

Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche

- Christoph Leuschner, Kassel -

Abstract

In Central Europe, European beech (*Fagus sylvatica*) is an exceptionally successful plant species in the sense that it dominates the tree layer of a considerable number of forest communities. No other tree species reaches a similarly high cover (about 2/3) in the potential natural vegetation of former West Germany. This paper examines the potential range of beech dominance with respect to gradients of drought and flooding stress and soil nutrient availability. In a case study in NW Germany, the mechanisms of beech dominance are investigated in a *Fagus sylvatica/Quercus petraea* (Sessile oak) mixed stand where beech outcompetes oak over decades. Competitive success of beech in the above-ground (canopy) compartment apparently is based on two mechanisms: (i) Transmissivity of photosynthetically active radiation in beech canopies is significantly lower than in oak canopies. This inhibits both the development of the light-demanding oak shade canopy and the establishment of oak seedlings in mixed stands. (ii) Beech seedlings and saplings survive in much higher shade than does oak offspring. Detailed studies on fine and coarse root abundance in the soil of the mixed oak/beech stand revealed differences in the vertical and horizontal distribution patterns of the two species. Beech fine roots were not only much more abundant in the between-canopy soil volume but also were more successful in directing root growth toward nutrient-rich superficial horizons. Oak fine and coarse roots, in contrast, were more abundant in the nutrient-poor (but wetter) lower soil profile. These patterns are seen as the consequence of competitive superiority of beech roots over oak roots. Growth experiments with oak and beech fine roots placed in soil chambers under field conditions support this view.

1. Die Sonderstellung der Rotbuche unter den heimischen Baumarten

Die Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) nimmt unter den rund 50 in Mitteleuropa heimischen Baumarten eine herausragende Stellung ein: Keine andere Art erreicht in der potentiellen natürlichen Vegetation der Gegenwart im Gebiet der alten Bundesländer auch nur annähernd eine ähnlich große Bedeutung wie die Buche. Man kann annehmen, daß dieser Raum von Natur aus zu rund 90 Prozent von (mehr oder weniger geschlossenem) Wald bedeckt wäre. Hätte der Mensch nicht eingegriffen, würden rund 80 Prozent dieses Waldlandes von buchenbeherrschten Wäldern eingenommen, das sind rund 75 Prozent der Fläche der alten Bundesländer (heute stocken Buchenwälder noch auf ca. 7 Prozent der Fläche der alten Bundesländer und auf rund 2-3 Prozent jener der neuen Bundesländer, ELLENBERG 1996). Wertet man den Deckungsgrad, den eine Pflanze erreicht, als ein Kriterium für ihren Erfolg in der Auseinandersetzung mit der biotischen und abiotischen Umwelt, so muß die Buche als die bei weitem erfolgreichste Baumart, ja sogar als die erfolgreichste Pflanzenart Deutschlands und Mitteleuropas in der Gegenwart gelten. Ihre schärfste Konkurrentin in den westdeutschen Mittelgebirgs- und Flachland-Landschaften, die Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), würde im ungestörten Waldland nur Bruchteile der Buchendeckung erreichen. Der hohe Deckungsgradanteil der Buche kann auch als ein Maß von großer Konkurrenzüberlegenheit interpretiert werden, weil interspezifische Konkurrenz zweifellos ein wesentlicher

strukturbildender Faktor in mitteleuropäischen Wäldern ist. In den folgenden Kapiteln sollen Meßergebnisse und Beobachtungen präsentiert werden, die zum einen den Herrschaftsbereich der Buche näher präzisieren, zum anderen die Ursachen und Mechanismen der erstaunlichen Durchsetzungskraft der Buche klären helfen.

2. Die ökologische Potenz der Rotbuche

Bemerkenswert ist nicht nur die Tatsache, daß die Buche monospezifische Kronendächer aufbauen kann, sondern daß sie zahlenmäßig in einer äußerst breiten Standortamplitude dominiert. In ihrem vergleichsweise kleinen Verbreitungsareal in Mittel- und Südosteuropa herrscht sie gebietsweise vom Meeresstrand bis an die alpine Baumgrenze, und dies in einem außerordentlich großen edaphischen Zustandsraum. Heinz Ellenberg hat dies (u.a. in der 5. Auflage seines Mitteleuropa-Buches 1996) sehr anschaulich für die submontane Höhenstufe Mitteleuropas im bekannten Ökogramm der waldbildenden Baumarten dargestellt (Abb. 1). Ersetzt man Ellenbergs relative Kennzeichnungen des Feuchte- und Basengehaltes des Bodens durch absolute Zahlen, so läßt sich das in Abb. 2 wiedergegebene Diagramm der maximalen Standortamplitude der Buche konstruieren. Der Bodenfeuchte-Gradient auf der vertikalen Achse wurde durch eine Niederschlagsachse ersetzt, weil Bodenfeuchte-Meßwerte aus Wäldern weit seltener verfügbar sind als Niederschlagsdaten. Die Amplitude der Bodenreaktion wurde durch den in Salzlösungen (KCl) gemessenen pH-Wert des Oberbodens wiedergegeben. Zusätzlich aufgetragen (in logarithmischer Skalierung) ist der Gradient des austauschbar gebundenen Vorrates an Magnesium im Bodenprofil (0 - 80 cm Tiefe); pH-Wert und Mg-Vorräte wurden vor allem nach Angaben bei HANTL (1990) einander näherungsweise zugeordnet.

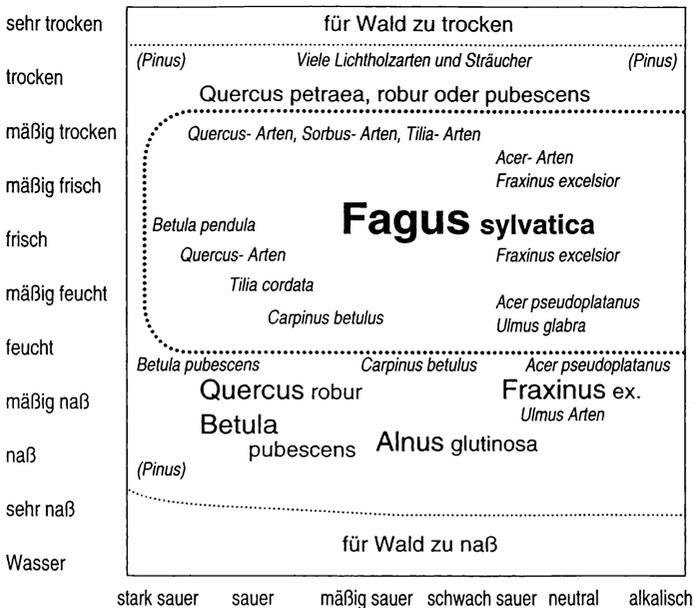


Abb. 1: Ökogramm der in der submontanen Stufe Mitteleuropas waldbildenden Baumarten (nach ELLENBERG 1996). Die gestrichelte Linie umreißt den ungefähren Herrschaftsbereich der Rotbuche.

Die Einordnung der wichtigsten mitteleuropäischen Buchenwaldgesellschaften in dieses präzierte Ökogramm ist sicherlich als vorläufig zu betrachten, weil die Datengrundlage noch unbefriedigend ist und sich zudem die kennzeichnende Krautschicht-Vegetation in Abhängigkeit von Meereshöhe, Kontinentalität und geographischer Lage wandelt. Dennoch läßt sich bereits hieran ablesen, daß Buchenwälder in der gesamten Niederschlags- und pH-Wert-Amplitude Mitteleuropas (von 460 bis >2000 mm Jahresniederschlag bzw. zwischen pH 2.6 und >7.0) vorkommen.

Untersuchungen an Grenzstandorten des Buchenvorkommens in Mitteleuropa haben ergeben, daß die von ELLENBERG (1996) im Ökogramm angegebene standörtliche Grenze der Buchendominanz (unterbrochene Linie in Abb. 1) in mehrerer Hinsicht die ökologische Potenz der Buche noch unterschätzt (LEUSCHNER 1997).

(1) Im Hinblick auf die Trockengrenze des Buchenwaldes gibt ELLENBERG (1996) an, daß unterhalb 550 mm Niederschlag *Fagus* in Mitteleuropa durch Labkraut-Eichen-Hainbuchenwälder oder Linden- und Eichen-Mischwälder ersetzt wird. Zumindest im mitteldeutschen Trockengebiet östlich des Harzes existieren jedoch vitale und sich verjüngende Buchenwälder bei etwa 500 mm Regen (so großflächig im Ziegelrodaer Forst zwischen Querfurt und Artern) oder gar darunter (s. Tab. 1). Vegetationsübersichten von MÜLLER (1990), SCHLÜTER (1968) und DIERSCHKE (1986) aus süddeutschen, thüringischen und südniedersächsischen Beständen des (meist bodentrockenen) *Galio-Carpinetum* lassen in Übereinstimmung hiermit eine deutliche Präsenz der Buche sowohl in der Kronen- als auch der Strauchschicht dieser

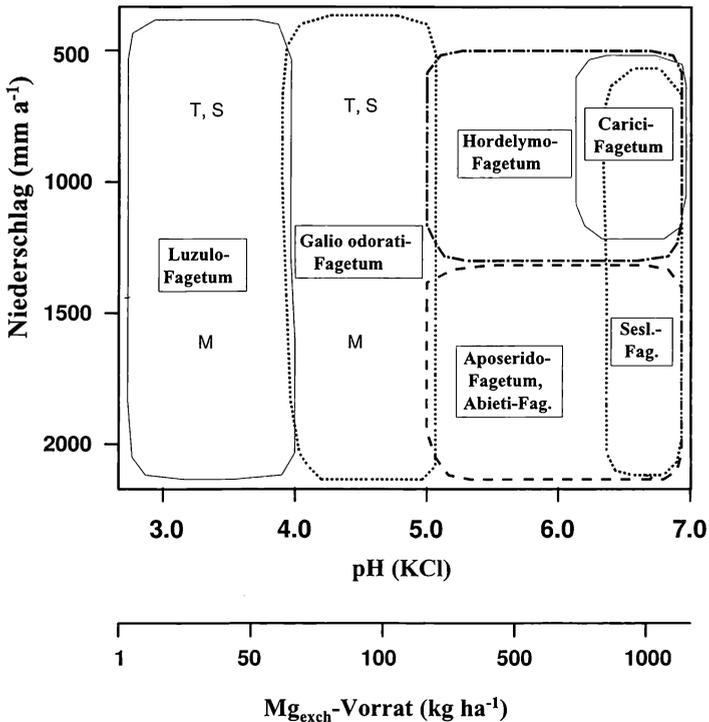


Abb. 2: Vorkommen von wichtigen Buchenwald-Gesellschaften auf verschiedenen niederschlagsreichen und basen-(bzw. magnesium-)haltigen Böden in Mitteleuropa (vornehmlich in Deutschland). Die Zuordnung der unter hohen Niederschlägen vorkommenden Assoziationen basiert vor allem auf Angaben bei EWALD (1997) aus den bayerischen Alpen. T, S - Ausprägungen der planaren, collinen und submontanen Stufen, M - montane und hochmontane Ausprägungen.

Assoziation erkennen (LEUSCHNER 1997, vgl. auch WILMANN 1974 für den Kaiserstuhl). Nicht nur in den bodentrockenen Eichen-Hainbuchenwäldern finden sich Hinweise auf einen von Natur aus größeren Deckungsgradanteil der Buche. Auch in einigen Beständen der wärmegebundenen trockenen Eichen- und Eichen-Lindenschwälder dürfte die Buche durch menschlichen Eingriff zurückgedrängt worden sein (vgl. hierzu das Aufnahmematerial bei MÜLLER 1990 und MANZ 1993). Diese Befunde deuten an, daß die Trockengrenze der Buche in Ellenbergs Ökogramm etwas weiter in Richtung auf das *Quercion pubescenti-petraeae* zu verschieben ist.

Tab. 1: Beispiele für Buchenwälder im mitteldeutschen Trockengebiet (Sachsen-Anhalt) mit Jahresniederschlägen um oder unter 500 mm.

Lokalität	Jahresniederschlag (mm)
Döhlauer Heide (westl. Halle/S)	486
Ziegelrodaer Forst (bei Allstedt)	ca. 500
Hornburger Sattel (westl. Querfurt)	< 500

(2) Sowohl vegetationskundliche Untersuchungen als auch Jungpflanzen-Experimente lassen eine erheblich größere Staunässe-Empfindlichkeit der Buche im Vergleich zur Stieleiche, Hainbuche, Esche und den Ahornarten erkennen (KLÖTZLI 1968, DISTER 1980, LEVY et al. 1993, ELLENBERG 1996, SCHMULL & THOMAS 1998). Vor allem Jungpflanzen, aber auch die Samen der Buche (WATT 1923) sind offenbar gegenüber Sauerstoffmangel empfindlicher als die anderen genannten Arten, die jenseits der Feuchtegrenze der Buchenherrschaft zu baumartenreichen Gesellschaften zusammentreten, so im *Stellario-Carpinetum*, *Ulmo-Quercetum* oder *Alno-Fraxinetum*. Viele dieser buchenarmen Wälder auf grund- oder stauwasserbeeinflussten Böden weisen eine lange menschliche Beeinflussung auf, so daß anzunehmen ist, daß die Buche von Natur aus auch in ihnen eine größere Bedeutung besitzen würde, als dies im heutigen Waldbild ersichtlich ist (JAHN 1984, 1987, ELLENBERG 1996).

In der Tat ist die Buche im Aufnahmematerial von MÜLLER (1990) und DIERSCHKE (1986) aus süddeutschen bzw. südniedersächsischen Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwäldern neben der Stieleiche und der Hainbuche sehr stet in der Kronenschicht vertreten und tritt auch in vielen Beständen in der Strauch- und Verjüngungsschicht auf (LEUSCHNER 1997). Der natürliche Anteil der Stieleiche dürfte in den meisten Sternmieren-Eichen-Hainbuchenwäldern auf Kosten vor allem der Buche künstlich erhöht sein. Dies gilt insbesondere für sandige Auen-sedimente wie z.B. den Naturwald Hasbruch bei Bremen, wo Buchen heute die konkurrierenden Stieleichen und auch Hainbuchen überwachsen, obwohl der sommerliche Grundwasserstand nur bei etwa 50 (-100 cm) unter Flur liegt und im Winter zeitweise Überstauung gegeben ist (STEGINK-HINDRIKS 1995, PEPLER-LISBACH mdl.). Wieviele der mitteleuropäischen Eichen-Hainbuchenwälder und Hartholzauenwälder nach Unterlassen menschlicher Eingriffe buchenreicher oder buchendominiert wären, läßt sich nur mit detaillierten walddynamischen und ökologischen Untersuchungen klären. Namentlich in Feuchtwäldern ist daher die Anlage von Naturwaldparzellen dringend geboten.

(3) Die ökologische Potenz der Buche wurde bis vor kurzem auch im Bereich sehr nährstoffarmer saurer Böden unterschätzt, also an der Nährstoffmangel- oder Säuregrenze am linken Rand des Buchenherrschaftsbereiches im Ökogramm von Ellenberg. Auf die Tatsache, daß die Rotbuche auch auf quarzreichen, silikat- und damit sehr nährstoffarmen Sandböden im Aluminium- und Eisenpufferbereich wachsen und auch herrschen kann, weisen die bodenchemischen Untersuchungen von GÖNNERT (1989) und LEUSCHNER et al. (1993) im Altplei-

Tab. 2: Chemische Kennwerte von Bodenprofilen unter buchenarmen (24 Profile) und buchendominierten Wäldern (38 Profile) auf nur schwach verlehmtten Standorten der grundwasserfernen Lüneburger Heide nach LEUSCHNER et al. (1993). OM, UM - Ober-, Unterboden; AK_e - effektive Kationenaustauschkapazität (in $\mu\text{mol}_c \text{ g}^{-1}$); Ca+K+Mg - austauschbare Gehalte (in $\mu\text{mol}_c \text{ g}^{-1}$).

	Buchenarme Wälder	Buchendominierte Wälder
pH(H ₂ O) - OM	3,62	3,63
pH(KCl) - OM	2,93	2,94
AK_e - OM	37,68	37,66
AK_e - UM	9,94	12,74
Ca+K+Mg - OM	3,02	2,71
Ca+K+Mg - UM	0,57	0,68
Basensättigung (%) - OM	8,18	7,48
Basensättigung (%) - UM	5,26	5,80

stozän Niedersachsens hin (Tab. 2). Saale-(Riß-)eiszeitliche Schmelzwassersande wie auch holozäne Flug- und Dünsande erwiesen sich als buchenfähig, wenn eine ausreichend mächtige Humusaufgabe vorhanden war. Diese kann auf ärmsten Böden im Verlauf von Waldsukzessionen in Richtung auf Buchenwälder entstehen, wenn menschliche Störungen ausbleiben (LEUSCHNER 1998). Beispiele für Buchenwälder auf Sanddünen finden sich in Tab. 3.

Tab. 3: Beispiele für Buchenwälder auf (quarzreichen) Sanddünen und Flugsandböden in Mitteleuropa

Lokalität	Region
Darß	Vorpommern
Mening Holz	Schneverdingen/Lüneb. Heide
Ehrhorer Dünen	Schneverdingen/Lüneb. Heide
Lodberger Fuhren	Löningen/Cloppenburg
Zootzen	Havelland
bei Utrecht	Niederlande

Das Vorhandensein armer Quarzsandböden stellt also für sich genommen kein hinreichendes Kriterium dar, um auf das natürliche Fehlen der Buche zu schließen, wie dies z.B. KRAUSE & SCHRÖDER (1993) und HÄRTLE (1989) im Bereich des nordwestdeutschen Altpleistozän taten. In manchen trockenen Birken-Eichenwäldern auf sehr armen Sanden, die bisher als nicht buchenfähig angesehen wurden, läßt sich heute in der Tat eine langsame Sukzession in Richtung auf buchenreichere Waldgesellschaften beobachten, solange ausreichender Sameneintrag und nicht zu starker Wildverbiß die (Wieder-)Ansiedlung der Buche zulassen. Ein Beispiel ist das Naturschutzgebiet Neugrabener Heide in den Harburger Bergen im Südwesten Hamburgs, einer bei KRAUSE & SCHRÖDER (1993) dem trockenen Birken-Eichenwald zugeordneten bodenarmen Schmelzwasserlandschaft, in der heute vielerorts die Buche den Unterstand erobert.

Die geschilderten Befunde zur Trocken-, Feuchte- und Nährstoffmangelgrenze der Buche in Mitteleuropa müssen durch weitere Untersuchungen in naturnahen Wäldern untermauert werden. Die bisher vorliegenden Ergebnisse erlauben jedoch bereits heute eine Korrektur des Ökogramms von ELLENBERG (1996) im Hinblick auf den potentiellen Herrschaftsbereich von *Fagus sylvatica* in der Form, wie es in Abb. 3 vorgenommen wurde. Auch wenn diese neu der

Buche zuzusprechenden Standorte flächenmäßig in Mitteleuropa recht unbedeutend sein dürfen, ergeben sich dennoch wichtige Konsequenzen im Hinblick auf (a) unser Wissen über den standörtlich extrem breiten Herrschaftsbereich dieser Baumart und (b) auf die forstliche Baumartenwahl an Grenzstandorten wie z.B. armen Sandböden.

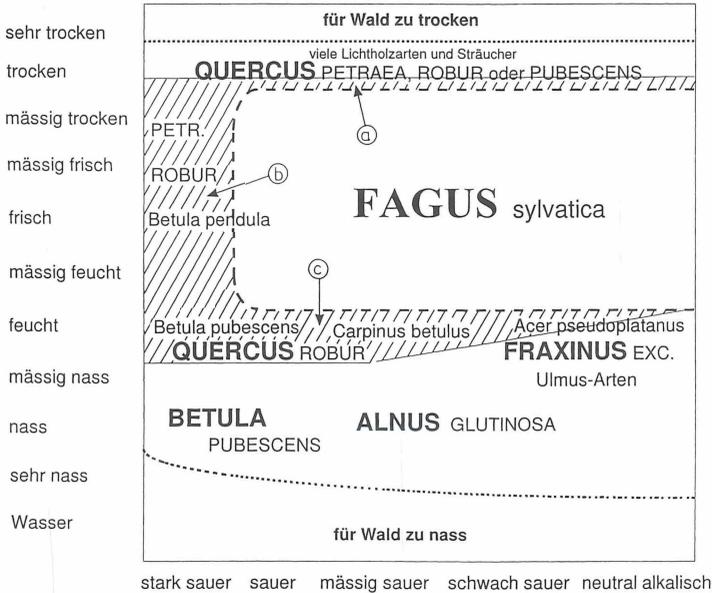


Abb. 3: Ökogramm der in der submontanen Stufe Mitteleuropas waldbildenden Baumarten (nach LEUSCHNER 1997, basierend auf dem Ökogramm von ELLENBERG, verändert). Die schraffierte Fläche kennzeichnet Standortbedingungen, an denen die Buche bei fehlenden menschlichen Eingriffen und bei Vorliegen weiterer Voraussetzungen ebenfalls zur Herrschaft kommen kann: Im Übergangsbereich zu den wärmegebundenen Eichenmischwäldern und den Waldlabkraut-Eichen-Hainbuchenwäldern (Bereich a) ist Buchendominanz offenbar an geschlossene Bestände (günstiges Mikroklima) und eine intakte Humusauflage gebunden; an nährstoffarmen und stark versauerten Standorten (Bereich b) können Buchen dann zur Herrschaft gelangen, wenn eine intakte Humusauflage eine vergleichsweise günstige Nährstoffversorgung garantiert; bodenfeuchte Standorte (Bereich c) können Buchen vor allem auf sandigem Substrat und unter ozeanischerem Klima (geringere Dürrefähigung des Oberbodens) gegenüber *Quercus* und *Carpinus* begünstigen.

3. Interspezifische Konkurrenz in Buchen-Traubeneichen-Mischbeständen

Die uneingeschränkte Herrschaft der Buche in vielen mitteleuropäischen Waldgesellschaften läßt sich auch aus Abb. 4 ablesen, in der Ellenbergs Ökogramm verwendet wurde, um die Baumartenvielfalt in mitteleuropäischen Wäldern in Abhängigkeit von den Standortfaktoren darzustellen. Hohe Artenzahlen in der Baumschicht (d.h. im Mittel mehr als 6 Baumarten in gesellschaftstypischen Aufnahmen) werden nur in Waldgesellschaften jenseits der Trocken- und Feuchtegrenze der Buchenherrschaft erreicht, so im *Quercion pubescenti-petraeae*, im *Ulmo-Fraxinetum* und im *Tilio-Acerion*. Unter mittleren Standortbedingungen herrscht dagegen die Buche, und daher finden sich häufig nur ein bis zwei, seltener drei bis vier Baumarten in der Kronenschicht. Die auffällige Abhängigkeit der Baumartenvielfalt vom Feuchte-

und Säurestatus des Bodens in Abb. 4 entspricht der in vielen Lebensräumen gefundenen Beziehung zwischen Artendiversität und Streßintensität: Mit zunehmendem Trocken- oder Überflutungsstreß steigt die Artenvielfalt zunächst durch den Ausfall dominanter Baumarten (also der Buche) an, um bei größerem Streß in Richtung auf die Trocken- und Feuchtgrenze des Waldes wieder abzusinken.

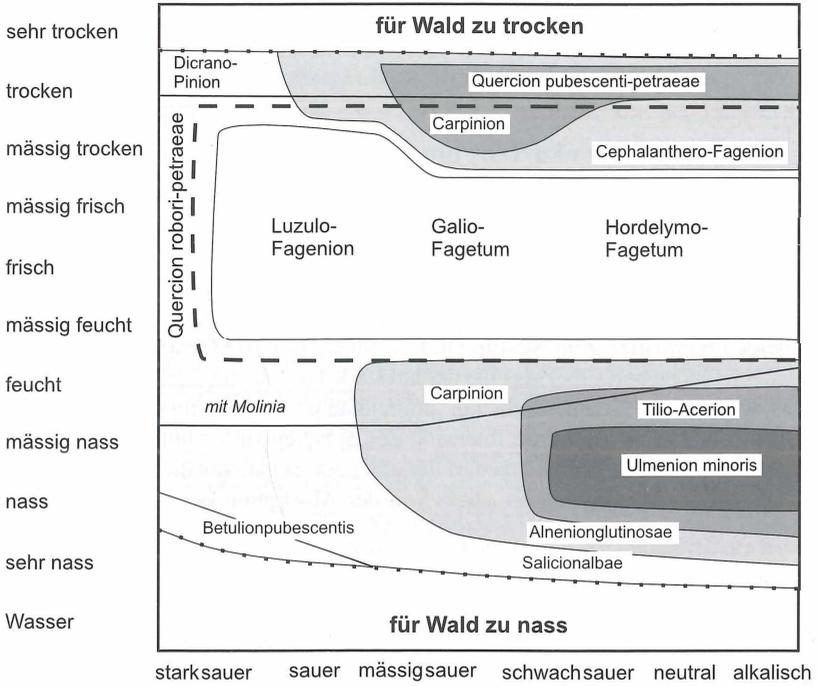


Abb. 4: Ungefähre Baumartenzahlen in der Baumschicht von wichtigen Verbänden und Unterverbänden der mitteleuropäischen Waldgesellschaften. Die Zahlen gelten für gut ausgebildete (vergleichsweise artenreiche) Bestände und basieren überwiegend auf süddeutschen Vegetationsaufnahmen in OBERDORFER (1992). In Oberdorfers Tabellen wurden nur diejenigen Baumarten berücksichtigt, die mit mehr als 25 % Stetigkeit in den relevanten Assoziationen vorkommen. Gut sichtbar wird der die Baumartenzahl reduzierende Einfluß der Buche im Zentrum des Ökogramms.

Schärfste Konkurrentin der Buche auf grundwasserfernem Boden des nordwestdeutschen Pleistozäns dürfte die Traubeneiche sein, die sich in ihrer Schattentoleranz und in ihrem Höhenwachstum buchenähnlicher verhält als die Stieleiche. Mischbestände von Buche und Traubeneiche sind im niedersächsischen Tiefland recht verbreitet, wenn auch die Mehrzahl forstlich begründet ist. Der Forstwirtschaft ist die Konkurrenzüberlegenheit der Buche gegenüber der Traubeneiche seit langem bekannt, und diese wird bewußt benutzt, um vorwüchsige Traubeneichen durch nachdrängende Buchen zur Produktion gerader, astloser Stämme zur veranlassen. In heute aus der Nutzung genommenen Buchen-Traubeneichen-Mischbeständen lassen sich daher Konkurrenzprozesse zwischen diesen Arten gut beobach-

ten und Untersuchungen zu den Mechanismen der Verdrängung der Eiche durchführen. Im folgenden sollen Ergebnisse aus einer mehrjährigen interdisziplinären Untersuchung vorgestellt werden, die in einem Buchen-Traubeneichen-Mischbestand auf armen saaleeiszeitlichen Schmelzwassersanden bei Unterlüß in der südöstlichen Lüneburger Heide durchgeführt wurden. Der Schwerpunkt dieses Vorhabens lag einerseits auf einer Untersuchung der Konkurrenz um Licht, also der Schattenerzeugung durch die Altbäume wie auch der Schattentoleranz des Jungwuchses. Weil der Kenntnisstand weit schlechter ist, wurde andererseits intensiv die Struktur und die Produktivität des Wurzelsystems analysiert, um Hinweise auf die Intensität und die Richtung von Konkurrenzprozessen im Bodenraum zu erhalten.

3.1 Konkurrenz um Licht im Kronenraum

In verschiedenen Buchen-Traubeneichen-Mischbeständen des niedersächsischen Tieflandes läßt sich beobachten, daß Buchen vorwüchsige Eichen im Kronenraum seitlich und von unterhalb bedrängen und schließlich entblätterte, sterbende Äste in der unteren Eichenkrone vorherrschen, die im Laufe der Zeit abbrechen. Ursächlich ist diese Kronenraumeinengung wahrscheinlich in erster Linie auf den unterschiedlichen Strahlungsbedarf von Schattenblättern der beiden Baumarten zurückzuführen. ELLENBERG (1996) klassifiziert die Buche (neben der Tanne, Hainbuche und Eibe) als eine der am stärksten schattenwerfenden Baumarten Mitteleuropas, während der Traubeneiche nur „mittelmäßiger“ Schattenwurf zugesprochen wird. Bei den meisten Baumarten ist die Intensität des Schattenwurfes unterhalb der Kronen der Altbäume am Waldboden dem Lichtbedarf der untersten Schattenblätter sehr ähnlich, weil das Ausmaß der Schattenerzeugung vor allem von der Absorption der untersten Blätter in der Krone (in geringerem Maße auch von der Absorption der unteren Äste und Zweige) bestimmt wird.

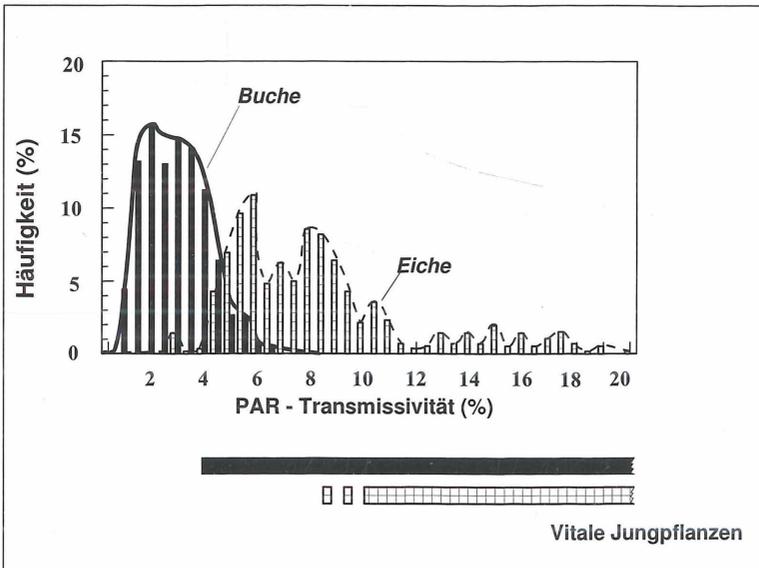


Abb. 5: Häufigkeitsverteilung der Transmissivität von PAR-Strahlung (relative Beleuchtungsstärke in Prozent der Freilandhelligkeit) am Waldboden unter geschlossenen Beständen der Rotbuche (5 Bestände) und Trauben-(bzw. Stiel-)eiche (10 Bestände) auf armen Sandböden des niedersächsischen Altdiluviums (z.T. nach HEINKEN 1995). Die Balken an der Basis der Abbildung kennzeichnen das beobachtete Vorkommen von vitalen Jungpflanzen der Buche und der Traubeneiche in verschiedenen Waldgesellschaften der Lüneburger Heide.

Vergleichende Messungen der Transmission der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) unter geschlossenen Buchen- und Trauben-(bzw. Stiel-)eichen-Beständen in der Lüneburger Heide durch HEINKEN (1995) belegen überzeugend die unterschiedliche Schattenerzeugung und damit den verschiedenartigen minimalen Lichtbedarf der untersten Schattenblätter beider Arten (Abb. 5). Während die Eichenkronen im Mittel von 10 Beständen 7.3 % und nur in Ausnahmefällen weniger als 5 % der Freilandhelligkeit durchlassen, transmittieren Buchenkronen im Mittel 2.9 % und erreichen häufig Werte < 1 % (5 Bestände der Flachland-Ausprägung des *Luzulo-Fagetum*). Hieraus läßt sich ableiten, daß auch einzelne, in Mischung mit Eichen wachsende Buchen zu einer merklichen Abdunklung in der unteren Eichenkrone führen müssen und das Lichtgenußminimum von etwa 7-8 % Freilandhelligkeit der Eichen-Schattenblätter unterschritten wird. Unter diesen energetisch ungünstigen Bedingungen werden keine Blattknospen angelegt, und ein fortschreitender Verlust der unteren Äste ist die zwangsläufige Folge.

Konkurrenz um Strahlung spielt in der Interaktion Buche - Traubeneiche aber nicht nur auf der Ebene der Altbäume eine Rolle, sondern auch im Zuge der Bestandesverjüngung. Für die Mehrzahl der Baumarten scheint nach den Angaben von ELLENBERG (1996) zu gelten, daß das Ausmaß der Schattenerzeugung (und damit die Schattenverträglichkeit der Schattenblätter) der Altbäume ähnlich groß oder größer ist als jenes der eigenen Jungpflanzen (Ausnahmen sind nach ELLENBERG (1996) einige Pappel- und Weidenarten und die Esche). Dies gilt nach unseren Messungen in der Lüneburger Heide auch für die Buche und die Traubeneiche: Vitale Jungpflanzen der Buche wurden noch bei einer relativen PAR-Transmissivität von 4 %, jene der Traubeneiche noch bei minimal 8 - 10 % gefunden (horizontale Balken an der Basis von Abb. 5). Das bedeutet in walddynamischer Hinsicht, daß (a) unter geschlossenen Buchen-Altbeständen weder die Buche noch eine andere Baumart (mit Ausnahme evtl. der Eibe) Jungpflanzen etablieren kann, und (b) unter geschlossenen Traubeneichen-Altbeständen sich die Eiche nur schwerlich, wohl aber gut die Buche verjüngen kann. Diese für die zwischenartige Konkurrenz wichtige Gegebenheit ließ sich in verschiedenen Buchen- und Eichenbeständen der Lüneburger Heide bestätigen (LEUSCHNER 1994, HEINKEN 1995). Andersartige Kronenarchitektur und damit Strahlungstransmission der Altbäume sowie artspezifische Unterschiede im photosynthetischen Lichtbedarf von Schattenblättern wie auch Jungpflanzen sind daher zweifellos ein wichtiger, aber nicht der einzige Faktor, auf dem die Konkurrenzüberlegenheit der Buche im Kronenraum basiert. Weitere mögliche, aber bisher wenig erforschte Faktoren sind die deutlich größere Anfälligkeit von Traubeneichen gegenüber Blattfraßverlusten, die die Kohlenstoffbilanz der Krone maßgeblich schmälern könnten, und mechanische Interaktionen zwischen benachbarten Buchen- und Eichenkronen, die zum Bruch der terminalen Eichenäste führen könnten.

3.2 Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser im Wurzelraum

Vor allem aufgrund methodischer Schwierigkeiten ist bisher erst wenig über die Bedeutung von Wurzelkonkurrenz zwischen Bäumen bekannt, obwohl Mischbestände in der Forstwirtschaft Mitteleuropas immer wichtiger werden und man weiß, daß ältere Mischbestände eine intensive Überlappung der Wurzelsysteme der Mischbaumarten aufweisen (KÖSTLER et al. 1968, BÜTTNER & LEUSCHNER 1994). In vielen Experimenten mit abgetrennten Baumwurzeln konnte gezeigt werden, daß zwischen Baum- und Kraut-Wurzeln in Wäldern intensive Konkurrenz herrschen kann (WATT & FRASER 1933, BURSCHEL & SCHMALTZ 1965, GRUBB 1994). Über die interspezifische Konkurrenz zwischen den Wurzeln verschiedener Waldbaumarten ist dagegen nur recht wenig bekannt (KÖSTLER et al. 1968). Weil die podsoligen Braunerden des untersuchten Buchen-Traubeneichen-Mischbestandes in der Lüneburger Heide von beiden Baumarten sehr oberflächennah und dort in hoher Dichte durchwurzelt sind, liegt es nahe,

auch im Wurzelraum dieses Bestandes Konkurrenzprozesse, und zwar zugunsten der Buche, zu vermuten.

Anders als in Experimenten mit eingetopften Jungbäumen ist Wurzelkonkurrenz bei Altbäumen im Mischbestand nur schwierig direkt nachzuweisen. In Experimenten mit *in-situ*-Wurzelkammern, die in der dicht durchwurzelteten Humusauflage ausgebracht wurden, ließ sich das Verhältnis von inter-(Buche vs. Eiche) zu intraspezifischer (Buche vs. Buche oder Eiche vs. Eiche) Konkurrenz unter Feinwurzeln direkt messen. Vierzig mit Material der organischen Auflage gefüllte Kammern von je 183 cm³ Volumen wurden an den gegenüberliegenden Seiten mit je einem Loch versehen, durch welches vorsichtig freipräparierte Enden von Buchen- oder Eichen-Feinwurzeln (Durchmesser < 2 mm) eingeführt wurden. Dies waren entweder zwei Buchenwurzeln, zwei Eichenwurzeln oder je eine Buchen- und eine Eichenwurzel. Nach 180 Tagen Exposition im Sommer 1996 wurde der Zuwachs der Wurzelenden bestimmt und das Wachstum von Buchen- und Eichen-Feinwurzeln in 1-Art-Kammern (nur intraspezifische Konkurrenz) und Misch-Kammern (interspezifische Konkurrenz) miteinander verglichen (HERTEL & LEUSCHNER 1998). Während sich der Zuwachs der Buchen- und Eichenwurzeln in den 1-Art-Kammern (also bei intraspezifischer Konkurrenzsituation) kaum unterschied, war in den Mischkammern ein deutlich erhöhtes Wachstum der Buchenwurzeln bei gleichzeitigem Wachstumsrückgang der Eichenwurzeln zu erkennen (Abb. 6). Dieser Befund läßt annehmen, daß Buchenfeinwurzeln einer starken intraspezifischen Konkurrenz in der dicht durchwurzelteten Humusauflage ausgesetzt sind, die in den Mischkammern geringer ist. Interspezifische Wechselwirkungen zwischen Buchen- und Eichenwurzeln scheinen dagegen deutlich asymmetrisch zugunsten der Buchen zu wirken und fördern offenbar deren Feinwurzelwachstum auf Kosten der Eichen.

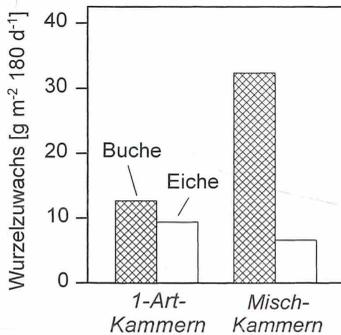


Abb. 6: Zuwachs von Buchen- und Eichenfeinwurzeln in Wurzelkammern während eines 180 Tage dauernden *in situ*-Experimentes im Sommer 1996 im Mischbestand OB5 in der Lüneburger Heide (nach HERTEL & LEUSCHNER 1998). 1-Art-Kammern: je 2 Buchen- oder Eichenwurzeln eingebracht; Misch-Kammern: je eine Buchen- und Eichenwurzel eingebracht.

Neben diesen direkten Belegen für asymmetrische interspezifische Konkurrenz im Wurzelraum ließen sich jedoch auch *indirekte* Hinweise auf Konkurrenz zwischen den beiden Baumarten aus dem Verteilungsmuster der Fein- und Schwachwurzeln (Durchmesser 2-5 mm) ableiten. Die Vertikalverteilung beider Wurzelklassen wurde durch Handausschachtung eines 1.6 m tiefen Transektes zwischen je einer bestandesrepräsentativen Buche und Eiche untersucht, wobei sowohl die absolute Häufigkeit der Wurzeln (als Wurzelichte in g 100ml⁻¹ ausgedrückt) als auch die relativen Anteile beider Baumarten erhoben wurden (CONERS et al. 1998). Die Feinwurzeln beider Arten sind in starkem Maße auf die organische Auflage konzentriert (Abb. 7). Die Buche besitzt in den oberen 50 cm des Profils eine deutlich höhere

Feinwurzeldichte als die Eiche. Letztere dominiert jedoch im Unterboden von 50 cm Tiefe abwärts bis in etwa 1.6 m. Dies gilt in ähnlicher Weise auch für die dickeren Schwachwurzeln, bei denen die Buche in 30 cm Tiefe, die Eiche dagegen in 60 cm Tiefe ihre höchste Dichte erreicht. In beiden Wurzelklassen ist also eine Schichtung in vertikaler Richtung zu erkennen, in der die Eiche jeweils tiefere Horizonte verstärkt durchwurzelt, während die Buche oberflächennäher bleibt.

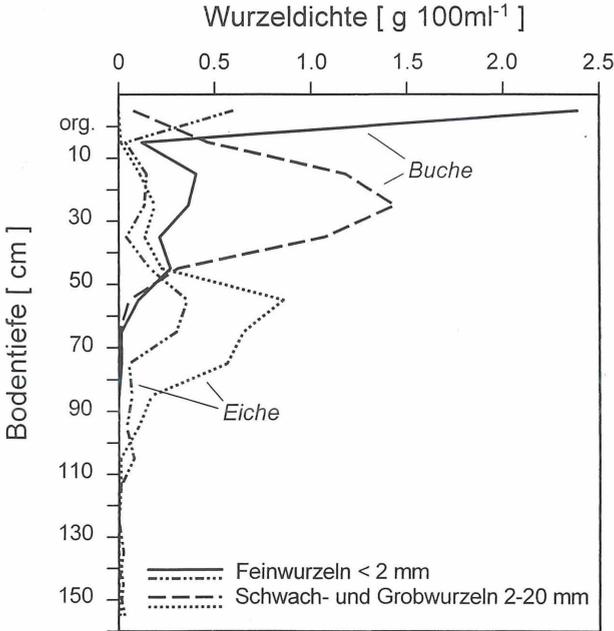


Abb. 7: Vertikalverteilung der Fein- ($d < 2$ mm) und Grobwurzelmasse ($d = 2-20$ mm) von Buche und Eiche im Mischbestand OB5 in der Lüneburger Heide im Sommer 1995 (angegeben ist jeweils die Gesamttrockenmasse toter und lebender Wurzeln, nach CONERS et al. 1988).

Auch die horizontale Verteilung der Feinwurzeln im dicht durchwurzeltten Auflagehumus läßt artspezifische Unterschiede im räumlichen Verteilungsmuster erkennen. Zufallsverteilte Probenahme im Zwischenstammbereich von Eichen und Buchen im Sommer 1995 ergab kein stammzentriertes Verteilungsmuster, sondern ließ eine statistisch sicherbare Häufung von Buchenfeinwurzeln in der Nähe von Eichenstämmen, also fern des eigenen Stammes, erkennen (Abb. 8). Diese erstaunliche Konzentrierung der Buchenfeinwurzeln an den Stämmen der konkurrierenden Art hängt offenbar ursächlich mit der größeren Mächtigkeit der organischen Auflage in der Nähe der Eichenstämmen zusammen (BÜTTNER & LEUSCHNER 1994). Sowohl die vertikalen als auch die horizontalen Wurzelverteilungsmuster deuten also darauf hin, daß die Buchen besonders nährstoffreiche Bereiche des Bodenraumes mit größerem Erfolg mit ihren Feinwurzeln kolonisieren als die Eichen. Ohnehin waren Buchen-Feinwurzeln in der nährstoffreichen organischen Auflage im Mittel drei- bis viermal häufiger vertreten als jene der Eiche, obwohl Stammdichte und Überschirmung in der Nachbarschaft der Untersuchungsstellen für beide Arten ähnlich groß waren.

Diese Verteilungsmuster müssen nicht zwangsläufig die Folge von zwischenartlichen Konkurrenzprozessen zugunsten der Buche sein. Physiologisch bedingte, artspezifisch unterschiedliche Präferenzen könnten ebensogut als Erklärung der ungleichen Verteilung dienen.

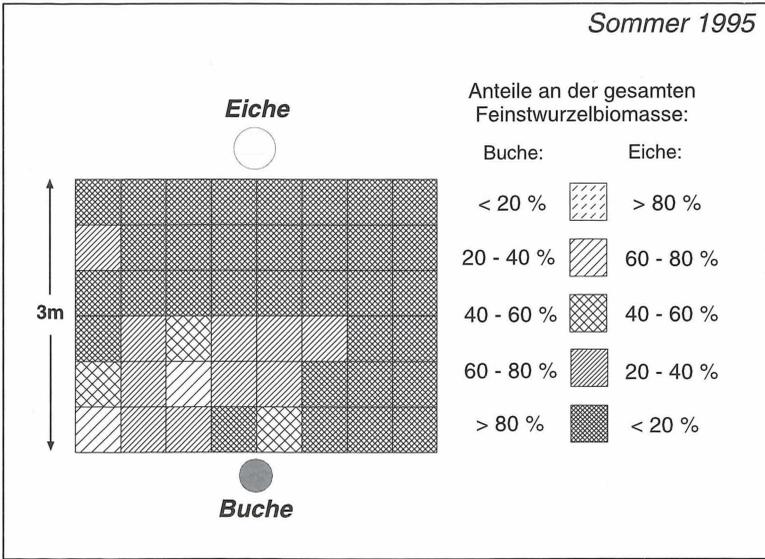


Abb. 8: Horizontale Verteilung der Feinstwurzelbiomasse ($d < 1$ mm) in Plots im Zwischenstammbe-
reich von Buche und Eiche (organische Auflage und 0-5 cm Mineralboden) im Sommer 1995
(Mittel über drei Probenahmeterminale und vier Plots, nach HERTEL & LEUSCHNER 1998).

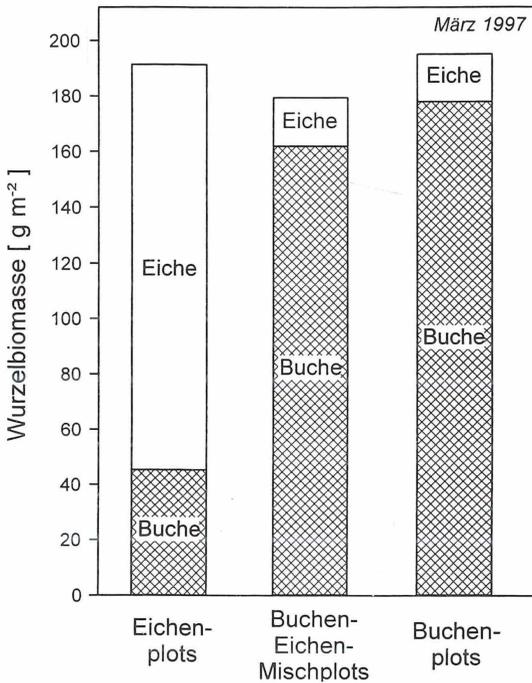


Abb. 9: Feinstwurzelbiomasse ($d < 1$ mm) von Buche und Eiche in Rein- und Mischbestands-Plots des
Bestandes OB5 in der Lüneburger Heide im März 1997 (organische Auflage und 0-5 cm Mine-
ralboden, 21 Parallelproben je Plot; nach HERTEL & LEUSCHNER 1998).

Vergleicht man jedoch Feinwurzelmasse und -verteilung von Untersuchungsstellen unter reinem Eichenbestand („Eichen-Plots“) oder unter reinem Buchenbestand („Buchen-Plots“) mit den oben analysierten Buchen-Eichen-Mischplots, so wird klar, daß interspezifische Konkurrenz eine wesentliche Ursache der Wurzelverteilungsmuster und der hohen Dominanz von Buchen-Feinwurzeln im Mischbestand sein muß (Abb. 9). In den untersuchten Eichen-Plots durchwurzelte auch die Eiche den Oberboden in hoher Dichte und erreichte in weitgehender Abwesenheit der Buche ähnlich hohe Feinwurzel-Profilsommen wie letztere im Rein- wie auch im Mischbestand. Dieser Befund läßt sich am ehesten mit einem Verdrängungseffekt der Buchenwurzeln gegenüber den Eichenwurzeln erklären. Ähnliche Befunde wurden auch in Buchen-Fichten-Mischbeständen in Oberbayern gewonnen (ROTHE 1997).

Zusammenfassend läßt sich also feststellen, daß die sichtbare Konkurrenzüberlegenheit der Buche über die Traubeneiche nicht nur auf überlegener Schattenerzeugung und auch Schattentoleranz beruht, sondern allem Anschein nach auch mit einer erfolgreicherer Erschließung des gemeinsamen Bodenvolumens verbunden ist, wodurch der prioritäre Zugriff auf die Nährstoff- und Wasservorräte erleichtert wird.

Literatur

- BURSCHEL, P. & SCHMALTZ, J. (1965): Die Bedeutung des Lichts für die Entwicklung junger Buchen. - Allg. Forst- u. Jagdztg. **136**: 193-210.
- BÜTTNER, V. & LEUSCHNER, CH. (1994): Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. - For. Ecol. Managem. **70**: 11-21.
- CONERS, H., HERTEL, D. & LEUSCHNER, CH. (1998): Das Grob- und Feinwurzelsystem von konkurrierenden Buchen und Eichen in einem Mischbestand. - Ver. Ges. f. Ökol. **28** (im Druck).
- DIERSCHKE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der *Carpinion*-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. - Tuexenia **6**: 299-323.
- DISTER, E. (1980): Geobotanische Untersuchungen in der Hessischen Rheinaue als Grundlage für die Naturschutzarbeit. - Diss. Univ. Göttingen, 170 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. - 5. Aufl., Stuttgart. 1096 S.
- EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen - Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. - Diss. Bot. **290**. 234 S.
- GÖNNERT, T. (1989): Ökologische Bedingungen verschiedener Laubwaldgesellschaften des nordwestdeutschen Tieflandes. - Diss. Bot. **136**. 224 S.
- GRUBB, P.J. (1994): Root competition in soil of different fertility: a paradox resolved? - Phytocoenologia **24**: 495-505.
- HANTL, M. (1990): Charakterisierung des Säure-Basen-Status und Erfassung substratspezifischer Vorräte von Waldstandorten unterschiedlicher geologischer Ausgangssituationen. - Ber. Forsch.zentr. Waldökosysteme, Univ. Göttingen, Bd. **A75**.
- HÄRDTLE, W. (1989): Potentielle natürliche Vegetation. Ein Beitrag zur Kartierungsmethode am Beispiel der Topographischen Karte 1623 Owschlag. - Mitt. Arb.gem. Geobotanik Schlesw.-Holst. Hamb. **40**: 72 S.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortbedingungen, Dynamik. - Diss. Bot. **239**.
- HERTEL, D. & LEUSCHNER, CH. 1998. Feinwurzelumsatz und interspezifische Konkurrenz von Buchen- und Eichenwurzeln in einem Mischbestand. - Ver. Ges. f. Ökol. **28** (im Druck).
- KLÖTZLI, F. (1968): Über die soziologische und ökologische Abgrenzung schweizerischer *Carpinion*- von den *Fagion*-Wäldern. - Feddes Repert. **78**: 15-37.

- KRAUSE, A. & SCHRÖDER, L. (1993): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1 : 200000 - Potentielle natürliche Vegetation - Blatt CC3118 Hamburg-West. - Schriftenr. f. Vegetationskde (Bonn - Bad Godesberg) **14**.
- JAHN, G. (1984): Eichenmischwälder in Nordwestdeutschland - naturnah oder anthropogen? - *Phytocoenologia* **12**: 363-372.
- JAHN, G. (1987): Zur Frage der Eichenmischwaldgesellschaften im nordwestdeutschen Flachland. - *Forstarchiv* **58**: 154-163, 194-200.
- KÖSTLER, J.N., BRÜCKNER, H. & BIEBELRIETHER, H. (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. - P. Parey Verlag, Hamburg u. Berlin.
- LEUSCHNER, CH. (1994): Walddynamik auf Sandböden in der Lüneburger Heide (NW-Deutschland). - *Phytocoenologia* **22**: 289-324.
- LEUSCHNER, CH. (1997): Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. - *Flora* **192**: 379-391.
- LEUSCHNER, CH. (1998): Changes in forest ecosystem function with succession in the Lüneburger Heide. In: TENHUNEN, J., HANTSCHHEL, R. & LENZ, R. (eds.) *Ecosystem Properties and Landscape Function in Central Europe*. - *Ecol. Studies*. Springer, Berlin (im Druck)
- LEUSCHNER, CH., RODE, M.W. & HEINKEN, T. (1993b): Gibt es eine Nährstoffmangel-Grenze der Buche im nordwestdeutschen Flachland ? - *Flora* **188**: 239-249.
- LÉVY, G., LE GOFF, N., GIRARD, S. & LEFÈVRE, Y. (1993): Potentialités de l'alisier torminal sur sols à hydromorphie temporaire: comparaison avec les chenes pédonculé et sessile. - *Rev. For. Fr.* **XLV**: 243-252.
- MANZ, E. (1993): Vegetation und standörtliche Differenzierung der Niederwälder im Nahe- und Moselraum. - *Pollichia-Buch* Nr. **28**. Bad Dürkheim. 413 S.
- MÜLLER, TH. (1990): Die Eichen-Hainbuchen-Wälder (Verband *Carpinion betuli* Issl. 31 em. Oberd. 53) Süddeutschlands. - *Ber. d. Reinh. Tüxen-Ges.* **2**: 121-184.
- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil IV: Wälder und Gebüsche. Tabellenband. 2. Aufl. - G. Fischer, Jena.
- ROTHE, A. (1997): Einfluß des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald. - *Forstl. Forschungsber.* München, Bd. **163**.
- SCHLÜTER, H. (1968): Zur systematischen und räumlichen Gliederung des *Carpinion* in Mittelthüringen. - *Feddes Repert.* **77**: 117-141.
- SCHMULL, M. & THOMAS, F. (1998): Auswirkungen temporärer Staunässe auf Wachstum und Wasserhaushalt junger Laubbäume (*Quercus robur* L., *Q. petraea* (Matt.)Liebl., *Fagus sylvatica* L.). - Posterbeitrag, 3. Jahrestagung Arb.kreis „Experimentelle Ökologie der Pflanzen“ in der GfÖ. Bielefeld, Mai 1998.
- STEGINK-HINDRIKS, L. (1995): Zu Fragen der Natürlichkeit von Sternmieren-Stieleichen-Hainbuchenwäldern und Methoden der Naturwaldforschung. In: EBER, W., HOMM, T., PEPLER-LISBACH, C. (Red.) *Exkursionsführer zur 45. Jahrestagung der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft e.V. Oldenburg*: p. 21-23.
- WATT, A.S. (1923): On the ecology of British beechwoods with special reference to their regeneration. - *J. Ecol.* **11**: 1-48.
- WATT, A.S. & FRASER, G.K. (1933): Tree roots and the field layer. - *J. Ecol.* **21**: 404-414.
- WILMANN, O. (1974): Vegetation. In: WILMANN, O., WIMMENAUER, W. & FUCHS, G. (Hrg.), *Der Kaiserstuhl. Gesteine und Pflanzenwelt*. Ludwigsburg, S. 72-206.

Anschrift des Verfassers:

Prof. Dr. Christoph Leuschner, Univ. Kassel, FB Biologie/Chemie, Pflanzenökologie u. Ökosystemforschung, Heinrich-Plett-Str. 40, D-34132 Kassel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1998

Band/Volume: [10](#)

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

Artikel/Article: [Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche 5-18](#)