**Etablierung von *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca*
und *Quillaja saponaria* in der mediterranen Zone Chiles**

Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades

der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie

der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von

Carolin Ronja Stiehl

geboren in Hameln

Göttingen, Juli 2019

1. Gutachter: Prof. Christian Ammer

2. Gutachter: Prof. Dirk Hölscher

Tag der mündlichen Prüfung: 16.09.2019

Danksagung

Für die Finanzierung der Arbeit danke ich der **Bauer-Stiftung zur Förderung von Wissenschaft und Forschung**. Frau **Marilen Macher** vom Deutschen Stifterverband danke ich für die Unterstützung.

Beim chilenischen Holzproduktehersteller **MASISA** bedanke ich mich für die Bereitstellung der Versuchsflächen.

Mein herzlicher Dank geht an meinen Doktorvater **Prof. Dr. Christian Ammer** für die vielen Fachgespräche und konstruktiven Anregungen, die meine Arbeit entscheidend weiterbrachten.

Prof. Dr. Burkhard Müller-Using gebührt mein Dank für die Vorbereitung der Versuchsflächen und seine unermüdliche Unterstützung vor Ort in Chile sowie darüber hinaus.

Dr. Norbert Bartsch danke ich herzlich für die stete fachliche und persönliche Unterstützung und Ermutigung.

Dr. Steffi Heinrichs gebührt mein besonderer Dank. Ihr steter Glaube an meinen Erfolg hat einen wesentlichen Teil zum Abschluss dieser Arbeit beigetragen. Viele gemeinsame Stunden der Feldarbeit, fachlichen Diskussionen und freundschaftlichen Gespräche werden in Erinnerung bleiben.

Mein Dank gilt auch **Dr. Peter Schall** für seinen Beistand in allen statistischen Fragen.

Andreas Parth, Ulrike Westphal und **Michael Unger** waren zuverlässige Hilfe und Unterstützung bei allen anfallenden Arbeiten und kleinen und größeren Herausforderungen in Chile und in Deutschland.

Dr. Bertram Leder und meinen Kolleginnen und Kollegen vom **Landesbetrieb Wald und Holz NRW** danke ich herzlich für ihre Ermutigung, diese Arbeit abzuschließen.

Dank geht auch an alle, die mit ihrer Hilfe einen Teil zum Gelingen der Arbeit beigetragen haben: **Britta Uhde, Valerie Schenk, Theresa Waldmann, Dr. Na Lin, Dr. Heike Kawaletz, Dr. Peter Annighöfer, Margit Lödige, Dr. Michaela Dölle, Anna Steger, Marion Tiemann, Lena Götz, Mathias Steckel, Felipe Jara, Julio Garcia, Felix Trujillo, Geraldine Armijo, Prof. Dr. Francis Dube, Prof. Dr. Rafael Rubilar, Vanessa Ramírez.**

Meinen **Eltern** danke ich herzlich für ihre Ermutigung, emotionale und finanzielle Unterstützung.

I. Inhaltsverzeichnis

I.	Inhaltsverzeichnis.....	I
II.	Abkürzungsverzeichnis	II
III.	Tabellenverzeichnis.....	III
IV.	Abbildungsverzeichnis	IV
V.	Zusammenfassung	V
VI.	Summary	VI
VII.	Resumen	VII
1	Einleitung	1
1.1	Einführung in das Thema	1
1.2	Naturräumliche Einordnung und Waldtypen Chiles	3
1.3	Geschichte der Waldnutzung in Chile.....	6
1.4	Naturwaldbewirtschaftung und Plantagenwirtschaft heute	9
1.5	Stand der Forschung – Bestandesbegründung und Waldumwandlung mit Arten des chilenischen Naturwaldes.....	13
1.6	Die untersuchten Baumarten	14
1.6.1	<i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Oerst.....	15
1.6.2	<i>Nothofagus glauca</i> (Phil.) Krasser	16
1.6.3	<i>Quillaja saponaria</i> Molina.....	17
1.7	Ziele der Arbeit	18
1.8	Fragen.....	20
2	Material und Methoden	21
2.1	Freilandversuch	21
2.1.1	Einführung in das Untersuchungsgebiet	21
2.1.2	Klima des Untersuchungsgebietes	23

2.1.3	Geologie und Boden.....	23
2.1.4	Vegetation	24
2.1.5	Versuchsaufbau	24
2.1.6	Erfassung wachstumskundlicher und ökophysiologischer Parameter der drei Baumarten	29
2.1.7	Statistische Auswertung	39
2.2	Klimakammerversuch	41
2.2.1	Versuchsaufbau	41
2.2.2	Erfassung der Einfluss- und Response-Variablen.....	45
2.2.3	Statistische Auswertung	47
3	Ergebnisse	48
3.1	Freilandversuch	48
3.1.1	Umweltbedingungen auf den Überschirmungsvarianten	48
3.1.2	Mortalität der Versuchspflanzen	54
3.1.3	Wachstumsbezogene und ökophysiologische Parameter der Untersuchungsbäume in der Vegetationsperiode 2012/2013	58
3.1.4	Einflüsse von Umweltfaktoren auf Wachstum und ökophysiologische Parameter der Baumarten unter Schirm und unter seitlicher Beschattung.....	61
3.1.5	Zeitliche Entwicklung von Wachstum und stomatärer Leitfähigkeit der Baumarten über die Vegetationsperiode.....	73
3.2	Klimakammerversuch	78
3.2.1	Wachstum.....	78
3.2.2	Biomasse	80
3.2.3	Blattzahl	84
3.2.4	Spezifische Blattfläche	85
3.2.5	Stomatäre Leitfähigkeit	85
3.2.6	Photosynthese.....	86
4	Diskussion	90

4.1	Diskussion der Methodik	90
4.1.1	Methodik des Freilandversuchs.....	90
4.1.2	Methodik des Klimakammerversuchs	96
4.2	Diskussion der Ergebnisse	100
4.2.1	Freilandversuch	100
4.2.2	Klimakammerversuch	117
4.2.3	Ergebnissynthese der beiden Versuche und waldbauliche Empfehlungen	124
5	Fazit.....	134
6	Literaturverzeichnis.....	136
7	Anhang	158
	Curriculum Vitae.....	165
	Publikationen.....	166

II. Abkürzungsverzeichnis

AIFBN	Agrupación de Ingenieros Forestales por el Bosque Nativo (Vereinigung der Forstingenieur-e für den Naturwald)
BHD	Brusthöhendurchmesser
°C	Grad Celsius
FSC	Forest Stewardship Council
ha	Hektar
ISF	Indirect Site Factor
IUCN	International Union for Conservation of Na- ture
KS(-Variante)	Überschirmungsvariante Kahlschlag
Mio.	Millionen
NG(-Variante)	Überschirmungsvariante mit <i>Nothofagus glauca</i> -Überschirmung
<i>N. glauca</i>	<i>Nothofagus glauca</i>
nm	Nanometer
<i>N. obliqua</i>	<i>Nothofagus obliqua</i>
PEFC	Programme for the Endorsement of Forest Certification Schemes
PPFD	Photosynthetic Photon Flux Density (photo- synthetische Photonenflussdichte)
PR(-Variante)	Überschirmungsvariante mit <i>Pinus radiata</i> - Schirm
<i>P. radiata</i>	<i>Pinus radiata</i>
<i>Q. saponaria</i>	<i>Quillaja saponaria</i>
SB(-Variante)	Überschirmungsvariante mit seitlicher Be- schattung
SLA	Spezifische Blattfläche (specific leaf area)
WHD	Wurzelhalsdurchmesser

III. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Flächenanteile in Hektar von Plantagen, Naturwald (Primärwald und Sekundärwald) und Mischwald (CONAF 2017).....	4
Tabelle 2: Flächenanteile in Hektar (CONAF 2017)	5
Tabelle 3: Flächengröße, Lichtverhältnisse (Indirect Site Factor, % der Freilandstrahlung) und Bestandesparameter der drei in dieser Arbeit untersuchten Überschirmungsvarianten.....	26
Tabelle 4: Einteilung der häufig auf den Versuchsflächen vorkommenden Arten oder Gattungen in Wuchsgruppen zur Ermittlung von Regressionsparametern.	35
Tabelle 5: Verwendete Funktionskonstanten (*Regressionsparameter aus Bolte (2006)).	37
Tabelle 6: Temperaturen in den Klimakammern.	42
Tabelle 7: Luftfeuchte in den Klimakammern.	42
Tabelle 8: Aufbau der sechs Behandlungen in einer Klimakammer.....	44
Tabelle 9: pH-Werte, Kohlenstoff (%), Stickstoff (%) und C/N-Verhältnis auf den drei Überschirmungsvarianten.....	51
Tabelle 10: Mittlere Anzahl toter Individuen pro Pflanzquadrat in den vier unterschiedlichen Flächenvarianten.	57
Tabelle 11: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei den kategorialen Variablen Überschirmung und Düngung) in der dunklen Lichtklasse für <i>N. glauca</i>	63
Tabelle 12: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei den kategorialen Variablen Überschirmung und Düngung) in der dunklen Lichtklasse für <i>N. obliqua</i>	64
Tabelle 13: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei den kategorialen Variablen Überschirmung und Düngung) in der dunklen Lichtklasse für <i>Q. saponaria</i>	66
Tabelle 14: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei der kategorialen Variablen Düngung) in der hellen Lichtklasse für <i>N. obliqua</i>	68
Tabelle 15: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei der kategorialen Variablen Düngung) in der hellen Lichtklasse für <i>Q. saponaria</i>	70

Tabelle 16: Unterschiede im Zuwachs zwischen den Baumarten in den untersuchten Messperioden.	74
Tabelle 17: Unterschiede im Beitrag zum Gesamtzuwachs zwischen den Baumarten in den untersuchten Messperioden	75
Tabelle 18: Unterschiede im Beitrag zum Spross- Gesamtzuwachs zwischen den Messperioden.	76
Tabelle 19: Unterschiede in der stomatären Leitfähigkeit zwischen den Baumarten in den untersuchten Messperioden	77
Tabelle 20: Biomasse-Anteile in %, Mittelwert $\pm$ Standardfehler, der Pflanzen nach Versuchsende.	83
Tabelle 21: Wetterdaten der nahegelegenen Wetterstation Coronel del Maule (abgerufen von agromet.inia.cl, Agromet 2014).	101

IV. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Lage der Región del Biobío in Zentralchile. Quelle: Modifiziert aus Amigo und Ramírez (1998).....	6
Abbildung 2: Entwicklung der Fläche von Forstplantagen in Chile zwischen 1975 und 2011 (Quelle: Reyes und Nelson 2014).	8
Abbildung 3: a (links): Plantage aus <i>Pinus radiata</i> . b (rechts): Plantage aus <i>Eucalyptus globulus</i> . (Fotos: Carolin Stiehl)	9
Abbildung 4: Kahlschlag auf einer Plantage aus <i>Pinus radiata</i> im Untersuchungsgebiet beim Ort Quirihue, Región del Biobío (seit 2018 Region del Ñuble). (Foto: Carolin Stiehl)	10
Abbildung 5: <i>Nothofagus obliqua</i> . (Foto: Carolin Stiehl).....	15
Abbildung 6: Blatt von <i>Nothofagus glauca</i> . (Foto: Carolin Stiehl)	16
Abbildung 7: Rinde von <i>N. glauca</i> . (Foto: Carolin Stiehl)	16
Abbildung 8: <i>Quillaja saponaria</i> . (Foto: Carolin Stiehl).....	17
Abbildung 9: Lage des Untersuchungsgebiets an der Straße zwischen den Orten Quirihue und Cobquecura (Luftbild: Google Earth, Bildaufnahmedatum 31.12.2012).....	22
Abbildung 10: Versuchsfläche mit den drei in dieser Arbeit untersuchten Überschirmungsvarianten im Luftbild (Luftbild: Google Earth, Bildaufnahmedatum 9.12.2012).....	26
Abbildung 11: Überschirmungsvariante “NG”, ca. 25-jähriger Bestand aus <i>Nothofagus glauca</i>	27
Abbildung 12: Überschirmungsvariante “PR”, Vorwald aus <i>Pinus radiata</i>	27
Abbildung 13: Überschirmungsvariante “SB”, seitliche Beschattung einer Streifen-Kahlfläche durch angrenzende Bestände (Foto: Carolin Stiehl).	28
Abbildung 14: Links: Passende Zuordnung Himmel/Bestand (ISF 48%), rechts: ungeeignete Zuordnung Himmel/Bestand (ISF 95%).	32
Abbildung 15: Gegenüberstellung der gemessenen und geschätzten Werte der Validierungsplots.	38
Abbildung 16: Erfassung des Deckungsgrades der Konkurrenzvegetation auf einem 1x1 m großen Probeplot (Foto: Carolin Stiehl).....	39
Abbildung 17: Beschattete und unbeschattete Tische mit Versuchspflanzen in einer der beiden Klimakammern.....	41

Abbildung 18: Messung der Photosyntheserate mit dem Infrared Gas Analyzer Li-6400 (Foto: Carolin Stiehl).	46
Abbildung 19: Klimadiagramme der Versuchsfläche Quirihue in der untersuchten Vegetationsperiode (Oktober 2012 – April 2013).	49
Abbildung 20: Verlauf der mittleren Luftfeuchte in % über die erfasste Vegetationsperiode.	50
Abbildung 21: Indirect Site Factor (ISF%) auf den Überschirmungsvarianten.	51
Abbildung 22: Bodenfeuchte (Vol %) in einer Tiefe von 0-20 cm (links) und 20-50 cm (rechts), gemessen über vier Messperioden auf den drei Überschirmungsvarianten.	52
Abbildung 23: Biomasse der Bodenvegetation auf den drei Überschirmungsvarianten	54
Abbildung 24: Mittlere Anzahl toter Pflanzen je Pflanzquadrat (ausgehend von 25 Pflanzen je Quadrat) der drei gepflanzten Baumarten <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> und <i>Q. saponaria</i> auf den vier Überschirmungsvarianten.	56
Abbildung 25: Sprosslängen zu Beginn der Messungen im Oktober 2012	58
Abbildung 26: Wurzelhalsdurchmesser zu Beginn der Messungen im Oktober 2012	59
Abbildung 27: Stomatäre Leitfähigkeit von <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> und <i>Q. saponaria</i> .	60
Abbildung 28: Spezifische Blattfläche von <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> und <i>Q. saponaria</i>	61
Abbildung 29: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „dunkel“ für <i>N. obliqua</i>	65
Abbildung 30: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „dunkel“ für <i>Q. saponaria</i>	67
Abbildung 31: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „hell“ für <i>N. obliqua</i>	69
Abbildung 32: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „hell“ für <i>Q. saponaria</i>	72
Abbildung 33: Sprosslänge und Durchmesser über die Vegetationsperiode für <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> und <i>Q. saponaria</i> über die drei Überschirmungsvarianten.	73
Abbildung 34: Spross- und Durchmesserzuwachs über die Vegetationsperiode für <i>Nothofagus obliqua</i> , <i>Nothofagus glauca</i> und <i>Quillaja saponaria</i>	74
Abbildung 35: Beitrag zum Gesamtzuwachs des Sprosses (links) und des Wurzelhalsdurchmessers (rechts) für <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> und <i>Q. saponaria</i> über die Vegetationsperiode	75
Abbildung 36: Stomatäre Leitfähigkeit der drei untersuchten Baumarten über die Vegetationsperiode, gemittelt über alle Überschirmungsvarianten.	77

Abbildung 37: Boxplots des Sprosszuwachses über die Versuchsperiode von <i>N. obliqua</i> (links) und <i>Q. saponaria</i> (rechts).....	79
Abbildung 38: WHD-Zuwachs über die Versuchsperiode von <i>N. obliqua</i> (links) und <i>Q. saponaria</i> (rechts).....	79
Abbildung 39: Biomassenkompartimente der Baumarten <i>N. obliqua</i> (links) und <i>Q. saponaria</i> (rechts).....	80
Abbildung 40: Mittlere Gesamtbiomassen der Einzelbäume der Baumarten <i>N. obliqua</i> und <i>Q. saponaria</i> je nach Behandlung.	81
Abbildung 41: Biomassekompartimente der Baumarten <i>N. obliqua</i> und <i>Q. saponaria</i> nach Versuchsende	82
Abbildung 42: Mittlere Blattzahlen der Einzelbäume der Baumarten <i>N. obliqua</i> und <i>Q. saponaria</i> je nach Behandlung	84
Abbildung 43: Mittlere spezifische Blattfläche (m^2/kg) von <i>N. obliqua</i> (links) und <i>Q. saponaria</i> (rechts) in den 6 Behandlungsvarianten	85
Abbildung 44: Mittlere stomatäre Leitfähigkeit aller Pflanzen, aufgeteilt in Behandlungen im Februar 2014 (Ende des Versuchs). Links: <i>N. obliqua</i> , rechts: <i>Q. saponaria</i>	86
Abbildung 45: Gemessene Lichtkurven für <i>N. obliqua</i>	87
Abbildung 46: Gemessene Lichtkurven für <i>Q. saponaria</i>	87
Abbildung 47: Lichtkompensationspunkte (LCP in $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) in der zwei Baumarten <i>Q. saponaria</i> (oben) und <i>N. obliqua</i> (unten) in den 6 Behandlungen..	88
Abbildung 48: Photosyntheserate bei Lichtsättigung (A_{sat} in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) der zwei Baumarten <i>Q. saponaria</i> (oben) und <i>N. obliqua</i> (unten) in den 6 Behandlungen.	89

V. Zusammenfassung

Im Rahmen des übergeordneten Forschungsprojekts „Baumartendiversität in mediterranen Wäldern Chiles: Schließen sich Naturnähe und Ökonomie aus?“ wurde in der VIII. Region Biobío (seit 2018 XVI. Region Ñuble) in der mediterranen Zone Chiles in der Vegetationsperiode 2012 / 2013 ein Freilandversuch mit drei chilenischen Baumarten angelegt. Diese in Zentralchile gelegene Region ist durch eine hohe Biodiversität mit vielen endemischen Arten geprägt. Da große Teile der dort natürlich vorkommenden Waldökosysteme bereits zerstört worden sind, ist die optimale Bestandesbegründung mit in Chile heimischen Baumarten besonders wichtig und noch nicht ausreichend erforscht. Wie diese Arten in der Zentralzone etabliert werden können und welche Umweltbedingungen ihr Wachstum und ihre Ökophysiologie beeinflussen, wurde in dieser Dissertation untersucht. Drei für die Region typische und z.T. endemische Baumarten wurden dabei ausgewählt: Die beiden Scheinbuchenarten *Nothofagus obliqua* (Roble) und *Nothofagus glauca* (Hualo) sowie die immergrüne, hartlaubige Art *Quillaja saponaria* (Quillay). Diese Arten wurden in der VIII. Region Chiles unter drei verschiedenen Überschirmungsvarianten angepflanzt: Unter einem 25-jährigen Bestand aus *Nothofagus glauca*, unter einem vorwüchsigen, wenige Jahre älteren Vorwald aus *Pinus radiata* und auf einer Streifen-Kahlfläche, die durch seitlich angrenzende Bestände beschattet wurde. Für alle Versuchspflanzen wurden auf sie einwirkende Umweltfaktoren ermittelt: Licht (Indirect Site Factor), der volumetrische Bodenwassergehalt, die Tiefgründigkeit des Bodens, die Biomasse der die Versuchspflanzen umgebenden Bodenvegetation und der Abstand zum nächsten Nachbarbaum. Als Response-Variablen wurden Überleben, Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser, stomatäre Leitfähigkeit, spezifische Blattfläche und Blattzahl der Versuchspflanzen ermittelt. Mit *N. obliqua* und *Q. saponaria* wurde in Deutschland ein Klimakammerversuch durchgeführt, *N. glauca* konnte nicht herangezogen werden. Es wurden 12 Pflanzen je Baumart x 6 Behandlungen in zwei Klimakammern mit den gleichen Temperatur- und Lichtbedingungen untersucht. Zuwachs, Biomasse-Allokation, Blattzahl, spezifische Blattfläche, stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheserate der Pflanzen wurden unter zwei verschiedenen Licht- und drei verschiedenen Trockenstress-Varianten untersucht.

Für den Versuch im Freiland wurde zu Beginn die Frage formuliert, welche Lichtintensität und damit welcher Überschirmungsgrad sinnvoll ist, wenn die drei Baumarten durch Anpflanzung verjüngt werden sollen und ob sich eine optimale Strahlungsverfügbarkeit ermitteln lässt. Die geringsten Mortalitäten fanden sich auf der seitlich beschatteten Freifläche und auf der mit *N. glauca* überschirmten Fläche. Es konnte gezeigt werden, dass das Wachstum aller drei

Baumarten auf der Freifläche unter Beschattung durch angrenzende Bestände am höchsten war. Für *N. obliqua* war die Lichtverfügbarkeit besonders unter Schirm von Bedeutung. *Q. saponaria* reagierte bei der Untersuchung des Wachstums über den Lichtgradienten zwischen 73 und 87 % mit einem Rückgang im Wachstum, sodass ein mögliches, aufgrund des Untersuchungsdesigns nicht ermittelbares Lichtoptimum für diese Baumart im Bereich zwischen 64 bis 71 % ISF besteht.

Zudem wurde für den Freilandversuch die Frage gestellt, ob die Strahlungsverfügbarkeit das Wachstum, die stomatäre Leitfähigkeit und die spezifische Blattfläche dieser Arten ausreichend erklärt oder ob weitere Umweltfaktoren eine Rolle spielen. Es wurden für alle drei Arten weitere Einflussfaktoren in unterschiedlicher Ausprägung gefunden, u.a. die Bodenfeuchte, die Tiefgründigkeit des Bodens und Konkurrenzeinflüsse durch den überschirmenden Bestand sowie die umgebende Bodenvegetation. Auch ein Einfluss zuvor erfolgter Düngung konnte nachgewiesen werden.

Die dritte Frage für den Freilandversuch lautete, welche Phase innerhalb der Vegetationsperiode entscheidend für das Wachstum jeder dieser Arten ist. Hier konnte festgestellt werden, dass alle drei Arten den größten Beitrag zum Sprosszuwachs zwischen Oktober und Januar leisteten. In der darauffolgenden Hochsommerphase sank der Zuwachs stark ab.

Für den Klimakammerversuch wurde zuvor die Frage gestellt, welche Reaktion Wachstumsparameter, Biomasseverteilung, spezifische Blattfläche, Blattzahl, stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheseleistung von *Nothofagus obliqua* und *Quillaja saponaria* auf unterschiedliche Strahlungsbedingungen sowie unterschiedlich starken Trockenstress zeigen. Auf Trockenstress reagierten bei beiden Arten vor allem das Wachstum, die Gesamtbiomasse, die stomatäre Leitfähigkeit und die Photosyntheseleistung mit einer Reduktion des jeweiligen Parameters. Bei beiden Arten konnte eine Verlagerung der Biomasse in die Wurzeln bei steigendem Trockenstress beobachtet werden, dies war jedoch bei *N. obliqua* weit ausgeprägter als bei *Q. saponaria*. Während *Q. saponaria* ihre Biomasseanteile ansonsten nicht veränderte, verringerte *N. obliqua* ihren relativen Blattanteil. Die spezifische Blattfläche beider Arten war bei vollem Licht geringer als bei Beschattung. Die Blattzahl zeigte sowohl Licht- als auch Trockenstresseinflüsse. Sie war unter Beschattung und bei steigendem Trockenstress geringer. *Q. saponaria* konnte jedoch eine deutlichere Anpassung an Trockenperioden durch die Aufrechterhaltung ihrer Blattzahl unter Beschattung in allen Trockenstressvarianten zeigen.

In einer Ergebnissynthese wurden die Ergebnisse beider Versuche einander gegenübergestellt und verglichen. Aus den zusammengeführten Ergebnissen wurden waldbauliche Empfehlungen abgeleitet. Bei der Etablierung der drei Baumarten auf einer kleineren Streifen-Kahlfläche

sollte auf seitliche Beschattung durch angrenzende Bestände geachtet werden. Gegebenenfalls können hartlaubige Arten wie *Q. saponaria* als Vorwald eingebracht werden. Bei einer Umwandlung von Plantagen in naturnähere, nachhaltig bewirtschaftete Bestände aus heimischen Baumarten werden kleinflächige Saumschläge bzw. Streifenkahlschläge empfohlen. Sollen die Pflanzen unter Naturwaldschirm eingebracht werden, sind regelmäßige stärkere Auflichtungen wichtig. Sie sorgen für mehr Lichteinfall und höhere Ressourcenverfügbarkeit für die darunter gepflanzten Jungbäume. Eine gemeinsame Etablierung von *Pinus radiata* und Naturwaldbaumarten kann aufgrund des rascheren Wachstums von *P. radiata* und der dadurch entstehenden Konkurrenz um Ressourcen nur bedingt empfohlen werden.

Die Ergebnisse der beiden Studien im Freiland und in der Klimakammer zeigen, dass eine Etablierung der drei Baumarten in der mediterranen Zone Chiles erfolgreich möglich ist. Weitere Studien an diesen Baumarten in der mediterranen Zone sollten durchgeführt werden. Alle drei Arten können vielfältig wirtschaftlich genutzt werden. Sie zu erhalten, ihren Flächenanteil wieder zu vermehren und sie nachhaltig zu nutzen ist ein Beitrag zum Erhalt der Biodiversität in der mediterranen Zone Chiles.

VI. Summary

Within the framework of the overall research project "Tree diversity in Mediterranean forests in Chile: are close-to-nature forestry and profitability mutually exclusive?" a field experiment with three Chilean tree species was conducted in the VIII. Region Biobío (since 2018 XVI. Region Ñuble) in the Mediterranean zone of Chile in the growing season of 2012/2013. Central Chile is characterized by high biodiversity with many endemic species. Since large parts of the naturally occurring forest ecosystems have already been destroyed, the optimal establishment of stands with native tree species is particularly important and has not yet been sufficiently researched. In this dissertation, it was examined how these species can be (re-)established in the central zone and which environmental conditions influence their growth and their ecophysiological traits. Three species that are typical for the region and partly endemic were selected: The two southern beech species *Nothofagus obliqua* (Roble) and *Nothofagus glauca* (Hualo) and the evergreen, hard-leaved species *Quillaja saponaria* (Quillay). These species were planted in the VIII. Region of Chile under three different canopy covers: in a previously thinned 25-year-old *Nothofagus glauca*-stand, under a young plantation of *Pinus radiata*, and on an open patch shadowed by laterally adjacent older stands of *Pinus radiata* and *Nothofagus glauca*. For all examined plants, environmental factors such as light (indirect site factor), the volumetric soil water content, the depth of the soil, the biomass of the vegetation surrounding the test plants and the distance to the nearest neighbor tree were determined. Survival, shoot length and root neck diameter, stomatal conductance, specific leaf area and leaf count of the plants were determined as response variables. With *N. obliqua* and *Q. saponaria* a climatic chamber experiment was carried out in Germany, *N. glauca* could not be established in the greenhouse. Twelve plants per species x 6 treatments were studied in two climatic chambers with the same temperature and light conditions. Growth, biomass allocation, leaf count, specific leaf area, stomatal conductance and photosynthetic activity of the plants were investigated under two different light and three different water levels.

For the experiment in the field, the research question was which light intensity and thus which degree of canopy cover is the right choice for establishment of the three tree species by planting and if an optimal light availability can be determined. The lowest mortalities were found on the laterally shaded open space and in the *N. glauca*-stand. It could be shown that the growth of all three tree species on the open space was highest under shade by adjacent stands. For *N. obliqua*, light availability was particularly important under a canopy. *Q. saponaria* responded with a

decrease in growth between the light gradient of 73% to 87%, so that a possible light optimum for this species, which could be determined from this study due to its design, ranges from 64% to 71% ISF.

In addition, the question was asked for the field trial as to whether the radiation availability sufficiently explains growth, stomatal conductance and specific leaf area of these species or whether further environmental factors are important. For all three species, further influencing factors were found in varying degrees, i.a. soil moisture, soil depth and the effects of competition from the stands and the surrounding herbaceous vegetation. An influence of previous fertilization could also be shown.

The third question for the field experiment was which phase within the growing season is crucial for the growth of each of these species. Here it could be shown that all three species made the biggest contribution to shoot growth between October and January. In the subsequent phase, the growth dropped sharply.

For the climate chamber experiment, the research questions were asked how growth parameters, biomass distribution, specific leaf area, leaf count, stomatal conductance and photosynthesis of *Nothofagus obliqua* and *Quillaja saponaria* respond to different levels of light and water stress. Under water stress, growth, total biomass, stomatal conductance and photosynthetic performance were reduced in both species. In both species, a biomass allocation to the roots was observed with increasing drought stress, but much more pronounced in *N. obliqua* than in *Q. saponaria*. While *Q. saponaria* did not change its biomass allocation otherwise, *N. obliqua* reduced its relative leaf fraction. The specific leaf area of both species was lower in full light than in shade. The leaf count showed both a reaction to light and drought stress. It was lower under shade and with increasing drought stress. However, *Q. saponaria* showed a clearer adaptation to drought periods by maintaining its leaf count under shade in all drought stress levels. In a synthesis, the results of both experiments were combined and compared. Silvicultural recommendations were derived from the combined results. When establishing the three tree species on a smaller strip cut, lateral shading by adjacent stands should be ensured. Optionally, hard-leaved species such as *Q. saponaria* can be introduced as nursing plants. For a conversion of exotic plantations into more natural, sustainably managed stands of native tree species small-sized strip cuts are recommended. If native species are established under a natural forest, regular thinning is important. This provides more light and higher resource availability for the young

planted trees. Joint establishment of *Pinus radiata* and native tree species can only be recommended to a limited extent due to the faster growth of *P. radiata* and the resulting competition for resources.

VII. Resumen

En el marco del proyecto de investigación general "Diversidad arbórea en la zona mediterránea en Chile: ¿la silvicultura cercana a la naturaleza y la rentabilidad son mutuamente excluyentes?" en la VIII. Region del Biobio (desde 2018 la XVI. Región de Ñuble) se realizó un ensayo de campo con tres especies de árboles nativos chilenos en la zona mediterránea de Chile en el período de vegetación de 2012/2013. El centro de Chile se caracteriza por una alta biodiversidad con muchas especies endémicas. Dado que gran parte de los ecosistemas forestales naturales ya han sido destruidos, el establecimiento óptimo de bosques con especies de árboles nativos es particularmente importante y aún no se ha investigado lo suficiente. En esta tesis doctoral, se examinó cómo estas especies pueden ser (re-)establecidas en la zona central y qué condiciones ambientales influyen en su crecimiento y sus características ecofisiológicas. Se seleccionaron tres especies que son típicas de la región y en parte endémicas: dos especies deciduos de haya del sur *Nothofagus obliqua* (Roble) y *Nothofagus glauca* (Hualo) y una especie de hoja dura, *Quillaja saponaria* (Quillay). Estas especies fueron plantadas en la VIII. Región de Chile bajo tres coberturas diferentes: dentro de un bosque de *Nothofagus glauca* de 25 años previamente raleado, en una plantación joven de *Pinus radiata*, y en un área abierta con sombra lateral de bosques adyacentes más viejos de *Pinus radiata* y *Nothofagus glauca*. Para todas las plantas examinadas, se determinaron factores ambientales tales como la luz (factor de sitio indirecto), el contenido volumétrico de agua del suelo, la profundidad del suelo, la biomasa de la vegetación que rodea las plantas y la distancia al árbol vecino más cercano. La supervivencia, la longitud del brote y el diámetro del cuello de la raíz, la conductancia estomática, el área foliar específica y el número de las hojas de las plantas se determinaron como variables de respuesta. Con *N. obliqua* y *Q. saponaria* se fue un experimento de cámara climática en Alemania, no se pudo establecer *N. glauca* en el invernadero. Se estudiaron doce plantas por especie x 6 tratamientos en dos cámaras climáticas con las mismas condiciones de temperatura y luz. El crecimiento, la asignación de biomasa, el número de hojas, el área foliar específica, la conductancia estomática y la actividad fotosintética de las plantas se investigaron bajo dos niveles diferentes de luz y tres niveles diferentes de agua.

Para el experimento en el campo, la pregunta de investigación fue qué intensidad de la luz y, por lo tanto, qué grado de cobertura del dosel es la opción correcta para el establecimiento de las tres especies de árboles mediante la plantación y si se puede determinar la disponibilidad óptima de luz. Las mortalidades más bajas se encontraron en el espacio abierto sombreado

lateralmente y en el bosque de *N. glauca*. Se pudo demostrar que el crecimiento de las tres especies de árboles fue mayor en el espacio abierto con sombra lateral.

Para *N. obliqua*, la disponibilidad de luz fue particularmente importante bajo dosel. *Q. saponaria* respondió con una disminución del crecimiento entre el gradiente de luz de 73% a 87%, de modo que un posible óptimo de luz para esta especie, que no podría determinarse a partir de este estudio debido a su diseño, varía de 64% a 71% ISF.

Además, se preguntó al ensayo de campo si la disponibilidad de radiación explica suficientemente el crecimiento, la conductancia estomática y el área foliar específica de estas especies o si otros factores ambientales son importantes. Para las tres especies, se encontraron factores de influencia adicionales en diversos grados, por ejemplo humedad del suelo, profundidad del suelo y los efectos de la competencia de los bosques adultos y la vegetación herbácea circundante. También se podría mostrar una influencia de la fertilización previa.

La tercera pregunta para el ensayo de campo fue qué fase dentro de la estación de crecimiento es crucial para el crecimiento de cada una de estas especies. Aquí se pudo demostrar que las tres especies hicieron la mayor contribución al crecimiento del brote entre octubre y enero. En la fase subsiguiente, el crecimiento se redujo drásticamente.

Para el experimento de la cámara climática, se formularon preguntas de investigación sobre cómo los parámetros de crecimiento, la distribución de biomasa, el área foliar específica, el recuento foliar, la conductancia estomática y la fotosíntesis de *Nothofagus obliqua* y *Quillaja saponaria* responden a diferentes niveles de luz y estrés hídrico. Bajo estrés hídrico, el crecimiento, la biomasa total, la conductancia estomática y la actividad fotosintética se redujeron en ambas especies. En ambas especies, se observó una asignación de biomasa a las raíces al aumentar el estrés hídrico, pero mucho más pronunciada en *N. obliqua* que en *Q. saponaria*. Si bien *Q. saponaria* no cambió su asignación de biomasa de otra manera, *N. obliqua* redujo su fracción de hoja relativa. El área foliar específica de ambas especies fue menor en luz plena que en sombra. El recuento de hojas mostró tanto una reacción a la luz como el estrés hídrico. Fue menor bajo la sombra y con el aumento del estrés hídrico. Sin embargo, *Q. saponaria* mostró una adaptación más clara a los períodos de sequía manteniendo su número de hojas bajo sombra en todas las variantes de estrés hídrico.

En una síntesis, los resultados de ambos experimentos fueron combinados y comparados. Las recomendaciones silvícolas se derivaron de los resultados combinados. Al establecer las tres especies de árboles en un corte tala rasa mas pequeño, debe garantizarse el sombreado lateral

mediante bosques adyacentes. Opcionalmente, las especies de hoja dura como *Q. saponaria* pueden introducirse como plantas nodrizas. Para una conversión de plantaciones exóticas a bosques mas naturales manejados de manera sostenible, se recomiendan cortes de tala rasa de tamaño pequeño. Si las especies nativas se establecen bajo un bosque natural, el raleo regular es importante. Esto proporciona más luz y una mayor disponibilidad de recursos para los árboles jóvenes plantados. El establecimiento conjunto de *Pinus radiata* y las especies de árboles nativos solo se puede recomendar en una medida limitada debido al crecimiento más rápido de *P. radiata* y la competencia por los recursos que resulta.

1 Einleitung

1.1 Einführung in das Thema

Die chilenische Forstwirtschaft beruht auf dem Segregationsprinzip (Müller-Using und Bava 2010). Während beim integrativen Ansatz forstwirtschaftliche Nutzung und Maßnahmen zum Erhalt der Biodiversität auf einer Fläche kombiniert werden, bedeutet Segregation die flächenhafte Trennung einerseits von intensiver Forstwirtschaft und andererseits völliger Unterschutzstellung von Waldflächen zum Erhalt ihrer Artenvielfalt (Bollmann und Braunisch 2013; Edwards et al. 2014). Auf der einen Seite steht in Chile daher die Plantagenwirtschaft mit schnell wachsenden Baumarten, auf der anderen der chilenische Naturwald und aus diesem entstandene Sekundärwälder (Müller-Using et al. 2008; Müller-Using und Bava 2010). Der Ausdruck „bosque nativo“ („Naturwald“) spezifiziert nicht, welche Art der Nutzung stattfindet oder ob die Wälder ungenutzt sind, sondern bezieht sich allein auf die Baumartenzusammensetzung. Im chilenischen Naturwaldgesetz ist er folgendermaßen definiert: „Wald aus autochthonen Baumarten, entstanden aus natürlicher Erzeugung, Naturverjüngung oder Pflanzung unter Schirm mit denselben Arten, die im originären Verbreitungsgebiet vorkommen, wobei zufällig verteilte nichtheimische Arten vorkommen können“ (übersetzt aus Ley N° 20.283 sobre Recuperación del Bosque Nativo y Fomento Forestal, Ministerio de Agricultura de Chile 2008, Artikel 2 Absatz 3). Häufig steht Naturwald in Chile entweder unter Schutz oder wird selektiv und ungeregelt genutzt. Dabei werden zumeist die dicksten und besten Stämme entnommen und der restliche Bestand sich selbst überlassen (Veblen et al. 1996). Plantagen bilden in Chile noch nicht den überwiegenden Waldflächenanteil (CONAF 2017), bringen aber den größten Teil des finanziellen Ertrages aus Holz ein (Uhde 2014), während eine naturgemäße Waldbewirtschaftung mit natürlich vorkommenden Baumarten erst in den letzten Jahren an Bedeutung gewonnen hat (z.B. Mujica 2008; Donoso und Promis 2013).

Die mediterrane Zentralzone Chiles (siehe auch Kapitel 1.2) reicht von 32°45' bis 37°30' Süd (Quintanilla und Cadiñan 2012) und ist ein „Hotspot der Biodiversität“ mit einem hohen Grad an Endemismus, also dem ausschließlichen Vorkommen von Arten in diesem Gebiet (Myers et al. 2000; Cowling et al. 1996). Gleichzeitig ist diese Zone aufgrund ihrer fruchtbaren Standorte und hohen Sonneneinstrahlung ein wichtiges Anbaugebiet für die nichtheimischen Baumarten *Eucalyptus nitens*, *Eucalyptus globulus* und *Pinus radiata* (San Martín und Donoso 1995).

Diese Baumarten werden meist in Monokultur und mittels in kurzen Zeitabständen wiederkehrenden Kahlschlägen und Neuanpflanzungen bewirtschaftet (Bannister et al. 2014). Bodenerosion, Wassermangel und Rückgang der naturgegeben hohen Biodiversität sind die negativen Folgen einer solchen Intensivwirtschaft (Little et al. 2009; Oyarzun und Peña 1995; Aguilar und Arrau 1995). Zudem zeigen neue Untersuchungen, dass Waldbrände durch diese Form der Forstwirtschaft begünstigt werden (McWethy et al. 2018). In den letzten Jahren großflächig aufgetretene Brände in der Zentralzone bestätigen diese Sichtweise (Martínez-Harms et al. 2017).

Auch die forstliche Forschung und Lehre in Chile sind stark auf Plantagenwirtschaft mit schnellwachsenden Baumarten fokussiert. Naturwaldbewirtschaftung wird in Nebenfächern gelehrt, jedoch liegt der berufsvorbereitende Fokus an den Forstfakultäten deutlich auf einer späteren Tätigkeit in und mit Forstplantagen. Zwar liegen auch Veröffentlichungen über heimische Baumarten vor, jedoch gibt es mit deren waldbaulicher Behandlung, besonders in der Jungwuchsphase, bisher nur wenige Erfahrungen (Donoso 2006).

Erst in den letzten Jahren ist das Interesse an der Forstwirtschaft mit heimischen Baumarten gestiegen: Zum einen setzen sich einzelne interessierte Wissenschaftler und private Waldbesitzer vermehrt für eine nachhaltige Bewirtschaftung des Naturwaldes ein, wozu unter anderem private Vereinigungen gegründet wurden (z.B. AIFBN [Vereinigung der Forstingenieure für den Naturwald], Aprobosque [Chilenischer Naturwaldbesitzerverband]). Zum anderen ist das Thema Biodiversität mehr ins Bewusstsein der Öffentlichkeit gerückt, was sich unter anderem an der Verabschiedung des Naturwaldgesetzes im Jahre 2008 zeigt (Müller-Using und Bava 2010). Hier wurden zum ersten Mal Fördermittel für die nachhaltige Bewirtschaftung des „bosque nativo“ bereitgestellt. Das gestiegene Bewusstsein zeigt sich auch an der vermehrten Zertifizierung vor allem von Forstplantagen, wobei Waldbesitzer unter anderem nach Biodiversitätskriterien zertifiziert werden (FSC 2011; CERTFOR 2016).

Diese Arbeit soll mit einem Schlaglicht auf drei in Chile heimische Baumarten dazu beitragen, den Wissensstand über deren Wuchsdynamik und Ökophysiologie zu erhöhen und somit eine bessere Grundlage für den Waldbau und die Wiederbewaldung mit heimischen Arten in Chile schaffen. Dabei kann als übergeordnetes Ziel auch der Erhalt dieser Baumarten vor allem in der Zentralzone Chiles betrachtet werden, denn die hohe Biodiversität dieser Zone ist durch Landnutzungsänderungen und die z.T. invasive Ausbreitung fremdländischer Pflanzenarten stark gefährdet (Myers et al. 2000; Sala et al. 2000).

Die vorliegende Arbeit ist im Rahmen des von der Bauer-Stiftung zur Förderung von Wissenschaft und Forschung geförderten Projektes „Baumartendiversität in mediterranen Wäldern Chiles – schließen sich Naturnähe und Ökonomie aus?“ entstanden. Das Ziel dieses Projektes war es, waldbauliche Alternativen zur Plantagenwirtschaft zu finden, die naturnäher, aber ökonomisch möglichst gleichwertig sein sollen. Die vorliegende Dissertation befasst sich mit den waldbaulichen Möglichkeiten dreier in Chile heimischer Wirtschaftsbaumarten und legt dabei den Fokus auf die Jungwuchsphase dieser Arten. Die beiden weiteren Themenschwerpunkte des Gesamtprojektes sind der ökonomische Vergleich naturnaher waldbaulicher Alternativen mit Plantagen unter Berücksichtigung von Ökosystemleistungen sowie die vegetationskundliche Beschreibung von Plantagen und deren Vergleich mit der Vegetationszusammensetzung noch vorhandener Naturwälder. Diese beiden Themenschwerpunkte werden in einer weiteren Dissertation und mehreren Veröffentlichungen behandelt (Uhde 2013, 2014; Uhde et al. 2017; Heinrichs et al. 2016; Heinrichs et al. 2018; Müller-Using et al. 2016).

1.2 Naturräumliche Einordnung und Waldtypen Chiles

Das Land Chile hat eine Nord-Süd-Ausdehnung von etwa 4300 Kilometern und eine Ost-West-Ausdehnung von im Mittel nur 180 Kilometern (Casanova et al. 2013). Dabei ist seine Topographie durch drei geomorphologische Einheiten geprägt: Die Küstenkordillere in Richtung Westen, die Andenkordillere nach Osten hin und das dazwischen liegende Zentraltal (Donoso und Donoso 2007). Chile deckt vier Klimazonen ab: Die tropische, gemäßigte, mediterrane und antiboreale Klimazone (Luebert und Plischoff 2006). Chile wird durch den Pazifik im Westen, die Anden im Osten, die patagonische Gletscherlandschaft im Süden und die Atacama-Wüste im Norden eingegrenzt (Donoso und Donoso 2007). Das Land ist aufgrund dieser natürlichen Grenzen stark isoliert, sodass die Einwanderung von Arten anderer Wälder des südamerikanischen Kontinents selten ist (Donoso und Donoso 2007). Chilenische Wälder, wie die temperierten Regenwälder und mediterranen Waldtypen, werden deshalb von Armesto (1995a) als “biogeographische Insel” bezeichnet. Von Norden nach Süden sowie von Osten nach Westen nimmt die Niederschlagsmenge zu, die Temperatur ab (Donoso und Donoso 2007).

Zum Zeitpunkt der Untersuchung war Chile in 15 administrative Regionen unterteilt. Das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit lag in der VIII. Region Biobío (Abbildung 1)¹.

¹ Seit 2018 ist Ñuble die 16. Region Chiles (BCN 2018), in welcher heute auch das Untersuchungsgebiet liegt. Da die Untersuchung in den Jahren 2012 und 2013 stattfand und die 16. Region damals noch nicht existierte sowie aktuelle Waldstatistiken die neue Einteilung noch nicht berücksichtigen, wird im Verlauf dieser Arbeit weiterhin von der Region Biobío gesprochen.

Rund 14 Millionen Hektar der Wälder Chiles sind als Naturwald, d.h. Primär- oder Sekundärwald aus heimischen Baumarten, klassifiziert (CONAF 2017). Davon liegen rund 800.000 Hektar in der Region Biobío (Tabelle 1). Donoso (1981, 1993) definierte 12 Waldtypen Chiles (Tabelle 2). Obwohl auch andere Klassifizierungen vorgenommen wurden, wird die Klassifizierung von Donoso laut Salas et al. (2016) von chilenischen Forstleuten am besten akzeptiert. Der in der vorliegenden Arbeit untersuchte Waldtyp „Roble-Hualo“ ist der in Chile und in der Region Biobío am geringsten vertretene mit nur jeweils 1,5 % (CONAF 2017). *Nothofagus obliqua* und *Nothofagus glauca* sind die dominierenden Baumarten dieses Waldtyps und kommen gemeinsam mit Arten wie *Quillaja saponaria*, *Cryptocarya alba* und *Lithraea caustica* vor (Donoso 1993). Dieser Waldtyp findet sich in den humideren Bereichen der mediterranen Zone; die tiefer gelegenen Bereiche beider Kordilleren, in denen dieser Waldtyp ebenfalls zu finden war, wurden in Plantagen umgewandelt (Donoso und Donoso 2007). Dabei beherbergt vor allem die mediterrane Zentralzone als Hotspot der Biodiversität viele endemische Arten (Myers et al. 2000). Wie Donoso und Donoso (2007) ausführen, wurden die Wälder im Zentraltal und an den Ausläufern der Küsten- und Andenkordillere zu großen Teilen in Flächen für Land- und Viehwirtschaft, Weinberge oder Plantagen mit nichtheimischen Baumarten umgewandelt.

Tabelle 1: Flächenanteile in Hektar von Plantagen, Naturwald (Primärwald und Sekundärwald) und Mischwald (in Naturwäldern gepflanzte nichtheimische Arten mit einem Mischungsanteil von 33 – 66 % oder in Naturwäldern verjüngte nichtheimische Arten mit einem Mischungsanteil von 25 – 75 %) in der Region Biobío und in Gesamt-Chile (CONAF 2017).

Region	Plantagen	Naturwald	Mischwald	Summe
Biobío	1.255.890,0	845.552,3	68.687,4	2.170.129,7
Gesamt-Chile	3.084.354,5	14.411.031,2	169.968,8	17.665.354,5

Tabelle 2: Flächenanteile in Hektar (CONAF 2017) der 12 chilenischen Waldtypen nach Donoso und Donoso (2007)* in der Region Biobío und in Gesamt-Chile sowie Ausdehnung der Waldtypen nach Breitengraden (Donoso und Donoso 2007).

Waldtyp	Anteil Biobío (ha)	Gesamt-Chile (ha)	Breitengrade Süd
Alerce (<i>Fitzroya cupressoides</i>)	0,0	216.129,5	39°50'-43°30'
Ciprés de las Guaitecas (<i>Pilgerodendron uviferum</i>)	0	579.966,3	40°-54°
Araucaria (<i>Araucaria araucana</i>)	38.795,8	252.216,9	37°40'-40°48'
Ciprés de la Cordillera (<i>Austrocedrus chilensis</i>)	24.296,2	68.938,5	34°45'-44°
Lenga (<i>Nothofagus pumilio</i>)	147.616,2	3.632.348,6	36°50'-56°
Coihue de Magallanes (<i>Nothofagus betuloides</i>)	0,0	1.999.350,5	47°-55°30'
Roble-Hualo (<i>Nothofagus obliqua</i> – <i>Nothofagus glauca</i>)	13.374,6	220.106,7	32°50'-36°50'
Roble-Raulí-Coihue (N. <i>obliqua</i> - N. <i>alpina</i> - N. <i>dombeyi</i>)	514.059,0	1.635.807,0	36°30'-40°30'
Coihue-Raulí-Tepa (N. <i>dombeyi</i> - N. <i>alpina</i> - <i>Laureliopsis philippiana</i>)	52.095,6	845.921,5	37°-40°30'
Hartlaubwald	40.144,9	1.386.038,0	32°-38°
Immergrüner Wald	15.170,1	3.505.545,4	38°30'-47°
Palma Chilena (<i>Jubaea chilensis</i>)	0,0	15.085,0	32°20'-34°30'
Nicht klassifiziert	0,0	53.577,1	

*Donoso und Donoso (2007) führten Informationen von Donoso (1993) und Donoso (1981) zusammen.

Abbildung 1: Lage der Región del Biobío in Zentralchile. Quelle: Modifiziert aus Amigo und Ramírez (1998).

1.3 Geschichte der Waldnutzung in Chile

Die folgenden Ausführungen zur Geschichte der forstlichen Nutzung in Chile entstammen, sofern nicht anders bezeichnet, dem Buchkapitel „Utilización de los bosques nativos en Chile: pasado, presente y futuro“ (Nutzung von Naturwäldern in Chile: Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft, (Donoso und Lara 1995) aus dem Buch „Ecología de los bosques nativos de Chile“ (Ökologie der chilenischen Naturwälder, Armesto et al. 1995b), in welchem die Historie der Waldnutzung im Detail beschrieben ist.

Vor der Eroberung durch die Spanier nutzte die indigene Bevölkerung des heutigen Chiles Feuer zur Gewinnung von Ackerland. Durch die Inkas kam die Nutzungsart der Beweidung mit Lamas, Guanakos und Alpakas hinzu. Der Gesamteinfluss der indigenen Bevölkerung auf die Wälder war jedoch gering (Rundel 1981, in Donoso und Lara 1995).

Im 16. Jahrhundert begann die Phase der Eroberung und Kolonialisierung durch die Spanier. Mit ihrer Ankunft stieg der menschliche Einfluss auf den Wald stark an. Große Waldflächen, vor allem des Waldtyps „bosque esclerófilo“ (Hartlaubwald), wurden besonders im Zentraltal für Landwirtschaft und Beweidung niedergebrannt. Auch für die Nutzung als Bauholz und Brennholz wurde vermehrt Holz selektiv entnommen. Sekundärwälder bildeten sich dort, wo das Volk der Mapuche (größte indigene Volksgruppe Chiles, deren ursprüngliches Territorium von der Region del Maule bis zur Isla Grande de Chiloé reichte; Hager 2013) sein Gebiet behaupten und die Spanier zurückdrängen konnte.

Im Verlauf des 19. Jahrhunderts wurden große Naturwaldflächen für den Weizenanbau und die sonstigen Bedürfnisse der steigenden Bevölkerung zerstört. Deutsche Siedler brannten zwischen Valdivia und dem Lago Llanquihue hunderte Hektar ursprünglicher Wälder aus *Nothofagus obliqua* und anderen Baumarten nieder. Besonders für den Weizenanbau wurden Naturwälder gerodet. Nur schlecht erreichbare Wälder, die über keinerlei Zuwegung verfügten, blieben von den Rodungen verschont.

Auch Anfang des 20. Jahrhunderts existierte noch keine geregelte Waldbewirtschaftung. Das erste Waldgesetz, das 1931 verabschiedet wurde, legte Restriktionen bezüglich Ausbeutung des Waldes und Brandrodung fest, die nie umgesetzt wurden. Die Einbringung der aus Nordamerika stammenden Baumart *Pinus radiata* brachte zu dieser Zeit eine Wende, die den Holzverlust durch die Zerstörung von Naturwäldern kompensierte. Die Plantagenfläche stieg kontinuierlich an und konzentrierte sich vor allem im Bereich der Küsten in Zentralchile.

Um 1970 begannen forstliche Fakultäten in Chile, sich mit der geregelten Bewirtschaftung von Naturwäldern zu befassen. Dazu mussten zunächst grundlegende Studien durchgeführt werden, die sich mit dem Waldbau mit Arten des „bosque nativo“ beschäftigten. Die Forstwirtschaft nahm währenddessen eine gegenläufige Entwicklung: Immer mehr Naturwaldflächen wurden in Plantagen aus *Pinus radiata* umgewandelt.

Die Machtergreifung durch General Augusto Pinochet im Jahre 1973 führte zu grundlegenden Veränderungen in Chiles Wirtschaftssystem. Auf die Forstwirtschaft bezogen bedeutete dies die finanzielle Förderung von Aufforstungen mit schnellwachsenden Plantagen, aus denen so dann der Holzexport bedient werden konnte (Reyes und Nelson 2014). Ermöglicht wurde dies durch die Verabschiedung eines Forstförderungsgesetzes im Jahre 1974 und Privatisierungen großer Forstbetriebe (Donoso und Lara 1995). Heute sind 72 % des Naturwaldes sowie praktisch alle Plantagen aus nichtheimischen Arten in privater Hand (CONAF 2017; Müller-Using 2019).

Zudem wurde im Zuge des Forstförderungsgesetzes eine privatwirtschaftlich organisierte nationale Organisation zur Förderung von Aufforstungen eingerichtet, die sich heute CONAF (= Corporación Nacional Forestal, etwa Nationale Forstgesellschaft) nennt (Reyes und Nelson 2014). Die Plantagenwirtschaft brachte Chile einen enormen wirtschaftlichen Aufschwung: Gegenwärtig ist die Forstwirtschaft der drittgrößte Exportsektor Chiles nach Bergbau und Landwirtschaft (Reyes und Nelson 2014). Die Fläche von Forstplantagen stieg stetig an (Abbildung 2) und liegt heute bei rund 3 Mio. Hektar.

Abbildung 2: Entwicklung der Fläche von Forstplantagen in Chile zwischen 1975 und 2011 (Quelle: verändert nach Reyes und Nelson 2014).

Im Zuge der Aufforstung mit Plantagen wurden Naturwälder für Hackschnitzel und Stammholz ungeregelt genutzt oder durch Gesetzeslücken oder Gesetzesübertretungen in Plantagen umgewandelt (Donoso und Lara 1995). Im Jahr 1992 wurde erstmals von chilenischen Umweltverbänden eine Gesetzesinitiative zum Schutz von chilenischen Naturwäldern angestoßen. Der Gesetzesentwurf brauchte aufgrund des Widerstandes vor allem der Forstindustrie 16 Jahre, um in ein Gesetz umgewandelt zu werden (Müller-Using und Bava 2010). Wie Reyes und Nelson (2014) erläutern, hatten das Naturwaldgesetz und die damit verbundenen Fördermittel für eine nachhaltige Bewirtschaftung des Naturwaldes bislang keinen wesentlichen Einfluss auf die Bewirtschaftung: Zwischen 2009 und 2012 wurden laut den Autoren weniger als 4 % des jährlichen Budgets ausgegeben. Naturwaldbesitzer in Chile beantragten diese Fördermittel nicht, da die erstatteten Beträge im Vergleich zu anderen Subventionen (wie etwa die des Forstförderungsgesetzes aus 1974) geringer seien und der Prozess der Beantragung zu bürokratisch sei. Hinzu kommt die Tatsache, dass die CONAF als private Organisation öffentliche Aufgaben erfüllt. Dadurch ist sie, wie Reyes und Nelson (2014) weiter ausführen, relativ machtlos in der

Umsetzung des Gesetzes, da CONAF-Bedienstete etwa keine privaten Waldgrundstücke betreten dürfen und damit die Einhaltung der Voraussetzungen zum Erhalt von Subventionen nicht überprüfen können.

1.4 Naturwaldbewirtschaftung und Plantagenwirtschaft heute

Der Anteil von Forstplantagen an der gesamten Landesfläche Chiles ist noch immer weitaus geringer als der von primären und sekundären Naturwäldern: Während der Naturwaldanteil rund 14,4 Mio. Hektar beträgt, gibt es aktuell rund 3,08 Mio. Hektar Forstplantagen, davon 1,8 Mio. Hektar aus *Pinus radiata* (Abbildung 3 a) und 1 Mio. Hektar aus *Eucalyptus spec.* (Abbildung 3 b) (CONAF 2017). Weitere Baumarten mit geringeren Anteilen sind *Pinus ponderosa*, *Populus spec.*, *Prosopis spec.* und *Pseudotsuga menziesii* (CONAF 2017). In der Region Biobío (Kapitel 2.1.1) hat sich das Verhältnis Naturwald zu Plantagen jedoch umgekehrt: Hier finden sich nur noch rund 845.000 Hektar Naturwald und 1,2 Mio. Hektar Forstplantagen aus nichtheimischen Baumarten (CONAF 2017). Insgesamt 41 % der 1,8 Mio. Hektar aller *Pinus radiata*-Plantagen Chiles finden sich in dieser Region (CONAF 2017). Echeverria et al. (2006) untersuchten ein ca. 570.000 Hektar großes Grenzgebiet zwischen der Region Biobío im Süden und der Region Maule im Norden. Allein auf dieser Fläche war in den Jahren 1975 bis 2002 ein Rückgang des Naturwaldes um 67 % zu verzeichnen.

Abbildung 3: a (links): Plantage aus *Pinus radiata*. b (rechts): Plantage aus *Eucalyptus globulus*. (Fotos: Carolin Stiehl)

Mit der intensiven Plantagenwirtschaft in Chile gehen großflächige Kahlschläge einher (Abbildung 4). Die Umtriebszeiten von *Pinus radiata* liegen zwischen 20 und 30 Jahren (Toro und Gessel 1999), während *Eucalyptus globulus* in noch kürzeren Umtrieben zwischen 5 und 12 Jahren bewirtschaftet wird (Morales et al. 2015). Die Auswirkungen einer solchen Wirtschafts-

weise auf die Umwelt sind vielfältig. Die Bodenfruchtbarkeit verringert sich und intensive Düngung wird notwendig (Donoso und Lara 1995). Die Gefahr für Bodenerosion (Oyarzun und Peña 1995), Wassermangel in Wassereinzugsgebieten (Little et al. 2009) sowie die Ausbreitung von Schadorganismen wie *Rhyacionia buoliana* (Donoso und Lara 1995) erhöhen sich. Oyarzun et al. (2007) beschreiben die Gefahr der Nitratauswaschung unter Plantagen: in Naturwäldern wird bis zu 60 % Nitrat im Boden gehalten, in Plantagen nur bis zu 15 %. Die Autoren fanden eine positive Korrelation zwischen Naturwaldbedeckung und Nitratrückhaltung.

Abbildung 4: Kahlschlag auf einer Plantage aus *Pinus radiata* im Untersuchungsgebiet beim Ort Quirihue, Región del Biobío (seit 2018 Region del Ñuble). (Foto: Carolin Stiehl)

Neue Forschungsergebnisse (McWethy et al. 2018) zeigen eine Tendenz zu erhöhter Waldbrandgefahr in homogenen Forstplantagen aus nichtheimischen Baumarten im Vergleich zu Laubwäldern aus heimischen *Nothofagus*-Arten mit Unterwuchs. Diese Gefahr steigt unter der Annahme, dass es im Zuge des Klimawandels wärmer und trockener wird, noch an (McWethy et al. 2018). Dabei war die Region Biobío im Mittel der zehn Jahre zwischen 2008 und 2018 am stärksten durch Waldbrände betroffen: 179.912 Hektar Wald brannten in diesem Zeitraum (Díaz et al. 2018).

Nicht zuletzt haben Plantagen negative Auswirkungen auf die Biodiversität (Bremer und Farley 2010). Artenreichtum, Arthäufigkeit sowie Artenvielfalt gehen zurück (Paritsis und Aizen

2008; Iezzi et al. 2018). Restbestände von Naturwäldern sind außerdem häufig stark fragmentiert und von miteinander verbundenen Plantagen umschlossen, was auch in den noch vorhandenen Naturwaldresten zu einem Verlust der Biodiversität und natürlichen Artenzusammensetzung führt (Echeverria et al. 2006). Sala et al. (2000) sehen als Hauptgründe für den Rückgang der Biodiversität in der mediterranen Zone Landnutzungsänderungen sowie die Einwanderung fremder und invasiver Arten. Gerade in der artenreichen Zentralzone Chiles sind viele Waldtypen des „bosque nativo“ und damit auch dazugehörige Baumarten im Rückgang begriffen (Donoso und Lara 1995). Aktuelle Forschungsergebnisse zeigen die positive Bedeutung der Baumartenvielfalt für verschiedene Ökosystemfunktionen und –dienstleistungen (Gamfeldt et al. 2013), insbesondere hinsichtlich Produktivität (Chamagne et al. 2017) und Stabilität (Jucker et al. 2014), aber auch Biodiversität (Scherer-Lorenzen 2013). Auch wenn die Stärke der Beziehung zwischen Baumartenvielfalt und Ökosystemfunktionen von der Baumartenzusammensetzung und den herrschenden Umweltbedingungen abhängig ist (Ammer 2019; Mina et al. 2018), unterstreicht sie doch die möglichen Folgen einer Homogenisierung der Baumartenzusammensetzung für die Waldökosysteme in Chile.

Plantagenwirtschaft mit nichtheimischen Arten zieht in Chile nicht nur ökologische, sondern auch soziale Probleme nach sich. Im 19. Jahrhundert wurden traditionell von den Mapuche genutzte Flächen, zu denen auch große Naturwaldflächen gehörten, vom Staat an sich gezogen und chilenischen sowie ausländischen Siedlern übergeben (Torres-Salinas et al. 2016). Die indigene Bevölkerung musste sich immer weiter auf wenig fruchtbares Land zurückziehen, sah sich seit dem Forstförderungsgesetz von Plantagen aus nichtheimischen Arten „umringt“ (Armesto et al. 2001) und klagt über Wassermangel (Torres-Salinas et al. 2016). Wie Armesto et al. (2001) beschreiben, wurden große (Wald-)Flächen unter Totalschutz gestellt, ohne alte Landnutzungsrechte von Indigenen zu berücksichtigen. So wurde beispielsweise Land, das indigene Familien des Huiliche-Stammes als ihr Eigentum ansahen, in den Chiloé-Nationalpark integriert. Verhandlungen mit der chilenischen Regierung führten dazu, dass die Familien einige ihrer Flächen zurückbekamen (Armesto et al. 2001).

So wurde der indigene Widerstand gegen diese Form der Forstpolitik immer größer, was zu verschiedenen, auch radikalen Formen des Protests geführt hat (Torres-Salinas et al. 2016). In der Tat besteht ein enger Zusammenhang zwischen Gemeinden mit hohem Plantagenvorkommen und niedrigem Human Development Index ((United Nations Development Programme (UNDP) 2004) in Reyes und Nelson 2014).

Den Nachteilen der vielfach kritisierten Intensivwirtschaft stehen auch positive Argumente für eine Plantagenwirtschaft gegenüber. Wie Espinosa (2005) unterstreicht, sei das Potential der

Kohlenstoff-Sequestrierung von *Pinus radiata*-Plantagen höher als das anderer Waldtypen wie immergrünen Regenwäldern in den Tropen oder Laubmischwäldern in Mitteleuropa. Der Autor weist darauf hin, dass Plantagen Arbeitsplätze schaffen, wirtschaftlichen Druck von Naturwäldern nehmen und degradierte landwirtschaftliche Flächen verbessern können (Espinosa 2005). Edwards et al. (2014) zeigten außerdem für tropische Wälder, dass eine intensive Bewirtschaftung mit einer gleichzeitigen Unterschutzstellung benachbarter Primärwaldreste die Ziele Holzproduktion und Biodiversitätsschutz besser in Einklang bringt als eine Kombination von Holznutzung und Schutzmaßnahmen auf gleicher Fläche.

In den letzten Jahren hat die Zertifizierung über Systeme wie FSC (Forest Stewardship Council) oder CERTFOR (von PEFC anerkanntes chilenisches Zertifizierungssystem) auch in Chile an Bedeutung gewonnen (Reyes und Nelson 2014). Sowohl Naturwälder als auch Plantagen können zertifiziert werden. Die drei größten Waldbesitzer Chiles haben ihre Plantagen bereits zertifizieren lassen, ihre Naturwaldanteile jedoch nicht (Reyes und Nelson 2014; Cubbage et al. 2010). Ziel von Zertifizierungen ist einerseits der offene Umgang mit negativen ökologischen und sozialen Auswirkungen der (Plantagen-)Forstwirtschaft, andererseits der Erhalt der internationalen Wettbewerbsfähigkeit (Reyes und Nelson 2014). Reyes und Nelson (2014) weisen jedoch auch auf die limitierenden Faktoren von Zertifizierungssystemen hin, wie etwa ihre zu schwache Durchsetzungskraft. So könne Zertifizierung nicht als Lösung für die Probleme des Forstsektors gesehen werden, sondern als Indikator, an welcher Stelle Probleme auftauchen (Klooster 2010, in Reyes und Nelson 2014).

Lara (1996) nennt vier Hauptgründe für die Zerstörung und den Rückgang des Naturwaldes: 1. Ersatz des Naturwaldes durch Plantagen, 2. Menschlich induzierte Waldbrände, 3. Ersatz durch landwirtschaftliche Nutzung, 4. Ausbeutung des Naturwaldes ohne Anwendung planvoller waldbaulicher Techniken. Donoso und Lara (1996) kritisieren das angewandte Segregationsprinzip. Als Lösung schlagen die Autoren vor, parallel zur Plantagenwirtschaft zum einen Naturwälder, v.a. Primärwälder, unter Totalschutz zu stellen, zum anderen Sekundärwälder nachhaltig und mit waldbaulichen Mitteln auf ökologischer Grundlage zu bewirtschaften.

Das Schutzgebietssystem SNASPE (= Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado, etwa "Nationales System staatlicher Waldschutzgebiete") bietet einen solchen Totalschutz. Jedoch sind aktuell nur 28% der chilenischen Naturwälder über dieses System geschützt (Kerosky 2007). Die Wälder mit der höchsten Biodiversität in der mediterranen Zentralzone sind am geringsten im Schutzsystem vertreten (Altamirano et al. 2010; Rozzi et al. 1994). Gerade in Zentral- und Südchile sind Naturwälder nicht ausreichend in SNASPE repräsentiert, obwohl sie in Gefahr sind, zu verschwinden oder stark degradiert zu werden (Neira et al. 2002).

1.5 Stand der Forschung – Bestandesbegründung und Waldumwandlung mit Arten des chilenischen Naturwaldes

Nur wenige Studien beschäftigten sich bisher mit der Begründung von Beständen mit chilenischen Naturwaldbaumarten im Freiland in Chile. Donoso (2006) gab ein Grundlagenwerk über chilenische Naturwaldbaumarten heraus (Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina [Baumarten der gemäßigten Wälder Chiles und Argentiniens]), in dem, soweit den Autoren Informationen vorlagen, auch auf die Entwicklung in der Jungwuchsphase der beschriebenen Baumarten eingegangen wird.

In den 80er und 90er Jahren entstanden nur einige wenige Studien zum Wachstum verschiedener chilenischer Naturwaldbaumarten in Chile (Grosse 1987; Donoso et al. 1994; Grosse und Quiroz 1999; Müller-Using und Schlegel 1980; Grosse 1988) und in Deutschland (Avilés 1993; Quiroz 1998). Mit der Etablierungsphase befasste sich dabei Müller-Using (1980), der den Einfluss verschiedener Lichtbedingungen auf die Wuchsleistung von *N. obliqua*-Jungpflanzen in einer Beschattungsanlage untersuchte. Hier waren Sprosslängen- und Durchmesserwachstum im Halbschatten am größten, im Schatten und unter vollem Licht signifikant geringer. Grosse (1988) betrachtete das Überleben von *N. obliqua*-Sämlingen unter verschiedenen Lichtsituationen, die er über die Grundfläche der Überschirmung bemaß. Die Überlebensrate war am Höchsten unter „lichem Schirm“ (Grundfläche der Überschirmung 13 m²/ha).

In neuerer Zeit spielt auch die Etablierung von Naturwäldern eine größere Rolle. Das Konzept „halbnatürlicher Wälder“ beschreibt die gemeinsame Etablierung von Baumarten des chilenischen Naturwaldes mit nichtheimischen Arten zur Restoration degradierter Wälder (Mujica 2008). Untersuchungen zu Naturwäldern fokussierten bislang jedoch häufig auf ältere Sekundärwälder und die Auswirkungen von Durchforstungen (Müller-Using et al. 2008; Lara et al. 2000). Die vorliegende Untersuchung konzentriert sich dagegen auf die Etablierungsphase im Sinne des Umbaus bzw. der Wiederherstellung von Naturwäldern. Dabei sind Strahlungs- und Wasserverfügbarkeit für die Etablierungsphase entscheidende Umweltfaktoren, die auf das Wachstum der Pflanzen einwirken (Ammer et al. 2008a; Wagner et al. 2009). Auswirkungen der Strahlungsverfügbarkeit auf die Verjüngungsentwicklung in *Nothofagus*-Wäldern in Chile wurden von verschiedenen Autoren untersucht (Müller-Using 1973; Guerrero und Bustamante 2009; Coopman et al. 2010; Promis et al. 2010). Allerdings wurden diese Studien mit Ausnahme der von Guerrero und Bustamante (2009) mit anderen *Nothofagus*-Arten und in anderen Klimazonen Chiles durchgeführt.

Piper et al. (2007) belegten die Bedeutung der Wasserverfügbarkeit für das Wachstum von zwei immergrünen *Nothofagus*-Arten in Gewächshausversuchen. Thiers (2004) untersuchte *Nothofagus obliqua*-Sekundärwälder und konnte zeigen, dass besonders die Dauer der Trockenperiode für das Wachstum der Bestände von Bedeutung war.

Magni et al. (2018) untersuchten Sämlinge verschiedener Provenienzen von *Quillaja saponaria* unter unterschiedlichen Feuchtigkeitsbedingungen. Die gut bewässerten Sämlinge zeigten höheres Wachstum, höhere Biomasse und vermehrten Gaswechsel. Über diese Baumart finden sich ansonsten überwiegend Zuwachsanalysen (Cruz et al. 2006) sowie Untersuchungen zur wirtschaftlichen Nutzung, vor allem zur Seifengewinnung (Cruz 2013; Grandón et al. 2013).

Um Einflüsse auf Baumwachstum und Ökophysiologie der drei untersuchten Baumarten zu erkennen, wurden die in vielen Studien ermittelten bedeutendsten Faktoren Licht- und Wasserverfügbarkeit für die vorliegende Studie ausgewählt. Darüber hinaus wurden weitere Einflussfaktoren einbezogen, um herauszufinden, ob außer Licht und Bodenfeuchtigkeit noch andere Umwelteinflüsse eine für die Verjüngungsentwicklung bedeutsame Rolle spielen. Insgesamt kann festgestellt werden, dass es für die Baumarten *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria*, die besonders in Waldtypen der mediterranen Zone Chiles verbreitet sind, über die Etablierungsphase sehr wenige Informationen gibt. Die vorliegende Untersuchung soll zur Erhöhung des Wissensstands über diese Arten beitragen.

1.6 Die untersuchten Baumarten

Die drei untersuchten Baumarten wurden für den ursprünglichen Anwuchsversuch im Jahre 2009 gewählt, da sich ihr natürliches Verbreitungsgebiet mit dem Untersuchungsgebiet deckt und sie wegen ihrer morphologischen Eigenschaften im Klimawandel eine Rolle spielen könnten (Stampfer 2011). Zudem sind sie aufgrund ihrer Verwendungsmöglichkeiten wirtschaftlich relevant und z.T. gefährdet (Stampfer 2011; Donoso 2006).

1.6.1 *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst

Abbildung 5: *Nothofagus obliqua*.
(Foto: Carolin Stiehl)

Nothofagus obliqua (chilenischer Name: Roble, Abbildung 5) ist eine laubabwerfende Art der Südbuchen (*Nothofagaceae*), die in Chile und Argentinien vorkommt (García und Ormazabal 2008). Die folgenden Angaben entstammen, sofern nicht anders bezeichnet, dem Werk „Arboles Nativos de Chile“ [In Chile heimische Baumarten] von García und Ormazabal (2008). Das Verbreitungsgebiet der Art in Chile reicht von der Provinz Cardenal Caro an der Küste (Region del Libertador Ge-

neral Bernardo O'Higgins) und von Curicó (Region del Maule) über die Anden-Vorkordillere bis zur Zentralebene der Provinz Llanquihue (Region de Los Lagos, vgl. Abbildung 1). Im Zentraltal Chiles von der Provinz Malleco (Region de la Araucanía) bis in den Süden dominiert diese Art und reicht in der Anden-Vorkordillere bis zu einer Höhe von 1500 m ü. NN (García und Ormazabal 2008), wobei sie unterschiedliche Waldgesellschaften prägt (Luebert und Plis-coff 2006). Die Baumart kann in ihrem südlichen Verbreitungsgebiet bis zu 2 m Durchmesser und 40 m Höhe sowie 1 m Durchmesser und bis zu 30 m Höhe in ihrem nördlichen Verbreitungsgebiet (zu dem auch das Untersuchungsgebiet der vorliegenden Arbeit zählt) erreichen (Donoso 2006).

Die Rinde junger Exemplare ist glatt und grau bis weißlich, die älterer Bäume rissig und dunkelgrau gefärbt. Aufgrund der unterschiedlichen Holzqualität junger und älterer Exemplare werden junge Individuen „Hualle“, ältere Bäume hingegen „Pellín“ genannt (García und Ormazabal 2008).

In der mediterranen Klimazone ist *N. obliqua* eine Hauptbaumart des Waldtyps „Roble-Hualo“ (Hualo = *Nothofagus glauca*), zu dem auch Arten wie *N. glauca*, *Cryptocarya alba*, *Quillaja saponaria* und *Lithraea caustica* gehören (Donoso 2006; Luebert und Plis-coff 2006). Darüber hinaus kommt sie im Waldtyp „Roble-Rauli-Coigüe“ gemeinsam mit *N. alpina*, *N. dombeyi* und *Laurelia sempervirens* als dominierende Baumart vor (Donoso und Lara 1995).

N. obliqua ist nach der Roten Liste der IUCN (International Union for Conservation of Nature) nicht als gefährdet einzustufen (Barstow et al. 2017b), wurde aber aufgrund ihrer guten Holzqualität stets intensiv und ungeregelt genutzt (Del Fierro Salinas et al. 1998). Darüber hinaus wurden ausgedehnte *N. obliqua*-dominierte Wälder im Zentraltal durch Plantagen mit nichtheimischen Baumarten sowie durch Viehweiden ersetzt (García und Ormazabal 2008).

Das Holz von *N. obliqua* hat gute mechanische Eigenschaften und wird häufig als Konstruktionsholz, für Dächer, Fenster und Außenverschalungen verwendet (Del Fierro Salinas et al. 1998).

N. obliqua wird im Allgemeinen als Lichtbaumart eingeordnet (Donoso et al. 2006). Sie kann als Pionierbaumart Flächen nach Störungen wiederbesiedeln und hat ein rasches Jugendwachstum (Müller-Using et al. 2008).

1.6.2 *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser

Die folgenden Angaben entstammen ebenfalls, sofern nicht anders bezeichnet, García und Ormazabal (2008). *Nothofagus glauca* (chilenischer Name: Hualo, Abbildung 6) ist eine in Chile endemische, laubabwerfende Südbuchenart aus der Familie der Fagaceae, die heute gering und unzusammenhängend verbreitet ist und in Höhen von 100 bis 1000 m ü. NN vorkommt. An der Küstenkordillere kommt sie zwischen den Provinzen Melipilla (Region Metropolitana) und Ñuble (Region Bi-

Abbildung 6: Blatt von *Nothofagus glauca*. (Foto: Carolin Stiehl)

obío, heute eigene Region) und in den Anden von der Provinz Curicó bis zum Fluss Biobío vor. Fast die gesamte Fläche der *N. glauca*-dominierten Küstenwälder („bosque maulino“) wurde im 19. Jahrhundert durch Getreideanbau und in den letzten Jahrzehnten durch Forstplantagen ersetzt. In kleineren Teilen verschiedener chilenischer Nationalparke steht die Baumart unter Schutz (García und Ormazabal 2008). *N. glauca* gilt als repräsentativste Art mediterraner Küstenwälder (Donoso 2006). In die verbleibenden Restbestände wurde häufig stark eingegriffen, sodass sie ihre Funktion für den Erhalt der Artenvielfalt nicht mehr ausreichend erfüllen können (Santelices et al. 2013). Daher gilt *N. glauca*, die im kontinuierlichen Rückgang begriffen ist als gefährdete Art („vulnerable“) der Roten Liste der IUCN (Barstow et al. 2017a).

N. glauca ist einhäusig und getrenntgeschlechtlich. Sie kann eine Höhe von bis zu 30 Metern sowie einen Durchmesser von bis zu 2 Metern erreichen (Santelices et al. 2006). Bei älteren Exemplaren der Art löst sich die Rinde in länglichen Platten ähnlich wie Papyrus ab (García und Ormazabal 2008). Ihre Blätter sind ledrig und rau und damit morphologisch an Trockenheit angepasst. Wie Santelices et al. (2006) ausführen, wird

Abbildung 7: Rinde von *N. glauca*. (Foto: Carolin Stiehl)

N. glauca als Lichtbaumart eingeordnet, braucht jedoch vermutlich für die Etablierung einen gewissen Schutz vor zu hoher Strahlung. Das Holz von *N. glauca* wurde bislang überwiegend als Brennholz genutzt, kann aber ähnlich genutzt werden wie das von *N. obliqua* und ist wetterfest und fäuleresistent (Del Fierro Salinas et al. 1998).

Auf den hier untersuchten Flächen wurde eine hohe Stockausschlagfähigkeit der Art beobachtet. *N. glauca* ist mit den Arten des Waldtyps „Roble-Hualo“ vergesellschaftet und gemeinsam mit *N. obliqua* in diesem Waldtyp dominierend (Donoso und Donoso 2007). Weitere gemeinsam mit Hualo vorkommende Arten sind *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi*, *Cryptocarya alba*, *Quillaja saponaria* und *Persea lingue* (Donoso und Lara 1995). Der Waldtyp Roble-Hualo macht nur noch rund 1,5 % des chilenischen Naturwaldes aus (CONAF 2017). Heenan und Smissen (2013) schlagen aufgrund genetischer Untersuchungen eine neue taxonomische Einordnung der Art in die Gattung *Lophozonia* vor (*Lophozonia glauca*).

1.6.3 *Quillaja saponaria* Molina

Abbildung 8: *Quillaja saponaria*. (Foto: Carolin Stiehl)

Die folgenden Angaben entstammen ebenfalls, sofern nicht anders bezeichnet, García und Ormazabal (2008). *Quillaja saponaria* (chilenischer Name: Quillay, Abbildung 8), eine hartlaubige, immergrüne Baumart, ist ebenfalls endemisch in Chile. Sie ist eine der häufigsten Mischbaumarten des „bosque esclerófilo“, des chilenischen Hartlaubwaldes, der insgesamt 1,38 Millionen Hektar der chilenischen Landfläche einnimmt (CONAF 2017). Die Baumart wächst in beiden Kordillern und im Zentraltal. Dabei kommt sie zwischen 15 m ü. NN in der Küstenkordillere bis zu 1750 m ü. NN in den Anden vor (Magni et al. 2018). Quillay

wurde und wird intensiv industriell genutzt, da der Baum Triterpen-Saponine enthält, welche für Drogerieartikel, Getränke, pharmazeutische Produkte u.a. verwendet werden (Grandón et al. 2013). Unter dem Namen „Panamarinde“ werden die Seifenextrakte aus der Rinde des Quillay bis nach Europa exportiert. Cruz (2013) bezeichnet diese Form der Nutzung als nicht effizient, da häufig nur die Rinde verwendet wird, obwohl die gesamte Pflanze Saponine enthält. *Q. saponaria* ist nach der Roten Liste des IUCN nicht gefährdet (Botanic Gardens Conservation International (BGCI) und IUCN SSC Global Tree Specialist Group 2018). Magni et al. (2018) weisen jedoch auf die Gefahr für Wälder mit Quillay-Anteil und somit auch für die Baumart selbst hin. Als Faktoren, die solche Wälder bedrohen, nennen sie nicht nachhaltige Rindennutzung, Umwandlungen in Agrarland,

Aufforstung mit Plantagen aus nichtheimischen Baumarten sowie die Ausdehnung urbaner Gebiete.

García und Ormazabal (2008) betonen, dass die hohe Trockenheits- und Sonneneinstrahlungstoleranz von *Q. saponaria* diese Art für die Aufforstung semiarider und mediterraner Bereiche interessant macht. *Q. saponaria* ist Bestandteil dreier chilenischer Waldtypen nach Donoso (1981, 1993): Sie gehört zum „Bosque esclerófilo“ (Hartlaubwald) gemeinsam mit Arten wie *Acacia caven*, *Cryptocarya alba*, *Lithraea caustica* oder *Peumus boldus*. Außerdem kommt die Art im Waldtyp „Palma chilena“ als Begleiter von *Jubaea chilensis* sowie im Waldtyp „Roble-Hualo“ als Begleiter von *Nothofagus obliqua* und *N. glauca* vor.

Q. saponaria wird nur etwa 15 m hoch, was die Art zu einem Baum zweiter Ordnung macht. Allerdings kann sie Durchmesser von 1 m erreichen. Ihre harten, trockenheitsangepassten Blätter haben kleine Einkerbungen und sind hellgrün, während die Rinde aschgrau gefärbt und rissig ist (García und Ormazabal 2008).

1.7 Ziele der Arbeit

In der Region Biobío wurden große Naturwaldflächen exploitiert oder in Plantagen und landwirtschaftliche Nutzflächen umgewandelt (Echeverría et al. 2006; Aguayo et al. 2009). Dabei ging bereits ein großer Teil der natürlichen Artenvielfalt verloren (Rodríguez-Echeverría et al. 2018). Um den Anteil heimischer Baumarten wieder zu erhöhen, müssen neue Bestände begründet oder naturferne in naturnähere Bestände umgewandelt werden. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, zum Wissen über das Wachstumsverhalten dreier chilenischer wirtschaftlich nutzbarer Naturwaldbaumarten in der Jugendphase beizutragen und damit einen Beitrag zu Grundlagen der Verjüngungsökologie dieser Baumarten zu leisten. Hierbei soll vor allem ermittelt werden, welche Umweltbedingungen für den Erfolg von Bestandesneubegründungen oder Umwandlungen förderlich sind. Aus den Ergebnissen der durchgeführten Studien sollen waldbauliche Empfehlungen zur Etablierung dieser Baumarten in der mediterranen Zone Chiles abgeleitet werden. Hierzu wurden die drei Arten *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria* unter verschiedenen Licht- und Wasserbedingungen auf ihr Wachstum und ihre Ökophysiologie in der Phase der Bestandesbegründung untersucht. Dabei wurden zwei Versuchsansätze verfolgt:

a) Unter Freilandbedingungen in der mediterranen Zone Chiles: Wachstum und Ökophysiologie der drei gepflanzten Baumarten wurden über eine komplette Vegetationsperiode in drei un-

terschiedlichen Überschirmungsvarianten untersucht: 1) In einem ca. 25-jährigen durchforsteten Bestand von *Nothofagus glauca* als Beispiel einer möglichen geregelten waldbaulichen Nutzung und Verjüngung degradierter Sekundärwälder; 2) in einer jungen Pflanzung von *Pinus radiata*. Das rasche Wachstum der Kiefernart soll dabei für eine rasche Überschirmung und damit für einen Schutz vor hoher Sonneneinstrahlung der nachträglich gepflanzten einheimischen Baumarten sorgen, kann jedoch auch die Wasserverfügbarkeit für die gepflanzten Bäume verringern. Diese Variante kann als Beispiel für eine gemeinsame Etablierung der ökonomisch relevanten *P. radiata* mit einheimischen Baumarten betrachtet werden. Für die Varianten 1) und 2) ist demnach eine Überschirmung durch den Vorbestand bzw. vorwüchsige Bäume gegeben. Dies steht im Gegensatz zu Variante 3), einer Streifen-Kahlfläche mit seitlicher Beschattung durch angrenzende Bestände als mögliche Form einer kleinflächigen Neubegründung eines Bestandes.

b) In der Klimakammer unter kontrollierten Bedingungen: Wachstum und Ökophysiologie der Baumarten *N. obliqua* und *Q. saponaria* (*N. glauca* konnte nicht erfolgreich angezogen werden) wurden unter kontrollierten Wuchsbedingungen (Temperatur und Luftfeuchtigkeit) in zwei Beleuchtungs- und drei Bewässerungsbehandlungen über einen Zeitraum von fünf Monaten untersucht, um die Bedeutung von Licht und Wasser unter Ausschluss weiterer Variablen für das Wachstum der Baumarten abschätzen zu können.

In Verbindung mit den anderen Arbeiten des Projektes soll ein umfassendes Bild entstehen, welches es ermöglicht, Empfehlungen zur optimalen Bewirtschaftung verschiedener chilenischer Baumarten unter ökonomischen und ökologischen Gesichtspunkten zu geben.

1.8 Fragen

Für den Freilandversuch stellten sich folgende Forschungsfragen:

1. Welche Lichtintensität und damit welcher Überschirmungsgrad ist sinnvoll, wenn *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria* durch Pflanzung verjüngt werden sollen? Lässt sich eine für das Pflanzenwachstum optimale Strahlungsverfügbarkeit ermitteln?
2. Erklärt die Strahlungsverfügbarkeit das Wachstum, die stomatäre Leitfähigkeit und die spezifische Blattfläche dieser Arten ausreichend oder spielen weitere Umweltfaktoren eine Rolle?
3. Welche Phase innerhalb der Vegetationsperiode ist entscheidend für das Wachstum und die stomatäre Leitfähigkeit jeder dieser Arten?

Für den Klimakammerversuch ergaben sich folgende Forschungsfragen:

1. Welche Reaktion zeigen Wachstumsparameter, Biomasseverteilung, spezifische Blattfläche, stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheseleistung von *Nothofagus obliqua* und *Quillaja saponaria* auf unterschiedliche Strahlungsbedingungen (die Baumart *N. glauca* konnte nicht erfolgreich etabliert werden)?
2. Welche Reaktion zeigen Wachstumsparameter, Biomasseverteilung, spezifische Blattfläche, Blattzahl, stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheseleistung von *Nothofagus obliqua* und *Quillaja saponaria* auf unterschiedlich starken Trockenstress?

Übergreifend sollte folgende Frage beantwortet werden:

1. Welche waldbaulichen Empfehlungen können aus der Ergebnissynthese beider Versuche abgeleitet werden?

2 Material und Methoden

2.1 Freilandversuch

2.1.1 Einführung in das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich an der Straße, die die Kommunen Quirihue und Cobquecura verbindet (Abbildung 9), etwa 100 km vom Ballungszentrum Concepción entfernt, in der VIII. Region Chiles, der Región del Biobío (heute Region del Ñuble) und der Provinz Itata (36°12 S; 72°39'W, 375 – 415 ü. NN). Die Versuchsflächen sind im Besitz des Holzproduktherstellers MASISA und liegen innerhalb des so genannten Fundo (Grundstück) „El Guanaco“, der zum großen Teil aus *Pinus radiata*-Plantagen besteht. Die Versuchsflächen wurden im Januar 2009 durch den chilenischen Projektpartner (Universidad de Concepción) angelegt. Dabei wurden einjährige Pflanzen der drei Baumarten *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria* im August 2009 parzellenweise unter verschiedenen Überschirmungsbedingungen gepflanzt. Im April 2010, Oktober 2010 und April 2011 wurden, ebenfalls durch den chilenischen Projektpartner im Rahmen verschiedener Studienarbeiten, die Parameter Mortalität, Höhe und Wurzelhalsdurchmesser an allen Pflanzen erfasst. Im Sommer 2011 und März 2012 wurde die Bodenvegetation auf den Versuchsflächen mit dem Freischneider reguliert, um Nährstoff- und Wasserkonkurrenz zu vermindern.

Abbildung 9: Lage des Untersuchungsgebiets an der Straße zwischen den Orten Quirihue und Cobquecura (Luftbild: Google Earth, Bildaufnahmedatum 31.12.2012).

In einem anderen Untersuchungsgebiet (Reserva Nacional de Nonguén, Region Biobío, Provinz Concepción) wurde ein identisch aufgebauter Versuch angelegt. Dieser sollte zunächst als Versuchsreplikation in die vorliegende Untersuchung einbezogen werden. Bei einer Bereisung des Standorts Nonguén im Februar 2012 wurde jedoch festgestellt, dass dieser noch nicht für ökophysiologische Untersuchungen geeignet war, da die Pflanzung erst Ende 2011 stattgefunden hatte und die Pflanzen aufgrund des im Allgemeinen 1-2 Jahren andauernden „Pflanzchocks“, noch kaum gewachsen waren und daher keine ausgeprägten Unterschiede in den Messergebnissen zwischen den unterschiedlichen Varianten zu erwarten gewesen waren. Die Pflanzen waren demnach in ihrer Entwicklung nicht vergleichbar mit denen der Versuchsfläche in Quirihue und somit als Wiederholung ungeeignet.

Darüber hinaus waren die Bedingungen nicht vergleichbar, da der Standort sich stark von dem in Quirihue unterschied sowie u.a. eine der Überschirmungsvarianten mit der invasiven Baumart *Acacia melanoxylon* überwachsen war. So konnte für die vorliegende Arbeit ausschließlich eine Fallstudie am Standort Quirihue durchgeführt werden. Die Ergebnisse stehen daher für sich und sind nur eingeschränkt mit anderen Studien vergleich- und interpretierbar. Ein nach

Ende des Freilandversuchs in Chile durchgeführter Versuch in der Klimakammer an der Universität Göttingen sollte dazu beitragen, die Reaktion der Baumarten auf verschiedene Licht- und Wasserbedingungen im Freiland zu verifizieren.

2.1.2 Klima des Untersuchungsgebietes

Im Untersuchungsgebiet herrscht ein mediterran getöntes Klima mit ozeanischem Einfluss. Die Klimadaten der meteorologischen Station Coronel de Maule (36°03'S; 72°28'W, 23 km im Nordosten des Versuchsgebiets, Provinz Cauquenes), wo geomorphologisch ähnliche Bedingungen herrschen, zeigten zwischen 2010-2013 einen mittleren Niederschlag von 980 mm im Jahr und eine mittlere jährliche Lufttemperatur von 11,2 °C. Der wärmste Monat ist der Januar mit im Mittel 20,1°C und einem absoluten Maximum von 36,4°C. Der kälteste Monat ist der Juli mit einer mittleren Temperatur von 6,4 °C und einem absoluten Minimum von - 4,1°C (Agromet 2014). Fröste können vorkommen, sind aber nicht sehr häufig. Die Region zeichnet sich durch starken Regen im Winter und hohe Temperaturen mit Wassermangel in der Vegetationsperiode aus (Jara 2011). Die Nähe zum Meer führt zu hoher Luftfeuchtigkeit (Litton und Santelices 1996), was den Einfluss der hohen Sommertemperaturen und der daraus folgenden Trockenheit etwas verringert.

2.1.3 Geologie und Boden

Nach der USDA-Bodennutzungsklassifikation (USDA 2019) ist der Standort als bevorzugter Forststandort einzuordnen (Nutzungsklasse VII, Jara 2011). Der Boden wird der Assoziation Constitución, Untertyp „KT/3“ (Santis 2005) zugeordnet. Assoziationen sind nach USDA-Bodenklassifikation Zusammenfassungen so genannter Serien, die ähnliche Bodentypen zusammenschließen (USDA 1999). Die Assoziation Constitución KT/3 gehört zur Familie der „Typischen Rhodoxeralfe“ (Ordnung Alfisole). Diese zeichnen sich durch tiefgründigen, gut entwickelten und lehmigen Boden aus, der aus metamorphem Gestein, v.a. Schiefer, entstanden ist (Santis 2005) und eine tiefe Durchwurzelung ermöglicht (Jara 2011). Diese Böden findet man vor allem in höheren Bereichen und am Osthang der Küstenkordillere (Jara 2011). Die Topographie ist hügelig mit 20-30 % Hangneigung und durch leichte Erosion gekennzeichnet (Santis 2005).

2.1.4 Vegetation

Die Versuchsfläche liegt inmitten einer von *Pinus-radiata*-Plantagen dominierten Landschaft. 41 % aller Plantagen von *Pinus radiata* in Chile finden sich hier in der Región del Bío-Bío (CONAF 2017). Nur noch wenige die Versuchsfläche umgebende Bereiche zeigen die potentielle natürliche Vegetation des Gebietes, den laubabwerfenden *Nothofagus-glauca*-Wald (Übergeordneter Waldtyp: Roble-Hualo) mit geringen Anteilen von *Nothofagus obliqua* und immergrünen Baumarten wie *Aextoxicon punctatum* („Olivillo“) und *Gevuina avellana* („Avellano“) sowie Epiphyten (z.B. *Lapageria rosea* („Chilenische Wachsglocke“), *Lardizabala bitermata* („Cógul“) als Arten des gemäßigten Regenwaldes und Arten der nördlicheren hartlaubdominierten Waldgesellschaften (z.B. *Cryptocarya alba* („Peumo“), *Peumus boldus* („Boldo“), *Quillaja saponaria* („Quillay“) (Heinrichs et al. 2016; Ramos et al. 2008).

2.1.5 Versuchsaufbau

Die gesamte Versuchsfläche war 2 Hektar groß, wovon je etwa 0,5 Hektar auf die insgesamt vier Überschirmungsvarianten entfielen.

Die Überschirmungsvarianten sind wie folgt zu beschreiben (im Folgenden verwendete Abkürzungen stehen in Klammern dahinter):

1. Flächige lockere Überschirmung durch einen im Mai 2009 stark aufgelichteten (Stammzahlreduktion von 2250 auf 553 Stämme) etwa 25-jährigen *N. glauca*-Bestand (**NG**)
2. Überschirmung durch nach Kahlhieb mit 670 Pflanzen/ha gepflanzte, vorwüchsige *Pinus radiata*-Jungpflanzen, ca. ein Jahr älter als die Versuchspflanzen (**PR**)
3. Streifen-Kahlfläche mit seitlicher Beschattung durch angrenzende *Pinus radiata* – und *N. glauca*-Bestände (**SB**).
4. Kahlschlag eines *Pinus radiata*-Bestandes mit voller Sonneneinstrahlung (**KS**).

Pflanzungen von *N. glauca*, *N. obliqua* und *Q. saponaria* fanden auf allen vier Überschirmungsvarianten im Juli 2009 statt. Da auf der Kahlschlagfläche nicht genug Pflanzen überlebt hatten, um sie in den Versuch zu integrieren (siehe Kapitel 3.1.2), wurde diese, abgesehen von einer Bestandsaufnahme (Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser, Überleben) zu Beginn und am Ende der Vegetationsperiode, nicht weiter in die aktuelle Untersuchung einbezogen. Die drei in dieser Arbeit untersuchten Überschirmungsvarianten sind im Luftbild in Abbildung 10 zu sehen.

Die Flächengrößen, Lichtverhältnisse und Bestandesparameter der drei Überschirmungsvarianten sind in Tabelle 3 dargestellt.

Der *Nothofagus-glauca*-Bestand (**NG**, Abbildung 11) war ein aus Naturverjüngung entstandener, zum Zeitpunkt der Untersuchung etwa 25 Jahre alter Sekundärwald mit hoher Stammzahl (vor der starken Durchforstung) und geringen Durchmessern. Durch das 2008 in Kraft getretene Naturwaldgesetz (Ministerio de Agricultura de Chile 2008) ist es nicht mehr erlaubt, einen solchen Bestand in eine Plantage aus nichtheimischen Baumarten umzuwandeln. Es ist jedoch auf Grundlage dieses Gesetzes möglich, staatliche Fördermittel zu beantragen, um solche Naturwaldreste durch Bewirtschaftung zu erhalten (Heinrichs et al. 2016).

Im Jahr 2009 wurden auf der **PR**-Variante (Abbildung 12) die drei Naturwaldarten *N. glauca*, *N. obliqua* und *Q. saponaria* gepflanzt. Da *P. radiata* eine weitaus höhere Wachstumsrate hat als die drei Naturwaldarten, sollte ein Schirm entstehen, der den Naturwaldarten Schutz vor hoher Sonneneinstrahlung bieten sollte. Im Spanischen wurde diese Variante daher „Planta nodriza“ („Ammenpflanzen“) genannt, um die „nährende“ und schützende Funktion der *P. radiata*-Pflanzen anzudeuten. Seit 2012 wurden die *P. radiata*-Pflanzen geastet.

Die Streifen-Kahlfläche mit seitlicher Beschattung durch angrenzende *P. radiata*- und *N. glauca*-Bestände (**SB**, Abbildung 13) repräsentiert den Übergang von typischer Plantagenbewirtschaftung mit Kahlschlägen, darauffolgendem Dünger- und Herbizideinsatz und Neupflanzungen in kurzen Rotationsperioden (bei *P. radiata* 20-30 Jahre, Toro und Gessel (1999) zu einer kleinflächigeren Umwandlung in Naturwälder. Nach dem Kahlhieb wurde auf der Untersuchungsfläche kein Herbizid ausgebracht, aber eine Begleitwuchsregulierung durchgeführt. Die Besonderheit der 0,5 ha großen Fläche war die seitliche Beschattung durch einen im Südosten angrenzenden *P. radiata*-Bestand am Vormittag und durch einen im Nordwesten angrenzenden *N. glauca*-Bestand am Nachmittag. Nur um die Mittagszeit war der Bestand der vollen Sonneneinstrahlung ausgesetzt.

Tabelle 3: Flächengröße, Lichtverhältnisse (Indirect Site Factor, % der Freilandstrahlung) und Bestandesparameter der drei in dieser Arbeit untersuchten Überschirmungsvarianten NG (Überschirmung durch *Nothofagus glauca*), PR (Überschirmung durch *Pinus radiata*) und SB (Seitliche Beschattung des durch angrenzende Bestände).

	NG	PR	SB
Flächengröße	70x70 m (0,49 ha)	40x135 m (0,54 ha)	25x200 m (0,50 ha)
Indirect Site Factor (%)	31-62	22-63	73-87
Stammzahl Schirmbestand	274	360	-
Stammzahl/ha	559	666	-
Bestandesgrundfläche (m²/ha)	12,3	10,8	-
mittl. BHD	16,2	14,1	-
mittl. Höhe	11,5	11,9	-

Abbildung 10: Versuchsfläche mit den drei in dieser Arbeit untersuchten Überschirmungsvarianten im Luftbild. PR: Überschirmung durch vorwüchsige *Pinus radiata*, NG: Überschirmung durch *Nothofagus glauca*-Bestand, SB: Seitliche Beschattung durch angrenzende Bestände. (Luftbild: Google Earth, Bildaufnahmedatum 9.12.2012, Google Earth Version 7.3.2).

Abbildung 11: Überschirmungsvariante “NG”, ca. 25-jähriger Bestand aus *Nothofagus glauca* (Foto: Carolin Stiehl).

Abbildung 12: Überschirmungsvariante “PR”, Vorwald aus *Pinus radiata* (Foto: Carolin Stiehl).

Abbildung 13: Überschirmungsvariante “SB”, seitliche Beschattung einer Streifen-Kahlfläche durch angrenzende Bestände (Foto: Carolin Stiehl).

Auf jeder der vier Überschirmungsvarianten wurden 36 quadratische Pflanzparzellen eingerichtet, die mit jeweils 25 Pflanzen bestückt wurden. Der Pflanzverband betrug 2x2 Meter, die Parzellen hatten einen Abstand von 3 m zueinander. Die Parzellen waren mit jeweils einer der Baumarten *Nothofagus obliqua*, *N. glauca* bzw. *Quillaja saponaria* bepflanzt, wobei die Baumarten gleichmäßig über alle Überschirmungsbedingungen verteilt waren.

Von jeder Baumart wurden einjährige Containerpflanzen mittels Lochpflanzung mit dem Spaten ausgebracht. Die Container fassten 130 cm³. Die Pflanzen waren alle in der Größe vergleichbar. Die im Mittel geringste Sprosslänge hatte dabei *N. glauca* auf der Kahlschlagvariante mit $15,4 \pm 0,4$ cm, die im Mittel maximalen Sprosslängen *N. obliqua* mit $19,3 \pm 2,1$ cm auf der SB-Variante sowie *N. glauca* mit $19,3 \pm 0,4$ cm auf der PR-Variante.

Von allen insgesamt 2700 Pflanzen wurden 108 für die Freiland-Fallstudie ausgesucht. Dabei wurde aus den sechs höchsten Pflanzen je Parzelle zufällig eine ausgewählt. Die Höhe wurde dabei als Vitalitätskriterium verwendet. Der Strahlungsgradient innerhalb der Überschirmungsvarianten lag bei NG und PR zwischen 22-63 % (Indirect Site Factor) und bei SB zwischen 73-87 %. Die Strahlungsbereiche unter 22 % und zwischen 64 und 72 % ISF wurden durch die vorherrschenden Bedingungen nicht abgebildet.

Jede Baumart wurde bei der Versuchsanlage mit zwei unterschiedlichen regionalen Herkünften gepflanzt, jede zweite Parzelle wurde im Jahr 2011 gedüngt. Dabei wurde auf einer kreisförmigen Fläche um die Pflanze herum Dünger mit 100 g Diammonphosphat, 100 g Urea und 30 g Calciumborat ausgebracht.

Die Herkünfte zeigten in der betrachteten Vegetationsperiode keine signifikanten Unterschiede in Bezug auf Triebblängenzuwachs, WHD-Zuwachs, Trieblänge, WHD, mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche der Pflanzen ($p > 0,05$). Herkunftsunterschiede wurden daher im weiteren Verlauf der Untersuchung nicht mehr berücksichtigt. Die Düngung zeigte hingegen signifikante Einflüsse und wurde daher bei der Auswertung über lineare Modelle berücksichtigt (siehe Kapitel 3.1.4). Der Versuch wurde vor Beginn dieser Untersuchung bereits angelegt und dabei die Düngung durchgeführt. Um eine ausgeglichene Stichprobenauswahl zu gewährleisten, wurden daher für jede Baumart gleich viele gedüngte und ungedüngte Pflanzen und gleich viele Pflanzen aus jeder Herkunft ausgewählt.

Auf den drei Überschirmungsvarianten wurde zur Erfassung des Mikroklimas eine Klimastation (PCE Deutschland GmbH) installiert. Diese speicherte alle 15 Minuten u.a. die folgenden Parameter:

- Luftfeuchtigkeit (%)
- Temperatur (°C)
- Niederschlag (mm).

2.1.6 Erfassung wachstumskundlicher und ökophysiologischer Parameter der drei Baumarten

2.1.6.1 Überleben der Versuchspflanzen

Seit der Versuchsanlage wurde in jeder Vegetationsperiode auf jeder Überschirmungsvariante das Überleben aller Versuchspflanzen einmal jährlich erfasst, sodass Werte für die Jahre 2010-2013 vorliegen.

2.1.6.2 *Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser*

Im Mittelpunkt der Auswertung des Freilandversuchs standen abiotische und biotische Einflussvariablen und deren Auswirkung auf wachstumsbezogene und ökophysiologische Variablen. Die Messungen wurden in der Vegetationsperiode 2012 / 2013 von Oktober 2012 bis April 2013 alle sechs Wochen (insgesamt fünfmal) durchgeführt. An folgenden Tagen wurden die Messungen durchgeführt: 17.-25.10.2012, 26.11.-05.12.2012, 15.01.-22.01.2013, 19.02.-24.02.2013, 03.04.-08.04.2013. Diese Zeiträume werden im Folgenden als Messperioden bezeichnet.

An jeder Versuchspflanze wurden die Sprosslänge vom Boden bis zur Basis der Endknospe und der Wurzelhalsdurchmesser in einer Höhe von 3 cm über dem Boden gemessen. Diese Parameter wurden auch schon vor dem aktuellen Versuch am Ende jeder Vegetationsperiode seit Pflanzung erfasst. Außerdem wurden der relative Zuwachs von Messperiode zu Messperiode und der Gesamtzuwachs in der Vegetationsperiode berechnet. Ein Wert, der als Schätzwert für die Biomasse der Pflanze verwendet wurde, ist der Volumenindex (Ammer et al. 2004) in cm^3 . Er errechnet sich als $\text{Sprosslänge} \times \text{Wurzelhalsdurchmesser}^2$.

Die Sprosslänge ist ein wichtiger Parameter zur Abschätzung der Biomasseproduktion, während die Höhe eher für die Erfassung der intra- und interspezifischen Konkurrenz von Bedeutung ist (Ammer et al. 2004). Da der Fokus der Studie auf dem Wachstum unter verschiedenen Überschirmungsbedingungen lag und die Pflanzen in gleichen Abständen künstlich eingebracht wurden, hatte die Erfassung der Konkurrenz zwischen den Versuchspflanzen eine eher untergeordnete Bedeutung, sodass nur die Sprosslänge erfasst wurde. Zudem war es so möglich, den tatsächlichen Zuwachs über die Vegetationsperiode zu erfassen, um die Frage zu beantworten, in welcher Phase der Vegetationsperiode die drei Baumarten im Jugendstadium den meisten Zuwachs leisten. Da die Pflanzen zur Ermittlung ihrer Biomasse nicht geerntet werden konnten, wurde der Volumenindex berechnet.

2.1.6.3 *Stomatäre Leitfähigkeit*

An je 5 Sonnenblättern je Pflanze wurde die stomatäre Leitfähigkeit in $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ erfasst und der arithmetische Mittelwert pro Pflanze errechnet. Diese Messung wurde in einem Zeitfenster von 4-5 Stunden durchgeführt, in dem die Schwankungen der Werte gering waren (ca. 12-16 Uhr, Testmessungen).

Die folgende Beschreibung entstammt sinngemäß Kull (2005). Über 80% des Wasserdampfes in einer Pflanze wird über die Stomata abgegeben. Dabei wird die Transpiration durch die Veränderung der Spaltenweite der Stomata reguliert. Zudem wird über die Stomata die CO_2 -Zufuhr

für die Photosynthese geregelt. Die Öffnungsweite der Stomata wird stark durch äußere Faktoren beeinflusst – bei schlechter Wasserversorgung und hohen Temperaturen schließen sich die Stomata, bei mehr Licht öffnen sie sich. Auch eine geringe CO₂-Konzentration in den an die Stomata angrenzenden Interzellularen fördert die Öffnung der Spalten.²

Aus diesem Grund ist die stomatäre Leitfähigkeit ein guter Indikator für die Verfügbarkeit der Ressourcen Wasser und Licht, die auf die Pflanze einwirken und ihr Wachstum beeinflussen. Die stomatäre Leitfähigkeit in mmol m⁻² s⁻¹ wurde mit einem so genannten *steady state*-Porometer (SC1-Blatt-Porometer, Decagon Devices Inc.) gemessen. Durch ihre Öffnungsweite kontrollieren Stomata CO₂- und Wasserdampf Flüsse zwischen Blatt und Atmosphäre (Buckley und Mott 2013). Wie Kull (2005) beschreibt, wird bei der Messung mittels Porometer die Menge des von einem Blatt oder Blattbereich je Zeiteinheit in einer Küvette abgegebenen Wasserdampfes ermittelt. Als Messwert erhält man zunächst den Diffusionswiderstand für Wasserdampf, den Stomatawiderstand (Kull 2005, S. 347). Der Kehrwert des Stomatawiderstands ist die stomatäre Leitfähigkeit (Smidt 2010).

2.1.6.4 *Specific Leaf Area (m²/kg)*

Eine weitere erfasste Response-Variable war die Blattfläche in m², aus der die Specific Leaf Area in m²/kg berechnet wurde. Diese Größe wird in ökophysiologischen Untersuchungen häufig verwendet, um die Reaktion der Pflanze auf unterschiedliche Bedingungen zu ermitteln (z.B. Chen 1997; Poorter und Jong 1999).

Die Versuchspflanzen selbst wurden nicht beprobt, um während der Untersuchungsphase keine photosynthetisch aktive Blattmasse zu entnehmen. Daher wurden im Januar 2013 von jeweils 5 anderen Pflanzen einer (aus 25 Pflanzen bestehenden, s.o.) Parzelle je 3 Blätter entnommen, d.h. insgesamt 15 Blätter je Parzelle. Daraus wurde eine Mischprobe erstellt, die der entsprechenden Versuchspflanze zugeordnet wurde. Die Blätter wurden zur Bestimmung ihrer Fläche eingescannt, bei 60 °C 24 Stunden lang getrocknet und gewogen.

2.1.6.5 *Blattzahl*

Während der 4. Messperiode (19.02.-24.02.2013) wurden die Blätter jedes Versuchsbaums gezählt. Bei kleineren Pflanzen wurde jedes Blatt gezählt. Bei großen Pflanzen mit vielen Blättern wurde ein selbst entwickeltes Schätzverfahren angewendet. Dabei wurden die Äste gezählt, die Blätter von 2-3 durchschnittlich langen Ästen gezählt und die Blattzahl auf die gesamte Pflanze hochgerechnet.

² Vgl. Kull (2005), Grundriss der Allgemeinen Botanik, S. 345-346.

Erfassung der Einflussvariablen

2.1.6.6 Lichtverfügbarkeit (ISF)

Über jeder Versuchspflanze wurde ein hemisphärisches Fisheye-Foto angefertigt. Dazu wurde das Lichtmessgerät „Solariscope SOL 300“ (Ing.-Büro Behling, Wedemark) verwendet, das eine Fisheye-Kamera samt Bildauswertung enthält. Die integrierte Software stellt den Direct Site Factor (DSF), den Indirect Site Factor (ISF), den Total Site Factor (TSF) und die Openness (Öffnungsgrad) zur Verfügung. Für die vorliegende Arbeit wurde der Indirect Site Factor (ISF) in Prozent verwendet. Er entspricht dem Diffuse Site Factor (DIFFSF), der in vielen Veröffentlichungen verwendet wird, und gibt das Verhältnis von diffuser Strahlung zu Freilandstrahlung wieder. Ein ISF-Wert von 20 % bedeutet zum Beispiel, dass die Pflanze einen Lichtgenuss von 20 % der Freilandhelligkeit erhält (Linnert 2009). Die Software macht nach Aufnahme 7 Bildvorschläge, aus denen der Nutzer vor Ort oder am Computer die passendste Zuordnung auswählen kann (Abbildung 14). Die Lichtmessungen wurden zum Zeitpunkt der vollen Belaubung des *Nothofagus-glauca*-Bestandes durchgeführt. So konnte jeder Versuchspflanze ein ISF-Wert, der den Lichtgenuss der Pflanze beschreiben soll, zugeordnet werden.

Abbildung 14: Links: Passende Zuordnung Himmel/Bestand (ISF 48%), rechts: ungeeignete Zuordnung Himmel/Bestand (ISF 95%), Fotos wurden in der Variante „PR“ erstellt.

2.1.6.7 Bodenparameter

Bodenproben wurden im Rahmen einer Vegetationserfassung (beschrieben in Heinrichs et al. 2016) auf allen Überschirmungsvarianten aus den ersten 5 cm des Mineralbodens entnommen.

Der pH-Wert, der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt in % sowie das C/N-Verhältnis dieser Proben wurden im Labor bestimmt.

Um den Bodenwassergehalt zu bestimmen, wurde im Abstand von 20 cm zur Pflanze ein Plastikrohr in den Boden eingebracht. In diesem wurde mittels TDR (time domain reflectometry) – Sonde der volumetrische Wassergehalt in % in einer Tiefe von 0-20 cm und in einer Tiefe von 20-50 cm gemessen. Dabei wurden jeweils drei Messungen in drei Richtungen durchgeführt und die Werte gemittelt. Verwendet wurde die TDR-Sonde TRIME®-PICO IPH (Imko Micromodultechnik GmbH, Ettlingen).

Gimper (2010) erläutert das TDR-Verfahren: „Beim TDR-[...]Verfahren werden die permittiven Eigenschaften [...] des Mediums bestimmt, das sich zwischen und um die Elektroden der Messsonde befindet. [...] Die Time-Domain-Reflectometry (TDR) bestimmt [...] die Laufzeit eines Impulses durch Elektrodenstäbe. Dieser elektromagnetische Impuls ist abhängig von der Dielektrizitätszahl des Mediums, das die Sonde umgibt. [...] Durch die Laufzeit [...] kann indirekt auf den Wassergehalt der Bodenmatrix geschlossen werden.“³

Die so ermittelten Bodenfeuchtwerte müssen normalerweise über Bodenproben von relative in absolute Feuchtwerte überführt werden (gravimetrischer Wassergehalt). Dies geschieht durch die Erstellung von Wasserretentionskurven aus Bodenproben (Scheffer und Schachtschabel 2002). Ziel ist es, die Bodentextur und damit die tatsächliche Wasserrückhaltefähigkeit des Bodens zu ermitteln. Die durch ein chilenisches Labor angefertigten Bodenprobenanalysen stellten sich bei Rückkehr nach Deutschland jedoch als inkorrekt heraus, sodass die erstellten Retentionskurven nicht verwendet werden konnten. Daher werden in dieser Arbeit die relativen Bodenfeuchtwerte verwendet, die durch die Rohrsondenmessung ermittelt wurden.

Die Bodenfeuchte wurde aufgrund eines später auftretenden Defekts der TDR-Sonde nur in den ersten vier Messperioden erfasst (17.-25.10.2012, 26.11.-05.12.2012, 15.01.-22.01.2013, 19.02.-24.02.2013).

An jeder Pflanze wurde darüber hinaus die Tiefgründigkeit des Bodens mit einem Pürckhauer-Bohrer erfasst. Dabei wurde der Bohrer einmal in 20-30 cm Entfernung von der Pflanze in den Boden geschlagen, bis er auf Gestein traf.

2.1.6.8 *Biomasse der Bodenvegetation*

Ziel der Erfassung der die Versuchspflanze umgebenden Bodenvegetation war es, herauszufinden, ob diese einen (positiven oder negativen) Einfluss auf das Baumwachstum ausübte. Dazu

³ Wörtliches Zitat aus Gimper, S. (2010): Evaluierung bestehender Messsensoren zur Ermittlung des Matrixpotenzials in Böden. Diplomarbeit, Fachhochschule Jena.

wurde eine Fläche von 1 m² mit einer Versuchspflanze im Zentrum dieser Fläche betrachtet. Als Merkmal für den Einfluss der Bodenvegetation wurde dabei deren oberirdische Biomasse genutzt, die mit Hilfe des zerstörungsfreien Schätzverfahrens *PhytoCalc* (Bolte 2006; Bolte et al. 2009) ermittelt wurde. Diesem Teil der Untersuchung widmete sich eine Bachelorarbeit (Schenk 2013). Eine andere Möglichkeit, den Einfluss der Bodenvegetation abzubilden, wäre deren Ernte gewesen, um ihre Biomasse so zu bestimmen. Die Datenaufnahme fand jedoch im März 2013 statt. Zu diesem Zeitpunkt waren die Datenerhebungen für die Gesamtuntersuchung noch nicht abgeschlossen, sodass die Biomasse um die Versuchspflanzen herum nicht abgeerntet werden konnte.

Bei dem flächenbasierten Verfahren *PhytoCalc* wird die oberirdische Biomasse verschiedener morphologischer Wuchsgruppen mit dem prozentualen Deckungsgrad der jeweiligen Wuchsgruppe auf einer Untersuchungsfläche (1 m² um die Probebäume) und der mittleren Sprosslänge der Wuchsgruppe auf gleicher Fläche in Beziehung gesetzt. Dabei wird folgende Funktion verwendet:

$$BM = a \cdot DG^b \cdot SL^c \quad \text{Funktion (1)}$$

BM = Oberirdische Biomasse (Trockenvorrat) [g/m²]

DG = Deckungsgrad [%]

SL = Mittlere oberirdische Sprosslänge [cm]

a, b, c: Regressionsparameter

Folgende Schritte wurden durchgeführt, um die Biomasse der Konkurrenzvegetation zerstörungsfrei zu schätzen:

Einteilung in Wuchsgruppen:

Bolte (1999, 2006; 2009) fasste für sein *PhytoCalc*-Modell morphologisch ähnliche Pflanzenarten der mitteleuropäischen Waldbodenflora zu Wuchsformengruppen zusammen. Anhand von Biomassebeerntungen der unterschiedlichen Wuchsgruppen ermittelte er sodann für diese Gruppen Regressionsparameter, die er anschließend für Biomasseschätzungen verwendete. In Anlehnung an das Modell *PhytoCalc* wurden im Rahmen dieser Arbeit die häufigsten auf der Versuchsfläche vorkommenden Arten oder Gattungen der Bodenvegetation zu Wuchsgruppen zusammengefasst. Diese sind in Tabelle 4 aufgeführt. Weitere Arten, die sich nicht in dieser Auflistung finden, wurden entsprechend ihrer Wuchsform einer Gruppierung zugeordnet.

Tabelle 4: Einteilung der häufig auf den Versuchsflächen vorkommenden Arten oder Gattungen in Wuchsgruppen zur Ermittlung von Regressionsparametern (vgl. Schenk 2013).

Nr.	Wuchsgruppe	zugehörige Arten
1	Baum	<i>Azara integrifolia</i> ; <i>Lithrea caustica</i> ; <i>Maytenus boaria</i> ; <i>Peumus boldus</i> ; <i>Gevuina avellana</i> ; <i>Escallonia pulverulenta</i> ; <i>Nothofagus glauca</i> ; <i>Lomatia hirsuta</i> ; <i>Lomatia dentata</i> ; <i>Luma apiculata</i> ; <i>Cryptocarya alba</i> ; <i>Quillaja saponaria</i>
2	Strauch	<i>Ugni molinae</i> ; <i>Ribes punctatum</i> ; <i>Gaultheria insana</i> ; <i>Viola potalesia</i> ; <i>Acaena argentea</i> ; <i>Baccharis racemosa</i> ; <i>Baccharis concava</i> ; <i>Teucrium bicolor</i>
3	Kraut	<i>Lactuca serriola</i> ; <i>Galium hypocarpium</i> ; <i>Crepis capillaris</i> ; <i>Mentha pulegium</i> ; <i>Verbascum spec.</i> ; <i>Stachys spec.</i> ; <i>Rumex acetosella</i> ; <i>Hypochaeris radicata</i> ; <i>Lathyrus magellanicum</i> ; <i>Cirsium spec.</i>
4	Grasartige	<i>Poaceae</i> ; <i>Cyperaceae</i> ; <i>Juncaceae</i>
5	Ranken	<i>Muehlenbeckia hastulata</i> ; <i>Mutisia spinosa</i> ; <i>Cissus striata</i> ; <i>Lardizabala biternata</i> ; <i>Boquilia bifoliata</i> ; <i>Diplolepis menziesii</i>
6	Aristotelia	<i>Aristotelia chilensis</i>
7	Retamilla	<i>Genista monspessulana</i>
8	Brombeere	<i>Rubus spec.</i>

Drei Arten wurden aufgrund ihrer hohen Abundanz und Besonderheiten im Wuchsverhalten eigenen Wuchsgruppen zugeordnet: *Aristotelia chilensis* ist eine auf den Versuchsflächen in hoher Abundanz auftretende Pionierbaumart mit raschem Längenwachstum (Salgado-Luarte und Gianoli 2012) (Wuchsgruppe „Aristotelia“). *Genista monspessulana* ist eine in Chile als invasiv geltende und exotische Art, die ursprünglich aus dem europäischen Mittelmeerraum stammt (Pauchard et al. 2008). Sie kam vor allem auf der SB-Variante dominant und hochwachsend vor (Wuchsgruppe „Retamilla“ nach dem spanischen Namen der Art). *Rubus spec.* ist eine von Europa nach Chile eingeführte Art (Bruzese et al. 2000), deren Wuchsverhalten in Chile mit dem in Europa vergleichbar ist. Die Regressionsparameter a, b und c für *Rubus spec.* wurden demnach aus Bolte (2006) übernommen. In dieser Arbeit sind unter der Kategorie

ST1-*Rubus*-Kleinsträucher ausschließlich *Rubus fruticosus* und *Rubus idaeus* enthalten, was der Artenzusammensetzung auf der Versuchsfläche entspricht.

Ermittlung der Regressionsparameter für die einzelnen Wuchsgruppen:

Mit Ausnahme der Brombeer-Gruppe mussten für alle anderen Wuchsgruppen neue Regressionsparameter ermittelt werden. Die Deckungsgrade und Sprosslängen der Bodenvegetation wurden nach Wuchsgruppen getrennt auf insgesamt 33 Flächen der Größe 0,25 m² ermittelt. Die 33 Flächen wurden so auf den drei Varianten NG, PR und SB verteilt, dass die Deckungsgrade bei den verschiedenen Wuchsgruppen den Bereich zwischen < 20 % bis > 80 % abdeckten. Die Schätzung der Deckungsgrade erfolgte aus der Vogelperspektive ohne Nachkommastellen in Prozent (%) (Abbildung 16). Lagen Deckungsgrade unter 1 % vor, so wurden die Stufen 0,5 % und 0,1 % angewendet. Bei ca. 5 bis 10 Pflanzen je Wuchsgruppe wurde die Sprosslänge in cm ohne Nachkommastelle gemessen und ihr arithmetisches Mittel berechnet. Daraufhin wurden alle Pflanzen auf dem Plot knapp über dem Boden mit einer Schere abgeschnitten. Die geernteten Pflanzen wurden dann nach Wuchsgruppen getrennt gesammelt, für 48 Stunden bei 105 °C getrocknet und gewogen. Zur Bestimmung der Regressionskoeffizienten wurde die folgende Funktion genutzt (Bolte 2006):

$$\ln(BM) = \ln(a) + b \cdot \ln(DG) + c \cdot \ln(SL) \quad \text{Funktion (2)}$$

Mit Hilfe der allometrischen Funktion (2) wurde näherungsweise die passende Kombination der Funktionskonstanten a, b und c ermittelt, bei der die Summe der Abweichungsquadrate zwischen den tatsächlichen Messwerten und den durch die Funktion vorhergesagten Werten der unabhängigen Variable BM minimal war (Bolte et al. 2002).

Daraus ergaben sich gemäß Tabelle 5 die folgenden Funktionskonstanten:

Tabelle 5: Verwendete Funktionskonstanten (vgl. Schenk 2013, *Regressionsparameter aus Bolte 2006).

Nr.	WG	a	b	c	Probenzahl (n)
1	Baum	1,7598	1,0266	0,3830	17
2	Strauch	2,5607	0,7394	0,3308	18
3	Kraut	0,1434	1,0396	0,8707	21
4	Grasartige	0,0791	1,0660	1,0400	13
5	Ranke	0,0799	1,3040	0,8288	8
6	<i>Aristotelia chilensis</i>	0,0108	0,5900	1,9720	10
7	<i>Teline monspessulana</i>	0,0020	0,9598	2,0525	8
8	<i>Rubus spec.*</i>	0,0342	0,9963	0,9887	21
Gesamt					116

Validierung der ermittelten Regressionsparameter:

Zur Validierung der ermittelten Regressionsparameter wurden auf drei weiteren 1 m²-Plots je Überschirmungsvariante (SB, NG, PR), d.h. auf insgesamt 9 Plots die Deckungsgrade geschätzt, die Sprosslängen gemessen und die Plots abgeerntet. Die Biomasse wurde für 48 Stunden bei 105° C getrocknet und gewogen. Anhand der Funktion (2) und den für jede Wuchsgruppe ermittelten Regressionsparametern wurde daraufhin die Gesamtbiomasse auf den Validierungsplots geschätzt. Zur Bestätigung der Anwendbarkeit der geschätzten Werte wurden die gemessenen und geschätzten Werte der Validierungsplots einander gegenübergestellt. Wie aus Abbildung 15 erkennbar ist, zeigt die Validierung besonders bei höheren Biomassewerten eine leichte Überschätzung der Biomasse. Bei niedrigen und mittleren Biomassewerten entsprechen geschätzte und gemessene Werte einander aber gut, so dass die Regressionsparameter für die Biomasseschätzung um die Versuchsbäume eingesetzt werden können. Das Bestimmtheitsmaß für die Funktion $y = x$ beträgt $R^2 = 0,50$.

Abbildung 15: Gegenüberstellung der gemessenen und geschätzten Werte der Validierungsplots. Formel und Bestimmtheitsmaß gelten für die Trendlinie (blau).

Erfassung der Biomasse um die Versuchspflanzen:

Die Bodenvegetation (Deckungsgrad und mittlere Sprosslänge der vorkommenden Wuchsgruppen) wurde an den 108 Versuchspflanzen erfasst. Dazu wurde ein 1x1 m-Quadrat um die Versuchspflanze abgesteckt (Abbildung 16). Deckungsgrade und Sprosslängen wurden nach Wuchsgruppen getrennt ermittelt und die Regressionsparameter der einzelnen Wuchsgruppen sowie die nach Wuchsgruppen getrennten Variablen Deckungsgrad (DG) und Sprosslänge (SL) in die Funktion (1) eingesetzt. Daraus ergaben sich für die weitere Datenauswertung geschätzte Werte für die Biomasse auf 1 m² um die Versuchspflanzen in g/m².

Abbildung 16: Erfassung des Deckungsgrades der Konkurrenzvegetation auf einem 1x1 m großen Probeplot (Foto: Carolin Stiehl).

2.1.6.9 Abstand zum nächsten Nachbarbaum des Hauptbestandes

Ein weiterer erfasster Parameter war der Abstand in cm von der Versuchspflanze zum nächsten Nachbarbaum des Hauptbestandes. Ziel der Erfassung war es, mit geringem Aufwand abzuschätzen, ob die durch Nachbarbäume ausgeübte Konkurrenz um unterirdische Ressourcen einen Einfluss auf das Wachstum der Versuchspflanzen hatte.

2.1.7 Statistische Auswertung

Zur statistischen Datenanalyse und grafischen Darstellung wurden Excel (Microsoft Corporation), STATISTICA (StatSoft), SigmaPlot (Systat Software GmbH) und die freie Software R (R Core Team 2013) verwendet. Dargestellte Boxplots zeigen Median, Mittelwert (durch x gekennzeichnet), oberes und unteres Quartil, Minimum, Maximum und Ausreißer.

Im Versuchsdesign war ursprünglich eine echte Wiederholung vorgesehen. Die Überschirmungsvarianten wurden durch den Projektpartner (Universidad de Concepción) sowohl in Quirihue als auch im Nationalreservat Nonguén angelegt (s. 2.1.1). Bei Bereisung der Versuchsflächen zu Projektbeginn wurde jedoch festgestellt, dass der Versuch in Nonguén aufgrund der später erfolgten Versuchsanlage im Jahr 2011 noch nicht ausreichend etabliert war. Zudem waren Standort und Überschirmungsvarianten nicht vergleichbar, sodass der Standort für die weitere Untersuchung ausgeschlossen werden musste.

Aufgrund dieser Tatsache wurden für die Freiland-Studie zwei Auswertungsansätze verfolgt: Zunächst wurden die gemessenen Umweltfaktoren jeweils zwischen den drei Überschirmungsvarianten verglichen, wobei erneut darauf hingewiesen werden muss, dass es sich dabei um eine Fallbetrachtung ohne echte Replikation handelt. So wurden zwar $n = 36$ Bäume (12 je Baumart) je Überschirmungsvariante untersucht, diese stellen jedoch lediglich Pseudoreplikationen auf einer Untersuchungsfläche dar (Hurlbert 1984). Im zweiten Ansatz wurden die Baumarten im Rahmen einer Einzelbaumuntersuchung untersucht, wobei im weiteren Verlauf nach zwei Lichtklassen unterschieden wurde (22-63 % ISF, 72-87 % ISF, siehe Kapitel 2.1.5). Um die in der Fallstudie analysierten Baumarten noch einmal unter statistisch genauer auswertbaren Bedingungen zu untersuchen, wurde zusätzlich der Klimakammerversuch in Deutschland durchgeführt (Kapitel 2.2).

Die nach Lichtklassen getrennte Auswertung der Einflüsse von Umweltfaktoren auf Wachstum, stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche der Versuchspflanzen erfolgte mittels linearer Modelle. Ausgehend von einem vollständigen, alle Umweltfaktoren enthaltenden Modell wurden die einfachsten Modelle mit höchstem Erklärungswert mit einer AICc-Differenz $< 1,5$ ausgewählt. Zudem wurden Mittelwertvergleiche zwischen Baumarten und Überschirmungsvarianten der mittleren Sprosslängen, Wurzelhalsdurchmesser, stomatären Leitfähigkeiten, spezifischen Blattflächen und Blattzahlen durchgeführt. Mittelwertvergleiche wurden mittels Varianzanalysen und darauffolgendem Post hoc-Test (Tukey's Honest Significant Difference) oder bei verletzten Testvoraussetzungen (Normalverteilung, Varianzhomogenität) mittels Kruskal-Wallis-Test und multiplen Mittelwertvergleichen (Dunn-Test) berechnet. Bei Mittelwertvergleichen für Messungen am selben Objekt über die Zeit (stomatäre Leitfähigkeit, Beitrag zum Gesamtwuchs) wurde die Repeated Measures ANOVA on Ranks verwendet, da die Daten nicht normalverteilt waren. Bei Anzahlen (Anzahl der toten Pflanzen, Blattanzahl) wurden die signifikanten Unterschiede über generalisierte lineare Modelle mit Poisson-Verteilung und nachfolgendem Tukey-Test getestet. Wenn nicht anders angegeben, wurde mit Signifikanzniveau $p < 0,05$ getestet. Sind Werte im Text mit Fehlerangabe versehen, so handelt es sich um den Standardfehler des Mittelwertes.

2.2 Klimakammerversuch

2.2.1 Versuchsaufbau

Abbildung 17: Beschattete und unbeschattete Tische mit Versuchspflanzen in einer der beiden Klimakammern.

Vom 01.10.2013 bis zum 24.02.2014 wurde an der Universität Göttingen ein Klimakammerversuch durchgeführt. Im Juli 2012 wurden Samen von *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria* aus Chile mit nach Deutschland gebracht. Das Saatgut wurde an der Universität Concepción am Standort Chillán erworben. Die Samen entstammten, soweit nachweisbar, der Provinz Ñuble in der Region Biobío. Im Mai 2012 wurden diese Samen zunächst 24 Stunden in Wasser gelegt, um die schwimmenden und damit leeren Samen auszusortieren. Dann wurden die Samen 8 Wochen bei $4 \pm 2^\circ\text{C}$ in feuchtem Sand gelagert, um die spätere Keimung zu erleichtern (Kaltstratifizierung, z.B. Donoso et al. 2006, Escobar und Donoso 1996). Im Juli 2012 wurden die Samen in Töpfen

in Einheitserde ausgesät. Die Töpfe waren 23,5 cm hoch und hatten oben eine Fläche von 15x15 und unten eine Fläche von 11 x 11 cm.

Die Keimung von *Nothofagus obliqua* und *Quillaja saponaria* verlief zufriedenstellend, sodass für die Behandlungen im Jahr 2013 eine ausreichende Menge Pflanzen dieser beiden Arten zur Verfügung standen. Die Keimung von *Nothofagus glauca* war wenig erfolgreich. Daher wurden im November 2012 in Chile neue Samen von *N. glauca* beschafft, die im Januar 2013 ausgesät werden sollten. Auch dies führte jedoch zu keinem zufriedenstellenden Ergebnis. Ziel war es, mindestens 90 Pflanzen je Art anzuziehen, um eine ausreichende Zahl von Pflanzen für mehrere Beleuchtungs- und Bewässerungsvarianten zu haben. Dies gelang schlussendlich nur bei den Arten *N. obliqua* und *Q. saponaria*. Im Juli 2013, ein Jahr nach ihrer Aussaat, wurden die Pflanzen aus dem Gewächshaus in zwei Klimakammern verbracht. Der Vorteil von Klimakammern ist es, dass die Bedingungen besser kontrollierbar sind als im Gewächshaus. Auch in Bezug auf die Jahreszeit ist man in Klimakammern flexibler als im Außenbereich. Die Bedingungen in den Klimakammern wurden so nahe wie möglich an den erfassten Klimadaten des chilenischen Hochsommers auf der Versuchsfläche in Quirihue im Januar 2013 orientiert. Dabei wurden die Pflanzen zwei Wochen vorher mit einer täglichen Temperatursteigerung um 2°C langsam an

die Verhältnisse gewöhnt. In Abhängigkeit der Möglichkeiten der zur Verfügung stehenden Klimakammern wurden folgende Bedingungen eingestellt (Tabelle 6, Tabelle 7):

Tabelle 6: Temperaturen in den Klimakammern.

von – bis (Uhrzeit)	Temp. (C°)
00:00 – 8:00	10
08:00 – 9:00	12
09:00 – 10:00	14
10:00 – 11:00	16
11:00 – 12:00	20
12:00 – 13:00	22
13:00 – 14:00	24
14:00 – 19:00	25
19:00 – 20:00	22
20:00 – 21:00	18
21:00 – 22:00	15
22:00 – 0:00	13

Tabelle 7: Luftfeuchte in den Klimakammern.

von – bis (Uhrzeit)	Luftfeuchte (%)
00:00 – 10:00	70
10:00- 11:00	60
11:00 – 12:00	60
12:00 – 13:00	55
13:00 – 20:00	50
20:00 – 21:00	60
21:00 – 22:00	60
22:00 – 00:00	70

Das Licht war von 7-21 Uhr eingeschaltet (14 Stunden). Die in den Klimakammern maximal zur Verfügung stehende photosynthetisch aktive Strahlung (auch PPFD = photosynthetic photon flux density bzw. Photonenflussdichte) betrug auf Höhe der Pflanzen im Schnitt $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (überprüft mit Datalogger Li-1000 mit integriertem PAR-Sensor, Fa. Li-Cor).

Dies ist weniger als unter Freilandbedingungen auf den chilenischen Versuchsflächen, wo tagsüber im Schnitt etwa $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD mit Maximalwerten von $2000 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD erreicht werden (Stampfer 2011), repräsentiert aber dennoch einen hohen Strahlungsgenuss für die Pflanzen. Um relative Unterschiede zu erkennen, wurden zwei Lichtvarianten eingerichtet. Dazu wurden in der Hälfte der Fälle Beschattungsfolien installiert, unter denen die Photonendflussdichte nur $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, d.h. 43 % der in der Klimakammer möglichen Strahlung, betrug.

Am 01.10.2013 wurde mit den Behandlungen begonnen. In jeder Klimakammer wurden pro Behandlung sechs Pflanzen je Baumart auf Tischen platziert. Da die Bedingungen in beiden Kammern identisch waren, kam man somit auf zwölf Pflanzen je Behandlung.

Es wurden sechs Behandlungsvarianten eingerichtet. Jede Behandlungsvariante war einmal wiederholt (insgesamt zwei Klimakammern). In Tabelle 8 ist der Aufbau des Versuchs dargestellt. In jeder der beiden Klimakammern wurden die folgenden Varianten eingerichtet:

2 Lichtstufen: $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (volles Licht in der Klimakammer, 100 %) und $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (43 % des vollen in der Klimakammer erreichbaren Lichtes)

3 Bewässerungsstufen.

Die Bewässerungsvarianten unterschieden sich wie folgt voneinander:

Kein Trockenstress: Die Pflanzen wurden zunächst für 24 Stunden in Wasser gestellt. Dann wurden die Töpfe mit Folien abgedeckt, um Verdunstung zu vermeiden, und auf Gittern positioniert. Wenn kein Wasser mehr aus den Töpfen tropfte, was nach ca. 7 Stunden der Fall war, wurden die Töpfe gewogen. Das Gewicht wurde als Ausgangsgewicht bei 100 % Wasserkapazität angenommen. Auf dieses Gewicht wurde bei der ersten Bewässerungsvariante alle drei Tage wieder aufgegossen. Die Feldkapazität definiert sich als der Wassergehalt, bei dem ein ausgeglichenes hydraulisches Potenzial vermutet werden kann, und bezieht sich auf einen Tiefenbereich oder ein Bodenprofil (Scheffer und Schachtschabel 2002). Es ist zu beachten, dass man bei der Bestimmung dieses Zustandes für ein Material, z.B. ein gartenbauliches Substrat, von der Wasserkapazität in Masse-% spricht (Scheffer und Schachtschabel 2002). Da ein Einheitserde-Substrat für den Versuch verwendet wurde, wird im Folgenden von Wasserkapazität gesprochen.

Mittlerer Trockenstress: Um die Pflanzen Trockenstress auszusetzen, wurde das Gewicht jedes Topfes bei 40 % Wasserkapazität berechnet (vgl. Martínez Pastur et al. 2007). Auf dieses Gewicht wurden die Töpfe alle drei Tage aufgegossen.

Starker Trockenstress: Die dritte Bewässerungsvariante sollte starken Trockenstress auf die Pflanzen ausüben. Dazu wurden die Pflanzen so lange überhaupt nicht gewässert, bis sichtbare Welkeerscheinungen auftraten. Dies war bei etwa 30-35 % Wasserkapazität der Fall. Dann wurden die Pflanzen für einen Tag ins Wasser gestellt, um sie vor dem Absterben zu bewahren, und im Folgenden wieder ausgetrocknet, bis erneut Welkeerscheinungen auftraten.

Tabelle 8: Aufbau der sechs Behandlungen in einer Klimakammer. Jede Behandlung wurde auf einem separaten Tisch durchgeführt. Drei Tische bekamen das in der Klimakammer mögliche volle Licht ($350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), drei Tische wurden mit Beschattungsfolie auf $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD reduziert.

$350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	$150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Kein Trockenstress	Kein Trockenstress
6 <i>N. obliqua</i>	6 <i>N. obliqua</i>
6 <i>Q. saponaria</i>	6 <i>Q. saponaria</i>
Mittlerer Trockenstress	Mittlerer Trockenstress
6 <i>N. obliqua</i>	6 <i>N. obliqua</i>
6 <i>Q. saponaria</i>	6 <i>Q. saponaria</i>
Starker Trockenstress	Starker Trockenstress
6 <i>N. obliqua</i>	6 <i>N. obliqua</i>
6 <i>Q. saponaria</i>	6 <i>Q. saponaria</i>

Bei sechs Behandlungsvarianten und zwölf Pflanzen je Art und Behandlung umfasste das Versuchskollektiv insgesamt 144 Pflanzen. Dazu wurden im Juli 2013 noch 18 Pflanzen für eine Biomasseernte zu Beginn des Versuchs in die Kammern gestellt (neun pro Kammer). Außerdem wurden auf jeden Tisch zwei Pflanzen je Art gestellt, die der Blatternte während des Versuchs dienen sollten, d.h. insgesamt 48 Pflanzen deren Blätter geerntet wurden.

Um einen Einfluss der Topfposition innerhalb der Klimakammern auszuschließen (z.B. Zugluft durch Position in Türnähe), wurden die Tische jede Woche zufällig innerhalb der Klimakammer umgestellt. Ebenso wurden die Pflanzen jede Woche auf den Tischen zufällig umgestellt und einmal im Uhrzeigersinn gedreht.

Die Pflanzen wurden am 18.07., 25.09. und 15.11.2013 mit NPK-Mikronährstoffdünger gedüngt. Die letzte Düngergabe erfolgte mit dem Langzeitdünger Nutricote, der eine sechsmonatige Wirkung haben soll. Die Dosis betrug 6 g/Topf (ca. 3 Liter Substrat, 2g/Liter). Die Angaben des Herstellers für die Nährstoffgehalte lauteten wie folgt: N (Stickstoff) 13 %, P_2O_5 (Phosphorpentoxid) 13%, K_2O (Kaliumoxid) 13%, MgO (Magnesiumoxid) 2 %, B (Bor) 0,02 %, Cu (Kupfer) 0,05 %, Fe (Eisen) 0,20 % EDTH, Mn (Mangan) 0,06 %, Mo (Molybdän) 0,02 %, Zn (Zink) 0,015 %.

Durch regelmäßige Blattanalysen an Blättern von Pflanzen, die nicht am Versuch teilnahmen, aber der gleichen Behandlung unterzogen wurden, wurde die Nährstoffversorgung überprüft. Dazu wurden die Nährstoffkonzentrationen in den Blättern mit Angaben von van den Burg (1990) zu kritischen Blatt Nährstoffgehalten abgeglichen.

2.2.2 Erfassung der Einfluss- und Response-Variablen

Vor Beginn des Versuchs (19.09.2013) wurden 18 Pflanzen oberirdisch abgeschnitten und in Spross, Äste, Blätter und Wurzeln geteilt. Diese Komponenten wurden einzeln bei 105 °C getrocknet und gewogen. So erhielt man einen mittleren Anfangswert der Pflanzenbiomassen.

Die Wachstumsparameter Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser wurden an jeder Pflanze am Anfang und am Ende des Versuchs gemessen.

Im Februar 2014 wurde der Klimakammerversuch mit einer Biomasseernte abgeschlossen. Dabei wurden alle Pflanzen in die Kompartimente Blätter, Spross, Äste, Fein- und Grobwurzeln unterteilt, bei 105°C getrocknet und gewogen. Die Blätter jeder Pflanze wurden gezählt. Von jeder Pflanze wurden 5 Blätter zur Ermittlung der spezifischen Blattfläche eingescannt und ihr Trockengewicht bestimmt. Außerdem wurden diese Blätter einer abschließenden Nährstoffanalyse mit Makro- und Mikronährstoffen unterzogen, um auch abschließend die ausreichende Nährstoffversorgung überprüfen und nährstoffbedingte Unterschiede im Wachstum ausschließen zu können.

Abbildung 18: Messung der Photosyntheserate mit dem Infrared Gas Analyzer Li-6400 (Foto: Carolin Stiehl).

Photosynthesemessungen wurden mit dem Infrared Gas Analyzer Li-6400 (Fa. Li-Cor Biosciences, Lincoln, Nebraska) durchgeführt. Hierbei handelt es sich um ein offenes System, was bedeutet, dass es nach dem Prinzip der Differenzmessung arbeitet: Die Photosyntheserate basiert auf Unterschieden von CO_2 und H_2O in einem Luftstrom, der durch die Blattkuvette fließt (v. Willert et al. 1995; LI-COR Biosciences 1998). Im Dezember 2013 und Januar 2014 wurden je Behandlung vier (drei) Lichtantwortkurven pro Baumart erstellt. Diese Kurven stellen den Verlauf der Photosyntheserate über der Lichtintensität (photosynthetische Photonenflussdichte [μmol (Photonen) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$] dar.

Die Photosyntheserate einer Pflanze ist von Umweltfaktoren abhängig. Sie steigt bei steigender Lichtintensität so lange, bis Lichtsättigung eintritt (Kull 2005). Dies nennt man den Lichtsättigungspunkt auf der Lichtantwortkurve, die die Photosyntheserate in $\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ über der Photonenflussdichte in μmol (Photonen) $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ aufträgt.

Diese Punkte unterscheiden sich zwischen Sonnen- und Schattenpflanzen und zwischen C_3 - und C_4 -Pflanzen (Kull 2005). Lichtantwortkurven zeigen daher die individuelle Reaktion der Pflanze auf unterschiedliche Lichtintensitäten. Je Behandlung und je Baumart wurden vier (drei) Lichtantwortkurven in der Klimakammer gemessen.

Für jedes gemessene Blatt wurde eine Lichtantwortkurve von hoher zu niedriger Lichtintensität (bei *N. obliqua* beginnend bei $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, bei *Q. saponaria* beginnend bei $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) erstellt und über ein Modell angepasst. Die Lichtintensität wurde etwa alle 2-3 Minuten reduziert, sobald sich die Messung stabilisiert hatte. Dabei wurde über die Minimierung der Summe der kleinsten Quadrate ein Modell gewählt, das auf einer nicht-rektangulären Hyperbel basiert (Lobo et al. 2013).

$$P_N = \frac{\Phi_{(I_0)} \times I + P_{gmax} - \sqrt{(\Phi_{(I_0)} \times I + P_{gmax})^2 - 4 \Theta \times \Phi_{(I_0)} \times I \times P_{gmax}}}{2 \Theta} - R_D$$

(Funktion 3)

Dabei sind

P_N – die Nettophotosyntheserate [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$];

I – die photosynthetische Photonenflussdichte [$\mu\text{mol (Photonen) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$];

$\phi(I_0)$ – die Quantenausbeute bei $I = 0$ [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) } \mu\text{mol (Photonen)}^{-1}$];

P_{gmax} – asymptotischer Schätzer der maximalen Bruttophotosyntheserate [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$];

Θ – die Konvexität (dimensionslos);

R_D – die Rate der Dunkelatmung [$\mu\text{mol (CO}_2\text{) m}^{-2} \text{ s}^{-1}$]

2.2.3 Statistische Auswertung

Zur statistischen Datenanalyse und grafischen Darstellung wurden auch für den Klimakammerversuch Excel (Microsoft Corporation), STATISTICA (StatSoft), SigmaPlot (Systat Software GmbH) und die freie Software R (R Core Team 2013) verwendet. Dargestellte Boxplots zeigen Median, Mittelwert (durch x gekennzeichnet), oberes und unteres Quartil, Minimum, Maximum und Ausreißer.

Zum Vergleich der Wachstumsparameter und der ökophysiologischen Parameter zwischen den Behandlungen wurden Varianzanalysen durchgeführt. Die Varianzhomogenität wurde mittels Levene-Tests ermittelt, als Post-Hoc-Test wurde der Tukey HSD-Test angewendet. Waren die Variablen innerhalb der Gruppen nicht normalverteilt bzw. Varianzhomogenität nicht gegeben, so wurde der nichtparametrische Kruskal-Wallis-Test mit darauffolgendem Post-Hoc-Test (Dunn-Test) angewendet. Bei der Blattzahl wurden die signifikanten Unterschiede über generalisierte lineare Modelle mit Poisson-Verteilung und nachfolgendem Tukey-Test getestet. Zum Vergleich zweier Mittelwerte wurde der t-Test oder bei nicht gegebener Normalverteilung der Mann-Whitney-U-Test durchgeführt. Wenn nicht anders angegeben, wurde mit Signifikanzniveau $p < 0,05$ getestet. Sind Werte im Text mit Fehlerangabe versehen, so handelt es sich um den Standardfehler des Mittelwertes. Für die Lichtantwortkurven wurde über die Minimierung der Summe der kleinsten Quadrate das beste Modell ausgewählt. Es handelt sich um Modell (6) nach Lobo et al. (2013), das auf einer nicht-rektangulären Hyperbel basiert. Die Modellanpassung erfolgte mit R (Tomeo 2019).

3 Ergebnisse

3.1 Freilandversuch

3.1.1 Umweltbedingungen auf den Überschirmungsvarianten

3.1.1.1 Klimaparameter

Im Rahmen des Freilandversuchs wurden auf den drei Überschirmungsvarianten (NG, SB, PR) Klimadaten erfasst. In Abbildung 19 sind die auf den drei Varianten erfassten Klimadiagramme dargestellt, die die Monatsmitteltemperaturen in °C und den akkumulierten Niederschlag in mm anzeigen. Dabei wurden für die Temperatur aus den Mittelwerten aller erfassten Temperaturen Tagesmittel und daraus Monatsmittel errechnet⁴. Es wird deutlich, dass November und Dezember die regenreichsten Monate waren, während die Mitteltemperaturen im Januar und Februar am höchsten waren. Im März gab es keinerlei Niederschläge, während die Tagesmitteltemperaturen etwas sanken. Im April kam der geringe Niederschlag nur auf der nicht überschirmten Fläche an.

Abbildung 20 zeigt den Verlauf der mittleren Luftfeuchte über die Vegetationsperiode für die drei Varianten (Monatsmittel aus Tagesmittelwerten). Es ist erkennbar, dass die Luftfeuchte in den Sommermonaten etwas sinkt und dann im April bei Einsetzen des Herbstes erneut steigt. Sie sinkt jedoch nie unter 63 %. Die Verläufe ähneln einander, allerdings war die Luftfeuchte auf der seitlich beschatteten Fläche SB insgesamt geringer mit einem Maximum im Oktober mit 75 %.

⁴ Hinweis: Der Monat Oktober wurde erst ab dem 11.10.2012 erfasst. Auf der Fläche NG wurden vom 26.-31.10. keine Werte gemessen.

Abbildung 19: Klimadiagramme der Versuchsfläche Quirihue in der untersuchten Vegetationsperiode (Oktober 2012 – April 2013) gemessen an drei Wetterstationen auf den drei untersuchten Überschirmungsvarianten NG, SB und PR.⁵ Temperatur (°C): rote Linie, akkumulierter Niederschlag (mm): blaue Säulen.

⁵ Beim Klimadiagramm für SB ist zu beachten, dass im April 0,6 mm Niederschlag fielen.

Abbildung 20: Verlauf der mittleren Luftfeuchte in % über die erfasste Vegetationsperiode.

3.1.1.2 Lichtverfügbarkeit

Die Strahlungsverfügbarkeit (ISF%) unterschied sich zwischen den Überschirmungsvarianten. Die Strahlungsverfügbarkeit auf der Überschirmungsvariante SB unterschied sich signifikant von der auf der Variante NG und PR (Die Varianten NG und PR unterschieden sich nicht signifikant). Auf der Freifläche mit seitlicher Beschattung stand demnach signifikant mehr Licht zur Verfügung als auf den überschrmtten Flächen. Dabei betrug die Lichtverfügbarkeit (ISF) im Mittel auf der Variante NG $44,9 \pm 1,4$ %, auf der Variante SB im Mittel $81,8 \pm 0,6$ % und auf der Variante PR $41,8 \pm 1,6$ % (Abbildung 21).

Abbildung 21: Indirect Site Factor (ISF%) auf den Überschirmungsvarianten. Mittelwertvergleich (Kruskal-Wallis-Test, $p=0,0000$) der Lichtverfügbarkeit (ISF%) auf den drei Überschirmungsvarianten, signifikante Unterschiede sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert.

3.1.1.3 Bodenparameter

Auf allen drei Flächen wurden jeweils vier Bodenproben aus den oberen 5 cm des Mineralbodens entnommen und der pH-Wert, die Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte in % sowie das C/N-Verhältnis ermittelt (vgl. auch Heinrichs et al. 2016). Die Ergebnisse sind in Tabelle 9 dargestellt. Die Überschirmungsvariante NG wies höhere pH-Werte und Kohlenstoff und-Stickstoffgehalte auf als die Variante NG. Die Variante SB wies im Vergleich der drei Varianten mittlere Werte auf und unterschied sich im Kohlenstoffgehalt signifikant von der Variante PR und im Stickstoffgehalt von NG.

Tabelle 9: pH-Werte, Kohlenstoff (%), Stickstoff (%) und C/N-Verhältnis auf den drei Überschirmungsvarianten mit Angaben der Mittelwerte und Standardfehler. Gleiche Buchstaben zeigen einen nicht signifikanten Unterschied zwischen den Varianten ($p < 0,05$, Kruskal-Wallis-Test für pH und Varianzanalyse für Kohlenstoff, Stickstoff und C/N-Verhältnis).

Variante	PR	SB	NG
N	5	5	5
pH	$5,46 \pm 0,06^a$	$5,72 \pm 0,14^{ab}$	$5,95 \pm 0,04^b$
Kohlenstoff [%]	$9,05 \pm 0,92^a$	$13,43 \pm 1,21^b$	$16,31 \pm 0,99^b$
Stickstoff [%]	$0,36 \pm 0,04^a$	$0,50 \pm 0,05^a$	$0,69 \pm 0,03^b$
C/N -Verhältnis	$25,30 \pm 0,90^a$	$26,80 \pm 0,84^a$	$23,73 \pm 0,69^a$

Der volumetrische Bodenwassergehalt (%) wurde in den ersten vier Messperioden (17.-25.10.2012, 26.11.-05.12.2012, 15.01.-22.01.2013, 19.02.-24.02.2013) erfasst (in der fünften

Messperiode war die Messsonde defekt). Der mittlere Bodenwassergehalt über die Vegetationsperiode ist getrennt nach Überschirmungsvarianten in Abbildung 22 in einer Tiefe von 0-20 cm und in einer Tiefe von 20-50 cm dargestellt. Dabei betrug die Bodenfeuchte in einer Tiefe von 0-20 cm auf der Variante NG $13,6 \pm 0,7$ %, auf der Variante SB: $16,1 \pm 1,0$ % und auf der Variante PR $13,6 \pm 0,6$ %. In einer Tiefe von 20-50 cm lag die Bodenfeuchte im Mittel auf der Variante NG bei $17,8 \pm 1,1$ %, auf der Variante SB bei $23,4 \pm 1,8$ % und auf der Variante PR bei $15,4 \pm 0,9$ %. Dabei war die Bodenfeuchte auf der Variante SB in einer Tiefe von 20-50 cm signifikant höher als auf der Variante PR.

Abbildung 22: Bodenfeuchte (Vol %) in einer Tiefe von 0-20 cm (links) und 20-50 cm (rechts), gemessen über vier Messperioden auf den drei Überschirmungsvarianten. Signifikante Unterschiede sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert (Kruskal-Wallis-Test, $p=0,0027$).

Es wurde zudem an jeder Pflanze die Bodentiefe (Tiefgründigkeit des Bodens bis zum anstehenden Gestein) ermittelt. Die Bodentiefen unterschieden sich dabei nicht signifikant zwischen den drei Überschirmungsvarianten (Kruskal-Wallis-Test). Die Bodentiefe auf der Variante NG betrug im Mittel $43,0 \pm 2,5$ cm (Maximum 58 cm), auf der Variante SB $50,8 \pm 4,0$ cm (Maximum 93 cm) und auf der Variante PR $47,4 \pm 2,7$ cm (Maximum 100 cm).

3.1.1.4 Vegetationszusammensetzung und Biomasse der Bodenvegetation

Die drei untersuchten Überschirmungsvarianten waren durch unterschiedliche Arten in der Bodenvegetation gekennzeichnet. Die folgenden Angaben entstammen einer Vegetationserfassung (Transektstichprobe) von Heinrichs et al. (2016) auf den Überschirmungsvarianten. Detailliertere Zahlenangaben zur Vegetation im Untersuchungsgebiet mit einem Vergleich mit der

Vegetation in einem unbewirtschafteten ca. 70-jährigen *N. glauca*-Altbestand finden sich in der zum Projekt gehörenden Publikation von Heinrichs et al. (2016).

Im *Nothofagus-glauca*-Bestand (NG) kamen in der Bodenvegetation (Gefäßpflanzen < 5 m Höhe) neben der Hauptbaumart *N. glauca* die Baumart *Lomatia hirsuta* („Radal“) am häufigsten vor. Die häufigsten Strauch-Arten waren *Gaultheria insana* und *Ribes punctatum*, während bei den krautigen Arten *Galium hypocarpium* („Relbún“) dominant war. Weitere, seltener vorkommende, aber typische Arten des Roble-Hualo-Waldtyps waren *Lithraea caustica* („Litre“), *Peumus boldus* („Boldo“), *Gevuina avellana*, *Cryptocarya alba* und *Nothofagus obliqua*.

Auf der seitlich beschatteten Fläche (SB) dominierten die Pionierbaumart *Aristotelia chilensis* („Maqui“) sowie die aus dem europäischen Mittelmeerraum stammende Strauchart *Genista monspessulana* und die einheimische Strauch-Art *Acaena argentea* („Cadillo“). Häufigste krautige Art war *Rumex acetosella* (Kleiner Sauerampfer), die aus Eurasien stammt und in Chile als invasive Art gilt (Fuentes et al. 2014). Zudem kamen mit der invasiven Art *Agrostis capillaris* (Global Invasive Species Database 2015) und der einheimischen Art *Nassella laevis* auch Grasarten auf dieser Flächenvariante häufig vor. Hier und da fanden sich Stockausschläge von *Eucalyptus* spec. Die Vorbestockung hatte aus einem ca. 20-jährigen Bestand aus *Pinus radiata* und *Eucalyptus* spec. bestanden (Stampfer 2011).

Auf der Fläche mit *P. radiata*-Vorwald (PR) waren *Aristotelia chilensis* und *Escallonia pulverulenta* („Madroño“) die häufigsten Baumarten. Die häufigste Strauchart war *Teucrium bicolor* („Oreganillo“). Dominierend auf der Fläche war jedoch das Gras *Nassella laevis*. Der Vorbestand war ein ca. 20-jähriger *P. radiata*-Reinbestand (Stampfer 2011).

In Abbildung 23 ist die Biomasse der die Versuchspflanzen umgebenden Bodenvegetation dargestellt. Es zeigt sich, dass die Biomasse auf der Variante SB signifikant höher war als auf den beiden anderen Varianten. Zwischen PR und NG bestanden keine signifikanten Unterschiede. Auf der Variante NG betrug die Biomasse im Mittel $219,7 \pm 36,8$ g/m², auf der Variante SB $587 \pm 96,7$ g/m² und auf der Variante PR $167 \pm 26,5$ g/m².

Abbildung 23: Biomasse der Bodenvegetation auf den drei Überschirmungsvarianten. Signifikante Unterschiede sind mit Buchstaben markiert (Kruskal-Wallis-Test, $p=0,0001$).

3.1.2 Mortalität der Versuchspflanzen

Vom Zeitpunkt der Versuchsanlage im Jahr 2009 an wurde jährlich die Mortalität bzw. das Überleben der Versuchspflanzen erfasst. Abbildung 24 zeigt die mittlere Anzahl abgestorbener Pflanzen der drei Baumarten von 2009 (Start = Zeitpunkt der Pflanzung) bis 2013. Für diesen Aspekt wurde auch die vierte Überschirmungsvariante Kahlschlag für die Darstellung mitberücksichtigt. Ausgehend von einer gepflanzten Individuenzahl von 25 je Baumart und Pflanzquadrat waren im Mittel über alle Überschirmungsvarianten nach vier Vegetationsperioden $12,5 \pm 1,27$ Pflanzen je Pflanzquadrat von *N. obliqua*, $12,6 \pm 1,1$ Pflanzen von *N. glauca* und $8,4 \pm 1,1$ Pflanzen von *Q. saponaria* abgestorben. Dies entspricht Überlebensraten von $50,0 \pm 18,7$ % für *N. obliqua*, $49,5 \pm 14,6$ % für *N. glauca* und $66,1 \pm 13,4$ % für *Q. saponaria*. Dabei hatte *Q. saponaria* signifikant weniger abgestorbene Pflanzen bzw. eine signifikant höhere Überlebensrate als die beiden *Nothofagus*-Arten (Varianzanalyse signifikant mit $p=0,016$). Es gab jedoch deutliche Unterschiede im Überleben der Baumarten zwischen den Überschirmungsvarianten.

Auf dem Kahlschlag zeigten alle drei Arten die geringsten Überlebensraten: bei beiden *Nothofagus*-Arten waren im Mittel $21,5 (\pm 3,7 \text{ } N. obliqua / \pm 3,6 \text{ } N. glauca)$ Pflanzen abgestorben, was Überlebensraten von 14 % entspricht. $17,6 \pm 7,1$ Pflanzen von *Q. saponaria* waren abgestorben, d.h. nur 30 % überlebten. Unter *P. radiata*-Vorwald (PR) starben im Mittel $19 \pm 3,5$ *N. obliqua*-Pflanzen (Überlebensrate 24 %), $15,3 \pm 4,4$ *N. glauca*-Pflanzen (Überlebensrate 39 %) und $9,4 \pm 3,4$ *Q. saponaria*-Pflanzen (Überlebensrate 62 %).

Unter *Nothofagus glauca*-Schirm starben im Mittel $7,8 \pm 4,3$ *N. obliqua*-Pflanzen, $9 \pm 5,2$ *N. glauca*-Pflanzen und $2,8 \pm 2,3$ *Q. saponaria*-Pflanzen. Dies entsprach Überlebensraten von 69 % für *N. obliqua*, 64 % für *N. glauca* und 89 % für *Q. saponaria*.

Auf der SB-Variante waren im Mittel $7,8 \pm 4,3$ *N. obliqua*-Pflanzen, $4,8 \pm 3,7$ *N. glauca*-Pflanzen und $4,2 \pm 3,4$ *Q. saponaria*-Pflanzen je Pflanzquadrat abgestorben. Dies entsprach den höchsten Überlebensraten für die beiden *Nothofagus*-Arten mit 93 % für *N. obliqua* und 81 % für *N. glauca*. *Q. saponaria* zeigte hier eine Überlebensrate von 83 %. Auf allen vier Überschirmungsvarianten zeigte damit die hartlaubige Baumart *Q. saponaria* die höchste Überlebensrate. Der Kahlschlag wurde ausschließlich für die Auswertung der Mortalität berücksichtigt und aufgrund der wenigen überlebenden Pflanzen aus der weiteren Auswertung ausgeschlossen.

Abbildung 24: Mittlere Anzahl toter Pflanzen je Pflanzquadrat (ausgehend von 25 Pflanzen je Quadrat) der drei gepflanzten Baumarten *N. obliqua*, *N. glauca* und *Q. saponaria* auf den vier Überschirmungsvarianten KS (Kahlschlag), NG (*Nothofagus glauca*-Bestand), SB (Seitliche Beschattung) und PR (*Pinus radiata*-Bestand). Start: 2009, 1 = 2010, 2 = 2011, 3 = 2012, 4 = 2013, Messung Ende der Vegetationsperiode (Mai). Fehlerindikatoren: Standardfehler (ähnli. Darstellung vgl. Heinrichs et al. 2016).

Um Unterschiede zwischen den Überschirmungsvarianten zu ermitteln sowie einen möglichen Einfluss der Düngung auf das Überleben zu zeigen, wurde die mittlere Anzahl toter Individuen pro Pflanzquadrat in den vier Varianten in jedem Jahr verglichen. Da die Pflanzen im Herbst 2011 gedüngt wurden, wurde ab 2012 der Einfluss der Interaktion aus Flächenvariante x Düngung geprüft (Tabelle 10). Wie sich zeigte, hatte die Düngung auf die Mortalität von *N. obliqua*

keinen signifikanten Einfluss. Bei *N. glauca* hingegen fand sich eine signifikant höhere Mortalität gedüngter Pflanzen im Jahr 2012 und 2013 auf der Fläche NG. Bei *Q. saponaria* wirkte sich die Düngung auf der Kahlfläche (KS) negativ auf das Überleben aus. Es gab in den Jahren 2012 und 2013 signifikant mehr gedüngte als ungedüngte tote Pflanzen.

Tabelle 10: Mittlere Anzahl toter Individuen pro Pflanzquadrat in den vier unterschiedlichen Flächenvarianten. Unterschiedliche Buchstaben markieren signifikante Unterschiede zwischen den Flächenvarianten nach generalisiertem linearem Modell mit Poisson-Verteilung. Im Herbst 2011 wurden die Pflanzen gedüngt, daher wurde ab 2012 der Einfluss der Interaktion aus Flächenvariante x Düngung geprüft. Fett hervorgehoben sind signifikant höhere Werte beim Düngevergleich. Die Unterschiede zwischen den Flächenvarianten wurden entsprechend innerhalb einer Düngewariante geprüft. Die Düngung hatte keinen Effekt auf die Mortalität von *N. obliqua*. (n = 12 bzw. n = 6 je Düngewariante).

	2010	2011	2012	2013
<i>N. obliqua</i>				
NG	0,6±0,2 a	3,1±0,8 b	6,7±1,4 b	7,8±1,3 b
SB	0,4±0,2 a	1,4±0,3 a	1,6±0,3 a	1,7±0,4 a
PR	3,1±0,7 b	12,8±1,2 c	17,9±1,1 c	19,0±1,0 c
KS	2,6±1,1 b	20,3±1,3 d	21,0±1,1 c	21,5±1,1 c
<i>N. glauca</i>				
NG	0,3±0,4 a	1,4±0,4 a		
+Düngung			7,7±1,4 b	12,5±2,1 b
-Düngung			2,3±0,7 a	5,5±0,7 a
SB	0,8±0,3 a	2,8±0,6 a		
+Düngung			4,0±1,7 a	4,7±1,8 a
-Düngung			4,2±1,4 a	4,8±1,4 a
PR	2,9±0,6 b	9,8±1,7 b		
+Düngung			15,0±1,5 c	16,3±1,2 b
-Düngung			12,3±2,7 b	14,2±2,3 b
KS	4,0±1,3 b	19,4±1,2 c		
+Düngung			21,2±2,0 c	23,2±1,2 c
-Düngung			19,3±1,5 c	19,8±1,4 b
<i>Q. saponaria</i>				
NG	0,2±0,1 a	0,6±0,1 a		
+Düngung			1,7±0,7 a	2,7±1,0 a
-Düngung			1,2±0,3 a	2,8±1,0 a
SB	0,2±0,1 a	1,3±0,5 ab		
+Düngung			4,3±1,6 b	4,3±1,6 a
-Düngung			3,3±1,4 a	4,0±1,3 a
PR	1,4±0,3 b	2,3±0,3 b		
+Düngung			8,0±1,5 b	9,2±1,8 b
-Düngung			7,5±1,2 b	9,7±1,1 b
KS	3,4±1,0 c	6,2±1,0 c		
+Düngung			16,5±1,5 c	23,0±0,7 c
-Düngung			9,7±2,3 b	12,2±2,5 b

3.1.3 Wachstumsbezogene und ökophysiologische Parameter der Untersuchungsbäume in der Vegetationsperiode 2012/2013

Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser:

Wie aus Abbildung 25 ersichtlich, war bereits zu Beginn der Messungen im Jahr 2012 der Wachstumsunterschied nach drei Vegetationsperioden zwischen der Variante SB – die auch den höchsten Lichtgenuss sowie den höchsten volumetrischen Bodenwassergehalt zeigte (Kapitel 3.1.1) – und den beiden anderen Varianten deutlich. Alle drei Baumarten hatten auf Variante SB eine signifikant höhere Sprosslänge. Innerhalb von NG war die Sprosslänge von *N. obliqua* signifikant höher als die von *N. glauca*. Innerhalb der Variante SB waren die Sprosse von *N. obliqua* signifikant länger als die von *N. glauca* und *Q. saponaria*. In der Variante PR waren keine signifikanten Unterschiede erkennbar. Über alle Varianten hinweg waren die Unterschiede zwischen den Baumarten nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test).

Abbildung 25: Sprosslängen zu Beginn der Messungen im Oktober 2012 (x zeigt das arithmetische Mittel). Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten innerhalb der Überschirmungsvarianten sind mit Kleinbuchstaben (a, b, c) markiert. Signifikante Unterschiede einer Baumart zwischen den Überschirmungsvarianten sind mit Großbuchstaben (A, B) markiert (Kruskal-Wallis-Test).

Abbildung 26 zeigt den Wurzelhalsdurchmesser zu Beginn der Vegetationsperiode im Oktober 2012. Für alle drei Baumarten ist auch der WHD größer auf der Überschirmungsvariante SB. Nur in der Variante SB ist der WHD von *N. obliqua* signifikant größer als der der beiden anderen Baumarten. Ansonsten gibt es innerhalb der Varianten keine signifikanten Unterschiede.

Über alle Varianten hinweg waren die Unterschiede zwischen den Baumarten nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test).

Abbildung 26: Wurzelhalsdurchmesser zu Beginn der Messungen im Oktober 2012 (x zeigt das arithmetische Mittel). Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten innerhalb der Überschirmungsvarianten sind mit Kleinbuchstaben (a, b, c) markiert. Signifikante Unterschiede einer Baumart zwischen den Überschirmungsvarianten sind mit Großbuchstaben (A, B) markiert (Kruskal-Wallis-Test).

Stomatäre Leitfähigkeit:

In Abbildung 27 wird außerdem die über die fünf Messperioden (17.-25.10.2012, 26.11.-05.12.2012, 15.01.-22.01.2013, 19.02.-24.02.2013, 03.04.-08.04.2013) gemittelte stomatäre Leitfähigkeit je nach Baumart und Überschirmungsvariante über die Vegetationsperiode dargestellt. Hier zeigte sich, dass in Variante NG die Leitfähigkeit der Baumart *N. glauca* signifikant höher war als die der anderen beiden Arten. In Variante SB waren alle drei Leitfähigkeiten signifikant verschieden voneinander, dabei war die von *N. glauca* am höchsten und die von *Q. saponaria* am geringsten. Bei Variante PR war wieder die Leitfähigkeit von *N. glauca* signifikant höher als die der beiden anderen Arten. Vergleicht man die Varianten miteinander, so war die Leitfähigkeit von *N. obliqua* auf der Variante SB signifikant höher als auf den anderen beiden Varianten, das Gleiche galt für *N. glauca*. Bei *Q. saponaria* unterschieden sich nur Variante NG und SB, hier war wiederum die Leitfähigkeit auf SB am höchsten.

Ein Baumartenvergleich über alle Varianten hinweg ergab eine signifikant höhere stomatäre Leitfähigkeit von *N. glauca* ($395,8 \pm 12,0 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) als von *N. obliqua* ($276,9 \pm 18,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und *Q. saponaria* ($284,9 \pm 10,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0,001$).

Abbildung 27: Stomatäre Leitfähigkeit von *N. obliqua*, *N. glauca* und *Q. saponaria* (x zeigt das arithmetische Mittel). Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten innerhalb der Überschirmungsvarianten sind mit Kleinbuchstaben (a, b, c) markiert. Signifikante Unterschiede einer Baumart zwischen den Überschirmungsvarianten sind mit Großbuchstaben (A, B) markiert (Kruskal-Wallis-Test).

Spezifische Blattfläche (SLA):

Abbildung 28 zeigt die spezifische Blattfläche in m^2/kg der drei Arten je nach Überschirmungsvariante. Es zeigten sich deutliche signifikante Unterschiede zwischen den spezifischen Blattflächen der drei Arten. In den beiden überschrmtten Varianten war die SLA aller drei Arten signifikant verschieden voneinander, wobei *N. obliqua* die höchste SLA hatte, *N. glauca* in der Mitte zwischen den beiden lag und *Q. saponaria* die geringste SLA zeigte. Auf der nicht überschrmtten Fläche SB waren die beiden *Nothofagus*-Arten nicht signifikant voneinander verschieden; hier war nur die SLA von *Q. saponaria* signifikant kleiner. *N. obliqua* hatte eine signifikant geringere SLA auf der nicht überschrmtten Fläche SB als auf den überschrmtten Flächen PR und NG. Bei *N. glauca* hingegen war die SLA auf der mit *P. radiata* überschrmtten Fläche geringer als auf der mit *N. glauca* überschrmtten Fläche. Bei *Q. saponaria* war wiederum die SLA auf der Variante SB geringer als auf der Variante NG.

Beim Vergleich der Baumarten über alle Varianten zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen allen drei Baumarten (Kruskal-Wallis-Test, $p < 0,001$). Dabei war die SLA von *N. obliqua* am höchsten mit $14,8 \pm 0,4 \text{ m}^2/\text{kg}$, gefolgt von *N. glauca* mit $12,5 \pm 0,3 \text{ m}^2/\text{kg}$ und zuletzt *Q. saponaria* mit $7,1 \pm 0,1 \text{ m}^2/\text{kg}$.

Abbildung 28: Spezifische Blattfläche von *N. obliqua*, *N. glauca* und *Q. saponaria* (x zeigt das arithmetische Mittel). Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten innerhalb der Überschirmungsvarianten sind mit Kleinbuchstaben (a, b, c) markiert. Signifikante Unterschiede einer Baumart zwischen den Überschirmungsvarianten sind mit Großbuchstaben (A, B) markiert (Kruskal-Wallis-Test).

Blattzahl:

Ende Februar 2013 wurde die Blattzahl der Versuchspflanzen erfasst. Hierbei ergab sich eine durchschnittliche Blattzahl bei *N. obliqua* von 6963 ± 1827 Blättern. *N. glauca* hatte sehr viel weniger Blätter und lag durchschnittlich bei 1279 ± 451 Blättern. *Q. saponaria* hatte im Schnitt 1471 ± 456 Blätter. Dabei war die Blattzahl aller drei Baumarten signifikant verschieden voneinander (generalisiertes lineares Modell mit Poisson-Verteilung und nachfolgendem Tukey-Test, grafische Darstellung im Anhang, Abbildung A 1).

3.1.4 Einflüsse von Umweltfaktoren auf Wachstum und ökophysiologische Parameter der Baumarten unter Schirm und unter seitlicher Beschattung

Wie aus Abbildung 21 (Kapitel 3.1.3, ISF-Werte der Überschirmungsvarianten) ersichtlich, unterschieden sich die mittleren ISF-Werte in % zwischen den Varianten NG und PR nicht. Die seitlich beschattete Variante SB wies signifikant höhere Strahlungswerte auf. Dabei lagen die Strahlungswerte auf den beiden überschirmten Varianten NG und PR zwischen 22 % und 63 %. Auf der Variante SB lagen sie zwischen 73 % und 87 %. Zwischen 63 % und 73 % ISF lagen keine Werte. Die helleren Bedingungen auf der Variante SB führten demnach, neben einer erhöhten Bodenfeuchte im Vergleich zur Variante PR (siehe Abbildung 22), zu einem deutlich

besseren Wachstum der Bäume seit Pflanzung im Jahr 2009 (siehe Abbildung 25 und Abbildung 26) und verdeutlichen den Einfluss des Faktors Licht (und Bodenfeuchte) für die untersuchten Baumarten.

Um weitere Einflussfaktoren auf Wachstums- und ökophysiologische Parameter unter wenig und viel Licht ermitteln zu können, wurden Lichtklassen gebildet. Der Bereich zwischen 22 und 63 % ISF wird im Folgenden als „**dunkle Lichtklasse**“ und der Bereich zwischen 73 und 87 % ISF als „**helle Lichtklasse**“ bezeichnet. Der Bereich zwischen 22 und 63 % ISF wird im Folgenden als „**dunkle Lichtklasse**“ und der Bereich zwischen 73 und 87 % ISF als „**helle Lichtklasse**“ bezeichnet. Der „dunkle“ Bereich entspricht dabei den Überschirmungsvarianten PR und NG die sich im Mittel in der Strahlungsverfügbarkeit nicht unterschieden, der „helle“ Bereich entspricht der Variante SB.

Der Einfluss der gemessenen Umweltfaktoren Strahlungsverfügbarkeit (innerhalb der entsprechenden Grenzen je Lichtklasse), Bodenfeuchtigkeit, Bodentiefe, Biomasse der umgebenden Vegetation und Entfernung zum nächsten Nachbarbaum (nur dunkle Lichtklasse) auf die Parameter Sprosslänge, WHD und Volumenindex jeweils am Ende der untersuchten Vegetationsperiode, stomatäre Leitfähigkeit (Mittelwert über die Vegetationsperiode) und spezifische Blattfläche (ermittelt im Februar 2013) wurden mit linearen Regressionsmodellen in den beiden Lichtklassen unabhängig voneinander je Baumart berechnet. Zudem wurden ein potentieller Einfluss der Überschirmung (*N. glauca* vs. *P. radiata*) sowie ein Düngeeinfluss als Einflussfaktoren mit aufgenommen. Obwohl die Wirksamkeit der Düngung nicht Inhalt der Fragestellung war, wurde sie als erklärende Variable einbezogen, da sie vor Versuchsbeginn in 2011 erfolgt war. Hier wurde getestet, ob die Düngung (nicht gedüngt gegen gedüngt) einen Einfluss im Modell hatte. Die Überschirmungsart innerhalb der dunklen Lichtklasse wurde berücksichtigt, da sich zwar Strahlungsverfügbarkeit und Bodenfeuchte nicht zwischen den Überschirmungsvarianten PR und NG unterschieden, die Unterschiede in der Zusammensetzung der Bodenvegetation und Bodenparameter zwischen den Varianten (vgl. Tabelle 9 dieser Arbeit und Heinrichs et al. 2016, Tabelle 2 und 3) aber durchaus auf unterschiedliche Wuchsbedingungen für die Baumarten hinweisen.

Da der Zuwachs stark durch die Ausgangslänge und den Ausgangsdurchmesser beeinflusst ist, wurden Regressionen nicht mit dem Zuwachs als der zu erklärenden Variablen, sondern mit den Werten für Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser am Ende der Vegetationsperiode sowie mit dem Volumenindex (Ammer et al. 2004) berechnet. Ausgehend von einer relativ einheitlichen Größe der Individuen bei Pflanzung (Abschnitt 3.1.1.3) repräsentieren Größe und Volumen am Ende der untersuchten Vegetationsperiode das Gesamtwachstum nach Pflanzung

unter den gegebenen Umweltbedingungen. Bodenfeuchte und stomatäre Leitfähigkeit wurden auf Einzelbaumbasis aus je vier gemessenen Werten⁶ über die Vegetationsperiode gemittelt. Vor der linearen Regressionsanalyse wurde nach eingehender Prüfung der Daten ein Ausreißer entfernt, der die Ergebnisse stark beeinflusst hätte (die Sprosslänge eines *N. glauca*-Baumes auf der PR-Variante war mit 277 cm mehr als doppelt so hoch wie das zweitgrößte Individuum (117 cm). Außerdem wurden drei Datensätze entfernt, die beim Merkmal „Bodenfeuchte“ keine Messwerte enthielten. Die Response- und Einflussvariablen wurden logarithmiert, wenn keine Normalverteilung vorlag.

3.1.4.1. Einflussvariablen unter Schirm (Varianten PR und NG) – dunkle Lichtklasse

Die Wachstumsparameter von *N. glauca* zum Ende der Vegetationsperiode 2012/2013 in der dunklen Lichtklasse konnten durch keinen der gemessenen Einflussfaktoren erklärt werden. Nur für die spezifische Blattfläche konnten signifikante Einflussfaktoren identifiziert werden. Die spezifische Blattfläche war dabei auf der Variante PR geringer als auf der Variante NG, während die ungedüngten Bäume eine etwas höhere spezifische Blattfläche aufwiesen als die gedüngten (Tabelle 11).

Tabelle 11: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei den kategorialen Variablen Überschirmung und Düngung) in der dunklen Lichtklasse für *N. glauca* zwischen unterschiedlichen Einflussvariablen und der Sprosslänge (SL) zum Ende der untersuchten Vegetationsperiode 2012/13 (SL_{Ende}), des Wurzelhalsdurchmessers zum Ende der Vegetationsperiode (WHD_{Ende}), Volumenindex (VI_{Ende}), der stomatären Leitfähigkeit (StoLF) und der spezifischen Blattfläche (SLA) in der Vegetationsperiode. NB-Baum = Nachbarbaum; PR = *Pinus radiata*-Schirm, NG = *Nothofagus glauca*-Schirm. Eine Auswahl der einfachsten Modelle mit höchstem Erklärungswert erfolgte innerhalb einer AICc-Differenz < 1.5 ausgehend von einem vollständigen Modell (im Anhang). * p<0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001, n.s. nicht signifikant. Modellauswahl siehe Anhang Tabelle A2.

<i>Nothofagus glauca</i>						
	SL _{Ende}	WHD _{Ende}	VI _{Ende}	StoLF	SLA	
Intercept	3,955 $\pm$ 0,109	-0,174 $\pm$ 0,084	3,607 $\pm$ 0,268	5,905 $\pm$ 0,040	2,523 $\pm$ 0,043	
Bodentiefe	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Licht (ISF %)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Bodenfeuchte (0-20 cm)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Bodenfeuchte (20-50 cm)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Biomasse	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
ln(Entfernung NB-Baum)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Überschirmung (PR vs. NG)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	-0,156$\pm$0,051**	
Düngung (nein vs. ja)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	0,182$\pm$0,051**	
R ²	-	-	-	-	0,515	
F	-	-	-	-	10,100 _(2,19)	
p	-	-	-	-	0,0010	

⁶ Wegen eines Defekts der Bodenfeuchte-Messsonde gab es nur vier Werte zu vier Zeitpunkten für die Bodenfeuchte; aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden auch nur die zeitlich entsprechenden vier Werte der stomatären Leitfähigkeit aus den Messperioden 1-4 in diese Auswertung einbezogen.

In der dunklen Lichtklasse reagierten Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex und stomatäre Leitfähigkeit von *N. obliqua* positiv auf steigende Strahlungsverfügbarkeit. Auch Düngung wirkte sich positiv auf die drei genannten Wachstumsparameter, jedoch nicht auf die stomatäre Leitfähigkeit aus. Wurzelhalsdurchmesser und Volumenindex waren darüber hinaus auf der mit *N. glauca* überschirmten Fläche höher als auf der mit *Pinus radiata* überschirmten Fläche, was auf eine höhere Stabilität der Bäume unter *N. glauca* hindeuten kann. (Tabelle 12). In Abbildung 29 sind die einzelnen, signifikanten linearen Zusammenhänge grafisch dargestellt.⁷

Tabelle 12: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei den kategorialen Variablen Überschirmung und Düngung) in der dunklen Lichtklasse für *N. obliqua* zwischen unterschiedlichen Einflussvariablen und der Sprosslänge (SL) zum Ende der untersuchten Vegetationsperiode 2012/13 (SL_{Ende}), des Wurzelhalsdurchmessers am Ende der Vegetationsperiode (WHD_{Ende}), Volumenindex (VI_{Ende}), der stomatären Leitfähigkeit (StoLF) und der spezifischen Blattfläche (SLA) in der Vegetationsperiode. NB-Baum = Nachbarbaum; PR = *Pinus radiata*-Schirm, NG = *Nothofagus glauca*-Schirm. Eine Auswahl der einfachsten Modelle mit höchstem Erklärungswert erfolgte innerhalb einer AICc-Differenz < 1.5 ausgehend von einem vollständigen Modell. * p<0.05, ** p < 0.01, *** p < 0.001, n.s. nicht signifikant. Modellauswahl siehe Anhang Tabelle A3.

<i>Nothofagus obliqua</i>						
	SL _{Ende}	WHD _{Ende}	VI _{Ende}	StoLF	SLA	
Intercept	3,358 $\pm$ 0,378	-0,663 $\pm$ 0,329	2,156 $\pm$ 0,976	4,656 $\pm$ 0,241	2,747 $\pm$ 0,039	
ln(Bodentiefe)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Licht (ISF %)	0,028$\pm$0,009**	0,025$\pm$0,008**	0,077$\pm$0,022**	0,019$\pm$0,006**	n.s.	
Bodenfeuchte (0-20 cm)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Bodenfeuchte (20-50 cm)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
ln(Biomasse)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Entfernung NB-Baum	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
Überschirmung (PR vs. NG)	n.s.	-0,355$\pm$0,137*	-0,971$\pm$0,406*	n.s.	n.s.	
Düngung (nein vs. ja)	-0,368$\pm$0,166*	-0,499$\pm$0,141**	-1,367$\pm$0,420**	n.s.	n.s.	
R ²	0,391	0,584	0,569	0,339	-	
F	6,088 _(2,19)	8,435 _(3,18)	7,927 _(3,18)	10,250 _(1,20)	-	
p	0,009	0,0010	0,0014	0,0045	-	

⁷ Hinweis: In den Modellen (Tab. 12-15) wurde der WHD in cm logarithmiert. In den grafischen Darstellungen (Abb. 29-32) wurde aus Gründen der besseren Darstellbarkeit der WHD in mm logarithmiert.

Abbildung 29: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „dunkel“ für *N. obliqua* (exkl. Düngung ja/nein, Überschildung). Achsen sind zur besseren Erkennbarkeit der Zusammenhänge unterschiedlich skaliert.

Die untersuchten Kenngrößen der immergrünen Baumart *Q. saponaria* deuten in der dunklen Lichtklasse eher auf die Wirkung von Konkurrenzeffekten hinsichtlich Wasser und Nährstoffe hin. Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser und der Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode reagierten positiv auf eine zunehmende Entfernung der überschildmenden Bäume. Der Wurzelhalsdurchmesser war darüber hinaus höher, wenn die Tiefgründigkeit und Bodenfeuchte (0-20 cm) höher waren. Auch die Düngung wirkte sich positiv auf den Wurzelhalsdurchmesser aus. Negativ reagierte dieser auf eine hohe Biomasse der Bodenvegetation. Die stomatäre Leitfähigkeit war dagegen bei den ungedüngten Pflanzen signifikant höher (Tabelle 13). In Abbildung 30 sind die einzelnen, signifikanten linearen Zusammenhänge grafisch dargestellt.

Tabelle 13: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei den kategorialen Variablen Überschirmung und Düngung) in der dunklen Lichtklasse für *Q. saponaria* zwischen unterschiedlichen Einflussvariablen und der Sprosslänge (SL) zum Ende der untersuchten Vegetationsperiode 2012/13 (SL_{Ende}), des Wurzelhalsdurchmessers am Ende der Vegetationsperiode (WHD_{Ende}), Volumenindex (VI_{Ende}), der stomatären Leitfähigkeit (StoLF) und der spezifischen Blattfläche (SLA) in der Vegetationsperiode. NB-Baum = Nachbarbaum; PR = *Pinus radiata*-Schirm, NG = *Nothofagus glauca*-Schirm. Eine Auswahl der einfachsten Modelle mit höchstem Erklärungswert erfolgte innerhalb einer AICc-Differenz < 1.5 ausgehend von einem vollständigen Modell. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. nicht signifikant. Modellauswahl siehe Anhang Tabelle A4.

<i>Quillaja saponaria</i>						
	SL_{Ende}	WHD_{Ende}	VI_{Ende}	StoLF	SLA	
Intercept	$3,525 \pm 0,227$	$-1,343 \pm 0,461$	$2,344 \pm 0,655$	$4,515 \pm 0,246$	$1,878 \pm 0,075$	
Bodentiefe	n.s.	$0,013 \pm 0,004^{**}$	n.s.	n.s.	n.s.	
Licht (ISF %)	n.s.	n.s.	n.s.	$0,018 \pm 0,005^{***}$	n.s.	
Bodenfeuchte (0-20 cm)	n.s.	$0,057 \pm 0,019^{**}$	n.s.	n.s.	n.s.	
Bodenfeuchte (20-50 cm)	n.s.	n.s.	n.s.	$0,0145 \pm 0,007^*$	$0,011 \pm 0,004^*$	
ln(Biomasse)	n.s.	$-0,141 \pm 0,045^{**}$	n.s.	n.s.	n.s.	
Entfernung NB-Baum	$0,003 \pm 0,001^{**}$	$0,003 \pm 0,001^{***}$	$0,009 \pm 0,003^{**}$	n.s.	n.s.	
Überschirmung (PR vs. NG)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	$-0,119 \pm 0,045^*$	
Düngung (nein vs. ja)	n.s.	$-0,294 \pm 0,116^*$	n.s.	$0,179 \pm 0,072^*$	n.s.	
R^2	0,338	0,750	0,350	0,612	0,358	
F	$10,230_{(1,20)}$	$9,959_{(5,16)}$	$10,770_{(1,20)}$	$9,471_{(3,18)}$	$5,296_{(2,19)}$	
p	0,0045	0,0002	0,0037	$< 0,001$	0,0149

Abbildung 30: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „dunkel“ für *Q. saponaria* (exkl. Düngung ja/nein, Überschildung). Achsen sind zur besseren Erkennbarkeit der Zusammenhänge unterschiedlich skaliert.

3.1.4.1. Einflussvariablen bei seitlicher Beschattung – helle Lichtklasse

Wie aus Kapitel 3.1.3 ersichtlich, zeigte sich in der hellen Lichtklasse (Variante SB) bei allen drei Baumarten das größte Wachstum im Vergleich zu den beiden überschirmten Varianten NG und PR ausgehend von vergleichbaren Höhen zum Zeitpunkt der Pflanzung. Anhand der linearen Modelle sollten innerhalb der Flächenvariante weitere Co-Faktoren identifiziert werden, die das Wachstum positiv oder negativ beeinflusst haben. Für *N. glauca* konnte jedoch kein signifikanter Effekt auf das Baumwachstum ermittelt werden (Hintergrunddaten zur Modellauswahl im Anhang, Tabelle A5).

N. obliqua zeigte im Vergleich der drei Baumarten bereits zum Beginn der hier gezeigten Untersuchungen das stärkste Wachstum in der Flächenvariante SB. Die linearen Modelle zeigen außerdem, dass der Wurzelhalsdurchmesser und tendenziell auch der Volumenindex positiv auf Düngung reagierten. Die stomatäre Leitfähigkeit zeigte dagegen eine positive Beziehung mit der Bodentiefe, während Bäume, die von viel Biomasse der Bodenvegetation umgeben waren, kleinere spezifische Blattflächen aufwiesen. (Tabelle 14). In Abbildung 31 sind die einzelnen, signifikanten linearen Zusammenhänge grafisch dargestellt.

Tabelle 14: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei der kategorialen Variablen Düngung) in der hellen Lichtklasse für *N. obliqua* zwischen unterschiedlichen Einflussvariablen und der Sprosslänge (SL) zum Ende der untersuchten Vegetationsperiode 2012/13 (SL_{Ende}), des Wurzelhalsdurchmessers am Ende der Vegetationsperiode (WHD_{Ende}), Volumenindex (VI_{Ende}), der stomatären Leitfähigkeit (StoLF) und der spezifischen Blattfläche (SLA) in der Vegetationsperiode. Eine Auswahl der einfachsten Modelle mit höchstem Erklärungswert erfolgte innerhalb einer AICc-Differenz < 1.5 ausgehend von einem vollständigen Modell. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. nicht signifikant. Modellauswahl siehe Anhang Tabelle A6.

<i>Nothofagus obliqua</i>					
Einflussvariable	SL _{Ende}	WHD _{Ende}	VI _{Ende}	StoLF	SLA
Intercept	5,794 $\pm$ 0,049	1,421 $\pm$ 0,068	8,683 $\pm$ 0,242	5,011 $\pm$ 0,112	2,906 $\pm$ 0,135
Bodentiefe	n.s.	n.s.	n.s.	0,003$\pm$0,001*	n.s.
Licht (ISF %)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Bodenfeuchte (0-20 cm)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Bodenfeuchte (20-50 cm)	n.s.	0,011$\pm$0,002**	0,023$\pm$0,009*	0,006$\pm$0,002*	n.s.
ln(Biomasse)	n.s.	n.s.	n.s.	0,115$\pm$0,018***	-0,064$\pm$0,024*
Düngung (nein vs. ja)	n.s.	-0,277$\pm$0,056***	-0,655$\pm$0,198**	0,117$\pm$0,029**	n.s.
R ²		0,803	0,614	0,956	0,424
F		18,300 _(2,9)	7,171 _(2,9)	37,970 _(4,7)	7,373 _(1,10)
p		$< 0,001$	0,0137	$< 0,001$	0,0217

Abbildung 31: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „hell“ für *N. obliqua* (exkl. Düngung ja/nein, Überschildung). Achsen sind zur besseren Erkennbarkeit der Zusammenhänge unterschiedlich skaliert.

Das Wachstum von *Q. saponaria* wurde in der hellen Lichtklasse durch eine hohe Lichtverfügbarkeit begrenzt, was an der negativen Steigung der Regressionsgeraden bei Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser und Volumenindex erkennbar ist. Die spezifische Blattfläche nahm

hingegen mit der Bodentiefe und der Bodenfeuchte zu (Tabelle 15). In Abbildung 32 sind die einzelnen, signifikanten linearen Zusammenhänge grafisch dargestellt.

Tabelle 15: Ergebnisse der linearen Regressionsmodelle (Steigung $\pm$ Standardfehler bzw. Abweichung vom Intercept bei der kategorialen Variablen Düngung) in der hellen Lichtklasse für *Q. saponaria* zwischen unterschiedlichen Einflussvariablen und der Sprosslänge (SL) zum Ende der untersuchten Vegetationsperiode 2012/13 (SL_{Ende}), des Wurzelhalsdurchmessers am Ende der Vegetationsperiode (WHD_{Ende}), Volumenindex (VI_{Ende}), der stomatären Leitfähigkeit (StoLF) und der spezifischen Blattfläche (SLA) in der Vegetationsperiode. Eine Auswahl der einfachsten Modelle mit höchstem Erklärungswert erfolgte innerhalb einer AICc-Differenz < 1.5 ausgehend von einem vollständigen Modell. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. nicht signifikant. Modellauswahl siehe Anhang Tabelle A7.

<i>Quillaja saponaria</i>						
Einflussvariable	SL_{Ende}	WHD_{Ende}	VI_{Ende}	StoLF	SLA	
Intercept	14,627 $\pm$ 1,641	11,865 $\pm$ 2,483	38,357 $\pm$ 5,369	6,305 $\pm$ 0,145	1,397 $\pm$ 0,106	
Bodentiefe	n.s.	n.s.	n.s.	-0,003$\pm$0,001*	0,004$\pm$0,001**	
Licht (ISF %)	-0,110$\pm$0,019***	-0,123$\pm$0,029**	-0,356$\pm$0,063***	n.s.	n.s.	
Bodenfeuchte (0-20 cm)	-0,058$\pm$0,013**	-0,095$\pm$0,019**	-0,248$\pm$0,041***	n.s.	0,017$\pm$0,004**	
Bodenfeuchte (20-50 cm)	0,028$\pm$0,008**	0,045$\pm$0,012**	0,118$\pm$0,025**	n.s.	n.s.	
ln(Biomasse)	n.s.	n.s.	n.s.	-0,055$\pm$0,020*	n.s.	
Düngung (nein vs. ja)	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	
R^2	0,864	0,830	0,887	0,589	0,730	
F	16,880 _(3,8)	13,030 _(3,8)	20,900 _(3,8)	6,453 _(2,9)	12,140 _(2,9)	
p	$< 0,001$	0,0019	$< 0,001$	0,0183	0,0028

Abbildung 32: Darstellung der im Gesamtmodell signifikanten Regressionen in der Lichtklasse „hell“ für *Q. saponaria* (exkl. Düngung ja/nein, Überschirmung). Achsen sind zur besseren Erkennbarkeit der Zusammenhänge unterschiedlich skaliert.

3.1.5 Zeitliche Entwicklung von Wachstum und stomatärer Leitfähigkeit der Baumarten über die Vegetationsperiode

In Abbildung 33 ist der Wachstumsverlauf der Sprosslängen und Durchmesser der drei Baumarten über die in dieser Untersuchung betrachtete Vegetationsperiode 2012/2013 und über die drei Überschirmungsvarianten hinweg zu sehen. *N. obliqua* war zu Beginn bereits die Art mit den längsten Sprossen und dicksten Trieben. Die Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser von *N. glauca* und *Q. saponaria* waren zu Beginn der Messungen etwa gleich. Auch die Entwicklung über die Vegetationsperiode verlief bei beiden Arten gleich. Im Durchmesserwachstum lag *Q. saponaria* etwas über *N. glauca*. Die grafischen Unterschiede sind deutlich, jedoch nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test).

Abbildung 33: Sprosslänge und Durchmesser über die Vegetationsperiode für *N. obliqua*, *N. glauca* und *Q. saponaria* über die drei Überschirmungsvarianten. Fehlerindikatoren: Standardfehler.

In Abbildung 34 ist der Zuwachsverlauf von Spross und Wurzelhalsdurchmesser der drei Arten über die Vegetationsperiode dargestellt. Die Sprosszuwächse von *N. obliqua* lagen im November, Januar und Februar immer über mindestens einer der beiden anderen Arten. In der letzten Messperiode waren die Unterschiede nicht mehr signifikant (Tabelle 16). Umgekehrt ist es bei den Durchmesserzuwächsen. Hier waren die Unterschiede erst in der letzten Messperiode erkennbar. *Q. saponaria* leistete weiterhin Zuwachs, der signifikant höher war als der Zuwachs von *N. glauca*.

Abbildung 34: Spross- und Durchmesserzuwachs über die Vegetationsperiode für *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria*. Fehlerindikatoren: Standardfehler. Die dargestellten Werte zeigen jeweils den Zuwachs zwischen aktueller und vorhergehender Messperiode. Für signifikante Unterschiede (Kruskal-Wallis-Test) siehe Tabelle 16.

Tabelle 16: Unterschiede im Zuwachs zwischen den Baumarten in den untersuchten Messperioden. * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, n.s. nicht signifikant.

	Sprosszuwachs	WHD-Zuwachs
Okt.-Nov.	<i>N. obliqua</i> > <i>N. glauca</i> *	n.s.
Nov.-Jan.	<i>N. obliqua</i> > <i>Q. saponaria</i> ** <i>N. obliqua</i> > <i>N. glauca</i> , <i>N. obliqua</i> > <i>Q. saponaria</i>	n.s.
Jan.-Feb.	**	n.s.
Feb.-Apr.	n.s.	<i>Q. saponaria</i> > <i>N. glauca</i> *

Alle drei Arten leisteten den prozentual höchsten Beitrag zum Spross-Gesamtzuwachs im Frühjahr und Sommer (Abbildung 35). Dabei steigerte *N. obliqua* noch den Zuwachs in der zweiten untersuchten Messperiode (Jan.-Feb. 13), während *N. glauca* und *Q. saponaria* ihr Zuwachsmaximum in der ersten Messperiode (Oktober-November 2012) hatten. Die Unterschiede zwischen den Messperioden Okt.-Nov. und Nov.-Jan. waren aber bei keiner Baumart signifikant. In beiden dieser Messperioden leisteten aber alle Baumarten einen signifikant höheren Beitrag zum Spross-Gesamtzuwachs als in den beiden darauffolgenden Messperioden (Repeated Measures ANOVA on Ranks, Tabelle 18). Innerhalb der Messperioden war anfangs *Q. saponaria* im Beitrag zum Sprosszuwachs *N. obliqua* überlegen (Tabelle 17), in den darauffolgenden Messperioden leistete *N. obliqua* einen höheren Beitrag zum Sprosszuwachs als *Q. saponaria* und ab Januar auch als *N. glauca*.

Beim WHD-Zuwachs kann man feststellen, dass *Q. saponaria* rein optisch einen ausgeglichenen Zuwachs über die Vegetationsperiode hatte und auch zum Ende hin noch Zuwachs leistete,

während die *Nothofagus*-Arten ebenfalls den höchsten Beitrag in Frühjahr und Sommer leisteten. Allerdings konnten keine signifikanten Unterschiede im Beitrag zum Gesamtwuchs des WHD über die Messperiode festgestellt werden (Repeated Measures ANOVA on Ranks). Innerhalb der Messperioden leistete *Q. saponaria* noch im Februar bis April einen signifikant höheren Beitrag zum WHD-Zuwachs als die anderen beiden Arten. In den anderen Messperioden waren die Unterschiede nicht signifikant.

Abbildung 35: Beitrag zum Gesamtwuchs des Sprosses (links) und des Wurzelhalsdurchmessers (rechts) für *N. obliqua*, *N. glauca* und *Q. saponaria* über die Vegetationsperiode. Fehlerindikatoren: Standardfehler.

Tabelle 17: Unterschiede im Beitrag zum Gesamtwuchs zwischen den Baumarten in den untersuchten Messperioden (Kruskal-Wallis-Test).

	Beitrag Sprosszuwachs	Beitrag WHD-Zuwachs
Okt.-Nov.	<i>Q. saponaria</i> > <i>N. obliqua</i> *	n.s.
Nov.-Jan.	<i>N. obliqua</i> > <i>Q. saponaria</i> *	n.s.
Jan.-Feb.	<i>N. obliqua</i> > <i>Q. saponaria</i> , <i>N. obliqua</i> > <i>N. glauca</i> *	n.s.
Feb.-Apr.	n.s.	<i>Q. saponaria</i> > <i>N. obliqua</i> , <i>Q. saponaria</i> > <i>N. glauca</i> *

Tabelle 18: Unterschiede im Beitrag zum Spross-Gesamtzuwachs zwischen den Messperioden. Der WHD zeigte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Messperioden. (Repeated Measures ANOVA on Ranks).

	Beitrag Sprosszuwachs
<i>N. obliqua</i>	Okt.-Nov. > Jan.-Feb. und Feb.-Apr. Nov-Jan > Jan.-Feb. und Feb.-Apr.
<i>N. glauca</i>	Okt.-Nov. > Jan.-Feb. und Feb.-Apr. Nov-Jan > Jan.-Feb und Feb.-Apr.
<i>Q. saponaria</i>	Okt.-Nov. > Jan.-Feb- und Feb.-Apr. Nov-Jan > Jan.-Feb. und Feb.-Apr.

Die stomatäre Leitfähigkeit in $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ wurde in jeder der fünf Messperioden an jeder Versuchspflanze gemessen. In Abbildung 36 ist die stomatäre Leitfähigkeit für die drei untersuchten Baumarten, gemittelt über die drei Überschirmungsvarianten, dargestellt. Es zeigte sich bei *N. glauca* ein starker Anstieg vom Frühjahr in den Sommer, wo mittlere Werte von um die $600 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ erreicht wurden. Im April sanken die Leitfähigkeiten wieder, allerdings noch nicht auf das Niveau von Oktober 2012.

Bei *N. obliqua* stieg die stomatäre Leitfähigkeit ebenfalls in den Sommermonaten an, um im Herbst (April) wieder zu sinken. Die gleiche Entwicklung war bei *Q. saponaria* zu beobachten. Die höchsten Leitfähigkeiten zeigte *N. glauca* ab dem Januar 2013. *N. obliqua* und *Q. saponaria* liegen etwa gleich auf.

Zu Beginn der Messungen (Oktober 2012) lag die stomatäre Leitfähigkeit von *Q. saponaria* noch über der der *Nothofagus*-Arten (Tabelle 19). Ab dem Sommer (Januar 2013) überstieg dann die Leitfähigkeit von *N. glauca* die der anderen beiden Arten signifikant.

Abbildung 36: Stomatäre Leitfähigkeit der drei untersuchten Baumarten über die Vegetationsperiode, gemittelt über alle Überschildungsvarianten. Signifikante Unterschiede innerhalb einer Baumart zwischen den Messperioden sind mit Buchstaben markiert (Repeated Measures ANOVA on Ranks, $p < 0,05$).

Tabelle 19: Unterschiede in der stomatären Leitfähigkeit zwischen den Baumarten in den untersuchten Messperioden. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, n.s. nicht signifikant (Kruskal-Wallis-Test mit anschließendem Dunn-Test).

	Stomatäre Leitfähigkeit ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Okt. 12	<i>Q. saponaria</i> > <i>N. obliqua</i> , <i>Q. saponaria</i> > <i>N. glauca</i> *
Nov. 12	n.s.
Jan. 13	<i>N. glauca</i> > <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> > <i>Q. saponaria</i> *
Feb. 13	<i>N. glauca</i> > <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> > <i>Q. saponaria</i> *
Apr. 13	<i>N. glauca</i> > <i>N. obliqua</i> , <i>N. glauca</i> > <i>Q. saponaria</i> *

3.2 Klimakammerversuch

3.2.1 Wachstum

Zu Beginn des Versuchs bestanden keine signifikanten Unterschiede von Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser der Arten *N. obliqua* und *Q. saponaria* zwischen den Behandlungsvarianten (einfaktorielle Varianzanalyse). Außerdem bestanden keine signifikanten Unterschiede zwischen den mittleren Sprosslängen und den mittleren WHD zwischen *N. obliqua* und *Q. saponaria* (t-Test). Die Wachstumsparameter Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser wurden an jeder Pflanze am Anfang und am Ende des Versuchs gemessen. Aus diesen Werten wurden der Sprosszuwachs und WHD-Zuwachs berechnet. Im Folgenden wird die Behandlung mit $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ der Einfachheit halber als „hell“, die Behandlung mit $150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ als „dunkel“ bezeichnet. Die Behandlung ohne Trockenstress wird als „100% Wasserkapazität“ bzw. „100%“, diejenige mit mittlerem Trockenstress als „40%“ (der vollen Wasserkapazität) und diejenige mit starkem Trockenstress als „trocken“ bezeichnet (1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken). Die Spross- und WHD-Zuwächse der Versuchspflanzen am Ende des Versuchs sind in Abbildung 37 (Sprosszuwachs) und Abbildung 38 (WHD-Zuwachs) dargestellt.

Bei *N. obliqua* waren die Unterschiede im Sprosszuwachs nicht signifikant, beim WHD-Zuwachs waren Behandlung 1 (hell/100%) und Behandlung 6 (dunkel/trocken) signifikant verschieden voneinander. Bei *Q. saponaria* fanden sich sowohl beim Spross- als auch beim WHD-Zuwachs signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen. Beim Sprosszuwachs unterschieden sich hier die gut und in der hellen Variante mittel bewässerten (Behandlungen 1, 2 und 4) von den stark ausgetrockneten (Behandlungen 3 und 6) Varianten signifikant (Abbildung 37). Beim WHD-Zuwachs waren die Unterschiede ähnlich, mit dem Unterschied, dass Variante 2 (hell/40%) nicht signifikant unterschiedlich von den anderen Varianten war. Jedoch unterschieden sich nur die Bewässerungsstufen voneinander, nicht die Beleuchtungsstufen (Abbildung 38). Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten innerhalb der Behandlungen nach dem Versuch (Mann-Whitney-U-Test) konnten für den Sprosszuwachs nur bei der Behandlung „dunkel/trocken“ ermittelt werden: Hier zeigte *Q. saponaria* mit $11,53 \pm 1,61$ cm einen signifikant höheren Sprosszuwachs als *N. obliqua* mit $4,82 \pm 1,36$ cm. Der WHD war in allen Behandlungen signifikant höher bei *Q. saponaria* als bei *N. obliqua*, außer in der Behandlung „Dunkel/100%“.

Abbildung 37: Sprosszuwachs über die Versuchsperiode von *N. obliqua* (links) und *Q. saponaria* (rechts). Signifikante Unterschiede zwischen Behandlungsvarianten sind mit Buchstaben markiert (Kruskal-Wallis-Test, für *Q. saponaria* $p=0,0000$). 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken.

Abbildung 38: WHD-Zuwachs über die Versuchsperiode von *N. obliqua* (links) und *Q. saponaria* (rechts). Signifikante Unterschiede zwischen Behandlungsvarianten sind mit Buchstaben markiert (Kruskal-Wallis-Test, für *N. obliqua* $p=0,0044$, für *Q. saponaria* $p=0,0000$). 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken.

3.2.2 Biomasse

Vor Beginn des Versuchs wurden die Biomassenkompartimente einer Unterprobe (18 Pflanzen) bestimmt. Das Trockengewicht von *N. obliqua* betrug im Mittel $10,0 \pm 0,6$ g. Das Trockengewicht von *Q. saponaria* betrug im Mittel $13,8 \pm 1,1$ g. Die Biomassenkompartimente teilten sich wie in Abbildung 39 dargestellt auf. Bei *N. obliqua* waren die Wurzeln zu Beginn des Versuchs der größte Anteil mit $45,7 \pm 1,4$ %, gefolgt von den Blättern mit $28,3 \pm 0,9$ %. $17,5 \pm 1,2$ % der Biomasse lag im Hauptspross, $8,4 \pm 0,55$ % in den Ästen. Bei *Q. saponaria* war der Hauptanteil mit $48,7 \pm 1,0$ % der Biomasse in den Blättern zu finden, die Wurzeln nahmen $32,1 \pm 0,7$ % der Biomasse ein. Der Hauptspross mit $12,9 \pm 0,8$ % bildete gemeinsam mit den Ästen mit $6,3 \pm 0,7$ % den geringsten Anteil.

Insgesamt lag der Anteil der oberirdischen Biomasse (Blätter, Spross und Äste) bei *N. obliqua* höher als der der unterirdischen Biomasse; er betrug $54,3 \pm 1,4$ %. Bei *Q. saponaria* war dieses Verhältnis noch ausgeprägter: Die oberirdische Biomasse nahm $67,9 \pm 0,7$ % ein.

Abbildung 39: Biomassenkompartimente der Baumarten *N. obliqua* (links) und *Q. saponaria* (rechts). Fehlerindikatoren: Standardfehler des Mittelwertes.

Nach Ende des Versuchs wurden alle Pflanzen geerntet. Es zeigte sich, dass sich die Gesamtbiomassen zwischen den gut bewässerten (1,4) und den stark ausgetrockneten (3, 6) Varianten bei beiden Baumarten signifikant unterschieden (Abbildung 40). Darüber hinaus unterschied sich bei *N. obliqua* Behandlung „hell/40 %“ signifikant von „dunkel/trocken“ und „dunkel/100%“ von „dunkel/40%“. Bei *Q. saponaria* bestand darüber hinaus ein signifikanter Unterschied zwischen „hell/40%“ und „hell/trocken“.

Abbildung 40: Mittlere Gesamtbiomassen der Einzelbäume der Baumarten *N. obliqua* und *Q. saponaria* je nach Behandlung. Fehlerindikatoren: Standardfehler des Mittelwertes. Signifikante Unterschiede zwischen Behandlungsvarianten sind mit Buchstaben markiert (Kruskal-Wallis-Test, beide Arten $p=0,0000$). 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken.

Abbildung 41 zeigt die Biomassenkompartimente von *N. obliqua* und *Q. saponaria* nach Versuchsende in den sechs Behandlungsvarianten. Tabelle 20 zeigt zugehörige Werte, Standardfehler und signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungsstufen.

Bei *N. obliqua* verschoben sich die Biomassekompartimente bei steigender Trockenheit: Der Blattanteil sank, der Wurzelanteil stieg. Während sich unter vollem Licht der Blattanteil noch bei mittlerer Bewässerung konstant halten konnte, d.h. kein signifikanter Unterschied zur gut bewässerten Variante bestand, war dies bei den dunklen Varianten nicht der Fall: Der Blattanteil der mittleren und schlecht bewässerten Variante war signifikant geringer als der der gut bewässerten Variante. Die Grobwurzelanteile unterschieden sich innerhalb der Varianten unter vollem Licht nicht. Die Pflanzen der Variante „dunkel/100%“ hatten einen signifikant geringeren Grobwurzelbiomassenanteil als die der Varianten „hell/trocken“ und „dunkel/40%“. Die Feinwurzelanteile der Pflanzen in der Variante „dunkel/trocken“ waren signifikant höher als die der Varianten „dunkel/100%“ und „hell/40%“.

Bei *Q. saponaria* war der Grobwurzelanteil bei der Variante „hell/trocken“ signifikant erhöht im Vergleich zur Variante „dunkel/100%“. Alle weiteren Kompartimente zeigten keine signifikanten Änderungen in den unterschiedlichen Behandlungsvarianten.

Abbildung 41: Biomassekompartimente der Baumarten *N. obliqua* und *Q. saponaria* nach Versuchsende. 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken.

Tabelle 20: Biomasse-Anteile in %, Mittelwert $\pm$ Standardfehler, der Pflanzen nach Versuchsende. Bodenfeuchte: 100% Wasserkapazität, 40% der Wasserkapazität, Austrocknung, Licht: 150 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Signifikanzbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede innerhalb des Biomassekompartiments zwischen den Behandlungen nach p-Wert (Tukey HSD-Test).

<i>N. obliqua</i>	Behandlung					
	hell/100%	hell/40%	hell/trocken	dunkel/100%	dunkel/40%	dunkel/trocken
Blätter	16,7 a $\pm 2,0$	17,97 a $\pm 1,39$	7,41 b $\pm 1,27$	17,5 a $\pm 1,9$	8,0 b $\pm 1,6$	7,3 b $\pm 1,4$
Spross	23,9 a $\pm 1,4$	22,4 a $\pm 1,69$	25,1 a $\pm 1,7$	26,9 a $\pm 1,5$	22,4 a $\pm 1,7$	22,4 a $\pm 1,5$
Äste	17,9 a $\pm 1,3$	19,1 a $\pm 1,29$	18,0 a $\pm 0,7$	18,8 a $\pm 1,7$	18,6 a $\pm 1,7$	17,8 a $\pm 1,4$
Grobwurzeln	15,6 ab $\pm 1,5$	16,9 ab $\pm 0,93$	19,6 a $\pm 1,1$	13,2 b $\pm 1,4$	19,8 a $\pm 1,3$	17,9 ab $\pm 1,4$
Feinwurzeln	25,9 ab $\pm 2,4$	23,6 b $\pm 1,67$	29,9 ab $\pm 1,7$	23,62 b $\pm 2,5$	31,1 ab $\pm 2,5$	34,6 a $\pm 1,8$
<i>Q. saponaria</i>						
Blätter	41,2 a $\pm 1,6$	42,4 a $\pm 2,1$	41,5 a $\pm 1,8$	44,4 a $\pm 0,9$	40,4 a $\pm 1,4$	42,1 a $\pm 1,5$
Spross	18,1 a $\pm 1,5$	15,0 a $\pm 1,4$	15,4 a $\pm 1,3$	17,5 a $\pm 1,6$	15,8 a $\pm 2,2$	15,0 a $\pm 1,1$
Äste	16,8 a $\pm 1,6$	16,1 a $\pm 0,9$	13,8 a $\pm 0,9$	14,3 a $\pm 0,7$	15,0 a $\pm 1,7$	14,2 a $\pm 0,7$
Grobwurzeln	14,2 ab $\pm 0,9$	16,4 ab $\pm 1,2$	17,4 a $\pm 0,7$	12,9 b $\pm 0,5$	16,4 ab $\pm 0,5$	16,0 ab $\pm 1,1$
Feinwurzeln	9,7 a $\pm 0,8$	10,0 a $\pm 0,5$	11,9 a $\pm 1,3$	11,0 a $\pm 1,3$	12,4 a $\pm 1,2$	12,7 a $\pm 1,0$

3.2.3 Blattzahl

Die Blattzählung ergab bei *N. obliqua* deutlich signifikante Unterschiede zwischen allen Varianten außer Variante hell/100% und dunkel/100% sowie hell/40% und dunkel/100% (Abbildung 42, links). Unterschiede fanden sich sowohl zwischen den Trockenstress-Varianten innerhalb der Lichtvarianten als auch umgekehrt (hell/40% sig. höher als dunkel/40%, hell/trocken sig. höher als dunkel/trocken). Die signifikant geringsten Blattzahlen hatte die Variante dunkel/trocken.

Bei *Q. saponaria* waren die Blattzahlen der Variante hell/100% signifikant höher als alle anderen Blattzahlen. Die signifikant geringsten Blattzahlen hatten die Varianten hell/trocken und dunkel/40%. Die stark trockengestressten, unter Beschattung aufgewachsenen Pflanzen hatten noch mehr Blätter, ihre Blattzahl unterschied sich nicht signifikant von der der Varianten hell/40%, dunkel/100% und dunkel/40% (Abbildung 42, rechts).

Abbildung 42: Mittlere Blattzahlen der Einzelbäume der Baumarten *N. obliqua* und *Q. saponaria* je nach Behandlung. Fehlerindikatoren: Standardfehler des Mittelwertes. Unterschiedliche Buchstaben markieren signifikante Unterschiede zwischen den Flächenvarianten nach generalisiertem linearem Modell mit Poisson-Verteilung. 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken.

3.2.4 Spezifische Blattfläche

Die spezifische Blattfläche von *N. obliqua* war mit $21,2 \pm 2,76 \text{ m}^2/\text{kg}$ signifikant höher in der Variante „dunkel/100%“ als in der Variante „hell/40%“ mit $12,6 \pm 0,86 \text{ m}^2/\text{kg}$. Bei *Q. saponaria* war ein Effekt der Beschattung noch deutlicher erkennbar: Alle drei „hellen“ Varianten hatten signifikant niedrigere spezifische Blattflächen als die Pflanzen der Variante „Dunkel/100%“ (Abbildung 43). In jeder Behandlungsvariante war die SLA von *N. obliqua* signifikant höher als die von *Q. saponaria* (Mann-Whitney-U-Test). Im Mittel über alle Behandlungen lag die SLA von *Q. saponaria* bei $7,45 \pm 0,17 \text{ m}^2/\text{kg}$, die von *N. obliqua* bei $17,1 \pm 0,86 \text{ m}^2/\text{kg}$, die Unterschiede waren signifikant (Kruskal-Wallis-Test).

Abbildung 43: Mittlere spezifische Blattfläche (m^2/kg) von *N. obliqua* (links) und *Q. saponaria* (rechts) in den 6 Behandlungsvarianten. Signifikante Unterschiede sind mit Buchstaben markiert (ANOVA, beide Arten $p < 0,05$). 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken.

3.2.5 Stomatäre Leitfähigkeit

Abbildung 44 zeigt die mittlere stomatäre Leitfähigkeit der Versuchspflanzen am Ende des Versuchs. Es ist erkennbar, dass sich die stomatären Leitfähigkeiten von *N. obliqua* signifikant innerhalb der Lichtstufen zwischen der gut bewässerten und der stark ausgetrockneten Variante unterscheiden: die gut bewässerten Varianten „hell/100%“ und „dunkel/100%“ hatten eine deutlich höhere Leitfähigkeit als „hell/trocken“ und „dunkel/trocken“. Zwischen den Lichtstufen unterschieden sich nur die Variante „hell/100%“ und „dunkel/trocken“ signifikant voneinander. Bei *Q. saponaria* unterschieden sich die Leitfähigkeiten sowohl innerhalb der Lichtstufen als auch zwischen ihnen zum Teil signifikant. Die Leitfähigkeiten der gut bewässerten

Varianten waren deutlich höher als die der unter starkem Trockenstress stehenden. Unter vollem Licht sank die Leitfähigkeit bereits bei der mittleren Bewässerung signifikant ab. Es unterschieden sich aber auch die Variante „hell/100%“ signifikant von den Varianten „dunkel/40%“ und „dunkel/trocken“. Die Variante „dunkel/trocken“ hatte die signifikant niedrigste mittlere Leitfähigkeit im Vergleich zu allen anderen Varianten.

Vergleich man die Behandlungen zwischen den Baumarten miteinander, so war die stomatäre Leitfähigkeit von *Q. saponaria* jeweils signifikant höher als die von *N. obliqua* in den Behandlungen „hell/100%“, „hell/40%“, „hell/trocken“ und „dunkel/trocken“ (Mann-Whitney-U-Test).

Abbildung 44: Mittlere stomatäre Leitfähigkeit aller Pflanzen, aufgeteilt in Behandlungen im Februar 2014 (Ende des Versuchs). Links: *N. obliqua*, rechts: *Q. saponaria*. Signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen sind mit Buchstaben markiert (ANOVA, beide Arten $p=0,0000$).

3.2.6 Photosynthese

In beiden Versuchen, d.h. im Freiland und in der Klimakammer, wurde die stomatäre Leitfähigkeit als Indikator für die Photosynthese verwendet. Für den Klimakammerversuch wurden darüber hinaus Lichtantwortkurven erstellt, die die Photosynthesereaktion der Pflanze unter verschiedenen Lichtbedingungen abbilden.

Die drei bzw. vier Lichtantwortkurven je Behandlung sind in Abbildung 45 und Abbildung 46 dargestellt. Es ist erkennbar, dass sie in den gut bewässerten Varianten steil ansteigen, während sie in den schlechteren Bewässerungsstufen einen schwächeren Anstieg verzeichnen.

Abbildung 45: Gemessene Lichtkurven für *N. obliqua*. P_N – Nettophotosyntheserate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); PPFD – Photonenflussdichte ($\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Abbildung 46: Gemessene Lichtkurven für *Q. saponaria*. P_N – Nettophotosyntheserate ($\mu\text{mol (CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); PPFD – Photonenflussdichte ($\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Für jede gemessene Kurve wurden Lichtantwortkurven angepasst (Lobo et al. 2013) und die Lichtkompensationspunkte (Abbildung 47) sowie die Photosyntheserate bei Lichtsättigung (Abbildung 48) über eine Varianzanalyse miteinander verglichen (Abbildung 48). Es zeigte

sich, dass der Lichtkompensationspunkt bei *Q. saponaria* in der Variante „dunkel/40%“ signifikant höher war als in der Variante „dunkel/trocken“. Bei *N. obliqua* unterschieden sich die Lichtkompensationspunkte nicht signifikant voneinander.

Die Photosyntheserate bei Lichtsättigung war bei den gut bewässerten Varianten bei beiden Baumarten signifikant höher als bei den stark ausgetrockneten Varianten. Zwischen den Varianten unter vollem Licht und den Varianten unter 43 % des vollen Lichtes war bei beiden Baumarten kein signifikanter Unterschied erkennbar.

Abbildung 47: Lichtkompensationspunkte (LCP in $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in der zwei Baumarten *Q. saponaria* (oben) und *N. obliqua* (unten) in den 6 Behandlungen. 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken. Signifikante Unterschiede sind mit Buchstaben markiert (ANOVA mit nachfolgendem Tukey-HSD-Test geprüft mittels der glht-Funktion, R-Software).

Abbildung 48: Photosyntheserate bei Lichtsättigung (A_{sat} in $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) der zwei Baumarten *Q. saponaria* (oben) und *N. obliqua* (unten) in den 6 Behandlungen. 1=hell/100%, 2=hell/40%, 3=hell/trocken, 4=dunkel/100%, 5=dunkel/40%, 6=dunkel/trocken. Signifikante Unterschiede sind mit Buchstaben markiert (ANOVA mit nachfolgendem Tukey-HSD-Test geprüft mittels der glht-Funktion, R-Software).

4 Diskussion

4.1 Diskussion der Methodik

4.1.1 Methodik des Freilandversuchs

4.1.1.1 Versuchsaufbau und statistische Auswertung

Bei der Freilandstudie handelt es sich um eine Fallstudie ohne echte Wiederholung, da das ursprünglich als Wiederholung geplante 2. Untersuchungsgebiet nicht vergleichbar war (siehe Kapitel 2.1.1 und 2.1.8). Die Gegenüberstellung der Überschirmungsvarianten hinsichtlich der Strahlungsverfügbarkeit zeigte keine Unterschiede zwischen den überschirmten Varianten (dunkle Lichtklasse) während die Variante „seitliche Beschattung“ (helle Lichtklasse) deutlich höhere Werte aufwies. So sind zumindest zwei überschirmte Varianten in den Versuch integriert, die man als Wiederholung der Überschirmung betrachten könnte. Allerdings sind die beiden Flächen mit unterschiedlichen und verschieden alten Baumarten überschirmt, die wiederum unterschiedliche Wuchsbedingungen schafften. De facto handelt es sich daher bei der gewählten Auswertungsmethode um Pseudoreplikation. Pseudoreplikation ist definiert als „die Verwendung von Inferenzstatistiken zum Testen von Behandlungseffekten mit Daten aus Experimenten, bei denen entweder die Behandlungen nicht wiederholt werden (obwohl die Stichproben dies sein können) oder die Replikate statistisch nicht unabhängig sind“⁸. Die als Wiederholung geplante Fläche in einem anderen Gebiet der Region Biobío konnte aus in Kapitel 2.1.8 beschriebenen Gründen leider nicht für den Versuch genutzt werden. Daher hat die Interpretation der Ergebnisse des Freilandversuchs Grenzen, die zum Teil durch den Klimakammerversuch wieder erweitert werden konnten. So könnten Unterschiede in der Reaktion der Pflanzen auf Überschirmungen auch durch kleinräumige Standorteffekte, die die untersuchten Einflussvariablen nicht abbildeten, entstanden sein.

4.1.1.2 Umweltfaktoren als Einflussvariablen

Ammer et al. (2004) beschreiben abiotische Umweltfaktoren, die in vielen Untersuchungen von Jungwüchsen als Einflussvariablen verwendet werden. Hierzu zählt z.B. die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR). In ökologischen Untersuchungen wird häufig die

⁸ Wörtliches Zitat, übersetzt aus Hurlbert (1984): Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. In: Ecological Monographs 54 (2), S. 187-211.

Photosyntheseleistung von Pflanzen untersucht, weswegen zumeist der durch die Photosynthese nutzbare Ausschnitt der Globalstrahlung im Wellenlängenbereich zwischen 400 und 700 nm, die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) gemessen wird (Brunner 1994).

Weitere häufig verwendete Einflussfaktoren sind die Bodenfeuchtigkeit, der Niederschlag oder die Bodentemperatur (Ammer et al. 2004). Die Autoren weisen darauf hin, dass vor allem in Bestandeslücken die Heterogenität der Ressourcenverfügbarkeit groß sein kann und daher die Stichproben der Umweltfaktoren in geeigneter Weise erfasst werden müssen.

Schon Burschel und Schmaltz (1965) stellten bei einer Untersuchung an jungen Buchen fest, dass die Reduzierung des Lichtgenusses ein wichtigerer Faktor für das Wachstum der Versuchspflanzen war als die Veränderung von Bodenfeuchtigkeit und Temperatur. Bei Dohrenbusch (1995) findet sich die Aussage, dass in der Waldökologie das Licht für kleinräumige Differenzierungen der Wachstumsbedingungen eine erhebliche Rolle spielt. Forstliche Eingriffe würden dem Individuum mehr Raum und damit mehr Licht verschaffen. Er führt aus, dass zwar auch andere Parameter wie Luft- und Bodentemperatur, Niederschlag und Temperatur bei der Durchforstung mit verändert würden, keine allerdings so erheblich wie das Licht.

Häufig werden Parameter wie die Bestandesgrundfläche/ha oder die Stammzahl/ha zur Einschätzung des am Boden ankommenden Lichtes benutzt (Dohrenbusch 1995). Dies kann aber je nach Struktur des Bestandes oder bei Mischbeständen recht unzuverlässig sein, wie Dohrenbusch (1995) weiter ausführt.

Eine direkte Lichtmessung kann über Quantensensoren erfolgen. Stampfer (2011) erfasste im Rahmen ihrer Masterarbeit auf den auch in dieser Arbeit untersuchten Überschirmungsvarianten die Lichtverfügbarkeit mit einem Datalogger mit integriertem Quantensensor. Bei solchen Aufnahmen würde man idealerweise Strahlungsmessungen über einen längeren Zeitraum hinweg durchführen und gleichzeitig Referenzmessungen auf Freiflächen machen, um die absoluten und relativen Beleuchtungsstärken zu jedem Zeitpunkt angeben zu können (Dohrenbusch 1995). Führt man solche Messungen als Momentanmessungen durch, unterliegen sie einigen Einschränkungen: So kann man sie z.B. nur bei bedecktem Himmel durchführen, was dazu führt, dass intensive Einstrahlung, die für die Photosyntheseleistung von Pflanzen von Bedeutung ist, nicht erfasst wird (Dohrenbusch 1995). Auch die Kronenprojektion durch Abloten ist eine Möglichkeit, indirekt die Einstrahlung zu erfassen (Dohrenbusch 1995; Wagner et al. 2004). Allerdings sind diese Methoden entweder sehr kosten- oder sehr zeitintensiv.

Eine weitere Methode der Erfassung des Strahlungsgenusses für die Pflanzen ist die Aufnahme von hemisphärischen Fotos, auch Fisheye-Fotografie genannt. Wie Brunner (1994) ausführt, ist diese Art der Lichtmessung einfach, kostengünstig, gut reproduzierbar und ausreichend genau.

Die Lichtmessung mittels Fisheye-Fotografie basiert darauf, dass entsprechende Auswertungsprogramme die Pixel „Himmel“ und „Bestand“ durch bestimmte Grenzgrauwerte zuordnen können (Wagner und Nagel 1992). Seit einigen Jahren ist es nicht mehr notwendig, die hemisphärischen Fotos mit einer separaten, auf einem Stativ montierten Kamera durchzuführen. Eine Neuentwicklung ist das Solariscope SOL 300 (Ing.-Büro Behling, Wedemark), das Kamera und Auswertungssoftware in einem handgehaltenen Gerät integriert. Bei den zuvor verwendeten Verfahren musste die Kamera horizontal ausgerichtet und manuell oder mittels integriertem Kompass nach Norden orientiert werden. Dies ist beim Solariscope nicht mehr notwendig, es wird direkt über die betreffende Pflanze gehalten. Die integrierte Software macht dem Nutzer direkt nach Aufnahme des Fotos 7 Vorschläge zur Zuordnung der Bildpixel zu Himmel und Bestand (siehe Kapitel 2.1.7, Abbildung 14). Der Nutzer kann so direkt vor Ort oder am Computerbildschirm das passendste Bild auswählen.

Der gewählte Indirect Site Factor (ISF) entspricht dem Diffuse Site Factor (DIFFSF), der die Strahlung relativ zur Freilandhelligkeit wiedergibt. Eine Untersuchung (Hauskeller-Bullerjahn 1995; in Linnert 2009) zur natürlichen Verjüngung der Traubeneiche im Pfälzer Wald verglich den Diffuse Site Factor mit dem Direct Site Factor, dem Total Site Factor und dem prozentualen Kronenschlussgrad. Die Autorin stellte fest, dass der Diffuse Site Factor unter den Überschirmungsbedingungen auf ihrer Versuchsfläche die engste Korrelation mit Wachstumsparametern hatte und auch eng mit absoluten Strahlungswerten zusammenhing.

Ein häufig in Studien als Umweltfaktor erfasster Parameter ist die Bodenfeuchtigkeit. Die Messung der Bodenfeuchtigkeit kann auf verschiedenem Wege erfolgen, unter anderem über Matrixpotentialensoren wie Tensiometer oder über Wassergehaltssensoren wie TDR- und FDR-Sonden (Ammer et al. 2004; Gimper 2010). Die in dieser Arbeit verwendete TDR-Sonde (time domain reflectometry) wendet ein Verfahren der indirekten Messung des volumetrischen Bodenwassergehalts an, das „die permittiven Eigenschaften des Mediums bestimmt, das sich zwischen und um die Elektroden der Messsonde befindet“⁹ (Gimper 2010). Bei der TDR-Methode wird die Laufzeit eines elektrischen Impulses durch die Elektroden der Sonde gemessen (UMS 2012). FDR- und TDR-Verfahren reagieren relativ empfindlich auf die Inhomogenität des Bodens und erfassen ein recht kleines Bodenvolumen, weshalb durch sorgfältigen Einbau ein guter Kontakt zwischen Boden und Elektrodenoberfläche hergestellt werden muss (Gimper 2010).

⁹ Wörtliches Zitat aus Gimper, S. (2010): Evaluierung bestehender Messsensoren zur Ermittlung des Matrixpotenzials in Böden. Diplomarbeit. Fachhochschule Jena, Jena. Max-Planck-Institut für Biogeochemie.

Die in diesem Versuch verwendete TDR-Sonde „Trime Pico IPH“ hat allerdings ein großes Messvolumen (3 Liter) und ist damit für skelettreiche, heterogene Böden gut geeignet (IMKO Mikromodultechnik GmbH 2010).

Über Wasserspannungskurven, die die Volumenprozent-Werte gegen Wasserspannungs-Werte (in hPA) auftragen, wird aus dem volumetrischen Wassergehalt des Bodens das Matrixpotential des Bodens abgelesen. Dazu müssen ungestörte Bodenproben entnommen werden. Das Verhältnis zwischen volumetrischem Wassergehalt und Matrixpotential hängt von Porengröße und -verteilung ab (Gimper 2010) und zeigt daher die Pflanzenverfügbarkeit des Bodenwassers über Werte wie die Feldkapazität (FK), die nutzbare Feldkapazität (nFK) und den permanenten Welkepunkt (PWP) an (Scheffer und Schachtschabel 2002).

Aufgrund technischer Fehler des beauftragten Bodenlabors in Chillán, Chile, war es nicht möglich, die vor Ort entnommenen Bodenproben und die daraus berechneten Wasserspannungskurven zu verwenden. Da keine zweite Reise nach Chile zur erneuten Entnahme von Bodenproben und Beauftragung eines anderen Labors möglich war, wurden die Werte des volumetrischen Wassergehalts als Umweltfaktoren in die Untersuchung aufgenommen. Das bedeutet, dass die Werte nicht das tatsächlich pflanzenverfügbare, sondern nur das theoretisch nutzbare Wasser repräsentieren. Die Ergebnisse aus den Bodenfeuchtemessungen im Freiland sind daher bedauerlicherweise nur eingeschränkt interpretierbar. Auch deshalb wurde der Klimakammerversuch zur Validierung der Ergebnisse durchgeführt.

Um solche Unwägbarkeiten zu vermeiden, wäre bei zukünftigen Studien eine dauerhafte Installation von Tensiometern zur Erfassung des Matrixpotentials zu erwägen. Im Vorfeld der Untersuchung wurde sich gegen dieses Verfahren entschieden, da es im Allgemeinen sehr wartungsintensiv ist: Ab einem Druck von -850 hPa trocknen Tensiometer aus und müssen deshalb schon nach kurzen Trockenperioden wieder mit Wasser befüllt werden (Gimper 2010). Die Versuchsflächen konnten jedoch nur alle rund sechs Wochen aufgesucht werden, sodass eine intensive Wartung nicht gewährleistet werden konnte. Dennoch könnte für künftige Untersuchungen dieser Art ein sich selbst befüllendes Tensiometer in Erwägung gezogen werden, weil hier die hohe Wartungsintensität entfällt und die Messgenauigkeit von Tensiometern generell hoch ist (Gimper 2010).

Ammer et al. (2004) beschreiben auch biotische Faktoren, die in Studien als Einflussgrößen verwendet werden. Dies sind vor allem Nachbarindividuen und die Bodenvegetation, die mit der Verjüngung in Konkurrenz um verfügbare Ressourcen treten. Als einfach zu erhebende Größe zur Beschreibung der Schirmbestandskonkurrenz wurde im Rahmen der Feldaufnahmen die Entfernung zwischen Übershirmungsbäumen (*N. glauca*-Bestand, *P. radiata*-Bestand)

und Versuchspflanzen ermittelt. Stehen Konkurrenzuntersuchungen im Mittelpunkt, so ist zu empfehlen, Konkurrenzindizes zu verwenden, die z.B. auch die Größenrelationen der Nachbarindividuen und der Versuchspflanzen mit einbeziehen (Ammer et al. 2004). Wie die Ergebnisse zeigen, war aber auch die reine Distanz bereits ein aussagekräftiger Faktor und damit ein Hinweis auf die Konkurrenz durch überschirmende Nachbarbäume.

Des Weiteren wurden Deckungsgrad und Biomasse der Bodenvegetation als potentieller Konkurrent um die Versuchspflanzen herum erfasst, sodass jeder Versuchspflanze ein Biomassewert zugeordnet werden konnte. Das dazu verwendete Schätzverfahren PhytoCalc (Bolte 2006; Bolte et al. 2009) ermöglichte eine zerstörungsfreie Biomasseschätzung der Bodenvegetation, ohne dass das weitere Wachstum der Bäume für nachfolgende Messungen beeinflusst wurde. Bisher wurde dieses Verfahren nur für die mitteleuropäische Waldbodenflora auch unter verschiedenen Lichtbedingungen angewendet und validiert (Mölder et al. 2008; Schulze et al. 2009; Heinrichs et al. 2010). Die im Rahmen dieser Arbeit neu gebildeten Wuchsgruppen basierend auf den häufigsten chilenischen (und fremdländischen) Pflanzenarten auf den Untersuchungsflächen und die entsprechend ermittelten Regressionsparameter erwiesen sich im Vergleich mit beernteten Validierungsflächen als aussagekräftig und unterstreichen die Anwendbarkeit des Verfahrens auch außerhalb Mitteleuropas. Das Schätzverfahren berücksichtigt jedoch nur die oberirdische Biomasse und kann daher nur als Indikator für eine zusätzlich mögliche unterirdische Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe angesehen werden.

Ein nicht zu unterschätzender Einflussfaktor auf die Sprosslängen- und Sprossdurchmesserzuwächse von Jungpflanzen sind ihre Ausgangslänge und ihr Ausgangsdurchmesser zu Beginn der Messungen. Diese zumeist deutlichen Zusammenhänge müssen bei der Auswertung berücksichtigt werden (Ammer et al. 2004). Dieser Tatsache wurde Rechnung getragen, indem für die linearen Modelle die Endwerte von Sprosslänge und Wurzelhalsdurchmesser anstelle des Zuwachses betrachtet wurden, da ja schon zu Beginn der untersuchten Vegetationsperiode Unterschiede in den Wachstumsparametern bestanden, die Baumgrößen bei Pflanzung jedoch vergleichbar waren.

Bei einer Fallstudie ohne Wiederholung sind Standorteffekte nie auszuschließen, d.h. Flächenunterschiede, die bereits vor Beginn der Behandlung bestanden, weswegen in forstwissenschaftlichen oder sonstigen ökologischen Feldversuchen normalerweise mindestens eine Wiederholung angestrebt wird (Hurlbert 1984; Uhl et al. 2013; Liesebach et al. 2017).

Aufgrund der genannten methodischen Einschränkungen der Freilandstudie sollten die gewonnenen Erkenntnisse durch weitere Studien bestätigt werden.

4.1.1.3 Wuchsparameter und ökophysiologische Parameter als Response-Variablen

Das Überleben von Versuchspflanzen kann ermittelt werden, wenn Individuen einer Population dauerhaft markiert werden (Ammer et al. 2004). So kann in regelmäßigen Zeitabständen überprüft werden, ob die Versuchspflanze noch lebt. In der vorliegenden Studie gab das Versuchsdesign die Wiederholungsaufnahme vor, sodass eine dauerhafte Markierung nicht nötig war.

Sprosslängen und Höhen sowie Sprossdurchmesser sind typische Wachstumsparameter, die in Studien zur Entwicklung von Jungwüchsen erfasst werden (Ammer et al. 2004). Werden sie zu mehreren Zeitpunkten innerhalb einer Vegetationsperiode erfasst, so kann eine Wachstumsentwicklung über der Zeit dargestellt werden. Erfasst man diese Parameter am Anfang und am Ende eines bestimmten Zeitpunkts, so kann daraus der Zuwachs ermittelt werden. Da der Zuwachs nicht unabhängig vom Ausgangswert ist, ist es sinnvoll, auch relative Zuwächse zu analysieren (Ammer et al. 2004). Hier wurde der prozentuale Beitrag zum Gesamtzuwachs berechnet.

Der Volumenindex (Ammer et al. 2004; El Kateb et al. 2009), der aus dem Produkt von Sprosslänge und dem quadrierten Wurzelhalsdurchmesser besteht, ist nach Ammer et al. (2004) eine Möglichkeit zur Schätzung der Biomasse von Versuchspflanzen. Wie die Autoren ausführen, ergibt eine Regressionsanalyse zwischen an Stichproben ermittelten Biomassen und dem Volumenindex in der Regel Bestimmtheitsmaße von $> 0,95$. Ist eine Bestimmung der Biomasse wie hier nicht möglich, ist dieser Index daher eine gute Möglichkeit, die Pflanzenbiomasse abzuschätzen.

Will man Wachstumsreaktionen von Jungpflanzen auf Umweltfaktoren erklären, so können auch ökophysiologische Parameter erfasst werden (Ammer et al. 2004). Dazu gehören Gaswechsellmessungen zur Ermittlung von Photosynthese- ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) und Transpirationsraten ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Messungen des Wasserpotentials (hPa) der Pflanze oder Erfassungen von Blattparametern (z.B. Blattzahl, spezifische Blattfläche). Im Rahmen der Freilandstudie wurde von Messungen mit unhandlichen Geräten wie einem Infrared Gas Analyzer zur Erfassung der Photosyntheserate oder einer Scholanderbombe zur Ermittlung des Wasserpotentials abgesehen, da ein Transport dieser Geräte nach Chile nicht möglich gewesen wäre und sie vor Ort nicht zur Verfügung standen. Als einfach zu erfassender Parameter wurde die stomatäre Leitfähigkeit ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ausgewählt. Stomata, auch Spaltöffnungen genannt, kontrollieren sowohl Wasserverluste durch Transpiration als auch die Aufnahme von CO_2 für Photosynthese und Pflanzenwachstum (Damour et al. 2010). Deshalb sind Transpiration und CO_2 -Gaswechsel miteinander verbunden: Schließen sich die Stomata, so wird nicht nur die Abgabe von Wasser

verhindert, sondern auch die Assimilation von CO₂. Sind die Stomata offen, so steigt mit der CO₂-Assimilation auch der Wasserverlust (Kull 2005; v. Willert et al. 1995).

Da die Spaltöffnungsweite stark von äußeren Faktoren wie Wasserversorgung, Licht und Temperatur abhängt (Kull 2005; Buckley und Mott 2013), ist sie ein häufig verwendetes ökophysiologisches Maß (z.B. Juhrebandt et al. 2004; Jonard et al. 2011; Piper et al. 2007).

Eine weitere erfasste Response-Variable war die Blattfläche in m², aus der die Specific Leaf Area in m²/kg berechnet wurde. Diese Größe wird in ökophysiologischen Untersuchungen häufig verwendet, um die Reaktion der Pflanze auf unterschiedliche Bedingungen zu ermitteln (Poorter und Jong 1999; Wilson et al. 1999).

Wie Scheepens et al. (2010) erläutern, weist dieser Parameter unter anderem auf die Stresstoleranz der Pflanze hin. Er variiert daher oft stark zwischen verschiedenen Arten (Lambers und Poorter 1992) und wird innerhalb einer Art bzw. innerhalb eines Individuum stark von den Umweltbedingungen beeinflusst (Scheepens et al. 2010).

4.1.2 Methodik des Klimakammerversuchs

4.1.2.1 Versuchsaufbau

Der Klimakammerversuch wurde einmal wiederholt, d.h. in zwei Klimakammern mit einem identischen Design durchgeführt. Hierbei standen Klimakammern zur Verfügung, die einen maximalen Lichtgenuss von ca. 350 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gewährleisten konnten. Es war demnach nicht möglich, die Lichtverhältnisse in der Klimakammer so abzubilden, wie sie im Freiland in Chile herrschten. Dies führte erwartungsgemäß dazu, dass der Einfluss der Lichtbehandlungen im Rahmen dieses Versuchs nicht so stark zu Tage trat wie der Einfluss der Trockenstressbehandlungen. Auf den untersuchten Flächen in Chile wurden bei einer Untersuchung bis zu 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthetisch aktive Strahlung (PPFD) gemessen (Stampfer 2011). Ritter et al. (2005) ermittelten in einer Bestandeslücke in einem Buchenbestand in Dänemark bei wolkenlosem Himmel in der Mittagszeit kurzzeitig Werte bis zu 1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, sodass solche Werte offenbar auch in Mittel- bzw. Nordeuropa erreicht werden können. Jedoch werden hohe PAR-Werte von bis zu 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ im Freiland in der mediterranen Zone Chiles über deutlich längere Zeiträume erreicht.

Dennoch wurde die Klimakammer dem Gewächshaus vorgezogen, weil es möglich war, den Versuch unter exakt gleichen Einstellungen zu wiederholen. So konnte der auf den Versuchsfeldern im chilenischen Hochsommer (Januar) gemessene Tagestemperaturverlauf in der Kli-

makammer eingestellt werden. Hätte die Möglichkeit bestanden, den Versuch in Chile durchzuführen, so wäre es empfehlenswert gewesen, diesen im Gewächshaus im Hochsommer durchzuführen, um ähnliche Strahlungsbedingungen zu gewährleisten.

Das Saatgut wurde an der Universität Concepción am Standort Chillán erworben. Die Samen entstammten, soweit nachweisbar, der Provinz Ñuble in der Region Biobío (bzw. in der heutigen Region Ñuble). Die Samen von *N. obliqua* waren als zu 61 % keimfähig bezeichnet, während die Keimfähigkeit der Samen von *N. glauca* nur 10 % betrug. Es wurden zweimal 1 kg Samen ausgesät. *N. glauca* enthielt 1110 Samen pro Kilogramm, sodass eine ausreichende Anzahl von gekeimten Samen hätte erwartet werden können. Dies war leider nicht der Fall, was verschiedene Gründe haben könnte. Klimakammer- oder Gewächshausversuche nutzen häufig Erde aus nahegelegenen Regionen, in welchen die untersuchten Baumarten wachsen (z.B. Schall et al. 2012), um das Vorhandensein spezifischer Mykorrhizapilze zu gewährleisten (Van Der Heijden et al. 1998; Gerdemann 1968). Aufgrund von Einfuhrbestimmungen konnte keine Erde nach Deutschland transportiert werden, weswegen auf Einheitserde zurückgegriffen und diese mit NPK-Mikronährstoffdünger gedüngt wurde. Die Samen wurden vorbereitend einer Kaltstratifizierung unterzogen (Escobar und Donoso 1996). Zusätzlich wäre auch eine Vorbehandlung mit Gibberellin, einem Phytohormon, möglich gewesen, wie sie vom Forstinstitut in Valdivia (INFOR 2009) für *N. glauca* vorgeschlagen wird.

4.1.2.2 Erfassung der Wachstums- und ökophysiologischen Parameter

Die Bedeutung von Licht und Bodenfeuchtigkeit für das Wachstum von Jungpflanzen sowie die Erfassung von Wachstumsparametern und ökophysiologischen Parametern wie stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche als Response-Variablen wurden bereits unter 4.1.1.3 und 4.1.1.4 diskutiert. Diese Merkmale wurden im Rahmen des Klimakammerversuchs ebenfalls untersucht. Die Lichtverfügbarkeit wurde über Beschattungsfolien dosiert (vgl. Schall et al. 2012), die Wasserverfügbarkeit wurde über die Wasserkapazität festgelegt (vgl. Martínez Pastur et al. 2007; Lencinas et al. 2007).

Ammer et al. (2004) beschreiben die Biomasse als eine der wichtigsten Response-Variablen bei der waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen. Im Freiland ist eine Ernte der Versuchsbäume häufig nicht oder nur stichprobenartig möglich, vor allem, wenn die Versuchsanlage erhalten werden soll. Nach Beendigung eines Versuchs in Klimakammer oder Gewächshaus ist eine Biomasseernte meist problemlos durchführbar. Auch in der vorliegenden Untersuchung wurden die Biomasse und Biomassekompartimente der Versuchspflanzen vor (Stichprobe) und

nach dem Versuch ermittelt. Daraus wurden die prozentualen Anteile der einzelnen Kompartimente berechnet und dargestellt (vgl. Schall et al. 2012; Dezzotti 2008).

Häufig werden bei ökophysiologischen Untersuchungen im Gewächshaus oder in der Klimakammer Gaswechsellmessungen durchgeführt und / oder Lichtantwortkurven erstellt (z.B. Martínez Pastur et al. 2007; Read und Hill 1985; Ögren und Evans 1993). Lichtantwortkurven stellen die photosynthetische Reaktion des Pflanzenblatts auf unterschiedliche Strahlungsintensitäten (PAR in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) dar: Sie zeigen die Netto- CO_2 -Assimilation eines Blattes ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) über der steigenden photosynthetischen Photonenflussdichte ($\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Dabei decken sie den Gradienten zwischen einem Lichtlevel von 0 und einem hohen Lichtlevel ab (Lobo et al. 2013). Zu Beginn steigt diese Kurve meist stark an, während die Dunkelatmungsrate sinkt (Kok-Effekt, Sharp et al. 1984). Am Lichtkompensationspunkt ist die Photosyntheserate genauso groß wie die Atmungsrate, und erst darüber erlangt die Pflanze einen Nettogewinn (Kull 2005). Bei der Erstellung von Lichtantwortkurven kann man auf verschiedene Weise vorgehen: Bei der „schnellen“ Methode macht man sich zunutze, dass der Photosyntheseapparat des Blattes rasch auf Licht reagiert und beginnt mit dem höchsten Wert, z.B. $1500 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$, den man in kurzen Zeitabständen um eine gewisse Lichtmenge reduziert (LI-COR Biosciences 1998). Diese Methode wurde hier ebenfalls angewandt; dabei wurde die Lichtintensität etwa alle 2-3 Minuten reduziert, sobald sich die Messung stabilisiert hatte. Stomatäre Leitfähigkeiten, die gemeinsam mit dieser Methode erfasst werden, bilden dabei nicht die „Normalität“ ab, da die Stomata sich nicht so rasch an die sinkenden Lichtintensitäten anpassen können, weswegen sie weiter geöffnet sind als üblicherweise (LI-COR Biosciences 1998). Deshalb wurden die Leitfähigkeiten aus diesen Kurven in der vorliegenden Untersuchung nicht interpretiert, sondern separat erfasst. Bei langsamen Lichtantwortkurven wartet man bei jedem Level etwa 15 bis 20 Minuten und kann dabei von hoher zu niedriger oder von niedriger zu hoher Lichtintensität gehen (LI-COR Biosciences 1998). Eine weitere Methode ist der Survey, bei dem man mehrere Blätter einer Pflanze misst und daraus eine Lichtantwortkurve erstellt. Diese Methode ist jedoch nicht für jede Pflanzenart geeignet und bringt Faktoren wie das Alter des Blattes in die Messung ein (LI-COR Biosciences 1998). Die Lichtantwortkurven für diese Untersuchung wurden nach der Methode von Lobo et al. (2013) angepasst, die empfehlen, für jedes einzelne Blatt eine Kurve zu erstellen. Da die Photosyntheserate von *N. obliqua* nach $800 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ bei Read und Hill (1985) stark abflachte, wurde dieser Wert unter Anwendung der „schnellen“ Methode als maximaler Wert für diese Baumart verwendet, um keine Photoinhibition auszulösen. Durch die Anpassung der Lichtantwortkurven kann so trotzdem die Photosyn-

theserate am Lichtsättigungspunkt ermittelt werden, auch wenn er über diesem Wert liegt. Dennoch ist für *N. obliqua* für zukünftige Studien ein höherer Wert, ggf. mit der „langsamen“ Methode zu empfehlen. Für Einzelmessungen an *Q. saponaria* wurden verschiedene Werte in der Literatur gefunden, z.B. $1600 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Magni et al. 2018) oder $1300 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ (Espinoza et al. 2017). Für den Startwert von Lichtkurven wurden keine Vergleichswerte gefunden. Deshalb wurde als Höchstwert $1500 \mu\text{mol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ genutzt, weil angenommen wurde, dass bei dieser Art später Photoinhibition eintritt als bei *N. obliqua*. Hier sind aber zukünftig zur Ermittlung des idealen Startwertes weitere Studien erforderlich.

4.2 Diskussion der Ergebnisse

4.2.1 Freilandversuch

4.2.1.1 Etablierung der drei Baumarten unter drei verschiedenen Überschirmungsvarianten

Umwelt- und Wachstumsbedingungen auf den Überschirmungsvarianten

Das aus eigenen Aufnahmen erstellte **Klimadiagramm** (Abbildung 19) zeigt den Verlauf von Temperatur und Niederschlägen über die erfasste Vegetationsperiode. Es ist zu beachten, dass die Werte des Oktobers erst ab dem 11.10.2012 erfasst wurden. Auffällig sind die hohen Regenmengen in Oktober und November sowie die Tatsache, dass die Monate Januar und Februar extrem geringe und die Monate März und April keinerlei Niederschläge zeigten.

Im Flächenvergleich ist erkennbar, dass auf der nicht überschrmtten Fläche erwartungsgemäß dank fehlender Interzeption durch die Baumkronen mehr Regen ankam. Die Temperaturwerte waren dagegen sehr ähnlich auf allen drei Flächen. Optisch sind die Verläufe der Luftfeuchte ebenfalls sehr ähnlich, wobei der maximale Wert der Luftfeuchte auf der nicht überschrmtten Fläche im Oktober bei 75 % und auf der mit *N. glauca* überschrmtten Fläche bei 81 % lag. Dieser Trend setzte sich fort, sodass die Luftfeuchte auf der nicht überschrmtten Fläche generell geringer war. Auch dies lässt sich mit dem fehlenden Baumbestand erklären.

Betrachtet man die akkumulierten Niederschläge der Vegetationsperioden 2009/10, 2010/11 und 2011/12 in den untersuchten Monaten an der nahegelegenen Wetterstation Coronel del Maule (Agromet 2014, siehe Tabelle 21), so wird klar, dass es vor allem im November und Dezember 2012/13 mit 59,4 und 77,4 mm, gemessen auf der nicht überschrmtten Fläche, überdurchschnittlich viel regnete. Im Januar und Februar waren die Werte den Vorjahren ähnlicher: Auf der nicht überschrmtten Untersuchungsfläche wurden 2,4 (Januar) und 23,7 (Februar) mm Regen gemessen. Im März und April wurden auf der nicht überschrmtten Versuchsfläche 0 und 0,6 mm Regen gemessen, was im Vergleich zu den Vorjahren trockener war. Einem regenreichen Frühling folgten also ein durchschnittlicher Sommer und ein sehr trockener Spätsommer.

Auf der nicht überschrmtten Versuchsfläche lagen die mittleren Temperaturen bei 14°C im November und 14,2 °C im Dezember. In den Vorjahren war es an der Wetterstation im Mittel wärmer. Die Daten für Temperatur und Luftfeuchte sind aber vorsichtig zu interpretieren, da bei Agromet keine Angaben über die Berechnungsweise gemacht werden. Der Januar und der Februar lagen auf der Versuchsfläche bei 17 und 17,1°C. Auch hier wurden an der Wetterstation in den Vorjahren höhere Werte erfasst. Schließlich lagen März und April die Temperaturen auf

der Versuchsfläche bei 14,8 und 12,3 °C, d.h. es war im März erneut etwas kühler als in den Vorjahren. Die Vegetationsperiode 2012/2013 war demnach wahrscheinlich etwas kühler als die Vorjahre.

Zur Luftfeuchte lagen von der Wetterstation Coronel del Maule nur Daten aus 2010/11 und 2011/12 vor. Hier fällt auf, dass die Werte vor allem im Frühjahr und Frühsommer unter den auf den Versuchsflächen gemessenen Werten liegen. Erklären lässt sich die höhere Luftfeuchte auf den Versuchsflächen vermutlich mit der Nähe zur Küste: Die Versuchsflächen liegen ca. 14 km Luftlinie von der Küste entfernt, die Wetterstation immerhin doppelt so viel (rund 30 km). Zu beachten ist außerdem, dass die Klimadaten auf den Versuchsflächen alle 15 Minuten aufgezeichnet wurden, sodass vermutlich eine etwas höhere Genauigkeit erreicht werden konnte. Bei Agromet werden zu den Aufnahmeintervallen keine Angaben gemacht.

Tabelle 21: Wetterdaten der nahegelegenen Wetterstation Coronel del Maule (abgerufen von agromet.inia.cl, Agromet 2014).

akk. Niederschlag (mm)	2009/10	2010/11	2011/12
Oktober	61,2	48,1	4,9
November	49,5	5,8	21,6
Dezember	0,3	17,6	0
Januar	1,8	22,5	3,5
Februar	53,1	0,5	48,5
März	0,5	17,7	0,2
April	2,7	87,8	5,4
Temperatur (°C)	2009/10	2010/11	2011/12
Oktober	12,5	12,9	12,4
November	12,9	15,9	15,5
Dezember	17,2	16,7	19,6
Januar	20,2	19,2	19,6
Februar	17,7	18,9	19,4
März	17,5	16,5	18,3
April	12,3	13,5	13,3
Luftfeuchte (%)	2009/10	2010/11	2011/12
Oktober	-	68,6	66,7
November	-	61,4	62,8
Dezember	-	60,5	51,6
Januar	-	58,6	57,2
Februar	-	57,8	57,3
März	-	61,2	58,6
April	-	69,8	69,3

Die **Lichtverfügbarkeit** war aufgrund der fehlenden direkten Überschirmung auf der Variante SB signifikant höher als auf den anderen beiden Varianten. Insgesamt war die Lichtverfügbarkeit sowohl auf den übershirmten Flächen als auch auf der nicht übershirmten Fläche hoch.

Der Strahlungsgradient innerhalb der Überschirmungsvarianten lag bei NG und PR bei im Mittel 44,9 sowie 41,8 % (Indirect Site Factor) und bei SB bei im Mittel 81,8 %. Budde (2001) erstellte hemisphärische Fotos in einem 80-jährigen *N. obliqua*-Sekundärwald in Südchile. Bei einem nicht durchforsteten Bestand mit einer Bestandesgrundfläche von ca. 32 m² (Winkelzählprobe) ermittelte sie einen mittleren DIFFSF von 27 % mit einem Minimum von 16 und einem Maximum von 40 %. In mitteleuropäischen Waldtypen finden sich häufig geringere Lichtverfügbarkeiten. Linnert (2009) führte Lichtmessungen in einem 83-jährigen, bewirtschafteten Fichtenaltbestand mit Buchenvoranbau im Harz durch. Er fand einen Lichtgradienten mit ISF-Werten, die zwischen 13 und 71 % lagen. Unterhalb der Kronenbasis betrug die Lichtverfügbarkeit nur noch 8,9 %.

Bodenprobenanalysen in den drei Überschirmungsvarianten ergaben einen pH-Wert um 5 für alle Flächen, wobei der pH-Wert auf der NG-Variante signifikant höher war als auf der Fläche PR. Damit befindet man sich im Silikatpufferbereich (Scheffer und Schachtschabel 2002), was zu der durch Jara (2011) erfolgten Klassifizierung als Alfisol (entkalkter Bodentyp mit Tonverlagerung) passt. Während der Stickstoffgehalt der Variante NG und der Kohlenstoffgehalt von NG und SB höher waren als auf der Fläche PR, unterschied sich das C/N-Verhältnis zwischen den drei Varianten nicht signifikant. Die Analysen ergaben also insgesamt einen leichten Vorteil (geringere Azidität, höherer Stickstoffgehalt) auf der mit *Nothofagus glauca* überschirmten Fläche. Zumindest für die Variante PR ist vermutlich die bodenversauernde Kiefernadelstreu ein Grund für den geringeren pH-Wert und die geringere Stickstoffverfügbarkeit im Vergleich zu NG.

Die mittlere **Bodenfeuchte** (volumetrischer Wassergehalt in %) über die gemessene Vegetationsperiode war auf der Variante SB in einer Tiefe von 20-50 cm signifikant höher als auf der Variante PR. Jara (2011) stellte im Rahmen seiner Diplomarbeit fest, dass die Varianten NG und SB signifikant höhere Wasserverfügbarkeiten zeigten als PR (Ermittlung über Wasserspannungskurven, die allerdings an gestörten Proben erfolgten, vgl. Heinrichs et al. 2016). Im Jahr 2009 wurde die NG-Fläche durchforstet. Giuggiola et al. (2016) führen aus, dass nach Durchforstungen grundsätzlich Licht-, Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit erhöht werden. Allerdings könne es auf wasserlimitierten Standorten zu einer erhöhten Evaporation aus dem Boden kommen, was sich wiederum negativ auswirken könne. In der aktuellen Untersuchung war der Unterschied zwischen SB und NG zwar optisch erkennbar, jedoch nicht signifikant.

Auf der PR-Variante war die Wasserverfügbarkeit signifikant reduziert im Vergleich zur Variante SB. Da der Unterschied zu NG nicht signifikant war, kann dieser Unterschied nur als Hinweis auf trockenere Verhältnisse auf PR dienen. Hier kann die Konkurrenz sowohl durch den

aufstockenden *Pinus radiata*-Schirm als auch durch das auf der PR-Fläche dominierende Gras *Nassella laevis* (siehe Abschnitt 3.1.4.4) eine Rolle gespielt haben. Mead (2013) beschreiben einen jährlichen Zuwachs von *P. radiata* von 14-34 m³ bei einem Umtrieb von 18-28 Jahren. Ein erhöhter Ressourcenbedarf für dieses hohe Wachstum ist sehr wahrscheinlich. Coll et al. (2004) zogen Buchensämlinge in Containern gemeinsam mit Grassamen über zwei Vegetationsperioden an. Am Ende der zweiten Vegetationsperiode hatten die Buchensämlinge, die gemeinsam mit den Grasarten im Container wuchsen, signifikant reduzierte Höhen und Durchmesserzuwächse, Spross-Jahreszuwächse sowie Spross-, Wurzel- und Blattbiomasse. Die Autoren erklären diese Reduktion mit einer Verringerung des pflanzenverfügbaren Bodenwassers durch die Gräser.

So ist es plausibel, dass die unterschiedliche Behandlung der Varianten den Bodenwasserhaushalt beeinflusste, auch wenn der tatsächliche Beitrag im Rahmen dieser Arbeit nicht quantifiziert werden kann. Licht- und Wasserverfügbarkeit sind entscheidend für die Etablierungsphase junger Pflanzen (Ammer et al. 2008b; Wagner et al. 2009; Vilà und Sardans 1999), weswegen sich erhöhte Verfügbarkeiten auf der nicht bestockten Fläche positiv auf das Pflanzenwachstum ausgewirkt haben können. Diese Auswirkungen werden im Folgenden noch diskutiert. Es ist jedoch erneut darauf hinzuweisen, dass im Rahmen dieser Studie nur relative Wasserverfügbarkeiten ermittelt werden konnten und die Werte daher nur eingeschränkt interpretierbar sind. Die erfassten **Bodentiefen** lassen den Boden als relativ flachgründig erscheinen, wobei Maximalwerte von 93 cm auf der SB-Fläche und 100 cm auf der PR-Fläche ermittelt wurden. Dabei ist allerdings zu beachten, dass die tatsächliche Tiefgründigkeit, das heißt die Bodentiefe bis zum Ausgangsgestein, wahrscheinlich nicht in jedem Fall ausreichend mit einem Pürckhauer-Bohrer ermittelt werden kann, sodass die Werte nur als Anhalt gelten können.

Die die Versuchspflanzen umgebende **Biomasse der Bodenvegetation** war auf der Variante SB signifikant stärker vertreten als auf den anderen beiden Flächen, die sich nicht unterschieden. Höhere Licht- und Wasserverfügbarkeit sowie fehlende Altbestandskonkurrenz können hier dazu geführt haben, dass sich die Bodenvegetation ungestörter entwickeln konnte. Vilà und Sardans (1999) führten eine Literaturstudie zum Thema Vegetationskonkurrenz in mediterranen Pflanzengemeinschaften durch. Wie sie zeigen konnten, waren Licht und Wasser die entscheidenden Faktoren, um die die Vegetation mediterraner Klimazonen miteinander konkurrierte. Diese beiden Faktoren waren auf der Variante SB signifikant höher (beim Wasser nur höher als auf PR), was die Bedeutung der Konkurrenz um Ressourcen entsprechend verringerte (vgl. Holmgren et al. 1997).

Mortalität der Versuchspflanzen

Die Ergebnisse zeigen deutlich, dass alle drei Baumarten auf dem Kahlschlag die geringsten Überlebenschancen hatten. Aufgrund der geringen überlebenden Pflanzenzahl wurde der Kahlschlag deshalb auch nicht weiter in die Untersuchung einbezogen. *Q. saponaria* wies allgemein die höchste Überlebensrate auf und überlebte auf der mit *N. glauca* überschirmten Versuchsfäche NG am häufigsten, gefolgt von der seitlich beschatteten Fläche SB. Die *Nothofagus*-Arten zeigten ihr höchstes Überleben auf der seitlich beschatteten Fläche. Schwierigkeiten hatten sie auf der mit *P. radiata* überschirmten Fläche. Für *N. obliqua* war die Mortalität auf den beiden Varianten PR und KS über alle Vegetationsperioden hinweg am höchsten, auf der Variante SB seit 2011 am geringsten. Auch *N. glauca* und *Q. saponaria* hatten auf PR und KS besonders geringe Überlebenschancen. Die geringste Mortalität hatte *Q. saponaria* im Verlauf der Vegetationsperioden seit Beginn des Versuchs auf der überschirmten Fläche NG, während *N. glauca* auf SB am wenigsten abstarb.

Zum einen ist es nicht verwunderlich, dass die hartlaubige, an Trockenheit und hohe Sonneneinstrahlung angepasste Baumart *Q. saponaria* die höchsten Überlebensraten zeigte. Dennoch kam auch diese Art mit den Bedingungen des Kahlschlags nicht gut zurecht: Hier überlebte die Art nur zu 30 %. Interessant ist die Tatsache, dass *Q. saponaria*, die morphologisch mit hartlaubigen, immergrünen Blättern an hohe Sonneneinstrahlung angepasst ist, dennoch unter *N. glauca*-Schirm in einem Fall sogar signifikant (2012, gedüngte Pflanzen) höhere Überlebensraten als auf der Variante SB zeigte.¹⁰ Dies kann, ebenso wie der negative Zusammenhang zwischen Licht und Wachstumsparametern von *Q. saponaria* in der hellen Lichtklasse, auf einen negativen Effekt von zu viel Strahlung hinweisen. Ein die Ansiedlung von Sämlingen fördernder Effekt von Beschattung durch Sträucher wurde für verschiedene immergrüne Arten der chilenischen Buschflora („matorral“ mit Regenmengen unter 400 mm) nachgewiesen, u.a. auch für *Q. saponaria* (Fuentes et al. 1986).

Gómez-Aparicio et al. (2008) führten eine zweijährige Feldstudie mit zwei immergrünen und zwei laubabwerfenden Eichenarten entlang eines Gradienten unterschiedlicher Licht- und Bodeneigenschaften in mediterranen Wäldern durch. Mit steigendem Licht stieg auch die Mortalität auf dem trockeneren Standort, was die Autoren auf das steigende Austrocknungsrisiko zurückführten.

Die beiden *Nothofagus*-Arten profitierten vermutlich von fehlender Überschildung und damit von mehr Licht und weniger Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe. Gleichzeitig war durch

¹⁰ Abbildung 24 lässt erkennen, dass das Überleben von *Q. saponaria* auf NG höher war als auf SB – dies war allerdings nur 2012 bei den gedüngten Pflanzen signifikant.

die seitlich angrenzenden Bestände ein gewisser Schutzeffekt gegeben. Auch diese beiden Arten überlebten auf dem Kahlschlag, der keinerlei Schutz vor Strahlung erhielt, nur zu geringen Anteilen (jeweils 14 %). Dies verdeutlicht die Bedeutung der seitlichen Überschildung für den Etablierungserfolg dieser beiden Arten. Beide Arten hatten eine fast identische Überlebensrate über alle Varianten hinweg und präferierten ähnliche Bedingungen.

Santelices et al. (1995) etablierten *N. glauca* im Gewächshaus unter zwei Beleuchtungsstufen (50 und 100 % des vollen Lichtes). Unter 50 % des Außenlichtes überlebte sie zu 57 %, während unter voller Sonnenstrahlung nach 4 Monaten nur 3 % der Pflanzen überlebt hatten. Zudem wuchsen die teilbeschatteten Pflanzen um die 10 % im Durchmesser mehr zu als die voll besonnenen. Die Autoren vermuten, dass die Sonneneinstrahlung stärker war als im natürlichen Habitat der Baumart. Zudem gab es keinerlei Schutz. Wie Santelices et al. (1995) beschreiben, nimmt man an, dass sich *N. glauca* über Störungen verjüngt. Wo einzelne Bäume fallen, entstehen Bestandeslücken, in denen die Baumart dann aufkommt. Hier erhält sie aber einen gewissen Schutz durch seitliche Beschattung, die im Versuch der Autoren nicht gegeben war.

Heinrichs et al. (2016) stellten bei einer Vegetationserfassung im Rahmen des übergeordneten Projektes dieser Arbeit eine massive Kolonisierung des Kahlschlages durch die nicht heimische Grasart *Agrostis capillaris* fest. Sie schlussfolgerten, dass die Ausbreitung der Grasart das Überleben der Versuchspflanzen auf dem Kahlschlag gehemmt haben könnte. Invasive Grasarten haben häufig dichte Wurzelsysteme in der oberen Bodenschicht und agieren als Opportunisten: Bei steigender Wasserverfügbarkeit beginnen sie sofort, stark zu wachsen (Soriano und Sala 1983; Williams und Hobbs 1989). Daher ist es möglich, dass sie den gepflanzten Bäumen Wasser wegnahmen und damit zur erhöhten Mortalität auf dem Kahlschlag beitrugen. Eine Studie von Holmgren et al. (2000) konnte zeigen, dass die Entfernung der Krautschicht einen positiven Einfluss auf das Überleben gepflanzter *Q. saponaria*-Sämlinge hatte. Sie führten dies auf verringerte Konkurrenz um Wasser zurück. Wie Heinrichs et al. (2016) ausführen, scheint eine Kontrolle der Bodenvegetation während der Etablierungsphase nativer Baumarten in der mediterranen Zone Chiles grundsätzlich notwendig. Dies gelte vor allem, wenn nicht heimische Gräser in der Bodenvegetation vorhanden seien.

In seiner Diplomarbeit ermittelte Jara (2011) die geringsten Wasserverfügbarkeiten auf den beiden Varianten KS und PR (Überschildung mit *Pinus radiata*, Ermittlung über pF-Kurven an gestörten Proben). Bei der vorliegenden Untersuchung konnten im Jahr 2012/2013 keine signifikanten Unterschiede zwischen den Wasserverfügbarkeiten auf NG und PR mehr ermittelt werden, was aber auch an den unterschiedlichen Erhebungsmethoden gelegen haben kann.

Nach Jara (2011) war PR zu Beginn der Versuchsanlage noch trockener als NG. KS und PR zeigen für alle drei Baumarten das geringste Überleben. Hinzu kommt, dass die Überschirmung von *N. glauca* von Anfang des Versuchs an bestand, während die nur ein Jahr älteren Pflanzen von *P. radiata* ihren Schirm erst mit der Zeit ausbildeten. Zu Beginn des Versuchs konnten sie also keinen möglicherweise positiven vor zu viel Sonneneinstrahlung schützenden Überschirmungseffekt ausbilden. Wie aus Abbildung 24 ersichtlich ist, stieg die Mortalität besonders von *N. obliqua* und *N. glauca* auf PR in der 2. Vegetationsperiode seit Versuchsanlage stark an.

Die Überlebensraten von *Q. saponaria* > *N. glauca* > *N. obliqua* auf den beiden Flächen PR und KS folgen der Artverbreitung vom trockenen Nord - / Zentralchile über das feuchtere Südchile (Luebert und Plischoff 2006), während auf den Flächen SB und NG die Überlebensrate von *N. obliqua* über der von *N. glauca* lag. In extremeren Bedingungen reagieren die Pflanzen demnach deutlicher ihrer Artverbreitung entsprechend.

Im Herbst 2011 wurde jede zweite Parzelle gedüngt (100 g Diammonphosphat, 100 g Urea und 30 g Calciumborat), es gab also gleich viele gedüngte wie ungedüngte Parzellen. Die Prüfung des Einflusses der Interaktion aus Flächenvariante und Düngung ergab, dass die Düngung auf die Mortalität von *N. obliqua* keinen signifikanten Einfluss hatte. *N. glauca* wies eine höhere Mortalität gedüngter Pflanzen in den Jahren 2012 und 2013 auf der Variante NG auf. *Q. saponaria* hatte in den Jahren 2012 und 2013 eine signifikant erhöhte Mortalität gedüngter Pflanzen auf der Kahlfläche.

Eine erhöhte Mortalität gedüngter Pflanzen kann auf durch die Düngung induziertes starkes Wachstum zurückzuführen sein, das zu Problemen im Wasserhaushalt der Pflanzen führte. Flückiger et al. (2011) zeigten, dass erhöhte Stickstoffgaben sich negativ auf den Wasserhaushalt von Buchen auswirkten: Trockenschäden im Laub nahmen bei gesteigerter N-Dosis signifikant zu. Auch in agrarwissenschaftlichen Untersuchungen wird der potentiell negative Effekt einer N-Überdüngung auf den Wasserhaushalt von Pflanzen immer wieder gezeigt (z.B. Alborno und Heinrich Lieth 2015; Alborno 2016; Weinbaum et al. 1992). In Kapitel 3.1.4 ist dargestellt, dass sich die Düngung auf das Wachstum von *N. obliqua* und in der dunklen Lichtklasse auch auf das Wachstum von *Q. saponaria* signifikant positiv auswirkte. Hier schien *N. obliqua* trotz gesteigerten Wachstums durch Düngung (siehe 1.1.4) keine Trocknisprobleme zu bekommen, während *Q. saponaria* auf der ungeschützten und mit Gras bewachsenen Kahlfläche mit erhöhter Mortalität reagierte. Für *N. glauca* wurden keinerlei signifikante Einflüsse der Düngung auf das Wachstum gefunden, weswegen andere, bislang unbekannte Faktoren für ihre erhöhte Mortalität durch Düngung auf NG eine Rolle spielen können.

Wachstumsbezogene und ökophysiologische Parameter der Untersuchungsbäume in der Vegetationsperiode 2012/2013

Im Flächenvergleich waren bereits zu Beginn der Vegetationsperiode im Oktober 2012 **Sprosslängen und Wurzelhalsdurchmesser** aller drei Baumarten auf Variante SB am höchsten. *N. obliqua* hatte auf der Variante NG längere Sprosse als *N. glauca*, auf der Variante SB auch längere Sprosse als *Q. saponaria*. Allein auf der Variante PR konnten keinerlei signifikante Wachstumsunterschiede festgestellt werden. *N. obliqua* hatte einen signifikant größeren WHD in der Variante SB. Hier wurde ein potentieller Behandlungseffekt deutlich: Auf der nicht überschirmten, nur seitlich beschatteten Variante zeigte sich überlegenes Wachstum. Dabei schien *N. obliqua* von der Auflichtung am stärksten zu profitieren. Aber auch unter *Nothofagus-glauca*-Schirm zeigte *N. obliqua* überlegenes Wachstum.

Auch die **mittleren stomatären Leitfähigkeiten** waren auf der nicht überschirmten Fläche bei allen drei Baumarten am höchsten. Stomata kontrollieren die Transpiration und verhindern so das Austrocknen der Pflanze (Gerosa et al. 2012). Hier können höhere Wasserverfügbarkeit sowie höhere Lichtverfügbarkeit zur verstärkten Öffnung der Stomata geführt haben. Die höchste stomatäre Leitfähigkeit zeigte *N. glauca*; sie war in allen Varianten signifikant höher als die der beiden anderen Baumarten. Am prägnantesten waren die Unterschiede zwischen den Baumarten auf der Variante SB. Hier sank die mittlere stomatäre Leitfähigkeit in der Reihenfolge $N. glauca > N. obliqua > Q. saponaria$, während sich auf den überschirmten Varianten die Leitfähigkeiten von *N. obliqua* und *Q. saponaria* nicht signifikant unterschieden.

Die Anpassungsstrategien der Baumarten werden unter starker Sonneneinstrahlung offenbar besonders deutlich. Die *Nothofagus*-Arten steigern ihren Gaswechsel, während die Leitfähigkeit von *Q. saponaria* sich zumindest nicht von der auf der Variante PR unterscheidet. Sie bleibt konstanter. Es bestand zunächst die Vermutung, dass die hohen stomatären Leitfähigkeiten von *N. glauca* auf einen Blattverlust zurückzuführen sind, der dazu führte, dass die verbliebenen Blätter umso stärker Photosynthese betrieben. Die Blattzahl von *N. glauca* war im Vergleich zu *N. obliqua* gering, wobei keine Vergleichswerte vom Beginn der Vegetationsperiode existieren. Ein Blattverlust fiel während der Durchführung der Aufnahmen rein optisch auf. Allerdings konnte kein Zusammenhang zwischen geringer Blattzahl einzelner Pflanzen im Februar mit einer hohen mittleren stomatären Leitfähigkeit nachgewiesen werden. Eine Korrelationsanalyse zwischen stomatärer Leitfähigkeit und Blattzahl im Februar ergab einen leichten positiven Zusammenhang für die beiden *Nothofagus*-Arten, d.h. eine gesteigerte Leitfähigkeit bei

höherer Blattzahl der Pflanze (siehe Anhang, Tabelle A1). Da für *N. glauca* keine Vergleichsstudien gefunden wurden, die Blattzahl oder die stomatäre Leitfähigkeit erfassten, kann die tatsächliche Höhe der Leitfähigkeit nicht direkt eingeordnet werden. Stomatäre Leitfähigkeiten von um die $500 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, wie sie im Januar und Februar erfasst wurden (Abbildung 36), kommen aber auch bei anderen Baumarten vor (vgl. z.B. Juhrendt et al. 2004).

Q. saponaria zeichnete sich im Vergleich zu den beiden anderen Arten durch eine besonders geringe **spezifische Blattfläche**, d.h. durch eine geringe Blattfläche im Verhältnis zum Gewicht und damit besonders dicke Blätter aus. Die SLA dieser Baumart war auf allen Varianten signifikant geringer als die der *Nothofagus*-Arten. Die höchste SLA zeigte *N. obliqua*; auf NG und PR war sie signifikant höher als die der beiden anderen Arten. Hier werden die unterschiedlichen Strategien der Baumarten deutlich. *Q. saponaria* ist eine trockenheitsangepasste hartlaubige Art, für welche eine niedrige SLA typisch ist (Lambers und Poorter 1992). Wie Lambers und Poorter (1992) beschreiben, hängt eine niedrigere SLA häufig mit einer niedrigeren Wachstumsrate zusammen und kann außerdem durch die Blattanatomie, wie z.B. zusätzliche Schichten des Palisadenparenchyms bestimmt sein. Nach Riveros et al. (1976) hat *Q. saponaria* ein Parenchym mit mehreren Palisadenschichten und eine dicke Kutikula. Eine niedrige SLA weist auch auf eine höhere Stresstoleranz der Art hin (Rodríguez-Calcerrada et al. 2008).

4.2.1.2 Einflussfaktoren auf das Wachstum, die stomatäre Leitfähigkeit und die spezifische Blattfläche

Die erste zu Beginn für den Freilandversuch gestellte Frage war: „Welche Lichtintensität und damit welcher Überschirmungsgrad ist sinnvoll, wenn *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria* durch Anpflanzung verjüngt werden sollen?“ sowie daraus folgend die Frage: „Lässt sich eine für das Pflanzenwachstum optimale Strahlungsverfügbarkeit ermitteln?“ Außerdem wurde die Frage gestellt, ob die Strahlungsverfügbarkeit das Wachstum, die stomatäre Leitfähigkeit und die spezifische Blattfläche dieser Arten ausreichend erklären. Im Folgenden sollen diese Fragen, soweit möglich, beantwortet werden.

Für *N. glauca* fanden sich in beiden Lichtklassen keinerlei Zusammenhänge mit der Strahlungsverfügbarkeit. Dies bedeutet nicht, dass Strahlung auf das Wachstum keinen Einfluss hatte, denn das Wachstum auf der Variante SB war signifikant höher. Es führt jedoch zu der Vermutung, dass *innerhalb der Lichtklassen* andere Einflussfaktoren eine größere Rolle für das Wachstum dieser Baumart gespielt haben. Dieser Frage wird im Folgenden noch nachgegangen.

Bei *N. obliqua* bestand in der **dunklen Lichtklasse** ein signifikant positiver Zusammenhang zwischen Lichtverfügbarkeit und Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser und Volumenindex. Dabei waren der Volumenindex und der WHD auf der Variante NG signifikant höher als auf der Variante PR. Gemeinsam mit dem Licht wirkte sich auch die Düngung positiv auf die drei Wachstumsparameter aus. Auch die stomatäre Leitfähigkeit war mit steigender Strahlung signifikant erhöht und konnte hier als einzige Response-Variable durch gemessene Einflussfaktoren erklärt werden. In der **hellen Lichtklasse** hingegen beeinflusste die Strahlungsverfügbarkeit innerhalb des betrachteten Gradienten keinen Wachstumsparameter von *N. obliqua* signifikant. Dies zeigt, dass die Ressource Licht bzw. Strahlung unter geringerer Verfügbarkeit für das Wachstum dieser Baumart bedeutender wird und ab einer Verfügbarkeit zwischen 63 und 72 % (außerhalb des hier betrachteten Gradienten) keinen weiteren fördernden Effekt hat. Donoso et al. (2006) betonen die Schattenintoleranz dieser Baumart, die im Allgemeinen als Pionierbaumart gilt, was man auch an ihren leichten Samen erkennen könne (Donoso et al. 2006; Müller-Using et al. 2008).

Bei *Q. saponaria* bestand in der **dunklen Lichtklasse** kein signifikanter Zusammenhang zwischen Lichtverfügbarkeit und Sprosslänge oder Wurzelhalsdurchmesser am Ende der Vegetationsperiode. Jedoch führte steigende Strahlung gemeinsam mit steigender Bodenfeuchtigkeit (20-50 cm) zu einer höheren stomatären Leitfähigkeit. Die Pflanzen konnten also ihre Photosyntheseleistung steigern, wenn mehr Licht und mehr Wasser zur Verfügung standen.

In der **hellen Lichtklasse** fand sich bei *Q. saponaria* ein signifikant negativer Zusammenhang zur Sprosslänge, zum WHD und zum Volumenindex. Linnert (2009) stellte bei jungen Buchen eine Sättigungsbeziehung zwischen Wachstumsparametern und steigender Lichtverfügbarkeit über einem ISF-Gradienten zwischen ca. 13 und 71 % fest. In der vorliegenden Untersuchung zeigte die separate Betrachtung der „hellen Lichtklasse“, d.h. des Strahlungsbereiches zwischen 72 und 83% ISF, eine negative Beziehung, d.h. ein abnehmendes Wachstum bei steigender Strahlungsverfügbarkeit. Zwar hatten die Pflanzen immer noch signifikant längere Sprosse und größere Wurzelhalsdurchmesser auf der Variante SB, jedoch wurde ihr Wachstum gehemmt, je mehr die Lichtverfügbarkeit stieg. Ein negativer Einfluss auf die stomatäre Leitfähigkeit konnte nicht gezeigt werden. Dennoch ist evident, dass die Pflanzen durch sehr hohe Strahlung – ggf. auch durch sehr hohe Temperaturen, was im Rahmen dieser Studie nicht untersucht werden konnte – gestresst wurden und ihr Wachstum reduzierten.

In den drei Modellen mit Sprosslänge, WHD und Volumenindex, für welche die Strahlungsverfügbarkeit signifikant war, wirkte sich zusätzlich die Bodenfeuchte aus. Dabei hatte die Bodenfeuchte in größerer Tiefe (20-50 cm) einen positiven Einfluss auf die untersuchten Merkmale, die Bodenfeuchte in 0-20 cm einen negativen. Die Pflanzen auf der Variante SB hatten durchschnittliche Sprosslängen, die vermuten ließen, dass die Durchwurzelung tiefer als 20 cm reichte und sich die Bodenwasserverfügbarkeit in 20-50 cm daher deutlicher auf das Wachstum der Pflanzen auswirkte. Der Einfluss der Bodenfeuchte in 0-20 cm Tiefe kann ein Zufallseffekt sein, denn sowohl über alle Varianten hinweg als auch nur in der hellen Lichtklasse waren die in der oberen und der tieferen Bodenschicht gemessenen Bodenfeuchten positiv korreliert ($R^2 = 0,5$ in beiden Fällen für die mittlere Bodenfeuchte über die Vegetationsperiode).

Zur Frage, welche Lichtintensität und damit welcher Überschirmungsgrad für die Verjüngung durch Pflanzung der drei Arten sinnvoll sind, können für *N. glauca* aus der Auswertung über die Lichtklassen keine Aussagen getroffen werden. Allerdings weisen die Auswertungen getrennt nach Überschirmungsvarianten (Kapitel 3.1.3) auf einen Vorteil der ausschließlich seitlichen Beschattung durch angrenzende Bestände mit Strahlungsintensitäten zwischen (etwa) 73 und 87 % ISF hin. Dies wird durch die in Kapitel 5.1.1.2 zitierte Studie von Santelices et al. (1995) bestätigt.

Für *N. obliqua* schien die Lichtverfügbarkeit vor allem unter Überschirmung ein entscheidender Faktor zu sein. Auch hier zeigen die Auswertungen nach Überschirmungsvarianten aber einen Vorteil im Wachstum auf der nicht überschirmten, nur seitlich beschatteten Fläche. *Q. saponaria* reagierte in der dunklen Lichtklasse mit steigender stomatärer Leitfähigkeit auf steigende Lichtverfügbarkeit, in der hellen Lichtklasse mit einem Rückgang des Wachstums. Zur Frage nach einem Strahlungsoptimum für das Pflanzenwachstum lässt sich demzufolge sagen, dass in der Untersuchung leider ISF-Bereiche von 64 - 71 % fehlten, sodass ein klares ISF- und damit Strahlungsoptimum für das Pflanzenwachstum im Rahmen dieser Studie nicht ermittelt werden konnte. Aus diesem Grund wurde auch keine Regression über den gesamten Strahlungsgradienten durchgeführt. Es wird allerdings deutlich, dass für *Q. saponaria* ein solches Strahlungsoptimum existiert, nach dessen Überschreitung das Pflanzenwachstum wieder sinkt. Dennoch waren die Sprosslängen und WHD auf der seitlich beschatteten Variante auch für *Q. saponaria* am höchsten. Weitere Studien, die das gesamte Strahlungsspektrum abdecken, sind notwendig.

Bislang fehlen sonstige Studien, die eine negative Auswirkung hoher Strahlung auf *Q. saponaria* belegen. Im Allgemeinen wird sie als schattenintolerante Art eingeordnet, die bei guten

Wasserbedingungen in schattigen Bereichen durch Arten wie *Peumus boldus* oder *Cryptocarya alba* ersetzt wird (Vita 1974 in Del Fierro Salinas et al. 1998).

Negative Auswirkungen hoher Strahlung auf die Baumart *N. obliqua* zeigten hingegen Varela et al. (2012). Sie untersuchten zweijährige *N. obliqua*-Pflanzen im Gewächshaus unter drei verschiedenen Lichtbedingungen (volles Sonnenlicht, 50 % des Sonnenlichts und 20 % des Sonnenlichts) während einer Vegetationsperiode. Unter vollem Sonnenlicht fanden sie Schädigungen des Apikalmeristems und verringerte Photosyntheseleistung an frühen Blättern. Es wurden im Laufe der Wachstumsperiode neue Blätter gebildet, deren Photosyntheseleistung besser war, was eine rasche Anpassung der Pflanzen an die Umweltbedingungen zeigte. Im Schatten zeigte sich eine solche Plastizität nicht.

Außer der Strahlung wurden auch weitere Umweltfaktoren in die linearen Modelle eingefügt, um zu untersuchen, ob sie innerhalb der betrachteten Lichtklassen – z.T. gemeinsam mit der Strahlung oder ausschließlich – auf die Wachstums- und ökophysiologischen Parameter der Pflanzen Einfluss hatten und damit die Forschungsfrage zu beantworten, ob weitere Umweltfaktoren eine Rolle spielen.

Hier zeigten sich erneut bei *N. glauca* die wenigsten Einflüsse. Die spezifische Blattfläche dieser Art war in der **dunklen Lichtklasse** bei ungedüngten Pflanzen höher. Auf der Variante PR war sie signifikant niedriger als auf der Variante NG. Diese beiden Faktoren erklärten als einziges die spezifische Blattfläche im Modell. Es fällt auf, dass die spezifische Blattfläche die einzige der untersuchten Response-Variablen war, die bei *N. glauca* innerhalb der Lichtklassen messbar auf Umwelteinflüsse reagierte. Die SLA ist ein hoch variables Merkmal, das sowohl pflanzenspezifisch ist als auch durch die Umwelt beeinflusst wird (Lambers und Poorter 1992). Hier spielte zusätzlich die Düngung eine Rolle, die zwar das Wachstum nicht signifikant beeinflusste, aber offenbar dazu führte, dass *N. glauca* ihre Blattfläche im Verhältnis zum Blattgewicht vergrößerte. Unter Überschirmung mit älteren Bäumen derselben Art (NG-Variante) war die SLA von *N. glauca* höher als unter Überschirmung mit *P. radiata*. Die ein Jahr älteren Kiefern konnten nach Versuchsanlage noch wenig Beschattung leisten. Dies kann sich auch noch einige Vegetationsperioden später in einer kleineren SLA auf der Kiefernfläche durch mehr (akkumuliertes) Licht ausgedrückt haben.

In der **hellen Lichtklasse** wurden keinerlei signifikante Zusammenhänge für *N. glauca* gefunden. Im Rahmen der Lichtklassen-Analyse wurden für die Art *N. glauca* kaum Einflüsse auf

Wachstum und Ökophysiologie gefunden. Die Tatsache, dass *N. glauca* signifikant höhere Sprosslängen, WHD und stomatäre Leitfähigkeiten auf der nicht überschirmten Variante zeigte, lässt jedoch den Schluss zu, dass die Lichtverfügbarkeit für ihr Wachstum dennoch eine Rolle spielte, da diese auf Variante SB signifikant höher war als auf den beiden anderen Varianten. Hätte ein tatsächlicher Lichtgradient vorgelegen, so hätte man diesen Zusammenhang vermutlich auch über eine Regression für *N. glauca* nachweisen können.

Es wird zumindest deutlich, dass weitere Studien an *N. glauca* erforderlich sind, die einen längeren Zeitrahmen, mehrere Wiederholungen und einen vollständigen Lichtgradienten umfassen sollten und auch Faktoren wie Nährstoffverfügbarkeit oder das Vorhandensein von Mykorrhizapilzen berücksichtigen sollten.

Die *N. obliqua*-Pflanzen reagierten in der **dunklen Lichtklasse** erkennbar auf die 2012 erfolgte Düngung: bei gedüngten Pflanzen waren Sprosslänge, WHD und Volumenindex signifikant höher als bei ungedüngten. Diese Faktoren wirkten immer gemeinsam mit dem Licht auf die Wachstumsparameter. Der pH-Wert auf den Flächen bewegte sich um 5 und war damit nur dem schwach sauren Bereich zuzuordnen (Silikatpuffer).

Hier zeigte auch die Überschirmungsvariante einen Einfluss: Auf der Variante PR waren WHD und Volumenindex geringer. Dies gibt einen Hinweis darauf, dass die Art der Überschirmung durchaus eine Rolle spielen kann: Die Lichtbedingungen unterschieden sich zwar zwischen den beiden Flächen nicht signifikant, allerdings war das Wachstum von *N. obliqua* bei Überschirmung mit fast gleichaltriger *P. radiata* offenbar stärker gehemmt als bei Überschirmung mit älterer *N. glauca*. pH-Wert, Stickstoff- und Kohlenstoffgehalt waren im Oberboden auf PR signifikant niedriger (Tabelle 9). Eine Versauerung durch die Kiefernadelstreu ist wahrscheinlich und kann zu der Wachstumshemmung geführt haben. Außerdem dominierte auf PR das Gras *Nassella laevissima* (siehe Abschnitt 3.1.4.4). In einer Studie an *Fagus sylvatica* stellten Coll et al. (2003) fest, dass Grasartige stärker in Konkurrenz mit Buchensämlingen traten als krautige Pflanzen. Dabei war die Konkurrenz um Wasser der entscheidende Faktor und führte zu einem starken Rückgang des Durchmesserzuwachses.

In der **hellen Lichtklasse** fand sich für *N. obliqua* ebenfalls ein positiver Düngeeffekt, diesmal auf den WHD und den Volumenindex. Hier wirkte die Düngung gemeinsam mit der Bodenfeuchte (20-50 cm) positiv.

Die stomatäre Leitfähigkeit von *N. obliqua* wurde durch eine höhere Bodentiefe und steigende Bodenfeuchte (20-50 cm) signifikant positiv beeinflusst. Tiefgründigere Böden können grundsätzlich mehr Wasser und Nährstoffe bereitstellen als flachgründigere Böden und darüber hinaus Stabilität vor allem für Bäume und Büsche gewährleisten (Rajakaruna und Boyd 2008).

Hier wird auch die Bedeutung der Bodenfeuchte für den Gaswechsel deutlich. Die Pflanzen konnten ihre Stomata bei steigender Bodenfeuchte eher geöffnet lassen.

Hier ist überdies zum ersten Mal ein positiver Effekt der umgebenden Bodenvegetation nachweisbar; die Leitfähigkeit war erhöht. Möglicherweise hatten die umgebenden Pflanzen einen gewissen schützenden Effekt auf *N. obliqua*. Caccia et al. (2009) untersuchten frisch gekeimte *Nothofagus dombeyi*-Pflanzen in einem temperierten Mischwald in Argentinien. Ein Bambus-Vorwald hatte hier einen vor Trockenstress schützenden Einfluss auf die jungen Pflanzen, die unter Bambus eine höhere Überlebensrate zeigten. Die hier untersuchten Pflanzen hatten zwar schon ein späteres Entwicklungsstadium, aber die umgebende Bodenvegetation war z.T. hochgewachsen (z.B. im Mittel 104 cm für die Wuchsgruppe Retamilla (*Genista monspessulana*) aus der Biomasseerfassung), sodass ein Schutzeffekt nicht auszuschließen ist.

Gedüngte Pflanzen hatten eine signifikant geringere stomatäre Leitfähigkeit. Es konnte zwar kein Einfluss der Düngung auf die Mortalität von *N. obliqua* gefunden werden (siehe Kapitel 3.1.2), aber dennoch besteht auch hier die Möglichkeit eines negativen Effektes einer (Über-)Düngung auf den Wasserhaushalt, was zu Stomataschluss führte.

Die spezifische Blattfläche wurde am besten durch die Biomasse der umgebenden Bodenvegetation erklärt: Je höher die Biomasse, desto kleiner war die spezifische Blattfläche, was auf eine geringere Produktion von Blattmasse bei stärkerer umgebender Bodenvegetation hinweist.

Bei *Q. saponaria* konnten über den Lichteinfluss hinaus ebenfalls Cofaktoren ermittelt werden, die in der **dunklen Lichtklasse** auf die Response-Variablen wirkten. Auch hier wirkte sich eine größere Bodentiefe positiv aus, in diesem Fall auf den WHD der Pflanzen. Riveros et al. (1976) weisen in einer Studie über *Q. saponaria* auf ihr tiefes Wurzelsystem hin, mit welchem sie in tiefere Bodenschichten gelange, die auch im Sommer Wasser länger speichern. So konnte *Q. saponaria* auch im vorliegenden Fall eine steigende Bodentiefe für sich nutzen.

Auch ein positiver Einfluss größerer Bodenfeuchte auf den WHD konnte hier gezeigt werden. Für das Wachstum von *Q. saponaria* war unter Überschildung die Bodenfeuchte offenbar von hoher Bedeutung. Sie wirkte sich auch positiv auf die stomatäre Leitfähigkeit aus, im Modell gemeinsam mit der Strahlungsverfügbarkeit.

Erneut konnte auch ein positiver Düngeeinfluss nachgewiesen werden, ebenfalls auf den WHD der Pflanzen.

Auch die Nähe eines Nachbarbaumes spielte eine Rolle. Je näher ein Nachbarbaum zur Versuchspflanze stand, desto kleiner waren Sprosslänge, WHD und Volumenindex von *Q. saponaria*. Hier bestand kein Unterschied zwischen der 25-jährigen *N. glauca*-Überschirmung und der *P. radiata*-Überschirmung. Dieses Ergebnis gibt bereits Hinweise für die Etablierung: In Chile heimische Baumarten unter einem Plantagenvorwald von *P. radiata* oder mit *P. radiata*-Jungpflanzen gemeinsam anzupflanzen, könnte eher nachteilige Wirkungen auf die Entwicklung der Jungpflanzen haben. Gab es signifikante Unterschiede zwischen den beiden Flächen, so schnitt die PR-Fläche in jedem Fall schlechter ab (z.B. geringerer WHD und Volumenindex bei *N. obliqua* in der dunklen Lichtklasse). Allerdings konkurrieren auch die Jungpflanzen, die in einen älteren *N. glauca*-Bestand eingebracht wurden, ganz offensichtlich mit dem Schirmbestand um Ressourcen. Im Rahmen dieser Studie konnte dieser Konkurrenzeinfluss nur an *Q. saponaria* gezeigt werden. Beide Erkenntnisse sollten in zukünftigen Studien mit längerfristig angelegten Konkurrenzversuchen untermauert werden, z.B. über die Entfernung der Altholzwurzelkonkurrenz. Coomes und Grubb (2000) analysierten Studien, in denen die Altholzwurzelkonkurrenz ausgeschaltet wurde. Auf feuchteren, nährstoffreicheren Böden war das Licht der limitierende Faktor, während auf nährstoffärmeren Böden und in trockeneren Regionen die Konkurrenz um unterirdische Ressourcen wichtiger wurde.

Negativ wirkte auf den WHD die steigende umgebende Bodenvegetation. Dies kann auf eine Konkurrenz um unterirdische Ressourcen, vor allem Wasser, hinweisen (siehe zuvor zitierte Studie von Coll et al. 2004). Davis et al. (1999) untersuchten die Eichenarten *Quercus macrocarpa* und *Quercus ellipsodalis* unter zwei verschiedenen Lichtbedingungen, drei Stufen von N-Düngung und drei Bewässerungsstufen. In allen Stufen wuchsen die Pflanzen jeweils mit und ohne umgebende krautige Bodenvegetation. Dabei war das Überleben beider Arten höher, wenn die Vegetation auf gut bewässerten und beschatteten Plots entfernt wurde. Der volumetrische Bodenwassergehalt war in beschatteten Plots ohne krautige Vegetation höher. Dieser Einfluss war am höchsten in der trockenen Bewässerungsstufe.

Licht und Bodenfeuchte in 20-50 cm wirkten sich im Modell gemeinsam positiv auf die stomatare Leitfähigkeit aus. Auf diese wirkte auch die Düngung, allerdings diesmal negativ. Auch hier kann wie bei *N. obliqua* in der hellen Lichtklasse ein negativer Effekt einer (Über-)Düngung auf den Wasserhaushalt der Grund gewesen sein.

Die SLA war bei steigender Bodenfeuchte (20-50 cm) größer. Eine Metastudie von Poorter et al. (2009) über die LMA (leaf dry mass per area = Kehrwert der SLA) zeigte, dass die SLA

durch Wasser beeinflusst wird, wenn auch nicht im selben Maß wie durch Licht: mit steigender Wasserverfügbarkeit wird sie größer (die LMA wird kleiner).

Außerdem war sie auf PR niedriger als auf NG, was möglicherweise denselben Grund wie bei *N. glauca* in der dunklen Lichtklasse hatte: Wenig Beschattung durch die Kiefern direkt nach Versuchsanlage, was sich noch über mehrere Vegetationsperioden auf die SLA auswirkte.

In der **hellen Lichtklasse** fand sich ein negativer Einfluss des Lichtes und der Bodenfeuchte in 0-20 cm auf Sprosslänge, WHD und Volumenindex, während sich die Bodenfeuchte in 20-50 cm positiv auf diese drei Faktoren auswirkte. Wie bereits oben diskutiert, kann der unterschiedliche Effekt der Bodenfeuchte in der oberen und in der tieferen Bodenschicht ein Zufallseffekt sein. Die stomatäre Leitfähigkeit wurde durch zwei Faktoren beeinflusst: Bodentiefe und Biomasse der umgebenden Vegetation wirkten sich negativ auf sie aus. Hier schien sich auch auf besser durchfeuchteten Böden (Variante SB im Vergleich zu PR und NG) die Konkurrenz durch die Bodenvegetation zumindest leicht negativ auf den Gaswechsel der Pflanzen auszuwirken. Warum sich eine höhere Tiefgründigkeit negativ auf die Leitfähigkeit auswirken kann, ist nicht unmittelbar nachvollziehbar und kann ebenfalls ein Zufallseffekt sein. Die SLA stieg hingegen bei steigender Bodentiefe und erneut, wie in der dunklen Lichtklasse, bei steigender Bodenfeuchte (0-20 cm).

Es fällt auf, dass der Wurzelhalsdurchmesser bei *Q. saponaria* besonders in der dunklen Lichtklasse ein sensibles Merkmal für das Wachstum war, der stärker als die Sprosslänge auf unterschiedliche Umweltbedingungen reagierte.

Die zu Beginn gestellte Frage „Erklärt die Strahlungsverfügbarkeit das Wachstum und die Ökophysiologie dieser Arten ausreichend?“ kann also mit nein beantwortet werden; weitere Cofaktoren spielten eine Rolle. Es lässt sich jedoch nicht abschließend beantworten, welcher Faktor für welche Baumart der entscheidende war. Bei *N. obliqua* und *Q. saponaria* ist der Einfluss des Lichtes innerhalb der Lichtklassen z.T. deutlich erkennbar. Auch ein Einfluss der Bodenfeuchte wird deutlich, sowohl gemeinsam mit dem Licht als auch ohne Licht im Modell. Das signifikant höhere Wachstum bzw. die höhere stomatäre Leitfähigkeit und SLA in der hellen Lichtklasse (Variante SB) können durchaus auf höhere Bodenfeuchte (zumindest im Vergleich zur Variante PR), aber vor allem auf mehr Licht zurückzuführen sein. Der Versuchsaufbau erlaubt es allerdings nicht, die Einflüsse beider Faktoren klar voneinander zu trennen. Leider war es nicht möglich, innerhalb dieses Versuchs das pflanzenverfügbare Wasser zu ermitteln. Der Klimakammerversuch konnte jedoch den Einfluss der Wasserverfügbarkeit zumindest für *N. obliqua* und *Q. saponaria* deutlicher machen.

4.2.1.3 Zeitliche Entwicklung von Wachstum und stomatärer Leitfähigkeit über die Vegetationsperiode

Die dritte zu Beginn des Versuchs gestellte Frage war: „Welche Phase innerhalb der Vegetationsperiode ist entscheidend für das Wachstum und die stomatäre Leitfähigkeit jeder dieser Arten?“

Es ist aus der Auswertung des Zuwachses der drei Baumarten ersichtlich, dass der höchste absolute Sprosszuwachs aller drei Arten im Frühjahr (Oktober bis November) und zu Beginn des Sommers (November bis Januar) stattfand. *N. obliqua*, die bereits über die vorangegangenen Vegetationsperioden einen Zuwachsvorsprung erlangt hatte, hatte auch in der betrachteten Wachstumsperiode den höchsten absoluten Zuwachs.

Dabei leistete *Q. saponaria* zwischen Oktober und November den größten Beitrag zum Gesamtzuwachs und sank dann bis zum Ende der Vegetationsperiode im Zuwachs ab. *N. obliqua* und *N. glauca* leisteten den maximalen Beitrag zum Gesamtzuwachs zwischen November und Januar. Bei allen drei Arten unterschieden sich aber die Beiträge zum Spross-Gesamtzuwachs zwischen Oktober und November sowie zwischen November und Januar nicht signifikant, so dass diese Ergebnisse lediglich Tendenzen aufzeigen. Sicher ist zu sagen, dass alle drei Arten ihren größten Beitrag zum Gesamtzuwachs bis Januar abgeschlossen hatten.

Bei allen drei Arten sank der Beitrag zum Sprosszuwachs in der Hochsommer-Phase zwischen Januar und Februar stark ab und war von Februar bis April am geringsten. *N. obliqua* lag dabei immer signifikant höher als mindestens eine und im Januar und Februar als beide der anderen Arten. Beim WHD ist der Verlauf ausgeglichener, und es gab keine signifikanten Unterschiede – lediglich von Februar bis April konnte festgestellt werden, dass *Q. saponaria* signifikant über *N. obliqua* und *N. glauca* lag.

Für alle drei Arten war offenbar die Phase des Frühjahrs und der Beginn des Sommers entscheidend für den Sprosszuwachs. Ab Februar sank der Zuwachs ab, was in der dann der einsetzenden Trockenperiode Ressourcen sparte. Dies könnte eine Strategie sein, die allen Arten Vorteile unter mediterranen Bedingungen verschafft, da sie besonders dann stark zuwachsen, wenn noch ausreichend Wasser der Winterniederschläge im Boden gespeichert ist, und den Zuwachs dann absenken. Das könnte eine Anpassung an längere Trockenperioden darstellen. Für *Q. saponaria* konnten dies Riveros et al. (1976) nachweisen: Sie untersuchten physiologische und morphologische Eigenschaften von naturverjüngten *Q. saponaria*-Pflanzen alle zwei Wochen über vier Jahre hinweg. Sie stellten fest, dass der Zuwachs hauptsächlich im Frühjahr stattfand. Das Wachstum begann dabei schon zum Ende des Winters hin.

Es fällt allerdings gerade beim WHD-Zuwachs auf, dass *Q. saponaria* auch zum Ende der Vegetationsperiode noch Zuwachs leistete und dann auch im Zuwachs die anderen beiden Arten überstieg. Riveros et al. (1976) stellten fest, dass *Q. saponaria* eine günstige Wasserbilanz über das ganze Jahr hinweg aufrechterhalten kann, da die Art ein tiefes Wurzelsystem und eine xeromorphe, d.h. an Trockenheit gut angepasste Struktur habe.

Interessant ist die Tatsache, dass die Phasen des höchsten Zuwachses und die Phasen der höchsten stomatären Leitfähigkeit sich nicht überlappten. Bei *N. obliqua* war die stomatäre Leitfähigkeit im Sommer höher als im Frühjahr und zum Ende der Vegetationsperiode. Bei *N. glauca* stieg die Leitfähigkeit im Frühsommer an, hatte ihr Maximum im Sommer und sank dann wieder etwas, allerdings nicht auf das Niveau des Frühjahrs. *Q. saponaria* verringerte die Leitfähigkeit und damit den Gaswechsel bereits früher, ein Rückgang war bereits im Februar zu sehen und in der letzten Messperiode im April war die stomatäre Leitfähigkeit geringer als in der gesamten Vegetationsperiode. Alle drei Arten öffneten also ihre Stomata bei hoher Strahlung. *Q. saponaria* wuchs zwar am Ende der Vegetationsperiode zumindest im WHD weiter zu, verringerte aber ihren Gaswechsel stark.

Chapin III et al. (1990) führen aus, dass Asynchronität von Nährstoffangebot und Nährstoffnachfrage bei Pflanzen eher die Regel als die Ausnahme ist: So wachsen Pflanzen wahrscheinlich überwiegend mit Hilfe von vorab gespeicherten Nährstoffreserven zu. Solly et al. (2018) untersuchten das chronologische Alter von Feinwurzeln von verholzten Pflanzen. Sie stellten fest, dass die Altersspanne der Feinwurzeln groß war, und vermuteten, dass es eine zeitliche Verschiebung zwischen Kohlenstoffassimilation durch Photosynthese und Nutzung dieses Kohlenstoffs für die Feinwurzelbildung gab. Sie schlossen daraus, dass die Pflanzen Kohlenstoff speicherten und erst lange Zeit später nutzten.

Überträgt man diese Erkenntnisse auf die vorliegende Untersuchung, so könnten im Sommer durch hohe photosynthetische Aktivität Nährstoffe gespeichert werden, die dann erst im nächsten Frühjahr für den Zuwachs genutzt werden.

4.2.2 Klimakammerversuch

4.2.2.1 Reaktion der Baumarten auf unterschiedliche Strahlungsbedingungen und unterschiedlich starken Trockenstress

Spross- und WHD-Zuwachs von *Q. saponaria* zeigten am Ende des Versuchs deutlichere Unterschiede zwischen den Behandlungen als die von *N. obliqua*. Bei *N. obliqua* schwankten die Werte innerhalb der Varianten stärker, v.a. in den gut bewässerten Behandlungsvarianten. Letztere Baumart hatte nur beim WHD-Zuwachs einen Unterschied zwischen der Variante

„hell/100%“ und der Variante „dunkel/trocken“. Hier kann nicht endgültig geklärt werden, ob der Unterschied allein auf der Bewässerung oder auch auf der Strahlung beruht. Da aber *N. obliqua* als ausgesprochene Lichtbaumart gilt und auch der Freilandversuch eine positive Lichtreaktion zeigte, ist für diese Baumart wahrscheinlich sowohl eine hohe Strahlungsverfügbarkeit als auch eine ausreichende Wasserverfügbarkeit entscheidend. Bei *Q. saponaria* konnten keine Unterschiede zwischen den Strahlungsvarianten, etwa zwischen der gut bewässerten „hellen“ und „dunklen“ Variante, ausgemacht werden. Die Unterschiede in den Zuwächsen können daher vorrangig auf die verschiedenen Bewässerungsvarianten zurückgeführt werden.

Im Baumartenvergleich wuchs *Q. saponaria* im Spross bei der dunklen, stark ausgetrockneten Variante mehr zu als *N. obliqua*. Der WHD von *Q. saponaria* war zum Ende in allen Varianten höher, außer in der Variante dunkel/100%. *Q. saponaria* hatte also am Ende zumindest den WHD betreffend einen Wuchsvorsprung, was darauf hinweist, dass diese Art mit den trockenen Bedingungen besser zurechtkam als *N. obliqua*.

Nach Ende des Versuchs war am Merkmal der **Gesamtbiomasse** der Versuchspflanzen fast ausschließlich der Bewässerungseffekt zu erkennen. Bei beiden Baumarten war die Biomasse der gut bewässerten Pflanzen – unabhängig von der Strahlung – höher als diejenige der unter starkem Trockenstress stehenden. Bei *N. obliqua* war auch die Gesamtbiomasse der unter mittlerem Trockenstress stehenden Pflanzen unter vollem Licht signifikant höher als die der unter starkem Trockenstress stehenden unter vollem Licht. Hier war also auch ein Effekt der weniger extremen Austrocknung erkennbar, was auf einen potentiellen Grenzwert für die Wasserversorgung bei weniger als 40 % Wasserkapazität hindeutet. Bei *N. obliqua* war auch der einzige mögliche Effekt der Strahlung zu erkennen, der aber nicht vom Bewässerungseffekt getrennt werden konnte: Die Biomasse der Pflanzen unter vollem Licht und mittlerem Trockenstress war höher als die unter reduziertem Licht und starkem Trockenstress. Hier zeigt sich erneut die Bedeutung beider Faktoren für die Lichtbaumart *N. obliqua*. *Q. saponaria* zeigte dieselbe Überlegenheit der gut bewässerten gegenüber den stark trockengestressten Pflanzen. Auch hier war zudem ein Vorteil der nur mittel bewässerten über der stark ausgetrockneten Variante im vollen Licht erkennbar.

Vor Beginn des Versuchs lag der Anteil der oberirdischen Biomasse (Blätter, Spross und Äste) bei *N. obliqua* höher als der der unterirdischen Biomasse; er betrug etwa 54 %. Bei *Q. saponaria* war dieses Verhältnis noch ausgeprägter: Die oberirdische Biomasse nahm 68 % ein, die Wurzelbiomasse nur 32 %.

Die **Biomasseallokation** von jungen Pflanzen ist ein häufig untersuchtes Merkmal, um die Reaktion auf Umwelteinflüsse und ihre Anpassungsstrategien an Umweltbedingungen zu erkennen (Ammer et al. 2004). Geringe Lichtverfügbarkeit führt generell bei Pflanzen dazu, dass sie, um die Blattfläche für die Photosynthese zu vergrößern, mehr Biomasse in die Blätter verlagern (Chen 1997; Lambers und Poorter 1992). Geringe Wasserverfügbarkeit hingegen führt zu einer Biomasseallokation in die Wurzeln (Lambers und Poorter 1992). Dabei wurde beobachtet, dass eine höhere Plastizität der Biomasseallokation bei schnell wachsenden Arten vorliegt (Lambers und Poorter 1992).

Die Analyse der Allokation von *N. obliqua* in den verschiedenen Varianten zeigte eine Reduktion der Blattbiomasse und eine Steigerung der Wurzelbiomasse unter trockener werdenden Bedingungen. Ein klarer Beleuchtungseffekt war auch hier nicht auszumachen; die Unterschiede bestehen vornehmlich zwischen den Bewässerungsstufen bzw. die Einflüsse sind nicht klar zu trennen. Es wird jedoch deutlich, dass *N. obliqua* bei steigendem Trockenstress seine Blattbiomasse anteilig verringerte und seine Wurzelbiomasse anteilig erhöhte. Dies kann eine Strategie der Pflanze sein, die Blätter vor Trockenschäden zu bewahren und gleichzeitig über das Wurzelsystem mehr unterirdische Ressourcen zu erschließen, vor allem Wasser. Schall et al. (2012) untersuchten junge Buchen und Fichten im Gewächshaus unter verschiedenen Licht- und Bewässerungsstufen und konnten eine signifikante Erhöhung der Wurzelbiomasse von Buchen unter Trockenstress zeigen. Im Vergleich zu jungen Fichten zeigten die Buchen eine höhere Plastizität.

Die Strategie von *Q. saponaria* war eine andere: Die Baumart reduzierte zwar ihre absolute Biomasse unter Trockenstress, zeigte jedoch eine kaum veränderte Biomasseallokation. Ausschließlich der Grobwurzelanteil der stark trockengestressten Variante unter vollem Licht war signifikant erhöht im Vergleich zum Grobwurzelanteil der beschatteten, gut bewässerten Variante. Der Versuch dauerte insgesamt fünf Monate – es scheint möglich, dass diese Anpassungsstrategie sich nach einer längeren Versuchsdauer deutlicher gezeigt hätte. Dies ist ein Hinweis darauf, dass *Q. saponaria* besser an längere Trockenperioden angepasst ist als *N. obliqua*, was auch dem in Chile weiter nördlich gelegenen Verbreitungsgebiet entspricht. Ihren relativen Blattanteil hielt *Q. saponaria* unter steigendem Trockenstress konstant.

(Donoso et al. 2011) führten ein Experiment mit *Q. saponaria* unter zwei verschiedenen Bewässerungsstufen (gut bewässert und trockengestresst) durch. Sie fanden eine Erhöhung des Wurzel-Spross-Verhältnisses bei den trockengestressten Pflanzen nach einer Vegetationsperiode. Insgesamt reduzierte sich die Blattbiomasse der trockengestressten Pflanzen, sodass sich

die Transpirationsrate verringerte. Ovalle et al. (2015) führten einen Pflanzversuch mit *Q. saponaria* im Freiland unter zwei Bewässerungsvarianten durch: gut bewässert und gar nicht bewässert. *Q. saponaria* hatte eine hohe Überlebensrate trotz langer Trockenperioden im Sommer. Unter Trockenstress reduzierte die Art ihre oberirdische Biomasse um etwa 43 %. Außerdem vergrößerte sie ihre Wurzeloberfläche, ihr Wurzelvolumen und ihren Wurzeldurchmesser unter Wasserstress. Die Autoren führen dies auf eine hohe Flexibilität der Art zurück, die es ihr erlaubt, Trockenperioden zu überstehen. Magni et al. (2018) untersuchten verschiedene Herkünfte von *Q. saponaria* in einer Baumschule unter gut bewässerten und trockengestressten Bedingungen. Das Wurzel-Spross-Verhältnis veränderte sich unter trockengestressten Bedingungen nicht. Allerdings reduzierten sich Wachstum, Gesamtbiomasse und Überleben der Pflanzen unter Trockenstress. Mit Ausnahme des Überlebens bestätigen die Ergebnisse dieser Autoren die der vorliegenden Untersuchung.

Die **Blattzahl** war ein Merkmal, welches sowohl Licht- als auch Trockenstress-Einflüsse zeigen konnte. Hier wurden die unterschiedlichen Strategien der Baumarten noch einmal deutlich. Die Blattzahlen von *N. obliqua* sanken mit abnehmender Wasserverfügbarkeit. Die mittel und stark trockengestressten Pflanzen unter vollem Licht hatten dabei noch mehr Blätter als die mittel und stark trockengestressten unter Beschattung. Dabei sank die Blattzahl in der Reihenfolge hell/40% > hell/trocken > dunkel/40% > dunkel/trocken. Daraus kann gefolgert werden, dass das Licht die Blattzahl stark beeinflusste, da die Pflanzen, die mehr Licht zur Verfügung hatten, eine höhere Blattzahl aufrechterhalten konnten.

Q. saponaria zeigte ebenfalls eine positive Reaktion auf Strahlung und Bewässerung, da die Variante „hell/100%“ die höchsten Blattzahlen hatte. Allerdings fanden sich die geringsten Blattzahlen in den Varianten „hell/trocken“ und „dunkel/40%“. Auffallend war, dass die Pflanzen der Variante „dunkel/trocken“ ihre Blattzahl auf demselben Niveau halten konnten wie die der Variante „dunkel/100%“ sowie der Variante „hell/40%“. Dies können zufällige Effekte gewesen sein, es kann jedoch erneut – wie die Biomasseallokation – für die Fähigkeit dieser Baumart sprechen, starken Trockenstress zu überstehen. Dabei kann die Beschattung sogar von Vorteil gewesen sein, da die Pflanzen dort auch weniger transpirierten. Zumindest im Vergleich der stomatären Leitfähigkeiten der Varianten „hell/trocken“ und „dunkel/trocken“ wird der signifikant stärkere Stomataschluss der unter weniger Licht aufgewachsenen Pflanzen deutlich (siehe Kapitel 3.2.5), was den Gaswechsel verringerte und damit Ressourcen schonte. Befindet sich eine Ressource wie Wasser im Mangel, so ist es für die Pflanze wichtig, sie zu erhalten, weswegen Pflanzen unter Wasserstress ihre Transpiration verringern (Lambers und Poorter

1992). Riveros et al. (1976) konnten feststellen, dass *Q. saponaria* im Freiland über den Sommer hinweg Blätter abwarf, um lange Trockenperioden zu überstehen.

Eine Anpassung der Pflanzen an die unterschiedlichen Bedingungen in der Klimakammer über die **spezifische Blattfläche** konnte ebenfalls gezeigt werden. So hatte *N. obliqua* eine größere Blattfläche im Vergleich zum Gewicht in der beschatteten, gut bewässerten Variante als in der mittel bewässerten unter vollem Licht. Hier kann sich sowohl ein Licht- als auch ein Bewässerungseffekt gezeigt haben (vgl. Poorter et al. 2009; die SLA wird sowohl durch Licht als auch durch Wasser beeinflusst).

Bei *Q. saponaria* zeigte sich ausschließlich ein ausgeprägter Beschattungseffekt. Die Pflanzen, die unter vollem Licht gewachsen waren, hatten unabhängig von ihrer Bewässerung eine signifikant niedrigere SLA als die Pflanzen, die unter guter Bewässerung und Beschattung aufgewachsen waren. Hier zeigte sich eine hohe Plastizität der Blätter von *Q. saponaria*. Die Strahlungsverfügbarkeiten waren nicht extrem unterschiedlich (150 und $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), wirkten sich aber bereits messbar auf die SLA aus. Beide Arten scheinen also eine morphologische Anpassungsfähigkeit an variierende Lichtverhältnisse zu besitzen. Bei geringerer Lichtverfügbarkeit wird die Blattfläche im Verhältnis zum Gewicht vergrößert, das Blatt hat mehr Fläche, um Photosynthese zu betreiben und das geringere Licht einzufangen. Curt et al. (2005) untersuchten Sämlinge von *Fagus sylvatica*, die unter einem Schirm von *Pinus sylvestris* unter verschiedenen relativen Lichtverfügbarkeiten aufwuchsen. Im Schatten war die spezifische Blattfläche signifikant höher.

Besonders deutlich macht dies der Unterschied in der mittleren spezifischen Blattfläche zwischen den Arten. Während die SLA der hartlaubigen Art *Q. saponaria* im Mittel über alle Behandlungen bei $7,45 \pm 0,17 \text{ m}^2/\text{kg}$ lag, so lag die spezifische Blattfläche von *N. obliqua* bei $17,1 \pm 0,86 \text{ m}^2/\text{kg}$. Die spezifische Blattfläche ist ein hoch variabler Parameter, der sich nicht nur je nach Umweltbedingungen innerhalb einer Art, sondern auch zwischen Arten stark unterscheidet (Scheepens et al. 2010). Wie Wilson et al. (1999) beschreiben, wird die SLA als ein Parameter betrachtet, der das Resultat zuvor durch die Pflanze gewonnener Ressourcen darstellt. Arten mit hoher SLA seien produktiv, aber nicht so langlebig und eher Fressfeinden ausgesetzt. Pflanzen mit niedrigerer SLA seien dafür besser an Umgebungen mit geringer Ressourcenverfügbarkeit (Wasser, Nährstoffe) angepasst, da sie die aufgenommenen Ressourcen besser zurückhalten (Wilson et al. 1999). Die Autoren weisen aber auch darauf hin, dass die Variabilität dieses Parameters einige Nachteile mit sich bringt. Nicht nur variere die SLA häufig

stark zwischen Messwiederholungen, sondern sie sei auch durch die natürliche Dicke der Blätter beeinflusst. Hier schlagen die Autoren den Parameter des Blatt-Trockenmassegehaltes (leaf dry matter content) vor, der von der Blattdicke nicht abhängig ist. Allerdings sei noch nicht klar, wie nützlich der Parameter in trockenen Klimazonen mit vielen Sukkulenten sei (Wilson et al. 1999).

Innerhalb der Lichtstufen war die **stomatäre Leitfähigkeit** bei *N. obliqua* deutlich höher in den gut bewässerten als in den stark ausgetrockneten Varianten. Zwischen den Lichtstufen war nur ein Unterschied sichtbar: Die stomatäre Leitfähigkeit der Behandlung „hell/100%“ war höher als die der Behandlung „dunkel/trocken“. Auch hier war entsprechend wieder der Bewässerungseffekt deutlicher ausgeprägt als der Lichteffect. Bei *Q. saponaria* waren beide Effekte sichtbar: Die Leitfähigkeiten der gut bewässerten Varianten waren signifikant höher als die der unter starkem Trockenstress stehenden. Die Variante „hell/trocken“ hatte eine signifikant höhere stomatäre Leitfähigkeit als die Variante „dunkel/trocken“, d.h. der Effekt der Beschattung zeigte sich unter starkem Trockenstress.

Q. saponaria reagierte sowohl auf weniger Wasser als auch auf weniger Licht mit einer Verringerung ihrer stomatären Leitfähigkeit, das heißt mit Stomataschluss und damit verringertem Gasaustausch. Dies kann als Anpassungsmechanismus bei Trockenstress und geringerer Lichtverfügbarkeit interpretiert werden. Trotzdem waren die Leitfähigkeiten von *Q. saponaria* generell höher als die von *N. obliqua* in den Varianten „hell/100%“, „hell/40%“, „hell/trocken“ und „dunkel/trocken“. Es ist also möglich, dass diese Art später Trockenstress „empfindet“ als *N. obliqua*. In einer Untersuchung von Armesto (1983) wurde festgestellt, dass *Q. saponaria* unter starker Trockenheit noch weiterwuchs. Riveros et al. (1976) wiesen auf die sehr ausgeglichene Wasserbilanz von *Q. saponaria* über das Jahr hinweg hin.

Im Vergleich der Behandlungen war darüber hinaus zu sehen, dass die gut bewässerten Behandlungen „Hell/100%“ und „Dunkel/100%“ bei beiden Baumarten die signifikant höchsten stomatären Leitfähigkeiten zeigten¹¹. Bei ausreichend Wasser waren die Stomata geöffnet, sodass Gaswechsel betrieben werden konnte. Die niedrigsten Leitfähigkeiten fanden sich bei den Varianten, die starker Austrocknung ausgesetzt waren. Dies macht deutlich, dass die Pflanzen ihre Stomata in langen Trockenphasen schlossen, um Ressourcen zu schonen. Die Werte der trockenen Varianten lagen bei *N. obliqua* bei rund 72 bzw. 55 mmol m⁻² s⁻¹ und bei *Q. saponaria* bei rund 257 und 111 mmol m⁻² s⁻¹. Dies weist darauf hin, dass die Stomata nicht ganz

¹¹ Dies gilt nur eingeschränkt für die Variante „Dunkel/100%“ bei *Q. saponaria*, die sich nicht von der Variante „Dunkel/40%“ unterscheidet.

geschlossen waren und die Pflanzen auch unter Lichtmangel bzw. Trockenstress zumindest in geringem Maße weiter Gaswechsel betrieben.

Bei beiden Baumarten konnte ein Unterschied der **Photosyntheserate** bei Lichtsättigung, d.h. an dem Punkt, an dem die Photosyntheseleistung trotz steigenden Lichtes nicht mehr steigt, gezeigt werden. Auch hier war allerdings kein klarer Einfluss der unterschiedlichen Lichtbedingungen zu erkennen. Bei beiden Baumarten hatten die gut bewässerten Pflanzen eine höhere Photosyntheserate bei Lichtsättigung als die stark trockengestressten. Die Lichtkompensationspunkte, an denen die Photosyntheserate genauso groß ist wie die Atmungsrate, unterschieden sich nur bei *Q. saponaria* innerhalb der beschatteten Variante, wo der LCP der mit 40% Wasserkapazität bewässerten Pflanzen signifikant über dem der stark trockengestressten lag. Das bedeutet, dass ein Nettogewinn der Photosynthese bei stark trockengestressten Pflanzen eher eintrat und kann ebenfalls als Anpassungsmechanismus an Trockenheit gesehen werden.

Vermutlich war die Lichtverfügbarkeit in der Klimakammer nicht hoch und die Lichtunterschiede nicht extrem genug, um einen Lichteinfluss zu zeigen. Es konnte allerdings nachgewiesen werden, dass die Wasserversorgung der Pflanze einen deutlichen Einfluss auf die Photosyntheseleistung hatte.

Martínez Pastur et al. (2007) ermittelten die Photosyntheserate an jungen *Nothofagus pumilio*-Pflanzen im Gewächshaus unter drei Licht- und zwei Bewässerungsstufen. Sie konnten einen gegenteiligen Effekt zeigen: Die Photosyntheserate bei Lichtsättigung war bei Pflanzen, die unter leichten Trockenstress (40-60% Wasserkapazität) gesetzt wurden, war höher als bei Pflanzen, die bei 80-100% Wasserkapazität aufwuchsen.

Bei ihrer Untersuchung an *Q. saponaria* unter zwei verschiedenen Bewässerungsstufen (gut bewässert und trockengestresst) fanden Donoso et al. (2011) hingegen eine signifikante Reduktion der Nettophotosyntheserate, der stomatären Leitfähigkeit und der Transpirationsrate von *Q. saponaria* bei den trockengestressten Pflanzen im Vergleich zu den gut bewässerten.

Read und Hill (1985) untersuchten *N. obliqua* unter höherer Lichtverfügbarkeit und konnten Lichteinflüsse erkennen. Sie erstellten Lichtkurven von *Nothofagus obliqua* unter Sonnen- und Schattenbedingungen ($700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ und $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) in einem Gewächshaus. Unter Sonnenbedingungen entstand eine steilere Kurve und der Lichtsättigungspunkt wurde bei höherer PPFD erreicht. Die Kurve der unter Schattenbedingungen aufgewachsenen Pflanzen war flacher, da der Lichtsättigungspunkt schon bei weitaus niedrigerer PPFD erreicht wurde. Bei Pflanzen, die unter Schattenbedingungen aufgewachsen sind, muss demnach die höchste Leistung schon früh eintreten, weil kein weiteres Licht mehr zur Verfügung stehen wird.

Zu Beginn des Versuchs wurde die Frage gestellt, welche Reaktion Wachstumsparameter, Biomasseverteilung, spezifische Blattfläche, stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheseleistung von *Nothofagus obliqua* und *Quillaja saponaria* auf unterschiedliche Strahlungsbedingungen zeigen. Einen klaren Effekt der Strahlung bildeten die spezifische Blattfläche sowie die Blattzahl ab. Um auch bei den anderen Merkmalen eine deutlichere Reaktion erkennen zu können, wäre wahrscheinlich eine höhere Strahlungsverfügbarkeit in der Klimakammer notwendig gewesen.

Ammer (2003) konnte zeigen, dass junge Buchen unter Fichtenschirm mit sinkendem Lichtge-nuss auch geringere Höhen, Durchmesser, sowie Wurzel-, Spross- Zweig- und Blattbiomasse hatten. Johnson et al. (1997) untersuchten junge Buchen unter Buchenschirm und fanden heraus, dass sowohl Wachstum als auch Photosyntheserate der Buchen unter höherem Licht in Bestandeslücken höher waren. Coopman et al. (2010) untersuchten die Photosyntheseleistung von *Nothofagus nitida* unter 20, 300 und 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PPFD, wobei Lichtkompensations- und Lichtsättigungspunkte mit steigender Strahlung anstiegen. Die Tatsache, dass die Photosyntheserate bei Lichtsättigung in der vorliegenden Untersuchung keine signifikanten Unterschiede zwischen den Lichtvarianten zeigte, bestätigt, dass in zukünftigen Untersuchungen an diesen mediterranen, an hohe Strahlung angepassten Arten höhere Lichtintensitäten angewendet werden müssen.

Die zweite zu Beginn des Versuchs gestellte Frage war, welche Reaktion Wachstumsparameter, Biomasseverteilung, spezifische Blattfläche, stomatäre Leitfähigkeit und Photosyntheseleistung von *Nothofagus obliqua* und *Quillaja saponaria* auf unterschiedlich starken Trockenstress zeigen. Wie beschrieben, war besonders an den Merkmalen Zuwachs, Biomasseverteilung, stomatäre Leitfähigkeit und Photosynthese der Effekt des steigenden Trockenstresses und die unterschiedlichen Anpassungsstrategien der beiden Baumarten zu erkennen.

4.2.3 Ergebnissynthese der beiden Versuche und waldbauliche Empfehlungen

Im Folgenden sollen die Ergebnisse des Klimakammerversuchs für jede Baumart gemeinsam mit den Ergebnissen des Freilandversuchs betrachtet und bestätigende sowie eventuell einander widersprechende Ergebnisse erörtert werden. Auch die Ergebnisse aus der Untersuchung von *N. glauca* im Freiland werden noch einmal zusammengefasst.

Die Baumart *N. glauca* konnte wie beschrieben in der Klimakammer nicht untersucht werden, weswegen eine Ergebnissynthese nur für die Arten *N. obliqua* und *Q. saponaria* möglich ist. Bezugnehmend auf die letzte Forschungsfrage sollen schließlich waldbauliche Empfehlungen aus der Ergebnissynthese beider Versuche abgeleitet werden.

Die Ergebnisse des Freilandversuchs sind zunächst in die vor Ort herrschenden Bedingungen einzuordnen. Vor allem im Frühjahr regnete es viel, sodass wahrscheinlich über die Vegetationsperiode hinweg ein länger andauernder Wasserspeicher vorhanden war als dies in den Vorjahren der Fall gewesen sein mag. Die Vegetationsperiode war im Schnitt etwas kühler als in den drei Vorjahren. Durch die Nähe zur Küste war die Luftfeuchte besonders hoch, d.h. der ozeanische Einfluss konnte die mediterranen Bedingungen etwas abmildern. Der Klimakammerversuch wurde so angelegt, dass die Bedingungen klimatisch mehr Stress auf die Pflanzen ausübten. Die eingestellten hohen Temperaturen orientierten sich an den Temperaturen im Januar auf den Versuchsflächen. Da der Versuch in der Klimakammer 5 Monate andauerte, waren die Pflanzen länger andauernd höheren Temperaturen ausgesetzt, was gemeinsam mit den Bewässerungsstufen eine lange Trockenperiode simulieren sollte. Es ist klar, dass die Pflanzen in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet weniger starkem Wasser- und Wärmestress ausgesetzt sind, allerdings erhalten sie dort mehr Strahlung als die in der Klimakammer erreichbaren $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Nothofagus glauca ist die Baumart, die im Untersuchungsgebiet sowie weiter nördlich natürlich im Hauptbestand vorkommen würde. Sie hatte ihr höchstes Überleben auf der mit *N. glauca* überschirmten und auf der nur seitlich beschatteten Fläche, ihre höchste Mortalität auf dem Kahlschlag und darauffolgend auf der mit *P. radiata* überschirmten Fläche. Überlegenes Wachstum zeigte sie auf der Fläche, die seitlich beschattet war, was zumindest auf einen Lichteinfluss hinweist, der innerhalb der Lichtklassen nicht weiter spezifiziert werden konnte. Ihre stomatare Leitfähigkeit war dort ebenfalls am höchsten und im Vergleich der Baumarten grundsätzlich am höchsten. Sie steigerte ihre Leitfähigkeit in den Sommermonaten und senkte sie zum Herbst hin langsam ab. Düngung führte bei dieser Art zu einer erhöhten Mortalität auf der *N. glauca*-Schirmfläche und innerhalb der Lichtklassen nicht zu gesteigertem Wachstum. Die spezifische Blattfläche war nicht so hoch wie die von *N. obliqua*. Die Blätter von *N. glauca* sind eher rau und ledrig (siehe Abb. 6, Kapitel 1.6.2) und für eine laubabwerfende Art morphologisch gut an das mediterrane Klima angepasst, in dem sie natürlicherweise wächst.

Wie bereits in Kapitel 5.1.1 zitiert, beschrieben Santelices et al. (1995) die Annahme, dass sich *N. glauca* über kleinere Störungen, z.B. Einzelbaumwürfe, verjüngt. Fajardo und Alaback (2005) betrachteten Naturverjüngung von *N. glauca*. Sie betonen, dass diese Art sowohl als Pionier schwierige Standortbedingungen nutzen als auch in älteren Wäldern Lücken ausnutzen kann. Die Autoren sind jedoch der Meinung, dass *N. glauca*-Altbestände nie so dicht werden, dass eine Störung für die Naturverjüngung notwendig erscheint.

Eine erfolgsversprechende Form der Bestandesbegründung mit *N. glauca* stellt nach diesen Ergebnissen die Verjüngung auf kleineren Freiflächen mit seitlicher Beschattung durch ältere Bestände dar, sodass die Pflanzen zu verschiedenen Tageszeiten teilbeschattet sind, aber ausreichend Licht für ihr Wachstum zur Verfügung steht. Die Etablierung unter *N. glauca*-Schirm ist aber ebenfalls empfehlenswert, da sie auch hier hohe Überlebensraten zeigte, wobei eine Düngung nicht notwendig erscheint.

Dennoch sollten aufgrund des aus der vorliegenden Studie ermittelten wahrscheinlich hohen Lichtbedarfs dieser Art Altbestände vor Verjüngung stark durchforstet werden. Dies kann auch die Wasserkonkurrenz initial vermindern. Nicht zu empfehlen sind Anpflanzungen dieser Art auf Kahlschlägen, die keinerlei Beschattung erhalten. Aufgrund der recht hohen Mortalität von *N. glauca* auf der Fläche mit *P. radiata* ist es zumindest nicht zu empfehlen, diese beiden Baumarten gemeinsam oder in zeitlich kurzen Abständen anzupflanzen. *P. radiata* kann so zu Beginn keinen schützenden Effekt ausbilden. Da die Mortalität aber trotz der inzwischen im Mittel 11,9 m hohen *P. radiata* immer noch hoch war, scheint keine positive Wirkung von der Mischung auszugehen. Längerfristige Studien mit mehreren Wiederholungen, die eine potentielle Einbringung von *N. glauca* in jüngere und ältere *P. radiata*-Bestände untersuchen, sind empfehlenswert. Über Wälder mit *Nothofagus glauca* im Hauptbestand ist der Wissensstand noch gering, obwohl sie besonders vielfältig sind (Fajardo und Alaback 2005). Muñoz et al. (2013) untersuchten 2008 und 2009 die Zusammensetzung, Struktur und Diversität von *N. glauca*-Wäldern der Küsten- und in der Andenkordillere. Sie fanden eine signifikant höhere Artenvielfalt in den Küstenwäldern, die dementsprechend besonders schützenswert sind. Die Schutzbedürftigkeit insbesondere der fragmentierten Küstenwälder zeigten auch Burgos et al. (2008). Sie befassten sich mit Samenproduktion, Verteilung und Prädation durch herbivore Insekten von *Nothofagus glauca* in kleinen Waldfragmenten und einem zusammenhängenden Bereich des Maulino-Waldes („bosque maulino = *N. glauca*-dominierte Küstenwälder in den Regionen Maule und Biobío) an der mediterranen Küste Zentralchiles. Dabei schlussfolgerten sie, dass *N. glauca*-Populationen in fragmentierten Resten des Maulino-Waldes gefährdet sind. Sie fanden Hinweise, dass dort die Samenproduktion geringer und die Samenprädation höher sein kann als in zusammenhängenden Bereichen.

Nothofagus obliqua kommt unter anderem natürlich im Waldtyp Roble-Hualo (*N. obliqua* / *N. glauca*) vor, der von Zentralchile aus in den Norden reicht. Das Verbreitungsgebiet dieser Baumart reicht aber im Waldtyp Roble-Raúl-Coihue weiter in den gemäßigteren, regenreicheren Süden Chiles. Diese Art überlebte seit 2011 (2 Jahre nach Versuchsanlage) am besten auf

der seitlich beschatteten Fläche. Dies war noch weitaus ausgeprägter als bei *N. glauca*. Genau wie *N. glauca* war die Mortalität auf dem Kahlschlag am höchsten, wobei sie seit 2012 im *P. radiata*-Bestand ebenso hoch war. Sie zeigte deutlich überlegenes Wachstum auf der nur seitlich überschirmten Fläche, hier auch gegenüber den anderen beiden Arten. Ihre stomatäre Leitfähigkeit steigerte sie im Sommer, sie war aber im Mittel nicht so hoch wie die von *N. glauca* und lag auf den beiden überschirmten Flächen sogar unter der von *Q. saponaria*. Die SLA dieser Baumart war im Vergleich am höchsten, was auch mit ihrem starken Wachstum konform geht (Lambers und Poorter 1992). In der dunklen Lichtklasse war ein positiver Einfluss steigenden Lichtes erkennbar, was den Lichtbedarf dieser Art unterstreicht. Düngung wirkte sich zuwachssteigernd aus und erhöhte die Mortalität nicht. Es fand sich jedoch ein negativer Einfluss auf die stomatäre Leitfähigkeit in der hellen Lichtklasse. Ob es sich hier um einen Effekt einer Überdüngung handelt, ist letztlich nicht sicher zu sagen und müsste längerfristig untersucht werden. In der Anden-Vorkordillere untersuchte Grosse (1988) *N. obliqua*-Pflanzungen mit 2-jährigen Pflanzen unter verschiedenen Überschirmungsvarianten mit und ohne NPK-Düngung. Nach einer Vegetationsperiode überlebten 65 % der Pflanzen auf der Freifläche, 90 % unter einem stark aufgelichteten Schirm und 0 % unter einem dichten Schirm. Die Düngung steigerte das Überleben, Höhen- und Durchmesserzuwächse. Der Höhenzuwachs war auf der Freifläche signifikant höher und der Düngeeffekt am stärksten. Auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurde kein negativer Effekt der Düngung auf das Überleben von *N. obliqua* gefunden (s. Kapitel 3.1.2).

Im Klimakammerversuch zeigte sich deutlicher als im Freilandversuch, dass *N. obliqua* positiv auf eine höhere Wasserverfügbarkeit reagierte: Bei 100 % Wasserkapazität hatte die Baumart höhere Gesamtbiossen, mehr Blätter, eine höhere stomatäre Leitfähigkeit sowie eine höhere Photosyntheseleistung. Unter Trockenstress konnte ein morphologischer Anpassungsmechanismus beobachtet werden: Die Art verschob ihre Biomasse vermehrt in den Wurzelbereich, um Wasser und Nährstoffe unter Mangel besser erschließen zu können. Ihre Gesamtbiosse verringerte sie dabei. In einem Gewächshausversuch mit 2-jährigen *N. obliqua*-Pflanzen untersuchten Varela et al. (2010) den Wasserstatus der Pflanzen und fanden anisohydrische Charakteristika an *N. obliqua*. Dies bedeutet, dass die Stomata auch bei steigendem Trockenstress länger geöffnet bleiben und somit die Photosyntheseleistung länger erhalten bleibt (Sade et al. 2012). Sade et al. (2012) bezeichnen dies als risikofreudiges Verhalten, das sich bei hoher und mittlerer Wasserverfügbarkeit auszahlen kann, aber bei starkem Trockenstress gefährlich für die Pflanze wird. Erkennbar wird dies auch daran, dass *N. obliqua* die stomatäre Leitfähigkeit in der Vegetationsperiode auf relativ konstantem Niveau hielt und erst im April wieder auf das

Niveau des Frühjahrs (Oktober) absenkte. Es wird deutlich, dass auf der Variante SB, auf der mehr Wasser als auf PR und mehr Licht als auf beiden anderen Varianten verfügbar waren, die anisohydrische Strategie für *N. obliqua* von Vorteil war. Die Art konnte ihr Wachstum hier steigern und wuchs mehr als die beiden anderen Arten, während auf den anderen beiden Flächen keine signifikanten Baumartenunterschiede bestanden (Abbildung 25, Abbildung 26).

Der Lichteinfluss zeigte sich in der Klimakammer vor allem an einer gesteigerten Blattzahl und einer kleineren SLA unter höherem Licht. Hier sind für zukünftige Versuche höhere Strahlungsbereiche zu empfehlen.

Müller-Using (1980) untersuchte junge *N. obliqua*-Pflanzen unter drei Beschattungsvarianten: volle Beleuchtung (100 %), 44 % und 2,7 % des vollen Lichtes. Vor allem das Sprosslängen-, aber auch das Durchmesserwachstum waren unter 44 % des vollen Lichtes signifikant höher als unter vollem Licht und intensiver Beschattung. Dies bestätigt den Vorteil seitlicher Beschattung, der in dieser Studie ermittelt wurde. Mit dem Konzept „halbnatürlicher Wälder“ („bosques seminaturales“) beschäftigten sich Wienstroer et al. (2003) in einer Studie über Konkurrenz zwischen *Nothofagus obliqua*, *N. alpina*, *N. dombeyi* und *Pseudotsuga menziesii* in 10-jährigen gemischten Jungpflanzungen im Andenvorland von Valdivia. Hierbei verglichen die Autoren Pflanzungen in Bestandeslücken mit Pflanzungen ohne Schirm. Die Wachstumsentwicklung aller vier Arten und die Konkurrenzkraft der *Nothofagus*-Arten waren ohne Überschirmung höher. Dies zeigt, dass der positive Einfluss fehlender Überschirmung sich möglicherweise mit steigendem Alter der Baumart *N. obliqua* noch erhöht.

Weinberger und Ramirez (2001) erfassten Naturverjüngung von *N. obliqua* und anderen *Nothofagus*-Arten unter anderem in der Region Biobío. Sie untersuchten die Beziehung zwischen Vorkommen und Wachstum junger Pflanzen und mikroklimatischen Variablen wie Licht, Luft- und Bodentemperatur. Dabei stellten sie fest, dass *N. obliqua* offene Bereiche mit intensiver Strahlung bevorzugt und Nachttemperaturen um den Gefrierpunkt ertragen kann. Die Autoren bezeichnen die Art als typischen Heliophyt. Die hohe Mortalität auf dem Kahlschlag lässt jedoch auch für diese Baumart von einer Begründung auf Kahlflächen ohne Schutz abraten. Ebenso konnte ein negativer Einfluss der *Pinus radiata*-Überschirmung auf WHD und Volumenindex sowie eine noch deutlich erhöhte Mortalität im Vergleich zu *N. glauca* auf der PR-Fläche gezeigt werden. Auch hier ist demzufolge eine Etablierung auf kleineren, seitlich beschatteten Flächen empfehlenswert. Wie bei *N. glauca* ist bei einer Etablierung unter Naturwaldschirm zuvor eine starke Auflichtung, etwa in Form von Lochhieben, zu empfehlen. Eine Düngung kann etwa auf degradierten Böden mit Plantagen-Vorbestand helfen, den Etablierungsprozess zu beschleunigen.

Quillaja saponaria kommt unter anderem gemeinsam mit *N. obliqua* und *N. glauca* im Waldtyp Roble-Hualo, aber auch im Typ Hartlaubwald im trockeneren Norden Chiles vor. Auf den Untersuchungsflächen hatte diese Baumart die höchsten Überlebensraten. Dabei war die Mortalität am geringsten auf der seitlich beschatteten sowie auf der mit *N. glauca* überschirmten Fläche. Auf dem Kahlschlag überlebte sie zwar besser als die *Nothofagus*-Arten, hatte dort aber auch eine hohe Mortalität, die durch Düngergaben noch verstärkt wurde. Eine negative Auswirkung auf den Wasserhaushalt der Pflanze durch Düngung ist hier wahrscheinlich. Wie für hartlaubige Arten typisch, war die SLA dieser Art nur etwa halb so hoch wie die der laubabwerfenden *Nothofagus*-Arten.

Ihre stomatäre Leitfähigkeit steigerte *Q. saponaria* zwar in den Sommermonaten, aber nicht so stark wie die laubabwerfenden Arten. Zudem senkte sie sie bereits im Februar auf das Niveau des Oktober und im April noch stärker ab. Generell war die Leitfähigkeit auf den überschirmten Flächen mit *N. obliqua* vergleichbar. Unter starker Strahlung auf der SB-Variante war sie deutlich geringer als die der anderen beiden Arten. Anscheinend ist dies ebenfalls ein Anpassungsmechanismus, da *Q. saponaria* häufig auf freien Flächen wächst und durch Stomataschluss über lange Trockenperioden hinweg ressourcenschonender wachsen kann. Gratani und Ghia (2002) stellten an einem immergrünen Strauch in der mediterranen Zone in Italien fest, dass er während der Trockenperiode seine photosynthetische Aktivität stark reduzierte. Anhand der auf den Untersuchungsflächen erfassten Klimadaten ist anzunehmen, dass erst gegen Ende der Vegetationsperiode mehr oder weniger starker Trockenstress einsetzte, was zum vermehrten Stomataschluss bei *Q. saponaria* führte.

Wenn man *N. obliqua* als anisohydrische Art einordnet, so deutet die Reaktion von *Q. saponaria* im Freiland auf isohydrische Tendenzen hin. Isohydrische Arten schließen die Stomata schneller bei Wasserstress (Pretzsch 2012).

In der dunklen Lichtklasse, d.h. unter Schirm, zeigte sich die steigernde Auswirkung von mehr Licht auf die stomatäre Leitfähigkeit. Auf der seitlich beschatteten Variante SB hingegen war *Q. saponaria* zwar am wachstumsstärksten im Vergleich zu den anderen Varianten, es zeigte sich aber ein deutlich negativer Zusammenhang mit dem Licht und damit ein potentiell Wuchsoptimum in dem Bereich, der mit der Untersuchung nicht abgedeckt werden konnte (64-72 % ISF).

Es konnten auch Einflüsse ermittelt werden, die das Wachstum der Baumart hemmen können. Die umgebende Bodenvegetation wirkte sich bei *Q. saponaria* in der dunklen Lichtklasse negativ auf den Wurzelhalsdurchmesser aus. Je mehr Biomasse die Pflanze umgab, desto geringer

war der WHD. Je näher Nachbarbäume der überschirmenden Bestände gleich welcher Art standen, desto geringer war der WHD von *Q. saponaria*. Düngung wirkte sich nicht nur negativ auf das Überleben der Art auf dem Kahlschlag aus, sondern auch auf die stomatäre Leitfähigkeit, was auf einen Überdüngungseffekt hindeuten kann. Den WHD hingegen beeinflusste Düngung positiv, was erneut zeigt, dass die Düngung ein (zu) schnelles Wachstum induzieren kann, was dann zu Problemen bei der Ökophysiologie der Pflanzen führen kann.

Insgesamt zeigte sich im Freiland eine Anpassung dieser Art an lange Trockenperioden dadurch, dass sie ihren Haupt-Zuwachs im Frühjahr und zu Beginn des Sommers leistete und ihren Zuwachs und ihre stomatäre Leitfähigkeit gegen Ende der Vegetationsperiode stark absenkte. Auch in der Klimakammer senkte *Q. saponaria* die stomatäre Leitfähigkeit mit steigender Bodentrockenheit ab.

In der Klimakammer zeigte sich ein Effekt der Bodenfeuchte, der im Freiland nur gemeinsam mit dem Licht und dort auch nur eingeschränkt (nicht klar abgrenzbare Bodenfeuchteunterschiede zwischen den Varianten, z.T. negativer (Zufalls-)Effekt der Bodenfeuchte) erkannt werden konnte. Bei guter Wasserversorgung waren Zuwachs, Gesamtbiomasse und stomatäre Leitfähigkeit sowie Photosyntheseleistung der Pflanzen signifikant höher als unter Trockenstress. Interessanterweise war die stomatäre Leitfähigkeit von *Q. saponaria* im Klimakammerversuch vor allem in den gut bewässerten Varianten höher als die von *N. obliqua*. Im Freiland auf den beiden überschirmten Varianten war der Unterschied zwischen den beiden Arten nicht signifikant. Auf der seitlich beschatteten Fläche war die Leitfähigkeit von *N. obliqua* sogar höher. Betrachtet man die unterschiedlichen Lichtverhältnisse im Freiland (PPFD bis maximal $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, Stampfer 2011) und in der Klimakammer (PPFD bis maximal $350 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), so konnte *Q. saponaria* die geringeren Lichtverhältnisse offenbar besser für sich nutzen, während *N. obliqua* eine hohe Strahlung für einen hohen Gasaustausch unbedingt benötigte und erst dann ihr volles Potential nutzen konnte.

Eine Anpassung an Trockenstress über Biomasseverlagerung in die (Grob-)Wurzeln war bei *Q. saponaria* nur in einem Fall gegeben. Alle anderen Biomasseanteile blieben in jeder Behandlung gleich. Erneut bestätigte sich damit eine Anpassung an längere Trockenperioden, da *Q. saponaria* offenbar länger andauernden Trockenstress „benötigt“, um Anpassungsmechanismen zu beginnen.

In der Klimakammer waren die spezifischen Blattflächen in ihren Werten unter vollem Licht ähnlich wie im Freiland. Unter Beschattung vergrößerten sich die spezifischen Blattflächen. Die Blattzahlen zeigten innerhalb der beschatteten Varianten keine klare Reaktion auf steigenden Trockenstress.

Q. saponaria ist eine Mischbaumart, die gemeinsam mit anderen hartlaubigen Arten unter anderem im Waldtyp Roble-Hualo vorkommt. Sie lässt sich vielfältig wirtschaftlich nutzen (Cruz 2013) und kann entsprechend als Mischbaumart etabliert werden. Dabei scheint sie ähnliche Lichtansprüche zu haben wie die beiden *Nothofagus*-Arten, ist dabei aber offenbar noch besser an lange Trockenphasen angepasst, was ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet entspricht. Eine gemeinsame Etablierung der drei Baumarten kann also durchaus empfohlen werden.

Liegt bereits ein Kahlschlag vor, z.B. durch Entfernung der letzten Kieferngeneration, kann das Ziel sein, einen naturnäheren Mischwald auf der entstandenen Kahlfläche zu begründen. Hier kann je nach dem Alter umliegender Bestände und deren Beschattung eine mehr oder weniger intensive Strahlungsintensität herrschen, die in die Planungen einzubeziehen ist. Obwohl *Q. saponaria* auf sehr hohe Strahlung mit einem Rückgang ihres Wachstums reagierte, war ihre Mortalität auf Freiflächen dennoch am niedrigsten. So ist vorstellbar, dass ein Vorwald aus *Q. saponaria* und anderen hartlaubigen Arten angelegt wird, unter dessen Schutz die später einzubringenden *Nothofagus*-Arten aufwachsen. Diese würden den Vorwald im Wachstum rasch überholen, hätten aber in der sensitiven Etablierungsphase etwas Schutz. Ökonomischer bzw. praktikabler wäre aber ein gleichzeitiges Einbringen aller Wirtschaftsbaumarten. Dabei ist zu empfehlen, die Arten in der Nähe angrenzender Bestände anzulegen.

Soll eine noch existierende Plantage in einen naturnäheren Mischwald umgewandelt werden, können kleine Flächen (z.B. wie in diesem Versuch 0,5 ha) freigelegt und neu bepflanzt werden. Dies ist etwa mit der Saumschlag-Methode möglich. Röhrig et al. (2006) definieren Saumschläge wie folgt: „Beim Saumschlag werden Streifen des zu verjüngenden Bestandes kahl geschlagen und je ein weiterer Streifen in der Verjüngungsrichtung schirmschlagartig aufgelichtet. Hierdurch entstehen Verjüngungsmöglichkeiten für Baumarten mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen.“¹² Ob es möglich ist, einen weiteren Streifen schirmschlagartig aufzulichten, hängt von den Gegebenheiten (Besitzverhältnisse, Größe des Bestandes etc.) ab. Bei dieser Methode wäre es je nach vorhandenen Samenbäumen auch möglich, Naturverjüngung einzubeziehen. Dabei ist es wichtig, die Streifen kleinflächig zu halten, um eine Beschattung durch angrenzende Waldbestände zu gewährleisten. So könnte man z.B. streifenweise vorgehen und alle 5-10 Jahre einen neuen Streifen anlegen.

Auf der freigelegten Fläche sollte je nach Standort die Konkurrenzvegetation entfernt werden. Bei der Etablierung dieses Versuchs wurden einjährige Containerpflanzen verwendet, deren

¹² Wörtliches Zitat aus Röhrig et al. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage, S. 364.

Höhen im Mittel 15 – 19 cm betrugen. Donoso et al. (2006) empfehlen für *N. obliqua* für die Etablierung auf Freiflächen mindestens 2-jährige Pflanzen mit einer Höhe von 60-80 cm auf Freiflächen und 80-160 cm unter Schirm, um einen Vorteil gegen die konkurrierende Bodenvegetation zu haben. Aus den Ergebnissen der Freilandstudie kann ein Einfluss der Bodenvegetation durchaus erkannt werden, sodass ein Entfernen bei Neuanpflanzungen und in den darauffolgenden Jahren anzuraten ist.

Will man fragmentierte Naturwaldreste durch Pflanzung verjüngen, ist es wichtig, durch regelmäßige Durchforstungen genügend Licht zu schaffen, um zum einen die jungen Pflanzen zu fördern und zum anderen den Zuwachs des Altbestandes zu steigern. Diese in Mitteleuropa typische Art der Waldbewirtschaftung wird in Chile noch selten angewandt. Dabei sind aber auch Besonderheiten zu beachten, wie z.B. der Pioniercharakter vieler in Chile heimischer Nutzbaumarten wie auch *Nothofagus obliqua* oder *Nothofagus glauca*. Auflichtungen müssen deswegen wahrscheinlich stärker durchgeführt werden, als dies z.B. in mitteleuropäischen Wäldern aus Klimaxbaumarten der Fall wäre. Dabei kann z.B. durch Anlage von größeren Femeln oder Löchern die natürliche Störungsdynamik in chilenischen Wäldern imitiert werden. Armesto et al. (1995b) betonen, dass chilenische Wälder viele wertvolle, durch ihre Pioniereigenschaft rasch zuwachsende Holzarten beherbergen, die sich von Störungen relativ schnell erholen können. Deshalb empfehlen sie Ernteverfahren, die natürliche Störungen simulieren. Dies könne auch Artverluste minimieren.

Die Kiefern auf der PR-Variante waren nur ein Jahr älter als die heimischen Versuchspflanzen, hatten aber einen enormen Wuchsvorsprung und bildeten schnell einen Schirm über den Pflanzen. Hier, aber auch auf der mit *N. glauca* überschirmten Fläche, waren die Abstände zum nächsten überschirmenden Nachbarbaum von Bedeutung: Die Konkurrenz der Nachbarbäume wirkte sich negativ auf *Q. saponaria* aus. Die Wurzelhalsdurchmesser der Pflanzen waren signifikant verringert, je näher ein Nachbarbaum bei ihnen stand. Dieser Konkurrenzeffekt deutet darauf hin, dass für die Umwandlung von Plantagen in naturnähere Wälder zumindest eine gemeinsame Etablierung mit *P. radiata* für die Wuchsleistung Probleme bereiten könnte. Eine Überlebensrate von 62 % auf dieser Variante (im Gegensatz zu 39 % bei *N. glauca* und 24 % bei *N. obliqua*) zeigt allerdings, dass eine Etablierung von *Q. saponaria* mit *P. radiata* grundsätzlich möglich ist. Weitere Studien sollten untersuchen, ob eine Auflichtung von älteren *P. radiata*-Beständen (um die 20 J.) mit Unterpflanzung erfolgversprechender ist.

Die Baumart *Q. saponaria* zeigte auf allen Überschirmungsvarianten die höchste Überlebensrate. Liegt ein Kahlschlag vor und das Ziel ist eine naturgemäßere Bewirtschaftung, so könnte

mit Quillay und anderen hartlaubigen Baumarten (Boldo, Litre) eine Vorwaldpflanzung durchgeführt werden. Vorteilhaft ist bei *Q. saponaria*, dass sie z.B. zur Seifengewinnung kommerziell genutzt werden kann (Cruz 2013). Donoso et al. (1993) untersuchten das Wachstum von 30-49-jährigen *N. obliqua*- und *N. nervosa*-Sekundärwäldern in vier Wachstumszonen in Chile. *N. obliqua* gilt als Licht-, *N. nervosa* als Halbschattbaumart. Die Autoren erläutern, dass in Sekundärwäldern dieser Arten auch schattentolerante Arten wie *Gevuina avellana* oder *Persea lingue* unter Schirm wachsen. Deshalb sei es wichtig, diese zweite Baumschicht mit in waldbauliche Planungen mit einzubeziehen, da die dort vorhandenen Baumarten zum Teil erheblichen kommerziellen Wert haben können, ohne in Konkurrenz zu den Baumarten der Hauptschicht zu treten. Diese Erkenntnis lässt sich auch auf die hier vorliegende Untersuchung übertragen, obwohl die untersuchten Arten eher lichtbedürftig sind: *Q. saponaria* konnte auch unter einem lichten *N. glauca*-Schirm erfolgreich etabliert werden und erweitert das Baumartenspektrum. Generell gilt, dass sich aus der Etablierung von Mischbeständen Vorteile ergeben. Pretzsch (2012) empfiehlt etwa, Baumarten in Mischung zu bringen, die unterschiedlich auf Trockenstress reagieren. Arten, die ihre Stomata bei Trockenstress schneller schließen, sollten gemeinsam mit Arten angepflanzt werden, die länger Photosynthese betreiben, da erstere letzteren dann die Ressourcen überlassen. *N. obliqua* und *N. glauca* scheinen ihre Stomata ebenfalls länger offen zu halten, während *Q. saponaria* zumindest unter starker Strahlung weniger Gasaustausch betreibt als die beiden *Nothofagus*-Arten.

Eine naturgemäßere Waldbewirtschaftung muss nach Uhde et al. (2017) profitabler werden, um für private Waldbesitzer attraktiv zu werden. Die Autoren untersuchten im Rahmen des übergeordneten Gesamtprojekts dieser Arbeit optimale Portfolios chilenischer Waldbestände in der Region Biobío unter Einbeziehung von Ökosystemdienstleistungen. So sollten unter Berücksichtigung von Biodiversität und Ökosystemdienstleistungen nach Uhde et al. (2017) etwa *Nothofagus*-Arten mit in die Wiederbewaldung nach großflächigen Waldbränden einbezogen werden, ggf. auch in Mischung mit Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*). Die Autoren betonen, dass die chilenische Regierung weitere Anreize schaffen muss, damit Waldbesitzer naturnähere Waldbestände in ihr Portfolio integrieren, wie etwa Steuererleichterungen, neue Zertifizierungsstandards für Holzprodukte und waldbauliche Beratung und Unterstützung.

Die Ergebnissynthese für den Freiland- und den Klimakammerversuch ergab, dass die Ergebnisse einander überwiegend bestätigten und ergänzen konnten. Dabei konnte der Klimakammerversuch vor allem zum Wissensstand über die Reaktion auf Trockenstress der Baumarten *N. obliqua* und *Q. saponaria* beitragen. Unterschiede wurden vor allem in der stomatären Leitfähigkeit der Arten im Freiland und in der Klimakammer gefunden.

5 Fazit

Die Ergebnisse der beiden Studien im Freiland und in der Klimakammer machen deutlich, dass eine Etablierung der drei Baumarten in der mediterranen Zone Chiles erfolgreich möglich ist, und zeigen auf, welche Möglichkeiten es zur Einbringung gibt. Wie in der Einleitung beschrieben, war das übergeordnete Ziel dieser Untersuchung, zum Wissensstand und damit auch zum Erhalt dieser Baumarten in der durch Fragmentierung, Plantagenwirtschaft, Landwirtschaft und Ausbreitung invasiver Arten in ihrer Biodiversität stark gefährdeten Zentralzone Chiles beizutragen. Zum Erhalt dieser Baumarten beitragen kann nicht nur ihr Totalschutz über ein Schutzsystem, sondern auch die nachhaltige Nutzung der Wälder, in denen sie natürlicherweise vorkommen.

Dabei konnte die Untersuchung aufzeigen, dass die drei Baumarten in unterschiedlicher Weise an Trockenperioden, die in der mediterranen Zone typisch sind, angepasst sind. Zudem konnten Hinweise gegeben werden, welche Lichtverfügbarkeit diese Baumarten benötigen, um über eine Pflanzung verjüngt werden zu können. Wollen chilenische Waldbesitzende ihren Naturwald nachhaltig bewirtschaften, ihre Plantagen wieder in Naturwald umwandeln oder fremdländische und einheimische Arten in Mischung anbauen, so können ihnen verschiedene Optionen vorgeschlagen werden, für die sie z.T. auch staatliche Subventionen nutzen können. Einige dieser Optionen wurden im Rahmen dieser Studie untersucht und beschrieben: 1. Etablierung unter Naturwaldschirm, 2. Etablierung mit 1 Jahr vorab gepflanzten *P. radiata*, die als Schutz der Naturwaldbaumarten dienen sollten, 3. Etablierung auf einer Streifen-Kahlfläche mit Beschattung durch seitlich angrenzende Bestände.

Die geringe Zahl an bisher durchgeführten Studien zeigt, dass es weiteren Forschungsbedarf über die Baumarten *Nothofagus obliqua*, *Nothofagus glauca* und *Quillaja saponaria* gibt. Vor allem zur Etablierung im Freiland gibt es wenige Studien. So gab vor allem die Freilandstudie Hinweise auf weitere Einflüsse auf das Wachstum der Baumarten über die Licht- und die Wasserverfügbarkeit hinaus, wie etwa Konkurrenzwirkungen durch Bodenvegetation oder den Altbestand. Deshalb wird dringend empfohlen, weitere Studien an diesen Baumarten in der mediterranen Zone durchzuführen. Dabei sollte auch die Etablierung über Naturverjüngung vermehrt in den Fokus genommen werden. Alle drei Arten sind wirtschaftlich auf verschiedene Weise nutzbar und tragen zum Erhalt der Artenvielfalt bei. Besonders die endemische Art *Nothofagus glauca* wird immer seltener und muss unbedingt erhalten werden. Die Fläche der *N. glauca*-dominierten Wälder wurde noch 1975 auf ca. 900.000 Hektar geschätzt (Stimm et al. 2014), heute nimmt der Waldtyp „Roble-Hualo“ noch 220.000 Hektar ein (CONAF 2017).

Gerade für diese Baumart erwies es sich jedoch als schwierig, signifikante Einflussfaktoren auf das Wachstum zu ermitteln und sie aus Saatgut zu etablieren. Ein weiterer Rückgang der hohen Baumartenvielfalt in chilenischen Naturwäldern muss unbedingt verhindert werden. Dazu kann die Forschung einen wertvollen Beitrag leisten.

6 Literaturverzeichnis

Agromet (2014): Agromet: Red Agrometereológica de INIA. Hg. v. INIA Ministerio de Agricultura, zuletzt geprüft am 17.07.2014.

Aguayo, M.; Pauchard, A.; Azócar, G.; Parra, O. (2009): Cambio del uso del suelo en el centro sur de Chile a fines del siglo XX. Entendiendo la dinámica especial y temporal del paisaje [Landnutzungsänderungen in Süd-Zentralchile am Ende des 20. Jahrhunderts. Verstehen der räumlichen und zeitlichen Dynamik der Landschaft]. In: *Revista Chilena de Historia Natural* 82, S. 361–374.

Aguilar, J.; Arrau, A. (1995): Impacto del manejo de plantaciones sobre el ambiente físico [Auswirkungen der Plantagenwirtschaft auf die physische Umwelt]. In: *Bosque (Valdivia)* 16 (2), S. 3–12.

Albornoz, F. (2016): Crop responses to nitrogen overfertilization. In: *Scientia horticultrae* 205, S. 79–83.

Albornoz, F.; Heinrich Lieth, J. (2015): Over fertilization limits lettuce productivity because of osmotic stress. In: *Chilean journal of agricultural research* 75 (3), S. 284–290. DOI: 10.4067/S0718-58392015000400003.

Altamirano, A.; Field, R.; Cayuela, L.; Aplin, P.; Lara, A.; Maria Rey-Benayas, J. (2010): Woody species diversity in temperate Andean forests: The need for new conservation strategies. In: *Biological Conservation* 143, S. 2080–2091. DOI: 10.1016/j.biocon.2010.05.016.

Amigo, J.; Ramírez, C. (1998): A bioclimatic classification of Chile: Woodland communities in the temperate zone. In: *Plant Ecology* 136 (1), S. 9–26. DOI: 10.1023/A:1009714201917.

Ammer, C. (2003): Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. In: *Annals of Forest Science* 60 (2), S. 163–171. DOI: 10.1051/forest:2003009.

Ammer, C. (2019): Diversity and forest productivity in a changing climate. In: *The New phytologist* 221 (1), S. 50–66. DOI: 10.1111/nph.15263.

Ammer, C.; Bickel, E.; Koelling, C. (2008a): Converting Norway spruce stands with beech - a review of arguments and techniques. In: *Austrian Journal of Forest Science* 125, S. 3–26.

- Ammer, C.; Brang, P.; Knoke, T.; Wagner, S. (2004): Methoden zur waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen. In: *Forstarchiv* 75, S. 83–110.
- Ammer, C.; Stimm, B.; Mosandl, R. (2008b): Ontogenetic variation in the relative influence of light and belowground resources on European beech seedling growth. In: *Tree Physiology* (28), S. 721–728.
- Armesto, J. J.; Lobos, P. L.; Arroyo, M. K. (1995a): Los bosques templados del sur de Chile y Argentina: una isla biogeográfica [Die temperierten Wälder im Süden Chiles und Argentiniens: Eine biogeografische Insel]. In: J. J. Armesto, C. Villagrán und M. Arroyo (Hg.): *Ecología de los bosques nativos de Chile [Ökologie der Naturwälder Chiles]*. Santiago, Chile: Editorial Universitaria, S. 23–28.
- Armesto, J. J.; Smith-Ramirez, C.; Rozzi, R. (2001): Conservation strategies for biodiversity and indigenous people in Chilean forest ecosystems. In: *Journal of The Royal Society of New Zealand* 31 (4), S. 865–877.
- Armesto, J. J.; Villagrán, C.; Arroyo, M. (Hg.) (1995b): *Ecología de los bosques nativos de Chile [Ökologie der Naturwälder Chiles]*. Santiago, Chile: Editorial Universitaria.
- Avilés, B. (1993): Untersuchungen zur waldbaulichen Behandlung und Bewirtschaftung von Renovalesbeständen in Mittelchile. Dissertation. Forstwissenschaftliche Fakultät Universität Freiburg im Breisgau.
- Bannister, J.; Pyttel, P.; Seis, K.; Stark, H.; Vargas, R. (2014): Wälder und Forstwirtschaft in Chile. In: *AFZ-Der Wald* 3, S. 37–39.
- Barstow, M.; Rivers, M. C.; Baldwin, H. (2017a): *Nothofagus glauca*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Barstow, M.; Rivers, M. C.; Baldwin, H. (2017b): *Nothofagus obliqua*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- BCN (2018): Creación de la XVI Región de Ñuble [Schaffung der XVI Región de Ñuble]. Actualidad Territorial. Hg. v. Biblioteca del Congreso Nacional de Chile. Online verfügbar unter <https://www.bcn.cl/siit/actualidad-territorial/nueva-region-de-nuble/>, zuletzt geprüft am 12.05.2019.
- Bollmann, K.; Braunisch, V. (2013): To integrate or to segregate: Balancing commodity production and biodiversity conservation in European forests. In: *Integrative approaches as an*

opportunity for the conservation of forest biodiversity. European Forest Institute, Germany, S. 18–31.

Bolte, A. (1999): Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff- und Nährelementvorräten der Waldbodenflora – Verfahren, Anwendung und Schätztafeln. Dissertation. Tharandt.

Bolte, A. (2006): Biomasse- und Elementvorräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II). Göttingen (Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Reihe B 72).

Bolte, A.; Anders, S.; Roloff, A. (2002): Schätzmodelle zum oberirdischen Vorrat der Waldbodenflora an Trockensubstanz, Kohlenstoff und Makronährelementen. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 173, S. 57–66.

Bolte, A.; Czajkowski, T.; Bielefeldt, J.; Wolff, B.; Heinrichs, S. (2009): Schätzung der oberirdischen Biomassevorräte des Baum- und Strauchunterwuchses in Wäldern auf der Basis von Vegetationsaufnahmen. In: *Forstarchiv* 80, S. 222–228.

Botanic Gardens Conservation International (BGCI); IUCN SSC Global Tree Specialist Group (2018): *Quillaja saponaria*. The IUCN Red List of Threatened Species.

Bremer, L. L.; Farley, K. A. (2010): Does plantation forestry restore biodiversity or create green deserts? A synthesis of the effects of land-use transitions on plant species richness. In: *Biodiversity and Conservation* 19 (14), S. 3893–3915. DOI: 10.1007/s10531-010-9936-4.

Brunner, A. (1994): Ökologische Lichtmessung im Wald. In: *Forstarchiv* 65, S. 133–138.

Bruzzese, E.; Mahr, F.; Faithfull, I. (2000): Blackberry, *Rubus fruticosus* aggregate, Best Practice Management Guide for Environmental Weeds. Hg. v. CRC for Weed Management Systems.

Buckley, Thomas N.; Mott, Keith A. (2013): Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. In: *Plant, cell & environment* 36 (9), S. 1691–1699. DOI: 10.1111/pce.12140.

Budde, S. (2001): Zur Lichtökologie von Roblesämlingen (*Nothofagus obliqua*) in Südchile. Aufbau einer Versuchsanlage in einem *Nothofagus*-Altbestand unterschiedlicher Kronenschlußgrade. Universität Göttingen.

Burgos, A.; Grez, A. A.; Bustamante, R. O. (2008): Seed production, pre-dispersal seed predation and germination of *Nothofagus glauca* (Nothofagaceae) in a temperate fragmented forest

in Chile. In: *Forest Ecology and Management* 255 (3-4), S. 1226–1233. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.10.032.

Burschel, P.; Schmaltz, J. (1965): Die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung junger Buchen. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 136, S. 193–210.

Casanova, M.; Salazar, O.; Seguel, O.; Luzio, W. (2013): *The Soils of Chile*. Dordrecht: Springer (World Soils Book Series). Online verfügbar unter <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-5949-7>.

CERTFOR (2016): Estándar CERTFOR de Manejo Forestal Sustentable para Plantaciones [CERTFOR-Standard für die nachhaltige Waldbewirtschaftung von Plantagen]. Online verfügbar unter <https://certfor.org/imgmodulo/archivos1/126.pdf>, zuletzt geprüft am 12.04.2019.

Chamagne, J.; Tanadini, M.; Frank, D.; Matula, R.; Paine, C. E.; Philipson, C. D. et al. (2017): Forest diversity promotes individual tree growth in central European forest stands. In: *Journal of Applied Ecology* 54 (1), S. 71–79. DOI: 10.1111/1365-2664.12783.

Chapin III, F. S.; Schulze, E. D.; Mooney, H. A. (1990): The Ecology and Economics of Storage in Plants. In: *Annual review of ecology and systematics* 21 (2), S. 423–447. Online verfügbar unter http://pages.stat.wisc.edu/~larget/botany940/Chapin_etal1990.pdf.

Chen, H. (1997): Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. In: *Canadian Journal of Forest Research* 27, S. 1383–1393.

Coll, L.; Balandier, P.; Picon-Cochard, C. (2004): Morphological and physiological responses of beech (*Fagus sylvatica*) seedlings to grass-induced belowground competition. In: *Tree Physiology* 24, S. 45–54.

Coll, L.; Balandier, P.; Picon-Cochard, C.; Prevosto, B.; Curt, T. (2003): Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. In: *Annals of Forest Science* 60, S. 593–600. DOI: 10.1051/forest:2003051.

CONAF (2017): Catastro de los recursos vegetacionales nativos de Chile [Kataster der einheimischen Vegetationsressourcen Chiles]. Hg. v. Corporación Nacional Forestal de Chile (CONAF). Online verfügbar unter <http://www.conaf.cl/nuestros-bosques/bosques-en-chile/catastro-vegetacional/>, zuletzt geprüft am 04.03.2019.

- Coomes, David A.; Grubb, Peter J. (2000): Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. In: *Ecological Monographs* 70 (2), S. 171–207. DOI: 10.1890/0012-9615(2000)070[0171:IORCIF]2.0.CO;2.
- Coopman, R. E.; Fuentes-Neira, F. P.; Bravo, L. A.; Briceno, V. F.; Cabrera, H. M.; Cocurera, L. J. (2010): Light energy partitioning in photosystems I and II during development of *Nothofagus nitida* growing under different light environments in the Chilean evergreen temperate rainforest. In: *Trees* 24, S. 247–259.
- Cowling, R. M.; Rundel, P. W.; Lamont, B. B.; Arroyo, M. K.; Arianoutsou, M. (1996): Plant diversity in Mediterranean-climate regions. In: *Trends in Ecology & Evolution* 11, S. 362–366.
- Cruz, Gustavo (2013): Propuesta silvicultural para el manejo sustentable con fines industriales en bosques naturales con quillay (*Quillaja saponaria*) en Chile central [Waldbaulicher Vorschlag für die nachhaltige Bewirtschaftung zu industriellen Zwecken in Naturwäldern mit Quillay (*Quillaja saponaria*) in Zentralchile]. In: P. Donoso und A. Promis (Hg.): Silvicultura en Bosques Nativos [Waldbau in Naturwäldern]. Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelandia. Valdivia, Chile: Marisa Cuneo Ediciones (Estudios en Silvicultura de Bosques Nativos Vol. 1), S. 19–37.
- Cruz, P.; Schulze, C.; Honeyman, P.; Cabello, A. (2006): *Quillaja saponaria* Mol. Quillay. Familia: Rosaceae. In: C. Donoso (Hg.): Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina [Baumarten der temperierten Wälder Chiles und Argentinien]. Autoecología. 1. ed. Valdivia: Marisa Cuneo Eds.
- Cubbage, Frederick; Diaz, Diana; Yapura, Pablo; Dube, Francis (2010): Impacts of forest management certification in Argentina and Chile. In: *Forest Policy and Economics* 12 (7), S. 497–504. DOI: 10.1016/j.forpol.2010.06.004.
- Curt, T.; Coll, L.; Prevosto, B.; Balandier, P.; Kunstler, G. (2005): Plasticity in growth, biomass allocation and root morphology in beech seedlings as induced by irradiance and herbaceous competition. In: *Annals of Forest Science* 62 (1), S. 51–60. DOI: 10.1051/forest:2004092.
- Damour, G.; Simonneau, T.; Cochard, H.; Urban, L. (2010): An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. In: *Plant, cell & environment* 33 (9), S. 1419–1438. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x.
- Davis, M. A.; Wragge, K. J.; Reich, P. B.; Tjoelker, M. G.; Schaeffer, T.; Muermann, C. (1999): Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. In: *Plant Ecology* 145, S. 341–350. Online verfügbar

unter <https://link.springer.com/content/pdf/10.1023/A:1009802211896.pdf>, zuletzt geprüft am 09.06.2019.

Del Fierro Salinas, P.; Pancel, L.; Rivera, H.; Castillo, J. C.; Departamento Manejo Forestal CONAF (1998): Experiencia silvicultural del bosque nativo de Chile: recopilacion de antecedentes para 57 especies arboreas y evaluacion de practicas silviculturales [Waldbauliche Erfahrungen im chilenischen Naturwald: Zusammenstellung von Hintergrundinformationen für 57 Baumarten und Einschätzung waldbaulicher Praktiken]. Santiago de Chile.

Dezzotti, A. (2008): Acumulación y asignación de biomasa en renovales de tres especies de *Nothofagus* en los extremos de un gradiente de luz en claros de un bosque subantártico [Biomasse-Akkumulation und Allokation in Sämlingen dreier *Nothofagus*-Arten an den Rändern eines Lichtgradienten in Kronenlücken eines subantarktischen Waldes]. In: *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales* 17 (1), S. 18–30.

Díaz, M.; Figueroa, R.; Vidal-Abarca, M.; Suárez, M.; Climent, M. (2018): CO₂ emission and biomass loss, associated to the occurrence of forest fires in the Biobío Region, Chile: An approach from Ecosystem Services (ES). In: *Gayana Botanica* 75 (1).

Dohrenbusch, A. (1995): Überlegungen zur Optimierung der Strahlungsmessung im Wald. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 166, S. 109–114.

Donoso, C. (1981): Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de trabajo No 38. Investigación y Desarrollo Forestal (CONAF/PNUD-FAO).

Donoso, C. (1993): Bosques templados de Chile y Argentina [Temperierte Wälder Chiles und Argentiniens]. Variación, estructura y dinámica. 4. Aufl. Santiago, Chile: Editorial Universitaria. Online verfügbar unter <http://www.worldcat.org/oclc/31368190>.

Donoso, C. (Hg.) (2006): Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina [Baumarten der temperierten Wälder Chiles und Argentiniens]. Autoecología. 1. ed. Valdivia: Marisa Cuneo Eds.

Donoso, C.; Lara, A. (1995): Utilización de los bosques nativos en Chile: pasado, presente y futuro [Nutzung von Naturwäldern in Chile: Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft]. In: J. J. Armesto, C. Villagrán und M. Arroyo (Hg.): Ecología de los bosques nativos de Chile [Ökologie der Naturwälder Chiles]. Santiago, Chile: Editorial Universitaria, S. 363–387.

Donoso, P.; Donoso, C.; Gallo, L.; Azpilicueta, M. M.; Baldini, A.; Escobar, B. (2006): *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. Roble, Pellín, Hualle. Familia: Fagaceae. In: C. Donoso

(Hg.): Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina [Baumarten der temperierten Wälder Chiles und Argentiniens]. Autoecología. 1. ed. Valdivia: Marisa Cuneo Eds.

Donoso, P.; Donoso, C.; Sandoval, V. (1993): Proposición de zonas de crecimiento de renovales de roble (*Nothofagus obliqua*) y raulí (*Nothofagus alpina*) en su rango de distribución natural [Proposition of growth zones for roble (*Nothofagus obliqua*) and raulí (*Nothofagus alpina*) second growth forests along their natural distribution rank]. In: *Bosque (Valdivia)* 14 (2), S. 37–55.

Donoso, P.; Monfil, L.; Otero, L.; Barrales, L. (1994): Estudio de crecimiento de plantaciones y renovales manejados de especies nativas en el área andina de las provincias de Cautin y Valdivia [Studie des Wachstums von Anpflanzungen und bewirtschafteten Sekundärwäldern aus natürlich vorkommenden Baumarten in der Andenregion der Provinzen Cautin und Valdivia]. In: *Revista Ciencias e Investigación Forestal* 7 (1), S. 254–287.

Donoso, P.; Promis, A. (Hg.) (2013): Silvicultura en Bosques Nativos [Waldbau in Naturwäldern]. Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelandia. Valdivia, Chile: Marisa Cuneo Ediciones (Estudios en Silvicultura de Bosques Nativos Vol. 1).

Donoso, P. J.; Donoso, C. (2007): Forest Species and Stand Types of Chile. Forests and Forestry in the Americas: An Encyclopedia. Hg. v. F. W. Cubbage. Society of American Foresters and International Society of Tropical Foresters. Online verfügbar unter <https://sites.google.com/site/forestryencyclopedia/Home/Chile%3A%20Forest%20Species%20and%20Stand%20Types>, zuletzt geprüft am 18.05.2019.

Donoso, S.; Peña, L.; Pacheco, C.; Luna, G.; Aguirre, A. (2011): Respuesta fisiológica y de crecimiento en plantas de *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba* sometidas a restricción hídrica [Physiologische Reaktion und Wachstumsreaktion von *Quillaja saponaria*- und *Cryptocarya alba*-Pflanzen unter Wasserrestriktion]. In: *Bosque (Valdivia)* 32 (2), S. 187–195.

Echeverria, C.; Coomes, D.; Salas, J.; Rey-Benayas, J. M.; Lara, A.; Newton, A. (2006): Rapid deforestation and fragmentation of Chilean Temperate Forests. In: *Biological Conservation* 130 (4), S. 481–494. DOI: 10.1016/j.biocon.2006.01.017.

Edwards, D. P.; Gilroy, J. J.; Woodcock, P.; Edwards, F. A.; Larsen, T. H.; Andrews, D. J. R. et al. (2014): Land-sharing versus land-sparing logging: reconciling timber extraction with biodiversity conservation. In: *Global change biology* 20 (1), S. 183–191. DOI: 10.1111/gcb.12353.

- El Kateb, H.; Schreyer, A.; Mosandl, R. (2009): Entwicklung von Forstkulturen auf ehemaligen Schadflächen in den bayerischen Alpen. 18 Jahre lang beobachteter Versuch gibt Antworten zu Aufforstungen im Gebirge. In: *LWF Aktuell* 72, S. 52–54. Online verfügbar unter <https://www.lwf.bayern.de/mam/cms04/waldbau/dateien/a72-entwicklung-von-forstkulturen-auf-ehemaligen-schadflaechen-in-bay-alpen.pdf>, zuletzt geprüft am 26.05.2019.
- Escobar, R.; Donoso, C. (1996): Resultados preliminares de almacenamiento en frío de semillas de coigüe (*Nothofagus dombeyi*), roble (*Nothofagus obliqua*) y raulí (*Nothofagus alpina*) [Vorläufige Ergebnisse der Kältelagerung von Samen von Coigüe (*Nothofagus dombeyi*), Roble (*Nothofagus obliqua*) und Raulí (*Nothofagus alpina*)]. Nota Técnica. In: *Bosque (Valdivia)* 17 (2), S. 101–105, zuletzt geprüft am 24.04.2019.
- Espinosa, M. (2005): Carbon sink potential of radiata pine plantations in Chile. In: *Forestry* 78 (1), S. 11–19. DOI: 10.1093/forestry/cpi002.
- Espinoza, S. E.; Santelices, R. E.; Cabrera, A. M.; Magni, C. R. (2017): Interactive effects of water stress, container size and fertilizer on survival, gas exchange and morphological traits of Quillaja saponaria seedlings. In: *Bosque (Valdivia)* 38 (2), S. 409–414. DOI: 10.4067/S0717-92002017000200018.
- Fajardo, A.; Alaback, P. (2005): Effects of natural and human disturbances on the dynamics and spatial structure of *Nothofagus glauca* in south-central Chile. In: *Journal of Biogeography* 32 (10), S. 1811–1825. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2005.01331.x.
- Flückiger, W.; Braun, S.; Mainiero, R.; Schütz, K.; Thomas, V. (2011): Auswirkung erhöhter Stickstoffbelastung auf die Stabilität des Waldes. Synthesebericht im Auftrag des BAFU. Hg. v. Institut für Angewandte Pflanzenbiologie. Bern.
- FSC (2011): Estándar para la certificación FSC de plantaciones forestales. Operaciones a gran escala [Standard für die FSC-Zertifizierung von Forstplantagen. Betriebe in großem Maßstab]. Forest Stewardship Council.
- Fuentes, E. R.; Hoffmann, A. J.; Poiani, A.; Alliende, M. C. (1986): Vegetation change in large clearings: Patterns in the Chilean matorral. In: *Oecologia* 68 (3), S. 358–366. DOI: 10.1007/BF01036739.
- Fuentes, N.; Sánchez, P.; Pauchard, A.; Urrutia, J.; Cavieres, L.; Marticorena, A. (2014): Plantas invasoras del Centro-Sur de Chile: Una guía de campo [Invasive Pflanzen von Süd-Zentral-Chile: Ein Naturführer]. Concepción, Chile.

- García, N.; Ormazabal, C. (2008): Arboles Nativos de Chile [In Chile heimische Baumarten]. Santiago de Chile: Enersis S.A.
- Gerdemann, J. W. (1968): Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza and Plant Growth. In: *Annu. Rev. Phytopathol.* 6 (1), S. 397–418. DOI: 10.1146/annurev.py.06.090168.002145.
- Gerosa, G.; Mereu, S.; Finco, A.; Marzuoli, R. (2012): Stomatal Conductance Modeling to Estimate the Evapotranspiration of Natural and Agricultural Ecosystems. In: *Evapotranspiration: Remote Sensing and Modeling*, S. 403–420. Online verfügbar unter <https://www.intechopen.com/books/evapotranspiration-remote-sensing-and-modeling/stomatal-conductance-modeling-to-estimate-the-evapotranspiration-of-natural-and-agricultural-ecosyst>.
- Gimper, S. (2010): Evaluierung bestehender Messsensoren zur Ermittlung des Matrixpotenzials in Böden. Diplomarbeit. Fachhochschule Jena, Jena. Max-Planck-Institut für Biogeochemie.
- Giuggiola, A.; Ogée, J.; Rigling, A.; Gessler, A.; Bugmann, H.; Treydte, K. (2016): Improvement of water and light availability after thinning at a xeric site: which matters more? A dual isotope approach. In: *The New phytologist* 210 (1), S. 108–121. DOI: 10.1111/nph.13748.
- Global Invasive Species Database (2015): Species profile: *Agrostis capillaris*. Online verfügbar unter <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=1365>, zuletzt geprüft am 09.07.2019.
- Gómez-Aparicio, L.; Pérez-Ramos, M.; Mendoza, I.; Matías, L.; Quero, L.; Castro, J. et al. (2008): Oak seedling survival and growth along resource gradients in Mediterranean forests: implications for regeneration in current and future environmental scenarios. In: *Oikos* 117 (1683-1699).
- Google Earth Version 7.3.2: Luftbild der Versuchsflächen, Bildaufnahmedatum 9.12.2012, zuletzt geprüft am 08.06.2019.
- Grandón, A.; Becerra, A.; Espinosa, M.; Ríos, D.; Sánchez, M.; Sáez, K. (2013): Variation of Saponin Contents and Physiological Status in *Quillaja saponaria* Under Different Environmental Conditions (Variation von Saponingehalten und physiologischem Status von *Quillaja saponaria* unter verschiedenen Umweltbedingungen). In: *Natural Product Communications* 8 (0), S. 1–4.
- Gratani, L.; Ghia, E. (2002): Adaptive strategy at the leaf level of *Arbutus unedo* L. to cope with Mediterranean climate. In: *Flora* 197, S. 275–284.

- Grosse, H. (1987): Desarrollo inicial de plantaciones de Raulí [Anfangsentwicklung von Raulí-Anpflanzungen]. In: *Ciencia e investigación forestal* 1, S. 49–56.
- Grosse, H. (1988): Crecimiento de plantaciones con raulí y roble bajo dosel en dependencia del grado de luminosidad y fertilización [Wachstum von Anpflanzungen mit Raulí und Roble unter Schirm in Abhängigkeit von Auflichtungsgrad und Düngung]. In: *Ciencia e investigación forestal* 2, S. 13–29.
- Grosse, H.; Quiroz, I. (1999): Silvicultura de los bosques de segundo crecimiento de Roble, Rauli y Coigue en la región centro sur de Chile [Waldbau in Sekundärwäldern von Roble, Raulí und Coigue in der Süd-Zentral-Region Chiles]. In: C. Donoso und A. Lara (Hg.): Silvicultura de los bosques nativos de Chile [Waldbau der chilenischen Naturwälder]. Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S. 95–128.
- Guerrero, P. C.; Bustamante, R. O. (2009): Abiotic alterations caused by forest fragmentation affect tree regeneration: a shade and drought tolerance gradient in the remnants of Coastal Maulino Forest. In: *Revista Chilena de Historia Natural* 82, S. 413–424.
- Hager, K. (2013): Die Mapuche in Chile: Zwischen staatlicher Repression und Widerstand. Memorandum der Gesellschaft für bedrohte Völker. Online verfügbar unter https://www.gfbv.de/fileadmin/redaktion/Reporte_Memoranden/2013/Mapuche_Memorandum__November_2013_HP.pdf, zuletzt geprüft am 19.05.2019.
- Hauskeller-Bullerjahn, K. (1995): Ein Versuch zur natürlichen Verjüngung der Traubeneiche (*Quercus petraea* LIEBL.) im Pfälzer Wald. Bericht des Instituts für Waldbau des Forstlichen Fachbereichs der Universität Göttingen. Göttingen.
- Heenan, P. B.; Smitten, R. D.O.B. (2013): Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). In: *Phytotaxa* 146 (1), S. 1. DOI: 10.11646/phytotaxa.146.1.1.
- Heinrichs, S.; Bernhardt-Römermann, M.; Schmidt, W. (2010): The estimation of aboveground biomass and nutrient pools of understorey plants in closed Norway spruce forests and on clear-cuts. In: *European Journal of Forest Research* 129 (4), S. 613–624. DOI: 10.1007/s10342-010-0362-7.
- Heinrichs, S.; Pauchard, A.; Schall, P. (2018): Native Plant Diversity and Composition Across a *Pinus radiata* D.Don Plantation Landscape in South-Central Chile—The Impact of Plantation Age, Logging Roads and Alien Species. In: *Forests* 9 (9), S. 567. DOI: 10.3390/f9090567.

- Heinrichs, S.; Stiehl, C.; Müller-Using, B. (2016): Can native plant species be preserved in an anthropogenic forest landscape dominated by aliens? A case study from Mediterranean Chile. In: *Annals of Forest Research* 59 (1), S. 75–90. DOI: 10.15287/afr.2016.498.
- Holmgren, M.; Scheffer, M.; Huston, M. A. (1997): The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. In: *Ecology* 78 (7), S. 1966. DOI: 10.2307/2265937.
- Holmgren, M.; Segura, A. M.; Fuentes, E. R. (2000): Limiting mechanisms in the regeneration of the Chilean matorral. Experiments on seedling establishment in burned and cleared mesic sites. In: *Plant Ecology* 147 (1), S. 49–57. DOI: 10.1023/A:1009804726307.
- Hurlbert, S. (1984): Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. In: *Ecological Monographs* 54 (2), S. 187–211.
- Iezzi, M. E.; Cruz, P.; Varela, D.; Angelo, C. de; Di Bitetti, M. S. (2018): Tree monocultures in a biodiversity hotspot: Impact of pine plantations on mammal and bird assemblages in the Atlantic Forest. In: *Forest Ecology and Management* 424, S. 216–227. DOI: 10.1016/j.foreco.2018.04.049.
- IMKO Mikromodultechnik GmbH (2010): TRIME PICO IPH Manual.
- INFOR (2009): Evaluación de la germinación de semillas de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. procedentes de la Reserva Nacional Los Queules, Región del Maule. Hg. v. Instituto Forestal, Centro Tecnológico de la Planta Forestal.
- Jara, F. (2011): Supervivencia y crecimiento de plantaciones con especies nativas en la Zona Septentrional de la Región del Biobío, Chile (Überleben und Wachstum von Pflanzungen mit heimischen Arten in der nördlichen Zone der Region Biobío, Chile). Diplomarbeit. Universidad de Concepción, Concepción. Facultad de Ciencias Forestales.
- Johnson, J. D.; Tognetti, R.; Michelozzi, M.; Pinzauti, S.; Minotta, G.; Borghetti, M. (1997): Ecophysiological responses of *Fagus sylvatica* seedlings to changing light conditions. II. The interaction of light environment and soil fertility on seedling physiology. In: *Physiologia Plantarum* 101, S. 124–134.
- Jonard, F.; Andre, F.; Ponette, Q.; Vincke, C.; Jonard, M. (2011): Sap flux density and stomatal conductance of European beech and common oak trees in pure and mixed stands during the summer drought of 2003. In: *Journal of Hydrology* 409, S. 371–381. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2011.08.032.

- Jucker, T.; Bouriaud, O.; Avacaritei, D.; Coomes, D. A. (2014): Stabilizing effects of diversity on aboveground wood production in forest ecosystems: linking patterns and processes. *Ecology Letters*, 17(12), 1560–1569. In: *Ecology Letters* 17 (12), S. 1560–1569.
- Juhrbandt, J.; Leuschner, C.; Hölscher, D. (2004): The relationship between maximal stomatal conductance and leaf traits in eight Southeast Asian early successional tree species. In: *Forest Ecology and Management* 202, S. 245–256. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.07.021.
- Kerosky, S. (2007): Chile's Senate Passes Native Forest Law. In: *The Santiago Times* 2007, 19.08.2007, zuletzt geprüft am 12.04.2019.
- Klooster, D. (2010): Standardizing sustainable development? The Forest Stewardship Council's plantation policy review process as neoliberal environmental governance. In: *Geoforum* 41 (1), S. 117–129. DOI: 10.1016/j.geoforum.2009.02.006.
- Kull, U. (2005): Grundriss der allgemeinen Botanik. Nachdr. der 2. Aufl. Stuttgart: Schweizerbart.
- Lambers, H.; Poorter, H. (1992): Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In: *Advances in ecological research* 23, S. 187–261.
- Lara, A. (1996): Una propuesta general de silvicultura para Chile (Ein genereller Vorschlag für den Waldbau in Chile). In: *Ambiente y Desarrollo* XII, S. 31–40.
- Lara, A.; Echeverría, C.; Donoso, A. (2000): Guía de ensayos silviculturales permanentes en los bosques nativos de Chile [Anleitung für dauerhafte waldbauliche Versuche in Naturwäldern in Chile]. Instituto Forestal. Valdivia.
- Lencinas, M.; Pastur, G.; Moretto, A.; Gallo, E.; Busso, C. (2007): Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. In: *Bosque (Valdivia)* 28 (3), S. 241–248.
- LI-COR Biosciences (1998): Using the LI-6400 Portable Photosynthesis System. Hg. v. LI-COR Biosciences. Online verfügbar unter <http://sites.middlebury.edu/biol323/files/2011/01/6400MAN.pdf>, zuletzt geprüft am 31.05.2019.
- Liesebach, M.; Ahrenhövel, W.; Janßen, A.; Karopka, M.; Rau, H. M.; Rose, B. et al. (2017): Planung, Anlage und Betreuung von Versuchsflächen der Forstpflanzenzüchtung. Handbuch zur Versuchsanstellung (Thünen Report, 49).

- Linnert, M. (2009): Wachstum und Qualität junger Buchen in einem unterschiedlich aufgelichteten Fichtenaltbestand. Göttingen: Universitätsverlag Göttingen (3), zuletzt geprüft am 16.03.2019.
- Little, C.; Lara, A.; McPhee, J.; Urrutia, R. (2009): Revealing the impact of forest exotic plantations on water yield in large scale watersheds in South-Central Chile. In: *Journal of Hydrology* 374, S. 162–170. DOI: 10.1016/j.jhydrol.2009.06.011.
- Litton, C.; Santelices, R. (1996): Comparación de las comunidades vegetales en bosques de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser en la Séptima Región de Chile (Vergleich der Vegetationsgemeinschaften in Wäldern aus *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser in der siebten Region Chile). In: *Bosque (Valdivia)* 17 (2), S. 77–86.
- Lobo, F. de A.; Barros, M. P. de; Dalmagro, H. J.; Dalmolin, Â. C.; Pereira, W. E.; Souza, É. C. de et al. (2013): Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel — a critical look at the models. In: *Photosynthetica* 51 (3), S. 445–456. DOI: 10.1007/s11099-013-0045-y.
- Luebert, F.; Plischoff, P. (2006): Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile [Eine Zusammenfassung von Bioklima und Vegetation Chiles]: Editorial Universitaria.
- Magni, C.; Espinoza, S.; Poch, P.; Abarca, B.; Grez, I.; Martínez, E. et al. (2018): Growth and biomass partitioning of nine provenances of *Quillaja saponaria* seedlings to water stress. In: *Southern Forests: a Journal of Forest Science* 80 (1), S. 1–7.
- Martínez Pastur, G.; Lencinas, M. V.; PÉri, P. L.; Arena, M. (2007): Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. In: *Forest Ecology and Management* 243 (2-3), S. 274–282. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.03.034.
- Martínez-Harms, M. J.; Cáceres, H.; Biggs, D.; Possingham, H. P. (2017): After Chile's fires, reforest private land. In: *Science* 356 (6334), S. 147–148.
- McWethy, D. B.; Pauchard, A.; García, R. A.; Holz, A.; González, M. E.; Veblen, T. T. et al. (2018): Landscape drivers of recent fire activity (2001-2017) in south-central Chile. In: *PloS one* 13 (8), e0201195. DOI: 10.1371/journal.pone.0201195.
- Mead, D. J. (2013): Sustainable management of *Pinus ra-diata* plantations. Hg. v. FAO. Rom (FAO Forestry Paper, 170).

- Mina, M.; Huber, M. O.; Forrester, D. I.; Thürig, E.; Rohner, B. (2018): Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. In: *Journal of Ecology* 106 (3), S. 1106–1119. DOI: 10.1111/1365-2745.12846.
- Ministerio de Agricultura de Chile (2008): Ley 20.283 sobre recuperación del bosque nativo y fomento (Gesetz 20.283 über die Wiederherstellung des Naturwaldes und Förderung). Fundstelle: <http://www.leychile.cl/Navegar?idNorma=274894>.
- Mölder, A.; Bernhardt-Römermann, M.; Schmidt, W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? In: *Forest Ecology and Management* 256 (3), S. 272–281. DOI: 10.1016/j.foreco.2008.04.012.
- Morales, M.; Aroca, G.; Rubilar, R.; Acuña, E.; Mola-Yudego, B.; González-García, S. (2015): Cradle-to-gate life cycle assessment of *Eucalyptus globulus* short rotation plantations in Chile. In: *Journal of Cleaner Production* 99, S. 239–249. DOI: 10.1016/j.jclepro.2015.02.085.
- Mujica, H. (2008): Bosques seminaturales. Una opción para la rehabilitación de bosques degradados [Halbnatürliche Wälder. Eine Option zur Wiederherstellung degradierten Wälder]. Santiago, Chile: INFOR; Gobierno de Chile Ministerio de Agricultura; InnovaChile CORFO. Online verfügbar unter <http://www.worldcat.org/oclc/317291832>.
- Müller-Using, B. (1973): Untersuchungen über die Verjüngung von *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. und ihrer wichtigsten Begleitbaumarten in der chilenischen Anden- und Küstenkordillere. Dissertation. Ludwig-Maximilians-Universität München.
- Müller-Using, B. (2019): Schriftliche Mitteilung, 27.06.2019. E-Mail.
- Müller-Using, B.; Bava, J. (2010): Neue Gesetze zum Erhalt des Naturwaldes in Chile und in Argentinien—Zwei unterschiedliche Wege zu einem gemeinsamen Ziel. In: *Forstarchiv* 4 (1).
- Müller-Using, B.; Quiroz, I.; Bahamondes, M.; Mujica, H. (2008): Sekundärwälder von *Nothofagus obliqua* und *N. alpina* in Chile zwischen 36° und 41° südlicher Breite. In: *Forstarchiv* 79, S. 66–76.
- Müller-Using, B.; Schlegel, F. (1980): Die Entwicklung von Sämlingen chilenischer *Nothofagus*-arten in einer Beschattungsanlage der Universität Valdivia 151, S. 80–96.
- Müller-Using, B.; Uhde, B.; Varas, A.; Cabrera, J.; Cuevas, W.; Gonzáles, D. (2016): The mixture of *Nothofagus* species with *Pseudotsuga menziesii* in south-central Chile. In: *Forstarchiv* (87), S. 175–181.

- Muñoz, F.; Muñoz, C.; Uribe, M.; Martín, M. Á.; Molina, J. R.; Herrera, M. Á. et al. (2013): Composición, estructura y diversidad de poblaciones de *Nothofagus glauca* ubicadas en la zona mediterránea de Chile [Komposition, Struktur und Vielfalt von *Nothofagus glauca*-Populationen in der mediterranen Zone Chiles]. In: *Gayana Botánica* 70 (1), S. 82–91. DOI: 10.4067/S0717-66432013000100009.
- Myers, N.; Mittermeier, R.A.; Mittermeier, C.G.; Da Fonseca, G.A.; Kent, J. (2000): Biodiversity hotspots for conservation priorities. In: *Nature* 403 (6772), S. 853–858.
- Neira, Eduardo; Verscheure, Hernán; Revenga, Carmen (2002): Chile's frontier forests: conserving a global treasure: World Resources Institute (Global Forest Watch).
- Ögren, E.; Evans, J. R. (1993): Photosynthetic light-response curves. I. The influence of CO₂ partial pressure and leaf inversion. In: *Planta* 189, S. 182–190. Online verfügbar unter <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/BF00195075.pdf>, zuletzt geprüft am 31.05.2019.
- Ovalle, J.; Arellano, E.; Ginocchio, R. (2015): Trade-Offs between Drought Survival and Rooting Strategy of Two South American Mediterranean Tree Species: Implications for Dryland Forests Restoration. In: *Forests* 6 (12), S. 3733–3747. DOI: 10.3390/f6103733.
- Oyarzun, C.; Peña, L. (1995): Soil erosion and overland flow in forested areas with Pine plantations at coastal mountain range, Central Chile. In: *Hydrological Processes* 9, S. 111–118.
- Paritsis, J.; Aizen, M. A. (2008): Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. In: *Forest Ecology and Management* 255 (5-6), S. 1575–1583. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.11.015.
- Pauchard, A.; Garcia, R.; Pena, E.; Bustamante Araya, R.; Gonzalez, C.; Cavieres, Lohengrin A. (2008): Positive feedbacks between plant invasions and fire regimes: *Teline monspessulana* (l.) K. Koch (Fabaceae) in central Chile. In: *Biological Invasions* 10 (4), S. 547–553.
- Piper, F. I.; Corcuera, L. J.; Alberdi, M.; Lusk, C. (2007): Differential photosynthetic and survival responses to soil drought in two evergreen *Nothofagus* species. In: *Annals of Forest Science* 64, S. 447–452. DOI: 10.1051/forest:2007022.
- Poorter, H.; Jong, R. de (1999): A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. In: *New Phytologist* 143, S. 163–176. Online verfügbar unter <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x>, zuletzt geprüft am 16.06.2019.

- Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Poorter, L.; Wright, I. J.; Villar, R. (2009): Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. In: *New Phytologist* 182 (3), S. 565–588. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x.
- Pretzsch, H. (2012): Zuwachsreaktionen auf Trockenstress in Mischbeständen im Vergleich zu Reinbeständen. In: *Sektion Ertragskunde Jahrestagung*, S. 21–32.
- Promis, A.; Gaertner, S.; Reif, A.; Cruz, G. (2010): Effects of natural small-scale disturbances on below-canopy solar radiation and regeneration patterns in an old-growth *Nothofagus betuloides* forest in Tierra del Fuego, Chile. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 181, S. 53–64.
- Quintanilla, V.; Cadiñan, J. A. (2012): Biogeographic study of the forests of Chile's mediterranean area: Inventory and characterization. In: *Boletín de la Asociación de Geógrafos Españoles* (60), S. 445–448.
- Quiroz, I. (1998): Untersuchungen zur waldbaulichen Behandlung von Nothofagus- Primär- und Sekundärwäldern in den Anden der IX. und X. Region Chiles. Dissertation. Ludwig-Maximilians-Universität München. Forstwiss. Fakultät.
- R Core Team (2013): R: A language and environment for statistical computing. Version 3.1.1. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Online verfügbar unter <http://www.R-project.org/>.
- Rajakaruna, N.; Boyd, R. S. (2008): Edaphic Factor. In: S. E. Jørgensen und B. D. Fath (Hg.): General Ecology. Vol. [2] of Encyclopedia of Ecology, 5 vols. Oxford: Elsevier.
- Ramos, C.; Simonetti, J. A.; Flores, J. D.; Ramos-Jiliberto, R. (2008): Modelling the management of fragmented forests: Is it possible to recover the original tree composition? The case of the Maulino forest in Central Chile. In: *Forest Ecology and Management* 255, S. 2236–2243. DOI: 10.1016/j.foreco.2007.12.034.
- Read, J.; Hill, R. (1985): Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Nothofagus* and their relevance to the rainforest dynamics. In: *New Phytologist* (101), S. 731–742.
- Reyes, R.; Nelson, H. (2014): A tale of two forests: why forests and forest conflicts are both growing in Chile. In: *International Forestry Review* 16 (4), S. 379–388. DOI: 10.1505/146554814813484121.

- Ritter, Eva; Dalsgaard, Lise; Einhorn, Katrina S. (2005): Light, temperature and soil moisture regimes following gap formation in a semi-natural beech-dominated forest in Denmark. In: *Forest Ecology and Management* 206 (1-3), S. 15–33. DOI: 10.1016/j.foreco.2004.08.011.
- Riveros, F.; Hoffmann, A.; Avila, G.; Aljaro, M. E.; Araya, S.; Hoffmann, A. E.; Montenegro, G. (1976): Comparative Morphological and Ecophysiological Aspects of Two Sclerophyllous Chilean Shrubs. In: *Flora* 165 (3), S. 223–234.
- Rodríguez-Calcerrada, J.; Pardos, J. A.; Gil, L.; Reich, P. B.; Aranda, I. (2008): Light response in seedlings of a temperate (*Quercus petraea*) and a sub-Mediterranean species (*Quercus pyrenaica*): contrasting ecological strategies as potential keys to regeneration performance in mixed marginal populations. In: *Plant Ecology* 195 (2), S. 273–285. DOI: 10.1007/s11258-007-9329-2.
- Rodríguez-Echeverry, James; Echeverría, Cristian; Oyarzún, Carlos; Morales, Luis (2018): Impact of land-use change on biodiversity and ecosystem services in the Chilean temperate forests. In: *Landscape Ecology* 33 (3), S. 439–453. DOI: 10.1007/s10980-018-0612-5.
- Röhrig, E.; Bartsch, N.; Lüpke, B. von; Dengler, A. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7., vollst. aktual. Aufl. Stuttgart: UTB (UTB Forst- und Agrarwissenschaften, Ökologie, Biologie, 8310).
- Rozzi, R.; Armesto, J. J.; Figueroa, J. (1994): Biodiversidad y conservación de los bosques nativos de Chile: una aproximación jerárquica (Biodiversität und Schutz der Urwälder Chiles: ein hierarchischer Ansatz). In: *Bosque (Valdivia)* 15 (2).
- Sade, N.; Gebremedhin, A.; Moshelion, M. (2012): Risk-taking plants: anisohydric behavior as a stress-resistance trait. In: *Plant signaling & behavior* 7 (7), S. 767–770. DOI: 10.4161/psb.20505.
- Sala, O.E.; Chapin III, F.S.; Armesto, J.J.; Berlow, E. (2000): Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. In: *Science* 287 (5459), S. 1770–1774. DOI: 10.1126/science.287.5459.1770.
- Salas, C.; Donoso, P. J.; Vargas, R.; Arriagada, C. A.; Pedraza, R.; Soto, D. P. (2016): The Forest Sector in Chile: An Overview and Current Challenges. In: *Journal of Forestry* 114 (5), S. 562–571. DOI: 10.5849/jof.14-062.

Salgado-Luarte, C.; Gianoli, E. (2012): Herbivores Modify Selection on Plant Functional Traits in a Temperate Rainforest Understory. In: *The American Naturalist* 180 (2). Online verfügbar unter <http://www.journals.uchicago.edu/doi/pdfplus/10.1086/666612>.

San Martín, J.; Donoso, C. (1995): Estructura florística e impacto antrópico en el bosque Maulino de Chile (Floristische Struktur und menschlicher Einfluss im Maulino-Wald in Chile). In: J. J. Armesto, C. Villagrán und M. Arroyo (Hg.): *Ecología de los bosques nativos de Chile* [Ökologie der Naturwälder Chiles]. Santiago, Chile: Editorial Universitaria, S. 153–168.

Santelices, R.; Cabello, A.; Navarro-Cerrillo, R. (2013): Propagación y cultivo de plantas de *Nothofagus* mediterráneos característicos del bosque Maulino como herramientas de la restauración o la repoblación forestal [Vermehrung und Anbau mediterraner *Nothofagus*-Pflanzen, die für den Maulino-Wald charakteristisch sind, als Hilfsmittel für die Wiederherstellung oder Wiederaufforstung]. In: P. Donoso und A. Promis (Hg.): *Silvicultura en Bosques Nativos* [Waldbau in Naturwäldern]. Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelandia. Valdivia, Chile: Marisa Cuneo Ediciones (Estudios en Silvicultura de Bosques Nativos Vol. 1), S. 38–54.

Santelices, R.; Donoso, C.; Cabello, A. (2006): *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. Hualo, Roble maulino, Roble colorado (Maule). Familia: Fagaceae. In: C. Donoso (Hg.): *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina* [Baumarten der temperierten Wälder Chiles und Argentinien]. Autoecología. 1. ed. Valdivia: Marisa Cuneo Eds, S. 433–442.

Santelices, R.; Herrera, L.; Osorio, J. (1995): Cultivo en vivero del Hualo (*Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser) bajo diferentes gradientes de luminosidad y espaciamiento [Anzuchtversuch mit Hualo (*Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser) im Gewächshaus unter verschiedenen Beleuchtungsstufen und Pflanzabständen]. In: *Revista Ciencias Forestales* 10 (1-2), S. 13–15.

Santis, G.T. (2005): Mapa de reconocimiento de suelos de la Región de Bío-Bío (Sector Norte) [Bodenerkennungskarte der Region Bío-Bío (Sektor Nord)]. Universidad de Chile, Santiago de Chile. Facultad de Ciencias Agronómicas.

Schall, P.; Lödige, C.; Beck, M.; Ammer, C. (2012): Biomass allocation to roots and shoots is more sensitive to shade and drought in European beech than in Norway spruce seedlings. In: *Forest Ecology and Management* 266, S. 246–253. DOI: 10.1016/j.foreco.2011.11.017.

Scheepens, J. F.; Frei, Eva S.; Stöcklin, Jürg (2010): Genotypic and environmental variation in specific leaf area in a widespread Alpine plant after transplantation to different altitudes. In: *Oecologia* 164 (1), S. 141–150. DOI: 10.1007/s00442-010-1650-0.

- Scheffer, F.; Schachtschabel, P. (2002): Lehrbuch der Bodenkunde. 15. Aufl., [Nachdr.]. Hg. v. Hans-Peter Blume. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag (Spektrum-Lehrbuch).
- Schenk, V. (2013): Einfluss der konkurrierenden Bodenvegetation auf das Wachstum heimischer Baumarten im mediterranen Klima Chiles. Bachelorarbeit. Georg-August-Universität Göttingen. Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen.
- Scherer-Lorenzen, M. (2013): The functional role of biodiversity in forests. In: D. Kraus und F. Krumm (Hg.): Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity, S. 216–223.
- Schulze, I.-M.; Bolte, A.; Schmidt, W.; Eichhorn, J. (2009): Phytomass, Litter and Net Primary Production of Herbaceous Layer. In: R. Brumme und P. K. Khanna (Hg.): Functioning and management of European beech ecosystems, Bd. 208. Berlin: Springer-Verlag (Ecological studies, 208), S. 155–181.
- Sharp, R. E.; Matthews, M. A.; Boyer, J. S. (1984): Kok Effect and the Quantum Yield of Photosynthesis. Light partially inhibits dark respiration. In: *Plant Physiology* 75, S. 95–101. Online verfügbar unter <http://www.plantphysiol.org/content/plantphysiol/75/1/95.full.pdf>, zuletzt geprüft am 31.05.2019.
- Smidt, S. (2010): Lexikon waldschädigende Luftverunreinigungen und Klimawandel. Online verfügbar unter <http://bfw.ac.at/rz/wlv.lexikon?keywin=2374>.
- Solly, E. F.; Brunner, I.; Helmisaari, H.-S.; Herzog, C.; Leppälammi-Kujansuu, J.; Schöning, I. et al. (2018): Unravelling the age of fine roots of temperate and boreal forests. In: *Nature communications* 9 (1), S. 3006. DOI: 10.1038/s41467-018-05460-6.
- Soriano, A.; Sala, O. (1983): Ecological strategies in a Patagonian arid steppe. In: *Vegetario* 56, S. 9–15.
- Stampfer, T. (2011): Das Anwuchsverhalten von Jungpflanzen dreier Naturwaldbaumarten unter 4 verschiedenen Beschattungssituationen in der VIII. Region / Chile. Masterarbeit. Albert-Ludwigs-Universität, Freiburg im Breisgau. Waldbau-Institut.
- Stimm, B.; Roloff, A.; Lang, U. M.; Weisgerber, H. (2014): Enzyklopädie der Holzgewächse: Handbuch und Atlas der Dendrologie. *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser: Wiley.
- Thiers, O. (2004): Roble (*Nothofagus obliqua* [Mirb.] Oerst.)-Sekundärwälder in Zentral- und Südchile: Bestimmung der für die Bestandesproduktivität wichtigsten Standortsfaktoren. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i.Br., Freiburg im Breisgau.

- Tomeo, N. (2019): Open Source-Skript zur Anpassung von Lichtantwortkurven. Online verfügbar unter https://github.com/Tomeopaste/AQ_curves, zuletzt geprüft am 24.06.2019.
- Toro, J.; Gessel, S. (1999): Radiata pine plantations in Chile. In: *New Forests* 18 (1), S. 33–44.
- Torres-Salinas, R.; Azócar, G.; Carrasco, N.; Zambrano, M.; Costa, T.; Bolin, B. (2016): Forestry development, water scarcity and the Mapuche protest for environmental justice in Chile. In: *Ambiente & Sociedade* 19 (1), S. 121–144. Online verfügbar unter <http://www.scielo.br/pdf/asoc/v19n1/1809-4422-asoc-19-01-00121.pdf>, zuletzt geprüft am 12.04.2019.
- Uhde, B. (2013): Integration von Ökosystemleistungen in forstliche Planungsprozesse-Anwendung einer multikriteriellen Entscheidungsanalyse. In: *AFZ-Der Wald* (21), S. 15–17, zuletzt geprüft am 17.03.2019.
- Uhde, B. (2014): Finanzielle Bewertung naturnaher Alternativen zu Forstplantagen. In: *AFZ-Der Wald* 21/2014, S. 31–33.
- Uhde, B.; Heinrichs, S.; Stiehl, C. R.; Ammer, C.; Müller-Using, B.; Knoke, T. (2017): Bringing ecosystem services into forest planning – Can we optimize the composition of Chilean forests based on expert knowledge? In: *Forest Ecology and Management* 404, S. 126–140. DOI: 10.1016/j.foreco.2017.08.021.
- Uhl, E.; Ammer, C.; Spellmann, H.; Schölch, M.; Pretzsch, H. (2013): Zuwachstrend und Stressresilienz von Tanne und Fichte im Vergleich. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 184 (11-12), S. 278–292.
- UMS (2012): Umweltanalytische Messsysteme. Online verfügbar unter http://www.ums-muc.de/produkte/fd__tdr.html, zuletzt geprüft am 10.12.2012.
- United Nations Development Programme (UNDP) (2004): Las trayectorias del desarrollo humano en las comunas de Chile (1994–2003) [Der Werdegang der menschlichen Entwicklung in chilenischen Gemeinden (1994–2003)]. Santiago, Chile.
- USDA (Hg.) (1999): Soil Taxonomy. A Basic System of Soil Classification for Making and Interpreting Soil Surveys. Second Edition. Unter Mitarbeit von Soil Survey Staff. United States Department of Agriculture; Natural Resources Conservation Service.
- USDA (2019): NRCS Land Capability Classes. Online verfügbar unter http://www.nrcrd.org/files/4414/0968/3285/NRCS_Land_Capability_Classes.pdf, zuletzt geprüft am 19.05.2019.

- v. Willert, D. J.; Matyssek, R.; Herppich, W. (1995): Experimentelle Pflanzenökologie. Grundlagen und Anwendungen ; 33 Tabellen. Stuttgart: Thieme.
- van den Burg, J. (1990): Foliar analysis for determination of tree nutrient status - a compilation of literature data. Wageningen.
- Van Der Heijden, M. G.; Klironomos, J. N.; Ursic, M.; Moutoglis, P.; Streitwolf-Engel, R.; Boller, T. et al. (1998): Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. In: *Nature* 396 (6706), S. 69–72.
- Varela, S. A.; Fernández, M. E.; Gyenge, J. E.; Aparicio, A.; Bruzzone, O.; Schlichter, T. M. (2012): Physiological and morphological short-term responses to light and temperature in two *Nothofagus* species of Patagonia, South America. In: *Photosynthetica* 50 (4), S. 557–569. DOI: 10.1007/s11099-012-0064-0.
- Varela, S. A.; Gyenge, J. E.; Fernandez, M. E.; Schlichter, T. (2010): Seedling drought stress susceptibility in two deciduous *Nothofagus* species of NW Patagonia. In: *Trees - Structure and Function* 24, S. 443–453. DOI: 10.1007/s00468-010-0412-2.
- Veblen, T.T.; Donoso, C.; Kitzberger, T.; Rebertus, A.J. (1996): Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. In: Veblen, T. T., Hill, R. S., & Read, J. (Hg.): The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests: Yale University Press, S. 293–353.
- Vilà, M.; Sardans, J. (1999): Plant competition in mediterranean-type vegetation. In: *Journal of Vegetation Science* 10, S. 281–294. Online verfügbar unter <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.721.5916&rep=rep1&type=pdf>, zuletzt geprüft am 08.06.2019.
- Vita, A. (1974): Algunos antecedentes para la silvicultura del Quillay [Einige Hintergrundinformationen zum Waldbau mit Quillay]. Boletín Técnico No. 28.
- Wagner, S.; Küßner, R.; Ammer, C. (2004): Hinweise zur Erfassung von Strahlung und Kronenraumstruktur in Waldbeständen im Rahmen waldbaulicher Untersuchungen. In: *Forstarchiv* 75, S. 110–121.
- Wagner, S.; Madsen, P.; Ammer, C. (2009): Evaluation of different approaches for modelling individual tree seedling height growth. In: *Trees – Structure and Function* 23, S. 701–715.
- Wagner, S.; Nagel, J. (1992): Ein Verfahren zur PC-gesteuerten Auswertung von Fish-eye-Negativfotos für Strahlungsschätzungen. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 163, S. 110–116.

Weinbaum, S. A.; Johnson, R. S.; DeJong, T. M. (1992): Causes and Consequences of Overfertilization in Orchards. In: *HortTechnology*, 112b-121. DOI: 10.21273/HORTTECH.2.1.112b.

Weinberger, P.; Ramirez, C. (2001): Microclima y regeneración natural de Raulí, Roble y Coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* y *N. dombeyi*) [Mikroklima und natürliche Verjüngung von Raulí, Roble und Coigüe (*Nothofagus alpina*, *N. obliqua* und *N. dombeyi*)]. In: *Bosque* 22 (1), S. 11–22.

Wienstroer, M.; Siebert, H.; Müller-Using, B. (2003): Competencia entre tres especies de *Nothofagus* y *Pseudotsuga menziesii* en plantaciones mixtas jóvenes, establecidas en la precordillera andina de Valdivia [Konkurrenz zwischen drei Arten von *Nothofagus* und *Pseudotsuga menziesii* in jungen gemischten Plantagen, die im Andenvorland von Valdivia angelegt wurden]. In: *Bosque (Valdivia)*. Online verfügbar unter <http://www.worldcat.org/oclc/61027222>.

Williams, K.; Hobbs, R. J. (1989): Control of shrub establishment by springtime soil water availability in an annual grassland. In: *Oecologia* 81 (1), S. 62–66.

Wilson, P.; Thompson, K.; Hodgson, J. G. (1999): Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. In: *New Phytologist* 143, S. 155–162.

7 Anhang

Abbildung A1: Mittlere Blattzahlen der drei Baumarten im Freilandversuch. Signifikante Unterschiede sind mit Buchstaben markiert (Generalisiertes lineares Modell mit Poisson-Verteilung und nachfolgendem Tukey-Test).

Tabelle A1: Korrelationsanalyse zwischen stomatärer Leitfähigkeit im Februar und Blattzahl.

	R ²	p
<i>N. obliqua</i>	0,24	0,002
<i>N. glauca</i>	0,15	0,019
<i>Q. saponaria</i>	0,01	0,412 (n.s.)

Tabelle A2: Modellauswahl ausgehend vom Gesamtmodell zur Erklärung der Variablen Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode sowie mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche in der **dunklen Lichtklasse** für *N. glauca*. Dargestellt sind alle Modelle innerhalb eines Bereiches von $AICc < 1.5$ (ermittelt durch die R funktion „dredge“, package MuMin). Das am wenigsten komplexe Modell innerhalb dieses Bereiches wurde als erklärendes Modell ausgewählt (fett gedruckt). Düng = Düngung, Fla = Überschirmungsvariante, EN = Entfernung Nachbarbaum, BT = Bodentiefe, Bfu = Bodenfeuchte unten (20-50 cm), Bfo = Bodenfeuchte oben (0-20 cm), BM = Biomasse der Bodenvegetation, StoLF = stomatäre Leitfähigkeit.

<i>N. glauca</i>		Intercept	Düng	ISF	Fla	ln(EN)	BT	Bfo	Bfu	BM	df	AICc	delta	weight
<i>ln(SL_{Ende}) ~</i>														
	17	4,126	+	.	.	.	.	.	.	.	3	36,50	0,00	0,385
	1	3,955	.	.	.	.	.	.	.	.	2	36,60	0,04	0,377
	65	3,178	.	0,020	.	.	.	.	.	.	3	37,50	0,96	0,239
<i>ln(WHD_{Ende}) ~</i>														
	17	-0,032	+	.	.	.	.	.	.	.	3	24,30	0,00	0,570
	1	-0,174	.	.	.	.	.	.	.	.	2	24,80	0,56	0,430
<i>ln(VI_{Ende}) ~</i>														
	17	4,062	+	.	.	.	.	.	.	.	3	75,50	0,00	0,569
	1	3,607	.	.	.	.	.	.	.	.	2	76,10	0,56	0,431
<i>ln(StoLF) ~</i>														
	1	5,905	.	.	.	.	.	.	.	.	2	-7,40	0,00	0,460
	129	5,469	.	.	.	0,086	.	.	.	.	3	-6,30	1,05	0,273
	33	5,856	.	.	+	.	.	.	.	.	3	-6,30	1,09	0,267
<i>ln(SLA) ~</i>														
	49	2,523	+	.	+	.	.	.	.	.	4	-24,00	0,00	1,000

Tabelle A3: Modellauswahl ausgehend vom Gesamtmodell zur Erklärung der Variablen Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode sowie mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche in der **dunklen Lichtklasse** für *N. obliqua*. Dargestellt sind alle Modelle innerhalb eines Bereiches von $AICc < 1.5$ (ermittelt durch die R funktion „dredge“, package MuMin). Das am wenigsten komplexe Modell innerhalb dieses Bereiches wurde als erklärendes Modell ausgewählt (fett gedruckt). Düng = Düngung, Fla = Überschirmungsvariante, EN = Entfernung Nachbarbaum, BT = Bodentiefe, Bfu = Bodenfeuchte unten (20-50 cm), Bfo = Bodenfeuchte oben (0-20 cm), BM = Biomasse der Bodenvegetation, StoLF = stomatäre Leitfähigkeit.

<i>N. obliqua</i>	Intercept	EN	Düng	Fla	ISF	ln(BT)	ln(BM)	Bfo	Bfu	df	AICc	delta	weight
<i>ln(SL_{Ende}) ~</i>													
41	3,358	.	+	.	0,028	.	.	.	.	4	26,60	0,00	0,517
57	3,482	.	+	+	0,028	.	.	.	.	5	26,70	0,14	0,483
<i>ln(WHD_{Ende}) ~</i>													
57	-0,663	.	+	+	0,025	.	.	.	.	5	21,80	0,00	1,000
<i>ln(VI_{Ende}) ~</i>													
57	2,156	.	+	+	0,077	.	.	.	.	5	69,60	0,00	1,000
<i>ln(StoLF) ~</i>													
33	4,656	.	.	.	0,018	.	.	.	.	3	4,80	0,00	0,677
161	4,229	.	.	.	0,019	0,102	.	.	.	4	6,30	1,48	0,323
<i>ln(SLA) ~</i>													
2	2,606	0,001	.	.	.	.	.	.	.	3	-9,30	0,00	0,148
17	2,812	.	.	+	.	.	.	.	.	3	-9,00	0,36	0,123
49	2,539	.	.	+	0,006	.	.	.	.	4	-8,90	0,41	0,120
1	2,747	.	.	.	.	.	.	.	.	2	-8,60	0,72	0,103
33	2,477	.	.	.	0,006	.	.	.	.	3	-8,40	0,92	0,093
18	2,683	0,001	.	+	.	.	.	.	.	4	-8,30	0,99	0,090
113	2,777	.	.	+	0,008	.	-0,059	.	.	5	-8,20	1,12	0,084
129	3,087	.	.	.	.	-0,093	.	.	.	3	-8,10	1,21	0,081
97	2,740	.	.	.	0,008	.	-0,064	.	.	4	-8,10	1,21	0,080
130	2,904	0,001	.	.	.	-0,077	.	.	.	4	-8,00	1,30	0,077

Tabelle A4: Modellauswahl ausgehend vom Gesamtmodell zur Erklärung der Variablen Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode sowie mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche in der **dunklen Lichtklasse** für *Q. saponaria*. Dargestellt sind alle Modelle innerhalb eines Bereiches von AICc < 1.5 (ermittelt durch die R funktion „dredge“, package MuMin). Das am wenigsten komplexe Modell innerhalb dieses Bereiches wurde als erklärendes Modell ausgewählt (fett gedruckt). Düng = Düngung, Fla = Überschirmungsvariante, EN = Entfernung Nachbarbaum, BT = Bodentiefe, Bfu = Bodenfeuchte unten (20-50 cm), Bfo = Bodenfeuchte oben (0-20 cm), BM = Biomasse der Bodenvegetation, StoLF = stomatäre Leitfähigkeit.

<i>Q. saponaria</i>	Intercept	EN	ISF	Bfo	Bfu	BT	Düng	ln(BM)	Fla	df	AICc	delta	weight
ln(SL _{Ende}) ~													
2	3,525	0,003	.	.	.	.	.	.	.	3	24,90	0,00	0,663
66	4,018	0,004	-0,014	.	.	.	.	.	.	4	26,30	1,35	0,337
ln(WHD _{Ende}) ~													
156	-1,343	0,003	.	0,057	.	0,013	+	-0,141	.	7	18,30	0,00	1,000
ln(VI _{Ende}) ~													
156	0,318	0,010	.	0,148	.	0,034	+	-0,342	.	7	70,70	0,00	0,233
140	-0,476	0,011	.	0,164	.	0,032	.	-0,344	.	6	71,20	0,55	0,177
18	2,978	0,008	.	.	.	.	+	.	.	4	71,30	0,64	0,169
146	3,985	0,009	.	.	.	.	+	-0,282	.	5	71,50	0,84	0,153
2	2,344	0,009	.	.	.	.	.	.	.	3	71,50	0,88	0,150
130	3,305	0,010	.	.	.	.	.	-0,274	.	4	72,00	1,34	0,119
ln(StoLF) ~													
85	4,515	.	0,018	.	0,015	.	+	.	.	5	-7,00	0,00	0,506
213	4,660	0,020	.	.	0,015	.	+	-0,047	.	6	-6,90	0,05	0,494
ln(SLA) ~													
37	1.878	.	.	.	0.011	.	.	.	+	4	-31.30	0.00	1.000

Tabelle A5: Modellauswahl ausgehend vom Gesamtmodell zur Erklärung der Variablen Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode sowie mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche in der **hellen Lichtklasse** für *N. glauca*. Dargestellt sind alle Modelle innerhalb eines Bereiches von AICc < 1.5 (ermittelt durch die R funktion „dredge“, package MuMin). Das am wenigsten komplexe Modell innerhalb dieses Bereiches wurde als erklärendes Modell ausgewählt (fett gedruckt). Düng = Düngung, BT = Bodentiefe, Bfu = Bodenfeuchte unten (20-50 cm), Bfo = Bodenfeuchte oben (0-20 cm), BM = Biomasse der Bodenvegetation, StoLF = stomatäre Leitfähigkeit.

<i>N. glauca</i>	Intercept	BT	ln(BM)	ISF	Bfo	Bfu	Düng	df	AICc	delta	weight
<i>ln(SL_{Ende}) ~</i>											
1	5,220	.	.	.	.	.	.	2	4,10	0,00	1,000
<i>ln(WHD_{Ende}) ~</i>											
1	1,042	.	.	.	.	.	.	2	9,60	0,00	0,626
5	0,775	0,006	.	.	.	.	.	3	10,60	1,03	0,374
<i>ln(VI_{Ende}) ~</i>											
1	7,305	.	.	.	.	.	.	2	33,30	0,00	0,638
5	6,600	0,017	.	.	.	.	.	3	34,40	1,13	0,362
<i>ln(StoLF) ~</i>											
1	6,124	.	.	.	.	.	.	2	-13,00	0,00	1,000
<i>ln(SLA) ~</i>											
1	2,482	.	.	.	.	.	.	2	-17,30	0,00	0,552
33	2,709	.	-0,037	.	.	.	.	3	-16,90	0,42	0,448

Tabelle A6: Modellauswahl ausgehend vom Gesamtmodell zur Erklärung der Variablen Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode sowie mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche in der **hellen Lichtklasse** für *N. obliqua*. Dargestellt sind alle Modelle innerhalb eines Bereiches von AICc < 1.5 (ermittelt durch die R funktion „dredge“, package MuMin). Das am wenigsten komplexe Modell innerhalb dieses Bereiches wurde als erklärendes Modell ausgewählt (fett gedruckt). Düng = Düngung, BT = Bodentiefe, Bfu = Bodenfeuchte unten (20-50 cm), Bfo = Bodenfeuchte oben (0-20 cm), BM = Biomasse der Bodenvegetation, StoLF = stomatäre Leitfähigkeit.

<i>N. obliqua</i>		Intercept	ISF	Bfo	Bfu	Düng	ln(BM)	BT	df	AICc	delta	weight
<i>ln(SL_{Ende}) ~</i>												
	1	5,794	.	.	.	.	.	.	2	-4,10	0,00	0,589
	17	7,956	-0,026	.	.	.	.	.	3	-3,40	0,72	0,411
<i>ln(WHD_{Ende}) ~</i>												
	11	1,421	.	.	0,011	+	.	.	4	-12,60	0,00	1,000
<i>ln(VI_{Ende}) ~</i>												
	11	8,683	.	.	0,023	+	.	.	4	17,80	0,00	1,000
<i>ln(StoLF) ~</i>												
	47	5,011	.	.	0,006	+	0,116	0,003	6	-16,70	0,00	1,000
<i>ln(SLA) ~</i>												
	33	2,906	.	.	.	.	-0,064	.	3	-23,80	0,00	1,000

Tabelle A7: Modellauswahl ausgehend vom Gesamtmodell zur Erklärung der Variablen Sprosslänge, Wurzelhalsdurchmesser, Volumenindex am Ende der Vegetationsperiode sowie mittlere stomatäre Leitfähigkeit und spezifische Blattfläche in der **hellen Lichtklasse** für *Q. saponaria*. Dargestellt sind alle Modelle innerhalb eines Bereiches von AICc < 1.5 (ermittelt durch die R funktion „dredge“, package MuMin). Das am wenigsten komplexe Modell innerhalb dieses Bereiches wurde als erklärendes Modell ausgewählt (fett gedruckt). Düng = Düngung, BT = Bodentiefe, Bfu = Bodenfeuchte unten (20-50 cm), Bfo = Bodenfeuchte oben (0-20 cm), BM = Biomasse der Bodenvegetation, StoLF = stomatäre Leitfähigkeit.

<i>Q. saponaria</i>	Intercept		Bfo	Bfu	Düng ISF		BT	ln(BM) df		AICc	delta	weight
ln(SL _{Ende}) ~												
	28	16,130	-0,070	0,029	+	-0,127	.	.	6	4,10	0,00	0,598
	20	14,630	-0,058	0,028	.	-0,110	.	.	5	4,90	0,79	0,402
ln(WHD _{Ende}) ~												
	20	11,870	-0,095	0,045	.	-0,123	.	.	5	14,90	0,00	1,000
ln(VI _{Ende}) ~												
	20	38,360	-0,248	0,118	.	-0,356	.	.	5	33,40	0,00	1,000
ln(StoLF) ~												
	37	6,305	.	.	.	.	-0,003	-0,055	4	-17,40	0,00	1,000
ln(SLA) ~												
	6	1,397	0,017	.	.	.	0,004	.	4	-18,30	0,00	1,000

Curriculum Vitae

Persönliche Daten

Name: Carolin Ronja Stiehl
Geburtsort: Hameln
Nationalität: Deutsch
Geburtsdatum: 13.03.1985

Ausbildung

2016 – 2018	Referendariat beim Landesbetrieb Wald und Holz Nordrhein-Westfalen, Große Forstliche Staatsprüfung im Mai 2018
seit 2012	Promotionsstudium, Stipendium der Bauer-Stiftung (2012-2014), Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Universität Göttingen
2008 – 2011	Master-Studium der Forstwissenschaften und Waldökologie mit Schwerpunkt Forstbetrieb und Waldnutzung, Universität Göttingen, Abschlussarbeit „Naturverjüngung in einem unbewirtschafteten Buchenbestand in der Zerfallsphase“, Master of Science
2005 – 2008	Bachelor-Studium der Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen, Abschlussarbeit „Etablierung von Reinkulturen verschiedener <i>Trametes</i> -Arten“, Bachelor of Science
1995 – 2004	Göttenbach-Gymnasium Idar-Oberstein, Abitur

Berufliche Tätigkeiten

seit Juni 2018	Mitarbeiterin in der Schwerpunktaufgabe Waldbau und Forstvermehrungsgut, Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald, Landesbetrieb Wald und Holz Nordrhein-Westfalen
Jan. – Apr. 2015, Aug.-Nov. 2015	Wissenschaftliche Hilfskraft, Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Sektion Waldökosystemforschung und Dekanat der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Universität Göttingen

Publikationen

- 2017 Uhde, B.; Heinrichs, S.; **Stiehl, C. R.**; Ammer, C.; Müller-Using, B.; Knoke, T. (2017): Bringing ecosystem services into forest planning – Can we optimize the composition of Chilean forests based on expert knowledge? In: *Forest Ecology and Management* 404, S. 126–140.
- 2016 Heinrichs, S.; **Stiehl, C.**; Müller-Using, B. (2016): Can native plant species be preserved in an anthropogenic forest landscape dominated by aliens? A case study from Mediterranean Chile. In: *Annals of Forest Research* 59 (1), S. 75–90.