©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 5, 135–147. Hannover 1993.

Ökosystemare Untersuchungen zur Heide-Wald-Sukzession

– Michael Runge, Christoph Leuschner und Michael Rode, Göttingen –

Abstract

Ecosystem investigations in the heathland-forest succession

Three (supposed) stages of the heathland forest succession on nutrient-poor sandy soils are compared, considering particularly the ressource use. In the sequence *Calluna*-heathland, birch-pine forest, oak-beech forest increasing amounts of nutrients are cycled within the ecosystem. Nitrogen is cited as an example to illustrate that this increase is not only the consequence of a growing ecosystem nutrient stock but also (and in the case of nitrogen preponderantly) of an accelerated turnover of the extant stock. The better nutrient availability, resulting from this acceleration, supports the growth of species with a higher nutrient demand (as oak and beech) and enables the beech to replace, finally, the competing tree species. Decisive for the success of the beech is this species' superiority in the competition for the ecosystem independent ressource „light", but a sufficient supply with the ecosystem dependent ressource „nutrients" is a precondition that this superiority can take effect.

1. Das Phänomen

Die Callunaheiden Nordwestdeutschlands sind eindrucksvolle Beispiele einer vom Menschen geschaffenen Vegetation. Selbst wenn sie kleinflächig in ähnlicher Zusammensetzung auch natürlich existieren sollten, so geht ihr großflächiges Vorkommen, wie seit langem bekannt, auf eine bestimmte bäuerliche Bewirtschaftung zurück. Sobald jedoch diese Bewirtschaftung eingestellt wird, setzt eine spontane Umwandlung der Heiden zu Wald ein. In der Regel stellen sich zunächst Birken (*Betula pendula*, u. U. auch *B. pubescens*) und Kiefern (*Pinus sylvestris*) ein, die das primäre Waldstadium bilden; anschließend treten zunehmend Eichen (*Quercus petraea, Q. robur*) und schließlich auch Buchen (Fagus sylvatica) auf, die die Pionierholzarten letztlich verdrängen. Als Endglieder dieser Sukzession werden – je nach Standort wechselnd – Eichen-Buchenwälder oder Buchenwälder erwartet.

Das Primärwaldstadium wird nach Aufgabe der Heide-Bewirtschaftung sehr schnell, d.h. in wenigen Jahrzehnten, erreicht. Die weitere Umwandlung vollzieht sich wesentlich langsamer, so daß bisher keine vollständigen Sukzessionen dokumentiert sind und die erwarteten Endstadien indirekt erschlossen werden müssen. Immerhin gibt es bereits aus Indizien gewonnene, genaue Vorstellungen über solche Endstadien in Abhängigkeit von den Bodenbedingungen, wie sie z.B. von JAHN (1986) vorgestellt worden sind. Sicherlich gibt es noch Interpretationsspielraum im Hinblick auf einzelne Endstadien, auf den Verlauf und die Dauer der Sukzessionen und vor allem auch zur Frage des Einflusses von Wildverbiss auf die Walddynamik, doch wird an dem grundsätzlichen Verlauf, wie anfangs skizziert, kaum noch gezweifelt.

Im Vergleich mit anderen sind an der Heide-Wald-Sukzession nur wenige Arten entscheidend beteiligt. Das macht sie zu einem relativ einfachen Beispiel, das aus diesem Grund gewählt wurde, um Untersuchungen zum ökosystemaren Hintergrund einer Sukzession vorzunehmen. Einige zentrale Fragestellungen, die den Untersuchungen zugrundeliegen, sollen hier erläutert und mit ersten Ergebnissen illustriert werden.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

2. Allgemeine Überlegungen zur Ökosystem-Sukzession

Bei allen natürlichen Sukzessionen handelt es sich nicht allein um Veränderungen von Pflanzengemeinschaften oder Biozönosen sondern stets auch um Veränderungen von Ökosystemen in der Zeit. Denn mit der Zusammensetzung der Biozönose ändert sich gleichzeitig der Standort. Und ebenso wie in diesem Prozess die Biozönose auf den Standort wirkt, hat der sich ändernde Standort Rückwirkungen auf die Biozönose. Das uns ins Auge fallende Phänomen ist der Artenwandel vor allem der Phytozönose. Es verwundert daher nicht, daß dieser in der Sukzessionsforschung bisher im Vordergrund des Interesses stand. Ein tiefergehendes Verständnis von Sukzessionen läßt sich jedoch erreichen, wenn außerdem die Standortsänderungen und deren Rückwirkungen auf die Biozönose berücksichtigt werden. Einen Beitrag zu einer solchen ökosystemaren Betrachtung sollen unsere Untersuchungen liefern.

Eine stark vereinfachte Übersicht über Rück- und Wechselwirkungen, von denen eine Sukzession beeinflußt wird, gibt Abb. 1:

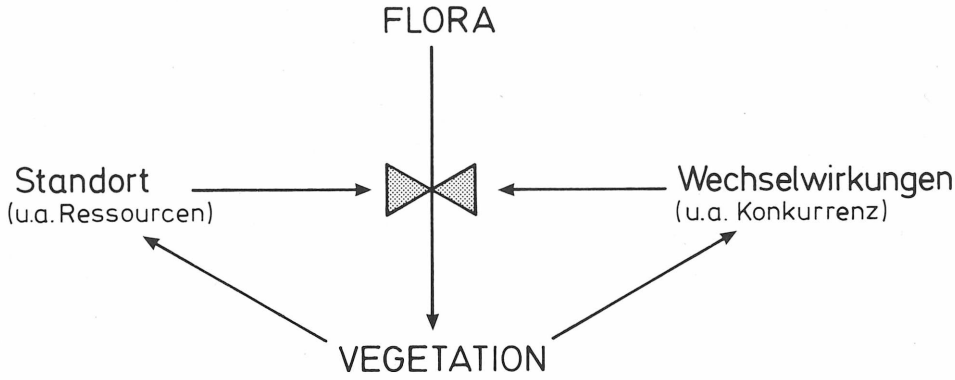


Abb. 1: Vegetation als Ergebnis des Zusammenwirkens von Flora, Standort und Wechselwirkung zwischen den Arten.

Die an einem Ort sich herausbildende Vegetation ist primär abhängig von der Flora, d.h. von der Gesamtheit der Arten, die diesen Ort erreichen können. Wie schnell und in welcher Menge sie ihn erreichen, hängt neben ihrer Distanz vor allem von ihrer Ausbreitungsfähigkeit ab. Eine erste nicht zufällige Ursache ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge an einem Ort ist somit der Unterschied in der Fähigkeit der Arten zur Verbreitung ihrer Samen.
Ob im weiteren die eintreffenden Arten sich behaupten können, ist abhängig einerseits von den abiotischen Standortsbedingungen und andererseits von Wechselwirkungen zwischen den Arten, vor allem ihrer Konkurrenz. Mit der Änderung der Standortsbedingungen unter dem Einfluß der entstehenden Vegetation ändert sich deren Selektionswirkung. Damit wird in der Folge eine erneute Änderung der Vegetation ermöglicht oder erzwungen und damit u. U. wieder eine Änderung der Standortsbedingungen. Gleichzeitig können sich die Konkurrenzverhältnisse verschieben und ihrerseits zu Änderungen der Vegetation und des Standorts führen.

Wir wissen, daß als Ergebnis dieser ineinandergreifenden Prozesse und Regelmechanismen ein Endstadium entstehen kann, in dem die Vegetation keinen bedeutenden gerichteten Veränderungen mehr unterliegt. In diesem Stadium haben sich aus dem Bestand der Flora diejenigen Arten eingestellt, die unter den gegebenen Standortsbedingungen die konkurrenzstärksten sind. Zudem bedeutet die Existenz eines solchen Endstadiums, daß sich auch der Standort nicht mehr wesentlich ändert. Im Verhältnis von Standort und Vegetation ist somit ein Zustand erreicht worden, in dem Änderungsimpulse weder vom Standort auf die Vegetation noch von der Vegetation auf den Standort ausgehen. Das Ökosystem insgesamt befindet sich dann

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

nahezu in „stationärem Zustand". – Auch dieser Zustand kann jedoch nur vorübergehend eintreten, da er stets entweder durch Eingriffe von außen oder durch altersbedingten Zusammenbruch des Pflanzenbestandes gestört wird. Falls diese Störungen allerdings zu quasi-zyklischen Änderungen („Regenerationszyklen") führen, kann bei Betrachtung ausreichend langer Zeiträume, d.h. in einer anderen Zeitskala, wieder von einem „stationären Zustand" gesprochen werden (vgl. REMMERT 1985). Die Heide-Wald-Sukzession sollte sich mit ihrem buchenbeherrschten Endstadium und den anschließenden Regenerationszyklen auf solche stationären Zustände hinentwickeln.

Nach diesen Überlegungen ist es für das Verständnis von Sukzessionen notwendig oder zumindest wünschenswert, drei Einflußkomplexe zu berücksichtigen:

Die Ausbreitungs- und Ansiedlungsfähigkeit der Arten,
den Standort (einschließlich seiner Änderung) und
die interspezifische Konkurrenz (einschließlich ihrer Änderung).

Der erste Komplex interessiert in unserem Vorhaben nur indirekt; unsere Untersuchungen setzen ein nach Ansiedlung der Arten und befassen sich im wesentlichen mit den beiden anderen Komplexen. Diese sollen noch etwas eingehender erörtert werden:

Die als Standort zusammengefaßten Umwelteinflüsse lassen sich untergliedern in Intensitätsfaktoren und Kapazitätsfaktoren. Zu den Ersteren gehören z.B. das Temperaturregime (also tages- und jahreszeitliche Temperaturamplituden, Ausmaß und zeitliche Verteilung von Temperaturextremen, usw.) oder auch die Boden-pH-Werte, d.h. Faktoren, die in ihrer jeweiligen Intensität die Pflanzen beeinflussen, ohne daß sie in deren Stoffwechsel umgesetzt werden. Zu den Letzteren gehören dagegen die Faktoren, deren verfügbare Menge für die Pflanzen von Bedeutung ist, da sie in deren Stoffwechsel benötigt werden. Vom Bedarf der Pflanzen her gesehen können sie daher auch als verfügbare Ressourcen des Standorts bezeichnet werden. Voraussetzung für die Existenz an einem Standort ist, daß sich die Arten unter der gegebenen Kombination von Intensitätsfaktoren behaupten und außerdem in ausreichendem Maße mit den benötigten Ressourcen versorgen können.

Bei der Untersuchung von Sukzessionen müssen beide Faktorengruppen berücksichtigt werden. Im Hinblick auf die Konkurrenz sind allerdings die Kapazitätsfaktoren oder Ressourcen von vorrangigem Interesse (exploitation competition).

Im Folgenden soll vor allem auf Energie und Mineralstoffe (speziell am Beispiel des Stickstoffs) eingegangen werden. Energie tritt als Strahlungsenergie (Licht) in die Biozönose des Ökosystems ein und wird als Wärme, d.h. in einer Form, die biologisch nicht wieder nutzbar ist, abgegeben. Mineralstoffe werden dagegen nach ihrer Nutzung zum Aufbau von Biomasse und nach einer Zwischenlagerung in Streu und Humus durch Mineralisierung erneut nutzbar. Daraus ergibt sich als Unterschied zwischen beiden Ressourcen, daß das Angebot an Strahlungsenergie stets unabhängig ist vom Zustand eines Ökosystems und vom jeweiligen Sukzessionsstadium. Ob z.B. ein gegebener Ort von einer Callunaheide oder von einem Buchenwald eingenommen wird, ist ohne Einfluß auf die eintreffende Menge an Photonen – auch wenn diese unterschiedlich effektiv genutzt werden. Das Angebot an Nährstoffen ist dagegen in der Regel vom Zustand des Ökosystems und damit auch vom jeweiligen Sukzessionsstadium abhängig. Im Verlauf der Sukzession kann das Angebot sowohl durch eine Veränderung des ökosysteminternen Nährstoffkapitals als auch durch eine Veränderung der Umsatzraten variiert werden. Die Ausgangssituation und, davon abhängig, die anfängliche Konkurrenzsituation können dabei sehr unterschiedlich sein: Abgesehen von dem sehr unwahrscheinlichen Fall des genau dem Bedarf entsprechenden Angebotes werden Nährstoffe primär entweder überschüssig oder im Mangel vorhanden sein. Im ersten Falle (auf nährstoffreichen Böden) werden die Arten, die im Rahmen der Intensitätsfaktoren für eine Besiedlung in Frage kommen, zunächst nur um das Licht konkurrieren (das Wasserangebot sei hier der Einfachheit halber außer Betracht gelassen). Im zweiten Falle (auf nährstoffarmen Böden) werden sich zunächst nur Arten mit geringen Nährstoffansprüchen ansiedeln können. Soweit für die Ansiedlung mehrere Arten in Frage kommen, entwickelt sich im weiteren Verlauf eine interspezifische Nährstoffkonkurrenz. In der Regel führt diese nicht

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

allein zu einer vollständigen Verdrängung von Arten. Vielmehr kommt zur Nährstoffkonkurrenz sehr bald eine Lichtkonkurrenz hinzu (vgl. TILMAN 1990). Letztlich setzen sich dann diejenigen Arten durch, die die zur Verfügung stehenden Nährstoffe am effektivsten dazu nutzen können, den Konkurrenten die Lichtenergie vorzuenthalten. In diesem Falle kann die Nährstoffversorgung den Sukzessionsverlauf beeinflussen, wenn gleichzeitig der ökosysteminterne Nährstoffvorrat und/oder der Nährstoffumsatz zunehmen. Denn damit können anspruchsvollere und in den früheren Stadien ausgeschlossene Arten sich ansiedeln und in die Konkurrenz eingreifen. Ob die Zunahme des ökosysteminternen Nährstoffvorrates auf Verwitterung von Mineralen und Luftstickstoffbindung oder auf Immissionen zurückgeht, ist dabei prinzipiell gleichgültig. Die Nährstoffspeicherung im System ebenso wie die Steigerung der Umsatzraten sind allerdings sehr komplexe und von zahlreichen Einflußgrößen abhängige Vorgänge. Diese Thematik hat für uns besonderes Interesse, da wir annehmen, daß die Heide-Wald-Sukzession den Typus repräsentiert, der ausgehend von limitierendem Nährstoffangebot im weiteren Verlauf durch die Erhöhung der systeminternen Vorräte und der Nährstoffumsätze stark beeinflußt wird.

Wasser nimmt im Hinblick auf die Kontrolle durch das Ökosystem eine Zwischenstellung zwischen Energie und Nährstoffen ein. Gleichgültig ob es als Grundwasserspende, als Oberflächenabfluß oder durch Verdunstung das System verläßt, wird es zwar nicht biologisch unbrauchbar, geht jedoch auch nicht in einen internen Zyklus ein. Dennoch steht die Versorgung der Pflanzen unter einer begrenzten internen Kontrolle, da das Vermögen zu Aufnahme und vorübergehender Speicherung vom Zustand des Ökosystems abhängig ist. Darauf soll jedoch im Folgenden nicht näher eingegangen werden.

3. Ziele des Vorhabens

Im Vergleich verschiedener Stadien streben wir an, die während der Sukzession ablaufenden Änderungen der Umsätze von Energie, Nährstoffen und Wasser im Ökosystem zu erfassen, und die zugrundeliegenden Steuerungsmechanismen abzuleiten. Den allgemeinen Vorüberlegungen entsprechend geht es uns im Hinblick auf die Steuerungsmechanismen vor allem um drei Grundfragen:

a) Wie ändern sich die Standortsbedingungen (unter besonderer Berücksichtigung der ökosystemabhängigen Ressourcen) während der Sukzession?
b) Welche Eigenschaften der wichtigsten Arten, sind für Auftreten und vor allem für ihr Konkurrenzvermögen entscheidend?
c) Welcher Art sind die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Änderungen in der Verfügbarkeit von Ressourcen und dem Auftreten einzelner Arten?

Primär ist dieses Vorhaben somit grundlagenorientiert. Wir erwarten jedoch, daß die Ergebnisse auch Aussagen zur praktischen Bedeutung der Ökosystemveränderungen ermöglichen, so z.B. für die Höhe und Qualität der Grundwasserspende oder für das Regionalklima.

4. Methoden

Das technisch-methodische Vorgehen soll nur summarisch vorgestellt werden:

Drei Stadien der Sukzession, nämlich das Callunaheide-Stadium, das Birken-Kiefernwald-Stadium und das Eichen-Buchenwald-Stadium werden mit je zwei Probeflächen untersucht. Die Birken-Kiefernwälder stocken auf ehemaligen Callunaheide-Flächen; auf den Eichen-Buchenwaldflächen hat dagegen nie eine Callunaheide existiert. Sie sind daher, genau genommen, selbst keine Sukzessionsstadien, repräsentieren aber Verhältnisse, die in einem entsprechenden Endstadium der Sukzession erreicht werden müssen (= Zielstadium). Boden- und Bestandeserhebungen finden auf allen Probeflächen statt. Energie-, Wasser- und Elementumsatz werden auf je einer Fläche der verschiedenen Stadien untersucht, und zwar mit den in der Ökosystemforschung inzwischen erprobten und u.a. im „Sollingprojekt" (ELLENBERG et al. 1986) entwickelten Methoden. Die Meßtürme oder -gerüste, die in diesem Zusammenhang errichtet wurden, werden gleichzeitig genutzt für Untersuchungen der Lichtkonkurrenz, der Photo-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

synthese und des Wasserhaushalts der Baumarten (*Betula pendula, Pinus sylvestris, Quercus petraea, Fagus sylvatica*). Schließlich werden Regressionen zwischen dem Brusthöhendurchmesser (BHD) und der in Fraktionen aufgegliederten Baumbiomasse (oberirdisch) ermittelt, um über eine sowohl kontinuierliche wie jährlich wiederholte Messung der BHD-Zunahme den Zuwachs ableiten zu können. Gleichzeitig dienen diese Messungen, ergänzt um Bestimmungen des Streufalls und der Elementgehalte, zur Ermittlung von Elementvorräten und Elementumsätzen.

5. Bestandesaufbau und Böden der Probeflächen

Die Flächen liegen im Gebiet um Unterlüß, d.h. am südlichen Rand des Forstlichen Wuchsbezirks Hohe Heide in einem Gebiet mit relativ hohen Jahresniederschlägen (langjähriges Mittel des Wuchsbezirkes = 730 mm; nach GÖRGES 1969).

Die Heideflächen sind pflanzensoziologisch dem *Genisto-Callunetum* zuzuordnen. – Etwas ausführlicher sollen in Anlehnung an SCHMITT (1993) die den Heideflächen unmittelbar benachbarten Birken-Kiefernwälder vorgestellt werden. Denn derartige Bestände in ausreichender Größe, die spontan entstanden sind und nicht forstlich überformt wurden, sind nicht häufig. Sie sind gleichzeitig aber als Durchgangsstadien der Sukzession von besonderem Interesse. Einer der untersuchten Bestände (Rahberg) erfüllt das Kriterium der unbeeinflußten Entwicklung nicht ganz. Es handelt sich um einen bis zu 30 Jahren alten Bestand, der zwar durch natürliche Ansamung aber nach Abtrieb eines Vorbestandes aufgekommen ist. Dieser Vorbestand war etwa zu Beginn des Jahrhunderts auf einer Callunaheide aufgekommen, nachdem zur Erleichterung der Ansamung in etwa 2 m Abstand Furchen gepflügt worden waren. Der heutige Bestand erreicht eine Höhe von maximal 12 m und besteht aus etwa 75% Kiefer und 25% Birke (*Betula pendula*). Mit 3825 Bäumen pro Hektar ist er vergleichsweise dicht. – Der zweite Bestand (Schillohsberg) hat sich nach Aufhören der intensiven Schafbeweidung unbeeinflußt aus einer Callunaheide entwickelt. Er besteht aus etwa 90% Kiefer und 10% Birke und erreicht eine Höhe von maximal 16 m. Die ältesten Bäume erreichen ein Alter von 40 Jahren. Der Bestand ist über einen längeren Zeitraum aufgekommen und ist mit 824 Bäumen pro Hektar relativ offen. – Die unterschiedliche Struktur der Bestände hat deutlichen Einfluß auf die Dichte der Verjüngungsschicht, d.h. den Baumjungwuchs bis zu 1 m Höhe (Tab. 1). Einheitlich treten jedoch in beiden Fällen Kiefer und Birke stark zurück, während beide Eichenarten (zusammengenommen) eindeutig dominieren. Selbst die Buche ist bereits vertreten, wenn auch nur mit je einem Exemplar. Diese unterschiedliche Zusammensetzung von Baum- und Verjüngungsschicht macht den Durchgangscharakter der Birken-Kiefernwälder sehr anschaulich. – Der als Zielstadium der Sukzession untersuchte Eichen-Buchenwald besteht auf der Hauptuntersuchungsfläche aus bis zu 140 Jahren alten Buchen, die etwa 75% der Fläche decken, und aus bis zu 220 Jahren alten Eichen (*Quercus petraea*), die die restlichen 25% decken. Der Bestand erreicht eine Höhe von 27 m. Eine Krautschicht ist nicht ausgebildet. In dem nur zu Einzelaspekten herangezogenen Vergleichsbestand treten neben der Buche nur vereinzelte Eichen auf.

Als Bodentyp tritt unter Callunaheiden und den aus ihnen hervorgegangenen Birken-Kiefernwäldern ein Eisen-Humus-Podsol auf (LEUSCHNER 1993). Veränderungen des Bodentyps unter dem Einfluß des Baumbewuchses sind nur in geringem Maße festzustellen. Unter Eichen-Buchenwald findet sich dagegen podsolige Braunerde. Ausgangsmaterialien der Bodenbildung sind in allen Fällen Schmelzwassersande oder -kiese im Unterboden und darüber liegende Geschiebedecksande in einer Mächtigkeit zwischen 40 und 70 cm. Stellenweise ist eine dünne Flugsandlage (bis zu 10 cm) vorhanden.

Trotz der unterschiedlichen Bodentypen sind die Böden in ihrer Korngrößenzusammensetzung und in ihren chemischen Eigenschaften sehr ähnlich. Dominierende Korngrößenfraktion ist Mittelsand, Ton ist nur in sehr geringen Anteilen vorhanden (Abb. 2). In allen Fällen sind die Böden vor allem in den A-Horizonten extrem sauer (Abb. 3). Die durchschnittlichen pH-Werte sinken von der Callunaheide über den Birken-Kiefernwald bis zum Eichen-Buchenwald ab. Damit steht in Übereinstimmung, daß auch die effektive Austauschkapazität in

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Tab. 1: Zusammensetzung der Verjüngungsschicht (Baum-Jungwuchs bis 1 m Höhe) in den untersuchten Birken-Kiefernwäldern (aus SCHMITT 1993, vereinfacht).

Fläche	Schillohsberg		Rahberg	
Aufnahmequadrate:	25		20	
n/Aufn. (s_x)	10.2 (4.2)		4.2 (11.8)	
	n	%	n	%
Eiche	222	87.4	44	53.0
Birke	14	5.5	3	3.6
Eberesche	8	3.2	25	30.1
Traubenkirsche	3	1.2	5	6.0
Kiefer	2	0.8	2	2.4
Wacholder	2	0.8	1	1.2
Buche	1	0.4	1	1.2
Fichte	2	0.8	.	.
Faulbaum	.	.	2	2.4
Summe	254	100.0	83	100.0

allen Böden extrem niedrig und tendenziell im Eichen-Buchenwald am niedrigsten ist (RODE et al. 1992). Ein extrem niedriger pH-Wert als Intensitätsfaktor wird somit sowohl von der Eiche wie von der Buche toleriert und ist kein Hinderungsgrund für das Ablaufen der Sukzession (vgl. LEUSCHNER et al. 1993).

6. Ressourcennutzung in den verschiedenen Sukzessionsstadien.

Für Mineralstoffe als Ressourcen in der Sukzession soll der Stickstoff als Beispiel herangezogen werden. Dieses Element ist von besonderem Interesse, da es erstens von den Pflanzen in den größten Mengen aus dem Boden aufgenommen wird, da es zweitens in Sukzessionen, die von Mangelbedingungen ausgehen, in der Regel der wachstumslimitierende Faktor ist, und da es heute durch seine hohe Immission stark in die Ökosystemdynamik eingreift (vgl. STEUBING 1993).

Die Gesamtvorräte an N, die in Form organischer Verbindungen in Mineralboden und organischer Auflage vorhanden sind, unterscheiden sich in den verschiedenen Sukzessionsstadien nur wenig und liegen in einer Größenordnung von 4500 bis 6000 kg/ha. Diese Gößenordnung entspricht der, die z.B. auch für Kiefernwälder auf nährstoffarmen Sanden NO-Deutschlands angegeben wird (HEINSDORF 1963), und liegt im unteren Bereich der für Waldökosysteme des gemäßigten Klimas bekannten Spanne (RUNGE 1983). Möglicherweise besteht eine leichte Tendenz zu höheren Vorräten in den Waldökosystemen gegenüber den Heideökosystemen, vor allem wenn bedacht wird, daß auch im Bestand selbst N gespeichert ist. Doch auch wenn man diese angesichts von nur sechs zu vergleichenden Beständen unsichere Tendenz als gegeben annimmt, bleibt eher bemerkenswert, daß sie so schwach ist. Eindeutig ist dagegen eine Tendenz zu höheren Vorräten in der organischen Auflage von den Callunaheiden über die Birken-Kiefernwälder zu den Eichen-Buchenwäldern (Abb. 4). Das bedeutet gleichzeitig, daß der besser mineralisierbare Teil des Gesamtvorrates erhöht wird. Der damit von den Callunahei-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

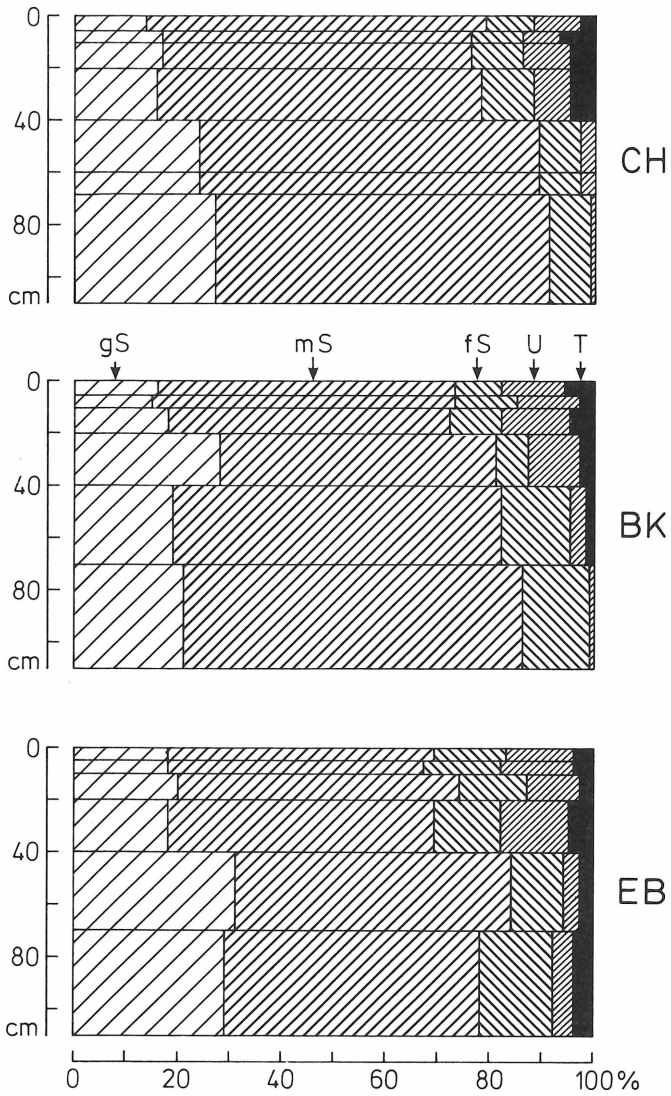


Abb. 2: Mittlere Korngrößenverteilung in den Bodenprofilen der verschiedenen Sukzessionsstadien.
CH = Callunaheide; BK = Birken-Kiefernwald; EB = Eichen-Buchenwald.
gS, mS, fS = Grob-, Mittel- und Feinsand; U = Schluff; T = Ton.

den bis zu den Eichen-Buchenwäldern gesteigerte Umsatz zeigt sich entsprechend in den mit der Streu jährlich anfallenden N-Mengen. Nach den ersten Jahresbilanzen steigen sie von etwa 7 über 30 bis zu 51 kg N/ha an. Während somit der Vorrat allenfalls unbedeutend ansteigt, wird im Eichen-Buchenwald mindestens das 7-fache des Umsatzes in der Callunaheide erreicht. Für den Umsatz der anderen Makroelemente gilt eine prinzipiell vergleichbare Abstufung, wenn auch die relative Steigerung bei den einzelnen Elementen unterschiedlich ist (RODE 1993). Allgemein wird somit der Elementumsatz im Zuge der Sukzession gesteigert. Das damit erhöhte Angebot an die Pflanzen betrachten wir als eine entscheidende Voraussetzung dafür, daß die Buche sich nicht nur einstellen sondern auch erfolgreich mit den anderen Baumarten konkurrieren kann.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

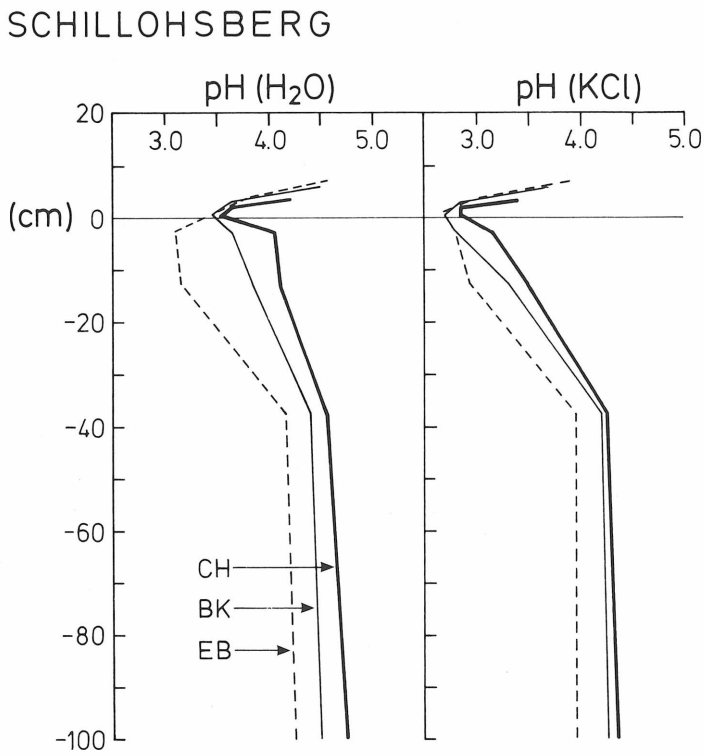


Abb. 3: pH $_{(H_2O)}$ und pH $_{(KCl)}$ in den Profilen der verschiedenen Sukzessionsstadien (Bezeichnung wie bei Abb. 2).

Wie bereits angeführt, ist letztlich die Lichtkonkurrenz entscheidend für die Durchsetzung überlegener Arten. Konkurrenzfähigkeit in dieser Hinsicht setzt allerdings nicht unbedingt ein hohes Photosynthesevermögen voraus. BAZZAZ (1979) hat sogar die Regel aufgestellt, daß Arten früher Sukzessionsstadien höhere Photosyntheseleistungen bezogen auf die Blattflächeneinheit erreichen als Arten späterer Stadien. Diese Regel trifft auf die an der Heide-Wald-Sukzession beteiligten Baumarten insofern zu als die Buche unter den Laubbaumarten das niedrigste Photosynthesevermögen (= maximal erreichbare Nettophotosyntheserate pro Blattflächeneinheit unter optimalen Strahlungs-, Temperatur- und Feuchtebedingungen bei natürlichem CO_2-Gehalt der Luft) aufweist (Tab. 2). Dieses relativ niedrige Vermögen liegt in der gleichen Größenordnung wie bei Buchen anderer Wuchsorte (SCHULTE et al. 1993) und ist daher nicht etwa durch ungünstige Standortsbedingungen verursacht. Von der o. g. Regel weichen die anderen Arten insofern ab als die Eiche eine noch höhere Leistungsfähigkeit besitzt als die Birke. Die Kiefer fällt mit einem besonders niedrigen Photosynthesevermögen heraus, ist jedoch auf Grund des abweichenden Baus ihrer Nadeln mit den Laubbaumarten nicht direkt vergleichbar.

Diese Ergebnisse bestätigen, daß das Photosynthesevermögen unter den Eigenschaften, die für die Lichtkonkurrenz entscheidend sind, nur untergeordnete Bedeutung hat. Letztlich entscheidend ist als Summe verschiedener Eigenschaften das Vermögen, den Konkurrenten Lichtenergie vorzuenthalten. In dieser Hinsicht ist die Buche bekannt effektiv. Eine der Eigenschaften, die zu dieser Effektivität beitragen, ist im Eichen-Buchenbestand gut zu beobachten: Ein Unterschied zwischen beiden Arten besteht in der Ausbildung des Kronenraumes, der bei der Buchen tiefer gestaffelt ist als bei der Eiche. Dazu trägt wahrscheinlich bei, daß die Buche extremere Schattenblätter ausbildet, die noch bei sehr geringer durch-

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

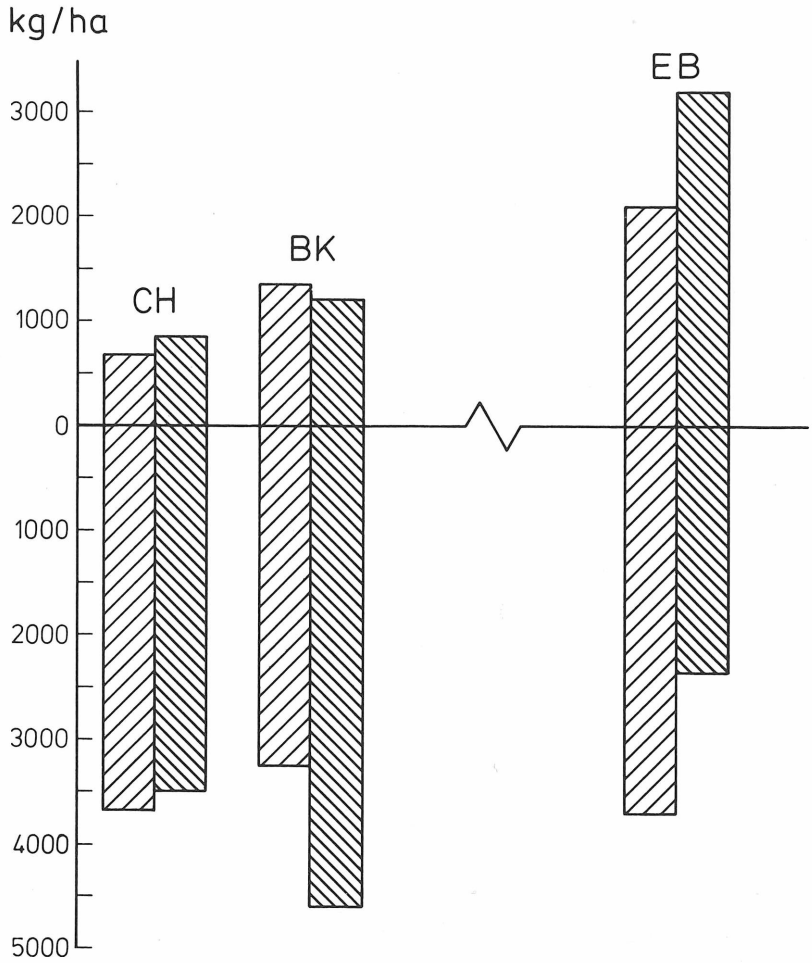


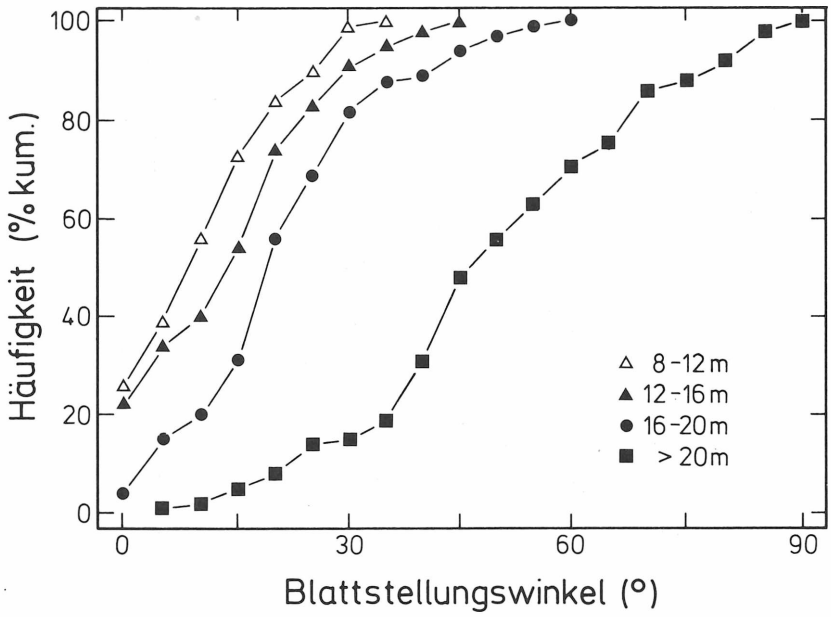
Abb. 4: Stickstoffvorräte in den Böden der Untersuchungsflächen, unterteilt nach organischer Auflage und Mineralboden (Bezeichnung wie bei Abb. 2).

Tab. 2: Maximale Nettophotosyntheserate (µmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) der untersuchten Baumarten am Wuchsort, gemessen unter Lichtsättigung, optimaler Temperatur, nicht limitierender Wasserversorgung und natürlicher CO_2-Konzentration der Luft (= Photosynthesevermögen). Die Werte gelten bei den Laubbaumarten für die einseitige Blattfläche, bei der Kiefer für die gesamte Blattoberfläche.

	Pinus sylvestris[1)]	Betula pendula[1)]	Quercus petraea[2)]	Fagus sylvatica[1)]
L	4,3	12,6	19,1	9,9
S	2,6	12,3	15,4	9,3

L = Lichtkrone; S = Schattenkrone.
[1)] = Vegetationsperiode 1990,
[2)] = Vegetationsperiode 1992.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)



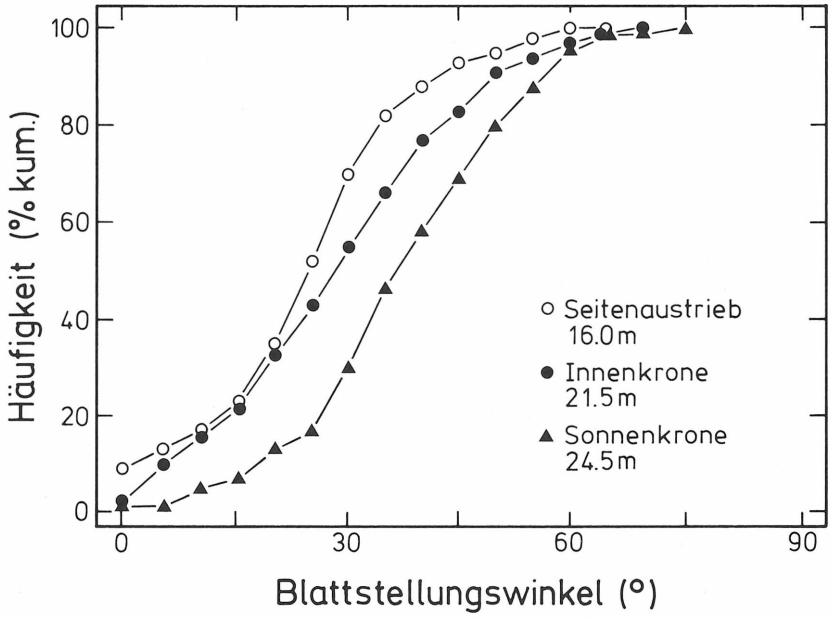


Abb. 5: Kumulative Auftragung der Blattstellungswinkel in verschiedenen Kronenhöhen (oben Buche, unten Eiche).

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

schnittlicher Lichtintensität ihren CO_2-Gaswechsel mit positiver Bilanz betreiben können (STICKAN u. ZHANG 1992); dazu trägt aber auch bei, daß die Buche die Stellung ihrer Blätter im Hinblick auf den Lichteinfall besser optimieren kann. In Abb. 5 sind die Blattstellungswinkel als Abweichung von der Horizontalen in verschiedenen Kronenhöhen von Buche und Eiche kumulativ aufgetragen worden. Dabei ergibt sich, daß Abweichungen von der Horizontalen bei der Buche umso geringer sind, je niedriger sich die Blätter im Kronenraum befinden. Im oberen Kronenraum sind die Blätter dagegen häufiger und stärker steil gestellt. Die Eiche zeigt die gleiche Tendenz, erreicht jedoch bei geringerer Kronentiefe keine vergleichbare Horizontalstellung. Dazu kommt bei der Eiche eine hier nicht darstellbare Tendenz zu stärker gehäufter (wirteliger) Anordnung der Blätter, verbunden mit stärkerer gegenseitiger Überlagerung und Beschattung. Eine Folge dieser unterschiedlichen Blattanordnung im Kronenraum ist, daß auch bei gleichem Blattflächenindex die Projektionsfläche der Blätter und damit die Fähigkeit, den Konkurrenten Licht vorzuenthalten, bei der Eiche geringer wäre als bei der Buche. Die Entwicklung im untersuchten Bestand scheint daher zu noch stärkerer Buchendominanz zu führen.

Meßbares Resultat dieser unterschiedlichen Fähigkeit ist die unter den jeweiligen Bestand gelangende Menge an Lichtenergie, am einfachsten gemessen und angegeben als relative Beleuchtungsstärke. Abb. 6 gibt die Häufigkeitsverteilung der Meßwerte der relativen Beleuchtungsstärke an verschiedenen Transekten in den verschiedenen Beständen wieder. Mit breiter Amplitude zeigt *Calluna* die ineffektivste Lichtnutzung (Maximum um 50%). Die gemittelte Häufigkeitsverteilung der Meßwerte in den Birken-Kiefernwäldern läßt ebenfalls eine große Spannweite erkennen. Das Häufigkeitsmaximum ist jedoch bereits zu Werten um 15% verschoben. Auf der Eichen-Buchenfläche ist unter beiden Baumarten getrennt gemessen worden. Hier reicht die Amplitude nur noch bis maximal 7%. Zunächst erscheint hier widersprüchlich, daß unter Eiche ein Häufigkeitsmaximum bei niedrigeren Werten als unter Buche auftritt. Die

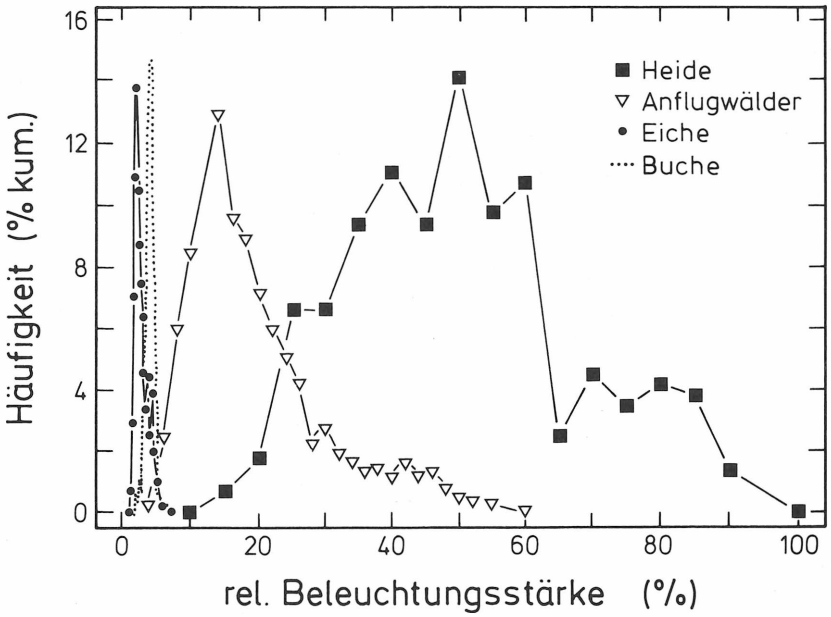


Abb. 6: Häufigkeitsverteilung von Meßwerten der relativen Beleuchtungsstärke in den verschiedenen Sukzessionsstadien. Die Kurven repräsentieren Messungen an jeweils mehreren Transekten. Im Eichen-Buchenwald wurden die Messungen unter beiden Baumarten getrennt ausgewertet.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

Ursache dafür ist, daß unter Eiche Buchen aufkommen und sich halten konnten, die inzwischen in die Eichenkronen vordringen und eine zusätzliche Beschattung bewirken. Die Zusammenfassung der Lichtverteilungskurven in Abb. 6 zeigt u. E. sehr klar, daß die Ressource Licht im Zuge der Heide-Wald-Sukzession zunehmend effektiver genutzt, d.h. möglichen Konkurrenten vorenthalten wird.

7. Schlußfolgerung

Das Erreichen eines von der Buche beherrschten Endstadiums der Heide-Wald-Sukzession konnte, wie einleitend angeführt, bisher noch nicht direkt verfolgt werden. Die vorläufigen Ergebnisse unserer Untersuchungen stehen jedoch in Einklang mit der Erwartung, daß sich ohne Eingriff des Menschen letztlich die Buche durchsetzen wird. Der Vergleich von Callunaheide, Birken-Kiefernwald und einem dem hypothetischen Endstadium nahestehenden Eichen-Buchenwald hat keine Intensitäts- oder Kapazitätsfaktoren erkennen lassen, die einer solchen Entwicklung entgegenstehen würden.

Für diese Schlußfolgerung ist die Nährstoffverfügbarkeit von besonderer Bedeutung, da die hier untersuchte Sukzession auf extrem verarmten Böden abläuft. Genau genommen, ist bisher nicht bewiesen, daß die im Eichen-Buchenwald festgestellte höhere Nährstoffverfügbarkeit in einer von Callunaheide ausgehenden Sukzession erreicht werden kann. Die beträchtliche Steigerung dieser Verfügbarkeit im Birken-Kiefernwald gegenüber der ursprünglichen Callunaheide macht jedoch eine weitere Entwicklung in gleicher Richtung sehr wahrscheinlich.

Am Beispiel des Stickstoffs ist vorgestellt worden, daß eine solche Steigerung nicht allein durch Anhäufung eines höheren ökosystemaren Vorrats sondern auch (und in diesem Falle vorrangig) durch eine Umsatzintensivierung erreicht werden kann. Auch bei den übrigen Makroelementen steht der von Callunaheide über Birken-Kiefernwald bis zum Eichen-Buchenwald steigende Umsatz in Zusammenhang mit zunehmenden Vorräten in der organischen Auflage. Wieweit in diesen Fällen eine Umverteilung zwischen verschiedenen Kompartimenten des Ökosystems stattfindet und wieweit Einträge in das System zur Verfügbarkeit der Nährstoffe beitragen, werden die laufenden Untersuchungen zeigen. Zumindest für die Entwicklung von Eichenbeständen auf ehemaligen Callunaheide-Flächen ist ein vorgeschaltetes Birken-Kiefernstadium keine zwingende Voraussetzung. Es dürfte jedoch die Ansiedlung und Entwicklung beider Eichenarten und mehr noch die der Buche fördern und dürfte durch die erhöhte Nährstoffverfügbarkeit dazu beitragen, daß sich die Überlegenheit der Buche in der Konkurrenz um die Ressource Licht auswirken kann.

Abschließend sei darauf hingewiesen, daß wir unsere Annahme eines von der Buche beherrschten Endstadiums der Sukzession auch auf extrem sauren und anfänglich nährstoffarmen Sanden nur für Gebiete mit ähnlich hohen oder höheren Jahresniederschlägen wie im Untersuchungsgebiet vertreten. Wieweit sich die Buche auch bei schlechterer Wasserversorgung und gleichzeitigem Nährstoffmangel behaupten und durchsetzen kann, bleibt genauer zu untersuchen.

8. Literatur

BAZZAZ, F. A. (1979): The physiological ecology of plant succession.Annual Review of Ecology and Systematics 10, 351–371.

ELLENBERG, H., MAYER, R., SCHAUERMANN, J. (Hrsg.) (1986): Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojekts. Ulmer: Stuttgart.

GÖRGES, H. (1969): Forstliche Wuchsbezirke in Niedersachsen. Neues Arch. Niedersachsen 18, H. 1, 27–45.

HEINSDORF, D. (1963): Vorräte an organischer Substanz und Stickstoff von einigen unterschiedlich stark degradierten Sandstandorten in Mittelbrandenburg. Arch. Forstwes. 12, 868–886.

JAHN, G. (1986): Die natürliche Vegetation. In: HANSTEIN, U., STURM, K. (Hrsg.): Waldbiotopkartierung im Forstamt Sellhorn – Lüneburger Heide.Mitt. aus der Niedersächs. Landesforstverwaltung (Aus dem Walde) 40, 18–31.

©Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (http://www.reinhold-tuexen-gesellschaft.de/)

LEUSCHNER, C. (1993): Soil profile alteration and humus accumulation during heathland-forest succession in NW Germany. In: RUNGE, M., LEUSCHNER, C., RODE, M. (Hrsg.): Process studies in heathland succession research. Scripta Geobotanica 20 (in Vorb.).
LEUSCHNER, C., RODE, M., HEINKEN, T. (1993): Gibt es eine Nährstoffmangel-Grenze der Buche im nordwestdeutschen Flachland? Flora 188, 239–249.
REMMERT, H. (1985): Was geschieht im Klimax-Stadium? Ökologisches Gleichgewicht durch Mosaik aus desynchronen Zyklen. Naturwissenschaften 72, 505–512.
RODE, M. (1993): Leaf-nutrient accumulation and turnover at three stages of succession from heathland to forest. J. of Vegetation Sci. 4, 263–268.
RODE, M., LEUSCHNER, C., RUNGE, M., CLAUSS, C., LÜBBE, K., MARGRAF, S. (1992): Heathland forest succession in NW-Germany: Morphological and chemical properties of the soil under different successional stages. In: TELLER, A., MATHY, P., JEFFERS, J. N. R. (Hrsg.): Responses of forest ecosystems to environmental changes, pp. 780–781.Elsevier: London, New York.
RUNGE, M. (1983): Physiology and Ecology of nitrogen nutrition.In: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., ZIEGLER, H. (Hrsg.): Physiological plant ecology III. Encyclopedia of plant physiology, New Series, Vol. 12 C. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.
SCHMITT, U. (1993): Stand structure of early and late successional forest communities in heathland – forest succession in NW Germany.In: RUNGE, M., LEUSCHNER, C., RODE, M. (Hrsg.): Process studies in heathland succession research. Scripta Geobotanica 20 (in Vorb.).
SCHULTE, M., STICKAN, W., RUNGE, M. (1993): Bodenversauerung und Photosynthese von Buchen. Ergebnisse von Zeitvergleichen und einem Düngungsversuch. In: Bayrische Akademie der Wissenschaften (Hrsg.): Zustand und Gefährdung der Laubwälder. Rundgespräche der Kommission für Ökologie, Bd. 5, 115–128.
STEUBING, L. (1993): Schad- und Nährstoffeinträge und deren Wirkungen auf Heide-Ökosysteme. Ber. der Reinh.-Tüxen-Ges. 5, 113–133. Hannover.
STICKAN, W., ZHANG, X. (1992): Seasonal changes in CO_2 and H_2O gas exchange of young European beach plants (*Fagus sylvatica* L.). Trees. Structure and Function 6.: 96–102.
TILMAN, D. (1990) Mechanisms of plant competition for nutrients: The elements of a predictive theory of competition. In: GRACE, J. B., TILMAN, D. (Hrsg.): Perspectives on plant competition, pp. 117–141. Academic Press, San Diego.

Das diesem Bericht zugrundeliegende Vorhaben wurde mit Mitteln des Bundesministers für Forschung und Technologie unter dem Förderkennzeichen 0339474A gefördert. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt bei den Autoren.
Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe A. GREVE (Photosynthese von Birke und Kiefer), S. MARGRAF (Bodenart, pH), M. SCHLÜNDER (Blattstellung, relative Beleuchtungsstärke) und O. TERBORG (Photosynthese von Buche und Eiche) danken wir für die Überlassung der Daten.

Prof. Dr. Michael Runge
Dr. Christoph Leuschner
Dr. Michael Rode
Lehrstuhl für Geobotanik
Untere Karspüle 2
37073 Göttingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft

Jahr/Year: 1993

Band/Volume: 5

Autor(en)/Author(s): Runge Michael, Leuschner Christoph

Artikel/Article: Ökosystemare Untersuchungen zur Heide-Wald-Sukzession 135-147