

Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens

- Christoph Leuschner, Kassel -

Summary

The dependence on nutrient availability of the tree and herb layer of Central European forest communities. This paper reviews results from forest ecology, phytosociology and soil science on the relationship between soil fertility, and structure, species diversity and productivity of the tree and herb layers of various Central European forest communities. Nutrient-poor acidic soils are far more widespread than base-rich or alkalic soils (pH 5 to 7) under the forests of Germany (ratio 3 or 4 to 1). The pools of salt-exchangeable Ca, K and Mg in the soil were found to be more variable between poor and rich forest soils than the total N (N_t) pool or net N mineralization (N_{min}) rates. Thus, parameters such as base saturation, exchangeable Ca, K, Mg pools or pH more precisely separate between nutrient-poor and rich forest communities than N_t or N_{min} . This differential behaviour of the nutrient species is thought to result from the fact that N is released mainly from organic material, that may accumulate in low-fertility soils, whereas cation exchange plays a more important role in the case of Ca, K and Mg. In situ measurements of N mineralization in 67 German beech forests showed no significant differences between *Luzulo-Fagetum typicum*, *L.-F. milietosum*, *Galio-Fagetum* and *Hordelymo-Fagetum*, i.e. between nutrient-poor and rich communities.

Fertilization and atmospheric N deposition can significantly increase tree growth rates over short and medium time spans. Comparisons between forest stands of different soil fertility in Germany, however, showed either positive nutrient/growth relationships or, as for three beech forests in Central Germany, above-ground growth rates that were independent of soil pH and fertility. More data on tree growth (including both above- and below-ground dry matter production) at sites of different fertility are needed.

The species diversity of the herb layer was positively correlated to the corresponding tree species diversity in 20 forest communities of S Germany. In various beech forest communities, species diversity and cover of the herb layer were found to increase with soil chemical factors such as pH, base saturation or the Mg_{ex} pool, but decreased with increasing beech fine root density in the topsoil and increasing thickness of the forest floor. Thus, nutrient availability may affect the herb layer of forests in both a direct (physiological) and an indirect way (through tree root competition). The forest floor light regime was found to be of minor importance for the cover of the herb layer of beech forests.

1. Einleitung

Aus einem globalen Blickwinkel betrachtet sind die Verfügbarkeit von Wasser und das Temperaturregime die wichtigsten Standortfaktoren der Wälder der Erde. Mit diesen beiden Faktoren allein läßt sich nämlich die großräumige Verbreitung der Waldformationen und deren regional unterschiedliche Produktivität befriedigend beschreiben (SCHROEDER 1998, WARING & RUNNING 1998). Nährstoffe erscheinen auf dieser Maßstabsebene als ein zweitrang-

giger Standortfaktor. Innerhalb eines klimatisch definierten Landschaftsraumes dagegen hat die Nährstoffverfügbarkeit eine große Bedeutung für die Gliederung der Waldgesellschaften: So gründet die floristische und strukturelle Differenzierung der Waldgesellschaften Mitteleuropas in starkem Maße auf bodenchemischen Unterschieden (z.B. TÜXEN 1954, ELLENBERG 1977, 1996). Die synsystematische Gliederung der nemoralen Wälder im Osten Nordamerikas stützt sich ebenfalls auf bodenchemische Faktoren (SCHROEDER 1998).

Nährstoffzufuhr, sei es durch Düngung oder atmosphärischen Eintrag, erhöht vielerorts die oberirdische Biomasse und das Höhenwachstum der Wälder (LYR et al. 1992, JOCHHEIM et al. 1995, KLÄDTKE 1995), worin sich eine verbreitete Nährstoff-Limitierung des Waldwachstums ausdrückt. Nährstoffe beeinflussen aber nicht nur die Baumschicht, sondern auch die Krautschicht eines Waldes (HOFMANN 1995). Der Standortfaktor Nährstoffe ist deshalb nicht nur für die Waldertragskunde und die Waldökologie wichtig, sondern auch bedeutsam, um die vorliegenden synsystematischen Gliederungen der mitteleuropäischen Wälder auf eine ökologisch fundierte Grundlage zu stellen.

Die hier präsentierte Übersicht untersucht einige wichtige Beziehungen zwischen dem chemischen Bodenzustand und der Artenzusammensetzung und Produktivität der Bäume sowie der Waldboden-Krautschicht mit dem Ziel, die Bedeutung des Standortfaktors Nährstoffversorgung in mitteleuropäischen Wäldern nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ zu erfassen. Dazu werden Ergebnisse der bodenkundlichen, waldökologischen und pflanzensoziologischen Forschung in Mitteleuropa ausgewertet und durch eigene Erkenntnisse aus nordwestdeutschen Wäldern ergänzt. Ein solcherart umfassendes und vielschichtiges Thema erlaubt allerdings keine erschöpfende oder gar abschließende Darstellung, sondern eher das Aufzeigen von offenen Fragen.

2. Nährstoffe in Wäldern - ein Wirkungsschema

Nährstoffe beeinflussen in Wäldern sowohl die Bäume, die hinsichtlich der Biomasse und Produktivität klar dominieren, als auch die Krautschichtpflanzen. Zu unterscheiden sind (1) physiologische (hier als „direkt“ bezeichnete) Wirkungen der Nährstoffe auf das Pflanzenwachstum, die sich in artspezifischem Nährstoffbedarf, Aufnahmekinetiken und Nährstoff-Nutzungseffizienzen ausdrücken, und (2) „indirekte“ Effekte der Nährstoffversorgung. Letztere sind vor allem im Hinblick auf die Nährstoffabhängigkeit der Krautschicht bedeutsam: Das Wachstum der Krautschichtpflanzen wird in erheblichem Maße von den Eigenschaften der Bäume (Wurzelveilung und -dichte, Schattenwurf der Krone) mit beeinflusst, die wiederum von der Nährstoffversorgung abhängen können (Abb. 1). Hohe Bodenazidität könnte nach diesem Schema einerseits das Wachstum calcicoler Krautschichtpflanzen durch Wasserstoffionen- und Aluminium-Toxizität oder P- und Ca-Mangel behindern, andererseits über hohe Durchwurzelungsdichten der Bäume und veränderten Kronen-Lichtdurchlaß die Vitalität der Krautschicht beeinflussen.

Für das Pflanzenwachstum sind ungefähr 16 Elemente einschließlich C, H und O notwendig. Zur Charakterisierung der standörtlichen Nährstoffversorgung genügt in der Regel die Erfassung der Vorräte, Nachlieferungsraten oder Konzentrationen der fünf Makronährelemente N, P, Ca, K und Mg im Boden. Dabei haben folgende Nährstofffraktionen und -flüsse besondere Bedeutung für die pflanzliche Ernährung:

- (a) Die aktuelle Mineralisierungsrate von Stickstoff in der organischen Substanz,
- (b) die in der organischen Substanz gebundenen Vorräte an Ca, K und Mg, die durch Mineralisierung freisetzbar sind,
- (c) die an Kationen-Austauschern im Boden gebundenen Vorräte an Ca, K und Mg, und

(d) die pflanzenverfügbaren P-Fractionen im Boden, die nahrungswegweise durch die organisch gebundenen P-Vorrate im Boden charakterisierbar sind.

Neben den genannten Nahstoffvorraten und Nachlieferungsraten einschlielich der Basensatigung an den Austauschern wird das Pflanzenwachstum durch bodenchemische Intensitatsfaktoren beeinflusst, unter denen die H^+ -Ionenkonzentration und das Ca/Al- und Ca/H-Verhaltnis der Bodenlosung am einflureichsten sind.

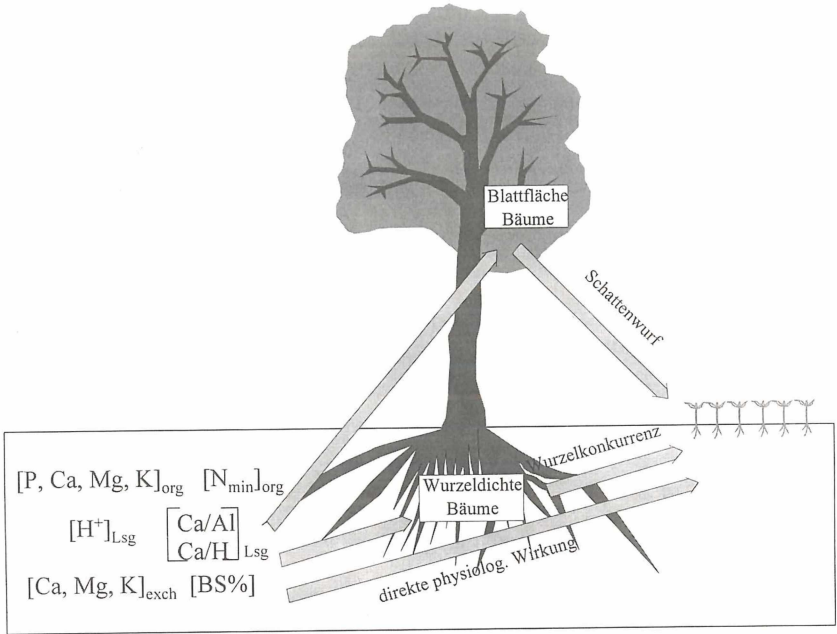


Abb. 1: Schema der Kausalbeziehungen zwischen bodenchemischen Groen (links) und der Krautschicht (rechts) eines Waldes. Angegeben sind fur die Pflanzenernahrung wichtige Nahstofffraktionen und bodenchemische Intensitatsfaktoren (BS = Basensatigung, N_{min} = N-Mineralisierungsrate).

3. Nahstoffvorrate und Nahstoff-Nachlieferung in mitteleuropaischen Waldboden

Mehr als 70 % der Flache Deutschlands wird von Gesteinen eingenommen, auf denen sich saure und in der Regel nahstoffarme Mineralboden bilden. Zu diesen Substraten gehoren pleistozane Sande und Kiese, Sandsteine, Gneis, Granit, Tonstein u.a. Auf basenreiche Substrate (Kalksteine und Mergel, Basalte und pleistozane Mergel sowie nicht entkalkte Loblehme) entfallen entsprechend weniger als ein Drittel der Flache (Abb. 2; nach einer groben Auswertung einer Bodenkarte von SCHLICHTING in SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL 1989). Fur die Waldflache Hessens wird ein Verhaltnis von 4 zu 1 zwischen sauren und neutral bis basischen Substraten angegeben (RIEK & WOLFF 1996). Noch deutlicher wird das klare bergewicht saurer Boden in den mitteleuropaischen Waldern aus der flachendeckenden Waldbodenzustandserhebung in Deutschland: 80 Prozent aller untersuchter Standorte hatten im mineralischen Oberboden (0 - 10 cm) einen $pH(CaCl_2, KCl)$ -Wert kleiner 4, und 60 % eine Basensatigung kleiner 25 bis 30 % (Abb. 3 und 4, RIEK & WOLFF 1996). Eine Folge dieser zum Sau-

ren geneigten, deutlich asymmetrischen Verteilung der Aziditätsgrade in den mitteleuropäischen Waldböden sind geringe bis sehr geringe austauschbare Vorräte an Calcium, Kalium und Magnesium in der Mehrzahl der geologischen Substrate bzw. Waldgesellschaften. Diese durchweg kleinen Nährstoffvorräte sind mit niedrigen Basensättigungen und generell kleinen Kationen-Austauschkapazitäten in fast allen sauren Substraten verbunden.

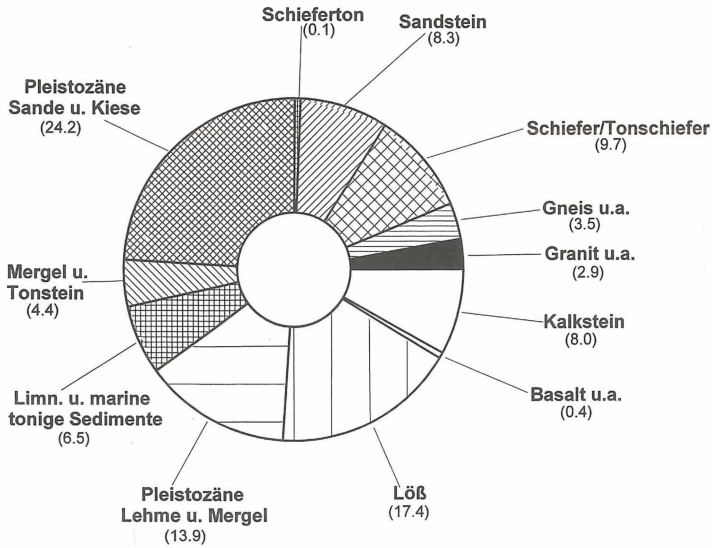


Abb. 2: Relative Häufigkeit der Gesteine in Deutschland (alte und neue Bundesländer) nach einer groben Auswertung einer Bodenkarte von SCHLICHTING in SCHEFFER & SCHACHTSCHABEL (1989) (Zahlen in %).

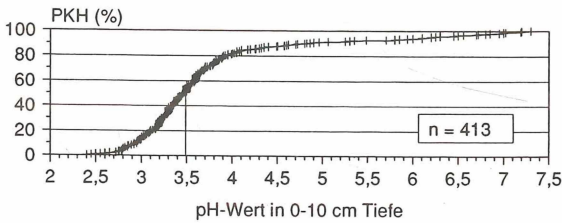


Abb. 3: pH(KCl, CaCl₂)-Werte im mineralischen Oberboden von 413 Bodenprofilen unter Wald nach der deutschen Waldbodenzustandserhebung (nach RIEK & WOLFF 1996; PKH = prozentuale kumulative Häufigkeit, Senkrechte: Median).

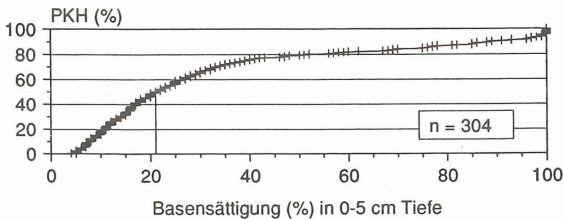


Abb. 4: Basensättigung im mineralischen Oberboden von 304 Bodenprofilen unter Wald nach der deutschen Waldbodenzustandserhebung (nach RIEK & WOLFF 1996; PKH = prozentuale kumulative Häufigkeit, Senkrechte: Median).

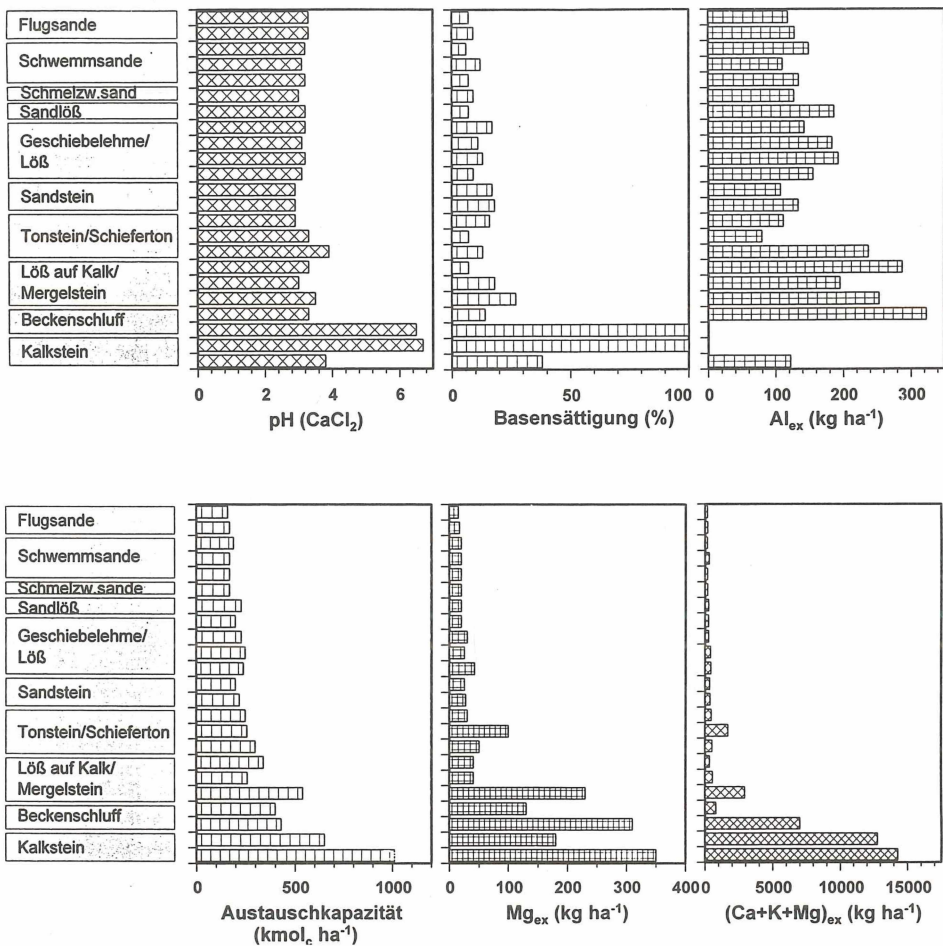


Abb. 5: pH(CaCl₂)-Werte, Austauschkapazität, Basensättigung und austauschbare Aluminium-, Magnesium und Ca+K+Mg-Vorräte in Waldbodenprofilen von 23 Pedotopen des Landkreises Osnabrück (nach Daten von HANTL 1990; analysiert wurden 4 bis 87 Proben pro Pedotop); am linken Rand wurden die zugehörigen geologischen Substrate angegeben. Die Vorräte beziehen sich auf 0-40 cm Mineralbodentiefe, die pH- und die Basensättigungswerte auf den Ah-Horizont.

Wie gering die diesbezüglichen Unterschiede zwischen den verschiedenen sauren Ausgangsgesteinen sind, zeigen Analysen von HANTL (1990) in einem breiten Spektrum von Substraten im Landkreis Osnabrück. Die austauschbaren Mg-Vorräte im Oberboden (0 - 40 cm) von bodensauren Wäldern auf so unterschiedlichen Substraten wie Flugsand, Schmelzwassersand, Sandlöß, Geschiebelehm, Sand- und Tonstein oder versauertem Löß variieren recht einheitlich zwischen 15 und 50 (max. 100) kg ha⁻¹; auf Kalk- und Mergelstein wurden dagegen bis zu 5fach höhere Werte (max. 350 kg ha⁻¹, Abb. 5) erreicht. Eine entsprechende Abstufung zwischen den Substrattypen gilt auch für die austauschbaren Ca- und K-Vorräte, für die Basensättigung und die Kationen-Austauschkapazität (Abb. 5). Für die Waldernährung bedeutsam ist schließlich, daß die austauschbaren Aluminiumvorräte in den geringer versauerten, silikatreicheren Substraten meist höher sind als in den sehr sauren nährstoffärmsten Sandböden.

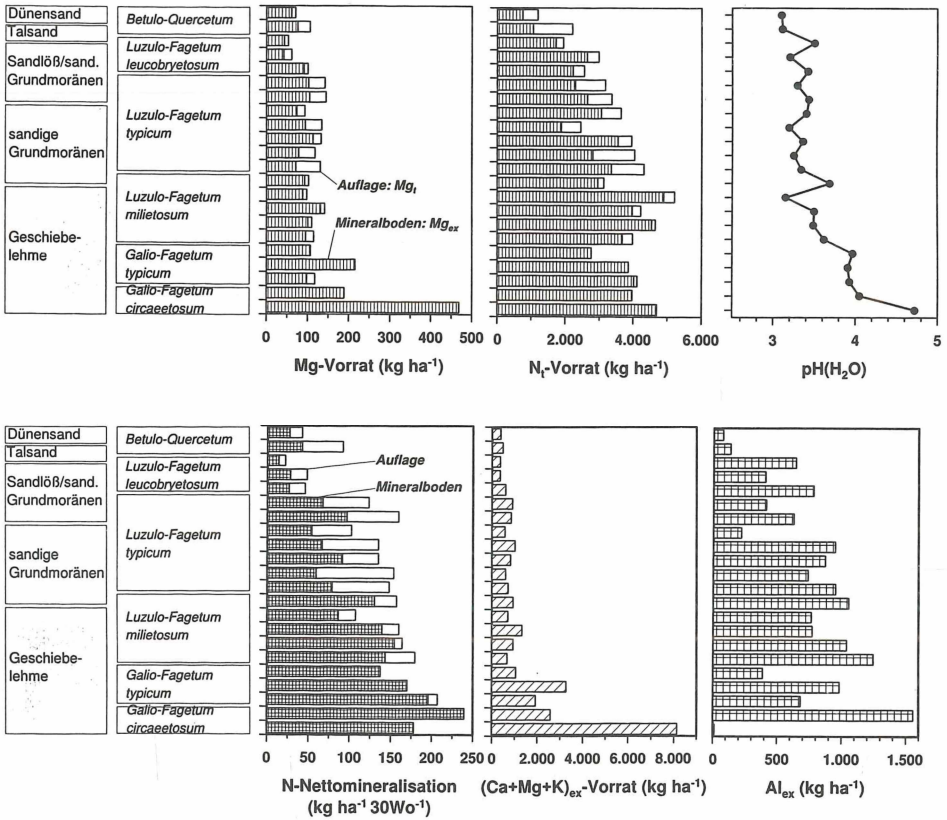


Abb. 6: pH (H₂O)-Werte, austauschbare Ca+K+Mg- und Al-Vorräte, N_r-Vorrat, Mg-Vorrat und Stickstoff-Nettomineralisation in Böden unter 22 pedologisch unterschiedlichen Laubwaldbeständen in Ostniedersachsen (nach Daten von GÖNNERT 1989). Die Vorräte beziehen sich auf ca. 0 - 30 cm Mineralboden (schraffierte Balken) oder die organische Auflage (leere Balken). pH-Werte = Mittel von 16 Messungen in 1978/79.

Zu ähnlichen Ergebnissen kam GÖNNERT (1989) bei seinen Untersuchungen in Buchen- und Birken-Eichenwäldern auf armen bis mäßig reichen altpleistozänen Substraten in der Lüneburger Heide (Niedersachsen): Die Differenzierung der sauren bis stark sauren Substrate nach ihren austauschbaren Mg-, Ca- und K-Vorräten und dem pH-Wert war auch hier vergleichsweise gering (Abb. 6). Mit vier- bis fünffach höheren Vorräten heben sich nur die reicheren Geschiebelehme unter *Gallo-Fagetum circaeetosum* deutlich von dem breiten Spektrum ärmerer Substrate ab (Böden auf basischen Festsubstraten wurden von GÖNNERT [1989] nicht untersucht).

Die Stickstoffverfügbarkeit variiert zwischen den geologischen Substraten in andersartiger Weise als die an den Austauschern gebundenen Nährstoffe Ca, K und Mg. Zahlen zum N_r-Vorrat und zur N-Nettomineralisation in 22 grundwasserfernen Laubwäldern der Lüneburger Heide von GÖNNERT (1989) lassen eine Abnahme der Vorräte und Umsätze in Richtung auf die am stärksten versauerten Standorte erkennen (Abb. 6). Anders als im Falle der Nährelemente Ca, K und Mg fehlt jedoch in diesem Standortsspektrum der deutliche Unterschied zwischen den basenreicheren und den basenarmen Substraten, d.h. *Luzulo-Fagetum* und *Gallo-Fagetum* unterscheiden sich in der N-Nachlieferung eher graduell. Auf der anderen Seite ist

die Differenzierung innerhalb der Gruppe der sauren Standorte (d.h. unter den Subassoziationen des *Luzulo-Fagetum* und des *Betulo-Quercetum*) deutlicher als bei den zugehörigen Ca-, K- und Mg-Vorräten.

Das unterschiedliche Verhalten der Nährelementspezies läßt sich in einerseits hohen Variationskoeffizienten der $(Ca+K+Mg)_{ex}$ - bzw. Mg_{ex} -Werte (75 bis 200 %) zwischen den Standortstypen, andererseits vergleichsweise niedrigen Variationskoeffizienten der N_t - bzw. N_{min} -Werte (25 bis 46 %, Tab. 1) erkennen. Die recht geringe Differenzierung zwischen den Waldgesellschaften im Hinblick auf die N-Versorgung zeigt sich ebenfalls deutlich, wenn man die Nettomineralisation in sechs wichtigen Buchenwald-Assoziationen (bzw. Subassoziationen) Mitteleuropas anhand der Meßergebnisse an 67 Standorten miteinander vergleicht (Abb. 7): Die Nachlieferungsraten von Beständen des *Luzulo-Fagetum typicum*, *L.-F. milietosum*, *Galio-Fagetum* und *Hordelymo-Fagetum* zeigen keine deutlichen Unterschiede untereinander. Lediglich die ärmsten, meist durch Streuentzug verhärteten Standorte des *L.-F. leucobryetosum* und die trockenheitsbeeinflussten Bestände des *Carici-Fagetum* weisen signifikant niedrigere N-Nachlieferungen als die vier erstgenannten Gesellschaften auf. Die Untersuchungen zur potentiellen N-Nachlieferung von BÜCKING (1972) in Südwestdeutschland zeigen ebenfalls, daß absolute N-Nachlieferungsraten wenig zur Differenzierung zwischen Standorten bodenarmer und bodenreicher Buchenwald-Gesellschaften geeignet sind.

Tab. 1: Variabilität einiger bodenchemischer Parameter zwischen verschiedenen Standorten unter Laubwäldern Mittel- und Nordwestdeutschlands (Variationskoeffizienten in %, n = 10 bis 30 Flächen). Austauschbare Ca-, K-, Mg- und Al-Vorräte im Oberboden sowie N-Nettomineralisation in der Vegetationsperiode nach verschiedenen Autoren.

	Gönnert 1989 (Lüneburger Heide)	Hantl 1990 (Osnabrück)	Templin 1998 (nördl. Nieders.)	Ellenberg 1996 (Mitteleuropa)
<i>n</i>	21	22	10	30
$(Ca+K+Mg)_{exch}$ (0-40 cm)	125.0	204.0		
Mg_{exch} (0-40 cm)	76.2	128.1		
Al_{exch} (0-40 cm)	51.9	45.9		
N_{tot} (0-30 cm)	24.4			
N_{min} (Profil)	33.3		46.4	29.9

Neben dem pH-Wert gehören also die austauschbaren Kationenvorräte und die Basensättigung zu denjenigen Parametern, die bodenarme und -reiche Waldstandorte deutlich differenzieren, während die Stickstoffverfügbarkeit eine Nährstoffgröße ist, die zwischen sauren und basischen Standorten eher graduelle Unterschiede aufweist, solange nicht Trockenheit oder Nährstoffentzug zu einer starken Behinderung der Mineralisierung führen. Eine Ursache der innerhalb der Standortamplitude recht ausgeglichenen N-Nachlieferung ist die Tatsache, daß saure Böden mit geringer Basensättigung zur Akkumulation von Auflagehumus neigen, in welchem zusätzlich zum nährstoffarmen Mineralboden verstärkt Stickstoff mineralisiert wird. Abb. 8 zeigt den Zusammenhang zwischen der Basensättigung des oberen Mineralbodens und dem Vorrat an Auflagehumus für ein breites Spektrum deutscher Waldböden. Anders als im Falle der vornehmlich an den Austauschern gebundenen Kationen Ca, K und Mg wird Stickstoff fast ausschließlich über die Mineralisierung organischer Substanz bereitgestellt. Mächtige Auflagen sind daher vor allem bei N geeignet, die Nährstoffarmut des Mineralbodens in gewissem Maße zu kompensieren. Vergleichende Messungen zur Stickstoff-Nettomineralisa-

tion in Buchenwäldern auf Dünensand, Schmelzwassersand und Geschiebelehm in Niedersachsen durch TEMPLIN (unveröff.) bestätigen die Bedeutung der organischen Auflage: Sie besaß vor allem an den sehr armen Standorten eine überragende Bedeutung für die Freisetzung von NH_4^+ und NO_3^- (Abb. 9). Bemerkenswerterweise lieferten die silikatarmeren Dünenände mit ihren mächtigen Auflagen sogar größere N-Mengen als die im übrigen reicheren Geschiebelehme nach.

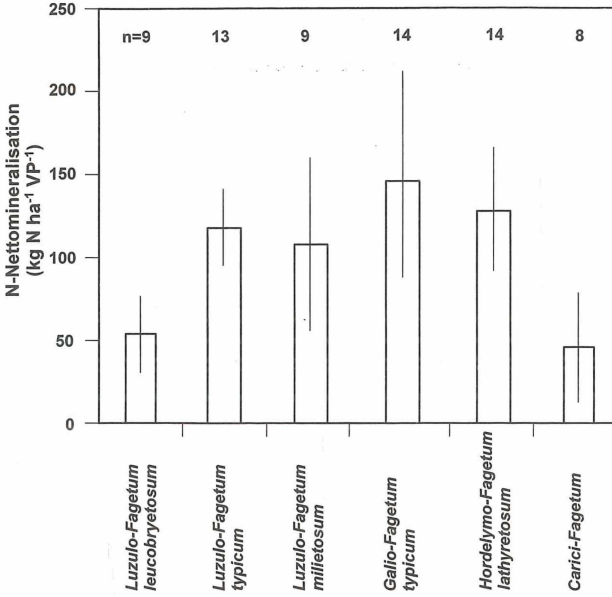


Abb. 7: Stickstoff-Nettomineralisationsraten (Mittelwerte \pm Standardabweichung) in sechs Buchenwald-Gesellschaften nach *in situ*-Inkubationsversuchen mit Polyethylenbeuteln bzw. Zylindern nach Messungen von GÖNNERT (1989), TEMPLIN (unveröff.), GRIMME (1975), v. GADOW (1975), KRIEBITZSCH & BÜHMANN (1989), RUNGE (1974), BAUHUS (1994), VAN PRAAG & WEISSEN (1973), SCHMIDT & REICHHARDT (unveröff.), MROTZEK (1998), LEUSCHNER & HELLWIG (unveröff.) und ELLENBERG (1977) überwiegend in Niedersachsen und Nordhessen (Summen der Vegetationsperiode VP - meist 30, z.t. 38 oder 53 Wochen - für den biologisch aktiven Oberboden, meist bis 30 oder 40 cm Tiefe incl. Auflage).

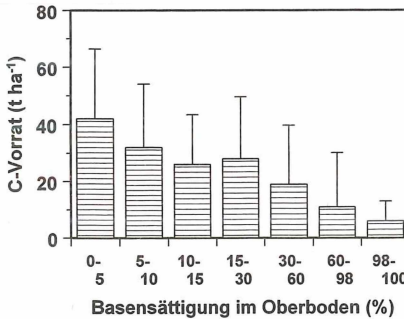


Abb. 8: Kohlenstoffvorräte in der organischen Auflage verschiedener Waldböden Deutschlands (Mittelwerte und Standardabweichung, nach Daten bei ULRICH & PUHE 1993, n = 578 Profile). Mit der Mächtigkeit der Auflagehorizonte steigt in der Regel auch die Stickstoff-Mineralisationsrate des Bodens.

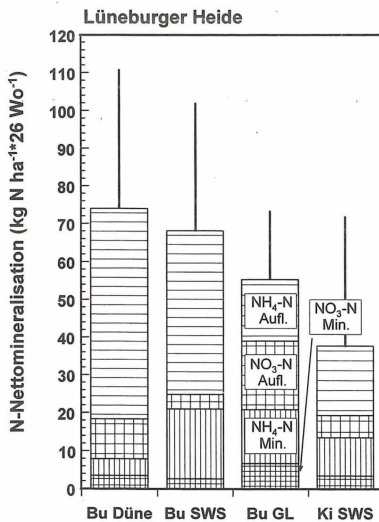


Abb. 9: Stickstoff-Nettomineralisationsraten in 2 Buchenwäldern auf holozänem Dünen sand, 3 auf saaleiszeitlichem Schmelzwassersand, 4 auf saaleiszeitlichem Geschiebelehm sowie 3 Kiefernwäldern auf Schmelzwassersand in Niedersachsen (*in situ*-Inkubation mit Zylindern während 26 Wochen zwischen April und November 1998 (nach TEMPLIN, unveröff.)). (Aufl. = organ. Auflage, Min. = Mineralboden 0-10 cm).

4. Vorkommen und Wachstum mitteleuropäischer Baumarten in Abhängigkeit vom Nährstoffangebot

Die Beziehung zwischen den mitteleuropäischen Baumarten und der Nährstoffverfügbarkeit läßt sich in zweierlei Hinsicht untersuchen, (1) mittels der im Freiland beobachteten Standortamplitude der Arten und (2) anhand empirisch gefundener Nährstoff-Wachstums-Beziehungen.

Unter den rund 40 waldbildenden Baumarten Mitteleuropas außerhalb der Alpen finden sich nur 15 bis 20, die in der Kronenschicht naturnaher Waldgesellschaften in nennenswerten Anteilen vertreten sind (Abb. 10). Etwa 10 dieser Baumarten (also etwas mehr als die Hälfte) stuft ELLENBERG (1996) als säureempfindlich und/oder besonders nährstoffbedürftig ein, indem er in den Ökogrammen der Abb. 11 den physiologisch bedingten Potenzbereich dieser Arten auf Standorte geringer Säurestärke begrenzte. Dies sind Winterlinde, Sommerlinde, Bergulme, Bergahorn, Spitzahorn, Esche, Flaumeiche, Schwarzerle, Traubenkirsche und Eibe. Als säuretolerant und wenig nährstoffbedürftig dürfen dagegen Trauben- und Stieleiche, Rotbuche, Hainbuche, Hänge- und Moorbirke, Waldkiefer, Fichte und Tanne gelten. Alle 20 Baumarten zeigen jedoch nach ELLENBERG's Einschätzung ihr Wuchsoptimum an schwach sauren bis neutralen Standorten und eine Vitalitätsabnahme in Richtung auf saure, nährstoffarme Böden.

Das umfangreiche Aufnahmestoffmaterial von HARTMANN & JAHN (1967) aus Waldbeständen des Mittelgebirgsraumes, das das ökologische Verhalten der Baumarten charakterisiert, stützt im wesentlichen ELLENBERG's (1996) Beobachtungen zu den physiologischen Toleranzbereichen: Die drei Ahornarten, Winterlinde, Esche, Bergulme, Vogelkirsche und auch die von ELLENBERG als säuretolerant eingestufte Hainbuche wurden nur an Standorten mit Basensättigungen im Oberboden größer 30 Prozent gefunden (Abb. 11). Beim Übergang vom Austau-

scher- zum Aluminium-Pufferbereich fällt also rund die Hälfte der mitteleuropäischen waldbildenden Baumarten aus und überläßt das Feld säuretoleranten Arten wie der Traubeneiche und der Buche, die auch an Standorten mit Basensättigungen < 5 % noch konkurrenzkräftig sind.

Eine Verbesserung der Nährstoffversorgung führt an vielen mitteleuropäischen Standorten zu einer höheren Zuwachsleistung der Bäume zumindest in ihren oberirdischen Biomassefraktionen. Das belegen zunächst zahlreiche Düngungsexperimente an Jungpflanzen (z.B. BURSCHER 1966) wie auch an Altbäumen (HOLSTENER-JÖRGENSEN 1970, NILSSON et al. 1995). Basierend auf Laboruntersuchungen läßt sich die nährstoffabhängige Zuwachsleistung von Jungbäumen mit physiologischen Modellen befriedigend beschreiben (INGESTAD & LUND 1986) und in der *nutrient response efficiency* einer Baumart ausdrücken (PASTOR & BRIDGHAM 1999).

Ein weiterer eindrucksvoller Beleg für die enge Nährstoff-Wachstums-Beziehung bei mitteleuropäischen Bäumen sind die wahrscheinlich vor allem durch erhöhte N-Immissionen hervorgerufenen rezenten Zuwachssteigerungen in vielen Wäldern (BREUER 1993, KLÄDTKE 1995, RÖHLE 1995). Darüberhinaus können Zuwachsvergleiche von Waldbeständen unterschiedlich nährstoffversorgter Standorte den Einfluß der Bodenfruchtbarkeit aufzeigen. Enge Korrelationen wurden z.B. zwischen dem N-Gehalt des Oberbodens und dem Schaftvolumenzuwachs von Kiefern oder dem Höhenzuwachs von Fichten (TÖLLE 1969, FIEDLER et al. 1976, Abb. 12), und zwischen dem P-Gehalt des Bodens und der Höhe von Fichten in Ostdeutschland (HEINZE & FIEDLER 1978) gefunden.

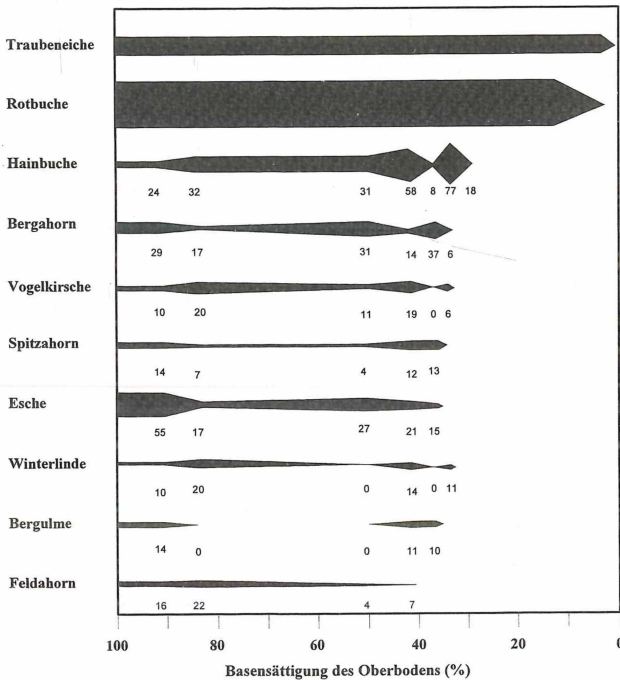


Abb. 10: Stetigkeit von 10 Baumarten im Aufnahmestadium von HARTMANN & JAHN (1967) in 130 Laubwaldbeständen des nördlichen mitteleuropäischen Berglandes in Abhängigkeit von der Basensättigung des Oberbodens (10 - 50 cm); die Dicke der Balken wie auch die Zahlen geben die Stetigkeit in % an. Traubeneiche und Buche wurden nach eigenen Beobachtungen hinzugefügt.

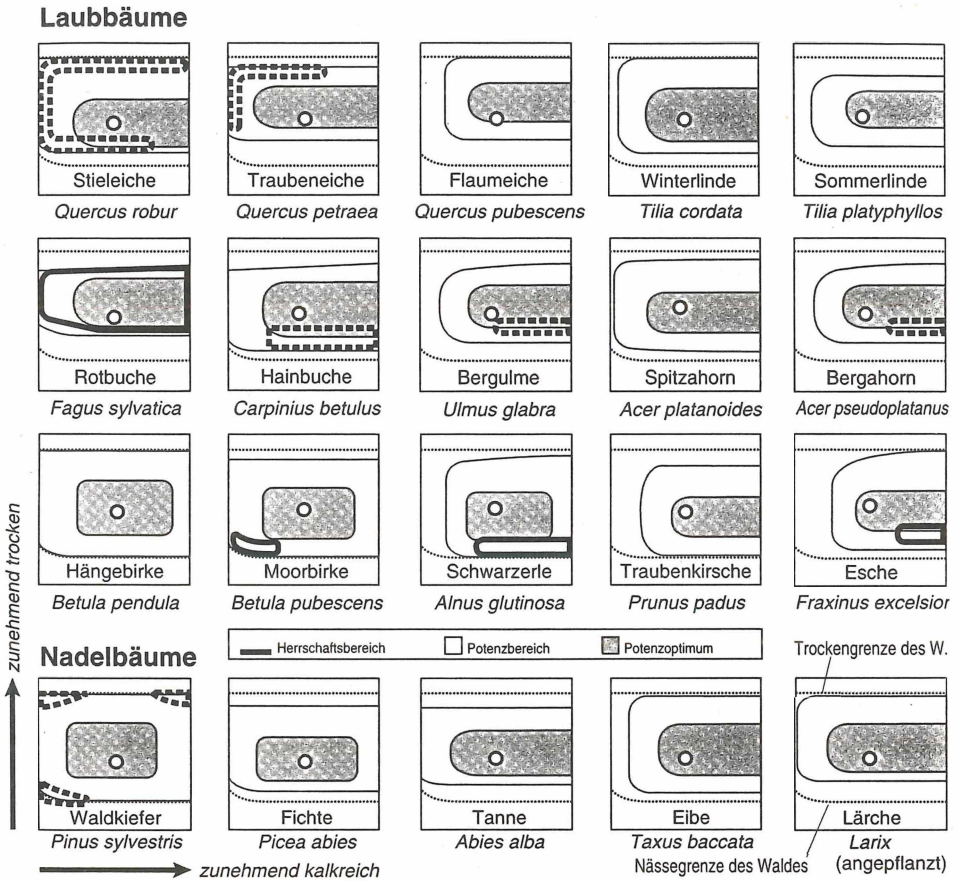


Abb. 11: Physiologische Amplitude (Rasterflächen) und Herrschaftsbereich unter Konkurrenzbedingungen (ökologisches Optimum, fette Linien) von 20 mitteleuropäischen Baumarten in der submontanen Stufe an Standorten unterschiedlicher Bodenazidität und Bodenfeuchte (dunkelgrau: Potenzoptimum, innerhalb der dünnen Linie: Potenzbereich, nach ELLENBERG 1996).

Trotz dieser Befunde ist die Beziehung zwischen der Nährstoffverfügbarkeit und der Produktivität mitteleuropäischer Baumarten offenbar weniger eindeutig, als dies zunächst erscheinen mag. Zum einen dürfte sie unter den Baumarten verschieden eng ausgeprägt sein. So fanden HEINZE & FIEDLER (1978) im ostthüringischen Buntsandstein-Gebiet nur undeutliche Zusammenhänge zwischen dem Boden-Stickstoff- und -Phosphorgehalt und dem Höhen- und Radialzuwachs von Kiefern- und Fichtenbeständen. Merkliche N-Düngungseffekte zeigten ostdeutsche Fichtenbestände nur in den mittleren Berglagen, aber nicht in anderen Regionen (FIEDLER et al. 1978). Hundertjährige Buchenbestände im französischen Jura wiesen die größten Höhen- und Volumenzuwächse auf tiefgründigen Kolluvien sowie auf sauren Braunerden auf, geringere dagegen in basenreicheren (aber flachgründigeren und trockeneren) Braunerden oder Rendzinen (TEISSIER DU CROS 1981, Abb. 13). *Luzulo-Fageten* waren hier also produktiver als *Hordelymo-Fageten*. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß an vielen Waldstandorten Mitteleuropas nicht in erster Linie Nährstoffmangel, sondern andere Faktoren (namentlich Wassermangel) den Zuwachs der Bäume begrenzen.

Welch geringen Einfluß manchenorts die standörtliche Nährstoffversorgung auf die Produktivität mitteleuropäischer Wälder hat, zeigen eindrucksvoll auch die umfassenden Pro-

duktionszahlen aus drei 110- bis 150-jährigen Buchenaltholzbeständen in der weiteren Umgebung von Göttingen (Tab. 2). Die Bestände in der Lüneburger Heide, im Solling und im Göttinger Wald repräsentieren ein sehr weites bodenchemisches Spektrum, das von extrem basen- und nährstoff(vor allem Mg-)armen Sandböden bis zu basenreichen Kalkböden reicht und eine pH-(KCl)-Amplitude zwischen 2.9 und 6.7 umfaßt. Die recht genau ermittelte oberirdische Produktion (d.h. Holzzuwachs und Produktion an Blättern, Früchten, Zweigen u.a.) lag in allen Beständen zwischen 1000 und 1100 g m⁻² und wurde offenbar von der Nährstoffarmut und der hohen Azidität im Solling und in der Lüneburger Heide nicht negativ beeinflusst. Dies mag auch daran liegen, daß die N-Mineralisation anders als die Kationen-Verfügbarkeit nur relativ geringe Unterschiede zwischen den beiden sauren und dem basischen Standort aufwies (69 bis 99 kg N ha⁻¹ Vegetationsperiode⁻¹, Tab. 2). Dieser Befund stützt also die in Kap. 3 getroffene Aussage zur vergleichsweise geringen standörtlichen Variabilität der N-Nachlieferung. Noch bemerkenswerter ist aber das Ergebnis, daß die unterirdische Produktion (vor allem an Feinwurzeln) in den bodensauren Buchenwäldern 6- bis 7-fach höher ist als im Kalkbuchenwald und folglich die Gesamtproduktivität der Buchenwälder in Richtung auf saure nährstoffarme Standorte zu- und nicht abnimmt (HERTEL 1999). Nährstoffarmut dürfte also

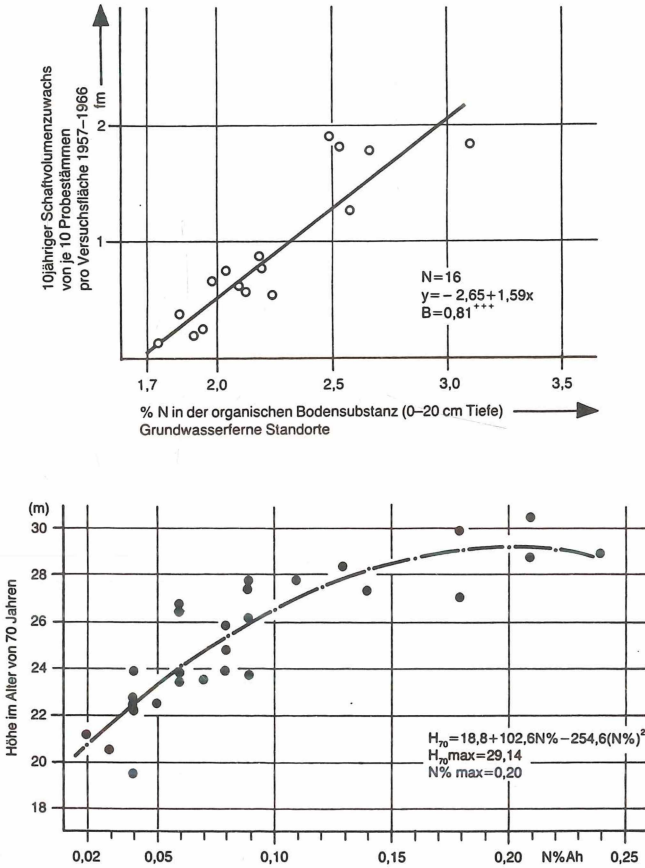


Abb. 12: (oben) Schaftvolumenzuwachs von 10-jährigen Kiefern des nordostdeutschen Tieflandes in Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Oberbodens (nach TÖLLE 1969). (unten) Baumhöhe von 70-jährigen Fichten im Thüringer Buntsandsteingebiet in Abhängigkeit vom N-Gehalt des Oberbodens (nach FIEDLER et al. 1976 in LYR et al. 1992).

nach diesen Ergebnissen die Produktion und Umsatzrate von Buchenfeinwurzeln erhöhen und damit zu einer insgesamt höheren Produktionsleistung der sauren Bestände führen. Möglicherweise kommt der reicheren Krautschicht an basischen Standorten dabei eine kompensatorische Rolle im ökosystemaren C-Haushalt zu. Ein weiteres wichtiges Ergebnis dieses Buchenwald-Vergleiches ist die höhere Feinwurzelmasse und Feinwurzel-dichte im Oberboden der sauren Buchenwälder, die die Zusammensetzung und den Deckungsgrad der Krautschicht offenbar wesentlich mitbestimmt (s. Kap. 5).

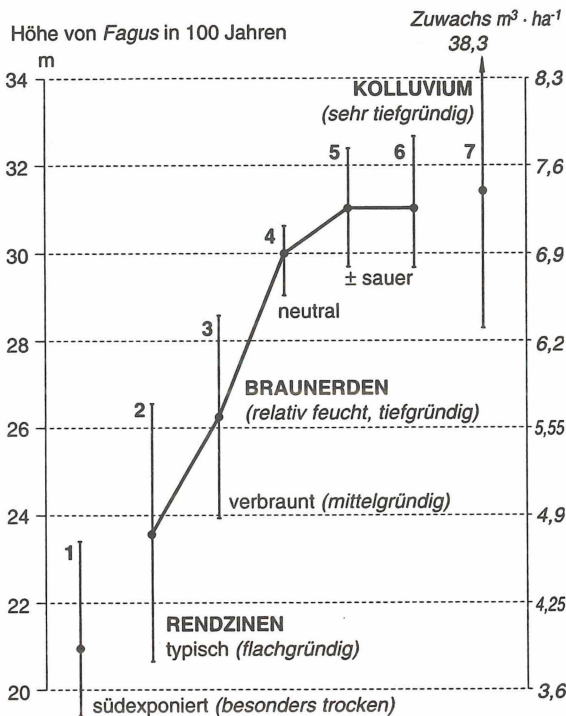


Abb. 13: Baumhöhen und jährlicher Zuwachs von 100-jährigen Buchenwäldern auf verschieden kalkreichen und mehr oder minder versauerten Standorten im französischen Jura (nach BECKER et al. (1980) und VALDENAIRE (1979) in ELLENBERG 1996).

Standortvergleiche sind im Hinblick auf die Frage der Nährstofflimitierung in mancher Hinsicht aufschlußreicher als Düngungsexperimente, in denen Nährstoffe meist kurzfristig (gepulst) und in unnatürlich hohen Dosen gegeben werden, während langjährige physiologische und morphologische Anpassungsvorgänge der Bäume unberücksichtigt bleiben. Es muß deshalb kein Widerspruch sein, wenn N-Düngung einerseits den Holzzuwachs (zumindest kurzfristig) steigert, auf der anderen Seite aber Waldbestände auf unterschiedlich nährstoffreichen Böden nur geringe Wachstumsunterschiede zeigen. Die hier diskutierten wenigen und sich teilweise widersprechenden Zahlen mögen zeigen, daß die Nährstoff-Wachstums-Beziehung der mitteleuropäischen Baumarten als erst ungenügend bekannt gelten muß. Dies gilt auch für diesbezügliche Unterschiede zwischen den Baumarten. Forschungsbedarf besteht auch im Hinblick auf die Gesamt-Produktivität der Bäume auf unterschiedlich fruchtbaren Böden, weil üblicherweise nur die forstwirtschaftlich bedeutenden Größen Festmeter Holz und Baumhöhe erhoben werden. Wünschenswert ist schließlich eine Beurteilung des Nährstofffaktors in seiner relativen Bedeutung zu anderen Einflußgrößen, insbesondere Wasser.

Tab. 2: Kenngrößen der standörtlichen Nährstoffversorgung, der Krautschicht sowie der Biomasse und Produktivität der Bäume in drei standörtlich unterschiedenen Buchenaltholzbeständen (110- bis 150-jährig) in Nordwestdeutschland (links: Lüneburger Heide OB5, Mitte: Solling B1, rechts: Göttinger Wald). Die bodenchemischen Zahlen betreffen den Oberboden (0 - 10 cm) mit Ausnahme der N_{\min} -Werte (Auflage und 0- ca. 20 cm Mineralboden), Feinwurzelmasse pro Profil, Feinwurzel-dichte im Oberboden (Ofh oder Ah).

	Luzulo-Fagetum <i>Tieflands-Ausprägung</i> <i>trennartenloser</i> <i>edaphischer Typ</i>	Luzulo-Fagetum <i>submontane Ausprägung</i> <i>Oxalis acetosella-</i> <i>edaphischer Typ</i>	Hordelymo-Fagetum <i>lathyretosum</i>
	pleistozäne Sande	Buntsandstein/Löß	Muschelkalk (Löß)
pH(KCl)	2.9	2.9	6.7
Mg_{ex} ($\mu\text{mol}_c \text{g}^{-1}$)	0.2	2.4	18.7
Al_{ex} ($\mu\text{mol}_c \text{g}^{-1}$)	3.4	77.4	0
C/N	26.2	19.4	13.1
N_{min} (kg N ha ⁻¹)	69	99	87
Deckung Krautschicht (%)	1	10	90
Artenzahl Krautschicht	1	7	28
Holzmasse (kg m ⁻²)	24.3	31.0	35.7
Blattmasse (g m ⁻²)	306	314	326
Feinwurzelmasse (g m ⁻²)	448	309	329
Feinwurzel-dichte (g 100ml ⁻¹)	297	164	133
Produktion oberirdisch (g m ⁻² a ⁻¹)	1101	1089	1023
Produktion unterirdisch (g m ⁻² a ⁻¹)	623	748	96
Gesamt-Produktion (g m ⁻² a ⁻¹)	1724	1837	1119

5. Deckung und Artenreichtum der Krautschicht mitteleuropäischer Wälder in Abhängigkeit vom Nährstoffangebot

Die Krautschicht der Wälder ist in synsystematischer Hinsicht bedeutsamer als die Baumschicht, also deren Beziehung zum standörtlichen Nährstoffangebot aus pflanzensoziologischer Sicht besonders interessant. Daß sich die vier wichtigsten Buchenwald-Gesellschaften näherungsweise entlang einer Aziditätsachse des Bodens anordnen lassen (Abb. 14), läßt erkennen, wie wichtig bodenchemische Eigenschaften für die Gliederung der mitteleuropäischen Wälder sind. Im folgenden wird versucht, die Bedeutung des Nährstoffangebotes für die Artenzusammensetzung und den Deckungsgrad der Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von verschiedenen Blickwinkeln aus zu analysieren. Es wurde bereits dargelegt, daß sowohl direkte physiologische als auch indirekte, von der Vitalität der Bäume

abhängige Wirkungspfade bedeutsam sind (Abb. 15). Der direkte Einfluß des Nährstoffangebotes und des bodenchemischen Milieus auf das Wachstum von Waldboden-Krautschichtpflanzen ist in vielen physiologischen Laboratoriums-Experimenten untersucht worden (z.B. BOGNER 1968, RUNGE & RODE 1991). Hier sollen vor allem die bisher wenig beachteten indirekten Wirkungen unterschiedlicher Bodenfruchtbarkeit betrachtet werden, und zwar (1) das Lichtangebot am Waldboden, das über den Kronenschluß vom Nährstoffangebot abhängig sein kann, und (2) die mögliche Konkurrenz zwischen Krautschichtwurzeln und Baumwurzeln.

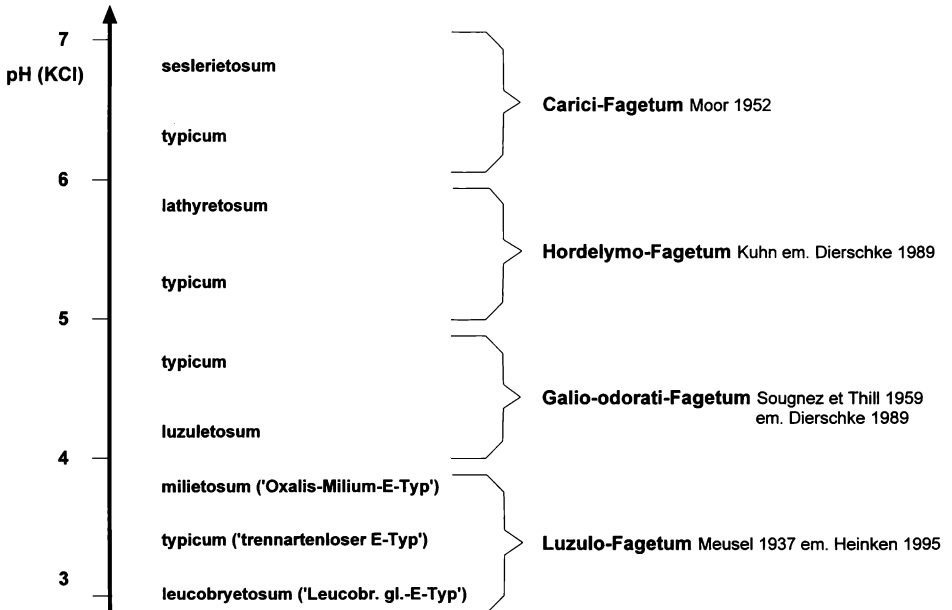


Abb. 14: Edaphische Gliederung wichtiger mitteleuropäischer Buchenwald-Gesellschaften der submontanen Stufe; die näherungsweise Zuordnung zu den pH-Werten des Oberbodens erfolgte nach verschiedenen Literaturangaben und eigenen Messungen (edaphische Typen ('E-Typen') nach HEINKEN 1995).

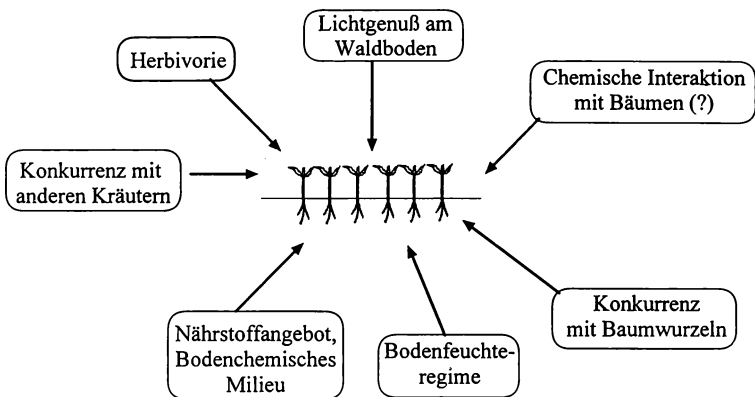


Abb. 15: Schematische Darstellung wichtiger Einflussfaktoren der Krautschicht eines Waldes.

Vielleicht liegt es am Artenreichtum und der Üppigkeit der Krautschicht, daß Waldgesellschaften auf basischen Standorten im allgemeinen als produktiver als jene auf sauren Böden eingeschätzt werden. Daß dieser Schluß manchmal irreführend sein kann, wurde bereits durch den obigen Vergleich der Produktivität der Buche an drei Standorten angedeutet. Tatsächlich ist die Krautschicht basischer, nährstoffreicherer Waldgesellschaften im Mittel artenreicher als jene saurer, nährstoffarmer Waldgesellschaften. Eine Auswertung des umfangreichen, von OBERDORFER (1992) zusammengestellten Aufnahmемaterials aus süddeutschen Wäldern ermöglichte die Bestimmung von Krautschicht-Artenzahlen für eine Reihe wichtiger Waldgesellschaften, wobei in den Zahlen nur Gefäßpflanzenarten mit > 10 % Stetigkeit im Aufnahmемaterial Berücksichtigung fanden. Die gefundene Variationsbreite der Krautschicht-Diversität in süddeutschen Wäldern ist beträchtlich und reicht von 15 Arten im *Leucobryopinetum* bis zu 109 Arten im *Potentillo-Quercetum* (Abb. 16). Als besonders artenarm erwiesen sich viele Gesellschaften bodensaurer Syntaxa, darunter des *Dicrano-Pinion*, des *Luzulo-Fagenion*, des *Betulion pubescentis* und des *Quercion robori-petraeae*. Ausgesprochen reich dagegen sind buchenarme oder buchenfreie Waldgesellschaften mäßig saurer bis alkalischer Böden (darunter *Galio-Carpinetum* und *Quercetum pubescenti-petraeae*). Als relativ artenreich in der Krautschicht (60 - 79 stete Arten pro Aufnahmefläche) müssen auch *Hordelymo- Carici-Fagetum* sowie bodenreichere Feuchtwälder (*Stellario-Carpinetum*, *Pruno-Fraxinetum*, *Quercu-Ulmetum*) gelten. Waldgesellschaften im Herrschaftsbereich der Rotbuche (d.h. innerhalb der gestrichelten Linie in Abb. 16) sind im allgemeinen ärmer an Krautschichtarten als Wälder jenseits der Trocken- und der Nässegrenze der Buche.

Einen deutlichen Hinweis auf die Bedeutung indirekter Zusammenhänge zwischen Nährstoffangebot und Krautschicht liefert die enge positive Korrelation zwischen der Diversität

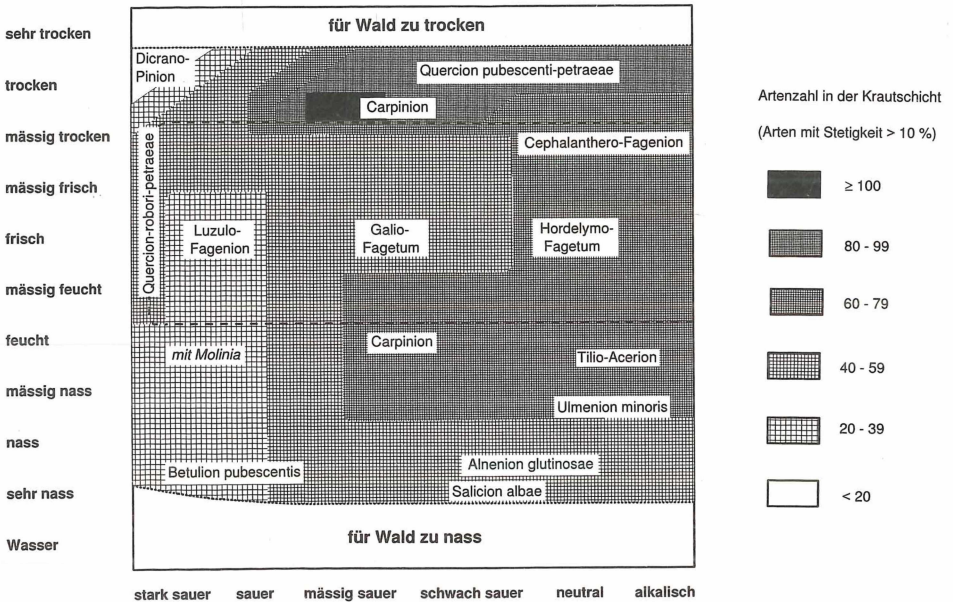


Abb. 16: Artenzahlen in der Krautschicht verschieden basenreicher und bodenfeuchter süddeutscher Waldgesellschaften nach zahlreichen, bei OBERDORFER (1992) zusammengestellten Aufnahmen; berücksichtigt wurden nur Gefäßpflanzen mit einer Stetigkeit im Aufnahmемaterial > 10 %. Die gestrichelte Linie gibt den Herrschaftsbereich der Rotbuche an. Die Zahl der Aufnahmen pro Gesellschaft schwankt zwischen etwa 20 und 2500. Die Aufnahmen stammen überwiegend aus dem Mittelgebirgs- und Voralpenraum, nicht jedoch aus den deutschen Alpen.

der Krautschicht und jener der Baumschicht in den Waldgesellschaften Süddeutschlands (ohne Alpen). Diese bemerkenswerte Beziehung ergibt sich aus der Analyse des in OBERDORFER (1992) zusammengestellten Aufnahmемaterials, aus dem 20 wichtige Waldgesellschaften nach der Anzahl steter Krautschichtarten (Stetigkeit > 10 %) und steter Baumarten (Stetigkeit > 20 %) untersucht wurden (Abb. 17). Krautschichtartenreiche Gesellschaften wie das *Potentillo-Quercetum*, das *Galio-Carpinetum*, das *Quercetum pubescenti-petraeae* und das *Aceri-Tilietum* weisen gleichzeitig eine bemerkenswert hohe Zahl an steten Baumarten (6 bis 9) in der Kronenschicht auf. Die in der Krautschicht artenärmeren Gesellschaften des *Luzulo-Fagetum*, *Salicetum cinereae* und des *Betulo-Quercetum* beherbergen dagegen nur ein bis drei stete Baumarten, sind also auch in der Krone artenarm.

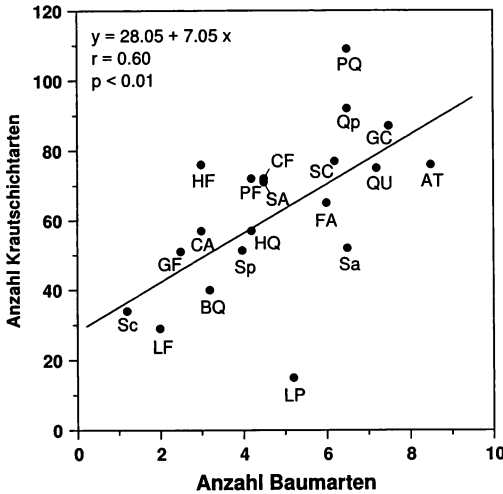


Abb. 17: Beziehung zwischen der Artenzahl steter Baumarten und der steter Krautschichtarten (Gefäßpflanzen) in 20 Waldgesellschaften Süddeutschlands nach zahlreichen, bei OBERDORFER (1992) zusammengestellten Aufnahmen; berücksichtigt wurden nur Gefäßpflanzen mit einer Stetigkeit im Aufnahmемaterial > 10 % sowie Bäume > 20 %. PQ - *Potentillo-Quercetum*, Qp - *Quercetum pubescenti-petraeae*, GC - *Galio-Carpinetum*, AT - *Aceri-Tilietum*, QU - *Quercetum Ulmetum*, SC - *Stellario-Carpinetum*, FA - *Fraxino-Alnetum*, CF - *Carici-Fagetum*, SA - *Stellario-Alnetum*, PF - *Pruno-Fraxinetum*, HF - *Hordelymo-Fagetum*, HQ - *Holco-Quercetum*, CA - *Carici elongatae-Alnetum*, Sp - *Salicetum pentandro-cinereae*, Sa - *Salicetum albae*, GF - *Galio-Fagetum*, BQ - *Betulo-Quercetum*, Sc - *Salicetum cinereae*, LF - *Luzulo-Fagetum*, LP - *Leucobryo-Pinetum*.

Zur Erklärung dieser auffallenden Beziehung zwischen Kraut- und Baumschicht-Diversität sind mehrere Hypothesen denkbar, darunter (1) die Annahme einer gleichartigen, physiologisch begründeten Vermeidung saurer und nährstoffarmer Standorte durch viele Krautschichtarten und Bäume, und (2) eine direkte Beeinflussung der Krautschichtpflanzen-Diversität durch die Anzahl der stet vertretenen Baumarten in artenreichen Wäldern auf dem Wege einer positiven chemischen oder biologischen Interaktion. Möglich wäre dies über Wurzelexsudate, Blattinhaltsstoffe, spezifische Mykorrhizapilze oder Räuber-Herbivoren-Systeme. Sicherlich spielt aber in dieser Beziehung auch die konkurrenzbeherrschende Stellung der Buche eine Rolle, die andere Baumarten und möglicherweise auch manche Krautschichtarten zurückdrängt: Alle wichtigen Buchenwald-Gesellschaften (*Luzulo*-, *Galio*-, *Hordelymo*- und *Carici-Fagetum*) sind nämlich nicht nur in ihrer Baumschicht, sondern auch in der Krautschicht deutlich artenärmer als viele standörtlich verwandte buchenfreie Gesellschaften (Abb.

17). Ohne daß hier die Mechanismen der Baumschicht-Krautschicht-Wechselwirkungen zu klären wären, muß doch gefolgert werden, daß der Artenreichtum der Krautschicht sicherlich nicht nur von Standortfaktoren wie dem Nährstoffangebot auf direktem Wege, sondern maßgeblich auch von einem Komplex indirekter Faktoren einschließlich Pflanze-Pflanze- und Pflanze-Tier-Interaktionen beeinflusst wird.

Der Lichtgenuß am Waldboden ist einer dieser indirekten Faktoren, der vom Kronenschluß der Bäume bestimmt wird und damit auch vom bodenchemischen Zustand abhängen könnte, wenn Wälder auf armen, sauren Böden geringere Blattflächen ausbilden als Wälder auf nährstoffreichen. Eine derartige Abhängigkeit des Blattflächenindex von der Bodenfruchtbarkeit lassen Untersuchungen von HOFFMANN & JENSEN (1997) in ostdeutschen Buchenwäldern vermuten; entsprechendes wurde auch von ELLENBERG (1996) angenommen. Eigene Untersuchungen zum Blattflächenindex in 20 mittel- und nordwestdeutschen Buchenwäldern stützen diese Hypothese einer vom Bodenzustand abhängigen Blattflächenentwicklung der Buche allerdings nicht: Die Blattflächenindices verschiedener 100- bis 150-jähriger geschlossener Buchenbestände variierten zwischen 5.5 und 9.5, und zwar weitgehend unabhängig von bodenchemischen Parametern wie dem C/N-Verhältnis oder den austauschbaren Mg- und Al-Vorräten (Abb. 18). Lediglich zwischen der Basensättigung und dem Blattflächenindex ergab sich eine angedeutete positive Beziehung, die sich jedoch bei hohen Basensättigungen in eine negative umkehrte (Abb. 18: oben links). In Übereinstimmung mit diesen Ergebnissen ergaben Lichtmessungen am Waldboden in sechs Buchenwäldern auf unterschiedlichem Boden substrat keine eindeutige Korrelation der Kronen-Transmissivität mit dem pH-Wert oder der Basensättigung des Oberbodens (Abb. 19). Die am stärksten versauerten Bestände des *Luzulo-Fagetum* erzeugten einen ähnlich dunklen Schatten wie die basenreichen *Hordelymo-*

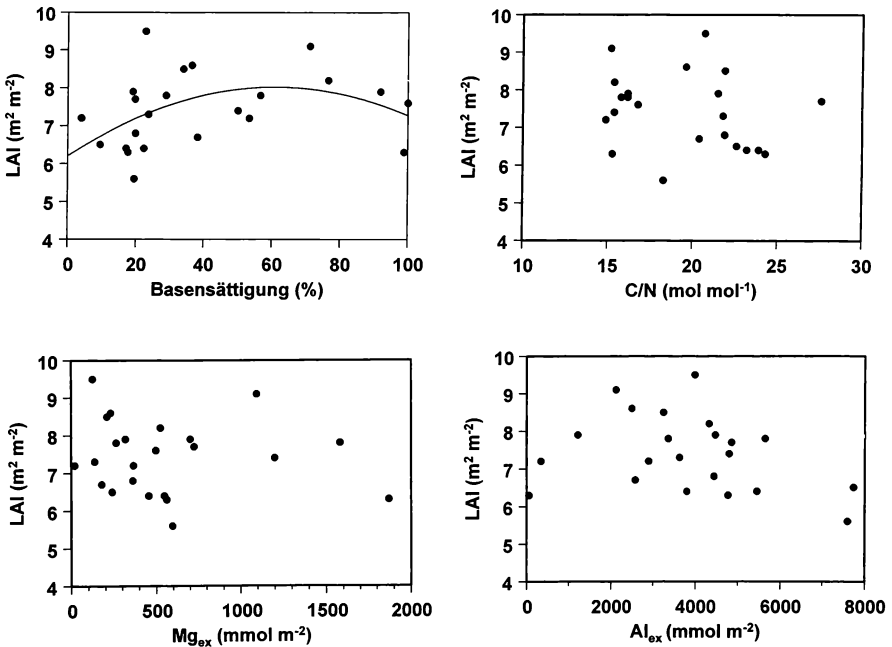


Abb. 18: Beziehung zwischen dem Blattflächenindex von Buchenaltbeständen und der Basensättigung, dem C/N-Verhältnis, dem austauschbaren Magnesiumvorrat oder dem austauschbaren Aluminiumvorrat des Oberbodens in 23 standörtlich unterschiedenen Beständen aus Mittel- und Nordwestdeutschland (nach Daten von VOSS, FOETZKI und LEUSCHNER, unveröff.). Der Blattflächenindex wurde mit jeweils 10 Kübeln im Herbst 1997 erfaßt.

Fageten. Zumindest im Falle der mittel- und nordwestdeutschen Buchenwälder kann also die indirekte Beeinflussung der Krautschicht über den Wirkungspfad Nährstoffe - Kronenschluß - Lichtgenuß als unbedeutend ausgeschlossen werden.

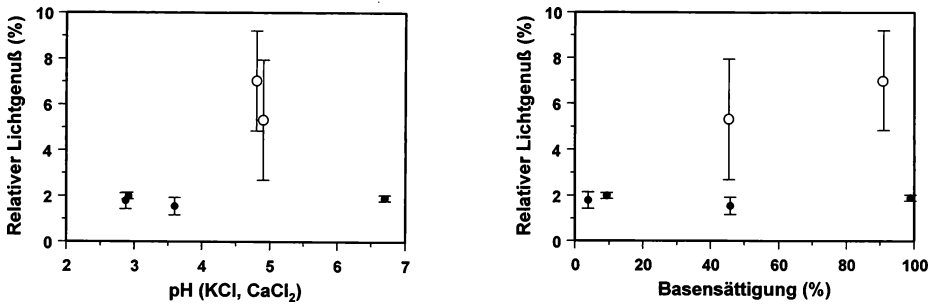


Abb. 19: Relativer Lichtgenuß am Waldboden unter 6 Buchenaltbeständen, die sich im pH-Wert und der Basensättigung des Oberbodens (Ah) unterscheiden (Daten von HAGEMIEIER, unveröff., MROTZEK 1998 und SCHMID & LEUSCHNER 1998 aus dem Solling B1, Göttinger Wald, Lüneburger Heide OB5, Ziegelrodaer Forst, Kyffhäuser und Zierenberg; jeweils 48 bis 121 Meßpunkte). Offene Symbole: Durch Relief oder Auflichtung bedingt lückigere Bestände.

Wichtiger für den Deckungsgrad und den Artenreichtum der Krautschicht scheint dagegen ein anderer, indirekt auf das Nährstoffangebot zurückgehender Faktor zu sein, die Dichte lebender Feinwurzeln der Buche im Oberboden (organische Auflage oder Ah-Horizont). In sechs untersuchten Buchenbeständen war diese im sauren *Luzulo-Fagetum* des Solling und der Lüneburger Heide mit 165 - 300 mg Feinwurzelmasse pro 100 ml Bodenvolumen höher als in den basenreichen Beständen des *Galio-* und *Hordelymo-Fagetum* von Zierenberg und aus dem Göttinger Wald (110 - 140 mg 100 ml⁻¹, Abb. 20). Hohe Feinwurzelichten der Bäume könnten daher vor allem auf armen Böden ein wirkungsvoller Ausschlußfaktor für viele Krautschichtpflanzen sein, indem intensive Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser die Etablierung und das Wachstum dieser Pflanzen verhindern.

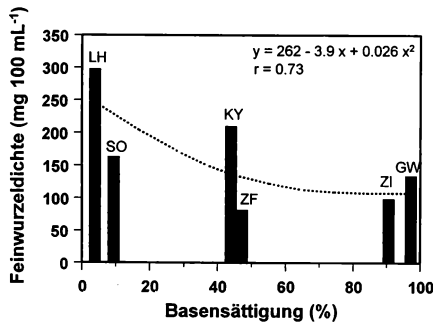


Abb. 20: Dichte lebender Feinwurzeln der Buche im Oberboden (Ofh oder Ah) in 6 Buchenaltbeständen, die sich in der Basensättigung des Oberbodens unterscheiden (Lüneburger Heide OB5 - LH, Solling B1 - SO, Kyffhäuser - KY, Ziegelrodaer Forst - ZF, Zierenberg - ZI, Göttinger Wald - GW; nach Messungen von HERTEL 1999, SCHMID & LEUSCHNER 1998 und PAAR 1994).

Wie artenreich die Krautschicht eines Waldes ist, wird also offenbar nicht nur von den Nährstoffvorräten und dem bodenchemischen Milieu, sondern auch von der Intensität des Konkurrenzkampfes um Bodenressourcen bestimmt. Um die relative Bedeutung dieser Ein-

Tab. 3: Korrelationskoeffizienten r und Irrtumswahrscheinlichkeit P (%) der Beziehungen zwischen verschiedenen Einflußfaktoren bzw. Faktorenkombinationen und der Artenzahl der Krautschicht (100 - 300 m² Flächen) nach Daten aus 6 standörtlich verschiedenen Buchenaltbeständen in Mittel- und Nordwestdeutschland (s. Abb. 19).

	r	P
$\text{pH}(\text{KCl}, \text{CaCl}_2)$	0.71	10.9
$\frac{\text{pH} \cdot 10^3}{\text{Wurzeldichte}}$	0.96	0.4
$\frac{\text{pH} \cdot 10^3}{\text{Auflagedicke}}$	0.87	2.4
$\frac{\text{pH} \cdot 10^4}{\text{Wu.dichte} \cdot \text{Auflagedicke}}$	0.94	0.7
$\frac{\text{pH} \cdot \text{Licht} \cdot 10^3}{\text{Wurzeldichte}}$	0.54	26.5
$\frac{\text{pH} \cdot \text{Licht} \cdot 10^4}{\text{Wu.dichte} \cdot \text{Auflagedicke}}$	0.77	7.3
Basensättigung	0.57	24.0
$\frac{\text{Bas.sätt.} \cdot 100}{\text{Wurzeldichte}}$	0.88	2.3
$\frac{\text{Basensättigung}}{\text{Wurzeldichte} \cdot \text{Auflagedicke}}$	0.73	10.1
Mg_{ex}	0.78	6.6
$\frac{\text{Mg}_{\text{ex}} \cdot 10^3}{\text{Wurzeldichte}}$	0.77	7.5
$\frac{\text{Mg}_{\text{ex}} \cdot 10^6}{\text{Wu.dichte} \cdot \text{Auflagedicke}}$	0.78	6.7
$\frac{\text{CaKMg}_{\text{ex}} \cdot 10^3}{\text{Wurzeldichte}}$	0.75	8.3
Wurzeldichte	0.79 (neg.)	6.2

flußgrößen und deren Wechselwirkung untereinander abschätzen zu können, wurden sechs Buchenwälder auf sehr unterschiedlichem geologischen Substrat, die sich in der Artenzahl (A) und im Deckungsgrad (D) der Krautschicht stark unterscheiden, näher untersucht: Dies sind die zwei bereits genannten *Luzulo-Fagetum* im Solling auf Buntsandstein (A: 7 Arten, D: 10 %) und in der Lüneburger Heide auf pleistozänen Sanden (A: 1, D: 1 %), ein *Galio-Fagetum* auf Löß im mitteldeutschen Trockengebiet im Ziegelrodaer Forst (A: 17, D: 30 %), ein *Galio-Fagetum* auf Basalt bei Zierenberg/Kassel (A: 24, D: 100 %), das bereits erwähnte *Hordelymo-Fagetum* auf Muschelkalk im Göttinger Wald (A: 28, D: 90 %) und ein krautschichtarmes *Carici-Fagetum* auf Gips im Kyffhäuser (A: 4, D: 8 %). Untersucht wurden bodenchemische Parameter (austauschbare Ca-, K-, Mg-Vorräte, Basensättigung, pH-Wert im Oberboden), die Mächtigkeit der organischen Auflage, die Dichte der Buchenwurzeln im Oberboden und der Lichtgenuß am Waldboden. In Korrelationsanalysen wurde untersucht, welche Einzelfaktoren oder Faktorenkombinationen in enger Beziehung zur Krautschicht-Artenzahl und zum Deckungsgrad stehen.

Bodenchemische Zustandsgrößen (pH(KCl, CaCl₂)-Wert, austauschbarer Mg-Vorrat, Basensättigung) allein korrelieren nur schwach mit der Artenzahl in diesen sechs Buchenwäldern, ebenso wie die Wurzeldichte (negative Beziehung) und Licht, wenn sie isoliert betrachtet werden (Tab. 3). Hohe Korrelationskoeffizienten ($r > 0.9$ bzw. Irrtumswahrscheinlichkeiten $P < 1$ %) wurden dagegen bei einer Kombination der Faktoren pH, Wurzeldichte (und Auflagedicke) erhalten. Abb. 21 zeigt die enge Korrelation zwischen dem Koeffizienten

pH · 1000 / Wurzelichte und der Artenzahl der Krautschicht der sechs Buchenwälder. Wird der pH-Wert durch die Basensättigung oder den Mg_{ex} -Wert ersetzt, ist die Beziehung zur Artenzahl dagegen schwächer.

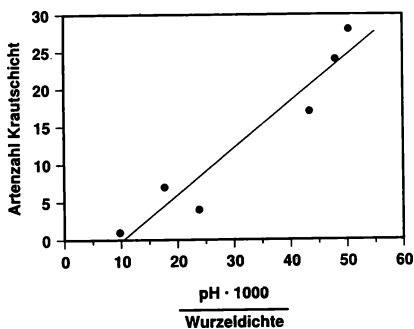


Abb. 21: Beziehung zwischen dem Quotienten aus pH(KCl)-Wert des Oberbodens und der Wurzelichte der Buche, und der Artenzahl der Krautschicht in 6 standörtlich unterschiedlichen Buchenaltbeständen (s. Abb. 19; Größe der Aufnahmeflächen: 100 - 300 m²). $r = 0.96$.

Tab. 4: Korrelationskoeffizienten r und Irrtumswahrscheinlichkeit P (%) der Beziehungen zwischen verschiedenen Einflußfaktoren bzw. Faktorenkombinationen und der Deckung der Krautschicht (100 - 300 m² Flächen) nach Daten aus 6 standörtlich verschiedenen Buchenaltbeständen in Mittel- und Nordwestdeutschland (s. Abb. 19).

	r	P
pH(KCl, CaCl ₂)	0.74	9.1
$\frac{pH \cdot 10^3}{Wurzelichte}$	0.88	2.1
$\frac{pH \cdot 10^3}{Auflagedicke}$	0.86	2.7
$\frac{pH \cdot 10^4}{Wu.dichte \cdot Auflagedicke}$	0.93	0.9
$\frac{pH \cdot Licht \cdot 10^3}{Wurzelichte}$	0.71	11.5
$\frac{pH \cdot Licht \cdot 10^4}{Wu.dichte \cdot Auflagedicke}$	0.91	1.3
Basensättigung	0.43	40.0
$\frac{Bas.sätt. \cdot 100}{Wurzelichte}$	0.89	1.9
$\frac{Basensättigung}{Wurzelichte \cdot Auflagedicke}$	0.97	0.2
Mg_{ex}	0.92	1.0
$\frac{Mg_{ex} \cdot 10^3}{Wurzelichte}$	0.90	1.5
$\frac{Mg_{ex} \cdot 10^6}{Wu.dichte \cdot Auflagedicke}$	0.98	0.2
$\frac{CaKMg_{ex} \cdot 10^3}{Wurzelichte}$	0.73	9.9
Wurzelichte	0.64 (neg.)	16.6

Im Falle des Deckungsgrades der Krautschicht wurden - anders als bei der Artenzahl - engere Beziehungen zu Koeffizienten aus Mg_{ex} oder Basensättigung und Wurzelichte bzw. Auflagedicke gefunden als zu Koeffizienten aus pH-Wert, Wurzelichte und Auflagedicke (Tab. 4). Artendiversität und Deckungsgrad werden demnach nicht von denselben Faktorenkombinationen kontrolliert.

Wenn auch mit sechs Beständen ein nur recht begrenztes Stichprobenkollektiv untersucht werden konnte, lassen diese Ergebnisse doch erkennen, daß Artenzahl und Deckung der Krautschicht von Buchenwäldern durch erhöhte Basizität und größere Nährstoffverfügbarkeit positiv beeinflußt werden, wie dies zu erwarten war. In dieser Abhängigkeit drückt sich also der direkte Einfluß des chemischen Bodenmilieus auf das Wachstum calcicoler bzw. calcifuger Krautschichtpflanzen aus. Ähnlich bedeutsam scheint aber auch der negative Einfluß der Wurzeldichte der Bäume und der Auflagedicke zu sein, ersterer, weil er die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser für die Krautschicht limitieren kann, letzterer, weil mächtige Auflagen offenbar die erfolgreiche Etablierung von Krautschichtpflanzen behindern und gleichzeitig verlangsamte Stoffumsätze im Boden anzeigen.

Literatur

- BAUHAUS, J. (1994): Stoffumsätze in Lochhieben. - Ber. Forsch.zentr. Waldökosysteme, Univ. Göttingen, **A113**: 1-202.
- BOGNER, W. (1968): Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoff-Ernährung. - Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpfl.zücht. **18**: 3-45.
- BREUER, G. (1993) Prognosen zum Treibhauseffekt. - Naturw. Rundsch. **46**: 319-320.
- BURSCHEL, P. (1966): Untersuchungen über die Düngung von Buchen- und Eichenverjüngungen. Teil 2. - Allg. Forst- u. Jagd-Zeitung **137**: 221-236.
- BÜCKING, W. (1972): Zur Stickstoffversorgung von südwestdeutschen Waldgesellschaften. - Flora **161**: 383-400.
- ELLENBERG, H. (1977): Stickstoff als Standortfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. - Oecol. Plant. **12**: 1-22.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 1095 S.
- FIEDLER, H.J., HOFMANN, W., HUNGER, W., MAI, H. & NEBE, W. (1976): Aktuelle Fragen der Bodenfruchtbarkeit in Fichtenbeständen. - Arch. Acker- u. Pflanzenbau u. Bodenkde **20**: 681-693.
- FIEDLER, H.J., NEBE, W., HOFMANN, W. & HUNGER, W. (1978): Intensivierung der Holzerzeugung durch Stickstoffdüngung in älteren Fichtenbeständen auf grund- und stauwasserfreien Standorten. - Beitr. f. d. Forstwirtschaft **1**: 16-24.
- GADOW, A. VON (1975): Ökologische Untersuchungen an Ahorn-Eschenwäldern. - Diss. Univ. Göttingen, 76 S.
- GÖNNERT, T. (1989): Ökologische Bedingungen verschiedener Laubwaldgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflandes. - Dissert. Bot. **136**: 1-224.
- GRIMME, K. (1975): Wasser- und Nährstoffversorgung von Hangbuchenwäldern auf Kalk in der weiteren Umgebung von Göttingen. - Scripta Geobot. **12**: 1-58.
- HANTL, M. (1990): Charakterisierung des Säure-Basen-Status und Erfassung substratspezifischer Vorräte von Waldstandorten unterschiedlicher geologischer Ausgangssituationen. - Ber. Forsch.zentr. Waldökosysteme, Univ. Göttingen, **A75**: 1-175.
- HARTMANN, F.K. & JAHN, G. (1967): Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. G. Fischer, Stuttgart. 635 S.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortbedingungen, Dynamik. - Dissert. Bot. **239**: 1-311.
- HEINZE, M. & FIEDLER, H.J. (1978): Ernährung und Wachstum älterer Kiefern- und Fichtenbestände im Ostthüringer Buntsandsteingebiet. - Arch. Naturschutz u. Landschaftsforsch. **18**: 207-225.
- HERTEL, D. (1999): Das Feinwurzelsystem von Rein- und Mischbeständen der Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz. Dissert. Bot. (im Druck).
- HOFMANN, G. (1995): Zur Wirkung von Stickstoffeinträgen auf die Vegetation nordostdeutscher Kiefernwaldungen. - Umweltbundesamt, Texte **28/95**: 131-140.
- HOFMANN, G. & JENSSEN, M. (1997): Laubmassen und ihre Entwicklung in mitteleuropäischen Rotbuchenwäldern. - Beitr. f. Forstwirtsch. u. Landschaftsökol. **31**: 97-103.

- HOLSTENER-JORGENSEN, H. (1970): Fertilizing experiments in six Norway spruce plantations in Jutland. - Det Forstl. Forsogsv. Danmark **32**: 369-378.
- INGESTAD, T. & LUND, A.-B. (1986): Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants. - Scand. J. For. Res. **1**: 439-453.
- JOCHHEIM, H., GERKE, H. & HÜTTL, R.F. (1995): Auswirkungen von Stickstoff auf den Ernährungsstatus von Waldbeständen. - Umweltbundesamt, Texte **28/95**: 107-119.
- KLÄDTKE, J. (1995): Untersuchungen zum Wachstum der Wälder in Europa. - Umweltbundesamt, Texte **28/95**: 120-130.
- KRIEBITZSCH, W.U. & BÜHMANN, H. (1989): Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Eichen-Buchen-Waldes und eines Kiefernforstes in der nordwestdeutschen Tiefebene. - Forstw. Cbl. **108**: 255-270.
- LYR, H., FIEDLER, H.J. & TRANQUILLINI, W. (1992): Physiologie und Ökologie der Gehölze. G. Fischer, Jena. 620 S.
- MROTZEK, R. (1998): Wuchsdynamik und Mineralstoffhaushalt der Krautschicht in einem Buchenwald auf Basalt. - Ber. Forsch.zentr. Waldökosysteme, Univ. Göttingen, **A152**: 1-214.
- NILSSON, L.O. & HÜTTL, R.F., JOHANSSON, U.T. & JOCHHEIM, H. (1995): Nutrient uptake and cycling in forest ecosystems - present status and future research directions. - Plant and Soil **168-169**: 5-13.
- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche. Tabellenband. 2. Aufl. G. Fischer, Jena. 580 S.
- PAAR, U. (1994): Untersuchungen zum Einfluß von Ammonium und Nitrat auf wurzelphysiologische Reaktionsmuster der Buche. - Ber. Forsch.zentr. Waldökosysteme, Univ. Göttingen, **A115**: 1-124.
- PASTOR, J. & BRIDGHAM, S.D. (1999): Nutrient efficiency along nutrient availability gradients. - Oecologia **118**: 50-58.
- PRAAG, H VAN & WEISSEN, F. (1973): Elements of a functional definition of oligotroph humus based on the nitrogen nutrition of forest stands. - J. Appl. Ecol. **10**: 569-583.
- RIEK, W. & WOLFF, B. (1996): Deutscher Beitrag zur europäischen Waldbodenzustandserhebung. - Ber. Forsch.zentr. Waldökosysteme, Univ. Göttingen, **B50**: 1-65.
- RÖHLE, H. (1995): Zum Wachstum der Fichte auf Hochleistungsstandorten in Südbayern. - Mitt. Staatsforstverwaltung Bayerns, **48**. München. 272 S.
- RUNGE, M. (1974): Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. I. + II. - Oecol. Plant. **9**: 201-218, 219-230.
- RUNGE, M. & RODE, M.W. (1991): Effects of soil acidity on plant associations. In: ULRICH, B. & SUMNER, M.E. (eds.) Soil Acidity, S. 182-202. Springer, Berlin.
- SCHAEFFER/SCHACHTSCHABEL (1989): Lehrbuch der Bodenkunde, 12. Aufl. Enke Verlag, Stuttgart. 491 S.
- SCHMID, I. & LEUSCHNER, CH. (1998): Warum fehlt den Gipsbuchenwäldern des Kyffhäusers (Thüringen) eine Krautschicht? - Forstw. Cbl. **117**: 277-288.
- SCHROEDER, F.G. (1998): Pflanzengeographie. Quelle u. Meyer, Heidelberg. 457 S.
- TEISSIER DU CROS, E. (ed.) (1981): Le Hetre. Paris. 613 S.
- TÖLLE, H. (1969): Untersuchungen über Ernährung und Wachstum mittelalter Kiefernbestände auf grundwassernahen und -fernen Standorten im Nordostdeutschen Tiefland. - Diss. Dt. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin (Eberswalde). 150 S.
- TÜXEN, R. (1954): Über die räumliche, durch Relief und Gestein bedingte Ordnung der natürlichen Waldgesellschaften am nördlichen Rand des Harzes. - Vegetatio **5/6**: 454-477.
- ULRICH, B. & PUHE, J. (1993): Auswirkungen der zukünftigen Klimaveränderungen auf mitteleuropäische Waldökosysteme und deren Rückkopplungen auf den Treibhauseffekt. - Studienber. f. d. Enquete-Kommission „Schutz der Erdatmosphäre“ des Dt. Bundestages, Bonn. 208 S.
- WARING, R.H & RUNNING, S.W. (1998): Forest Ecosystems: Analysis at Multiple Scales. Academic Press, Orlando. 340 S.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Ch. Leuschner, Pflanzenökologie und Ökosystemforschung, FB 19, Universität Kassel, Heinrich-Plett-Straße 40, D-34132 Kassel
e-mail: leuschne@hrz.uni-kassel.de

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [11](#)

Autor(en)/Author(s): Leuschner Christoph

Artikel/Article: [Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens 109-131](#)