadelinput die Produktion an Zweig- und Zapfenstreu entsprechend der NPP-Relationen (Tabelle 3-11) als 0,5 \* Nadelinput annahm. Demzufolge betrugt die Umsatzrate oder Verweildauer eines Kohlenstoffatoms im Kompartiment  $O_N + O_{TL}$  19,1 Jahre, bevor es entweder in den Mineralboden eingewaschen, veratmet oder durch Feuer als CO<sub>2</sub> freigesetzt wurde. Entsprechend ließ sich auch die mittlere Verweildauer des Holzkohlenstoffs im Kompartiment "liegendes Totholz" berechnen. Der mittlere Vorrat an liegendem Totholz aus der aufwachsenden Generation in der Zeitspanne 67 bis 383 Jahre war 22,7  $\pm$  18,5 mol C m<sup>-2</sup>. Der mittlere Holzeintrag durch den ausscheidenden Bäume während dieser Spanne betrug 3,2 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, woraus sich eine mittlere Umsatzrate von 7,1 Jahren ergab. Dies erscheint sehr gering im Vergleich mit der Kinetik des physiologischen Abbaus des Totholzes aus der vorhergehenden Generation, für die eine Umsatzrate von  $\tau = 1/k = 29,4$  Jahren ermittelt wurde (vgl. folgender Abschnitt 4.1.4). Dies kann nur bedeuten, daß liegendes Totholz wahrscheinlich in fortgeschrittenem Zersetzungsstadium - direkt durch wiederkehrende Oberflächenfeuer verbrannt wird.



Abbildung 4-6: Vergleich der in der Bestandesentwicklung anfallenden Nadel- und Holznekromasse (Nadelinput und Holzinput, siehe vorhergehende Abschnitte) mit den tatsächslichen Poolgrößen der organischen Auflage inclusive liegenden Totholzes für die Bestände der moderat gebrannten Chronosequenz. Zur Berechnung des durchschnittlichen Gesamt-Inputs pro Jahr wurde eine lineare Regression für die annuellen Werte der nicht-linearen Funktion des Gesamt-Inputs ermittelt. Die Steigung der Regressionsgerade ist 6,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (R<sup>2</sup> = 0,99).

Figure 4-6: Comparison of cumulative needle and wood production with pool sizes of organic layer and coarse woody debris in the moderately burned chronosequence. The average total input was approximated as linear regression with slope 6,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (R<sup>2</sup> = 0,99); x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

Bei einer analogen Berechnung der Umsatzrate in der nicht gebrannten Chronosequenz ergab sich das Problem, daß die Poolgröße der organischen Auflage ( $O_N + O_{TL}$ ) in den drei Beständen mit dem Bestandesalter nicht konstant war, sondern zunahm (Abbildung 4-7). Die Analyse der Dynamik der organischen Auflage in Abhängigkeit von der Zeit nach dem letzten Feuer ergab jedoch, daß die organische Auflage etwa nach 40 Jahren linearer Zunahme nicht weiter anwuchs (Abbildung 3-23). Für die Berechnung der Umsatzrate konnte also davon ausgegangen werden, daß sich in der Spanne von 40 bis 95 Jahren ein Gleichgewicht zwischen Input und Output eingestellt hatte und eine konstante Poolgröße von 190 mol C m<sup>-2</sup> erreicht wurde. Der durchschnittlichen Gesamt-Input während derselben Periode betrug 4,0 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (R<sup>2</sup> = 0,99) und korrigiert für Zweig- und Zapfenstreu 6 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, was einer Umsatzrate von 31,7 Jahren entspricht. Die mittlere Verweildauer eines Kohlenstoffmoleküls in der organischen Auflage bei einer Bestandesentwicklung ohne Feuer ist also anderthalb mal so lang wie bei einer Bestandesentwicklung mit Feuer (19,1 Jahre).



Abbildung 4-7: Vergleich der in der Bestandesentwicklung anfallenden Nadelnekromasse (Holzeintrag wurde nicht berücksichtigt, weil vernachlässigbar klein, vgl. 4.1.1) mit den tatsächlichen Vorratsgrößen der organischen Auflage inklusive liegenden Totholzes. Desweiteren sind die Kohlenstoffvorräte in der organischen Auflage aller Bestände des Flechtentyps ( $\bigcirc$ ) und zum Vergleich die Nadel-*NPP* ( $\blacksquare$ ) in ihrer Abhängigkeit von x = Zeit nach Feuer dargestellt. Zur Berechnung des durchschnittlichen Gesamt-Inputs pro Jahr wurde eine lineare Regression für die annuellen Werte der nicht-linearen Funktion des Gesamt-Inputs ermittelt. Die Steigung der Regressionsgerade ist 4,0 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ( $\mathbb{R}^2 = 0,99$ ).

Figure 4-7: Comparison of cumulative needle input (wood input was very small and therefore neglected) with pool sizes of the organic layer including coarse woody debris. Further presented are time-since-fire dynamics of organic layer of all stands of the lichen type ( $\bigcirc$ ) and *NPP* of needles ( $\blacksquare$ ). The average total input was approximated as linear regression with slope 4,0 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (R<sup>2</sup> = 0,99); *x* = stand age [years], *y* = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

# 4.1.4 NPP versus NEP versus NEP<sub>F</sub>

Die Netto-Ökosystemproduktion (*NEP*) ist die erste Ableitung der Funktion, die die zeitliche Änderung des Kohlenstoffvorrats im Ökosystem  $C_G$  beschreibt (vgl. auch Abbildung 3-26). Wie in Abschnitt 3.2.6 bereits ausgeführt worden ist, wurde die Dynamik des Ökosystemkohlenstoffs zu Beginn im Wesentlichen durch den Abbau des "alten" Kohlenstoffes  $H_{TA}$  im Totholz der vorangegangenen Generation bestimmt (Abbildung 3-25), wodurch sich ein Netto-Verlust an Kohlenstoff ergab (positive *NEP* nach meteorologischer Definition). Nach einigen Jahrzehnten versiegte diese Kohlenstoffquelle während die Akkumulation "neuen" Kohlenstoffs [ $C_{neu} = H_L + H_{TS} + M_N + O_N + O_{TL}$ ] in Bio- und Nekromasse durch die aktuelle Population weiter anstieg und zu einer erneuten Netto-Aufnahme von Kohlenstoff führte (negative *NEP*). Da  $H_{TA}$  zum Zeitpunkt t<sub>0</sub> sehr variabel sein kann und  $H_{TA}$  und  $C_{neu}$  nicht unmittelbar gekoppelt waren, ist es sinnvoll, in der Modellierung der Flüsse auch zwischen "altem" und "neuem" Kohlenstoff zu unterscheiden. Weiterhin wurde bei der Berechnung der Funktionen für den neuen Kohlenstoff der im Kohlenstoffvorrat recht variable Mineralboden nicht berücksichtigt. Diese Maßnahme zur Reduktion der Variabilität war möglich, da hier keine Altersabhängigkeit vorlag und der mittlere Kohlenstoffvorrat in der Altersdynamik bei der Bildung der Ableitung als Konstante wegfällt und somit rechnerisch keinen Einfluß auf die *NEP* hat.



Abbildung 4-8: Funktionen für die Akkumulation neugebildeten Kohlenstoffs (ohne Mineralboden) in den nicht und moderat gebrannten Chronosequenzen, sowie für den Abbau des alten Kohlenstoffs aus dem Totholz der vorhergehenden Generation; Funktionen: nicht gebrannt:  $f(t) = at^b$ ; moderat gebrannt

 $[0-67 \text{ Jahre}]: f(t) = a(1-e^{-bt})^c;$  moderat gebrannt  $[68-383 \text{ Jahre}]: f(t) = (1-at)(b+ct)^{-1};$  altes Totholz:  $f(t) = ae^{-bt}$ .

Figure 4-8: Fitting the accumulation of newly produced carbon (mineral soil layer excluded) along the unburned and the moderately burned chronosequences of the lichen type and the decay of dead wood carbon origination from the previous generation. The applied functions are: unburned:  $f(t) = ae^{bt} - c$ ; moderately burned [0-67 years]:  $f(t) = a(1-e^{-bt})^c$ ; moderately burned [68-383 Jahre]:  $f(t) = (1-at)(b+ct)^{-1}$ ; previous generation dead wood:  $f(t) = ae^{-bt}$ ; x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

Die in Abbildung 4-8 dargestellten angepaßten Funktionen lauten im einzelnen

nicht gebrannt:  

$$C_{neu}(t) = 2,0669*t^{1,3369}$$
  
 $(\mathbb{R}^2 = 0,987; P = 0,0006)$   
moderat gebrannt  $t[0;67]$ :  
 $C_{neu}(t) = 923,152*(1-e^{-0.0148*t})^{1,4008}$   
 $(\mathbb{R}^2 = 0,963; P < 0,0001)$   
moderat gebrannt  $t[68;383]$   
 $C_{neu}(t) = (1-0,157*t)*(-0,0112-0,0001*t)^{-1}$   
 $(\mathbb{R}^2 = 0,966; P < 0,0001)$   
Totholz ,,alt":  
 $H_{TA}(t) = 573,355*e^{-0.0337*t}$   
 $(\mathbb{R}^2 = 0,953; P < 0,0001)$ 

Zur Ermittlung der entsprechenden Flüsse müssen die Ableitungen dieser Funktionen berechnet werden. Die Ableitung der Richard-Chapman-Wachstumsfunktion  $f(x) = a(1-e^{-bx})^c$  ist  $f^x(x) = abce^{-bx} (1-e^{-bx})^{c-1}$ . Die Ableitung der Funktion f(x) = (1+ax)/(b+cx) ist  $f^x(x) = (ab-c)/(b^2+2bcx+c^2x^2)$ .

nicht gebrannt:	$\mathrm{d}C_{neu}/\mathrm{d}t = 2,7632 * \mathrm{t}^{0,3369}$
moderat gebrannt [0;67]:	$dC_{neu}/dt = 19,137 * e^{-0,0148 * t} (1 - e^{-0,0148 * t})^{0,4008}$
moderat gebrannt [67:383]:	$dC_{neu}/dt = 0,00186/(0,000125 + 2,24*10^{-6*}t + 10^{-8*}t^2)$
Totholz "alt":	$dH_{TA}/dt = -19,322 * e^{-0,0337 * t}$

Die *NEP* berechnet sich dann als resultierende aus den Flüssen alten und neuen Kohlenstoffs nach der Formel

$$NEP(t) = dC_{neu}/dt + dH_{TA}/dt$$
(7).

Die Einzelflüsse  $dC_{neu}/dt$  und  $dH_{TA}/dt$  sowie die daraus resultierende *NEP* sind im Vergleich zur NPP in den Abbildungen Abbildung 4-9 und Abbildung 4-10 dargestellt. Die Flüsse in Abbildung 4-8 sind gemäß meteorologischer Konvention dargestellt, so daß Kohlenstoffflüsse
aus der Atmosphäre in das Ökosystem negative Vorzeichen erhalten. Die oben angegebenen Funktionen für  $dC_{neu}/dt$  und  $dH_{TA}/dt$  wurden hierfür mit -1 multipliziert.



Abbildung 4-9: Kohlenstoffflüsse *NPP*, *NEP*, *dC*<sub>*neu*</sub>/dt und *dH*<sub>*TA*</sub>/dt in der moderat gebrannten Chronosequenz. Die kleinen Buchstaben bezeichnen die Flächen, die von der *NEP*-Kurve und der Nulllinie eingeschlossen werden. Die rechte Grenze der Fläche b ist so gewählt, daß gilt |a| = |b|. a =Integral von *NEP* in den Grenzen t[0;27], b = Integral in den Grenzen t[28;77], c = Integral in den Grenzen t[78;383]. Negative Flüsse zeigen nach meteorologischer Konvention eine Senkenfunktion des Ökosystems an.

Figure 4-9: Carbon fluxes *NPP*, *NEP*,  $dC_{neu}/dt$  und  $dH_{TA}/dt$  along the moderately burned chronosequence of the lichen type. Letters denotate the area between the *NEP*-curve and the zero line. The right-hand border of area b is chosen such that |a| = |b|. a = Integral of *NEP* within the borders t[0;27], b = Integral within the borders t[28;77], c = Integral within the borders t[78;383]; x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

Während die *NPP* naturgemäß über den ganzen Verlauf der Chronosequenz nach meteorologischer Konvention negativ war, nahm die *NEP* zunächst positive Werte an (entspricht Kohlenstoffquelle). Erst nach 27 Jahren wurde die *NEP* negativ und erreichte nach 68 Jahren mit -3,8 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ihr Maximum. Die Kohlenstoffverluste, die durch die anfangs negative *NEP* entstanden, waren nach 77 Jahren ausgeglichen. Diese Tatsache wird in

Abbildung 4-9 verbildlicht durch die Flächen bzw. Integrale a, b und c unter der *NEP*-Kurve. Die Flächen a und b sind gleich groß. Das Integral der *NEP*-Kurve in den Grenzen t[0;27] betrug a = +158,7 mol C m<sup>-2</sup>, das Integral in den Grenzen t[28;77] betrug b = -158,7 mol C m<sup>-2</sup>. Erst ab einem Bestandesalter von 77 Jahren ergab sich ein Überschuß in der ökosystemaren Kohlenstoffbilanz, der sich bis zu einem Bestandesalter von 383 Jahren auf c = -562,7 mol C m<sup>-2</sup> belief. Während der Altersphase wurde also trotz wiederkehrender Oberflächenfeuer noch eine beträchtliche Menge an Kohlenstoff festgelegt und die *NEP* betrug selbst nach knapp 400 Jahren Bestandesentwicklung immer noch 0,76 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>.



Abbildung 4-10: Kohlenstoffflüsse *NPP*, *NEP<sub>F</sub>*,  $dC_{neu}/dt$  und  $dH_{TA}/dt$  in der nicht gebrannten Chronosequenz. Die kleinen Buchstaben bezeichnen die Flächen zwischen der *NEP*-Kurve und der Nulllinie. Die rechte Grenze der Fläche b ist so gewählt das gilt |a| = |b|. a = Integral von *NEP* in den Grenzen t[0;25], b = Integral in den Grenzen t[26;59], c = Integral in den Grenzen t[60;95].

Figure 4-10: Carbon fluxes *NPP*, *NEP*,  $dC_{neu}/dt$  und  $dH_{TA}/dt$  along the unburned chronosequence of the lichen type. Letters denotate the area between the *NEP*-curve and the zero line. The right-hand border of area b is chosen such that |a| = |b|. a = Integral of *NEP* within the borders t[0;25], b = Integral within the borders t[26;59], c = Integral within the borders t[60;95]; x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

In der nicht gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps wurd die *NEP* nach 25 Jahren positiv und erreichte kein Maximum, sondern stieg monoton bis zum Bestandesalter von 95

Jahren auf einen Wert von 12,0 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> an. Bereits nach 38 Jahren überstieg die *NEP* der nicht gebrannten Sequenz den Maximalwert der moderat gebrannten Sequenz (3,8 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Nach 61 Jahren waren die anfänglichen Kohlenstoffverluste (a = -184 mol C m<sup>-2</sup> und b = + 184 mol C m<sup>-2</sup>) wieder ausgeglichen. In dem Intervall *t*[60;95] ergab sich ein Überschuß an ökosystemarem Kohlenstoff von 356 mol C m<sup>-2</sup>. Die nicht gebrannte Chronosequenz akkumulierte also in nur 35 Jahren (*t*[60;95]) 60 % des ökosystemaren Kohlenstoff, der in der moderat gebrannten Sequenz nach 383 Jahren akkumuliert worden war.

Dieser feuerbedingte Unterschied in der Netto-Festlegung von Kohlenstoff während der späteren Bestandesentwicklung spiegelt sich auch im Verhältnis von *NPP* und *NEP* wider. Anfänglich verläuft das Verhältnis *NEP/NPP* zwischen den beiden Chronosequenzen naturgemäß weitgehend parallel, weil die Modellierung auf denselben Datenpunkten basiert (Bestände  $2_{lu}$ ,  $14_{lu}$ ,  $28_{lu}$  und  $31_{lu}$ ). Im weiteren Verlauf divergierten die Chronosequenzen jedoch stark. So machte in der nicht gebrannten Sequenz die *NEP* 65 % der *NPP* aus, während in der moderat gebrannten Sequenz die *NEP* zwischen 67 und 204 Jahren nur durchschnittlich 15 % der *NPP* erreichte, nach 383 Jahren sogar nur noch 4,5 %.

Unter nicht gestörten Verhältnissen gilt  $NEP = NPP-R_h$  (siehe Abschnitt 1.2). In Bestand 95<sub>*lu*</sub> belief sich die heterotrophe Atmung mit NEP = -12,0 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> und NPP = -20,2 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> auf  $R_h = 8,2$  mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ( $R_h = NPP - NEP$ ). Unter gestörten Verhältnissen, wenn zusätzlich indirekte oder direkte Kohlenstoffverluste durch Feuer (*IF* bzw *DF*) auftreten, gilt  $NEP_F = NPP-(R_h + IF)-DF$ . Wenn man die Mittelwerte für  $NEP_F$  und NPP der feuerbeeinflußten Bestände 67<sub>*lm*</sub>, 138<sub>*lm*</sub>, 200<sub>*lm*</sub> und 204<sub>*lm*</sub> verwendete ( $NEP_F = -2,6 \pm 0,9$  mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> und  $NPP = -17,0 \pm 6,1$  mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>), ergab sich eine mittlere Kohlenstofffreisetzung von 14,4 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ( $R_h + IF + DF$ ). Unter der Annahme, daß die normale heterotrophe Atmung R<sub>h</sub> im Mittel durch wiederkehrende Feuer wenig verändert wird, konnte abgeleitet werden, daß im Laufe der Bestandesentwicklung der moderat gebrannten Sequenz durch Feuer fast soviel Kohlenstoff freigesetzt wurde (14,4 - 8,2 = 6,2 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) wie durch die normale heterotrophe Atmung (8,2 mol m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>).

### 4.1.5 Bestandesweise Abschätzung der kurzfristigen NEP

Der Chronosequenzansatz wurde bislang angewandt, um Veränderungen der Ökosystem-Kohlenstoffvorräte auf der zeitlichen Skala einer Waldgenerationen zu berechnen (Abbildung 4-11 b). Langfristige Trends in der Änderung des ökosystemeigenen Kohlenstoffvorrates, beispielsweise seit der letzten Eiszeit, lassen sich auf diese Weise nicht ermitteln (Abbildung 4-11 a). Aber auch kurzfristigere Änderungen beispielsweise in Abhängigkeit von wiederkehrenden Oberflächenfeuern, werden entlang einer Chronosequenz nicht sichtbar. Die Dynamik solcher Änderungen lassen sich nur über eine Zeit-nach-Feuer-Analyse auflösen (Abbildung 4-11 c) – etwa so, wie es in der vorliegenden Arbeit für die Dynamik der Bodenkohlenstoffvorräte durchgeführt wurde (Abbildung 3-23). Die Variabilität der Änderungen der Kohlenstoffvorräte von Jahr zu Jahr (Abbildung 4-11 d) läßt sich mit mikrometeorologischen Messungen mittels Eddy-Kovarianz-Analyse ermitteln (Baldocchi und Vogel 1996). Die diesen Änderungen entsprechenden Kohlenstoffflüsse werden auch Netto-Ökosystem-Austausch (net ecosystem exchange = NEE) genannt.

Im Folgenden soll nun versucht werden, für jeden einzelnen Bestand die kurzfristige NEP gemäß Abbildung 4-11 c zu ermitteln. Die Motivation hierfür ist, eine zweite Abschätzung der NEP ohne Feuer durchzuführen und diese mit der jeweiligen  $NEP_F$  zu vergleichen. Bislang war die NEP nur über die Analyse der relativ kurzen, nicht gebrannten Chronosequenz angenähert worden (vgl. Abbildung 4-10). Darüberhinaus kann die Hypothese aufgestellt werden, daß eine über kurzfristige Vorratsverändungerung berechnete NEP mit den Ergebnissen der mikrometeorologischen Eddy-Kovarianz-Analyse übereinstimmen müßte, woduch der Vergleich von NEP und NEE möglich wird.



Abbildung 4-11: Kohlenstoffdynamik in Feuerökosystemen auf verschiedenen zeitlichen Skalen. (a) Langfristiger Trend von Kohlenstoffvorräten über Jahrtausende (z. B. Kohlenstoffakkumulation in Sibirien seit der letzten Vereisung); (b) Änderung des Kohlenstoffvorrates während der Bestandesentwicklung. Verjüngung wird initiiert durch bestandeserneuernde intensive Kronenfeuer – zeitliche Skala des Chronosequenzansatzes; (c) Änderung des Kohlenstoffvorrates innerhalb einer Generation in Abhängigkeit von wiederkehrenden Oberflächenfeuern. Jedes Feuer führt zu einem direkten Verbrennungsverlust von Kohlenstoff und zu einer Wachstumsdepression bei geschädigten Bäumen –Zeitliche Auflösung einer Zeit-nach-Feuer-Analyse; (d) Annuelle klimabedingte Variabilität der Kohlenstoffvorräte hervorgerufen durch Änderungen in der Bilanz aus Ökosystemassimilation und -respiration – zeitliche Auflösung der Methode der Eddy-Kovarianz-Analyse.

Figure 4-11: Temporal scales of carbon dynamics in a fire-prone forest ecosystem. (a) long-term trend of carbon pools over millennia, e.g. increase of carbon stocks since the last glacial maximum, (b) changes in ecosystem carbon pools during stand development initiated by stand-replacing crown fires; the wave-like dynamics correspond to repeated generation cycles over several centuries; temporal resolution of the chronosequence approach, (c) decadal variations in ecosystem carbon in response to recurring surface fires. Every fire causes direct carbon losses to the atmosphere due to the

consumption of the organic layer and growth depression of damaged surviving trees; temporal resolution of a time-since-fire approach, (d) annual variations of ecosystem carbon in response to year-to-year climate variability influencing the balance between assimilation and ecosystem respiration; temporal resolution of long-term eddy covariance measurements.

Prinzipiell wurde vom gemessenen Kohlenstoffvorrat der Bestände ausgehend die Veränderung des Vorrats während der vorhergehenden 10 Jahre bestimmt. Deshalb soll die resultierende Größe auch *NEP*-10a genannt werden. Diese kurze Dauer mußte gewählt werden, weil in einem so kurzen Zeitraum die Mortalität im Bestand vernachlässigt werden kann. Im populationsbiologischen Teil der Arbeit wurde zudem gezeigt, daß die Mortalität feuergetaktet ist, das heißt daß in den Intervallen zwischen zwei Feuern die Mortalität stark reduziert ist. Die Veränderung dreier Kompartimente wurde berücksichtigt:

1) Abbau von Totholz der vorhergehenden Generation  $dH_{TA}/dt$  wie beschieben (siehe 4.1.4 und Abbildung 4-8). Der Kohlenstoffverlust durch diesen Prozeß spielte gemäß der exponentiellen Abnahme von  $H_{TA}$  nur für junge Bestände eine Rolle.



Abbildung 4-12: links: Abbaudynamik des Totholzes aus der vorhergehenden Generation  $H_{TA}(t)$ , wie sie bereits in den vorhergehenden Abschnitten behandelt wurde. rechts: Änderung des Gesamt-Bodenkohlenstoffs (organische Auflage + Mineralboden bis 25 cm Tiefe) mit der Zeit nach dem letzten Oberflächenfeuer. Die Datenpunkte wurde mit der Gammafunktion angepaßt [f(t) =  $ax^{b*}exp(cx^d)+e$ ]. Die gestrichelten Linien zeigen den 95%-Vertrauensbereich.

Figure 4-12: left: decay of dead wood originating from the previous generation  $H_{TA}$  (*t*). right: timesince-fire dynamics of total soil carbon including organic layer and mineral soil down to a depth of 25 cm. Data were fitted using the Gamma-function [f(t) =  $ax^{b*}exp(cx^d)+e$ ]. Broken lines represent 95% confidence intervals. *x* = time-since-fire [years], *y* = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>]. 2) Änderung des Bodenkohlenstoffs mit der Zeit nach dem letzten Oberflächenfeuer unabhängig vom Bestandesalter. Diese Dynamik ist aus der bodenkundlichen Analyse bekannt (siehe Abbildung 3-23). Die Veränderung des Gesamt-Bodenkohlenstoffs in der organischen Auflage sowie in den oberen 25 cm des Mineralbodens mit der Zeit nach Feuer ist mit der Gamma-Funktion angepaßt worden (Covington 1981). Diese enthält 5 Parameter und lautet  $f(t) = ax^{b*}\exp(cx^{d}) + e$  mit a = -56,8215, b = 0.371, c = -0.0000045,d = 3,2006 und e = 361,29 (Abbildung 4-12). Bis auf den Parameter e sind die einzelnen Parameter nicht signifikant von 0 unterschiedlich. Die Gesamtfunktion ist jedoch signifikant ( $F_{[4:17]} = 6,6$ ; P = 0,0021) und  $R^2 = 0,61$ . Nach dieser Gamma-Funktion kann die Veränderung des Bodenkohlenstoffes während der letzten 10 Jahre bestimmt werden, wenn der Zeitpunkt des letzten Brandes bekannt ist. Die Funktion integriert über den Beitrag des Abbaus organischer Substanz im Boden und der Nettoprimärproduktion der Kompartimente mit geringen Umsatzraten (Nadeln und Feinwurzeln) zur Bodenkohlenstoffdynamik.

	Umrechnungsfaktor Gesamtholz-NPP	Zeit seit dem letzten Feuer	Mittlere NEP der letzten 10 Jahre	
		[Jahre]	$[mol C m^{-2} a^{-1}]$	
12 <sub>vu</sub>	1,99	12	11,7	
53 <sub>vm</sub>	1,66	36	-16,3	
95 <sub>vm</sub>	1,46	50	-11,4	
14 <sub>lu</sub>	2,04	14	17,3	
28 <sub>lu</sub>	1,79	30	6,5	
31 <sub>lu</sub>	1,82	33	4,7	
95 <sub>lu</sub>	1,43	95	-10,5	
67 <sub>lm</sub>	1,57	31	-4,5	
138 <sub>lm</sub>	1,38	31	-8,8	
204 <sub>lm</sub>	1,40	31	-3,3	
$200_{lm}$	1,51	95	-4,6	
383 <sub>lm</sub>	1,50	31	-5,2	
14 <sub>lh</sub>	2,16	14	5,0	
26 <sub>lh</sub>	1,79	14	-1,2	
48 <sub><i>lh</i></sub>	1,88	10	1,9	
215 <sub>lh</sub>	1,55	35	-3,1	

Tabelle 4-1: Parameter und Ergebnisse der Ermittlung der kurzfristigen  $NEP_{-10a}$  in den einzelnen Beständen. Der Umrechnungsfaktor wird benötigt, um aus der Stamm-*NPP* durch Multiplikation die Holz-*NPP* zu berechnen. Die mittlere  $NEP_{-10a}$  wurde durch Regressionsanalyse der ermittelten Kohlenstoffvorräte der letzten Dekade errechnet.

Table 4-1: Parameter and results of the short-term NEP<sub>-10a</sub> for individual stand. A factor (= Umrechnungsfaktor) is presented applied to convert stem NPP into total woody NPP. The average NEP<sub>-10a</sub> was calculated from linear regression fitting the historical ecosystem carbon pools during the previous ten years before harvest; columns: plots, conversion factor, time since last fire [years], NEP<sub>-10a</sub> [mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>].

3) Schließlich kann über die jahresweise ermittelte NPP des Stammholzes die Akkumulation an holzigen Kompartimenten während der letzten 10 Jahre berechnet werden (vgl. auch Abschnitt 3.3.3.3). Um von der Stammholz-NPP auf die Gesamtholz-NPP zu kommen wurden bestandesweise Proportionalitätsfaktoren errechnet, die sich aus den Biomasserelationen und der Annahme der Allokation proportional zur Biomasse ergeben (Tabelle 4-1).

Die unter 1) bis 3) ermittelten Flüsse wurden jahresweise addiert und daraufhin kumulativ von den Gesamt-Kohlenstoffvorräten subrahiert. Dies ergab die "Fähnchen" an den Datenpunkten in Abbildung 4-13. Die mittlere kurzfristige *NEP*-10a während der vorhergehenden Dekade wurde als Steigung der linearen Regression der Vorrats-Jahreswerte errechnet. Die Zahlenwerte erscheinen in Tabelle 4-1.



Abbildung 4-13: Bestandesweise Entwicklung der Ökosystem-Kohlenstoffvorräte während der letzten 10 Jahre (*NEP*<sub>-10a</sub>). Große Datenpunkte repräsentieren gemessene Kohlenstoffvorräte, kleine Datenpunkte ("Fähnchen") stellen den retrospektiv ermittelten Verlauf des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats während der letzten Dekade in 2-Jahres-Schritten dar.

Figure 4-13: Standwise reconstruction of past ecosystem carbon pools during the last ten years (*NEP*<sub>10a</sub>). Large symbols represent measured carbon pools. The line of small symbols indicate the reconstructed development of ecosystem carbon pools during the ten previous years before harvest in steps of two years; x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

### 4.2 Selbstausdünnungsmodelle und Feuer

# 4.2.1 Ein semi-konzeptionelles Modell der Biomasse-Dichte-Dynamik in Feuerökosystemen

Wie weit die Biomasse-Dichte-Punkte der moderat und stark gebrannnten Bestände von der Selbstausdünnungsgrenze durch den Einfluß des Feuers nach unten abweichen, wird durch zwei einander gegenläufige Prozesse bestimmt: (1) Die Frequenz wiederkehrender Feuer während der Bestandesentwicklung und das Ausmaß in dem diese Feuer dichteunabhängige Mortalität verursachen, und (2) die Zeit, die die überlebenden Bäume benötigen, um die durch die feuerbedingte Mortalität entstandenen Lücken mit neuer Biomasse zu füllen. Das semikonzeptionelle Modell in Abbildung 4-14, das teils auf Meßdaten teils auf Modellannahmen beruht, illustriert den zu erwartenden Zickzack-Verlauf der Trajektorie der moderat gebrannten Bestände. Dieser Verlauf ergab sich durch wiederholte feuerbedingte Dichtereduktionen (Trajektorie verläuft von rechts oben nach links unten: geringere Dichte, weniger Biomasse) und jeweils anschließende Phasen des Wachstums überlebender Bäume (Trajekorie verläuft von unten nach oben: Zuwachs an Biomasse bei konstanter Dichte). Zur Rekonstruktion dieser hypothetischen Zick-Zack-Trajektorie der moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps in Abbildung 4-14 waren drei Modellannahmen notwendig: (1) Mortalität wird nur durch Feuer verursacht, (2) die Mortalität betrifft jeweils nur die kleinsten Bäume der Populationen (vgl. Gutsell und Johnson 1996 und Abschnitt 3.4.5) und (3) die Feuerereignisse in unserem Modell ereignen sich genau zu den konkreten Bestandealtern, die durch die Chronosequenzbestände vorgegeben werden. Die weitere Vorgehensweise wird am deutlichsten durch ein Beispiel: Bei Bestandesalter 67<sub>lm</sub> tritt ein Feuer auf, daß die Dichte des Bestandes  $67_{lm}$  ( $\rho_{67}$ ) genau auf das Niveau des folgenden Bestandes  $138_{lm}$  ( $\rho_{138}$ ) reduziert. Mit der Annahme, daß nur die kleinsten Bäume sterben, läßt sich die durch das Feuer erzwungene Trajektorie genau errechnen. Der Endpunkt der Trajektorie besitzt die Dichte des Bestandes 1381m und die Biomasse der überlebenden Individuen, die über Verteilung der Stammbiomassen in Bestand 67<sub>lm</sub> bekannt ist. Von der bestehenden Biomasse des Bestandes 671m vor dem Feuer wird also die Biomasse des unteren Teils der Stammbiomassen-Verteilung abgezogen, der der Dichte des auscheidenden Bestandes  $\rho_{67d} = \rho_{67} - \rho_{138}$  entspricht. Der feuergeschädigte Bestand hat nun 71 Jahre Zeit (= 138-67 Jahre), um sich zu erholen, bevor das nächste Feuer im Bestandesalter von 138 Jahren auftritt. Die Rate des Stammbiomassezuwachses während dieser Zeit wurde errechnet, indem die Zuwachsdaten aus der Stammanalyse von der Einzelbaumebene auf die Bestandesebene hochgerechnet wurden. Dieser Bestandeszuwachs an Stammbiomasse ist in 10-Jahres-Schritten dargestellt bei dem eben genannten Beispiel 7 Schritte senkrecht nach oben in 71 Jahren.



Abbildung 4-14: Entstehung eines Feuerausdünnungsbandes unterhalb der lokalen artspezifischen Selbstausdünnungsgrenze (gepunktete Linie) in der moderat gebrannten Chronosequenz der Flechtentyps durch wiederholte feuerbedingte Mortalität (Feuer 1 bis 4) und anschließendem Nachwachsen der überlebenden Individuen. Die Dichtereduktion ergibt sich unter der Annahme, daß die Feuer die Dichte in Schritten reduzieren, die den Dichteunterschieden zwischen den Beständen entsprechen und daß dabei nur die kleinsten Individuen sterben. Die schwarzen Kreise stellen die real gemessenen Datenpunkte dar. Die weißen Kreise zeigen an, wie sich nach eine Dichtereduktion die Stammbiomasse in 10-Jahres-Schritten erholt. Die Daten hierfür stammen aus der Zuwachsanalyse . Die grauen Rauten repräsentieren die Bestände der nicht gebrannten Chronosequenz, deren Position im log B/log D-Diagramm eine hypothetische Selbstausdünnungsgrenze markiert.

Figure 4-14: Emergence of a fire-thinning band below the local self-thinning boundary (dotted line) in the moderately burned chronosequence, as it would result from alternating phases of density reduction by fire and subsequent regrowth of stem biomass. Possible pathways and positions of density-biomass combinations of a 'hypothetical disturbed LT stand' are shown in a log density/log stem biomass diagram. Black circles represent 'real' stands. Small white circles indicate 10-year steps of stem biomass recovery after fire as derived from stem analysis. Grey diamonds indicate undisturbed stands which are positioned along the proposed local self-thinning boundary (dotted line). Fires 1 to 4 are hypothetical fires reducing the density in steps corresponding to the density of the investigated stands

of the lichen type and removing only smallest trees;  $x = \text{logarithm of stand density [ind. m}^2]$ ,  $y = \text{logarithm of stem biomass [kg<sub>dw</sub> m}^2]$ .

Als Ergebnis dieses Modellexperiments ergab sich, daß nach den Feuern die berechneten Trajektorien in der vorhandenen Zeit tatsächlich in die Nähe der gemessenen "wirklichen" Datenpunkte der moderat gebrannten Bestände zurückkehrten. Akzeptiert man die Sinnfälligkeit der getroffenen Annahmen, so illustriert dieses semi-konzeptionelle Modell, wie für den Standort "Flechtentyp" mit seiner gegebenen Produktivität und seinem spezifischen Feuerregime ein wohl definiertes Feuer-Ausdünnungs-Band entstehen kann. Dieses enthält eine Schar von spezifischen Feuerausdünnungslinien, die in ihrer Mehrheit eine flachere Steigung haben als die theoretische Selbstausdünnungsgerade.

# 4.2.2 Anwendung der allometrischen Theorie der Selbstausdünnung auf die Feuer-Ausdünnungslinie

Es ist bemerkenswert, daß die moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps so streng linear auf einer Feuerausdünnungslinie angeordnet waren ( $R^2 = 0.93$ ), obwohl sie sich weit unterhalb der Selbstausdünnungsgrenze befanden, deren Position durch die Lage der nicht gebrannten Bestände vorgegebenen war. Nun gibt es allometrische Modelle der Selbstausdünnung, die beschreiben, wie im Bereich der Selbstausdünnunggrenze geometrische Randbedingungen, die sich durch die Expansion dreidimensionaler Objekte (= Baumwachstum) auf konstanter Fläche ergeben, eine lineare Trajektorie erzwingen. Die Steigung dieser Trajektorie wird durch das allometrischen Wachstum der Bäume bestimmt. Es ergab sich die Frage, ob diese Modelle auch geeignet sind, die Linearität der Feuerausdünnungslinie zu beschreiben. Diese Frage soll im weiteren Verlauf untersucht werden.

Dafür soll zunächst der Ansatz von Osawa für die allometrische Herleitung des Exponenten b' der Formel für die Selbstausdünnung  $M = cN^{b'}$  skizziert werden. (M = oberirdische Bestandesbiomasse, N = Bestandesdichte, c = Konstante, b' = Steigung der Selbstausdünnungsgeraden). Nach Osawa (1993) ist die Konstanz des Blattflächenindexes (LAI) während der Selbstausdünnungsphase die wichtigste Grundannahme:  $LAI = L = \lambda N =$  konstant, mit  $\lambda$  = Blattfläche pro Individuum, woraus folgt, daß  $\lambda \propto N^{-1}$ . Sowohl die durchschnittliche Blattläche pro Baum  $\lambda$  als auch die durchschnittliche Biomasse pro Individuum *m* stehen über eine allometrische Funktion mit dem BHD = D in Beziehung. Die

entsprechenden Funktionen lauten  $\lambda = a_{\lambda}D^{e}$  und  $m = a_{m}D^{f}$ , wobei  $a_{\lambda}$ ,  $a_{m}$ , e und f Skalierungsfaktoren bzw. Skalierungsexponenten sind. Da  $\lambda = L/N$ , gilt  $L/N = a_{\lambda}*D^{e}$ . Umformung nach *D* ergibt dann

$$D = [L/(a_{\lambda}N)]^{1/e}$$

Dieser Ausdruck eingesetzt in die allometrische Formel für die mittlere Biomasse  $m = a_m D^f$ führt zu der Formulierung

$$m = a_m [a_\lambda L/N]^{f/e}$$

Durch weitere Umformungen gelangt man zu:

$$m = a_{\rm m} (L/a_{\lambda})^{\rm f/e} N^{\rm -f/e} \qquad (2)$$

Der Ausdruck auf der linken Seite der Formel,  $a_m(L/a_\lambda)^{f/e} = c$ , besteht nur aus Konstanten und ist damit selber konstant. Formel (2) verkürzt sich also zu

$$m = c N^{-f/e} \qquad (3)$$

Flächen eines dreidimensionalen Körpers sind proportional zum Quadrat, Volumina dagegen sind proportional zur dritten Potenz einer eindimensionalen Größe desselben Körpers. Für das Wachstum eines formunveränderlichen Körpers würden die angegebenen Exponenten folgende Werte annehmen: e = 2 und f = 3. Der sich daraus ergebende Selbstausdünnung-Exponent würde nach Formel (3) den Wert -3/2 annehmen, was den empirisch ermittelten Werten im Großteil der Literatur in etwa entspricht (Westoby 1984). Die realen Werte für e und f erhält man durch Regressionsanalyse der konkreten Werte einer Chronosequenz. So können z.B. die Skalierungsfaktoren e und a<sub>λ</sub> als Steigung bzw. exponierter *y*-Achsenabschnitt der *Reduced Major Axis* Regressionsgeraden von  $\ln \lambda$  über  $\ln D$  bestimmt werden, wobei *D* der mittlere Durchmesser einer Population und  $\lambda$  die mittlere Blattfläche pro Baum einer Population darstellt.

Wir kehren zurück zu der Frage, ob es Prozesse gibt, die die moderat gebrannten Bestände unterhalb des Bereichs der Selbstausdünnungsgrenze auf eine Gerade zwingen könnten, oder ob die lineare Anordnung ein Zufallsprodukt ist. Dahinter steht folgende Überlegung: Das Modell von Osawa (1993) postuliert konstante Flächenausnutzung während der Selbstausdünnungsphase. Das bedeutet in der Formulierung nach Osawa, daß der LAI konstant und unabhängig vom Bestandesalter ist. Offenbar muß sich die Allometrie des individuellen Baumwachstums im Bestandesverbund (also die Veränderung des Verhältnisses

von zwei- zu dreidimensionalen Baumgrößen mit der Zeit) dieser Maßgabe anpassen. Die Bäume reagieren demnach durch Formveränderung auf die Randbedingung, daß der LAI nach Bestandesschluß nicht weiter steigerbar ist. Gleichzeitig sind sie "bestrebt", mit der ihnen eigenen Variabilität der Morphologie eine gleichbleibende Fläche mit immer mehr Biomasse zu füllen. Nur deshalb läßt sich aus der allometrischen Analyse die Steigung der Selbstausdünnungsgeraden ableiten. Sollte dies auch für die moderat gebrannten Bestände gelten, ergäbe sich ein weiterer Hinweis darauf (vgl. Abschnitt 4.2.1), daß die beschriebene lineare Trajektorie kein Zufallsprodukt, sondern aus dem kontrollierten Zusammenspiel von dichteregulierenden Prozessen (wie Feuer) einerseits und Reaktionen in der Wachstumsallometrie andererseits hervorgeht. Dies kann gleichgesetzt werden mit der Plasizität und der Reaktionsschnelligkeit die notwendig ist, um entstandene Lücken im Bestandesverbund zu füllen. Die Analyse wurde für die Bestände 54<sub>lu</sub>, 67<sub>lm</sub>, 138<sub>lm</sub>, 204<sub>lm</sub> und 383<sub>*lm*</sub> durchgeführt, da nur für diese die notwendigen Daten über die Blattflächen vorhanden waren.

Tatsächlich waren der LAI unabhängig vom Bestandesalter (vgl. auch Abbildung 3-4). Die Steigung der Regression von LAI gegen das Bestandesalter war nicht signifikant von 0 unterschiedlich ( $F_{[1;3]} = 0,20$ ; P = 0,68). Die Voraussetzungen zur Anwendung des Modells von Osawa waren dadurch gegeben. Die als Eingang für das allometrische Modell nach Osawa notwendigen allometrischen Parameter  $a_m$ ,  $a_\lambda$ , f und e wurden über Regressionanalyse errechnet. Zusammen mit dem mittleren Wert für den LAI ( $L = 1,55 \text{ m}^2\text{m}^{-2}$ ) bestimmen diese Parameter die Steigung und Lage der Selbstausdünnungslinie nach der Gleichung m = $a_m(L/a_\lambda)^{f/e} N^{-f/e}$  (1). Mit  $M = mN = cN^{b+1}$  errechnet sich also die Steigung der Selbstausdünnunglinie in der vorliegenden Formulierung als b' = b + 1 = -f/e + 1. Für die Modellierung der Steigung sind also nur die Parameter f und e von Interesse. Diese wurden nach den Formeln  $\lambda = a_\lambda D^e$  und  $m = a_m D^f$  (wobei  $\lambda =$  Nadelfläche pro Baum [m<sup>2</sup>], m =Biomasse pro Baum [kg<sub>TG</sub>] und D = BHD [m]) über *Reduced Major Axis* Regression von ln  $\lambda$  bzw. ln *m* über ln *D* bestimmt .



Abbildung 4-15: Regressionsanalytische Ermittlung der allometrischen Exponenten für die Formeln  $\lambda = a_{\lambda}D^{e}$  und m =  $a_{m}D^{f}$ , wobei  $\lambda$  = Nadelfläche pro Baum [m<sup>2</sup>], m = Biomasse pro Baum [kg<sub>TG</sub>] und D = BHD [m]. Die Parameter  $a_{\lambda}$  und  $a_{m}$ , entsprechen den delogarithmierten y-Achsenabschnitten der Geraden, e und f stellen die Steigungen dar. Große Symbole repräsentieren die über Hochrechnung errechneten Bestandesmittelwerte von jeweils der Biomasse oder Nadelfläche pro Baum, die kleinen Symbole kennzeichnen die Daten der einzelnen Erntebäume. Die Parameter der Regressionen sind in Tabelle 4-2 aufgeführt.

Figure 4-15: Estimation of allometric exoponents in the formulas  $\lambda = a_{\lambda}D^{e}$  and  $m = a_{m}D^{f}$  by use of regression analysis, where  $\lambda =$  needle area per tree [m<sup>2</sup>], m = above-ground biomass per tree [kg<sub>dw</sub>] and D = dbh [m]. The parameters  $a_{\lambda}$  and  $a_{m}$  are equivalent to exp(intercept of the regressions), whereas e und f are the slopes of the regression lines; large symbols are stand-level values; small symbols show values of individual trees;  $x = \ln dbh$  [m];  $y_{1} = \ln biomass$  [kg<sub>dw</sub> tree<sup>-1</sup>];  $y_{2} = \ln needle area$  [m<sup>2</sup> tree<sup>-1</sup>].

Die Regressionsergebnisse und die sich daraus errechnenden Steigungen der Selbstausdünnungsgeraden (b' = -f/e + 1) sind in Tabelle 4-2 dargestellt. Es zeigte sich, daß das allometrische Modell von Osawa (1993) die empirisch ermittelte Steigung der Biomasse-Dichte-Trajektorie der moderat gebrannten Bestände des Flechtentyps erstaunlich gut errechnet. Der empirisch ermittelte Wert der Steigung betrug -0,26 inklusive der Datenpunkte der Bestände 130<sub>lm</sub> und 200<sub>lm</sub> (vgl. Abbildung 3-49). Das allometrische Modell errechnete Steigungen von -0,256 und -0,247, je nach dem ob die allometrischen Parameter aus den Bestandesmittelwerten oder den Einzelbaumdaten berechnet worden waren.

	Bestandesmittel	Erntebäume
a <sub>m</sub>	4890,4 ± 42,7 (5)	2702,5 ± 30,1 (20)
f	1,94 ± 0,04 (5)	$2,47 \pm 0,04$ (20)
$a_{\lambda}$	181,8±0,45 (5)	418,1 ± 33,3 (30)
e	$1,54 \pm 0,006$ (5)	1,98 ± 0,26 (30)
b` =- f/e+1	-0,256	-0,247

Tabelle 4-2: Parameter der *Reduced Major Axis* Regressionen  $\ln \lambda = a_{\lambda} + e^{*} \ln D$  und  $\ln m = a_{m} + f^{*} \ln D$ . *D*. Angegeben sind  $\pm$  Standardfehler und die Anzahl der Datenpunkte in Klammern. Der Parameter  $b^{\circ} = -f/e + 1$  entspricht der errechneten Steigung der Selbstausdünnungsgeraden.

Table 4-2: Parameter of the *Reduced Major Axis* Regression  $\ln \lambda = a_{\lambda} + e^{\ln D}$  and  $\ln m = a_m + f^{\ln D}$  given as average  $\pm$  standard error (sample size). The parameter  $b^{\prime}$  is equivalent to the slope of the selth-thinning line.

Da es möglich war, Feuer-Ausdünnungstrajektorien nach dem Modell von Osawa zu berechnen, entsteht durch das enge Wechselspiel von Dichtereduktion durch Feuer und anschließender Wachstumsreaktion der überlebenden Bäume möglicherweise ebenfalls eine lineare Trajektorie. Diese war im semi-konzeptionellen Modell in Abbildung 4-14 als Feuerausdünnungsband bezeichnet worden. Drew und Flewelling (1977) haben direkt unterhalb der Selbstausdünnungsgrenze die Existenz einer Zone "immanenter Mortalität durch Konkurrenz" postuliert, die einen Bereich definiert, in dem Konkurrenz den wichtigsten Faktor der Dichtereduktion darstellt. Basierend auf den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit kann ein darunter liegendes Feuerausdünnungsband definiert werden, in dem eine modellierbare Balance aus Störung und Nachwachsen des gestörten Bestandes eine niedrige, aber kontinuierliche Biomasseakkumulation bestimmt. Nur bei sehr starken Störungen kann es passieren (vgl. Bestände der stark gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps), daß die Bestände in einen darunter liegenden Bereich geringer Biomasse-Dichtekombinationen gelangen. Dort hat der verbleibende Bestand dann nicht mehr das Potential, Lücken durch Wachstum wieder aufzufüllen.

## **5** Diskussion

#### 5.1 Einflußfaktoren auf die Kohlenstoffbilanz in einem Feuerökosystem

Es konnte gezeigt werden, daß die langfristige Kohlenstoffbilanz (also *NEP* und *NEP<sub>F</sub>*) im wesentlichen durch die zeitliche Überlappung zweier Prozesse mit entgegengesetzter Wirkung bestimmt wird (vgl. Abbildung 3-25):

(1) Den Abbau des Totholzes, das aus der vorhergehenden Waldgeneration stammt;

(2) die Akkumulation von neuer Konstruktionsbiomasse.

Diese beiden Prozesse, die zuerst diskutiert werden sollen, formen den dreiphasigen Verlauf des Ökosystem-Kohlenstoffvorrates (Abbildung 3-26). Im Laufe der Diskussion wird noch darauf eingegangen, wie es zur Dominanz dieser beiden Prozesse kommt. Während der ersten 30 bis 40 Jahre der Bestandesentwicklung nahm der Kohlenstoffvorrat stark ab (positive *NEP* /*NEP<sub>F</sub>*). Im Laufe der nächsten 50 Jahre folgte ein Wiederanstieg des Kohlenstoffvorrats auf das ursprüngliche Niveau oder darüber hinaus (negative *NEP* / *NEP<sub>F</sub>*). Während der folgenden Jahrhunderte nahm der Kohlenstoffvorrat langsamer aber kontinuierlich zu (geringere negative *NEP* / *NEP<sub>F</sub>*). In der Literatur ist aus der Kenntnis der Einzelprozesse (Abbaukinetik und Wachstum) heraus ein Übergang der Flüsse *NEP* und *NEP<sub>F</sub>* aus dem positiven in den negativen Bereich bereits mehrfach postuliert und in Modelle inkorporiert worden (Krankina und Harmon 1995, Cohen et al. 1996: LANDCARB; WBGU 1998, Krankina et al. 1999). Die vorliegende Studie stellt jedoch die erste Arbeit dar, in der alle relevanten Prozesse zusammen in einem Ökosystemtyp erfaßt worden sind (Abbildung 4-9 und Abbildung 4-10).

#### 5.1.1 Entstehung und Abbau von "altem" Totholz

Sicherlich entstehen Die größten Vorräte an Totholz entstanden bei der Vernichtung von Altbeständen durch Feuer (ca. 450 bis 550 mol C m<sup>-2</sup>; Tabelle 3-8 und Wirth et al. 2000). Im Vergleich dazu produzierte die Mortalität während der Bestandesentwicklung Totholz mit einer durchschnittlichen Rate von 2,6 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Bei vollständiger Konservierung des Materials hätte es also ca. 200 Jahre gedauert, um einen vergleichbaren Totholzvorrat aufzubauen. Tatsächlich bewirkten die parallel ablaufenden Abbauprozesse, daß sich im

Totholzkompartiment selbst nach 380 Jahren nur ein Vorrat von 109,5 mol C m<sup>-2</sup> gebildet hatte. Der Derbholzanteil der Bäume wird selbst von sehr intensiven Feuern nicht verbrannt. Lorbert und Warnatz (1993) erklären dieses Phänomen durch die relativ hohe Dichte und das hohe Volumen-Oberflächen-Verhältnis von Holz, die das Vordringen des Feuers in das Material verlangsamt. Das führt wiederum zu Sauerstoffmangel. Zusätzlich geht dem Feuer an der Oberfläche Energie verloren, weil Wärme in den soliden Holzkörper abgeführt wird. Da in der Anfangsphase der Abbau von "altem" Totholz die Kohlenstoffbilanz dominiert, gilt: Je höher diese Totholzvorräte sind, umso positiver ist die anfängliche NEP. So muß z. B. in dem NEP-Modell von Alexandrov et al. (1999) der Totholzvorrat zum Zeitpunkt 0 der Bestandesentwicklung als wichtiger Anfangsparameter angegeben werden. Es ist evident, daß die Größe des anfänglichen Totholzvorrates im wesentlichen von der Derbholzbiomasse des zuvor vernichteten Bestandes abhängig ist. Die geringen Totholzvorräte in den Beständen  $14_{lh}$ ,  $26_{lh}$  und  $48_{lh}$  (< 200 mol C m<sup>-2</sup>) resultierten aus der Tatsache, daß die vorherigen Bestände entweder sehr jung waren oder alt aber mit sehr geringer Bestandesdichte (Abschnitt 3.2.4). Neben der verfügbaren Menge an Totholz ist die Abbaukinetik wichtig, die von der Baumart, der Totholzdimension und dem Lokalklima abhängig ist (Harmon et al. 1986). Die exponentielle Zerfallsrate des "alten" Totholzes wurde zu k = 0.034 a<sup>-1</sup> bestimmt, was einer Umsatzrate  $\tau$  von 29 Jahren entspricht nach  $\tau = 1/k$  (Abschnitt 4.1.4). Die Zeit  $t_{0.95}$ , bis 95% des Materials aus dem Totholzkompartiment verschwunden sind, beträgt  $t_{0,95} = 3/k = 88,2$ Jahre. Die ermittelte Abbaukinetik stimmt exakt mit der von Krankina und Harmon (1995) angegebenen mittleren Rate von 0,034  $\pm$  0,01 a<sup>-1</sup> für Waldkiefernstämme in Nordwest-Russland überein.

#### 5.2 Kontrolle der Biomasseakkumulation

Die Akkumulation von holziger Biomasse ist der wichtigste Prozeß der langfristigen Kohlenstoffbindung. Weder im Boden (vgl. Abschnitt 5.3) noch im Totholzkompartiment (vgl. Abschnitt 5.2.2) akkumulieren vergleichbare Mengen an Kohlenstoff. Offensichtlich ist neben dem schwer abbaubaren *black carbon* das durch Borke geschützte Holz die feuerresistenteste Kohlenstofform in sibirischen Kiefernwäldern. Nach einer groben Abschätzung war die mittlere Verweildauer  $\tau$  von Kohlenstoff in oberirdischem Holz 102 Jahre für die moderat gebrannte Chronosequenz des Flechtentyps ( $\tau = H_{L+TS} / NPP_H$  mit  $NPP_H = 5.4 \pm 2.4$  mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> und  $H_{L+TS} = 512 \pm 103$  mol C m<sup>-2</sup>; Mittelwerte für Bestände älter als 100 Jahre). Dagegen betrug die Umsatzrate in der Nadelbiomasse 3,7 Jahre und in der organischen Auflage inklusive liegenden Totholzes 24,3 Jahre (Abschnitt 4.1.3).

Nachdem nach 50 Jahren der Großteil des alten Totholzes abgebaut war, bestimmte in der moderat gebrannten Chronosequenz allein die Holzakkumulation die  $NEP_F$ , die nach knapp 70 Jahren ihr Maximum bei 3,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> erreichte. Die gemessene Stammholzakkumulation nach 100 Jahren war mit 300 mol C m<sup>-2</sup> in der moderat gebrannten und 450 mol C m<sup>-2</sup> in der nicht gebrannten Sequenz im Vergleich zu publizierten Werten für russische Kiefernwälder gering (Buzykin 1978, Usolt'sev 1985, Gabeev 1990, Usolt'sev und Vanclay 1995). Dies liegt vor allem darin begründet, daß sich die Untersuchungen auf wirtschaftlich interessante, produktivere Standorte konzentrierten. Nach einem empirischen Modell von Usolt'sev (1985) entspricht das Holzwachstum der Bestände des Flechtentyps Beständen der Bonität V, die etwa 330 mol C m<sup>-2</sup> nach 100 Jahren erreicht haben. Nur bei Glebov (1977), der in der Nähe des Untersuchungsgebietes gearbeitet hat, finden sich vergleichbare Werte von 387 mol C m<sup>-2</sup> nach 100 Jahren.

Die Akkumulation holziger Biomasse hängt von zwei Faktoren ab, erstens vom Holzwachstum als Teil der Nettoprimärproduktion, zweitens von der Mortalität. Diese beiden Prozesse sollen im folgenden besprochen werden.

#### 5.2.1 Die Nettoprimärproduktion und ihre Kontrollfaktoren

Zunächst soll die wichtige Frage der Genauigkeit der Abschätzung der Gesamt-*NPP* diskutiert werden. Während die Stamm- und Nadel-*NPP* relativ problemlos gemessen werden können, ergeben sich bei der Feinwurzel-*NPP* methodische Schwierigkeiten (Vogt et al. 1996). So mußten für deren Berechnung in der vorliegenden Arbeit zwei Annahmen getroffen werden:

- (1) Es gibt einen linearen Zusammenhang zwischen Nadel- und Feinwurzelbiomasse.
- (2) Die durchschnittliche Lebensdauer einer Feinwurzel (Wurzeln < 2 mm) beträgt zwei Jahre, so daß die Feinwurzelbiomasse geteilt durch zwei die jährliche Feinwurzelproduktion ergibt.

Der lineare Zusammenhang konnte von Vanninen und Mäkelä (1999) in finnischen Kiefernwäldern gezeigt werden. Allerdings variierte das Verhältnis in Abhängigkeit von der Standortgüte. Die durchschnittliche Feinwurzelbiomasse der nicht und moderat gebrannten

Bestände des Flechtentyps betrug  $12,4 \pm 4,5 \text{ mol C} \text{ m}^{-2}$  und stimmte sehr gut mit publizierten Daten für boreale Kiefernwälder überein. Der Mittelwert aus Literaturdaten der Feinwurzelbiomasse (< 2 mm) aus 7 verschiedenaltrigen Beständen errechnet sich zu 12,7 ± 3,2 mol C m<sup>-2</sup> (Persson 1978, Axelsson und Brakenhielm 1980, Linder und Axelsson 1982, Helmisaari 1995 und Vogt et al. 1996).

Weniger Daten gibt es über die Feinwurzellebensdauer. In einem Übersichtsartikel berichten Schoettle und Fahey (1994), daß die Lebensdauern von Waldkiefern-Feinwurzeln mit zunehmender Kontinentalität und abnehmender Bodengüte länger wird. Für Schweden wurde eine Lebensdauer von 0,8 Jahren gemessen, wohingegen für Bestände am Baikal-See Werte bis zu 5 Jahren publiziert worden sind. Unter Berücksichtigung der Daten auch anderer Kiefernarten halten Schoettle und Fahey (1994) Lebensdauern von 1 bis 2 Jahren für wahrscheinlich. Aufgrund der ausgeprägten Kontinentalität wurde in dieser Arbeit die obere Grenze dieser Spanne gewählt.

Eine Bestätigung der Annahmen ergibt sich auch dadurch, daß mit dieser Abschätzung der Feinwurzel-*NPP* das Verhältnis aus unteridischer und oberirdischer *NPP* mit  $0,39 \pm 0,04$  (alle Bestände) im Bereich des durchschnittlichen Verhältnisses von  $0,42 \pm 0,18$  liegt, das von Gower et al. (2000) für acht Kiefernbeständen in Skandinavien und Rußland angegeben wird.

Die mittlere *NPP* in der cirumpolaren borealen Zone beträgt 35,3 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (Gower et al. 2000). Dieser Zahl basiert auf nur 24 Beständen, in denen die unter- und oberirdische *NPP* zuverlässig bestimmt worden ist. Für ganz Rußland existieren komplette *NPP*-Datensätze nur für zwei Kiefernstandorte. Beide Standorte befinden sich in der südlichen Taigazone und werden durch produktive Kiefernbestände repräsentiert (Tomsk: Gabeev 1990; Irkutsk: Buzykin 1978). Im Vergleich zur *NPP* dieser Standorte (61 ± 16 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> in etwa 70 jährigen Beständen) sind die Werte der vorliegenden Arbeit um zwei Drittel geringer (21,6 ± 2,5 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> = Mittelwert aus den Beständen dieses Altersbereichs: 67*lm*, 95*lu*, 95*vm* und 138*lm*). Vergleichbar niedrig war dagegen die *NPP* zweier finnischer Kiefernbestände (45jähriger Bestand: 27,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; 50 jähriger Bestand: 17,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>).

In der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene Einflußfaktoren auf die Variabilität der *NPP* untersucht, die sich fünf Gruppen zuordnen lassen: (1) Bestandesalter, (2) Feuerstörung, (3) Standraum, (4) Standortgüte (insbesondere Ernährungszustand) und (5) Klima.

- (1) Zunächst war innerhalb der nicht und moderat gebrannten Chronosequenzen ein deutlicher Alterstrend der *NPP* sichtbar (Abbildung 3-30). In der produktiveren Chronosequenz des Vacciniumtyps lag das Maximum der *NPP* höher (39,6 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) und wurde auch früher erreicht (nach ca. 50 Jahren) als in den Beständen des Flechtentyps (Maximum bei 24,7 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> nach ca. 90 Jahren). Im Vergleich zu Literaturdaten wird das Maximum der *NPP* erst spät erreicht. Europäische Kiefernwälder zeigen ein Maximum bei 30 bis 40 Jahren (Burschel und Huss 1997). Der Altersverlauf der *NPP* als Maximumkurve ist vielfach berichtet worden und die möglichen Gründe dafür (Relativer Anstieg von der autotrophen Atmung; Anstieg des hydraulischen Widerstandes in den Leitungsgeweben; biologische Alterung; zunehmende Nährstofffestlegung und verknappung) sind derzeit Gegenstand der wissenschaftlichen Debatte (Gower et al. 1996, Mencuccini and Grace 1996, Ryan 1997). Die allein durch den Alterseffekt hervorgerufene Spanne der *NPP* in der vorliegenden Studie reichte von 5,7 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (14<sub>lu</sub>) bis 24,7 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (67<sub>lm</sub>), was eine absolute Differenz von 19 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ergibt (Bestand 2<sub>lu</sub> nicht berücksichtigt).
- (2) Es konnte gezeigt werden, daß Feuer in zweierlei Weise auf die NPP der Bestände wirkt. Den stärksten Einfluß hat Feuer, in dem es die Bestandesdichten auf Werte unterhalb der potentiellen standort- und altersspezifischen Dichten reduziert. Das Ausbleiben eines Maximums in der stark gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps und die gegenüber den anderen Chronosequenzen vor allem während der ersten 200 Jahre erniedrigten NPP-Werte sind diesem Effekt zuzuschreiben (Abbildung 3-30). Dieser Effekt variierte die NPP um ca. 5 bis maximal 10 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Der andere wichtige Einfluß des Feuers war die direkte Schädigung von Bäumen, der eine etwa 10jährige Depression des Wachstums folgte (vgl. Volumenzuwachskurven in Abschnitt 3.3.3.1 und Vaganov et al. nicht veröffentlicht). Der Beitrag dieses Effektes zur NPP-Variabilität ist schwierig abzuschätzen, da die Analyse auf Baumebene durchgeführt worden war. Basierend auf der 10 Jahre zurückreichenden Rekonstruktion der Stamm-NPP der Bestände (Abbildung 3-39), die nach Tabelle 3-11 ein Viertel der Gesamt-NPP ausmacht, erscheint eine kurzfristig Absenkung der NPP durch Feuerschädigung von maximal 10 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> als wahrscheinlich.
- (3) Die positive Wachstumsreaktion der Bäume auf vermehrten Standraum durch Mortalität von Nachbarn wurde auf Baum- und indirekt auf Bestandesebene sichtbar. Die stark

positive Wachstumsreaktion alter Bäume auf Freistellung als Samenbäume (Abbildung 3-36) und die hohen Einzelbaum-Volumenzuwächse in den stärker gebrannten, lichteren Beständen (Abbildung 3-37) verdeutlichten dies. Diese Flexibilität des Einzelbaumwachstums konnte die NPP innerhalb eines gewissen Bereiches der Dichtereduktion durch Feuer konstant halten oder die Schwankungen dämpfen. Sie wirkt dem negativen Feuereffekt sozusagen entgegen. So erreichte der Bestand 215<sub>lh</sub> trotz stark reduzierter Bestandesdichte und Biomasse dieselbe NPP wie die Bestände 2001m und 2041m. Zudem gab es Anzeichen dafür, daß Bäume auch im Bestandesverbund auf Feuer positiv reagierten, wenn durch die Schädigung von Nachbarn der Konkurrenzdruck vermindert wurde (Abschnitt 3.3.3.1 und Abbildung 3-52).

- (4) Die NPP war mit der Standortgüte korreliert, was bereits an den großen Unterschieden zwischen den Chronsoquenzen des Flechten- und Vacciniumtyps deutlich wurde. Auch bei den Volumenzuwächsen auf Einzelbaumebene traten die Standortunterschiede sehr deutlich hervor (Abbildung 3-37). Die positive Korrelation von Holzproduktion pro Nadelbiomasse und Stickstoffkonzentration der Nadeln (Abbildung 3-42) innerhalb der nicht und moderat gebrannten Sequenzen sowie die signifikant höheren Stickstoffkonzentrationen der Bäume des Vacciniumtyps (Abbildung 3-41), ist ein weiterer Beleg für den lange bekannten engen Zusammenhang zwischen Nährstoffverfügbarkeit und NPP (Miller 1984, Waring und Running 1998). Der Beitrag der Standortgüte zur Variabilität der NPP war vor allem in der Jugendphase bedeutsam und verursachte dort eine Differenz in der NPP von etwa 15 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>.
- (5) Die relative annuelle Schwankungsbreite der gemessenen Stamm- und Nadel-*NPP* der Erntebäume betrug im Durchschnitt ± 30 % (Abbildung 3-38). Dies entspricht bei einer mittleren *NPP* von ca. 15 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> einer Spanne der annuellen Schwankungen von 9 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Die Schwankungen der Stamm- und Nadel-*NPP* waren signifikant mit dem Klima der jeweils vorhergehenden Vegetationsperiode korreliert (Tabelle 3-12).

Bei der Beurteilung der genannten Faktoren spielt neben der absoluten Effektstärke oder der verursachten Variabilität auch eine Rolle, wie lang dieser Effekt anhält (Effektpersistenz). Eine Hierarchie allein der Effektstärken könnte wie folgt aufgestellt werden: Alter > Standort >> Wachstumsdepressionen durch Feuer > Dichtereduktion durch Feuer > annuelle Klimaschwankungen. Die Hierarchie der Effektpersistenz ist dagegen: Standort >> Alter > Dichtereduktion durch Feuer >> annuelle

Klimaschwankungen. Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß Alter und Standort die wichtigsten Einflußfaktoren darstellen, daß das Feuerregime die derart vorgegebenene *NPP* aber stark modifizieren kann. Gower et al. 2000 kommen zu ähnlichen Schlüssen. Sie fanden, daß der Alterstrend der *NPP* eine ähnliche Größenordnung aufwies wie die durch Lokalklima und Standortgüte hervorgerufenen Unterschiede. Der Einfluß von Störungen sei zudem bislang stark unterschätzt worden ist.

Darüberhinaus gibt es auf Landschaftsebene auch einen engen Zusammenhang zwischen Feuerregime und Altersklassenverteilung (Johnson und Gutsell 1994) und das Feuerregime kann auch Standorteigenschaften langfristig verändern (Raison 1979, Neary et al. 1999). Die durch annuelle Klimavariabilität induzierten Schwankungen der *NPP* sind nur von kurzer Dauer und gleichen sich nach wenigen Jahren aus. Gleichwohl sind sie nicht unbedeutend und erlauben einen Ausblick darauf, wie sich das System bei langfristigen Klimaveränderungen verhält.

# 5.2.2 Mortalitätsfaktoren und Bedeutung des des "neuen" Totholzes für die Kohlenstoffbilanz

Mortalität reduziert die Biomasseakkumulation. Im Laufe der Bestandesentwicklung geht immer wieder holzige Biomasse in das Kompartiment der Holznekromasse über (hier "neues Totholz" genannt). Laut Forstlichen Ertragstafeln ist die kumulativ produzierte Holznekromasse (= ausscheidender Bestand) in der Regel etwa so groß wie die im Waldökosystem akkumulierte Holzbiomasse (z. B. Wiedemann 1951). Auch Shvidenko und Nilsson (1999) geben als Durchschnittswert für die russische Wälder ein Verhältnis von 1:1 von ausscheidendem zu verbleibendem Bestand an. In der vorliegenden Arbeit wurde eine deutliche Zunahme dieses Verhältnisses zugunsten des ausscheidenden Bestandes entlang der moderat gebrannten Chronosequenz beobachtet. So war das Verhältnis bei Bestand 67<sub>lm</sub> 0,2 : 1, bei 138<sub>*lm*</sub>: 1:1, bei 200<sub>*lm*</sub>: 1,5 : 1 und bei 383<sub>*lm*</sub> 3 : 1 (Abbildung 4-3). Prinzipiell entstand ein "ausscheidender Bestand" erst nach Einsetzen des Oberflächenfeuerregimes. Selbst im Bestand 95<sub>lu</sub>, dem ältesten der nicht gebrannten Bestände, konnten kaum Anzeichen von dichteabhängiger Mortalität gefunden werden (Tabelle 3-2, Abbildung 3-19). Kann daraus auch geschlossen werden, daß Feuer der primäre und quantitativ bedeutsamste Mortalitätsfaktor ist? Die Beantwortung dieser Frage verlangt einen populationsbiologischen Exkurs.

Zunächst konnte gezeigt werden, daß das Mortalitätsregime generell größenselektiv ist. Die Verteilungsschiefe der eindimensionalen Baumgrößen BHD und Höhe nahm entlang der Chronosequenzen zunehmend negativere Werte an. Während die Verteilungen des BHD von einer signifikant rechtsschiefen in eine symmetrische Verteilung überging (Abbildung 3-44), wandelte sich die Höhenverteilung von einer anfänglichen Normalverteilung mit rechtsschiefen Tendenzen zu einer signifikant linksschiefen Verteilung (Abbildung 3-43). Beide Tendenzen erklären sich damit, daß die Mortalität auf der "linken" Seite der Verteilungen, also bezüglich der kleineren Individuen intensiver ist (Mohler et al. 1978, Silvertown & Lovett Doust 1993). Solch eine selektive Mortalität verkleinert die Spanne der Individuengrößen (Ford 1975), wodurch der Varianzkoeffizient der Größenverteilungen abnimmt (Weiner und Thomas 1986, Knox und Peet 1989). Genau das wurde parallel zur Änderung der Verteilungsschiefe beobachtet. Entlang aller Chronosequenzen nahm sowohl der Varianzkoeffizient der BHD-Verteilung (Abbildung 3-46) als auch der Höhenverteilung ab (Abbildung 3-45). Selektive Mortalität und die damit verbundenen charakteristischen Änderungen der Größenverteilungen konnten auch direkt am Fallbeispiel der vom Feuer getroffenen 39jährigen Population aufgezeigt werden (Abbildung 3-51). Hier bewirkte das Feuer eine Reduktion des Varianzkoeffizienten der Höhe von 48 % auf 33 % und aus einer signifikant rechtsschiefen Verteilungsform wurde eine symmetrische (Abschnitt 3.4.5). Ein analoges Ergebnis erbrachte auch der Vergleich der Verteilungen etwa gleichalter gebrannter gebrannter Chronosequenzbestände. Letztere zeigten deutlich höhere und nicht Varianzkoeffizienten für die Höhen- und BHD-Verteilungen und zumindest für die BHD-Verteilung eine signifikant rechtsschiefere Verteilung (Abschnitt 3.4.1). Die Frage, warum ausgerechnet kleinere Bäume durch Feuer getötet werden, konnte von Gutsell und Johnson (1996) beantwortet werden. Sie fanden bei Kiefern eine enge negative Korrelation zwischen der Dicke der Borke und der Mortalität durch Feuer. Der schädigende Einfluß des Feuers besteht in der Ringelung des Baumes durch die lethale Überhitzung des Phloems und des Kambiums. Die Borke dient als Isolator gegen die Hitze. Dünne Bäume haben dünnere Borken und sind daher schlechter gegen Feuerschäden isoliert (Johnson 1992). Es kommt hinzu, daß kleinere Bäume in der Regel tiefer reichende Äste haben. Diese können als sogenannte "Feuerleiter" dienen und so das Feuer in die Krone transportieren, wodurch die Überlebenswahrscheinlichkeit noch einmal drastisch sinkt (Van Wagner 1983).

Das nahezu vollständige Ausbleiben von dichteabhängiger Mortalität in den nicht gebrannten Beständen und das oben Gesagte bestätigen zunächst die Vermutung, daß Feuer der primäre Mortalitätsfaktor ist und somit ein Regime dichteunabhängiger Mortalität herrscht. Einige Ergebnisse legen jedoch nahe, daß auch dichteabhängige Prozesse wirken:

- Die Entstehung signifikant rechtsschiefer BHD-Verteilungen in den nicht gebrannten Beständen 14<sub>lu</sub>, 31<sub>lu</sub> und 95<sub>lu</sub> (Abbildung 3-44) legt nahe, daß es noch vor der endgültigen Dichtereduktion durch Feuer eine Differenzierung der Größen geben muß, die durch Konkurrenz bedingt ist. Gleichalte Pflanzenbestände beginnen mit einer symmetrischen Gewichtsverteilung entsprechend der symmetrischen Verteilung der Samengewichte. Dieser Normalverteilung der Gewichte als volumenproportionale Größen entspricht eine linksschiefe Verteilung der eindimensionalen Größe BHD (Mohler et al 1978). Da die relativen Wachstumsraten anfänglich proportional zum Gewicht und somit ebenfalls normalverteilt sind (Westoby 1984), nimmt die Gewichtsverteilung allein durch das exponentielle Wachstum der Individuen eine stark rechtsschiefe (= L-förmige) Form an. Dies führt in der Regel zu einer Normalverteilung der BHD. Entwickelt sich nun asymmetrische Konkurrenz zwischen den Individuen – meistens um Licht (Silvertown und Lovett Doust 1993, Stoll et al. 1994, Casper und Jackson 1997, Schwinning und Weiner 1998) – so schnellen die größeren Individuen gleichsam voran und die BHD-Verteilung wird schließlich rechtsschief (Ford 1975).
- Der Zusammenhang zwischen rechtsschiefer Verteilung und Lichtkonkurrenz wird dadurch untermauert, daß diejenigen Bestände mit den am stärksten rechtsschiefen Verteilungen (Abbildung 3-44) die positivsten Korrelationskoeffizienten der Korrelation zwischen den relativen Volumenwachstumsraten und den aktuellen Stammvolumina aufwiesen (Tabelle 3-14). Eine positive Korrelation dieser beiden Größen ist ein weiterer deutlicher Hinweis auf asymmetrische Konkurrenz um Licht (Westoby 1984, Weiner 1990, Stoll et al. 1994). Interessanterweise war derjenige Altbestand ( $204_{lm}$ ), der den höchsten Korrelationskoeffizienten aufwies (r = 0,57), auch der einzige mit einer signifikant rechtsschiefen BHD-Verteilung. Ansonsten waren es vor allem die nicht gebrannten dichten Bestände ( $14_{lu}$ ,  $31_{lu}$  und  $95_{lu}$ ), die sich durch signifikant rechtsschiefe Verteilungen und hohe positive Korrelationskoeffizienten auszeichneten. Der moderat gebrannte Bestand 95<sub>vm</sub>, der diese Merkmale auch zeigte, hatte das letzte Mal vor 50 Jahren gebrannt und bereits wieder eine sehr gedrängte Bestandesstruktur erlangt (Kronendeckung 150 %, Abbildung 3-4).

- Die zunehmend regelmäßigere Verteilung der Individuen mit fortschreitender Bestandesentwicklung (Abbildung 3-48) ist ein deutliches Indiz für dichteabhängige Mortalität, denn sie entsteht nur, wenn dort, wo innerhalb der Population die Dichte am größten ist, auch die Mortalität am größten ist (Clark und Evans 1954, Laessle 1965, Kenkel 1988 und Chapin et al. 1989).
- Bei der Untersuchung der Interaktionen zwischen der Regeneration in Bestand 28lu und 200jährigen Überhältern (Abschnitt 3.4.6.1) deutete sich Konkurrenz an. Rings um vitale Überhälter waren durch Wurzelkonkurrenz konzentrische Flächen ohne Regeneration entstanden. Es wurden zwei Hypothesen aufgestellt, wie es zu dieser Hofbildung kam: (1) Die Überhälter üben Konkurrenz auf die Bäume der Regeneration aus, woraus dichteabhängige Mortalität innerhalb der Regeneration resultiert, (2) Im Bereich der Höfe war beim Brand im Jahre 1964 die Feuerintensität gering, so daß Bäume der vorhergehenden Generation dort als Überhälter überleben konnten und die Keimungs- und Überlebensbedingungen der regenerierenden Jungkiefern dort schlechter waren als in den stark gebrannten Bereichen (Sannikov und Goldammer 1996). Die feinen aber signifikanten Abstufungen in der Reaktion des Jungwuchses auf die Vitalitätsgrade benachbarter Überhälter bestätigten Hypothese 1. Sollte Hypothese 2 zutreffen, so müßte eine sehr genau abgestimmte Beziehung zwischen den Effekten des Feuers auf die Saatbettbereitung für den Jungwuchs und der Schädigung beziehungsweise Mortalität von Altbäumen existieren. Das ist in dieser Form wenig wahrscheinlich. Bei einem maximalen mittäglichen Sonnenstand im Sommer von 52° über dem Horizont und einer Baumhöhe der Überhälter von 18 m sowie einem Kronendruchmesser von 6 m in 12 m Höhe, kommt der Kronenschatten nicht näher als 5,1 m an den Stamm heran. Da der Raum direkt unterhalb der Baumkrone unbeschattet bleibt, kommt statt Lichtkonkurrenz nur Wurzelkonkurrenz als Ursache für die Hofbildung kommt in Frage.

Die Ausgangsfrage "Ist Feuer der primäre Mortalitätsfaktor?" kann also mit ja beantwortet werden. Gleichzeitig gilt jedoch, daß vor allem asymmetrische Konkurrenz in den Beständen wirkt und die Größenvariabilität erhöht. Vereinfacht könnte man also sagen, daß die Konkurrenz vorbereitet, welcher Baum durch Feuer getötet wird. Bei der Untersuchung toter, verletzter und unversehrter Bäume in den Altbeständen (Abbildung 3-52) zeigte sich, daß noch ein weiterer Mechanismus negativer Rückkopplung hinzutritt. Bäume, die zwar durch ein Feuer verletzt aber nicht abgetötet werden, fallen im Konkurrenzgefüge weiter zurück. Ihr

Wachstum wird durch die Feuerschädigung längere Zeit reduziert, wodurch sie wiederum kleiner bleiben und somit weniger resistent gegenüber Feuer. Dies zeigten auch die Verläufe des historischen Volumenwachstums der Einzelbäume (vgl. Abbildungen in Abschnitt 3.3.3.1). Dort wurde sichtbar, daß Bäume durch Feuerschädigung nicht unmittelbar getötet wurden, sondern zunächst ihre relative soziale Stellung einbüßten.

Was geschieht mit dem produzierten Totholz? Es war über zwei von einander unabhängige Methoden die Produktion von Totholz während der Bestandesentwicklung abgeschätzt worden (4.1.1). Danach sollten im Mittel nach 383 Jahren insgesamt 1200 mol C m<sup>-2</sup> Totholz produziert worden sein. Unter der vereinfachten Annahme, daß die Produktion von Totholz über diesen Zeitraum ungefähr konstant ist (jährliche Zufuhr = 3 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>), ergibt sich für eine Totholz-Umsatzrate von  $\tau = 29.4$  Jahren (= Verweildauer von Kohlenstoff im Kompartiment Totholz inclusive *lag-time* bis die toten Stämme fallen; vgl. Abschnitt 4.1.3) nach der Formel Vorrat = Umsatzrate \* Zufuhr ein Totholzvorrat von 92 mol C m<sup>-2</sup>. Dies ist gering im Vergleich zu der bis dahin akkumulierten oberirdischen Biomasse (Bestand 3831m: 632 mol C m<sup>-2</sup>) und auch zu den Kohlenstoffvorräten in "altem" Totholz nach bestandeserneuernden Kronenfeuern (etwa 400 mol C m<sup>-2</sup>). Tatsächlich beträgt der mittlere Vorrat an "neuem" Totholz (liegend und stehend) während der Altersphase der moderat gebrannten Sequenz sogar nur  $63 \pm 25$  mol C m<sup>-2</sup>. Das deutet darauf hin, daß Totholz nicht nur biogen abgebaut wird, sondern zum Teil auch noch während der Oberflächenfeuer direkt verbrennt. Die Dominanz der Prozesse "Abbau von altem Totholz" und "Biomasseakkumulation" für die langfristigen Änderungen des Kohlenstoffvorrates im Ökosystem bestätigt sich also nach dieser Analyse.

# 5.3 Organische Auflage und Bodenkohlenstoff: Langfristige Konstanz, kurzfristige Änderungen

Die Streuschicht eines Waldökosystems gehört nach der russischen Klassifikation der "*forest fuels*" aufgrund ihrer hohen Entzündlichkeit zu den sogenannten "*prime conductors of burning*" (Volokitina 1996). Dies gilt umso mehr, wenn es sich um einen offenen Wald auf wasserdurchlässigem Boden handelt (Furyaev 1996). Die häufig wiederkehrenden Oberflächenfeuer nähren sich hauptsächlich von der organischen Auflage und fast gar nicht von der Biomasse der Bäume (siehe Abschnitt 5.1.1). Die variablen aber langfristig konstanten Kohlenstoffvorräte in der organischen Auflage entlang der gebrannten

Chronosequenzen sind genau darauf zurückzuführen (Abbildung 3-25). Eine Akkumulation von organischem Material am Waldboden fand aber in den Zeitintervallen zwischen den Feuern durchaus statt (Abbildung 3-23). Unter der Annahme, daß während des Feuers die organische Auflage vollständig verbrennt, ergab sich eine Akkumulationsrate während der ersten 50 Jahre nach Feuer von 3,4 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (Abbildung 3-23). Feuer konsumieren die organische Auflage nur selten vollständig. Nach Untersuchungen des FIRESCAN science team (1997) wurde durch ein intensives experimentelles Feuer im Untersuchungsgebiet auf Bor Island im Jahre 1993 die organische Auflage nur um 50 bis 60 % reduziert. Gorbachev und Popova (1996) berichten von einer Reduktion der organischen Auflage um 20 % bis 73 % in sibirischen Waldkiefernwäldern je nach Feuerintensität. Mit einer Reduktion um durchschnittlich 50 % würde sich die oben genannte Akkumulationsrate von 3,4 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> für die nicht und moderat gebrannten Bestände auf 1,7 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> halbieren. Diese Rate stimmt mit publizierten Akkumulationsraten in der organischer Auflage überein, die in anderen borealen Nadelwald-Chronosequenzen gemessen worden sind (z. B. Bormann et al. 1995: 1,9 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>; Switzer et al 1979: -2,0 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>). Akkumulationsraten nahe 0 werden dagegen von Pinus banksiana Beständen auf sandigem Substrat berichtet, dem kanadischen Waldtyp, der den sibirischen Kiefernwäldern am ähnlichsten ist (Trumbore und Harden 1997, Nalder und Wein 1999).

Für die Gesamtbodenbilanz muß berücksichtigt werden, daß ein Teil der nach Feuer nicht verbrannten aber wahrscheinlich verkohlten organischen Substanz in den Folgejahren rasch in den Mineralboden bis 25 Tiefe eingewaschen wurde und dort nach weiteren 20 Jahren nicht mehr aufgefunden werden konnte (Maximum ca. 170 mol C m<sup>-2</sup> nach 10 Jahren, Minimum 80 mol C m<sup>-2</sup> nach 30 Jahren in Abbildung 3-23b). Dies kann zweierlei bedeuten: Das Material kann in dieser Zeit veratmet oder aus dieser Schicht ausgewaschen worden sein. Für Ersteres würde sprechen, daß nach Bird et al. (1999) Holzkohlepartikel in Savannenböden weitaus weniger resistent gegenüber biogenem Abbau sind, als bisher angenommen wurde (Kuhlbusch und Crutzen 1995). Andererseits kann in grobporigen, sandigen Podsolen auch eine rasche vertikale Verlagerung der Holzkohle des Materials in tiefere Bodenschichten stattfinden (Ugolini et al. 1977). Dies würde bedeuten, daß der entsprechende Kohlenstoff dem System nicht verloren ginge, sondern in tieferen Schichten akkumuliert. Die Kohlenstoffgehalte im tiefergelegenen C-Horizont von -0,25 bis -200 cm waren jedoch sehr gering (ca. 100 mol C m<sup>-2</sup>), was die Hypothese des biogenen Abbaus durch Veratmung stützt (Lühker 1997, C. Czimczik, mündliche Mitteilung).

Zusammengefaßt ergab die Kohlenstoffdynamik in der organischen Auflage und im oberen Mineralboden eine Funktion, die ausgehend von 290 mol C m<sup>-2</sup> nach 25 Jahren ein Mininum bei 200 mol C m<sup>-2</sup> erreichte, von wo aus sie in weiteren 45 Jahren wieder auf 360 mol C m<sup>-2</sup> anstieg (Abbildung 4-12). Dieser Funktionsverlauf (anfängliche exponentielle Abnahme -Erreichen eines Minimums – asymptotische Annährung an ein Maximum) wurde vielfach für die Bodenkohlenstoffdynamik nach Störungen beobachtet, wenn Abbauprozesse zeitweilig Dominanz über Akkumulationsprozesse erlangen (Covington 1981, Cooper 1983, Johnson 1992). Nach Johnson (1992) führen schwache bis moderate Feuer nur zu einer geringen Reduktion des Bodenkohlenstoffs gemessen am Gesamt-Kohlenstoffvorrat des Bodens. Im Wesentlichen findet eine Verlagerung des Kohlenstoffs aus der organischen Auflage in den Mineralboden statt. Von dort kann Kohlenstoff nur noch durch mikrobiellen Abbau verloren gehen (indirekter Kohlenstoffverlust durch Feuer; vgl. Abschnitt 1.2). Nur intensivere Brände können eine direkte Verarmung an Kohlenstoff auch im Mineralboden bewirken. Nach Abbildung 4-12 beliefen sich die direkten Feuerverluste an Bodenkohlenstoff auf etwa 70 mol C m<sup>-2</sup> (360 minus 290 mol C m<sup>-2</sup>) und die indirekten Verluste innerhalb der ersten 25 Jahre auf 90 mol C m<sup>-2</sup> (290 minus 200 mol C m<sup>-2</sup>). Das Zeitintervall, bis die Verlust ausgeglichen waren, betrug rund 70 Jahre. Eine Netto-Kohlenstoffestlegung im Boden fand nur während der Phase von 25 bis etwa 70 Jahren nach Feuer statt. Ihre maximale Rate 46 Jahre nach Feuer betrug -5,3 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>.

#### 5.4 Die Kohlenstoffflüsse in der Zusammenschau

Der dreiphasige Bestandesalterstrend der Kohlenstoffbilanz und dessen Ausprägung entlang der verschiedenen Chronosequenzen wurde in den Abschnitte 4.1.4 und 5.1 besprochen (vgl. auch Abbildung 3-26). Je nach dem, ob es sich um nicht gebrannte oder gebrannte Chronosequenzen handelte, sind die resultierenden Flüsse als *NEP* oder *NEP<sub>F</sub>* (für F = Feuer) bezeichnet worden (Abschnitt 1.2). Ebenso wurde für alle Bestände, für die historische Zuwachsuntersuchungen vorlagen (Abbildung 3-39) eine Abschätzung der durchschnittlichen *NEP* der letzten 10 Jahre innerhalb des jeweiligen Feuerintervalls durchgeführt (*NEP*-10a). In Tabelle 5-1 sind diese Größen noch einmal alle zum Vergleich nebeneinander aufgeführt. Zwei wichtige Ergebnisse sollen an dieser Stelle wiederholt werden:

(1) Junge Bestände sind Kohlenstoffquellen, ältere sind bis zu hohen Bestandesaltern deutliche Kohlenstoffsenken.

(2) In den Altbeständen ist die Diskrepanz zwischen der "aktuellen" NEP-10a und der über den Chronosequenzverlauf abgeschätzten NEP am größten. Daß die Diskrepanz auch in einigen den jungen Beständen erheblich ist, hängt damit zusammen, daß in dem Bereich um 30 Jahre ein scharfer Wechsel zwischen Quelle und Senke auftritt. Der Vergleich von Mittelwerten einer Dekade (NEP-10a) mit Jahreswerten (NEP) kann daher kaum zu konsistenten Ergebnissen führen. Außerhalb dieses Bereiches ergab sich jedoch ein gute Übereinstimmung, so zum Beispiel für die Bestände 12vu, 26th, 95tu, 95vm.

Bestand	C-Vorrat	NPP	NEP.10a	NEP	NEP <sub>F</sub>
	[mol C m <sup>-2</sup> ]		[mol C	C m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> ]	
$12_{vu}$	889	- 25,1	11,7	10,5	
$53_{vm}$	735	- 29,6	- 16,3		- 4,3
$95_{vm}$	1081	- 22,4	- 11,4		- 8,6
266 <sub>vm</sub>	1522	n. d.	n. d.		- 2,5
$2_{lu}$	806	< - 0,01	n. d.	15,9	
$14_{lu}$	663	- 5,7	17,3	5,3	
$28_{lu}$	383	- 8,9	6,5	- 1,0	
$31_{lu}$	582	- 14,2	4,7	- 2,0	
95 <sub>lu</sub>	1134	- 20,2	-10,5	-12,0	
67 <sub>lm</sub>	809	- 24,7	- 4,5		- 3,8 <sup>1</sup> / - 0,8 <sup>2</sup>
138 <sub>lm</sub>	851	- 18,9	- 8,8		- 2,8 / - 0,8
$200_{lm}$	966	- 12,5	- 3,3		-1,9 / - 0,8
$204_{lm}$	805	- 11,7	- 4,6		-1,8 / - 0,8
383 <sub>lm</sub>	1081	- 16,9	-5,2		-0,7 / - 0,8
14 <sub><i>l</i>h</sub>	353	- 0,7	5,0		$-1,0^{2}$
26 <sub>lh</sub>	382	- 1,8	-1,2		-1,0
$48_{lh}$	467	- 6,1	1,9		-1,0
$215_{lh}$	736	- 11,9	-3,1		-1,0
$244_{lh}$	713	- 7,5	n. d.		-1,0

Tabelle 5-1: Zusammenfassung der verschiedenen in der Arbeit gemessenen und modellierten Kohlenstoffflüsse. *NPP* = Nettoprimärproduktion, *NEP*<sub>-10a</sub> = retrospektiv ermittelte durchschnittliche Netto-Ökosystemproduktion während der letzten Dekade, *NEP* = Netto-Ökosystemproduktion abgeleitet aus den Veränderungen der Kohlenstoffvorräte in der nicht gebrannten Chronosequenz, *NEP*<sub>F</sub> = Netto-Ökosystemproduktion abgeleitet aus den Veränderungen der Kohlenstoffvorräte in den gebrannten Chronosequenzen, hierbei <sup>1</sup>*NEP* aus nicht-linearer Kurvenanpassung der Größen H<sub>A</sub> (t) und C<sub>neu</sub> (t) und <sup>2</sup>*NEP* aus linearer Regression der Ökosystem-Kohlenstoffvorräte.

Table 5-1: Summary table of measured and modelled carbon fluxes. NPP = net primary productivity; NEP<sub>-10a</sub> = reconstructed NEP based on carbon pool changes during the decade prior to harvest; NEP = net ecosystem productivity derived from changes of ecosystem carbon pools along the unburned chronosequence; NEP<sub>F</sub> = net ecosystem productivity derived from changes of ecosystem carbon pools along the burned chronosequences, where <sup>1</sup> denotes NEP from non-linear regression of H<sub>A</sub> (t) und C<sub>neu</sub> (t) and <sup>2</sup> denotes NEP from linear regression of ecosystem carbon pools.

zu (1): Zahlreiche Eddy-Kovarianz-Messungen des CO<sub>2</sub>-Austausches hatten zum Ergebnis, daß Wälder in der Regel Kohlenstoffsenken darstellen (Buchmann und Schulze, 1999). Buchmann und Schulze weisen jedoch darauf hin, daß fast alle Messungen über mittelalten, homogenen Waldbestände durchgeführt worden sind. Vergleichsweise wenig Daten liegen für sehr junge und sehr alte Bestände vor. Die einzige, dem Autor bekannte direkte Fluß-Messung über einer Regeneration wurde von Knohl et al. (2000) durchgeführt. Sie berichten eine Gesamt-*NEP* von 33 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> auf einer Regeneration nach Windwurf. Ebenso wie in den jungen Bestände der vorliegenden Arbeit wurde hier die Kohlenstoffbilanz vom Abbau des alten Totholzes dominiert (24,2 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; analog zu *IF*; Abschnitt 1.2 ). Wie erwähnt wurde dieses Quellenverhalten junger Regenerationen nach Störung zwar oft postuliert aber bislang nie gemessen (Krankina und Harmon 1995, Cohen et al. 1996: LANDCARB; WBGU 1998, Krankina et al. 1999).

Alte Bestände sind nach landläufiger Meinung keine Kohlenstoffsenken. Diese bislang kaum überprüfte Annahme speiste sich vor allem aus der forstlichen Kenntnis, daß die NPP bzw. die Holzproduktion mit dem Bestandesalter deutlich abnimmt (vgl. Abschnitt 5.2.1). Neuere signifikante Flußmessungen zeigen dagegen, daß ältere Bestände sehr wohl Kohlenstoffsenken darstellen können (Schulze et al. 1999, Buchmann und Schulze 1999). Dies ist auch ein Ergebnis der vorliegenden Arbeit. Die moderat gebrannten Altbestände des Flechtentyps wiesen nach der Chronosequenzabschätzung per linearer Regression eine NEP<sub>F</sub> von -0,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> auf. Diese Rate war signifikant unterschiedlich von Null (Abschnitt 3.2.6.3). Die  $NEP_F$ -Werte, die sich durch nichtlineare Kurvenanpassung ergaben, sind mit durchschnittlich -2,2  $\pm$  1,2 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> sogar noch höher. Auch für die Altbestände der anderen Chronosequenzen ergab sich ein vergleichbares Bild. In der stark gebrannten Sequenz des Flechtentyps ergab sich eine Rate von -1,0 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, in der Sequenz des Vacciniumtyps eine Rate von -2,5 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Diese Raten stimmen recht gut überein mit der von Shvidenko und Nilsson (1999) ermittelten Kohlenstofffestlegung sibirischer Wälder zwischen 1961 und 1993 von -1,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Die fast 100jährigen Bestände 95<sub>lu</sub> und 95<sub>vm</sub>, die in Mitteleuropa in diesem Alter bereits hiebsreif wären, erreichten eine sehr hohe NEP bzw.  $NEP_F$  von -12 bzw. -8,5 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>.

zu (2) Die "aktuelle" *NEP*-10a, die über die bestandesweise retrospektive Analyse der Zuwächse, der Bodenkohlenstoffdynamik und des Totholzabbaues der letzten zehn Jahre ermittelt wurde, ergab deutlich höhere Werte. Für die Altbestände der moderat gebrannten

Chronosequenz des Flechtentyps war die mittlere  $NEP_{-10a}$  5,3 ± 2,1 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Die  $NEP_{-10a}$  war hier also siebenmal höher als die aus der Chronosequenz linear abgeschätzte  $NEP_F$  und zweieinhalb mal höher als die nicht-linear abgeschätzte  $NEP_F$ . Desweiteren ist diese Rate dreimal höher als die von Shvidenko und Nilsson (1999) über Inventurdaten ermittelte durchschnittliche Rate der Kohlenstoffestlegung Sibirischer Wälder. Gleichzeitig jedoch liegt dieser hohe Wert für *NEP* eher im Bereich der *NEE*-Abschätzungen der Eddy-Kovarianz-Messungen. (Schulze et al. 1999, Markanen et al. 2000)

Die Ursache dieser Diskrepanz zwischen  $NEP_F$  und  $NEP_{-10a}$  und der Übereinstimmung von  $NEP_{-10a}$  und NEE soll Abbildung 5-1 erläutern. Die moderat gebrannten Bestände entwickeln sich entlang einer zick-zack-förmigen Trajektorie (schwarze Linie in Abbildung 5-1), die durch wiederholte Feuerereignisse entsteht, die jedesmal zu direkten und indirekten Kohlenstoffverlusten führen. In den Intervallen zwischen zwei Feuern erlangen die überlebenden Bäume durch Freistellungseffekte erhöhte Zuwächse und es kann Kohlenstoff in der neu akkumulierenden organischen Auflage festgelegt werden, so daß der Ökosystem-Kohlenstoffvorrat in dieser Zeit stärker ansteigt als es allein aus der Chronosequenzdynamik (graue Linie in Abbildung 5-1) ersichtlich würde.



Abbildung 5-1: Konzeptionelles Modell zur Erklärung der Diskrepanz zwischen aktueller und durchschnittlicher *NEP* durch Feuereffekte. Die graue Linie repräsentiert die Ausgleichsfunktion der fiktiven Datenpunkte. Die schwarze Zick-zack-Linie zeigt die durch Feuer hervorgerufenen Fluktuationen des Ökosystem-Kohlenstoffvorrats. Pfeile deuten Feuerereignissen an.

Figure 5-1: Conceptual model that would explain the discrepancy between actual and average NEP. The grey line represents the trend line of data points. The black solid shows fire induced fluctuations of ecosystem carbon pools. Arrows indicate fire events. x = stand age [years], y = carbon pool [mol C m<sup>-2</sup>].

## 5.5 Bezug zum Begriff der "Netto-Biomproduktion"

Das Konzept der Netto-Biomproduktion (NBP) ist noch nicht ausgereift, was dadurch zum Ausdruck kommt, daß in der Literatur verschiedene Definitionen im Umlauf sind. In der Einleitung wurde der Begriff der NBP eingeführt als Rate, mit der biologisch inerter elementarer Kohlenstoff aus der Holzkohleproduktion durch Feuer über lange Zeiträume in Wäldern akkumuliert (Kuhlbusch und Crutzen 1995, Schulze et al. 1999). Nach Schulze und Heimann (1998) ist die NBP die NEP abzüglich der Kohlenstoffverluste durch Feuer (DF + IF). Diese Definition fußt auf der Annahme, daß die Kohlenstoffvorräte in den Kompartimenten mit kürzeren Umsatzraten (z. B. Biomasse, Totholz, organische Auflage) über lange Zeiträume konstant bleiben. Die NBP nach der Definition von Schulze und Heimann (1998) kann mit den Methoden der vorliegenden Arbeit nicht abgeschätzt werden. Andere Definitionen der NBP betonen weniger die Integration über lange Zeiträume, für die abbauresistente Kohlenstofformen die größte Rolle spielen, als die räumliche Integration. Nach Steffen und Shvidenko (1996) stellt die NBP die Summe aller Kohlenstoffflüsse auf Landschaftsebene in einer gegebenen Zeitspanne dar. In der Regel wird hierbei die Landschaft als Mosaik kleinerer Flächeneinheiten mit spezifischen Flußraten gedacht. Die Flächeneinheiten können repräsentiert werden durch Ökosysteme, die sich zum Beispiel im Hinblick auf ihre Artenzusammensetzungen, ihr Alter oder ihren Störungsgrad unterscheiden. Die Ermittlung der räumlich integrierenden NBP verlangt also eine große Menge an ökologischer und geographischer Information. In diesem Kontext sollen nun die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit betrachtet werden. Die untersuchten Bestände der verschiedenen Chronosequenzen repräsentieren weitestgehend die verschiedenen Erscheinungsformen der Kiefernwälder im Untersuchungsgebiet, und es wurden den unterschiedlichen Standort- und Störungstypen sowie Altersklassen Kohlenstoffflüsse zugeordnet. Dennoch fehlt die Gewichtung, in welcher diese verschiedenen Typen in der Landschaft vertreten sind. Es kann daher im folgenden nur konzeptionell argumentiert werden.

Betrachtet man nur die Kohlenstoffvorräte zu Anfang (Bestände  $2_{lu}$  und  $14_{lu}$ : 806 bzw. 663 mol C m<sup>-2</sup>) und am Ende (Bestand  $383_{lm}$ : 1080 mol C m<sup>-2</sup>) der moderat gebrannten Sequenz des Flechtentyps (Abbildung 3-26) so könnte man folgern, daß jeder Generationszyklus zu einer Netto-Festlegung von 300 bis 400 mol C m<sup>-2</sup> führt. Diese Rechnung stimmt deshalb nicht, weil diejenigen Altbestände, die den Beständen  $2_{lu}$  und $14_{lu}$  vorausgegangenen waren, 200 Jahre alt oder jünger waren, was einen direkten Vergleich verbietet. Dieses Problem

illustriert die Bedeutung des Intervalls der intensiven Kronenfeuer, die im Gegensatz zu den wiederkehrenden Oberflächenfeuern jeweils eine neue Sukzession einleiten. Dieses Intervall bestimmt also das maximale Bestandesalter und dementsprechend, wieviel Kohlenstoff im Ökosystem während eines Generationszyklusses festgelegt werden kann. Auf die Landschaftsebene angewendet bestimmt dieses Intervall die Altersklassenverteilung. Über diesen Weg beeinflussen also Änderungen im Intervall der Kronenfeuer die langfristige Kohlenstoffbilanz. So berichteten Kurz und Apps (1999), daß durch eine Verkürzung im Intervall bestandeserneuernder Kronenfeuer aus dem kanadischen borealen Wald statt einer Kohlenstoffsenke eine Kohlenstoffquelle geworden ist. Im Untersuchungsgebiet wurde im Zeitraum von 1880 bis heute ebenfalls eine Verkürzung der Feuerintervalle durch antropogene Einflüsse beobachtet (Swetnam 1996).

Wie eine Änderung der Kronenfeuerintervalle und der Oberflächenfeuerintervalle die langfristige Kohlenstoffbilanz beeinflußt zeigt Abbildung 5-2. Bei einem konstanten Kronenfeuerintervall von beispielsweise 200 Jahren (Abbildung 5-2 a) ist die langfristige Kohlenstoffbilanz ausgeglichen. Die während eines Generationszyklus im Laufe von 200 Jahren akkumulierten Kohlenstoffvorräte, die zu etwa 60-70 % in den holzigen Kompartimenten gebunden sind (Abbildung 3-25), werden zu Beginn der nächsten Generation wieder abgebaut. Kohlenstoffestlegung und -freisetzung stehen über mehrere Generationszyklen hinweg im Gleichgewicht. Weil die Kinetiken des Totholzabbaus und der Biomasseakkumulation unterschiedlich sind, bewirkt die schlagartige Umverteilung von Kohlenstoff aus der Biomasse in das Totholzkompartiment ein zeitweiliges Ungleichgewicht. Nur bei Änderungen des Kronenfeuerintervalls während einer Übergansperiode, die der Zeit des neuen Kronenfeuerintervalls entspricht, entsteht eine positive oder negative NBP. Dies geschieht dadurch daß der maximal erreichbare Kohlenstoffvorrat ( $C_{max}$ ) in der Landschaft vergrößert oder verkleinert wird. Dies ist in Abbildung 5-2 b und c illustriert. Die NBP errechnet sich nach diesem konzeptionellen Modell als  $\Delta C_{max}$  geteilt durch die Dauer des neuen Kronenfeuerintervalls. Längere Kronenfeuerintervalle bewirken eine Erhöhung von  $C_{max}$  ( $\Delta C_{max} > 0$ ), woraus eine negative NBP resultiert (Kohlenstoffestlegung gemäß meteorologischer Konvention). Weil während des zweiten neuen Kronenfeuerintervalls auch der Kohlenstoffvorrat im Totholz erhöht ist, stellt sich die langfristige Balance zwischen Aufund Abbau von intermediären Kohlenstoffspeichern wieder ein (Abbildung 5-2 b). Kürzere Kronenfeuerintervalle bewirken eine Verminderung von  $C_{max}$  ( $\Delta C_{max} < 0$ ), woraus eine positive NBP resultiert (Kohlenstofffreisetzung) (Abbildung 5-2 c). Ein wichtiger Punkt ist,

daß aufgrund der spezifischen nicht-linearen Form der Funktion des Ökosystem-Kohlenstoffvorrates mit der Zeit eine Verkürzung des Intervalls (im Beispiel um 150 Jahre von 200 auf 50 Jahre) einen sehr viel stärkere Änderung der NBP bewirkt als eine Verlängerung ( $\Delta C_{max}$  [200  $\rightarrow$  50] >>  $\Delta C_{max}$  [200  $\rightarrow$  350]).



Abbildung 5-2: Konzeptionelles Modell des Zusammenhangs zwischen der langfristigen Kohlenstoffbilanz und Änderungen in der Frequenz von bestandeserneuernden Kronenfeuern und Oberflächenfeuern. (a) Konstantes Intervall von Kronenfeuern von 200 Jahren; (b) Verlängerung des Intervalls von Kronenfeuern von 200 auf 350 Jahre. (c) Verkürzung des Intervalls von Kronenfeuern von 200 auf 50 Jahre. (d) Übergang zu einer Intensivierung des Regimes von wiederkehrenden Oberflächenfeuern bei gleichbleibendem Intervall der Kronenfeuer, wodurch der zweite Teil der Kurve abgeflacht wird, wie es für die moderat gebrannte Sequenz gezeigt worden ist.

Figure 5-2: Conceptual model of the relationship between the long-term carbon balance and changes in the fire regime of either stand-replacing crown fires or recurrent surface fires in fire-prone forest ecosystems. (a) constant interval of stand-replacing fires of 200 years (b) prolongation of the interval
of stand-replacing fires from 200 to 350 years, (b) shortening of the interval of stand-replacing fires from 200 to 50 years, (d) change to more intense regime of recurrent surface fires (higher frequency and / or intensity) at a constant interval of stand-replacing fires lowering the second part of the carbon-over-age curve.

Es konnte gezeigt werden, daß wiederkehrende Oberflächenfeuer durch Erhöhung der Mortalität und direkte Feuerverluste den Aufbau der Ökosystem-Kohlenstoffvorräte verlangsamen (Abbildung 3-26 und Abbildung 5-1). Das regelmäßige Auftreten solcher wiederkehrender Oberflächenfeuer scheint eine Besonderheit des russischen borealen Waldes zu sein. Während im Modell CBM-CBF, daß zur Abschätzung der Kohlenstoffbilanz des kanadischen borealen Waldes entwickelt wurde (Apps et al. 1994, Kurz and Apps 1999), die Änderung der Kohlenstoffvorräte mit dem Bestandesalter nur eine Funktion des Waldtyps, des Klimas und der Standortgüte ist, berücksichtigen Shvidenko and Nilsson (1999) hierfür in ihrem Modell für russischen Wälder auch den Einfluß von wiederkehrenden Oberflächenfeuern – allerdings auf einer höheren Ebene der Datenaggregation. Sie berichten, daß die Produktivität durch diesen Störungstyp im Durchschnitt um 45-50 % reduziert wird. Laut Kolchugina and Vinson (1993) sind 77 %, laut Goldammer und Stocks (2000) sind sogar 98 % aller Feuer in Rußland wiederkehrende Oberflächenfeuer. Das verbreitete Auftreten dieses Feuertyps korreliert wahrscheinlich mit dem Vorkommen der stark feuerresistenten Waldkiefern und Sibirischen Lärchen, die 68 % der sibirischen Waldfläche dominieren (Shvidenko und Nilsson 1994, Ishikawa et al. 1999). Innerhalb des konzeptionellen Modells (Abbildung 5-2 d) führen Änderungen des Intervalls von Oberflächenfeuern zu einer Abflachung der Kurve. Diese Abflachung führt bei gleichbleibendem Kronenfeuerintervall ebenfalls zu einer Verminderung des maximal akkumulierbaren Kohlenstoffvorrates ( $\Delta C_{max}$  < 0) und in der Folge zu einer positiven NBP während einer Übergansperiode.

## 5.6 Der Einfluß des Feuers auf die Regeneration – Implikationen für den Kohlenstoffhaushalt

#### 5.6.1 Keimung und Regeneration ohne Feuer

Die Waldkiefer bevorzugt zur Keimung rohhumusarme Mineralböden (Sannikov und Goldammer 1996; Green et al. 1999) und maschinelle Freilegung des Mineralbodens zur Saatbettverbesserung ist eine übliche forstliche Praxis zur Kiefernverjüngung (Burschel und Huss 1997, Wennstrom et al. 1999). Ohne Feuer bildeten sich in den Beständen des

Flechtentyps unter dem Schirm der Altbäume dicke Rohhumusschichten und auf den Freiflächen zwischen den Bäumen dicke Flechtenteppiche (Flechtendeckung > 60 %). In den Beständen des Vacciniumtyps breiten sich mit der Zeit Moosteppiche. In der Folge wurde so das Angebot an geeigneter Mineralbodenoberfläche zunehmend knapper. Die geringere Abundanz von Kiefern bis 5 cm Höhe auf Humus unter Schirm (ca. 1,1 Individuen pro  $m^2$ ; Tabelle 3-15 und Abbildung 3-55) und in Flechtenteppichen (1,9 Individuen pro m<sup>2</sup>; Tabelle 3-17) im Vergleich zum offenen Mineralboden (13,3 Individuen pro  $m^2$ ) in Regenerationfläche 3 zeigte sehr deutlich, daß für die Regeneration ohne Feuer die Verfügbarkeit an Keimungssubstrat und nicht das Samendargebot limitierend war. Die mittlere Sämlingsdichte unter Schirm in den Beständen des Flechtentyps betrug nur 2,5 Individuen pro m<sup>2</sup>. Die Wirkung von Flechten auf die Baumkeimung ist für die Regeneration von Picea mariana im borealen Wald Kanadas untersucht worden. Auch dort wurde beobachtet, daß auf der weiten Freifläche zwischen den Altbäumen die Picea mariana-Keimlinge fast ausschließlich in den Spalten zwischen Flechtenpolstern gediehen (Loris 1984, ohne Literaturangabe zitiert in Walter und Breckle 1986). Loris betonte die Bedeutung des feuchteren und wärmeren Mikroklimas in den Spalten im Vergleich zum Inneren der Flechtenposter.

In Teppichen des Mooses *Pleurozium schreberi* war die Sämlingsdichte sogar noch niedriger als in Flechtenteppichen (z. B. in  $95_{vm}$ : 0,3 Individuen pro m<sup>2</sup> bei 100 % Moosdeckung; vgl. Tabelle 3-1). Geringes Aufkommen von Kiefernkeimlingen in Moosteppichen wurde auch von Jaderlund et al. (1998) und Steijlen et al. (1994) berichtet. Die Substratlimitierung der Keimung in den Beständen des Vacciniumtyps ist somit vermutlich noch ausgeprägter. Es kommt hinzu, daß in den moosreichen Beständen des Vacciniumtyps auch die namengebenden *Vaccinium*-Arten auftraten. Sie üben über die Abgabe von phenolischen Substanzen in den Boden eine keimungshemmende Wirkung auf Kiefern aus (Wardle et al. 1998, Jaderlund et al. 1998).

### 5.6.2 Regeneration nach Feuer

Die strikte Gleichaltrigkeit innerhalb der Bestände  $14_{lu}$ ,  $28_{lu}$ ,  $31_{lu}$ ,  $54_{lu}$  und  $95_{lu}$  (Tabelle 2-1) und die aus der Analyse von Brandnarben rekonstruierte Feuergeschichte angrenzender Altbestände (Abbildung 3-33 bis Abbildung 3-35) bezeugten, daß diese Bestände in der Folge größerer, bestandeserneuernder Kronenfeuer aufgewachsen waren. Diese getaktete Regeneration, oder nach Sannikov und Goldammer (1996) "*pulsed pyrogenic stability*", kreiert ein Mosaik aus gleichaltrigen Wäldern, aus deren Altersabfolge allein die lokale Kronenfeuerhistorie ermittelt werden kann (Johnson und Gutsell 1994, Boychuck und Perera 1997). Der direkte Vergleich der Überlebensraten von Sämlingen und etwas älterer Jungbäume bei Regeneration nach Feuer versus Regeneration ohne Feuer (Abbildung 3-56) legt nahe, daß der Einfluß des Feuers für eine normalwüchsige Regeneration notwendig ist. Die positiven Effekte des Feuers sind:

- Die Freilegung des Mineralbodens durch Abbrennen der organischen Auflage und der Kryptogamen (vgl. Tabelle 3-1 – Bodenbedeckung). Es dauerte mehrere Jahrzehnte, bis es wieder zu einer Ausprägung von Flechten- bzw. Moosteppichen kam (Abbildung 3-21)
- (2) Düngungseffekte durch thermische Mineralisierung von N\u00e4hrstoffen (Sannikov und Goldammer 1996; Reyes und Casal 1998)
- (3) "Entgiftung" des Bodens durch thermische Zerstörung von allelopathisch wirksamen Substanzen und durch Produktion von Holzkohle, die phenolische Substanzen bindet (Wardle et al. 1998)

#### 5.6.3 Die Entstehung von baumfreien Arealen

Die untersuchten baumfreien Areale wiesen einen außergewöhnlich geringen Ökosystem-Kohlenstoffvorrat von 140 mol C m<sup>-2</sup> auf, wovon über 95 % des Kohlenstoffs im Mineralboden gespeichert waren (Hardes 1999; Abbildung 5-3). Im Vergleich dazu waren in der moderat gebrannten Chronosequenz des Flechtentyps gemittelt über alle Bestände 700 mol C m<sup>-2</sup> im Ökosystem festgelegt. Die Enstehung waldfreier Areale ist also mit einem großen Kohlenstoffverlust verbunden ( $\Delta C_{max} = 560 \text{ mol C m}^{-2}$ , analog zu Abbildung 5-2). Zur Entstehung baumfreier Areale bedarf es einerseits der Vernichtung eines vorhandenen Waldes. Andererseits muß es Faktoren geben, die eine erfolgreiche Wiederbesiedlung des Gebietes verhindern.

Die Rekonstruktion der Brandgeschichte des baumfreien Areals angrenzend an Regenerationsfläche 2 durch Hardes (1999) ergab, daß zwei kurz aufeinander folgende intensive Brände in den Jahren 1961 und 1982 genügt haben, um eine etwa 2 km<sup>2</sup> große Freifläche zu erzeugen. Die Ausgangssituation vor 1961 stellte ein etwa 160jähriger Altbestand mit kleinräumig eingesprengten Freiflächen dar. Satellitenbilder aus dem Jahr 1969 zeigen, daß nach dem ersten Brand 1961 bereits 60 % der heutigen Freifläche als Folge des Feuers baumfrei waren. Der zweite Brand im Jahr 1982 vernichtete weitere Teile des 1961 nicht betroffenen Teils des Altbestandes. Außerdem wurde im Jahre 1982 die auf den 1961 entstandenen Freiflächen aufgekommene Regeneration vollständig vernichtet. Das Auftreten eines weiteren Feuers kurz nach einem intensiven Kronenfeuer ist besonders verheerend, da die jungen Bäume der folgenden Regeneration noch keinerlei Feuerresitenz besitzen (Lavoie und Sirois 1998).



Abbildung 5-3: Änderung der Regenerationsdichte und der Ökosystem-Kohlenstoffvorräte entlang einer Ökokline von einem geschlossenen 200jährigen Altbestand hin zum Zentrum eines waldfreien Areals, das durch wiederholte Brände entstanden ist (Regenerationsfläche 2; Abbildung verändert nach Hardes 1999).

Figure 5-3: Concurrent changes in density of regeneration and ecosystem carbon pools along an ecocline conecting a 200-year old Scots pine stand with a treeless area that resulted from repeated high-intensity fires. [regeneration area 2; figure after Hardes 1999]

Am häufigsten traten waldfreie oder sehr spärlich bestockte Areale auf leicht erhöhten, weitläufigen Dünenrücken auf, also in Gebieten, die sich durch einen sehr niedrigen Grad der Fragmentierung durch Feuchtgebiete auszeichnen, wodurch sich Feuer ungehindert ausbreiten können. Es konnte gezeigt werden, daß eine negative Korrelation zwischen diesem Fragmentierungsgrad und der Intensität des Feuerregimes existiert (Abbildung 3-5). Dieses Ergebnis wird durch die Untersuchungen von Furyaev (1996) und FIRESCAN science team (1996) bestätigt, die ebenfalls topographisch bedingte Unterschiede im Feuerregime sibirischer Kiefernwälder beschreiben.

In Abbildung 5-3 sowie in den Abbildung 3-59 und Abbildung 3-60 im Ergebnisteil ist sichtbar geworden, daß die Verjüngung mit der Entferung vom Waldrand immer spärlicher wurde, bis im Zentrum der Freifläche kaum noch Regeneration anzutreffen war. Die Dichte einer Verjüngung ist einserseits vom Sameneintrag andererseits von der Keimungsrate der Samen und den Überlebensraten der aus den Samen hervorgehenden Individuen abhängig. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit liefern Hinweise dafür, daß sowohl verminderter Sameneintrag als auch ein erhöhtes Mortalitätsregime die Ursache für verzögerte oder sogar ausbleibende Verjüngung im Zentrum der Freifläche sind.

Die räumlichen Muster des Sameneintrags wurden nicht direkt gemessen. Die wohl zuverlässigste Abschätzung dieser Größe ergibt sich aus der Sämlingskartierung auf Bor Island (vgl. Abbildung 3-61), weil hier die Keimungsbedingungen sehr günstig und homogen über die gesamte Fläche verteilt waren. Nach 200 m Entfernung von der nächsten Samenquelle (= ungebrannter Appendix der Insel) war die Sämlingsdichte auf 5 % des Wertes gesunken, der unter Schirm erreicht wurde. Dieses stimmt gut überein mit direkten Untersuchungen des Sameneintrags in Abhängigkeit von der Distanz zur Samenquelle, wonach in einer Entfernung von 200 m der Sameneintrag auf 1 bis 4 % desjenigen Wertes sank, der direkt unter den Samenbäumen gemessen wurde (Johnson 1992). Auch andere Autoren beobachteten, daß der Regenerationserfolg nach Feuer maßgeblich vom Vorhandensein von Samenbäumen abhängt (Zhou 1998, Green et al. 1999, Waldrop und Brose 1999). Da Feuer die Samenbank der Waldkiefer in der organischen Auflage regelmäßig vernichten und die Samenbankgröße im Mineralboden sehr gering ist (Lavoie und Sirois 1998, Habrouk et al. 1999), sind überlebende Altbäume als Samenquelle besonders wichtig.

Dichteunabhängige Mortalität während der frühen Entwicklungsstadien der Kiefer war besonders in offenen, ungeschützten Bereichen erhöht. Dies zeigte die Tatsache, daß die Verjüngung nicht zufällig über die zur Verfügung stehende Fläche verteilt war, sondern daß an besonderen *microsites* die Dichte erhöht war. So war in Regenerationsfläche 2, die die Bestände 14<sub>lu</sub> und 14<sub>lh</sub> umfaßt, eine signifikante räumlich Assoziation der Individuen zu liegendem Toholz beobachtet worden (Tabelle 3-18). Diese Assoziation war in der "inneren" Zone, die der Freifläche am nächsten lag und eine sehr spärliche Regeneration aufwies, intensiver als in der "äußeren" Zone in Waldrandnähe. Die Bedeutung von "microsites" oder "safe sites" (Silvertown und Lovett-Doust 1993) in Totholznähe für die Regeneration von Waldkiefer wurde auch von Kuuluvainen und Juntunen (1998) hervorgehoben. Dabei ist wohl eher der Schutz vor klimatischen Extremen durch die liegenden Stämme (Martinez-Sanches et al. 1999) als die höhere Konzentration von Asche in der Nähe der Stämme von Bedeutung (Reyes und Casal 1998). In Regenerationsfläche 3 war die Dichte älterer Regeneration unter der Nord-Seite des Schirms von Altbäumen stark erhöht, während aber die Sämlingsdichten außerhalb der Schirmbereiche deutlich höher waren. Dies war eine weiterer Beleg dafür, daß die Mortalität junger Bäume in ungeschützten Bereichen stark erhöht ist.

Die Entwicklung und Persistenz waldfreier gras- und flechtendominierter Areale mit stark reduzierten Kohlenstoffvorräten entsteht also aus einem Wechselspiel von Feuer und populationsbiologischen Randbedingungen, das sowohl situationsspezifisch als auch artspezifisch ist. Feuerangepaßte Waldtypen, die oftmals als Beispiele für stabile selbstregulierende Systeme angeführt werden (Holling et al 1996, Sannikov und Goldammer 1996), können offensichtlich unter besonderen Umstände instabil werden und aus der normalen Waldsukzession ausscheren. Der darauf folgende waldfreie, grasdominierte Zustand kann ebenfalls über lange Zeiträume stabil sein. Die Freiflächen bleiben nicht nur durch das Ausbleiben der Kiefernverjüngung erhalten, sondern es ist offensichtlich auch keine andere Baumart aus dem regionalen Arteninventar dazu in der Lage, die Flächen wieder zu besiedeln. Dies illustriert die Bedeutung des Störungsregimes auf marginalen Standorten mit geringer Biodiversität (Schulze und Mooney 1994). Unter der realistischen Annahme, daß sich im Laufe der Klimaänderungen auch die Feuerregime intensivieren (Kasischke und Stocks 2000), kann von einer Ausweitung waldfreier Areale in Zentral-Sibirien ausgegangen werden - mit den genannten negativen Konsequenzen für die Kohlenstoffspeicherkapazität der Landschaft. Eine analoge Entwicklung ist auch für den borealen Wald Kanadas beschrieben worden (Lavoie und Sirois 1998). Gerade diese letzten Beispiele zeigten noch einmal, daß für eine Verständnis der Kohlenstoffdynamik in einer von Feuer dominierten Landschaft Prozesse auf der Integrationsebene der Population berücksichtigt werden müssen.

### 6 Zusammenfassung

Entlang von vier Chronosequenzen von Kiefernwäldern (*Pinus sylvestris L.*) in Zentralsibirien wurde der Einfluß von natürlichen Feuern auf die Kohlenstoffdynamik und verschiedene Kohlenstoffflußgrößen (Nettoprimärproduktion *NPP*, Netto-Ökosystemproduktion ohne Feuer *NEP* und mit Feuer *NEP<sub>F</sub>*) untersucht. Die Daten wurden während fünf Expeditionen in den Jahren 1995 bis 1999 erhoben.

Drei Chronosequenzen gehörten der Standortgüteklasse des Flechtentyps an und repräsentierten jeweils die Oberflächenfeuerregime "nicht gebrannt" (6 Bestände: 2- bis 95jährig), "moderat gebrannt" (6 Bestände: 67- bis 383jährig) und "stark gebrannt" (9 Bestände: 14- bis 321jährig). Die vierte "moderat gebrannte" Chronosequenz gehörte der Standortgüteklasse des Vacciniumtyps (4 Bestände: 12- bis 266jährig). Das Oberflächenfeuerregime wurde aus einer dendrochronologischen Brandnarbendatierung abgeleitet. Nicht gebrannte Bestände wiesen keine Brandnarben auf und zeigten eine dichte Bestandesstruktur (Kronendeckung KD 80 %, Grundfläche bei 1,3 m GF 40 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Die moderat gebrannten Bestände brannten etwa alle 43 Jahre und waren weniger dicht (KD 61 %, GF 31 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Die stark gebrannten Beständen brannten alle 25 Jahre und die Bestandesstruktur war sehr offen (KD 49 %, GF 17 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Die moderat gebrannten Bestände des Vacciniumtyps erlangten trotz Feuer eine ähnliche geschlossene Bestandesstruktur wie die nicht gebrannten Bestände des Flechtentyps (KD > 100 %, GF 40 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Das mittlere Feuerinterval der Bestände korrelierte positiv mit einem Fragmentierungsindex, der die Intensität der Verzahnung der Bestandesfläche mit angrenzenden Feuerbarrieren (Moore, Flußtäler) beschreibt. Die dafür benötigten topographischen Daten wurden durch Lufbildanalyse erhalten.

Die Änderung der Ökosystem-C-Vorräte mit dem Bestandesalter (gleichbedeutend mit *NEP* und *NEP<sub>F</sub>*) wurde durch die Dynamik der holzigen Bio- und Nekromasse dominiert. In der nicht gebrannten Chronosequenz waren junge Bestände bis etwa 30 Jahre C-Quellen (+10 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) bedingt durch Abbau des Totholzes aus der vorhergehenden Waldgeneration (Zerfallskonstante k = 0,034 a<sup>-1</sup>). Die Ökosystem-C-Vorräte sanken in dieser Zeit von 800 auf 450 mol C m<sup>-2</sup>. Durch rasche Akkumulation neuer Holzbiomasse fungierten Bestände zwischen 30 und 95 Jahren als C-Senken (- 8 bis -10 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) und konnten in dieser Zeit wieder einen C-Vorrat von 1100 mol C m<sup>-2</sup> aufbauen. Ein Teil des Kohlenstoffs wurde auch

in der organischen Auflage festgelegt (-1 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Regelmäßige Oberflächenfeuer verlangsamten die C-Akkumulation in neuer Holzbiomasse durch selektive Mortalität. Außerdem konsumierten sie immer wieder einen Teil der organischen Auflage, die in den Intervallen zwischen den Feuern sehr wohl anwuchs. Dadurch unterblieb eine Akkumulation von Bodenkohlenstoff und die organische Auflage und der Mineralbode enthielten mit etwa 300 mol m<sup>-2</sup> zusammen nur 34 % des Ökosystem-C-Vorrates. Die moderat gebrannte Chronosequenz benötigte auf diese Weise mit einer *NEP*<sub>F</sub> von -0,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> ab einem Bestandesalter von 70 Jahre fast 400 Jahre um 1100 mol C m<sup>-2</sup> zu akkumulieren. Der negative Effekt der Oberflächenfeuer auf die C-Bilanz war besonders ausgeprägt in der stark gebrannten Chronosequenz, die in 250 Jahren nur etwa 500 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) und trotz Feuer erreichte hier Ökosystem-C-Vorrat nach 95 Jahren 1080 mol C m<sup>-2</sup> und nach 266 Jahren sogar 1500 mol C m<sup>-2</sup>.

Die *NPP* zeigte nach 50 bis 70 Jahren ein Maximum (Flechtentyp 20 und Vacciniumtyp 40 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Bestandesalter und Standort stellten die wichtigsten Einflußfaktoren auf die *NPP* dar. Die auf die Nadelbiomasse normierte Holz-*NPP* der Einzelbäume korrelierte positiv mit den Stickstoffkonzentrationen der Nadeln. Das Feuerregime konnte die *NPP* stark reduzieren. In der stark gebrannten Chronosequenz erreichte die *NPP* nur maximal 12 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>. Annuelle Klimaschwankungen verursachten eine bedeutsame wenn auch kurzfristige Variabilität der *NPP* ( $\pm$  9 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Im Vergleich der Chronosequenz-*NPP* Größe mit den C-Vorräten ließen sich mittlere Verweildauern des Kohlenstoffs in unterschiedlichen Ökosystemkompartimenten angeben. Die höchste Verweildauer (102 Jahre) ergab sich in der Holzbiomasse. Die Verweildauer in der organischer Auflage und in liegendem Totholz war nur 31 bzw. 29 Jahre und reduzierte sich unter Feuereinfluß auf 19 bzw. 8 Jahre.

Die dendrochronologischen Untersuchungen und die Zeit-nach-Feuer-Analyse des Bodenkohlenstoffs ermöglichten es, die Ökosystem-C-Vorräte eines Bestandes während der letzten 10 Jahre zu rekonstruieren. Daraus ließ sich ein Wert für *NEP* auch für die gebrannten Bestände abzuschätzen. Diese war aufgrund des feuerinduzierten "zick-zack"-förmigen Verlaufes der C-Vorräte immer höher als die langfristige *NEP*<sub>F</sub>. Das Verhältnis von *NPP* zu *NEP* zu *NEP*<sub>F</sub> war etwa 100 zu 40 zu 10. Mortalitätsanalysen zeigten deutlich, daß Oberflächenfeuer der Hauptmortalitätsfaktor war und selektiv kleinere Bäume abtötete. Die Analyse von Größenverteilungen, räumlichen Verteilungen und Zusammenhängen zwischen sozialer Stellung der Bäume und relativer Wachstumsrate innerhalb der einzelnen Bestände ließen jedoch darauf schließen, daß asymmetrische Konkurrenz um Licht bei der Differenzierung der Populationen wirksam ist und damit die durch Feuer ausscheidende Subpopulation vorselektiert. Selbstausdünnung hatte in den nicht gebrannten Beständen selbst nach 95 Jahren noch nicht voll eingesetzt. Die Biomasse-Dichte-Trajektorie der moderat gebrannten Chronosequenz ließ sich durch die Anwendung allometrischer Selbstausdünnungsmodelle simulieren.

Während das Auftreten von Oberflächenfeuern die Waldsukzession nicht unterbrach, konnte eine schnelle Folge von intensiven Kronenfeuern stabile grasdominierte Offenflächen mit stark reduzierten Ökosystem-C-Vorräten (140 mol C m<sup>-2</sup>) zur Folge haben. Die Kiefernregeneration war in diesen Bereichen erschwert. Einerseits fehlten Altbäume als Samenquellen, andereseits war die Mortaltität in der vorhandenen Regeneration deutlich erhöht. Regeneration in den offenen Bereichen trat nur an geschützen "microsites" auf. Solche befanden sich im Sämlingsstadium in den Spalten zwischen Flechtenpostern, in späteren Stadien in unmittelbarer Nähe (< 5 cm Abstand) von liegendem Totholz oder auf der Nordseite von Überhältern. Dies deutete auf einen Zusammenhang zwischen Mortalität und Sonneneinstrahlung. Offenflächen entwickelten sich nur aus Beständen des Flechtentyps. Ein klimabedinge Intensivierung des Feuerregimes könnte auf diese Weise zu einer Reduktion des Landschafts-C-Vorrates führen.

### 7 Summary

Along four chronosequences of fire-prone even-aged Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) in Central Siberia the dynamics of carbon pools and fluxes (net primary production *NPP*, net ecosystem production without fire *NEP* and with fire *NEP<sub>F</sub>*) were studied. The data collection was carried out was during five expeditions between 1995 and 1999.

Three chronosequences belonged to the site class of the lichen type but differed in their regime of recurrent surface fires. An unburned chronosequence comprised six stands ranging between stand age 2 and 95 years. Another six stands (67 to 383 years) belonged to a moderately burned chronosequence. Further a chronosequence of nine heavily burned stands (14 to 321 years) was established. A fourth chronosequence was moderately burned and

comprised four stands of the site class of the Vaccinium type (12 to 266 years). The characterisation of surface fire regimes was based on dendrochronological fire scar dating. Unburnded stands showing no fire scars had a dense stand structure (crown cover CC 80 %, basal area at 1.3 m BA 40 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). The stands of the moderately burned chronosequence of the lichen type burned every 43 years and were less dense (CC 61 %, BA 31 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). The heavily burned stands had a mean fire interval of 25 years and their stand structure was very open (CC 49 %, BA 17 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). Despite fire the moderately burned stands of the Vaccinium type revealed the close structure of the unburned stands of the lichen type (KD > 100 %, GF 40 m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>). The mean surface fire interval of the stands was positively correlated with an index derived from remote sensing data, that describes the degree of protection of the populations against fire by surrounding wetlands acting as fire barrier.

The change in ecosystem C pools with stand age (equivalent to NEP and NEP<sub>F</sub>) was dominated by the dynamic of woody ecosystem compartments of dead and live trees. During the first 30 years the young stands of the unburned chronosequence of the lichen type acted as carbon source (+10 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) due to the decay of dead wood originating from the previous generation (decay rate  $k = 0.034 \text{ yr}^{-1}$ ). During this initial period the ecosystem C pool decreased from 800 to 480 mol C m<sup>-2</sup> on average. Due to rapid accumulation of woody biomass between stand age 30 to 95 years stand turned to carbon sinks (- 8 bis -10 mol C  $m^{-2}$ a<sup>-1</sup>) and were able to restore the carbon pool to 1100 mol C m<sup>-2</sup> during this period. Part of the carbon also accumulated in the organic laver (-1 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>). Recurrent surface fires selectively killed small trees an therefore slowed down the rate of carbon accumulation in new woody biomass. Further they regularly consumed part of the organic layer. This impeded the accumulation of carbon in soil compartments keeping the soil pool in the long run constant at 300 mol m<sup>-2</sup>. Averaged over all but the heavily burned stands this was only 34 % of the total ecosystem C pool. The moderately burned chronsequence of the lichen type had a NEP<sub>F</sub> of only -0,8 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> from stand age 70 and required almost 400 years to accumulate 1100 mol C m<sup>-2</sup>. The negative impact of surface fires on the carbon balance was accentatued in the heavily burned chronosequence that accumulated only 500 mol C m<sup>-2</sup> in 250 years. The higher site quality seemed to mitigate the effects of surface fires in the chronosequence of the lichen type. The initial source activity was less (+6 mol C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) and despite fire 1080 mol C m<sup>-2</sup> were accumulated within 95 years and even 1500 mol C m<sup>-2</sup> were accumulated until stand age 266 years.

*NPP* reached a maximum after 50 to 70 years (lichen type 20 und Vaccinium type 40 mol C  $m^{-2} a^{-1}$ ). Standage and site quality had the stronges impact on. The wood growth efficiency of needles was positively correlated with neede nitrogen concentrations. However, fire reduced *NPP* considerably. *NPP* did not exceed 12 mol C  $m^{-2} a^{-1}$  within the heavily burned stands of the lichen type. Interannual climate variability caused *NPP* to deviate  $\pm$  9 mol C  $m^{-2} a^{-1}$  around the age and site specific long-term trend. Comparing carbon input in the ecosystem as indicated by *NPP* with carbon pool sizes allowed to calculate the mean residence time (MRT) of carbon in different ecosystem components. The highest MRT was reached in living woody biomass (102 years). MRT in the organic layer and lying dead wood was much less (31 and 29 years, respectively). These mean residence times were reduced by recurrent surface fire to 19 and 8 years, respectively.

The dendrochronological analysis and the time-since-fire analysis of soil carbon dynamics allowed to reconstruct past ecosystem C pools during the previous ten years before harvest. Studying the change of ecosystem C pools over this decade a short-term *NEP* could be estimated even in burned stands. The ratio *NPP* to *NEP* to *NEP*<sub>F</sub> was approximately 100: 40: 10.

Analyses of tree mortality clearly showed, that surface fire was prime factor causing mortality and that surface fires selectively killed smaller trees. However, the analysis of size distributions, changes in spatial patterns and relationships between a competitive status and relative growth rate within individual stands indicated asymmetric competition for light. Due to this a size differentiation occurs within populations preselecting a supressed subpopulation that is likely to die due to fire damage. Self-thinning did not in occur in the unburned stands of the lichen type until stand age 95. The biomass-density dynamics within the moderately burned chronosequence of the lichen type could be simulated applying allometric selfthinning modelles.

While surface fires did not stop forest succession, a sequence of high intensity crown fires in stands of the lichen type could lead to open unforested areas dominated by gras. Scots pine regeneration was poor in these persistent graslands and ecosystem C pools were as low as 140 mol C m<sup>-2</sup>. The supression of pine regeneration was partly due to the absence of old trees as seed sources and partly due to high mortality rates within the regeneration. Successful regeneration only occurred at rare microsites. Microsites during the seedling stage were represented by cracks within the lichen carpet. Advanced regeneration was only found very

close to lying logs and at the north side of remnant overstorey trees. This indicated that mortality is related to high radiation in open areas. D ieses ließ darauf schließen, daß die Mortalität einstrahlungsbedingt war. More severe fire regimes as a cause of climate change are believed to reduce the landscape carbon pool.

### 8 Literatur

- Aerts R. (1995) The advantages of being evergreen. Trends in Ecology and Evolution 10:402-407.
- Assmann E. und Franz F. (1963) Vorläufige Fichten-Ertragstafel für Bayern. Institut für Ertragskunde der forstlichen Forschungsanstalt München (Hrsg.). München.
- Axelsson B. und Brakenhielm S. (1980) Investigation sites of the Swedish Coniferous Forest project – biological and physiographical features. In: Structure and Function of Northern Coniferous Forests – an Ecosystem Study. Hrsg. Persson T. Ecological Bulletin 32:25-64.
- Baldocchi D. D. und Vogel C. A. (1996) Energy and CO<sub>2</sub> flux densities above and below a temperate broad-leaved forest and a boreal pine forest. Tree Physiology 16:5-16.
- Baskerville G.L. (1965) Estimation of dry weight of tree components and total standing crop in conifer stands. *Ecology* 46:867-869.
- Boychuk D und Perera A. H. (1997) Modeling temporal variability of boreal landscape age classes under different fire disturbance regimes and spatial scales. Canadian Journal of Forest Research 27: 1083-1094.
- Breymeyer A. und Laskowski R. (unpublished manuscript) Annual patterns of organic matter accumulation in the bottom of pine forests along W-E transect on parallel 52°N, between 12 and 32°E. Submitted to Oecologia 1999.
- Buchmann N. und Schulze E.-D. (1999) Net CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes of terrestrial ecosystems. Global Biogeochemical Cycles 13(3):751-760.
- Buzykin AI (1978) Productivity of Pine Forests. Nauka Publishers, Moscow, 230 pp. or <a href="http://www.eodis.ornl.gov/npp/ssp/ssp\_des.html">http://www.eodis.ornl.gov/npp/ssp/ssp\_des.html</a> [14.05.1999].
- Burschel P. und Huss J. (1997) Grundriss des Waldbaus: Ein Leitfaden. 2. neubearbeitete Auflage, Berlin, Parey, 487 S.
- Cajander A. K. (1926) The theory of forest types. Acta For. Fenn., 29 (3); S. 1-108.
- Casper B.B. und Jackson R.B. (1997) Plant competition underground. Annual Review in Ecology and Systematics 28:545-570.
- Chapin F.S. III, McGraw J.B. und Shaver G.R. (1989) Competition causes regular spacing of alder in Alaskan shrub tundra. Oecolgia 79:412-416
- Clark P. J. and Evans F. C. (1954) Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology 35(4):445-453
- Cohen W. B., Harmon M. E. Wallin D. O. und Fiorella M. (1996) Two Decades of Carbon Flux from Forests of the Pacific Northwest. Bioscience 46(11):836-844
- Cooper C. F. (1983) Carbon storage in managed forests. Canadian Journal of Forest Research 13: 155-166
- Covington W. W. (1981) Changes in forest floor organic matter and nutrient content following clear cutting in northern hardwoods. Ecology 62(11):41-48.
- Dixon R. K. and Krankina O. N. (1993) Forest fires in Russia: Carbon dioxide emission to the atmosphere. Canadian Journal of Forest Research 23, 700-705.

- FIRESCAN science team (1996) Fire in ecosystems of boreal Eurasia: The Bor Forest Fire Experiment, Fire Research Campaign Asia-North (FIRESCAN). In: Biomass burning and global change. Vol. II. Ed. J S Levine. pp. 848-873. The MIT Press, Cambridge, MA.
- Flannigan M. D. und Van Wagner C. E. (1991) Climate change and wildfire in Canada. Canadian Journal of Forest Research 21:31-72
- Ford E.D. (1975) Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. Journal of Ecology 63:311-333.
- Franz H.-J. (1973) Physische Geographie der Sowjetunion. VEB Hermann Haack. Geographisch-kartographische Anstalt Gotha/Leipzig. 544 S.
- Furyaev V. V. (1996) Pyrological Regimes and Dynamics of the Southern Taiga Forests in Siberia. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia, (Hrsg.) Goldammer JG and Furyaev VV, Kluver Academic Publishers, London
- Gabeev V.N. (1990) Ecology and Productivity of Pine Forests. Nauka Publishers, Novosibirsk, 228 pp. or <a href="http://www.eodis.ornl.gov/npp/ssp/ssp\_des.html">http://www.eodis.ornl.gov/npp/ssp/ssp\_des.html</a> [14.05.1999]
- Glebov F.Z. (1977) Problems of peatland science in West-Siberia [in Russian]. In 'Problems of forestry in Siberia', Nauka:71-85. Moscow.
- Goldammer J. G. und Stocks B. J. (2000) Eurasian Perspective of Fire: Dimension, Management, Policies, and Scientific Requirements. In: Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest, (Hrsg.)Kasischke E. S. und Stocks B. J., Ecological Studies 138, Springer, New York
- Gorbachev V. N. and Popova E. P. (1996) Fires and soil formation. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia, (Hrsg.) Goldammer JG and Furyaev VV, Kluver Academic Publishers, London
- Gower S.T., McMurtie R.E. und Murty D. (1996) Aboveground Net Primary Production Decline with Stand Age: Potential Causes. Trees 11:378-382
- Gower S.T., Krankina O., Olson R.J., Apps M., Linder S. und Wang C. (2000) Net primary production and carbon allocation patterns in boreal forest ecosystems. Ecological Applications (in press)
- Green D. F., Zasada J.C., Sirois L., Kneeshaw D., Morin H., Charron I. und Simard M.J. (1999) A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. Canadian Journal of Forest Research 29(6):824-839
- Gutsell S.L. and Johnson E.A. (1996) How fire scars are formed: coupling a disturbance process to its ecological effect. Canadian Journal of Forest Research 26:166-174
- Habrouk A., Retana J. und Espelta J. M. (1999) Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfire. Plant Ecology 1999 145(1):91-99
- Hara T. (1984a): Dynamics of Stand Structures in Plant Monocultures. Journal of theoretical Biology 110:223-239
- Hara T. (1984b): Dynamics of size structure in plant populations. Trends in Ecology and Evolution 3:129-133.
- Hardes G. (1999) Entstehung grasdominierter Flächen in der Feuersukzession von Kiefernwäldern Zentralsibiriens. Diplomarbeit am geographischen Institut der Ruhr-Universität Bochum und am Max-Planck-Institut für Biogeochemie Jena. 120 S.

- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K., and Cummins K. W. (1986) Ecology of Coarse Woody Debris in Temperate Ecosystems. Advances in Ecological Research 15, 133-276.
- Heimann M (1997) A Review of the Contemporary Global Carbon Cycle and as Seen a Century Ago by Arrhenius and Högbom. Ambio 26(1):17-24.
- Helmisaari H.-S. und Siltala T. (1989) Variation in Nutrient concentration of Pinus sylvestris Stems. Scandinavian Journal of Forest Research 4:443-451.
- Helmisaari H.-S. (1992) Nutrient retranslocation in three *Pinus sylvestris* stands. Forest Ecology and Management 51:347-367.
- Helmisaari H.-S. (1995) Nutrient cycling in *Pinus sylvestris* stands in eastern Finland. Plant and Soil 168/169:327-336
- Holling C. S., Peterson G., Marples P., Sendzimir J., Redford K., Gunderson L. and Lambert D. (1996) Self-organization in ecosystems: lumpy geometries, periodicities and morphologies In: Global change and terrestrial ecosystems. B Walker and W Steffen. (Hrsg.) S. 346-384, Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC Intergovernmental Panel on Climate Change (Hrsg.) (1996) Climate Change 1995 The Science of Climate. Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, S 567.
- Isaev A. S., Korovin G. N., Zamolodchikov D., Utkin A. I. und Pryashnikov A. (1995) Carbon stock and deposition in phytomass of the Russian forests. Water, Air and Soil Pollution 82: 247-256.
- Ishikawa Y., Krestov P. V. und Namikawa K. (1999) Disturbance history and tree establishment in old-growth Pinus koraiensis-hardwood forests in the Russian Far East. Journal of Vegetation Science 10(4):439-448.
- Jaderlund A., Norberg G., Zackrisson O., Teketay D., Dolling A., Nilsson M. C. (1998) Control of bilberry vegetation by steam treatment – effects on seeded Scots pine and associated mycorrhizal fungi. Forest Ecology and Management 108(3):275-285
- Johnson D. W. (1992) Effects of forest management on soil carbon storage. Water, Air and Soil Pollution 64:83-120.
- Johnson E. A. (1992) Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press. Cambridge. 129 S.
- Johnson E. A. und Gutsell S. K. (1994) Fire Frequency Models, Methods and Interpretations. Advances in Ecological Research 25:239-287
- Kasischke E. S. und Stocks B. J. (Hrsg.) (2000) Fire, Climate Change, and Carbon Cycling in the Boreal Forest. Springer, New York, 461 S.
- Kenkel N.C. (1988) Pattern of self-thinning in Jack Pine: Testing the random mortality hypothesis. Ecology 69(4):1017-1024.
- Knox R.G., Peet R.K. und Christensen N.L. (1989) Population dynamics in Loblolly Pine stands: changes in skewness and size inequality. Ecology, 70(4):1153-1166.

- Kolchugina T.P. und Vinson T.S. (1995): Role of Russian Forests in the global carbon balance. Ambio 24(5):258-264.
- Krankina O.N. und Harmon M.E. (1995) Dynamics of the dead wood carbon pool in northwest Russian boreal forests. Water, Air and Soil Pollution 82:227-238.
- Krankina O.N. und Harmon M.E. und Winjum J.K. (1996) Carbon storage and sequestration in the Russian forest sector. Ambio 25(4): 284-288.
- Krankina O.N. Harmon M.E. und Griazkin A.V. (1999) Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modeling potential implications at the stand level. Canadian Journal of Forest Research 29:20-32.
- Kuhlbusch T. A. und Crutzen P. J. (1995) Toward a global estimate of black carbon in residues of vegetation fires representing a sink of atmospheric CO<sub>2</sub> and a source of O<sub>2</sub>. Global Biogeochemical Cycles 9, 491-501.
- Kuuluvainen T. (1991): Longterm development of needle mass, radiation interception and stemwood production in naturally regenerated *Pinus sylvestris* stands on *Empetrum-Vaccinium* site type in the northern boreal zone in Finland: An analysis based on an empirical study and simulation. Forest Ecology and Management 46:103-122
- Kuuluvainen T. und Juntunen P. (1998) Seedling establishment in relation to microhabitat variation in a windthrow gap in a boreal Pinus sylvestris
- Kurz W. A. and Apps M. J. (1999) A 70-year retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector. Ecological Applications 9 (2): 526-547
- LaBarbera M. (1989) Analysing body size as a factor in ecology and evolution. Annual Review of Ecology and Systematics 20:97-117.
- Laessle A.M. (1965): Spacing and competition in natural stands of Sand Pine. Ecology 46:65-72.
- Lavoie L. und Sirois L. (1998) Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. Journal of Vegetation Science 9(4):483-492.
- Lee P. C., Crites S., Nietfeld M., Van Nguyen H., and Stelfox J. B. (1997) Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. Ecological Applications 7(2), 691-701.
- Linder S. und Axelsson B. (1982) Changes in carbon uptake and allocation patterns as a result of irrigation and fertilisation in a young Pinus sylvestris stand. In: Carbon uptake and allocation: Key to management of Subalpine Forest Ecosystems. Ed. R. H. Warring. pp. 38-44. IUFRO Workshop. For. Res. Lab., Oregon State University Corvallis Oregon USA.
- Liski J. (1995) Variation in Soil Organic Carbon and Thickness of Soil Horizons within a Boreal Forest Stand Effect of Trees and Implications for Sampling. Silva Fennica 29(4), 255-266
- Lloyd J., Grace J., Miranda A.C., Meir P., Wong S.C., Miranda B. S., Wright I. R., Gash J. H. C. und McIntyre J. (1995) A simple calibrated model of amazon rainforest productivity based on leaf biochemical properties. Plant, Cell & Environment, 18(10): 1129-1145.
- Lloyd J. (1999) Current perspectives on the terrestrial carbon cycle. Tellus 51(B):336-342.
- Lorbert J. M. and Warnatz J. (1993) Emissions from the Combustion Process in Vegetation. In Fire in the environment. Dahlem Workshop Reports. Environmental Sciences Research

Report 13. Eds P J Crutzen and J G Goldammer. pp. 15-38. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.

- Luehker B. (1997) Die Bestimmung von Wurzelbiomasse und Kohlenstoffvorräten in Böden Sibirischer Waldkiefern-Bestände nach Brand und Aufforstung unter besonderer Berücksichtigung der Quantifizierung von Black Carbon. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Pflanzenökologie I, Universität Bayreuth, 117 S.
- Markanen T., Rannik Ü., Keronen P., Suni T. und Vesala T. (2000) Eddy covariance fluxes of a boreal Scots pine forest. Global Change Biology (akzeptiert)
- Martinez-Sanchez J. J., Ferrandis P., de las Heras J. und Herranz J. M. (1999) Effect of burnt wood removal on the natural regeneration fo Pinus halepensis after fire in a pine forest in Tus valley (SE Spain) Forest Ecology and Management 123(1):1-10
- Matveev P. M.and Usoltzev V. A. (1996) Post-fire mortality and regenration of Larix sibirica and Larix dahurica in conditions of long-term permafrost. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. Eds. J G Goldammer and V V Furyaev. pp. 366-371, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Mencuccini M. und Grace J. (1996) Hydraulic conductance, light interception, and needle nutrient concentration in Scots pine stands (Thetford, U.K.) and their relation with net primary production. Tree Physiology 16:459-469.
- Miller H. G. (1984): Dynamics of nutrient cycling in plantation ecosystems. In: Nutrition of Plantation forests (Hrsg.) Bowen G. D. und Nambiar E. K. S., Acadamic Press, London.
- Mitscherlich G. (1970) Wald, Wachstum und Umwelt, Erster Band. J.D. Sauerländers Verlag, Frankfurt am Main.
- Mohler C.L., Marks P.L. und Sprugel D.G. (1978): Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. Journal of Ecology 66:599-614.
- Nalder I. A. und Wein R. W. (1999) Long-term forest floor carbon dynamics after fire in upland boreal forests of western Canada. Global Biogeochemical Cycles 13(4): 951-968.
- Neary D. G., Klopatek C. C., DeBano L. F. and Ffolliott P. F. (1999) Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. Forest Ecology and Management 122, 51-71.
- Oliver C. D. and Larson B. C. (1996) Forest stand dynamics. Updated Edition. John Wiley & Sons, Inc., New York. 520 pp.
- Osawa A. and Allen R. B. (1993) Allometric theory explains self-thinning relationships of mountain beech and red pine. Ecology 74(4):1020-1032
- Osawa A. (1995) Inverse relationships of crown fractal dimension to self-thinning exponent of tree populations: a hypothesis. Can. J. For. Res 25:1608-1617
- Pastor J., Cohen Y. und Moen R. (1999) Generation of Spatial Patterns in Boreal Forest Landscapes. Ecosystems 2:439-450
- Peet R.K und Christensen N.L. (1987) Competition and Tree Death. Bioscience 37(8):586-594.
- Persson H. (1978): Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. Oikos 30:508-519

- Pogonya-Stefanovich Y.F. (1963) Some new information about the Cretaceous of the Eastern Margin of the East-Siberian Plate. In: AS of USSR. Tectonics of Siberia. Vol 2. Moscow
- Raison R. J. (1979) Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. Plant and Soil 51, 73-108.
- Ranger J., Marques R., Colin-Belgrand M., Flammang N. und Gelhaye D. (1995) The dynamics of biomass and nutrient accumulation in a Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* Franco) stand studied using a chronosequence approach. Forest Ecology and Management 72: 167-183.
- Reich P. B., Oleksyn J., Modrzynski J. und Tjoelker M.G. (1996) Evidence that longer needle retention of spruce and pine populations at higher elevations and high latitudes is largely a phenotypic response. Tree Physiology 16: 643-647
- Reyes O. und Casal M. (1998) Germination of Pinus pinaster, P. radiata and Eucalyptus globulus in relation to the amount of ash produce by forest fires. Annales des Sciences Forestieres 55(7):837-845
- Ryan M. G., Binkley D, und Fownes J. (1997) Age-related decline in forest productivity: pattern and process. Advances in Ecological Research 27:213-262.
- Safranova G.P. (1993) The place of common pine in the ecosystem of the Sibirian taiga. Lesovedenie 5:48-54.
- Sannikov S. N. and Goldammer J. G. (1996) Fire ecology of Pine forests of Northern Eurasia. In Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. Eds. J G Goldammer and V V Furyaev. pp. 151-167, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Schimel DS (1995) Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. Global Change Biology 1: 77-91.
- Schoettle A. W. und Fahey T. J. (1994) Foliage and fine root longevity of pines. In: Environmental constraints on the structure and productivity of pine ecosystems: a comparative analysis. Hrsg. Gholz H. L. Liner S. und McMurtie R. E., Ecological Bulletins 43:136-154.
- Schulze E.-D. und Mooney H. A. (1994) Biodiversity and Ecosystem Function. Ecological Studies 99, Springer Verlag, Berlin, S. 525
- Schulze E.-D., Kelliher F. M., Körner Ch., Lloyd J., Hollinger D. Y. und Vygodskaya N. N. (1996) The Role of vegetation in controlling carbon dioxide and water exchange between land surface and the atmosphere. In: Chlobal Change and Terrestrial Ecosystems. IGBP Book Series. (Hrsg.) Walker B. und Steffen W., Cambridge University Press. Cambridge.
- Schulze E.-D. and Heimann M. (1998) Carbon and water exchange of terrestrial systems. In: Galloway J and Mellilo J (eds) Asian Change in the Context of Global Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.
- Schulze E.-D., Lloyd J., Kelliher F. M., Wirth C., Rebmann C., Lühker B., Mund M., Knohl A., Milyukova I., Schulze W., Ziegler W., Varlagin A., Sogachov A., Valentini R., Dore S., Grigoriev S., Kolle O., Tchebakova N. and Vygodskaya N. (1999b) Productivity of forests in the Eurosiberian boreal region and their potential to act as a carbon sink A synthesis. Global Change Biology 5, 703-722.

- Schweingruber F. H. (1996) Tree Rings and Environment. Dendroecology. Birmensdorf, Swiss Federal Institut for Forest, Snow and Landscape Research, Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt. 609 pp.
- Schwinning S. und Weiner J. (1998) Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. Oecologia 113:447-455
- Shvidenko A Z. und Nilsson S. (1994) What do we know about the Siberian Forest? Ambio 23(7):396-404.
- Shvidenko A Z und Nilsson S (1999) Phytomass, increment, mortality and carbon budget of Russian forest. Journal of Climate Change, im Druck.
- Shvidenko A. Z. und Nilsson S. (2000) Fire and the carbon budget of Russian forests. In: Fire, Climate Change and Carbon Cycling in the Boreal Forest. (Hrsg. Kasischke E. S. und Stocks B. J.) Ecological Studies Bd. 138. Springer, New York. 461 S.
- Silvertown J.W. und Lovett Doust J. (1993): Introduction to plant population biology. Blackwell Scientific Publications Ltd. Oxford.
- Sinclair D.F. (1985) On tests of spatial randomness using mean nearest neighbour distance. Ecology, 66(3):1084-1085
- Siry M. (1999) Die Bestandesentwicklung und die Kohlenstoff- und Stickstoffvorräte eine Chronosequenz von Kiefernbeständen des Vacciniumtyps in Zentralsibirien. Diplomarbeit am geographischen Institut der Ruhr-Universität Bochum und am Max-Planck-Institut für Biogeochemie Jena. 102 S.
- Sokal R. R. und Rohlf F. J. (1995) Biometry. WH Freeman and Company. New York
- Sprugel D. G. (1983) Correcting for bias in log-transformed allometric equations. Ecology 64(1):209-210
- Steffen W. L. und Shvidenko A. Z. (Hrsg.) (1996) IGPB Northern Eurasia Study: Prospectus for an Integrated Global Change Research Project. IGBP Report Nr. 37, The Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm, 93 S.
- Steijlen I., Nilsson M.-C., Zackrisson O. (1994) Seed regeneration of Scots pine in boreal forest stands dominated by lichen and feather moss. Canadian Journal of Forest Research 25: 713-723.
- Stocks B. J. und Lynham T. J. (1996): Fire weather climatology in Canada and Russia. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. Eds. J G Goldammer and V V Furyaev, pp. 418-487. Kluver Academic Publishers, London.
- Stoll P., Weiner J. und Schmid B. (1994): Growth variation in a naturally established population of *Pinus sylvestris*. Ecology 75(3):660-670
- Svetnam T. W. (1996) Fire and Climate History in the Central Yenisey Region, Siberia. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. Eds. J G Goldammer and V V Furyaev, pp. 90-104. Kluver Academic Publishers, London.
- Timmer V.R. und Armstrong G. (1987): Diagnosing nutritional status fo containerized tree seedlings: Comparative plant analysis. Soil. Sci. Soc. Am. J. 51: 1082-1086.
- Tölle, H. und Hofmann, G. (1970): Beziehungen zwischen Bodenvegetation, Ernährung und Wachstum mittelalter Kiefernbestände im nordostdeutschen Tiefland. Arch. Forstwes. 19:385-400.

- Trumbore S. E. und Harden J. W. (1997) Accumulation and turnover of carbon in organic and minderal soils of the BOREAS northern study. Journal of Geophysical Research, 112(D24):28817-28830
- Ugolini F. C., Dawson H. und Zachara J. (1977) Direct Evidence of Particle Migration in the Soil Solution of a Podzol. Science 198:603-605
- Usol`tsev V.A. (1985) Modelling structure and stand phytomass dynamics [in russisch]. 189 pp. Krasn. Univ. Krasnoyarsk.
- Usol`tsev V.A. and Vanclay J.K. (1995) Stand Biomass Dynamics of Pine Plantations and Natural Forests on Dry Steppe in Kazakhstan. Scand. J. For. Res. 10:305-312
- Vaganov E. A., Furyaev V. V., Tchebakova N. M. und Valendik E. N. (nicht veröffentlichtes Manuskript) Effects of fire and climate on succession and structural changes of the Siberian boreal forest. Global Change Biology (submitted).
- Vanninen P., Ylitalo H., Sievänen R. und Mäkelä A. (1996) Effects of age and site quality on the distribution of biomass in Scots pine. Trees 10, 213-238.
- Vanninen P. und Mäkelä A (1999) Fine root biomass of Scots pine stands differing in age and site fertility in southern Finland. Tree Physiology 19:823-830
- Van Wagner C.E. (1983) Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands In: Wein RW and MacLean DA (eds) The Role of Fire in Northern circumpolar Ecosystems. SCOPE, John Wiley & Sons Ltd.
- Verwijst T. (1989) Self-thinning in even-aged natural stands of <u>Betula pubescens</u>. Oikos 56:264-268
- Vogt K. A., Vogt D. J., Palmiotto P. A., Boon P. O'Hara J. und Asbjornsen H. (1996) Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. Plant and Soil 187:159-219.
- Volokitina A.V. (1996) Forest fuel maps. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. (Hrsg.) Goldammer J. G. und Furyaev V. V., S. 239-252. Kluver Academic Publishers, Dordrecht.
- Waldrop T. A. und Brose P. H. (1999) A comparison of fire intensity levels for stand replacement of table mountain pine (*Pinus pungens* Lamb.). Forest Ecology and Management 113(2/3):155-166
- Walter H. and Breckle S.-W. (1986) Ökologie der Erde. Vol. 3: Spezielle Ökologie der gemäßigten und arktischen Zonen Euro-Nordasiens. G.Fischer, Stuttgart, UTB: 587 S
- Wardle D. A., Zackrisson O. und Nilsson M.-C. (1998) The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences. Oecologia 115(3):419-426
- Waring R. H. und Running S. W. (1998) Forest ecosystems Analysis at multiple scales. 2<sup>nd</sup> edition. Academic Press. San Diego. 369 S.
- WBGU Wissenschaftlicher Beirat der Bundesregierung Globale Umweltveränderungen (1998) Die Anrechnung biologischer Quellen und Senken im Kyoto-Protokoll: Fortschritt oder Rückschlag für den globalen Umweltschutz? Bremerhaven, WBGU, S. 76.
- Weiner J. und Thomas S.C. (1986) Size variability and competition in plant monocultures. Oikos 47:211-222.
- Weiner J. (1990) Asymmetric competition in plant populations. Trend in Ecology and Evolution 5(11):360-364.

- Weller D.E. (1987a) A re-evaluation of the -3/2 power rule of the plant self-thinning. Ecological Monographs, 57(1):23-43
- Weller D.E. (1987b) Self-thinning exponent correlated with allometric measures of plant geometry. Ecology 68(4):813-821
- Wenk G., Antanitis V. und Šmelko Š. (1990): Waldertragslehre. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag, pp. 448.
- Wennstrom U. Bergsten U. und Nilsson J. E. (1999) Mechanized microsite preparation and direct seeding of Pinus sylvestris in boreal forests a way to create desired spacing at low cost. New Forests 18(2):179-198
- Westoby M. (1984) The Self-Thinning Rule. Advances in Ecological Research 14:167-225
- White (1981) The allometric Interpretation of the Self-thinning Rule. J. theor. Biol. 89:475-500
- Wiedemann E. (1951) Ertragskundliche und waldbauliche Grundlagen der Forstwirtschaft. Frankfurt a. M., Sauerländer.
- Wirth C. (1996) Oberirdische Biomasse, Stickstoffhaushalt und Populationsdynamik einer Chronosequenz von Waldkiefern-Beständen in Sibirien. Diplomarbeit am Lehrstuhl für Pflanzenökologie I, Universität Bayreuth, 162 S.
- Wirth C., Schulze E.-D., Schulze W., von Stünzner-Karbe D., Ziegler W., Miljukowa I. M., Sogatchev A., Varlagin A. B., Panvyorov M., Grigorev S., Kusnetzova W., Siry M., Hardes G., Zimmermann R., and Vygodskaya N. N. (1999) Above-ground biomass and structure of pristine Siberian Scots Pine forests as controlled by competition and fire. Oecologia 121, 66-80.
- Wirth C., Schulze E.-D., Lühker B., Grigoriev S., Siry M., Hardes G., Ziegler W., Backor M., Bauer G. und Vygodskaya N.N. (2000) Fire and site type effects on the long-term carbon balance in pristine Siberian Scots pine forests. Plant and Soil (akzeptiert)
- Yevdokimenko M. D. (1996) Fire-induced transformations in the productivity of light coniferous stands of the Trans-Baikal Region and Mongolia. In: Fire in Ecosystems of Boreal Eurasia. Eds. J G Goldammer and V V Furyaev, pp. 211-218. Kluver Academic Publishers, Dordrecht.
- Yoda K., Kira T., Ogawa H. and Hozumi H. (1963) Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions. J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. Ser. D. 14:107-129
- Zouh W. (1998) Optimal natural regeneration of Scots pine with seed trees. Journal of Environmental Management 53(3):263-271
- Zubakov V.A. (1958) Stratigraphy of quaternary deposits of Near-Yenisei Siberia. Transactions of the Academy of Sciences of the USSR 119(4): 763-765.

# 9 Verzeichnis der Abkürzungen und Variablen

Α	Bodenfläche eines Bestandes oder einer Population								
a	Einheit lat. <i>annum</i> = Jahr oder Funktionsparameter								
Ae	A-Horizont, e für <i>eluvial</i> = sauer gebleicht, podsoliert								
A <sub>h</sub>	Humusreicher oberer Mineralbodenhorizont (C-Konzentration < 17 %)								
A <sub>he</sub>	Häufig graugefärbter Übergangshorizont zwischen $A_h$ und $A_e$								
b	Häufig verwendeter Parameter für die Steigung einer Geraden								
В	Mineralischer Unterbodenhorizont								
BHD	Brusthöhendurchmesser = Durchmesser eines Baumes bei 1,30 m								
BPP	Brutto-Primärproduktion								
B <sub>s</sub>	Mineralischer Unterbodenhorizont, der bei Podsolen als Illuvialhorizont mit Sesquioxiden angereichert ist – keine Humusanricherung erkennbar								
С	Ausgangssubstrat der Bodenbildung; vor Ort helle Quarzsande								
С	Länge der Kontaktlinie eines Bestandes mit einem angrenzenden Feuchtgebiet [km]; Maß der Bestandesfragmentierung								
$C_G$	Gesamtkohlenstoffvorrat in einem Ökosystem								
$C_{max}$	Maximal während der Bestandesentwicklung erreichbarer Ökosystem- Kohlenstoffvorrat								
Cneu	Neu akkumulierter Kohlenstoff während der Bestandesentwicklung								
$CO_2$	Kohlendioxid								
CV	Varianzkoeffizient = Standardabweichung*100 / Mittelwert)								
$D_0$	Basisdurchmesser eines Baumes								
$D^2H$	Quadrat des Brusthöhendurchmessers multipliziert mit der Baumhöhe [m <sup>3</sup> ]								
DF	Direkte Kohlenstoffverluste während eines Feuers durch Verbrennung organischen Materials								
$d_o$	Kleinster Durchmesser eines liegenden, toten Baumes								
DSR	engl. drought severity rating; klimatologischer Index, der die Feuergefahr während eines bestimmten Tages charakterisiert								
$d_u$	Größter Durchmesser eines liegenden, toten Baumes								
F	Fragmentierungsindex oder Wert der F-Statistik								
FÄ	Biomassekompartiment "Feinäste" = unbenadelte Äste mit einem Durchmesser kleiner als 5 cm								
FG	Frischgewicht								
FWI	Fire Weather Index; Ein aus Klimadaten abgeleiteter Index zur Charakterisierung der Auftrittswahrscheinlich von Waldbränden.								

8	Schiefe; Verteilungsstatistik
GÄ	Biomassekompartiment "Grobäste" = Äste mit einem Durchmesser größer als 5 cm
Gt	Gigatonne = $10^9$ Tonnen
h	Höhe
$H'_G$	Im Laufe der Bestandesentwicklung oberirdisch produzierte Holzbiomasse ermittelt über Mortalitätsanalyse
H'TL	Kohlenstoffvorrat im neuen liegenden Totholz ermittelt nach der Mortalitätsanalyse
$H_G$	Im Laufe der Bestandesentwicklung oberirdisch produzierte Holzbiomasse
$H_L$	Im Laufe der Bestandesentwicklung oberirdisch akkumulierte Holzbiomasse
$H_{TA}$	Masse des Totholzes, das von Überresten einer älteren Baumgeneration stammt
$H_{TL}$	Im Laufe der Bestandesentwicklung kumulativ produziertes liegendes Totholz
H <sub>TS</sub>	Im Laufe der Bestandesentwicklung oberirdisch akkumulierte Masse an stehendem Totholz
IF	Indirekt durch Feuer verursachte Kohlenstoffverluste
IFI	engl. initial fire interval = Zeit vom Beginn der Bestandesentwicklung bis zum ersten Feuerereignis
k	Zerfallskonstante der Exponentialfunktion
KFI	Kronenfeuerinterval
L	Länge (z. B. Plotgrenze oder Gitterlinienlänge)
LAI	Blattflächenindex = projizierte Fläche aller Blätter bzw. Nadeln pro Grundfläche Boden
М	Biomasse pro Fläche
т	Biomasse pro Individuum
MFI	Mittleres Feuerinterval während der Bestandesentwicklung
$m_n$	Nadelbiomasse
mol C	Mol Kohlenstoff; Mengenangabe
mol N	Mol Stickstoff; Mengenangabe
MSR	engl. Monthly Severity Rating; klimatologischer Index, der die Feuergefahr während eines bestimmten Monats charakterisiert
Ν	Anzahl Individuen oder Biomassekompartiment "Nadeln"
n	Stichprobenmenge; Statistik
NBP	Netto-Biom-Production = $NEP$ -( $IF + DF$ )
NEE	engl. <i>net ecosystem exchange</i> ; entspricht <i>NEP</i> , die mit der Eddy-Kovarianz- Methode gemessen wurde.
NEP	Netto- $\ddot{O}$ kosystemproduktion = NPP- $R_h$

NEP-10a	Netto-Ökosystemproduktion, die aus der Veränderung der Ökosystem- Kohlenstoffvorräte während einer Dekade errechnet wurde.
<i>NEP</i> <sub>F</sub>	Netto-Ökosystemproduktion in einem Feuerökosystem; entspricht NBP auf Bestandesebene.
$N_G$	Im Laufe der Bestandesentwicklung produzierte Nadelbiomasse
NPP	Netto-Primärproduktion = $BPP$ -R <sub>a</sub>
$NPP_{\rm H}$	Netto-Primärproduktion in den Holzkompartimenten
$NPP_{\rm N}$	Nettoprimärproduktion von Nadeln
$O_{\mathrm{f}}$	Schicht der organischen Auflage (Fermentationsschicht) bestehend aus unvollständig zersetztem pflanzlichen Material
$O_h$	Schicht der organischen Auflage bestehend aus vollständig zersetztem pflanzlichen Material
Ol	Schicht der organischen Auflage (Streuschicht) bestehend aus nahezu unzersetztem pflanzlichen Material
$O_N$	Aktueller Kohlenstoffvorrat in der organischen Auflage ohne liegendes Totholz
$O_{TL}$	Aktueller Kohlenstoffvorrat im liegenden Totholz
Р	Irrtumswahrscheinlichkeit; Statistik
R	Aggregationsindex nach Clark und Evans (1954) = $r_a/r_e$
$R_a$	Autotrophe Atmung
<i>r</i> <sub>a</sub>	Durchschnittlicher gemessener Abstand von Individuen einer Population zu ihren jeweils nächsten Nachbarn
<i>r</i> <sub>e</sub>	Theoretischer Abstand von Individuen einer Population zu ihren jeweils nächsten Nachbarn, wenn einer Zufallsverteilung vorliegt.
RGR	engl. relative growth rate; Relative Wachstumsrate
$R_h$	Heterotrophe Atmung
ro	oberer Radius eines Stammabschnittes
r <sub>u</sub>	unterer Radius eines Stammabschnittes
S	Standardfehler einer Probenstatistik
t	Probenstatistik der Student-Verteilung oder Variable für Zeit
TG	Trockengewicht
V	Volumen
Z	Biomassekompartiment "Zweige"
Zahl <sub>h</sub>	Subskript, das die Zugehörigkeit eines Bestandes zur stark gebrannten Chronosequenz bezeichnet
Zahl <sub>l</sub>	Subskript, das die Zugehörigkeit eines Bestandes zur Chronosequenz des Flechtentyps bezeichnet
Zahl <sub>m</sub>	Subskript, das die Zugehörigkeit eines Bestandes zur moderat gebrannten Chronosequenz bezeichnet

Zahl <sub>u</sub>	Subskript, das die Zugehörigkeit eines Bestandes zur nicht gebrannten Chronosequenz bezeichnet
Zahl <sub>v</sub>	Subskript, das die Zugehörigkeit eines Bestandes zur Chronosequenz des Vacciniumtyps bezeichnet
λ	Blatt- bzw. Nadelfläche pro Pflanze
ρ	Bestandesdichte = $N/A$
τ	Mittlere Verweildauer eines Kohlenstoffatoms in einem Ökosystemkompartiment

# 10 Abbildungsverzeichnis

## 11 Tabellenverzeichnis

# **12 List of Figures**

# 13 List of Tables

## 14 Anhang

Anhang A: Trockengewichte (TG) der Biomasse-Hauptkompartimente der einzelnen Erntebäume. Ebenso sind der Brusthöhendurchmesser (BHD), die Höhe und das Trockenvolumen der Stämme unter der Rinde angegeben; (n. b. = nicht bestimmt, k. k. = kein Kernholz vorhanden)

Appendix A: Dry weight of main biomass components of individual sample trees. Diameter at breast height, tree height and volume under bark in dry conditions. (n. b. = not determined, k. s. = no heartwood present)

Bestand	Baum-Nr.	BHD	Höhe	Stamm- Volumen unter Rinde	Stamm unter Rinde	Splintholz	Rinde	Grobäste	Feinäste	Zweige	Nadeln
		[m]	[m]	[m <sup>3</sup> <sub>TG</sub> ]				[kg <sub>TG</sub> ]			
14 <sub>lu</sub>	3	0,051	2,8	0,0012	k. k.	0,50	0,14	0	0,07	0,11	0,34
	7	0,025	1,6	0,0001	k. k.	0,05	0,02	0	0,01	0,03	0,09
	18	0,018	1,1	0,0001	k. k.	0,02	0,01	0	0,00	0,01	0,03
	33	0,064	4,8	0,0031	k. k.	1,29	0,29	0	0,19	0,61	1,35
	52	0,032	2,2	0,0005	k. k.	0,22	0,06	0	0,01	0,07	0,16
28 <sub>1u</sub>	14	0,029	3,7	0,0011	k. k.	0,45	0,18	0	0,05	0,07	0,21
	23	0,016	2,7	0,0003	k. k.	0,13	0,05	0	0,00	0,004	0,02
	37	0,040	3,8	0,0016	k. k.	0,68	0,27	0	0,06	0,17	0,39
	46	0,008	1,8	0,0002	k. k.	0,07	0,04	0	0,01	0,01	0,04
	79	0,049	4,8	0,0036	k. k.	1,50	0,31	0	0,16	0,17	0,65
	12	0,033	3,5	0,0036	k. k.	1,49	0,46	n. b.	n. b.	n. b.	n. b.
24	19 49	0,029 0,035	2,9 4	0,0024	k. k. k. k.	1,00 1,11	0,27 0,33	n. b. n. b.	n. b. n. b.	n. b. n. b.	n. b. n. b.
ЭI <sub>lu</sub>	13 51	0,087 0,033 0,026	5,8 4,9 3,1	0,0120 0,0043 0,0015	к. к. k. k. k. k.	4,96 1,77 0,63	n. b. n. b. n. b.	0 0 0	0,14 0,15	0,46 0,08 0,04	0,95 0,23 0,14
95 <sub>1u</sub>	55	0,012	2,0	0,0004	k. k.	0,17	n. b.	0	0,03	0,01	0,03
	98	0,051	5,2	0,0114	k. k.	4,68	n. b.	0	0,66	0,17	0,48
	17	0,124	14,5	0,077	33,34	21.50	2,94	0	1,50	0,30	1,32
•	20 21 72	0,088 0,159	13,5 16,9	0,033 0,118	14,24 51,09	9,58 29,18	1,84 6,35	0	0,59 3,98	0,09 0,55	0,47 2,89
	No 70	0,045 0,196	17,4	0,005	2,02 84,69	52,72	0,02 6,05	0	4,59	0,02 0,90	4,23
67 <sub>lm</sub>	4	0,131	11,3	0,048	20,73	n. b.	2,50	0,36	2,50	0,94	4,01
	9	0,083	9,9	0,019	8,41	n. b.	0,78	0	0,33	0,17	0,78
	37	0,057	7,6	0,008	3,36	2,01	0,78	0	0,40	0,13	0,59
	47 60 1 30	0,102 0,105 0,103 0,102	9,6 9,5	0,084 0,026 0,035 0,040	11,51 15,03	20,14 n. b. 9,78	4,33 2,27 2,29 1 96	n. b.	2,70 2,14 n. b.	0,94 0,48 n. b.	4,50 2,41 n. b.
138 <sub>lm</sub>	46 8	0,102 0,111 0,301	11,7 11,5 19,2	0,040 0,034 0,548	14,80 237,98	9,35 87,17	2,00 24,67	n. b. 18,93	n. b. 11,29	n. b. 2,08	n. b. 10,2
	15	0,162	13,9	0,124	53,89	26,94	4,52	1,70	3,80	0,78	4,8
	33	0,245	17,5	0,356	154,51	62,80	10,21	4,37	5,58	1,196	5,5
	42	0,119	12,3	0,044	19,33	8,36	2,01	0	1,12	0,27	1,4
	9	0,201	15,7	0,222	96,62	53,72	5,45	n. b.	n. b.	n. b.	n. b.
	10	0,191	15,8	0,201	87,15	44,38	5,12	n. b.	n. b.	n. b.	n. b.
	24	0,177	15,5	0,154	67.07	30,36	4,00	n. b.	n. b.	n. b.	n. b.
<b>200</b> Im	38	0,181	16,6	0,181	78,51	41,79	5,63	n. b.	n. b.	n. b.	n. b.
	8	0,344	19,9	0,773	335,93	125,59	29,88	45,35	16,87	4,12	17,1
	49	0,363	20,9	0,886	385,02	162,87	25,06	58,20	22,64	4,02	20,7

	54	0,150	13,5	0,106	46,24	23,17	1,20	0,49	2,03	0.33	1,9
	76	0 274	21 5	0 526	228 75	66 55	13 71	4 97	4 12	1 11	35
	05	0,207	20.1	0.274	110.06	52 12	5 60	0.07	2 /0	0.62	27
004	95	0,207	20,1	0,274	119,00	447.05	5,09	0,97	3,49	0,05	2,1
<b>204</b> lm	1	0,420	19,7	0,927	402,93	147,25	56,31	64,21	25,47	6,11	26,3
	9	0,321	17,6	0,539	234,24	91,79	19,81	32,03	19,60	3,80	20,8
	22	0,236	17,3	0,283	123,09	49,61	8,09	5,19	5,25	1,20	5,8
	26	0,274	17,6	0,362	157,28	82,34	14,95	17,91	17,71	3,48	11,3
	27	0,191	16,8	0,209	90,93	31,10	8,61	2,73	1,51	0,61	2,7
	30	0,153	13,6	0,091	39,56	11,67	4,29	1,18	0,84	0,24	1,0
	12	0.204	14.5	0.165	71.68	22.28	6.09	n. b.	n. b.	n. b.	n. b.
	6	0 223	19.0	0 271	117 78	44 65	9,70	n h	n h	n h	n h
	18	0,220	15.0	0,273	06.81	23 57	7 58	n h	n b	n b	n h
202	40	0,210	20.0	0,223	404.44	101.05	22,20	FD 66	05.07	2.02	15.0
JOJIM	5	0,379	20,0	0,976	424,11	121,35	22,39	52,00	25,37	3,02	15,3
	9	0,290	19,3	0,505	219,61	67,39	15,23	12,38	10,34	1,71	9,6
	11	0,331	19,3	0,691	300,19	69,42	28,16	10,19	10,96	2,46	10,4
	13	0,420	21,3	1,252	544,30	180,86	59,62	54,84	20,39	5,48	28,2
	33	0,242	15,6	0,340	147,81	29,27	8,72	6,97	7,00	0,83	3,6
14 <sub>th</sub>	18	0,069	3.0	0,0025	k. k.	1.03	0.31	0	0,30	0.03	0,62
	21	0.092	3.3	0.0037	k. k.	1.54	0.52	0	0.66	0.07	1.79
	26	0.059	23	0.0012	k k	0.48	0.19	0 0	0.15	0.03	0.59
	22	0,000	17	0,0012	k k	0,40	0,10	0	0,10	0,00	0,00
	33	0,040	1,1	0,0005	N. N.	0,21	0,13	0	0,10	0,02	0,50
	40	0,020	0,7	0,00001	К. К.	0,02	0,01	0	0,01	0,01	0,05
26 <sub>lh</sub>	1	0,102	6,9	0,0227	9,88	8,12	3,28	0	2,08	0,37	2,30
	3	0,054	4,5	0,0049	2,14	1,69	0,46	0	0,46	0,08	0,40
	8	0,072	5,5	0,0084	3,65	3,81	1,12	0	0,86	0,17	0,98
	15	0,038	3,1	0,0016	0,69	0,64	0,24	0	0,22	0,03	0,13
	25	0,011	1,5	0,0003	k. k.	0,13	0,05	0	0,03	0,01	0,04
<b>48</b> <sub>lh</sub>	18	0,032	4,5	0,0016	0,68	0,58	0,29	0	0,00	0,06	0,27
	26	0,095	7,93	0.0195	8,46	3,07	1,73	0	1,22	0.32	2,01
	59	0.127	9.5	0.0421	18.30	6.44	3.67	0	3.70	0.46	1.94
	72	0.153	10.6	0.0753	32,70	25.21	4.58	0	7.50	1.26	5.71
	76	0.065	7 21	0.0142	6 16	4 89	0.50	0	0,00	0.20	0.72
215	7	0 484	17.0	1 2402	539.01	231 47	54 49	201 9	28,90	13 18	44 01
	18	0,101	17.2	0 0503	116.03	173.61	36 56	73.80	20,00	6 17	23.82
	20	0,403	11,2	0,9595	410,95	62.65	45.00	10,00	20,10	4.67	23,02
	29	0,239	15,4	0,3100	134,99	03,05	15,30	12,30	4,37	1,07	0,73
	Х	0,331	15	0,5060	219,91	66,25	20,69	21,38	6,15	2,90	10,56
235 <sub>lh</sub>	av	0,366	19,2	0,7449	323,28	n. b.	n. b.	53,35		Σ 53,1	
244 <sub>lh</sub>	15	0,213	13,1	0,1828	79,46	48,75	10,13	14,20	14,48	3,23	13,09
	36	0,277	15,2	0,4061	176,51	49,45	11,15	10,07	6,11	1,26	6,35
	37	0,379	16,5	0,7645	332,26	117,69	30,19	94,05	27,38	4,72	28,84
	48	0,153	10,6	0,1182	51,36	30,47	5,06	8,30	8,50	7,93	7,93
	29	0,656	20,8	3,4669	1506,70	224,92	49,36	206.7	22.8	6,18	28,24
274 <sub>11</sub>	17	0.407	19	0.8758	380.11	n. b.	n. b.	89.00	17.6	8.82	30.47
360	av	0 490	20.8	1 4477	628.28	n h	n h	118 3	,0	<u>Σ 67 5</u>	00,
ooon	uv	0,400	20,0	1,4477	020,20			110,0		201,5	
12	13	0 032	12	0 0021	0 03	0.73	0.18	0	0.02	0 15	0.25
• <b>4</b> vu	21	0,052		0,0021	2.46	1 00	0,10	0	0,02	0,10	0,20
	21	0,055	5,1	0,0057	2,40	1,90	0,20	0	0,13	0,33	0,04
	25	0,099	5,9	0,0198	8,63	7,62	1,79	0	2,87	1,99	2,97
	34	0,073	5,3	0,0085	3,70	3,02	0,87	0	0,61	0,88	1,24
	83	0,013	2,6	0,0003	0,14	0,14	0,06	0	0	0,02	0,04
53 <sub>vm</sub>	13	0,108	10,7	0,0376	16,35	14,98	2,30	0	0,03	0,01	0,02
	20	0,057	7,5	0,0086	3,74	3,43	0,68	0	0,18	0,29	0,83
	72	0,080	9,0	0,0198	8,62	7,67	1,36	0	0,88	0.31	0,86
	85	0.134	10.7	0.0648	28.14	25.78	2.80	0	4.77	1.85	4.52
	88	0 169	12 4	0 1056	45 80	38.81	11 11	0	9.76	7 13	19.08
95	30 2	0.042	50	0.0054	224	1 16	0.27	0	0.07	0.01	0.00
JJvm	40	0,043	17.0	0,0004	2,34	72.00	0,27	5 5 6	0,07	0,01	0,03
	10	0,194	17,0	0,2181	94,80	13,83	7,09	5,58	3,55	2,14	0,05
	18	0,247	19,5	0,3486	151,50	116,58	16,40	14,43	6,58	3,59	10,99
	29	0,146	17,8	0,1326	57,64	42,56	5,81	0	2,21	0,94	2,50
	45	0,094	13,9	0,0334	14,51	10,35	2,04	0	1,22	0,22	0,73
266 <sub>vm</sub>	av	0,392	23,1	1,0402	451,50	319,56	22,24	96,56	14,7	3,95	15,30

Anhang B: Biomassen der ein- bis dreijährigen Nadeljahrgänge der einzelnen Erntebäume (1-j. = einjährig).

Appendix B: Biomass of one- to three-year old needles of individual sample trees (1-j. = one year old).

Bestand	Baum	1-j. Nadeln	2-j. Nadeln	3-j. Nadeln	Bestand	Baum	1-j. Nadeln	2-j. Nadeln	3-j. Nadeln
			[kg <sub>TG</sub> ]					[kg <sub>TG</sub> ]	
14 <sub>/u</sub>	3	0,068	0,126	0,058	14 <sub>//r</sub>	18	0,102	0,138	0,076
	7	0,017	0,031	0,008		21	0,279	0,401	0,278
	18	0,006	0,008	0,004		26	0,074	0,164	0,128
	33	0,235	0,269	0,261		33	0,080	0,054	0,035
	52	0,022	0,049	0,019		46	0,015	0,014	0,007
28 <sub>/u</sub>	14	0,051	0,049	0,043	26 <sub>lh</sub>	1	0,520	0,483	0,402
	23	0,003	0,003	0,004		3	0,089	0,079	0,054
	37	0,078	0,081	0,077		8	0,123	0,167	0,120
	46	0,006	0,009	0,008		15	0,022	0,036	0,023
	79	0,137	0,107	0,148		25	0,008	0,008	0,006
95 <sub>1u</sub>	17	0,229	0,338	0,307	48 <sub>1h</sub>	18	0,058	0,070	0,042
	21	0,780	1,000	0,455		26	0,493	0,538	0,533
	25	0,112	0,138	0,063		59	0,684	0,449	0,306
	70	1,278	1,158	0,378		72	1,234	1,507	0,906
	72	0,016	0,020	0,010		76	0,252	0,162	0,069
					215 <sub><i>lh</i></sub>	29	0,835	1,370	0,870
67 <sub>Im</sub>	4	0,894	0,843	0,640		х	1,780	2,000	2,300
	9	0,155	0,167	0,142		18	3,980	5,410	5,200
	37	0,107	0,102	0,100		7	10,250	14,910	9,110
	47	0,834	0,853	0,765					
	60	0,481	0,292	0,329	12 <sub>vu</sub>	21	0,062	0,083	0,033
138 <sub>Im</sub>	15	0,806	0,825	0,866		25	0,102	0,245	0,154
	33	1,176	1,363	0,836		34	0,793	0,773	0,283
	42	0,304	0,264	0,238		13	0,281	0,330	0,099
200 <sub>Im</sub>	8	4,490	5,020	1,568		83	0,008	0,014	0,013
	49	5,131	7,180	3,465	53 <sub>vm</sub>	13	0,441	0,766	0,430
	54	0,463	0,342	0,258		20	0,112	0,181	0,164
	76	0,670	0,744	0,695		72	0,150	0,244	0,174
	95	0,453	0,861	0,439		85	0,800	1,010	0,940
204 <sub>Im</sub>	1	5,338	4,969	4,838		88	2,700	4,390	4,520
	9	3,817	3,198	4,456	95 <sub>vm</sub>	2	0,005	0,007	0,006
	22	1,453	0,967	1,294		16	1,455	1,439	1,211
	26	2,228	2,284	1,532		18	2,568	2,256	1,028
	27	0,556	0,641	0,465		29	0,520	0,543	0,376
	30	0,303	0,166	0,129		45	0,122	0,185	0,123
383 <sub>Im</sub>	5	4,578	3,143	3,204					
	9	2,735	2,060	1,177					
	11	3,016	2,443	2,114					
	13	6,357	5,973	3,200					
	33	0,851	0,522	0,816					

Anhang C: Stickstoffkonzentration in den Nadeln verschiedener Jahrgänge (z. B. 1-j = einjährige Nadeln) in [ $\mu$ mol N g<sub>dw</sub><sup>-1</sup>].

Appendix C: Nitrogen concentrations in needles (e. g. 1-j = one year old needles) in [µmol N  $g_{dw}^{-1}$ ].

Bestand	Baum-Nr.	0-j	1-j	2-j	3-j	4-j	5-j	6-j	7-j	8-j
				-	[µmol l	V g <sub>dw</sub> <sup>-1</sup> ]				
14 <sub>/u</sub>	3	772,2	585,0	549,1	503,1	460,7				
	7	755,4	700,4	663,6	647,4					
	18	887,7	630,4	610,0	539,3	525,0				
	33	656,8	536,7	518,1	505,7	473,5	460,6	470,4		
	52	n. b.	699,7	744,5	600,4	485,7				
28 <sub>/u</sub>	14	725,0	661,4	562,1	547,1	625,0	534,3			
	23	669,3	687,9	626,4	507,9	599,3				
	37	670,0	546,4	n. b.	534,1	485,0	376,4	427,1	422,9	
	46	656,4	584,3	505,0	520,0	492,1	436,4			
95 <sub>/u</sub>	17	869,6	849,4	877,8	772,9	625,1	592,0			
	20	848,8	814,6	690,9	714,7	641,9				
	21	875,5	722,5	762,6	723,7	703,2				
	70	883,3	800,3	750,9	738,1	651,6				
	72	966,2	817,8	814,6	748,6	722,7				
67 <sub>Im</sub>	4	n. b.	679,3	528,6	560,7	555,7	446,4	621,4		
	9	607,9	415,0	437,1	392,1	417,9	356,4	395,7		
	37	689,3	673,6	626,6	614,9	594,3	526,4	503,6	401,4	
	47	704,3	632,1	622,9	482,2	487,9	401,8	340,7	355,5	
	60	671,4	590,0	554,8	502,1	502,1	459,0	451,8	432,6	409,2
138 <sub>Im</sub>	8	668,6	633,6	571,4	532,9	559,3	552,9			
	15	590,0	522,1	585,0	462,9	485,0	430,0	367,1	319,5	
	33	640,7	454,3	509,3	426,4	466,4	433,6	373,6	374,3	
	42	615,0	644,3	617,9	574,3	537,1	471,4	425,0		
200 <sub>Im</sub>	49	854,4	607,1	776,0	921,6	589,7				
	54	782,7	638,8	847,1	721,3	772,6	689,2			
	76	845,5	n. b.	721,7	605,8	755,6	608,5	596,9		
	8	808,8	596,6	683,2	544,5	635,6	566,9			
	95	733,9	800,7	668,9	715,9	715,0	488,0			
204 <sub>Im</sub>	1	746,4	496,4	488,6	487,1	390,0	410,0	343,7		
	9	1138,6	538,6	551,3	558,6	461,4	462,9			
	22	645,7	549,3	597,1	578,6	456,9	481,4			
	26	685,0	578,6	627,9	613,6	568,6	503,6	508,6		
	27	n. b.	528,6	662,1	516,4	532,1	522,9			
	30	749,3	627,1	610,0	595,0	566,4	515,7	527,1		
	6	n. b.	528,6	662,1	516,4	532,1	522,9			
383 <sub>Im</sub>	5	847,1	642,9	575,0	537,9	558,6	477,6	537,9		
	9	738,6	654,4	378,6	542,9	535,0	502,9	460,0		
	11	660,7	494,3	433,8	515,7	455,0	426,4			
	13	582,9	528,6	562,1	576,4	429,3	490,7			
	22	689 3	635.0	562 1	553.6	497.9	553.6	482 1		

Restand	Baum-Nr	0-i	1-i	2-i	3-i	4-i	5-i	6-i	7-i	
Destanu	Daum-In.	0-j		<u>-</u> -j	<u> </u>		<u> </u>	<u> </u>		
14	18	1027.6	913.2	865.9	738.9	582.2				
1 TIN	21	864 1	768 7	759.6	642.8	497.3	588 1			
	26	983.0	738.8	758 7	646.4	482.4	000,1			
	33	934.5	817.4	654.7	645.8	477.4				
	46	945.7	733.9	587.3	605.7	,				
26 <sub>th</sub>	1	704,1	624,6	568,6	509,8	498,6	469,3	425,2		
	3	936,2	758,7	737,5	633,4	578,3	544,4	- /		
	8	773,2	690,2	702,8	576,4	602,4	506,9	462,2		
	15	711,0	n. b.	705,0	542,7	555,1	500,0			
	25	949,7	n. b.	723,2	630,0	575,7				
48 <sub>/h</sub>	18	926,8	816,5	917,3	780,0	809,7				
	26	793,4	661,6	705,0	571,0	549,9				
	59	1014,7	775,6	681,2	708,7	818,3				
	72	903,0	831,0	634,3	678,0	633,5	710,7			
	76	766,7	822,5	824,0	961,7	838,6	751,7			
215 <sub>/h</sub>	7	1102,5	477,0	534,6	500,5	365,4	436,3			
	х	1180,1	739,6	784,9	683,1	599,9	541,6	484,6		
	18	1059,2	709,6	761,2	646,1	582,7	532,4			
	19	1048,6	768,3	743,9	671,7	643,5	642,9			
	29	905,8	594,9	627,0	657,1	624,1	566,6	647,1	558,6	
244 <sub>lh</sub>	15	800,0	735,7	651,4	632,1	578,6	n. b.	492,1		
	29	678,6	569,3	503,6	563,6	532,9	385,0	550,7		
	36	724,8	735,7	780,7	660,0	627,9	505,0	511,4		
	37	678,6	597,9	562,9	541,4	559,3	515,7	463,6		
	48	856,4	675,7	662,9	648,6	622,9	618,6	534,3	530,9	
274 <sub>1h</sub>	5	833,9	684,3	636,2	668,4	588,6	584,5	492,1		
	17	884,3	588,4	624,3	640,4	553,9	572,7	546,6		
12 <sub>vu</sub>	13	965,6	1017,6	976,0	888,6	823,1				
	21	806,3	826,8	809,9	765,7	545,1				
	25	835,5	707,3	729,9	635,1	447,1				
	34	982,3	850,5	830,7	800,9	642,5				
	83	1007,7	897,2	955,0	864,9					
53 <sub>vm</sub>	88	1029,1	854,2	859,4	794,1	748,5	683,6	610,5	525,5	
	85	1133,9	868,0	769,2	721,3	631,2	653,7	633,5		
	72	1121,3	810,7	804,1	686,4	640,8	684,0			
	20	1060,1	851,3	792,3	711,4	644,2	656,1	596,5		
OF	17	981,7	153,6	/44,2 050.0	580,9	641,9 860.0	5/4,1			
90 <sub>vm</sub>	2	967.4	001,/ 765.0	900,6 700,2	849,3 550.7	000,0	152,1			
	10	867,4	765,9	709,3	550,7	495,2	570.0			
	18	803,5	714,0	105,1	662,5	601,2	572,3	407 F		
	29	867,8	188,5	811,3	698,4	662,0	593,1	497,5		
266	45	854,6	942,2	957,0	800,8 740,7	/48,/ 607.5	610.9	<b>FEC 7</b>		
266 <sub>vm</sub>	26	940,9	871,8	844,7	749,7	697,5	619,8	556,7		

Forsetzung von Anhang B. (Appendix B continued)

Anhang D: Ergebnisse der Bodenkohlenstoffuntersuchung. Die Unterproben sind in Form von Monolithen genommen worden, deren Oberfläche angegeben ist. Die maximale Bodentiefe ist 25 cm gerechnet von der Oberläche des Mineralbodens. Die Kürzel "Org" und "Min" bezeichnen die Zuordnung entweder zur organischen Auflage oder zum mineralischen Bodenkörper

Appendix D: Results of soil carbon sampling. Subsamples were taken as soil monoliths. The surface of soil monoliths was either  $400 \text{ cm}^2$  or  $900 \text{ cm}^2$  as indicated in column 5. The depth of each monolith is 25 cm down from the surface of the mineral layer. The abbreviations "Org" and "Min" indicate whether the individual horizons were assigned to the organic or the mineral layer.

Bestand	Unterprobe	Horizont	Zuordnung	Fläche der Unterprobe	Trocken- gewicht	C-Konzentration	C-Dichte
				[cm*cm]	[g]	[%]	[mol C m <sup>-2</sup> ]
2	1	Flechten	Ora	20*20	14 809	52 03	16.05
Ziu	I	$\Omega_{1}/\Omega_{1} + \Delta_{1}$	Org	20 20	129.9	40.23	108.86
			Min	20 20	289.2	2 85	17 18
		Δ.	Min	20 20	203,2	0.49	29.97
		B	Min	20*20	8076	0.33	55 91
	2	Ő,	Ora	20*20	25.8	53 42	28 77
	-	$O_{t}/O_{b}+A_{b}$	Org	20*20	173.9	41 50	150.34
		Ach	Min	20*20	980.5	3.00	61 19
		A	Min	20*20	3463 7	0.42	30.41
		B	Min	20*20	7537.6	0.35	54 59
	3	0	Ora	20*20	18 1	54 81	20.77
	Ū	Of/Ob+Ab	Ora	20*20	215.8	42.77	192.29
		Ach	Min	20*20	759.6	3 14	49 69
		A	Min	20*20	2455.2	0.35	18 11
		B	Min	20*20	6999.2	0.36	52.93
14	1	AGB+O	Ora	30*30	104.0	38.88	37 43
		Ab	Min	30*30	682.4	16 09	101 67
		A	Min	30*30	14230 7	0.45	59 16
		B	Min	30*30	15043.3	0.38	53 21
	2		Ora	30*30	99.1	45.60	41 84
	2	Ab	Org	30*30	384.9	21.36	76 13
		A	Min	30*30	16125.4	0.13	18 81
		R	Min	30*30	14639.6	0,10	41 75
	3		Org	30*30	62.0	32.36	18 56
	5		Min	30*30	413 Q	10.67	10,50
		Δ.	Min	30*30	6639.6	0.43	26.31
		R	Min	30*30	21636.0	0,43	88.95
28	1	AGB	IVIIII	20*20	0.3	47 16	0 32
2010	1	Flechten	Ora	20 20	16.5	44 34	15 27
		C	Org	20 20	15.2	51.81	16.44
			Org	20 20	85.0	25.28	10,44
			Min	20 20	790.3	1 58	26.04
		Δ.	Min	20 20	3525.6	0.28	20,04
		R	Min	20 20	6000 2	0,20	37.01
	2	AGB	IVIIII	20 20	20	0,20	1 69
	2	Flechten	Ora	20 20	6.0	43.92	5 44
		n lecinteri	Org	20 20	39.0	40,92 51 02	41 50
			Org	20 20	108.8	25.28	57 31
			Min	20 20	/01.0	1 58	16.21
		Δ.	Min	20 20	2086.6	0.49	21 17
		R	Min	20 20 20 20	2000,0 861 <i>4 4</i>	0,43	26.74
	3	AGR	141111	20 20	27	47 98	20,74
	5	Flechten	Ora	20 20	2,1	45 50	0.41
			Org	20 20	32.2	43,30	32 18
			Org	20 20	32,2 77.0	47,55	26.76
			Min	20 20	677.5	2 86	20,70
		Δ.	Min	20 20	5/65 3	2,00	3/ 16
		rte P	Min	20 20	5022 1	0,30	18 51
	Λ		IVIIII	20 20	0522,4 2 F	10,10	2 52
	+	Flachton	Ora	20 20	∠,0 2 0	40,10	2,52
		riechten	Org	20 20	∠,ō 40.0	40,04	2,01 12 12
			Org	20 20	40,9	49,30	42,13
		Of/Oh+Ah	Org	20.20	100,2	10,38	54,66
		Aeh	IVIII I	20 20	120,0	0,09	0,92
		Ae P		20.20	1000,7	0,29	11,15
	F	B	IVIIN	20"20	9152,8	0,18	34,97
	5	AGB		20.20	ರ,ರ	48,22	8,81

		Flechten	Ora	20*20	83	45.37	7 87
			Ore	20 20	0,0	54.00	1,01
		O <sub>1</sub>	Org	20"20	38,8	51,30	41,51
		Of/Oh+Ah	Org	20*20	127,8	36,58	97,40
		Ach	Min	20*20	585.2	3.08	37 58
		A 10	A.C.	20 20	4707.0	0,00	01,00
		Ae	IVIII	20 20	4/3/,8	0,35	34,25
		В	Min	20*20	4845,6	0,21	20,80
95,	1	AGB+O	Ora	30*30	158.0	45 51	66 57
<i>ce</i> 1 <i>a</i>	•	0.0	Ore	00 00	100,0	10,01	404.00
		Of/Oh	Org	30~30	324,8	41,32	124,28
		Ah	Min	30*30	568,9	10,74	56,58
		Δ.	Min	30*30	1/1802 8	0.38	51 76
		∩e		30 30	14032,0	0,50	51,70
		В	Min	30*30	10543,9	0,71	69,75
	2	AGB+O	Ora	30*30	130.9	47.78	57.90
			Org	20*20	294.6	12 52	151 11
		Of/On	Olg	30 30	304,0	42,52	151,44
		Ah	Min	30*30	680,3	11,59	73,00
		A	Min	30*30	6455.3	0.74	44 17
		, te	A.4:	00 00	00047.5	0,7 1	405.00
		в	IVIIN	30~30	23047,5	0,59	125,68
	3	AGB+O	Org	30*30	142,1	46,68	61,42
			Ora	30*30	256 0	13 73	103 66
		Ot/On	Oly	30 30	230,0	45,75	103,00
		Ah	Min	30*30	658,0	13,28	80,91
		Ae	Min	30*30	924.7	0.90	7.73
		D	Min	20*20	00474.0	0,50	100.00
		Б	IVIII	30 30	23171,2	0,56	120,08
67 <i>Im</i>	1	AGB		20*20	0,2	46,11	0,19
		Flechten	Org	20*20	17	44 08	1.53
		~	0.9	20 20	40.0	F4.00	1,00
		O <sub>1</sub>	Org	20^20	13,3	51,26	14,23
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	131,4	16,76	45,88
		Anh	Min	20*20	782 3	1 30	22 70
		r en	IVIII (	20 20	102,0	1,00	22,10
		Ae	Min	20*20	5539,2	0,30	34,30
		В	Min	20*20	4845.6	0,06	6,03
	2	ACR		20*20	0.1	17 57	8 00
	2	AGD		20 20	9,1	47,57	0,99
		Flechten	Org	20*20	4,2	44,58	3,86
		O.	Ora	20*20	12.0	52 17	13 01
			Ore	20 20	140.0	04.00	74.00
		Of/Oh+Ah	Org	20^20	140,8	24,23	71,09
		Aeh	Min	20*20	801,0	2,37	39,62
		Δ.	Min	20*20	7039 9	0 17	25 23
		∩e		20 20	1003,5	0,17	25,25
		В	Min	20*20	2692,0	0,12	6,67
	3	AGB		20*20	2.3	45.62	2.14
		Floohton	Ora	20*20	27.0	11.96	25 05
		Tiechten	Oly	20 20	27,0	44,00	23,93
		O	Org	20*20	26,3	52,24	28,63
		Of/Oh+Ah	Ora	20*20	171.7	21.23	75.96
		Δ	Min	20*20	004.0	1.00	04.07
		Aeh	IVIIII	20 20	904,0	1,68	31,07
		Ae	Min	20*20	7344,7	0,18	28,15
		В	Min	20*20	2692.0	0.31	17 44
			0	20 20	2052,0	0,01	7.00
	4	Flechten	Org	20^20	7,7	45,74	7,38
		OL	Org	20*20	61,6	53,38	68,47
		$O_{1}/O_{1} \pm \Delta_{1}$	Ora	20*20	150.2	12 77	12 36
			org	20 20	100,2	12,11	42,00
		Aeh	Min	20*20	1768,7	0,86	31,83
		Ae	Min	20*20	8621.8	0.20	35.03
	5	ACR		20*20	<b>5</b> 1	49.29	5 12
	5	AOD	-	20 20	5,1	40,20	5,15
		Flechten	Org	20*20	0,2	45,36	0,19
		O	Org	20*20	43,7	50,80	46,29
			Ora	20*20	102 1	1/ 02	50 7/
			Uly	20 20	132,1	17,30	00,14
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	505,6	2,92	30,78
		Ae	Min	20*20	7352.0	0,29	44.72
		P	Min	20*20	2602.0	0.10	10 99
			11/11/1	20 20	2032,0	0,19	10,00
130 <i>lm</i>	1	Flechten	Org	20*20	58,3	44,58	54,18
		Oı	Ora	20*20	82,4	50,16	86,12
		0./0.+0.	Ora	20*20	116 7	32 05	80,34
			Uly N	20 20	10,7	00,00	00,04
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	498,8	2,58	26,77
		Ae	Min	20*20	1625.6	0.28	9.38
		D	Min	20*20	9245 2	0.47	82.20
			IVIIII	20 20	0343,2	0,47	02,20
	2	Flechten	Org	20*20	49,1	44,73	45,74
		O <sub>1</sub>	Ora	20*20	55.9	49.74	57.95
			0.9	20 20	200.0	25.20	105.01
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20"20	200,9	25,28	105,81
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	554,9	1,87	21,67
		Δ.	Min	20*20	1617.0	0 37	12 50
		r ⊂e	11111	20 20	1017,0	0,07	12,00
		в	Min	20*20	8076,0	0,40	67,03
	3	Flechten	Ora	20*20	68.8	44.89	64.31
	-	~	0	20*20	104.0	40.00	107.00
		UI	Org	20~20	1∠4,∠	49,33	127,60
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	217,4	26,68	120,82
		Δ <sub>ab</sub>	Min	20*20	685 8	2 45	35.03
		/ Ven		20 20	0500,0	2,70	05,00
		Ae	Min	20*20	2582,4	0,47	25,02
		В	Min	20*20	6460,8	0,32	43,61
128.	1			20*20	12	15 02	4.07
130/m	I	AGD	_	20 20	4,3	40,92	4,07
		Flechten	Org	20*20	6,0	45,85	5,77
		O,	Org	20*20	36.1	48 65	36 59
			U.y	20 20	50,1	-0,00	50,05
		$\Omega_{1}/\Omega_{2}$	()-~	· ) ( ) * · 11 \	.,,,,	· // L 4	1 05

		٨	Min	20*20	4400.0	1.04	40.04
		Aeh	IVIIN	20 20	1428,2	1,04	40,01
		Ae	Min	20*20	2735,7	0,29	16,48
		В	Min	20*20	6460.8	0.16	20.90
	2			20 20	0.100,0	45 50	20,00
	2	AGB		20"20	2,4	45,58	2,24
		Flechten	Org	20*20	16,4	45,19	15,41
		O.	Ora	20*20	46 7	51 19	49 78
			Ora	20*20	47.0	20.02	20.74
		Of/Oh+Ah	Olg	20 20	47,8	20,82	20,74
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	554,2	3,05	35,21
		Ae	Min	20*20	3380.2	0.33	23 24
		л.; П	Mim	20 20	7507.0	0,00	40,51
		D	IVIIN	20 20	7537,6	0,26	40,51
	3	AGB		20*20	18,2	47,84	18,17
		Flechten	Ora	20*20	1.0	45.61	0.99
		0	Ora	20*20	10.9	E1 04	42 50
		U	Olg	20 20	40,0	51,24	45,59
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	77,7	22,93	37,11
		Aeh	Min	20*20	469.7	2.19	21.38
		Δ.	Min	20*20	2021 /	0.27	21 80
		Ae	IVIIII	20 20	3921,4	0,27	21,09
		В	Min	20*20	5922,4	0,16	19,62
	4	AGB		20*20	2.1	48.32	2.14
		Flochton	Ora	20*20	ົ່	16.26	2 54
		Tiechten	Olg	20 20	2,0	40,30	2,34
		O	Org	20*20	61,9	52,62	67,86
		Of/Oh+Ah	Org	20*20	133,9	22,89	63,87
		Δ.,	Min	20*20	183 0	1 65	16 65
		r~en		20 20	400,0	1,00	10,00
		Ae	Min	20*20	1572,7	0,45	14,81
		В	Min	20*20	8614,4	0,57	103,01
	5	AGR		20*20	0.9	43 58	0.81
	0		0	20 20	0,0	44.74	40.70
		riechten	Org	20~20	21,2	44,71	19,78
		Oı	Org	20*20	69,3	50,88	73,43
		$O_{t}/O_{h}+A_{h}$	Ora	20*20	72.2	16 50	24 80
		A	Min	20 20	054.7	0.00	£1,00
		Aeh	IVIIN	20"20	851,7	2,92	51,83
		Ae	Min	20*20	235,1	0,56	2,76
		В	Min	20*20	9964.2	1.03	214.65
200.	1		Ora	20*20	162.2	45.00	69.16
200 <i>lm</i>	1	AGD+U	Olg	30 30	103,3	45,09	00,10
		Of/Oh	Org	30*30	423,3	38,27	149,96
		Ah	Min	30*30	675.8	3.36	21.02
		Δ.	Min	20*20	0615.0	0,50	44.52
		Ae	IVIIII	30 30	9013,9	0,50	44,52
		В	Min	30*30	20874,5	0,45	86,98
	2	AGB+O	Org	30*30	146,8	46,12	62,71
			Org	30*30	220.8	16 63	05 33
		Of/On	Olg	30 30	220,0	40,00	30,00
		Ah	Min	30*30	173,0	3,71	5,95
		Ae	Min	30*30	11584,5	0,52	55,40
		в	Min	30*30	18369 7	0.37	63 27
		D-	N 45	00 00	07445	0,01	4.00
		BS	IVIIN	30"30	2714,5	0,06	1,62
	3	AGB+O	Org	30*30	181,3	47,58	79,86
		$O_{\rm f}/O_{\rm h}$	Ora	30*30	201 7	44 64	83 37
		0//011	Min	00 00	201,1	10.01	40,40
		Ah	IVIIN	30"30	110,0	10,01	10,19
		Aeh	Min	30*30	301,9	5,15	14,40
		A	Min	30*30	10211.6	0.30	28.55
		л., П	Mim	20*20	17540.5	0,40	67.74
		D	IVIIN	30 30	17543,5	0,42	67,74
204 <sub>Im</sub>	1	AGB		20*20	4,2	47,60	4,13
		Flechten	Ora	20*20	11.6	44.78	10.82
		0	Ora	20*20	64.2	E1 70	60,10
		U	Olg	20 20	04,2	51,70	09,19
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	92,7	35,55	68,67
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	555.5	1,96	22,63
		Δ	Min	20*20	871/3	0,20	53 13
			IVIIII	20 20	0/14,5	0,23	55,15
	2	AGB		20*20	14,9	45,31	14,05
		Flechten	Org	20*20	1,0	44,49	0,93
		0	Ora	20*20	32.3	49.06	33.03
			Ore	20 20	44.0	10,00	45.00
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20"20	41,8	18,04	15,69
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	1292,2	1,35	36,27
		A	Min	20*20	5058 6	0.20	20.97
		л., П	Mim	20 20	2760.0	0,20	20,00
	-	D	IVIII1	20 20	J/00,0	0,29	22,93
	3	AGB		20*20	4,0	45,50	3,76
		Flechten	Ora	20*20	6,1	43,89	5,56
		0	Ora	20*20	42.2	46 35	40.78
			Oig	20 20	+2,2	40,00	40,70
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	41,3	8,16	7,01
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	300,3	1,64	10,23
		Δ.	Min	20*20	7205 2	0 10	15 31
		∩e		20 20	1200,2	0,10	10,01
		В	Min	20*20	2692,0	0,15	8,19
	4	AGB		20*20	3,4	50,61	3,63
	-	Flechton	Ora	20*20	10	11 59	3 71
			Oly	20 20	4,0	44,00	5,71
		Oi	Org	20*20	66,0	51,02	70,11
		Of/Oh+Ah	Ora	20*20	131.5	28,40	77.81
		Δ	Min	20*20	1089 8	1 24	28 <sup>'</sup> 22
		r en		20 20	1003,0	1,24	20,22
		Ae	Min	20*20	5064,4	0,15	15,98
		В	Min	20*20	4845,6	0,13	12,92
	5	AGR	-	20*20	20	47 16	1 0.2
	5			20 20	<b>_</b> ,0	,10	1,50

		Flochton	Ora	20*20	11 7	45.19	10.00
		Flechten	Olg	20 20	11,7	45,10	10,99
		OI	Org	20*20	68,2	52,46	74,56
		Of/Oh+Ah	Ora	20*20	158.3	28.83	95.07
		Δ.	Min	20*20	046.3	1.24	24.46
		Aen	IVIIII	20 20	940,5	1,24	24,40
		Ae	Min	20*20	8209,6	0,05	8,04
		В	Min	20*20	2692.0	0.16	8.97
383	1	AGB		20*20	1 3	50 92	1 38
303 <i>m</i>		AGD		20 20	1,3	30,92	1,50
		Flechten	Org	20*20	13,4	43,19	12,02
		O	Ora	20*20	101.3	52.12	109.99
		0/0.44	Ora	20*20	121.2	24 22	61 /6
		Of/Oh+Ah	Olg	20 20	121,3	24,32	01,40
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	798,3	2,22	36,93
		A	Min	20*20	6385.3	0.27	36 43
		л.; П	Min	20 20	2000,0	0,00	2.40
		D	IVIIII	20 20	2092,0	0,08	5,19
	2	AGB		20*20	1,0	50,44	1,05
		Flechten	Ora	20*20	9.8	45 57	9 27
			Ore	20 20	0,0	50.04	75.70
		0i	Org	20"20	68,3	53,21	15,12
		Of/Oh+Ah	Org	20*20	79,2	25,28	41,73
		Ach	Min	20*20	752 5	1 70	26 70
		A 101	N.4:	20 20	04.00.4	0.44	20,70
		Ae	IVIIN	20"20	9103,4	0,14	25,98
		В	Min	20*20	2692,0	0,21	11,72
	3	AGB		20*20	51	48 88	5 22
	U	Flachten	0	20 20	10.1	45.04	44.44
		Fiechten	Olg	20 20	1∠,1	40,24	11,41
		Oı	Org	20*20	45,4	51,46	48,70
		Of/Oh+Ah	Ora	20*20	118.6	32.33	79.89
		Δ	Min	20*20	677.0	1.06	27 62
		Aeh	IVIII)	20 20	011,3	1,90	21,03
		Ae	Min	20*20	8038,4	0,09	14,65
		В	Min	20*20	2153.6	0.30	13.39
				20 20	2100,0	40.00	10,00
	4	AGB	_	20"20	11,8	49,09	12,11
		Flechten	Org	20*20	6,9	45,45	6,53
		0	Ora	20*20	34.2	52 75	37 54
			Ore	20 20	01,2	02,10	54.00
		Of/Oh+Ah	Org	20 20	64,4	38,06	51,08
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	911,6	1,90	36,06
		Ae	Min	20*20	9597.9	0.08	16.20
		D	Min	20*20	2602.0	0.16	9.07
		D	IVIIN	20 20	2692,0	0,16	8,97
	5	AGB		20*20	1,1	45,76	1,03
		Flechten	Ora	20*20	6.6	44 40	6.07
		0	Ora	20*20	65.7	E1 06	71 17
		U	Olg	20 20	05,7	51,90	71,17
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	128,4	24,37	65,20
		Aeh	Min	20*20	992.1	1.29	26.61
		Δ	Min	20*20	8400.3	0.27	47.40
		Ae	IVIIII	20 20	0490,3	0,27	47,40
14 <sub>/h</sub>	1	AGB+O	Org	30*30	28,5	40,96	10,82
		Δ.	Min	30*30	301 1	8 88	32 15
		~n		00 00	001,1	0,00	52,15
		Ae	IVIIN	30^30	4609,1	1,04	44,55
		В	Min	30*30	24618,3	0,37	83,88
	2		Ora	30*30	78.4	27 79	20 18
	2	ACCE TO	org	00 00	10,4	21,15	20,10
		Ah	IVIIN	30^30	399,8	7,43	27,52
		Ae	Min	30*30	3575,7	0,57	18,80
		В	Min	30*30	26936 7	0.30	74 08
	0		0	00 00	20000,1	0,00	10,00
	3	AGB+OI	Org	30"30	39,4	36,12	13,19
		Ah	Min	30*30	1374,7	4,17	53,11
		Δ.,	Min	30*30	871.8	1 71	13 79
		A ten	N.4:	00 00	000.4.4	0.57	10,10
		Ae	IVIIN	30"30	2884,4	0,57	15,16
		В	Min	30*30	25816,1	0,34	81,60
26 <i>m</i>	1	AGB+O	Ora	30*30	67 1	46.08	28 62
_ • ***	•	A	Min	20*20	640.4	0.74	57.50
		Ah	IVIII)	30 30	040,4	9,71	57,58
		Ae	Min	30*30	3821,7	0,38	13,50
		В	Min	30*30	24973 7	0.27	63 47
	2		0	20*20	146 5	25.05	25,05
	2	AGB+OI	Org	30 30	140,5	25,85	35,05
		Ah	Min	30*30	733,9	1,63	11,11
		A	Min	30*30	7321.6	0.63	42 47
		D	Min	20*20	21052.1	0.20	61.21
		D	IVIIN	30 30	21003,1	0,30	01,31
	3	AGB+O	Org	30*30	35,1	46,96	15,26
		Ab	Min	30*30	939.9	6.90	60.04
		Λ	Min	20*20	1955 0	0.02	27.00
		Ae	IVIII	30 30	4305,8	0,92	57,08
		В	Min	30*30	24893,4	0,35	81,71
48 <i>m</i>	1	AGB+O	Ora	30*30	94 5	44 47	38.93
			0.9	00*00	400 5	40.00	00,00
		Of/Oh	Org	30-30	100,5	40,86	38,04
		Ae	Min	30*30	3512,6	4,97	161,51
		R	Min	30*30	23384.2	0.40	86.39
	~	100.0	0	00 00	75.0	45.04	00,00
	2	AGB+O	Org	30-30	15,3	45,61	31,81
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub>	Org	30*30	38,1	21,81	7,70
		Δ۰	Min	30*30	1590 4	612	90 16
		A 11	N 41	00 00	0550,4	4 7 4	44.00
		Ae	Min	30*30	2556,4	1,74	41,26
		В	Min	30*30	24335,5	0,40	89,91
	2		Ora	30*30	109.7	45 13	46 14
	5	10D+0	Org	55 50	103,1	-0,-0	

		0,/0,	Ora	30*30	63.5	30.66	18.04
		Of/On	Olg	30 30	00,0	30,00	10,04
		Aeh	Min	30*30	4433,1	2,72	111,77
		В	Min	30*30	23816.9	0.40	87.99
244	4			20*20	6.6	52.00	7.04
<b>Z44</b> <i>lh</i>	1	AGB		20 20	6,6	52,09	7,21
		Flechten	Org	20*20	19,8	45,09	18,59
		0	Ora	20*20	24.7	46 74	22,00
		U	Org	20 20	34,7	40,74	33,80
		Of/Oh+Ah	Org	20*20	64,8	45,49	61,38
		Δ.	Min	20*20	252.0	4.02	26.21
		Aeh	IVIIN	20 20	353,0	4,92	30,21
		Ae	Min	20*20	8731,8	2,66	487,31
		D	Min	20*20	2602 0	0.08	4 47
		В	IVIIII	20 20	2092,0	0,08	4,47
	2	AGB		20*20	2,1	50,28	2,15
		Flechten	Ora	20*20	6.8	45.08	6 4 2
			olg	20 20	0,0	10,00	0,12
		Oi	Org	20^20	40,9	52,72	44,97
		$O_f / O_h + A_h$	Ora	20*20	91.4	24 97	47 52
		A	Min	20 20	01,1	,	11,02
		Aeh	IVIIN	20"20	668,8	2,96	41,19
		Ae	Min	20*20	6408.2	0.62	82.51
		D.	Min	20*20	4207.2	0,00	22,00
		В	IVIIN	20 20	4307,2	0,26	23,60
	3	Flechten	Org	20*20	40,1	44,95	37,53
		0	Ora	20*20	60 6	E1 E0	65 15
		OI	Olg	20 20	00,0	51,56	05,15
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	Org	20*20	126,3	9,97	26,23
		Ash	Min	20*20	1212 7	1 67	42 21
		/ ten		20 20	1212,7	1,07	42,21
		Ae	Min	20*20	3942,4	0,45	36,88
		В	Min	20*20	6460.8	0.28	37 28
		100		20 20	04.0	0,20	00.00
	4	AGB		20~20	24,6	39,55	20,30
		Flechten	Ora	20*20	15.0	43.14	13.45
		0	Ore.	20*20	E0 0	20.74	10 00
		O	Org	20"20	59,8	32,74	40,80
		Aeh	Min	20*20	814.2	6.27	106.27
		Δ.	Min	20*20	27127	1 20	107.22
		Ae	IVIIII	20 20	5715,7	1,39	107,33
		В	Min	20*20	4307,2	0,59	52,58
	5	ACR		20*20	5.2	13 10	1 71
	5	AGD		20 20	5,2	43,49	4,71
		Flechten	Org	20*20	6,4	45,45	6,03
		0	Ora	20*20	25.0	50 30	27 1/
		OI .	Olg	20 20	23,9	50,50	27,14
		A <sub>eh</sub>	Min	20*20	758,7	1,80	28,49
		Δ.	Min	20*20	3600 /	0.62	47.63
		∩e	11111	20 20	3033,4	0,02	47,00
		В	Min	20*20	6999,2	0,10	15,02
40			0	00*00		00.57	00 70
1Zvu	1	AGB+O	Org	30"30	141,6	29,57	38,78
		Ae	Min	30*30	16867.6	0.31	47.64
		D.	Min	20*20	15000 5	0,26	50.01
		Б	IVIIN	30 30	15800,5	0,36	52,01
	2	AGB+O	Org	30*30	54,3	41,70	20,95
		0./0.	Ora	20*20	299 5	25 61	02 12
		Ot/On	Olg	30 30	300,5	23,01	92,15
		Ah	Min	30*30	3478,5	9,22	296,99
		Δ.	Min	30*30	20473 1	0.20	38.24
		∩e	11111	30 30	20473,1	0,20	30,24
		В	Min	30*30	4464,1	0,36	14,69
	3	AGB+O	Ora	30*30	82.9	38 55	29.59
	0		olg	00 00	52,6	00,00	20,00
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub>	Org	30*30	70,2	27,43	17,83
		A	Min	30*30	28664.3	0.35	93 29
		, te		00 00	5400.0	0,00	40,00
		В	IVIIN	30"30	5489,9	0,21	10,90
95 <sub>vm</sub>	1	AGB+O	Ora	30*30	112.6	48.29	50.35
		0/0	Ora	20*20	404 4	26,06	125 02
		Of/Oh	Olg	30 30	404,4	30,00	135,02
		Ah	Min	30*30	401,2	8,54	31,73
		A.	Min	30*30	26663.9	0.15	37 28
		, te		00 00	20000,0	0,10	01,20
		в	IVIIN	30-30	∠190,1	0,38	7,69
	2	AGB+O	Ora	30*30	119,4	48.96	54,12
		0./0	0.~~	20*20	100 /	10 27	07 O2
		Of/Oh	Olg	30 30	190,4	49,37	67,03
		Ah	Min	30*30	263,8	9,19	22,45
		Δ	Min	30*30	1/076 2	0.31	40.14
		Ae .	IVIIII	30 30	14070,2	0,51	40,14
		В	Min	30*30	15163,7	0,14	20,08
	З	AGB+O	Ora	30*30	139.9	48 85	63.26
	0		oig	00 00	100,0	40,00	05,20
		O <sub>f</sub> /O <sub>h</sub>	Org	30*30	194,4	47,33	85,21
		Ah	Min	30*30	515.2	9 7 9	46 69
		, vii		00 00	010,2	0,10	10,00
		Ae	IVIIN	30*30	23030,1	0,11	23,46
		В	Min	30*30	8473.5	0.36	27.89
000			~	00 00	4446	0,00	10,00
200 vm	1	AGB+O	Org	30-30	114,3	46,30	49,00
		Of/Oh	Ora	30*30	396.0	40.52	148.58
		A .		00*00	000.0	0.44	00.00
		Ah	IVIIN	30-30	388,9	9,44	33,99
		A <sub>2</sub>	Min	30*30	29463 1	0.14	37 51
	-	, 'e	~	00 00	20100,1	0,17	57,01
	2	AGB+O	Org	30*30	124,0	46,85	53,80
			Org	30*30	518 9	21 81	104 78
			0.9	00 00	40700 1	21,01	47.00
		Ae	Min	30*30	18729,1	0,10	17,69
		В	Min	30*30	11061.2	0.42	43.37
	~	AOD . O	<u></u>	00*00	444.0	40.00	04.00
	3	AGB+O	Org	30-30	141,0	49,02	64,00
		Of/Oh	Ora	30*30	587.7	22.91	124.63
		A		20*20	50.,.	,0 1	47 44
		Ah	IVIIN	30-30	547,2	9,36	47,44
		Ae	Min	30*30	32505.8	0.15	44.85
						-,	, = =
Anhang E: Bodenkohlenstoffdichten in den Beständen, die im Rahmen der Diplomarbeit von Barbara Lühker (1997) bearbeitet wurden; UP = Unterprobe. Die Unterproben sind ebenfalls in Form von Monolithen genommen worden (Oberfläche von 30 cm \* 30 cm)

Appendix E: Soil carbon densities in stands sampled by Barbara Lühker (1997); UP = subsample in form of a monolith with a surface of 30 cm \* 30 cm.

Bestand	UP	Horizont	C-Dichte	Bestand	UP	Horizont	C-Dichte	Bestand	UP	Horizont	C-Dichte
			[mol C m <sup>-2</sup> ]				[mol C m <sup>-2</sup> ]				[mol C m <sup>-2</sup> ]
31,,,	1	Flechten	16.4	215 <sub>/h</sub>	4	O <sub>I</sub> +O <sub>f</sub>	101.8	238 <sub>lh</sub>	1	Flechten	45.0
			5,3 109.4			O <sub>h</sub>	33,3 70.6				20,1
		A <sub>e</sub>	38,3			A <sub>eb</sub>	34,4			A <sub>he</sub>	32,8
	_	B	57,9			Ae	15,6			Ae	15,6
	2	Flechten	20,6		~	В	63,5		~	B	56,6
			11,7 152 7		Э	O¦+Of O⊾	81,3 50,6		2		43,9 75.0
		A <sub>e</sub>	52,7			A <sub>h</sub>	39,4			O <sub>h</sub>	44,8
		B	34,7			Ae	42,8			A <sub>he</sub>	27,8
50	1		15.2		e	B	87,3			Ae	22,3
55 <sub>vm</sub>	1	Flechten	15,5		0	O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	33.3		3	D A <sub>ba</sub>	74,0
		O	45,2			A <sub>he</sub>	37,3		Ŭ	Ae	33,6
		Of	10,7			Ae	31,7			В	38,8
		O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	121,0		7	B	0,2		4	O <sub>l</sub> Electri A	5,9
		A <sub>eh</sub> A	20,1		1		86.8				31.3
		B	11,0			Oh	25,1			Ae	17,0
	2	AGB	27,9			A <sub>eh</sub>	74,1		_	B	22,1
		Flechten	0,9			A <sub>e</sub>	25,8		5	O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	2,3
		O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub> O <sub>b</sub> +A <sub>b</sub>	104.9		8	0,+0,	135.7				9.4
		A <sub>eh</sub>	46,8		Ũ	Oh	52,9			A <sub>e</sub>	2,1
		Ae	96,8			A <sub>he</sub>	99,2			В	44,0
	З	AGB	19,3		۵	B	64,8				
	5	0,+0,	9.3		3	O <sub>1</sub> +O <sub>f</sub>	103.2				
		Oh	69,9			Oh	112,7				
		A <sub>e</sub>	43,3			A <sub>he</sub>	44,8				
	4	AGB	3,2		10	B Flechten	51,3 24.2				
		O	31,8		10	O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	56,6				
		Ol/Oh+Ah	95,0			Ôh	54,1				
		A <sub>eh</sub>	28,9			A <sub>he</sub>	26,5				
		R Ae	42.4		11	Flechten	3.9				
	5	AGB	1,2		••	O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	49,5				
		Flechten	9,3			O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	48,0				
		$O_1 + O_f$	17,9			A <sub>he</sub> B	89,3				
		Ae	53.2		12	Flechten	24.0				
		B	14,6			O <sub>I</sub> +O <sub>f</sub>	24,6				
015	4	Fleehten	14.0			Oh	9,1				
ZIOlh	I		14,2 58.5			A <sub>eh</sub>	29.6				
		$O_h + A_h$	39,6			B	44,9				
		A <sub>eh</sub>	40,8		13	Flechten	5,8				
		A <sub>e</sub>	20,4			O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	40,1				
	2	Flechten	2.7			Ahe Ahe	31.4				
	_	O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	73,4			Ae	20,3				
		O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	67,7			B	119,1				
		A <sub>e</sub> B	28,9 75 7		14		12,2				
	3	Flechten	1.9				121.1				
	-	O <sub>l</sub> +O <sub>f</sub>	59,2			A <sub>h</sub>	24,6				
		Oh	20,5		15	B	194,5				
		A <sub>h</sub> A <sub>ab</sub>	40,1 27,0		15	riechien Ω₁+Ω₄	22 0				
		Ae	15,0			O <sub>h</sub> +A <sub>h</sub>	230,8				
		B	74,90			Ae	27,1				

Anhang F: Volumenzuwächse der Einzelbäume (trocken vermessen) während der letzten 10 Jahre vor dem Erntetermin. Die Werte sind in wissenschaftlicher Notation angegeben:  $E-06 = *10^{-6}$ .

Appendix F: Volume increment of sample trees during ten years previous to harvest (measured in dry stage). Values are given in scientific notation:  $E-06 = *10^{-6}$ .

Bestand	Baum- Nummer	1997	1996	1995	1994	1993	1992	1991	1990	1989	1988	1987	1986	1985	1984	1983
14 <sub>iu</sub> 28 <sub>iu</sub>	3 7 18 33 52 14 23 37 46 79 12 19 49	1,95E-04 1,74E-05 7,60E-06 5,83E-04 9,00E-05	2,63E-04 2,09E-05 4,90E-06 5,81E-06 9,87E-05	1,40E-04 1,63E-05 5,32E-06 3,05E-04 6,47E-05	1,56E-04 1,93E-05 4,56E-04 3,22E-04 5,38E-05 2,39E-05 1,87E-04 8,26E-06 2,77E-04 1,15E-04 8,78E-05 1,85E-04	1,02E-04 5,68E-06 3,59E-04 2,10E-04 3,08E-05 6,77E-05 1,81E-05 1,53E-04 1,04E-05 3,21E-04 9,77E-05 8,73E-05 1,96E-04	9,28E-05 1,06E-05 5,19E-04 2,12E-04 2,37E-05 1,07E-04 2,37E-05 1,90E-04 8,82E-06 3,47E-04 1,19E-04 1,19E-04 2,28E-04	5,47E-05 6,83E-06 2,92E-04 1,12E-04 1,50E-05 6,41E-05 2,13E-05 1,21E-04 9,01E-06 2,36E-04 9,29E-05 7,27E-05 1,86E-04	[m³ a <sup>-1</sup> ] 1,36E-05 4,04E-06 7,95E-05 5,37E-05 8,70E-06 7,39E-05 1,91E-05 1,00E-04 7,70E-06 2,13E-04 8,63E-05 6,44E-05 1,47E-04	9,63E-06 2,04E-06 6,46E-05 3,40E-05 4,24E-06 6,47E-05 1,08E-05 9,25E-06 1,81E-04 8,69E-05 5,64E-05 1,12E-04	9,18E-06 2,07E-06 2,38E-05 2,82E-05 1,43E-05 2,82E-06 6,22E-05 1,01E-05 9,49E-05 1,03E-05 1,03E-04 9,13E-05 6,13E-05 1,11E-04	7,27E-05 1,09E-05 8,36E-05 1,12E-05 2,53E-04 1,05E-04 6,79E-05 9,93E-05	5,67E-05 1,43E-05 6,98E-05 1,19E-05 2,54E-04 9,88E-05 5,45E-05 9,83E-05	3,84E-05 7,40E-06 4,22E-05 1,71E-04 6,40E-05 3,99E-05 7,42E-05		
31 <sub>lu</sub>	10 13 51 55 98		5,29E-04 2,05E-04 4,29E-05 7,60E-06 3,45E-04	Mittel- wert der Dekade												
95 <sub>1u</sub>	17 21 25 70 72	9,56E-04 1,90E-03 2,79E-04 3,07E-03 1,00E-05	9,52E-04 1,49E-03 2,64E-04 3,35E-03 1,00E-05	1,20E-03 1,81E-03 2,60E-04 3,96E-03 1,00E-05	1,11E-03 1,64E-03 3,34E-04 3,77E-03 1,00E-05	1,09E-03 1,59E-03 3,44E-04 3,66E-03 1,00E-05	1,35E-03 2,34E-03 4,51E-04 4,75E-03 1,00E-05	1,18E-03 1,58E-03 3,56E-04 3,77E-03 1,00E-05	1,30E-03 2,08E-03 4,15E-04 4,69E-03 1,00E-05	1,03E-03 1,55E-03 2,89E-04 3,50E-03 1,00E-05	1,10E-03 2,13E-03 3,23E-04 3,98E-03 1,00E-05					
67 <sub>im</sub>	1 4 9 37 39 46 47	1,04E-04 1,81E-04 5,71E-06 5,71E-06 1,14E-04 9,77E-05 2,68E-04	Mittel- wert der Dekade													
138 <sub>im</sub>	9 10 15 24 33 38 42	9,25E-05					5,30E-03 3,66E-03 2,26E-03 2,59E-03 4,27E-03 2,75E-03 7,54E-04	5,18E-03 4,00E-03 2,22E-03 2,57E-03 3,99E-03 2,89E-03 8,30E-04	6,50E-03 4,68E-03 2,61E-03 2,47E-03 4,94E-03 3,24E-03 7,91E-04	4,99E-03 3,03E-03 1,85E-03 1,82E-03 3,31E-03 2,41E-03 6,94E-04	4,76E-03 2,60E-03 1,46E-03 1,79E-03 3,59E-03 2,52E-03 6,28E-04	4,48E-03 2,50E-03 1,42E-03 1,49E-03 3,20E-03 2,19E-03 4,72E-04	4,93E-03 3,04E-03 1,65E-03 1,58E-03 3,70E-03 2,58E-03 4,95E-04	4,55E-03 2,84E-03 1,68E-03 1,59E-03 3,74E-03 2,50E-03 5,39E-04	4,40E-03 2,93E-03 1,58E-03 1,27E-03 3,46E-03 2,22E-03 4,16E-04	3,52E-03 2,18E-03 1,21E-03 1,12E-03 2,82E-03 1,83E-03 4,09E-04
200 <sub>im</sub> 204 <sub>im</sub>	8 49 76 95 54 1	4,84E-03 5,41E-03 1,98E-03 1,20E-03 3,10E-03	4,87E-03 5,23E-03 1,72E-03 1,34E-03 2,44E-03	5,24E-03 5,33E-03 1,75E-03 1,31E-03 2,41E-03	6,57E-03 5,48E-03 1,64E-03 1,36E-03 2,45E-03	6,74E-03 5,07E-03 1,78E-03 1,49E-03 2,10E-03	7,96E-03 6,21E-03 2,14E-03 1,81E-03 2,58E-03 7,83E-03	6,26E-03 5,00E-03 1,79E-03 1,63E-03 1,99E-03 7,49E-03	7,29E-03 5,45E-03 1,67E-03 1,80E-03 2,07E-03 9,11E-03	5,91E-03 3,86E-03 1,42E-03 1,43E-03 1,81E-03 7,10E-03	7,20E-03 5,07E-03 1,53E-03 1,52E-03 2,16E-03 6,45E-03	6,21E-03	8,03E-03	7,45E-03	8,37E-03	7,07E-03
383 <sub>1m</sub>	22 26 9 12 6 5 9 11 13 33				8,12E-03 5,24E-03 2,87E-03 9,87E-03 1,63E-03	8,98E-03 5,12E-03 3,16E-03 1,08E-02 2,04E-03	2,71E-03 5,54E-03 4,99E-03 1,58E-03 2,01E-03 1,01E-02 5,51E-03 2,63E-03 1,15E-02 1,67E-03	3,24E-03 5,71E-03 5,08E-03 1,72E-03 1,98E-03 7,53E-03 4,30E-03 2,52E-03 9,16E-03 1,48E-03	3,42E-03 5,83E-03 5,44E-03 1,90E-03 2,10E-03 5,99E-03 4,03E-03 2,72E-03 9,25E-03 1,33E-03	2,78E-03 4,27E-03 4,61E-03 1,53E-03 1,70E-03 6,28E-03 4,14E-03 2,66E-03 8,82E-03 1,29E-03	2,53E-03 4,63E-03 4,16E-03 1,49E-03 1,71E-03 7,57E-03 4,98E-03 2,57E-03 8,78E-03 1,55E-03	2,23E-03 4,33E-03 4,11E-03 1,38E-03 1,55E-03 7,24E-03 4,87E-03 2,63E-03 9,48E-03 1,68E-03	2,34E-03 4,42E-03 4,45E-03 1,47E-03 1,71E-03 7,48E-03 4,39E-03 2,34E-03 9,25E-03 1,76E-03	2,56E-03 4,62E-03 4,37E-03 1,47E-03 1,61E-03 6,52E-03 3,80E-03 3,07E-03 7,81E-03 1,88E-03	2,51E-03 4,39E-03 4,39E-03 1,58E-03 1,76E-03	2,46E-03 3,82E-03 4,17E-03 1,36E-03 1,39E-03
14 <sub>ih</sub>	18 21 26 33 46	3,67E-04 5,12E-04 1,35E-04 8,63E-05 2,04E-06	2,24E-04 3,91E-04 1,35E-04 4,68E-05 2,10E-06	2,79E-04 4,26E-04 1,91E-04 5,46E-05 4,91E-06	4,33E-04 4,94E-04 2,37E-04 8,16E-05 1.05E-05	2,45E-04 3,51E-04 1,62E-04 3,21E-05 3,40E-06	2,15E-04 3,44E-04 9,14E-05 2,14E-05 2,77E-06	1,55E-04 2,83E-04 1,82E-05 1,05E-05 1,52E-06	5,99E-05 1,24E-04 2,11E-05 3,89E-06 3,34E-07	1,91E-05 5,59E-05 1,65E-05 1,63E-06 6,90E-08	2,17E-05 4,07E-05 1,48E-05 3,90E-07					
26 <sub>lh</sub>	1 3 8 15 25	4,53E-04 1,21E-04 2,04E-04 2,56E-05 7,08E-06 3 89E-05	4,24E-04 7,88E-05 1,59E-04 1,94E-05 8,27E-06 2,73E-05	4,10E-04 6,93E-05 1,63E-04 1,23E-05 4,61E-06 4,50E-05	4,08E-04 9,32E-05 2,20E-04 3,34E-05 1,09E-05 5,48E-05	3,55E-04 9,42E-05 1,70E-04 1,80E-05 7,46E-06 6,91E-05	5,30E-04 1,45E-04 2,79E-04 2,58E-05 1,79E-05 7,01E-05	4,46E-04 1,09E-04 2,24E-04 3,03E-05 9,55E-06 6,23E-05	5,49E-04 1,23E-04 1,93E-04 2,89E-05 3,49E-06 7,09E-05	5,12E-04 1,00E-04 1,38E-04 1,68E-05 9,08E-06 6,87E-05	4,83E-04 9,48E-05 1,40E-04 2,70E-05 6,04E-06 7,69E-05					
215 <sub>ih</sub>	26 59 72 76 29 x 18 7	1,63E-03 2,15E-03 3,04E-03 3,13E-04	9,54E-04 1,74E-03 2,16E-03 2,53E-04	1,01E-03 1,87E-03 2,41E-03 3,13E-04 2,28E-03 3,26E-03 7,22E-03	2,74E-04 4,96E-04 1,76E-03 4,10E-04 2,06E-03 3,30E-03 7,78E-03	7,78E-04 1,40E-03 1,93E-03 3,28E-04 2,46E-03 3,53E-03 8,49E-03	7,09E-04 1,44E-03 2,94E-03 6,08E-04 3,27E-03 3,78E-03 9,60E-03	1,45E-03 2,66E-03 3,66E-03 4,22E-04 1,95E-03 2,61E-03 6,28E-03	8,68E-04 1,76E-03 3,06E-03 2,86E-04 2,11E-03 2,12E-03 6,36E-03 0,20E-03	9,06E-04 1,73E-03 2,44E-03 3,03E-04 1,88E-03 2,21E-03 5,68E-03	6,84E-04 1,43E-03 2,60E-03 4,05E-04 2,28E-03 3,21E-03 7,07E-03	1,96E-03 3,06E-03 6,23E-03	2,14E-03 3,00E-03 6,95E-03 1,20E-02			
12 <sub>vu</sub>	21 25 34	1,01E-03 3,48E-03 1,81E-03	8,12E-04 2,82E-03 1,44E-03	6,89E-04 2,48E-03 1,15E-03	7,08E-04 2,63E-03 9,31E-04	4,70E-04 1,78E-03 5,86E-04	3,55E-04 1,53E-03 4,82E-04	9,85E-03 2,35E-04 9,66E-04 2,46E-04	9,29E-03 1,17E-04 4,31E-04 9,01E-05	9,64E-03 2,85E-05 1,48E-04 3,58E-05	9,72E-03 1,50E-05 5,18E-05 1,89E-05	1,03E-02	1,20E-02			
53 <sub>vm</sub>	13 83 13 20 72 85	3,47E-04 5,05E-05	3,48E-04 6,04E-05	2,44E-04 4,00E-05 2,58E-03 7,51E-04 1,24E-03 5,56E-03	1,83E-04 3,53E-05 2,91E-03 8,05E-04 1,32E-03 5,34E-03	1,03E-04 3,46E-05 2,68E-03 6,87E-04 1,27E-03 4,61E-03	1,10E-04 3,69E-05 2,93E-03 7,52E-04 1,48E-03 5,29E-03	8,71E-05 1,38E-05 2,23E-03 5,31E-04 1,29E-03 4,52E-03	7,37E-05 9,18E-06 2,28E-03 5,82E-04 1,23E-03 4,06E-03	1,85E-05 4,38E-06 1,92E-03 5,04E-04 1,01E-03 3,41E-03	9,10E-06 2,28E-06 1,57E-03 5,13E-04 9,87E-04 3,38E-03	1,62E-03 4,91E-04 1,10E-03 3,57E-03	1,57E-03 4,76E-04 1,18E-03 3,31E-03			
95 <sub>vm</sub>	88 16 18 29 45	5,97E-03 7,87E-03 2,53E-03 4,40E-04	5,18E-03 8,01E-03 2,08E-03 3,65E-04	1,11E-02 5,60E-03 8,92E-03 2,40E-03 3,87E-04	9,26E-03 6,06E-03 9,27E-03 2,33E-03 3,90E-04	8,45E-03 5,37E-03 8,85E-03 2,54E-03 4,14E-04	9,54E-03 6,51E-03 9,10E-03 3,19E-03 4,90E-04	7,10E-03 5,06E-03 6,81E-03 2,49E-03 3,91E-04	7,17E-03 5,75E-03 8,41E-03 2,64E-03 4,30E-04	4,94E-03 5,09E-03 7,53E-03 2,45E-03 3,39E-04	4,82E-03 5,32E-03 7,34E-03 2,65E-03 4,26E-04	5,13E-03	5,01E-03			

Anhang G: Volumenzuwächse der Einzelbäume in 10-Jahres-Schritten (trocken vermessen). B18 = Erntebaum Nummer 18. MBA = mittleres historisches Bestandesalter bei gleichaltrigen Beständen oder Alter der des ältesten Baumes bei stark ungleichaltrigen Beständen.

Appendix G: Volume increment of individual sample trees in ten-year-steps (measured in dry stage). B18 = sample tree number 18. MBA = average historical stand age in even-aged stands or age of oldest sample tree per stand in multi-cohort stands.

	Jahr	MBA									
		[a]									
			B18	B33	B3	B52	B7				
14 <sub>lu</sub>	1998	13	7,44E-04	4,95E-04	1,86E-04	9,00E-05	1,99E-05				
	1993	8	2,63E-04	1,24E-04	5,45E-05	1,65E-05	5,84E-06				
	1900	0	1,102-05	7,70E-00 0	0,102-00	1,00E-00	1,00E-00				
	1305	0	0	0	0	0	0				
			B79	B49	B37	B12	B19	B14	B23	B46	
28 <sub>lu</sub>	1995	28	2,59E-04	1,57E-04	1,28E-04	1,01E-04	7,93E-05	7,25E-05	1,88E-05	1,03E-05	
	1985	18	1,03E-04	3,66E-05	3,52E-05	4,03E-05	3,61E-05	2,61E-05	1,21E-05	7,17E-06	
	1975	8	1,23E-05	5,55E-06	4,44E-06	6,92E-06	4,34E-06	2,87E-06	1,28E-06	4,06E-06	
	1967	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
			B70	B20	B17	B21	B72				
95 <sub>lu</sub>	1998	95	3,24E-03	2,80E-04	1,12E-03	1,77E-03	1,00E-05				
	1988	85	2,80E-03	2,77E-04	7,68E-04	1,92E-03	1,00E-05				
	1978	/5 05	2,48E-03	3,70E-04	7,30E-04	1,68E-03	2,59E-05				
	1900	60 E E	2,29E-03	5,97E-04	9,30E-04	1,000-03	3,00E-05				
	1930	35 45	1,97E-03	5 20E-04	1,04E-03	1,00E-03	0.61E-05				
	1938	35	1,30E-03	3,23E-04	7.09E-04	1.07E-03	1 31E-04				
	1928	25	6.91E-04	1.59E-04	4 03E-04	6 19E-04	9 20E-05				
	1918	15	2.11E-04	5.13E-05	8.98E-05	1.21E-04	1,19E-05				
	1908	5	1,85E-05	1,78E-06	3,64E-06	2,48E-06	1,00E-06				
	1903	0	0	0	0	0	0				
			B47	B34	B4	B39	B1	B46	B60	B37	B9
67 <sub>lm</sub>	1995	67	2,68E-03	2,39E-03	1,81E-03	1,14E-03	1,04E-03	9,77E-04	9,25E-04	5,71E-05	5,71E-05
	1985	57	1,82E-03	2,11E-03	8,76E-04	7,50E-04	6,80E-04	6,43E-04	7,18E-04	7,99E-05	7,99E-05
	1975	47	1,11E-03	1,29E-03	0,00E+00	3,83E-04	4,57E-04	3,31E-04	0,00E+00	9,60E-05	9,60E-05
	1965	37	1,37E-03	1,40E-03	8,49E-04	5,83E-04	4,73E-04	5,28E-04	4,17E-04	2,16E-04	2,16E-04
	1955	27	1,03E-03	1,35E-03	8,91E-04	6,64E-04	2,79E-04	5,44E-04	4,68E-04	2,51E-04	2,51E-04
	1945	7	3,00E-04	4,19E-04	3,30E-04	2,79E-04	0,71E-05	2,18E-04	2,14E-04	0,94E-05	0,94E-00
	1935	0	1,90⊑-03 ∩	2,43⊑-03 0	1,70⊑-03 ∩	1,24L-03	9,95 <b>∟</b> -00	0,97Ľ-00 ∩	9,41Ľ-00 ∩	0,77⊑-00	0,772-00
	1020	Ū	0	0	0	0	0	0	0	0	0
138 <sub>Im</sub>			B9	B33	B10	B38	B24	B15	B42		
	1995	138	4,97E-03	3,99E-03	3,26E-03	3,00E-03	1,96E-03	1,88E-03	6,23E-04		
	1985	128	3,08E-03	2,38E-03	2,20E-03	1,77E-03	9,72E-04	7,92E-04	3,51E-04		
	1975	118	1,83E-03	1,77E-03	1,59E-03	1,53E-03	9,36E-04	5,74E-04	4,24E-04		
	1965	108	2,41E-03	2,85E-03	1,25E-03	1,40E-03	1,15E-03	1,53E-03	7,46E-04		
	1955	98	2,68E-03	3,61E-03	1,76E-03	1,84E-03	1,76E-03	1,78E-03	1,32E-03		
	1945	88	2,15E-03	3,04E-03	1,50E-03	1,69E-03	1,47E-03	1,38E-03	7,96E-04		
	1935	78	1,65E-03	2,87E-03	1,59E-03	1,37E-03	1,04E-03	1,17E-03	6,46E-04		
	1925	68	1,66E-03	3,26E-03	1,86E-03	1,25E-03	9,07E-04	1,12E-03	7,35E-04		
	1915	58	1,68E-03	4,26E-03	2,01E-03	1,36E-03	1,17E-03	1,03E-03	6,38E-04		
	1905	40	1,29E-03	4,40E-03	1,70E-03	1,31E-03	9,00E-04	0,41E-04	3,04E-04		
	1885	28 28	3.26E-04	2,07E-03	9,01E-04	9,07E-04	1,40E-03	4,27E-04	4,00E-04		
	1875	18	9.88E-05	1 27E-04	5.09E-04	1 13E-04	1 38E-04	2 12E-05	3.84E-05		
	1865	8	7 88E-06	3.52E-04	2 92E-06	1,10E 04	3 55E-05	1 80E-06	2 27E-06		
	1857	0	0	0	0	0	0	0	0		
			B8	B49	B54	B79	B95				
200 <sub>Im</sub>	1998	200	6,18E-03	5,31E-03	1,86E-03	1,80E-03	1,48E-03				
	1988	190	5,93E-03	4,72E-03	1,22E-03	1,45E-03	1,43E-03				
	1978	180	5,91E-03	4,86E-03	9,77E-04	1,92E-03	1,68E-03				
	1968	170	6,02E-03	4,88E-03	5,93E-04	2,69E-03	1,90E-03				
	1958	160	0,50E-03	4,90E-03	4,05E-04	3,01E-03	2,09E-03				
	1.940	100	0.095-0.5	J.ZOE-U.1	J.JUE-U4	0.4/E-U.1	Z.Z4E-U.3				

	1938	140	6,19E-03	5,75E-03	4,93E-04	3,82E-03	2,20E-03			
	1928	130	5.16E-03	5.78E-03	3.83E-04	3.75E-03	1.82E-03			
	1019	120	4.455-03	5 16E-03	4 33 5-04	3 325-03	1 /15-02			
	1910	120	4,43E-03	5,102-03	4,33E-04	3,32E-03	1,412-03			
	1908	110	3,47E-03	4,98E-03	3,16E-04	3,10E-03	1,09E-03			
	1898	100	4,72E-03	6,10E-03	3,17E-04	3,57E-03	1,98E-03			
	1888	90	3,36E-03	5,69E-03	2,51E-04	4,62E-03	1,81E-03			
	1878	80	3,19E-03	5,48E-03	5,00E-04	4,77E-03	1,94E-03			
	1868	70	2.99E-03	6.75E-03	3.91E-04	4.56E-03	1.32E-03			
	1959	60	1.945-03	4 99E-03	1 725-04	2 005-03	6 77E-04			
	1030	50	1,042-03	4,000-00	1,722-04	2,501-03	0,772-04			
	1848	50	1,50E-03	4,28E-03	2,07E-04	1,90E-03	6,01E-04			
	1838	40	1,49E-03	2,49E-03	3,45E-04	7,41E-04	2,30E-04			
	1828	30	1,19E-03	7,35E-04	8,23E-04	7,88E-04	4,38E-04			
	1818	20	6,89E-04	5,23E-04	1,87E-04	4,04E-04	2,15E-04			
	1808	10	8.38E-05	5.57E-05	5 57E-05	4 79E-05	1 72E-05			
	1708	0	0	1.65E-07	1.65E-07	1.85E-07	1 10E-07			
	1750	0	0	1,000-07	1,000-07	1,000-07	1,102-07			
			54	Baa	Do	<b>D</b> aa		540	<b>D</b> 40	Do7
			B1	B26	Ba	BZZ	BO	B1Z	B48	B27
04 <sub>Im</sub>	1995	204	7,72E-03	4,82E-03	4,58E-03	2,72E-03	1,80E-03	1,62E-03	1,43E-03	1,12E-03
	1985	194	5,52E-03	3,79E-03	3,87E-03	1,99E-03	1,30E-03	1,24E-03	1,08E-03	1,03E-03
	1975	184	3,51E-03	2,33E-03	2,78E-03	1,23E-03	1,07E-03	8,27E-04	6,57E-04	9,74E-04
	1965	174	5.06E-03	2 85E-03	3 30E-03	2 33E-03	1 50E-03	8 35E-04	8 69E-04	1 19E-03
	1955	164	4 97 - 02	2 76E-02	3 42 - 03	2 485-02	1 90 - 02	8 09 -04	1 34 - 03	1 25E-03
	1015	104	4 705 00	2,101-03	0,72L-00	2,701-03	1,301-03	0,031-04	1,040-00	1,202-03
	1945	154	4,70⊑-03	∠,o1E-03	3,08⊑-03	2,50⊑-03	1,78⊑-03	0,09⊑-04	1,10E-03	1,50E-03
	1935	144	5,26E-03	2,95E-03	3,76E-03	2,62E-03	1,95E-03	1,04E-03	1,35E-03	1,70E-03
	1925	134	5,03E-03	2,71E-03	3,68E-03	2,16E-03	1,89E-03	9,40E-04	1,07E-03	1,51E-03
	1915	124	5,12E-03	2,41E-03	3,61E-03	1,87E-03	1,93E-03	1,04E-03	1,65E-03	1,49E-03
	1905	114	5,89E-03	2,33E-03	3,71E-03	1,96E-03	1,87E-03	1,13E-03	1,74E-03	1,55E-03
	1895	104	5 33 - 02	1.685-02	3 24 - 02	1.67E-02	1 80 - 02	1.065-02	1 265-02	1 52E-03
	1005	04	6 10E 00	1 655 00	2 00 - 00	1 425 02	1 075 00	1 105 00	1.275.00	1,522-03
	1085	94	0,10E-03	1,000-103	3,00E-03	1,42E-03	1,072-03	1,10E-03	1,27E-03	1,55E-03
	1875	84	5,15E-03	1,60E-03	2,36E-03	1,37E-03	1,65E-03	1,02E-03	1,22E-03	1,14E-03
	1865	74	5,00E-03	1,49E-03	1,99E-03	1,32E-03	1,40E-03	9,85E-04	1,18E-03	9,37E-04
	1855	64	3,43E-03	8,08E-04	1,66E-03	7,56E-04	8,20E-04	7,47E-04	7,05E-04	7,22E-04
	1845	54	5.14E-03	1.02E-03	2.49E-03	9.47E-04	7.82E-04	1.16E-03	8.95E-04	8.04E-04
	1835	44	4 91 E-03	7.01E-04	2 08E-03	8 55E-04	7 88E-04	1 11E-03	1 36E-03	4 97E-04
	1000	24	4,01E 00	2,005,04	1 47E 02		6 265 04	0 20E 04	1,00E 00	2 925 04
	1025	34	4,00E-03	3,99E-04	1,47E-03	3,47E-04	0,202-04	0,20E-04	1,09E-03	2,02E-04
	1815	24	2,26E-03	2,11E-04	9,68E-04	3,15E-04	2,77E-04	5,43E-04	6,05E-04	1,42E-04
	1805	14	4,32E-04	2,71E-05	2,98E-04	5,88E-05	4,25E-05	1,08E-04	8,29E-05	1,60E-05
	1795	4	0	0	0	1 10E-06	1 07E 06	1.015-06	1 25E-06	0
			0	0	0	1,102-00	1,97 E-00	1,912-00	1,202 00	0
	1791	0	Ū	0	0	0	1,97E-06 0	0	0	0
	1791	0	Ũ	0	0	0	0	0	0	0
	1791	0	B13	В5	В9	0 B11	0 B33	0	0	0
83	1791	0	B13	<b>B5</b>	<b>B9</b>	0 B11 3 24E-03	B33	0	0	0
831m	1791 1995	0 383	<b>B13</b> 9,09E-03	<b>B5</b> 5,14E-03	<b>B9</b> 4,25E-03	0 B11 3,24E-03	0 B33 1,60E-03	0	0	0
83Im	1791 1995 1985	0 383 373	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03	0 B11 3,24E-03 2,84E-03	0 <b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03	0	0	0
183ım	1791 1995 1985 1975	0 383 373 363	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03	0 <b>B11</b> 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03	0 <b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03	0	0	0
831m	1791 1995 1985 1975 1965	0 383 373 363 353	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03	0 <b>B11</b> 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,48E-03	<b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03	0	0	0
83Im	1791 1995 1985 1975 1965 1955	0 383 373 363 353 343	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,97E-03	0 B11 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,48E-03 3,55E-03	0 <b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,60E-03	0	0	0
883Im	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945	0 383 373 363 353 343 333	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,62E-03	0 <b>B11</b> 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,48E-03 3,55E-03 3,56E-03	0 B33 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,60E-03 1,40E-03	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935	0 383 373 363 353 343 333 323	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-02	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,62E-03 2,19E-03	0 <b>B11</b> 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,55E-03 3,56E-03 3,66E-02	0 <b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,60E-03 1,60E-03 1,40E-03 1,40E-03 1,60E-03	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935	0 383 373 363 353 343 333 323	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 8,46E-03 8,46E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,627,02	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,19E-03 4,82E-02	B11 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,48E-03 3,56E-03 3,66E-03 3,66E-03	<b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,60E-03 1,40E-03 1,60E-03	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925	0 383 373 363 353 343 333 323 313	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,62E-03 2,19E-03 1,83E-03	0 <b>B11</b> 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,55E-03 3,56E-03 3,66E-03 3,73E-03	<b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,66E-03 1,40E-03 1,40E-03 1,68E-03 1,98E-03	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925 1915	0 383 373 363 353 343 333 323 313 303	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,73E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,62E-03 2,19E-03 1,83E-03 1,94E-03	B11   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03	0 <b>B33</b> 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,60E-03 1,40E-03 1,40E-03 1,68E-03 1,98E-03 1,94E-03	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925 1915 1905	0 383 373 363 353 343 333 323 313 303 293	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,24E-03 7,44E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,26E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,73E-03 5,29E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,19E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,90E-03	B11 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,48E-03 3,56E-03 3,56E-03 3,73E-03 3,73E-03 3,43E-03 3,43E-03 3,17E-03	B33 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,66E-03 1,40E-03 1,40E-03 1,68E-03 1,98E-03 1,98E-03 2,01E-03	0	0	0
83 <sub>Im</sub>	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925 1915 1905 1895	0 383 373 363 353 343 333 323 313 303 293 283	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,11E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,73E-03 5,29E-03 4,27E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,97E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03	B11   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   3,17E-03   2,46E-03	1,972-00 0 B33 1,60E-03 1,45E-03 1,49E-03 1,66E-03 1,66E-03 1,66E-03 1,98E-03 1,98E-03 1,94E-03 1,86E-03	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1935 1925 1915 1905 1895 1885	0 383 373 363 353 343 333 323 313 303 293 283 273	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,71E-03 6,11E-03 5,89E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,27E-03 4,27E-03 4,27E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,19E-03 1,82E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,34E-03	B11   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,35E-03	1,972-00 0 B33 1,60E-03 1,45E-03 1,45E-03 1,66E-03 1,66E-03 1,94E-03 1,94E-03 2,01E-03 1,66E-03 1,66E-03	0	0	0
883 <sub>lm</sub>	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1935 1925 1915 1905 1895 1885 1875	0 383 373 363 353 343 323 313 303 293 283 273 263	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 5,89E-03 5,89E-03 5,71E-02	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,0E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,97E-03 2,62E-03 2,19E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,47E-03 1,29E-03	B11 3,24E-03 2,35E-03 3,48E-03 3,55E-03 3,55E-03 3,56E-03 3,66E-03 3,73E-03 3,43E-03 3,43E-03 3,43E-03 2,46E-03 2,35E-03 2,25E-03	1,572-00 0 B33 1,60E-03 1,45E-03 1,60E-03 1,60E-03 1,60E-03 1,68E-03 1,98E-03 1,98E-03 1,94E-03 2,01E-03 1,68E-03 1,68E-03	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925 1915 1905 1895 1895 1875	0 383 373 363 353 343 323 313 303 293 283 273 263 252	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,11E-03 5,89E-03 5,71E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,286E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,73E-03 4,27E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,09E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,62E-03 2,62E-03 2,62E-03 1,83E-03 1,84E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,24E-03 1,24E-03	B11 3,24E-03 2,84E-03 2,35E-03 3,48E-03 3,56E-03 3,66E-03 3,73E-03 3,73E-03 2,46E-03 2,46E-03 2,35E-03 2,35E-03 2,17E-03 2,06E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,94E-03   2,91E-03   1,94E-03   2,91E-03   1,94E-03   2,91E-03   1,94E-03   2,91E-03   1,94E-03   2,91E-03   1,94E-03   1,94E-03   2,91E-03   1,94E-03   1,94E-03 </td <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925 1915 1905 1895 1885 1885 1875	0 383 373 363 353 343 333 323 313 303 293 283 273 263 253	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,24E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,27E-03 4,27E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,97E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03	1,102-00   0   811   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,73E-03   3,43E-03   3,47E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,17E-03   2,00E-03	1,572-00   0   B33   1,602-03   1,452-03   1,452-03   1,662-03   1,602-03   1,602-03   1,602-03   1,602-03   1,982-03   1,942-03   1,942-03   1,862-03   1,862-03   1,772-03   8,732-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1955 1935 1935 1905 1895 1885 1875 1865 1855	0 383 373 363 343 323 323 303 293 283 273 263 253 243	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 7,54E-03 6,73E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 4,23E-03 4,26E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 2,48E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,47E-03 1,22E-03 1,22E-03 1,24E-03 1,01E-03	1,162.00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,478-03   2,46E-03   2,35E-03   2,52E-03   2,52E-03   3,17E-03   2,35E-03   2,00E-03   1,80E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,49E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,68E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,68E-03   1,68E-03   1,68E-03   1,68E-03   1,68E-03   1,71F-03   8,73E-04	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1945 1925 1905 1895 1885 1875 1865 1855 1845	0 383 373 363 353 343 333 323 313 203 283 273 263 253 243 233	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,54E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,11E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,09E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 1,76E-03 2,67E-03 2,67E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,47E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03	1,102-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,45E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03	1,572-00 0 B33 1,60E-03 1,45E-03 1,45E-03 1,46E-03 1,40E-03 1,68E-03 1,98E-03 1,98E-03 1,94E-03 2,01E-03 1,68E-03 1,68E-03 1,78E-04 9,95E-04	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1935 1925 1915 1905 1895 1885 1875 1855 1855 1845 1835	0 383 373 363 353 343 323 313 203 283 293 283 273 263 253 243 223	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,11E-03 5,89E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,50E-03 3,44E-03 3,44E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,7E-03 1,9E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03	1,102.00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,73E-03   2,45E-03   2,45E-03   2,45E-03   2,45E-03   2,45E-03   2,45E-03   2,45E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03   2,04E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,94E-03   1,94E-03 </th <th>0</th> <th>0</th> <th>0</th>	0	0	0
383ım	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1935 1945 1925 1905 1895 1895 1885 1885 1855 1855 1855 185	0 383 373 363 353 343 333 323 313 303 293 263 263 263 243 243 233 223 223 223	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,20E-03 3,20E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,27E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,97E-03 1,83E-03 1,84E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,24E-03	1,102-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,43E-03   3,43E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,28E-03   2,24E-03   2,04E-03   1,78E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,98E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,77E-03   8,73E-04   9,77E-04   8,77E-04   6,89E-04	0	0	0
383ım	1791 1995 1985 1975 1965 1955 1945 1935 1925 1915 1895 1885 1885 1885 1885 1855 1845 1845 1825 1845	0 383 373 363 353 343 323 313 203 283 293 283 293 263 263 243 223 223 223 223 223 223 223	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 7,54E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 2,57E-03 2,35E-02	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,47E-03 1,47E-03 1,47E-03 1,24E-03 1,01E-03 1,01E-03 1,01E-03 1,01E-03 1,01E-03 0,042E-04	1,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   2,45E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03   2,04E-03   1,78E-03   1,78E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,46E-03   1,66E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,76E-03   8,73E-04   9,95E-04   8,77E-04   6,89E-04   5,70E-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1945 1945 1925 1915 1905 1895 1895 1865 1875 1865 1855 1845 1835 1825	0 383 373 363 353 343 323 313 303 293 283 283 283 283 283 243 223 243 223 213 203	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,54E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,71E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 3,20E-03 2,57E-03 2,33E-03 2,33E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,09E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,70E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,42E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03	1,102-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,45E-03   2,17E-03   2,00E-03   2,00E-03   2,24E-03   2,04E-03   1,78E-03   1,71E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,68E-03   1,17E-03   8,73E-04   9,95E-04   8,77E-04   6,89E-04   5,70E-04	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1925 1915 1905 1895 1885 1865 1855 1845 1835 1845 1835 1845	0 383 373 363 353 343 303 203 203 203 203 203 203 213 203 203 203 203 203 203 203	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 2,57E-03 2,33E-03 1,43E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03 3,44E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 1,57E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,62E-03 2,62E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03	1,162-00   0   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   2,43E-03   2,46E-03   2,55E-03   3,73E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,00E-03   1,80E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,75E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-04   9,79E-04   9,79E-04   9,95E-04   4,99E-04   5,70E-04   4,99E-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1945 1945 1925 1945 1925 1895 1895 1885 1885 1885 1855 1845 1825 1825 1825 1825 1815 1805 1795	0 3833 373 363 353 343 323 313 303 293 263 243 223 243 223 243 223 213 203 193 183	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,21E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 3,20E-03 2,57E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,48E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,79E-03 1,57E-03 2,06E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,99E-03 2,97E-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03	1,162.00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   3,43E-03   3,73E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,74E-03   2,04E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,76E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,80E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,77E-04   9,77E-04   6,89E-04   5,70E-04   4,99E-04   7,64E-04	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1975 1945 1935 1945 1935 1925 1915 1895 1885 1885 1885 1875 1885 1855 1845 1825 1845 1825 1845 1825 1805 1795	0 383 373 363 353 343 333 203 273 263 273 263 223 243 223 213 203 193 183 173	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,73E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,56E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,09E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,44E-03 2,78E-03 2,79E-03 1,57E-03 2,06E-03 2,71E-03 2,71E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,01E-03 1,01E-03 9,49E-04 8,55E-04 1,65E-03	1,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   2,46E-03   2,74E-03   2,35E-03   3,43E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,74E-03   2,00E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,76E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,98E-03   1,86E-03   1,77E-03   8,73E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,77E-04   9,95E-04   8,70E-04   9,95E-04   8,28E-04	0	0	0
3831m	1791 1995 1985 1975 1955 1945 1935 1925 1915 1905 1895 1895 1895 1875 1865 1875 1825 1845 1835 1825 1845 1835 1825 1815 1805 1795	0 383 373 363 343 323 313 203 263 263 263 263 263 223 213 203 193 183 173 163	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,54E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,71E-03 5,71E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 2,57E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,56E-03 1,24E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03 3,50E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,31E-03 2,31E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,42E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,45E-03	H,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,45E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03   2,04E-03   1,76E-03   1,56E-03   1,76E-03   1,59E-03   1,44E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,98E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,68E-03   1,77E-04   9,95E-04   8,77E-04   9,95E-04   8,92E-04   7,64E-04   8,28E-04   7,45E-04	0	0	0
883 <sub>lm</sub>	1791 1995 1985 1975 1945 1945 1925 1945 1925 1905 1895 1895 1895 1885 1855 1855 1855 1825 1825 1825 182	0 383 373 363 353 343 303 203 203 203 203 203 203 213 203 103 103 163 163	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,71E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 2,37E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,24E-03 1,24E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 2,48E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,06E-03 2,20E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,9E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,178E-03 1,78E-03 1,78E-03	H,162-00   0   B11   3,24E-03   2,35E-03   3,56E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,04E-03   2,74E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,55E-03   1,55E-03   1,59E-03   1,64E-03	H, 57 E-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-04   9,79E-04   8,77E-04   9,95E-04   4,99E-04   7,04E-04   8,28E-04   7,45E-04   6,23E-04	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1975 1945 1935 1925 1925 1925 1885 1885 1885 1885 1885 1885 1855 1845 1825 1825 1825 1825 1825 1825 1825 182	0 383 373 363 353 343 323 323 243 223 243 223 243 223 243 223 213 203 193 183 173 163 153	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,13E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,46E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,21E-03 2,21E-03 2,21E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,62E-03 2,19E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,24E-0	1,162.00   0   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,04E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,76E-03   1,55E-03   1,64E-03   1,64E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,86E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,77E-04   9,95E-04   6,89E-04   5,70E-04   9,95E-04   8,28E-04   7,64E-04   6,23E-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1935 1925 1915 1925 1895 1885 1875 1885 1875 1865 1875 1855 1845 1825 1845 1825 1845 1875 1795 1775	0 383 373 363 353 343 333 203 273 263 253 243 203 213 203 213 193 183 173 163 153 143	B13 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,73E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,20E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,56E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,13E-03 1,07E-03	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,77E-03 4,09E-03 3,49E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,79E-03 2,79E-03 2,71E-03 2,06E-03 2,21E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03 2,20E-03 2,48E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,97E-03 2,62E-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,25E-04 1,25E-03 1,	1,162-00   0   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,65E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,45E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,78E-03   1,55E-03   1,55E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,64E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,86E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,76E-03   8,73E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,78E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,28E-04   7,45E-04   6,23E-04   7,45E-04   6,23E-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1945 1925 1915 1905 1895 1895 1885 1875 1865 1855 1845 1855 1845 1855 1845 1855 185	0 383 373 363 343 323 313 203 273 263 273 263 273 263 273 263 273 263 273 263 273 193 173 163 153 143 133	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,11E-03 5,71E-03 5,71E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 2,33E-03 1,48E-03 1,48E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,07E-03 6,37E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,09E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,31E-03 2,20E-03 2,243E-03 1,45E-03 1,45E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,62E-03 2,62E-03 2,42E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,01E-03 9,49E-04 8,55E-04 9,69E-04 1,65E-03 1,78E-03	1,162.00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,45E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,75E-03   2,46E-03   2,76E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03   2,04E-03   1,55E-03   1,76E-03   1,42E-03   1,44E-03   1,44E-03   1,49E-03   8,52E-04	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,98E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,74E-04   9,95E-04   8,77E-04   9,95E-04   8,98E-04   7,64E-04   8,28E-04   7,45E-04   3,20E-04	0	0	0
83ım	1791 1995 1985 1975 1945 1945 1925 1945 1925 1895 1895 1895 1885 1875 1865 1855 1845 1825 1845 1825 1815 1805 1795 1785 1765 1755	0 383 373 363 353 343 303 203 203 203 203 203 203 20	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 6,71E-03 6,71E-03 5,89E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 2,57E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,26E-03 1,26E-03 1,26E-03 1,27E-03 6,37E-04 6,37E-04 6,70E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,06E-03 2,21E-03 2,21E-03 2,22E-03 2,24E-03 1,45E-03 1,45E-03 1,29E-03 1,29E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,7E-03 2,2FE-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,44E-03 1,44E-03 1,44E-03 1,44E-03 1,44E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03 1,85E-03	1,162-00   0   3,24E-03   2,84E-03   2,35E-03   3,56E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,04E-03   1,78E-03   1,75E-03   1,76E-03   1,55E-03   1,49E-03   1,49E-03   8,52E-04   1,22E-03	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,94E-03   1,97E-04   9,95E-04   3,20E-04   3,99E-04	0	0	0
83im	1791 1995 1985 1975 1945 1935 1925 1945 1925 1925 1885 1885 1885 1885 1885 1885 1885 18	0 383 373 363 353 343 333 203 203 203 223 223 223 223 223 22	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 7,54E-03 7,54E-03 6,73E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 3,32E-03 3,32E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,24E-	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,40E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,71E-03 2,06E-03 2,71E-03 2,20E-03 2,21E-03 1,22E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,47E-03 1,47E-03 1,47E-03 1,47E-03 1,01E-03 1,01E-03 9,49E-04 8,55E-04 1,65E-03 1,85E-03	1,160   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,78E-03   2,04E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,65E-03   1,65E-03   1,65E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,44E-03   1,42E-03   9,00E-04	1,972-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,46E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,98E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,86E-03   1,78E-04   9,95E-04   8,73E-04   9,95E-04   8,77E-04   9,95E-04   8,78E-04   7,64E-04   8,28E-04   7,64E-04   3,20E-04   3,20E-04   1,78E-04   3,20E-04	0	0	0
83im	1791 1995 1985 1955 1945 1935 1925 1945 1925 1915 1925 1885 1875 1885 1875 1885 1875 1845 1855 1845 1855 1845 1855 1845 1795 1785 1765 1755 1745	0 383 373 363 333 323 313 303 293 283 273 263 263 243 203 193 103 163 153 143 123 113 103	B13 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,73E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 2,57E-03 2,57E-03 2,57E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,48E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,24E-03 1	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,72E-03 4,09E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,50E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,71E-03 2,20E-03 2,20E-03 2,43E-03 1,45E-03 1,24E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,62E-03 2,42E-03 1,34E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,44E-03 1,45E-03 1,65E-03 1,	H,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,46E-03   2,45E-03   2,47E-03   2,00E-03   1,71E-03   2,04E-03   1,74E-03   1,55E-03   1,55E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,64E-03   9,40E-04   9,40E-04	H, 57E-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,78F-04   9,79E-04   9,95E-04   8,73E-04   6,89E-04   7,76E-04   6,23E-04   3,20E-04   3,20E-04   3,20E-04   1,78E-04   5,73E-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1965 1945 1945 1945 1945 1925 1945 1895 1895 1895 1885 1865 1855 1845 1855 1845 1855 1845 1855 1845 1855 1775 1765 1775 1765	0 383 373 363 343 323 313 303 283 273 263 253 243 233 243 233 243 233 193 173 163 153 143 133 123 113 103 203 203 203 203 203 203 203 2	B13 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,71E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 2,37E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,26E-04 3,91E-04 4,20E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,86E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,09E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,21E-03 2,21E-03 1,22E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,62E-03 2,62E-03 2,42E-03 1,83E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,44E-03 1,55E-04 9,69E-04 1,65E-03 1,85E-03 1,95E-03	1,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,45E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,04E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,44E-03   1,64E-03   2,62E-04   1,22E-03   9,40E-04   6,81E-04	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-04   9,73E-04   7,97E-04   6,89E-04   7,64E-04   8,28E-04   7,45E-04   3,20E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,020-04   3,99E-04   1,78E-04   3,020-04   3,020-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1945 1945 1925 1945 1925 1925 1895 1895 1895 1885 1875 1865 1855 1845 1825 1845 1825 1845 1825 1815 1795 1775 1765 1745 1725	0 383 373 363 353 323 313 303 293 263 273 263 273 263 273 263 273 263 213 103 153 143 153 143 153 143 153 143 153 153 143 153 153 153 153 153 153 153 15	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 7,44E-03 7,44E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,56E-03 1,24E-03 1,17E-03 6,37E-04 6,70E-04 3,91E-04 4,20E-04 3,91E-04 4,20E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 2,48E-03 3,49E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,06E-03 2,20E-03 2,21E-03 2,21E-03 1,45E-03 1,25E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,27E-03 2,27E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,78E-03 1,85E-04 9,69E-04 1,65E-03 1,85E-03	1,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,56E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03   2,74E-03   1,55E-03   1,76E-03   1,55E-03   1,44E-03   1,44E-03   1,49E-03   8,52E-04   1,42E-03   9,40E-04   9,81E-04   6,81E-04	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,94E-03   1,94E-04   8,77E-04   9,95E-04   7,94E-04   8,77E-04   9,95E-04   7,45E-04   6,23E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,99E-04   1,78E-04   1,78E-04   1,78E-04   1,78E-04	0	0	0
883im	1791 1995 1985 1975 1945 1935 1925 1945 1925 1925 1885 1885 1885 1885 1885 1885 1885 18	0 383 373 363 353 333 323 313 303 293 273 263 273 263 273 263 273 263 213 103 163 163 163 163 113 103 93 83	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,24E-03 6,73E-03 7,44E-03 3,20E-03 3,22E-03 3,22E-03 3,22E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,13E-03 1,13E-03 1,07E-04 3,91E-04 4,20E-04 3,06E-04 5,24E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,25E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,72E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,44E-03 2,79E-03 1,57E-03 2,06E-03 2,71E-03 2,20E-03 2,21E-03 1,45E-03 1,22E-03 1,24E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,262-03 2,97E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,34E-03 1,24E-0	1,742-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,65E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,75E-03   3,73E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,47E-03   2,00E-03   1,78E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,69E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,22E-03   9,40E-04   9,81E-04   6,81E-04   9,98E-04	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,46E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,86E-03   1,86E-03   1,77E-03   9,77E-04   9,95E-04   8,73E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,73E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,73E-04   7,64E-04   3,20E-04   3,20E-04   3,20E-04   3,20E-04   3,20E-04   3,78E-04   3,78E-04   3,78E-04   3,78E-04   3,78E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,95E-04   3,77E-04	0	0	0
383im	1791 1995 1985 1955 1945 1925 1945 1925 1945 1925 1925 1925 1885 1885 1885 1885 1885 1885 1885 18	0 383 373 363 343 323 313 303 293 273 263 273 263 273 263 273 263 273 263 213 103 163 153 113 103 93 83 73	B13 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,44E-03 6,73E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,20E-03 2,57E-03 2,37E-03 2,57E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,13E-03 1,13E-03 1,107E-03 6,37E-04 6,70E-04 3,06E-04 5,24E-04 3,69E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,09E-03 3,49E-03 3,49E-03 3,49E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,71E-03 2,20E-03 2,21E-03 2,21E-03 1,45E-03 1,45E-03 1,22E-03 1,24E-03	<b>B9</b> 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,27E-03 2,27E-03 2,27E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,26E-03 1,65E-0	H,162-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,66E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,45E-03   2,46E-03   2,47E-03   2,00E-03   1,71E-03   2,04E-03   1,76E-03   1,55E-03   1,55E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,56E-03   1,59E-03   1,44E-03   1,64E-03   2,64E-03   3,65E-04   1,22E-03   9,40E-04   9,81E-04   9,81E-04   9,84E-04   8,64E-04	1,5/E-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,68E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,78E-04   8,73E-04   9,95E-04   8,77E-04   9,95E-04   8,77E-04   6,89E-04   7,76E-04   4,99E-04   7,64E-04   3,90E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   5,77E-04   4,94E-04	0	0	0
383ım	1791 1995 1985 1975 1955 1945 1925 1945 1925 1945 1925 1945 1895 1895 1895 1885 1875 1885 1875 1885 1845 1835 1845 1835 1845 1835 1845 1775 1765 1775 1765 1775 1765 1775 1765 1795 1795 1795 1795 1795 1795 1795 179	0 383 373 363 343 323 313 203 223 243 223 243 223 243 233 243 233 193 173 163 153 143 133 123 113 103 23 113 103 23 243 233 243 253 243 253 243 253 243 253 243 253 263 263 263 263 263 263 263 26	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 5,71E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,22E-03 4,20E-03 3,22E-03 4,20E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,24E-03 1,13E-03 1,24E-03 1,07E-03 6,37E-04 4,20E-04 3,06E-04 3,69E-04 2,68E-04 2,68E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,95E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,72E-03 4,27E-03 4,09E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,50E-03 3,44E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,21E-03 2,21E-03 2,243E-03 1,22E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,62E-03 2,97E-03 2,62E-03 1,24E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,35E-04 9,69E-04 1,65E-03 1,78E-03 1,	H, H, B, L, G, G   0   B11   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,43E-03   2,46E-03   2,75E-03   2,17E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,24E-03   2,04E-03   1,55E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,44E-03   1,44E-03   9,40E-04   9,	1,5/2-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,94E-03   1,94E-04   8,73E-04   7,97E-04   6,89E-04   7,64E-04   8,28E-04   7,74E-04   3,20E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,95E-04   3,92E-04 </td <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	0	0	0
883ım	1791 1995 1985 1975 1945 1925 1945 1925 1925 1895 1895 1895 1885 1875 1865 1855 1845 1825 1845 1825 1845 1825 1845 1825 1845 1775 1785 1775 1745 1745 1745 1745 1745 1745 174	0 383 373 363 353 323 313 303 293 263 273 263 273 263 273 263 273 263 273 183 173 163 153 143 103 93 83 73 63 53	<b>B13</b> 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 6,73E-03 7,44E-03 7,24E-03 3,32E-03 3,32E-03 4,20E-03 3,32E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,24E-03 1,156E-03 1,07E-04 6,70E-04 3,91E-04 4,20E-04 3,06E-04 2,68E-04 1,40E-04	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,26E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,27E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 2,48E-03 3,49E-03 2,70E-03 2,70E-03 2,71E-03 2,21E-03 2,21E-03 2,248E-03 1,25E-03 1,25E-03 1,22E-03 1,02E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,69E-03 2,7E-03 2,19E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,94E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,14E-03 1,14E-03 1,78E-03 1,78E-03 1,85E-04 9,69E-04 1,65E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,78E-03 1,85E-03 1,78E-03 1,7	1,102-00   0   3,24E-03   2,35E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,56E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,45E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,80E-03   2,04E-03   2,04E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,55E-03   1,74E-03   1,59E-03   1,44E-03   1,64E-03   1,49E-03   9,40E-04   9,81E-04   6,81E-04   9,81E-04   6,84E-04   4,98E-04	1,5/2-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,45E-03   1,66E-03   1,66E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,94E-03   2,01E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-03   1,94E-04   9,95E-04   8,77E-04   9,95E-04   4,75E-04   8,28E-04   7,45E-04   3,20E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,92E-04   3,92E-04   3,92E-04   3,92E-04   3,92E-04 </td <td>0</td> <td>0</td> <td>0</td>	0	0	0
383ım	1791 1995 1985 1975 1945 1925 1945 1925 1925 1925 1885 1885 1885 1885 1885 1885 1885 18	0 383 373 363 353 333 323 333 293 273 263 273 263 273 263 273 263 273 263 273 263 273 263 213 103 103 103 93 83 73 63 53 43	B13 9,09E-03 6,73E-03 5,82E-03 7,30E-03 8,46E-03 7,54E-03 8,46E-03 7,21E-03 6,73E-03 7,21E-03 5,89E-03 5,71E-03 5,42E-03 3,32E-03 2,33E-03 1,43E-03 1,43E-03 1,48E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,24E-03 1,26E-03 1,24E-04 3,06E-04 3,06E-04 3,69E-04 1,40E-04 5,05E-05	<b>B5</b> 5,14E-03 4,02E-03 3,39E-03 4,23E-03 4,25E-03 4,72E-03 5,63E-03 4,72E-03 5,29E-03 4,72E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 4,40E-03 3,49E-03 3,49E-03 2,48E-03 3,50E-03 2,71E-03 2,71E-03 2,20E-03 2,21E-03 1,22E-03 1,24E-03	B9 4,25E-03 2,99E-03 2,97E-03 2,97E-03 2,262-03 2,262-03 1,34E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,34E-03 1,24E-03 1,	1,160   0   B11   3,24E-03   2,35E-03   3,48E-03   3,55E-03   3,55E-03   3,66E-03   3,66E-03   3,73E-03   3,74E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,35E-03   2,46E-03   2,46E-03   2,46E-03   2,46E-03   2,00E-03   1,78E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,76E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,64E-03   1,64E-03   2,94D=-04   8,52E-04   1,22E-03   9,40E-04   9,81E-04   6,81E-04   9,98E-04   8,54E-04   2,76E-04	1,572-00   0   B33   1,60E-03   1,45E-03   1,46E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,60E-03   1,40E-03   1,40E-03   1,98E-03   1,98E-03   1,86E-03   1,77E-03   9,77E-04   9,77E-04   9,95E-04   8,73E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,73E-04   7,97E-04   9,95E-04   8,73E-04   7,64E-04   3,20E-04   3,20E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,99E-04   1,78E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,95E-04   3,25E-04   3,25E-04   3,25E-04   3,25E-04	0	0	0

	1645	33	1,77E-05	3,82E-04	5,13E-06	1,34E-04	2,05E-05
	1635	23	6,43E-06	7,15E-05	0	3,13E-05	4,22E-06
	1625	13	1,80E-06	6,26E-06		6,41E-06	1,07E-06
	1615	3	4,91E-07	6,28E-07		5,20E-07	0
	1605	0	0	0		0	
			B21	B18	B26	B33	B46
14 <sub>lh</sub>	1998	12	5,01E-04	3,53E-04	1,68E-04	8,80E-05	8,35E-06
	1993	7	2,32E-04	1,39E-04	6,19E-05	1,39E-05	1,62E-06
	1988	2	2,10E-05	1,05E-05	6,31E-06	1,95E-07	0
	1986	0	0	0	0	0	0
			B1	B8	B3	B15	B25
26 <sub>lh</sub>	1998	32	4,64E-04	1,97E-04	1,06E-04	2,35E-05	8,15E-06
	1988	22	1,28E-03	5,40E-04	3,11E-04	1,11E-04	1,72E-05
	1978	12	5,23E-04	1,03E-04	7,43E-05	2,41E-05	4,28E-06
	1968	2	9,67E-06	2,34E-06	3,02E-07	3,13E-07	0
	1966	0	0	0	0	0	
			B72	B59	B26	B76	B18
48 <sub>lh</sub>	1998	48	2,62E-03	1,69E-03	9,78E-04	3,43E-04	5,41E-05
	1988	38	2,48E-03	1,51E-03	6,85E-04	3,03E-04	5,39E-05
	1978	28	1,86E-03	9,28E-04	2,52E-04	2,00E-04	3,22E-05
	1968	18	5,28E-04	7,87E-05	2,92E-05	1,44E-05	1,43E-05
	1958	8	2,88E-05	3,76E-06	4,05E-06	1,22E-07	2,31E-06
	1950	0	0	0	0	0	0
			B7	B18	BX	B29	
215 <sub>lh</sub>	1996	230	1,08E-02	7,02E-03	2,94E-03	2,20E-03	
	1986	220	9,68E-03	6,26E-03	2,61E-03	2,03E-03	
	1976	210	1,01E-02	6,14E-03	2,44E-03	1,96E-03	
	1966	200	8,28E-03	5,50E-03	2,00E-03	1,82E-03	
	1956	190	8,90E-03	6,21E-03	2,36E-03	2,24E-03	
	1946	180	8,77E-03	6,87E-03	2,01E-03	2,68E-03	
	1936	170	9,40E-03	6,49E-03	2,15E-03	2,69E-03	
	1926	160	5,69E-03	5,69E-03	1,76E-03	2,20E-03	
	1916	150	4,69E-03	5,14E-03	2,16E-03	2,43E-03	
	1906	140	4,78E-03	6,04E-03	2,05E-03	2,48E-03	
	1896	130	6,39E-03	5,25E-03	1,52E-03	1,94E-03	
	1886	120	2,24E-03	5,00E-03	9,45E-04	1,57E-03	
	1876	110	3,38E-03	3,87E-03	1,94E-03	8,77E-04	
	1866	100	3,64E-03	4,82E-03	2,85E-03	1,05E-03	
	1856	90	2,08E-03	3,74E-03	2,70E-03	9,12E-04	
	1846	80	4,79E-03	4,32E-03	4,14E-03	9,95E-04	
	1836	70	5,48E-03	3,22E-03	3,35E-03	2,93E-04	
	1826	60	3,63E-03	2,05E-03	2,07E-03	3,04E-04	
	1010	50	3,085-03	1,77E-03	2,10E-03	3,23E-04	
	1000	40	3,42E-03	5,03E-04	2,40E-03	0,43E-05	
	1790	30	2,11E-03	2,31E-05	2,100-03	3,57E-06	
	1700	20	2,30E-03	0	1,535-03	0	
	1766	0	3,95⊑-04 0		2,17E-04		
	1700	0	0		0		
			B29	B15	B36	B37	B48
244	1995	430	8 83E-03	3 50E-03	2 30E-03	4 07E-03	1 82E-03
	1985	420	8 79E-03	2 76E-03	1.87E-03	4 03E-03	1 70E-03
	1975	410	9.15E-03	2.96E-03	1.74E-03	4.23E-03	1.69E-03
	1965	400	7 87E-03	1 23E-03	1.58E-03	3 57E-03	8 09E-04
	1955	390	8.33E-03	1.55E-03	1 73E-03	3 19E-03	9 46F-04
	1945	380	7.33E-03	1 46E-03	2 15E-03	3 18E-03	1 20E-03
	1935	370	7.74E-03	1.34E-03	2.51E-03	2.65E-03	8.83E-04
	1925	360	9.62E-03	1.99E-03	2.96E-03	3.10E-03	1.06E-03
	1915	350	1.07E-02	1.07E-03	3.32E-03	3.24E-03	7.79E-04
	1905	340	1,18E-02	3,01E-04	3,01E-03	3,91E-03	5,24E-04
	1895	330	9,85E-03	7,92E-05	2,56E-03	3,29E-03	2,45E-04
	1885	320	8,03E-03	3,16E-05	2,44E-03	3,96E-03	1,26E-04
	1875	310	7,54E-03	8,73E-06	2,26E-03	3,75E-03	2,84E-05
	1865	300	7,68E-03	1,36E-06	2,21E-03	3,82E-03	3,11E-06
	1855	290	7,50E-03	0	2,03E-03	2,42E-03	4,19E-09
	1845	280	9,19E-03		2,53E-03	4,00E-03	0
	1835	270	9,16E-03		1,73E-03	3,98E-03	
	1825	260	9,38E-03		1,05E-03	4,61E-03	
	1815	250	8,87E-03		4,42E-04	3,83E-03	
	1805	240	7,56E-03		1,13E-04	2,67E-03	
	1795	230	1,07E-02		6,04E-05	1,96E-03	

	1785	220	1,20E-02		2,04E-05	1,80E-03	
	1775	210	1,32E-02		1,67E-05	9,78E-04	
	1765	200	1,20E-02		3,46E-06	1,90E-04	
	1755	190	1.02E-02		0	1.23E-05	
	1745	180	6.77E-03			3.86E-06	
	1735	170	7 48E-03			7 23E-06	
	1725	160	7 54E-03			0	
	1715	150	8 76E-03			0	
	1705	140	7 10 - 03				
	1605	120	0.005.02				
	1695	120	5,00⊑-03				
	1675	110	1,120-02				
	10/5	100	1,05E-02				
	1005	100	1,12E-02				
	1655	90	1,05E-02				
	1645	80	7,32E-03				
	1635	70	5,21E-03				
	1625	60	4,11E-03				
	1615	50	4,17E-03				
	1605	40	1,36E-03				
	1595	30	1,25E-03				
	1585	20	2,65E-04				
	1575	10	3,14E-05				
	1565	0	0				
			B25	B34	B21	B13	B83
12 <sub>vu</sub>	1998	12	2,98E-03	1,41E-03	8,85E-04	2,74E-04	4,20E-05
	1993	7	9,70E-04	2,88E-04	2,41E-04	7,83E-05	1,98E-05
	1988	2	3,27E-05	9,04E-06	8,12E-06	5,96E-06	1,51E-06
	1986	0	0	0	0	0	0
			B88	B85	B13	B72	B20
53 <sub>vm</sub>	1996	53	7,46E-03	4,43E-03	2,57E-03	1,12E-03	6,43E-04
	1986	43	2,45E-03	1,58E-03	9,47E-04	6,16E-04	1,92E-04
	1976	33	5,46E-04	3,67E-04	1,92E-04	7,53E-05	2,02E-05
	1966	23	1.02E-04	8.86E-05	4.09E-05	1.15E-04	4.25E-06
	1956	13	3 44E-06	8.61E-06	8 80F-06	6.05E-05	1 18E-06
	1946	3	0.00F+00	6 22E-07	3 47F-07	4 72F-07	4.37E-08
	10/3	0	0,00L+00	0,222-07	0,-1, 2-07	-,,, <u></u> 0/	+,01 ⊑-00 ∩
	1943	0	U	U	U	U	U
			B18	B16	B20	B45	
05	1000	05	0 445 00		2 405 02	4.045.04	
9Jvm	1990	90	0,41E-03	3,00E-03	2,49E-03	4,040-04	
	1988	85	0,19E-03	4,37E-03	2,03E-03	4,40E-04	
	1978	/5	5,46E-03	3,36E-03	1,70E-03	4,58E-04	
	1968	65	4,82E-03	2,74E-03	1,67E-03	5,20E-04	
	1958	55	4,09E-03	2,36E-03	1,39E-03	6,10E-04	
	1948	45	3,44E-03	1,84E-03	1,49E-03	5,24E-04	
	1938	35	1,78E-03	1,04E-03	7,34E-04	2,74E-04	
	1928	25	6,07E-04	4,04E-04	3,46E-04	9,88E-05	
	1918	15	5,89E-05	4,88E-05	9,18E-05	8,27E-06	
	1908	5	1,01E-06	6,76E-07	1,40E-06	1,82E-07	
			•	•	-	•	