SUPPLEMENT

zu Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Die Stellung der Bodenfauna im Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder



Faunistisch-Ökologische Mitteilungen Supplement 18

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-Ökologischen Arbeitsgemeinschaft von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmler Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel Kiel, 1995

©Faunistisch-Ökologische Arbeitsgemeinschaft e.V. (FÖAG);download www.zobodat.a

Kiel, 1995

Die Stellung der Bodenfauna im Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder

von Ulrich Irmler

Titelbild: Buchenwald in Ostholstein (Foto: Irmler)

BIO I 90,168/18

OÖ. Landesmuseum
Biologiezentrum

1wv. 1997/2260

Herausgegeben im Auftrage der Faunistisch-ökologischen Arbeitsgemeinschaft von B. Heydemann, W. Hofmann und U. Irmler Zoologisches Institut und Museum der Universität Kiel

Zu beziehen durch: Faunistisch-ökologische Arbeitsgemeinschaft Biologiezentrum, Universität Olshausenstraße 40 D-24098 Kiel

Wachholtz Verlag Neumünster, 1995

This publication is included in the abstracting and indexing coverage of the Bio Sciences Service of Biological Abstracts.

ISSN 0430-1285

Gedruckt auf chlorfrei gebleichtem Recycling-Papier

Inhalt

1.	Einleitung	5
2.	Die räumliche Gliederung Schleswig-Holsteins 2.1. Klima 2.1.1 Niederschläge 2.1.2 Temperatur 2.2 Landschaftliche Gliederung Schleswig-Holsteins 2.3 Böden Schleswig-Holsteins 2.3.1 Verbreitung 2.3.2 Wasserhaushalt 2.3.3 Stoffhaushalt	8 8 8 9 9 10 10 12 12
3.	Die Waldbestände in Schleswig-Holstein 3.1 Waldbestände und Waldschäden 3.2 Die Vegetationstypen und ihre Verbreitung	16 16 18
4.	Material 4.1 Standorte 4.1.1 Beschreibung der Standorte 4.1.2 Klima an den Standorten 4.2 Methoden der Erfassung und Berechnung der Produktivitäten 4.2.1 Erfassung der Bodenfauna an den einzelnen Standorten 4.2.2 Methode zur flächenhaften Erfassung der Meso- und Makrofauna des Bodens 4.2.3 Kalkulation der Biomasse und Produktion der Bodentiere 4.3 Standortvergleich und Standortfaktoren 4.4 Messung der Abbauraten und der Elementgehalte	23 23 23 30 31 31 33 37 39 41
5.	Zusammensetzung der Bodenfauna der verschiedenen Waldtypen 5.1 Schalenamöben (Testacea) 5.2 Springschwänze (Collembola) 5.3 Verschiedene Gruppen der Mesofauna 5.4 Schnecken (Gastropoda) 5.5 Asseln (Isopoda) und Tausendfüßler (Diploda) 5.6 Spinnen (Araneida) 5.7 Käfer (Coleoptera) 5.8 Zweiflügler (Diptera) 5.9 Sonstige Tiergruppen der Makrofauna	44 44 46 52 55 60 65 70 82 87
6.	Leistung der Bodenfauna 6.1 Individuendichte und Biomasse der Bodenfauna 6.2 Energie- und Kohlenstoffhaushalt der Bodenfauna 6.3 Stickstoff- und Mineralstoffhaushalt der Bodenfauna 6.4 Einfluß der Bodenfauna auf den Laubstreuabbau	93 94 99 107 114

7.	Einfluß der Kalkmergeldüngung							
	7.1 Streueintrag	133						
	7.2 Bodenvegetation	140						
	7.3 Boden	145						
	7.4 Umsetzung der Streu durch die Bodenfauna	149						
8.	Diskussion und Schlußfolgerung	161						
	8.1 Vergleich der biozönotischen Struktur der Wälder	161						
	8.2 Beziehung zwischen der Struktur der Bodenfauna und dem Anteil							
	am Stoffumsatz	169						
	8.3 Stellung der Bodenorganismen im Ca- und Mg-Kreislauf	177						
9.	Danksagung	182						
10.	. Zusammenfassung	182						
11.	Summary	184						
12.	Literatur	186						

Faun.-Ökol. Mitt. Suppl. 18, 1-200

Kiel, 1995

Die Stellung der Bodenfauna im Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder

Von Ulrich Irmler

1. Einleitung

Ohne den Einfluß des Menschen wären Wälder die bedeutensten, landschaftsprägenden Ökosysteme in Schleswig-Holstein. Seit Beginn der bäuerlichen Kultur, besonders vom Mittelalter bis ins 18. Jahrhundert, wird die Waldfläche in Schleswig-Holstein dramatisch reduziert. Neben Feuerholz werden Bauholz und Holz für den Deichbau benötigt (HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980). Die Nutzungsvielfalt der Wälder, die vom Menschen nicht nur zum Holzeinschlag, sondern auch zur Viehmast, Streuentnahme und vieles mehr genutzt wurden, hat einen großen Einfluß auf die heutige Ausprägung der Waldsysteme (POTT 1990). Anthropogene Nutzung, standörtliche Variation der Bodentypen und die Lage zum Grundwasser prägen daher in Schleswig-Holstein die Differenzierung der Wälder mit ihren unterschiedlichen Biozönosen (HEYDEMANN & MÜLLER-KARCH 1980). Naturnahe Wälder mit einem vielartigen Vegetations- und Tierbestand gibt es in Schleswig-Holstein nur noch selten. Bei der Kartierung eines Areals bei Rendsburg konnten von 19 % Waldfläche nur noch 1 % als naturnah bezeichnet werden (HÄRTLE 1989). Entgegen der mehr oder weniger einheitlichen Erscheinung zeichnen sich die natürlichen Wälder oft durch eine hohe Heterogenität aus. In einer weiten Raum-Zeit-Skala kommt es durch unterschiedliche Alterungszyklen zu einem differenzierten Altersaufbau der Wälder, der langfristig zu einer mosaikartigen Flächenaufteilung mit unterschiedlichen Altersklassen der Baumbestände führt. Dieser "Mosaik-Zyklus" wird als eine Ursache für die natürliche Heterogenität von Wäldern verantwortlich gemacht (ELLENBERG 1986, REMMERT 1987, 1990).

Die Stellung des Menschen zum Wald hat sich im Laufe der letzten 200 Jahre grundlegend geändert. Galt der Wald zunächst als Ort des Schreckens und der Dämonen, so brachte die Romantik eine verklärte teilweise allegorische Sicht in die Vorstellungen des Menschen vom Wald (FISCHER 1991). Heute beginnt man sich ein realistisches Bild über den Wald zu machen. Der überragenden ökologischen Bedeutung der Wälder als Regulatoren des Wasser-, Gas- und Stoffhaushaltes von Landschaftsräumen steht die nachhaltige Nutzung gegenüber. Die Verknüpfung nutzungsorientierter, ökonomischer und Erholungs-Ansprüche mit ökologischen Notwendigkeiten nehmen einen zunehmend breiten Raum in der Landschaftplanung auf regionaler Ebene ein. Die Gefahren einer zu stark auf die wirtschaftlichen Interessen gerichteten Waldpflege (Heydemann 1982) paaren sich mit den Auswirkungen der Immissionen aus Landwirtschaft, Industrie und Verkehr (Rat Sachverständigen Umweltfragen 1983). Einerseits wird eine standortgerechte Baumartenwahl gefördert, die sich auf umfangreiche Untersuchungen zur Standortkartierung

stützt, aber nicht nach den Vorstellungen der potentiellen natürlichen Vegetation richtet. Andererseits werden Arten- und Strukturvielfalt als Kriterien ökologischer Qualitäten begriffen, ohne daß man die Zusammenhänge zwischen den Forderungen der Ökologie und der Waldwirschaft versteht (MÜLLER-USING 1991). Wenige Untersuchungen in Waldökosystemen Deutschlands haben wichtige neue Einsichten zur Funktion der verschiedenen ökologischen Kompartimente im Wald (z.B. ELLENBERG et al. 1986) erbracht. Sie können jedoch bislang nicht die regionale Differenzierung und die damit verbundenen funktionalen Änderungen in den Waldökosystemen erklären. Forderungen zur Einrichtung von Naturwaldreservaten in allen Teilen Deutschlands sind daher in den letzten Jahren laut geworden, wobei diese Naturwaldreservate folgenden Zwecken dienen sollen (WOLF & BOHN 1991):

- dem Schutz und der Wiederherstellung der natürlichen Waldlebensgemeinschaften und deren Arten- und Formenmannigfaltigkeit,
- der Erforschung der natürlichen Lebensabläufe,
- Vergleich von Wirtschaftswäldern mit Naturwäldern,
- der ökologischen Umweltbeobachtung mit dem Ziel, diese Ökosysteme als Ökosystemindikatoren zu nutzen,
- internationale Schutzgebiete zum Schutz der biogenetischen Reserven.

Auch in Schleswig-Holstein liegen regional verteilt 41 Naturwaldparzellen vor, über deren Größe, Lage und ökologischen Zustand kritisch nachgedacht wurde, um zu einer Verbesserung der ökologischen Funktionalität zu gelangen (Heydemann 1982, Härdtle 1991). Trotz der Einsicht, daß Wälder nicht nur in ihrem Bestand erhalten werden müssen, sondern sogar an Fläche und ökologischer Qualität zunehmen sollen, sind sie heute gefährdeter denn je durch den Eintrag von Luftschadstoffen aus Landwirtschaft und Industrie. Die hierdurch ausgelösten neuartigen Waldschäden treffen nicht nur Wälder in Ballungsraumnähe, sondern auch solche fernab der Industrie (Knabe 1983, Hegar 1985). Auch innerhalb der Nahrungsketten lassen sich Schadstoffflüsse nachweisen (Nuorteva 1990). Regional unterschiedliche Umweltbelastungen fallen also zusammen mit regional unterschiedlichen Ausprägungen der Waldökosysteme. Eine regionale Ökosystemforschung mit unterschiedlichen, repräsentativen Ökosystemen innerhalb Deutschlands (Fränzle et al. 1987, Lewis et al. 1989) muß daher auch auf kleinere Räume wie das Land Schleswig-Holstein angewandt werden.

Am Boden laufen die entscheidenden Prozesse zum Recycling der Nährstoffe in den Ökoystemen ab. Die Qualität und Quantität dieser Prozesse können wichtige Aussagen zum Zustand der Waldökosysteme liefern. Die Bodenfauna ist an folgenden Prozessen beteiligt.:

- Streuzerkleinerung und -verwesung
- Vermischung von Humus- und Mineralkörper im Oberboden durch die Bioturbation
- Bodenlockerung mit Auswirkungen auf den Wasser- und Lufthaushalt und
- Gefügebildung

Bei starker Ausprägung dieser vier Prozesse bildet sich die Humusform Mull, mäßige Durchmischung durch Bioturbation führt zu Moder und geringe Streuzerkleinerung und Bioturbation ergibt die Humusform Rohhumus. Die Struktur der Bodentiergemeinschaft als ein wichtiges funktionales Kompartiment hat deshalb indikatorischen Wert für den Nährstoff- und Wasserhaushalt der Wälder, wie dies bei Vergleichen zwischen Mull- und Moderhumus Buchenwäldern gefunden wurde (Schaefer & Schauermann 1990, Beck 1989). Die Funktion der einzelnen Bodentierarten in den Abbauprozessen läßt sich wegen der Komplexität der ablaufenden, vernetzten Prozesse kaum detailliert darstellen (Seastedt 1984, Anderson 1989). Laborexperimentelle Untersuchungen belegen ebenso

den Einfluß der Fauna auf die Stoffumsätze am Boden (Anderson 1989, Setälä et al. 1990, Wolters 1989a) wie Freilandexperimente (Herlitzius 1977, Edwards et al. 1970, Beck 1989).

Differenzierungen der Bodenfauna aufgrund regional verschiedener Bodentypen müssen aus diesen Gründen Rückwirkungen auf die regionale Entwicklung bestimmter ökosystemarer Abbauprozesse und Humusformen haben (DAVID et al. 1993). Andererseits kann aus der regionalen und standörtlichen Verteilung von Bodentiergemeinschaften auf regional unterschiedliche Abbauprozesse geschlossen werden. Gerade in einem relativ kleinen und landschaftlich übersichtlich gegliederten Raum wie Schleswig-Holstein sollten solche Wechselwirkungen nachweisbar sein. Während bislang in einzelnen Wäldern die Funktion der Bodenfauna bei den Abbauprozessen untersucht wurde, wird in dieser Arbeit das Schwergewicht auf die Übergänge zwischen Mull- und Moderhumus-Wäldern gelegt. Damit soll weniger der Typus eines Waldes herausgestellt werden, sondern die Gradienten, die die räumlichen Veränderungen in den Abbauprozessen bewirken. Die vorliegende Arbeit hat das Ziel, die Zusammenhänge zwischen den regionalen morphologischen Differenzierungen der Landschaft einerseits sowie der strukturellen Ausprägung der Bodentiergemeinschaften und der von ihnen ausgehenden Wirkungen andererseits am Beispiel des Landes Schleswig-Holstein darzustellen

Dabei stehen folgende Fragestellungen im Vordergrund:

- 1. Welchen Einfluß hat die landschaftliche Gliederung Schleswig-Holsteins auf die Ausprägung der Bodentiergemeinschaft?
- 2. Welche Faktoren sind entscheidend für die unterschiedliche Zusammensetzung der Bodentiergemeinschaft?
- 3. In welchem Zusammenhang steht die Bodentiergemeinschaft mit den Abbauvorgängen in den Wäldern? Gibt es Indikatororganismen für die unterschiedlichen Waldtypen?
- 4. Lassen sich auf dieser Grundlage regional differenzierte Prozesse in den Wäldern vorhersagen?
- 5. Wie lassen sich die feineren Differenzierungen zwischen Mull- und Moderhumus bodenbiologisch kennzeichnen?
- 6. Welchen Einfluß haben kompensative Kalkungen auf die Abbauprozesse in den unterschiedlichen Waldtypen? .

2. Die räumliche Gliederung Schleswig-Holsteins

2.1 Klima

2.1.1 Niederschläge

Schleswig-Holstein befindet sich im Bereich eines humiden Klimas. Die Jahresniederschläge liegen durchschnittlich bei 720 mm, besitzen aber deutliche regionale Unterschiede zwischen dem relativ trockenen Ostholstein mit 525 mm Niederschlag im Durchschnitt und der feuchten Hohen Geest mit 850 mm Niederschlag im Durchschnitt (Abb. 1). Sowohl an der Nordsee- als auch der Ostseeküste sind die Niederschlagsmengen verhältnismäßig niedrig. Besonders im Kreis Herzogtum Lauenburg gewinnt das Klima subkontinentale Züge, wenn man die jahreszeitliche Niederschlagsverteilung betrachtet. Die relative Luftfeuchte befindet sich im Jahresdurchschnitt bei 84 %. In den Küstenbereichen steigt die relative Luftfeuchte auf Werte zwischen 85 % und 90 % im Jahresdurchschnitt. Auffallend niedrige Luftfeuchten bestehen im Südosten Schleswig-Holsteins mit sommerlichen Werten bis 55 %.

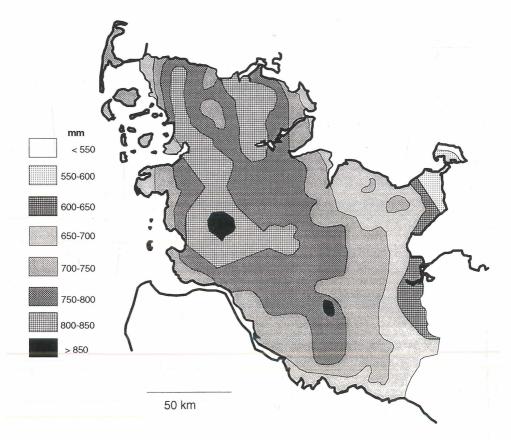


Abb. 1: Verteilung der durchschnittlichen jährlichen Niederschlagssumme in Schleswig-Holstein (verändert nach Deutscher Wetterdienst 1967).

2.1.2 Temperatur

Die Temperatur beträgt im Jahresdurchschnitt 8,1 °C. Die Abweichung vom Jahresdurchschnitt ist in den verschiedenen Landschaftsräumen Schleswig-Holsteins gering. Typisch für das Temperaturklima Schleswig-Holsteins sind starke Abweichungen der Monatsmittel von den langjährigen Durchschnittswerten dieser Monate. Der saisonale Temperaturverlauf zeigt allerdings wesentliche Unterschiede zwischen den Küstenbereichen und dem Landesinneren (Abb. 2). Während im Herbst durch die langsame Abkühlung des Meerwassers in Küstennähe der winterliche Temperaturabfall nur zögerlich verläuft, ist im Frühjahr eine langsamere Erwärmung als im Landesinneren festzustellen. Hinsichtlich Beginn und Länge der Vegetationsperiode spielt daher neben dem Nord-Süd-Gradienten auch die Nähe zum Meer eine Rolle.

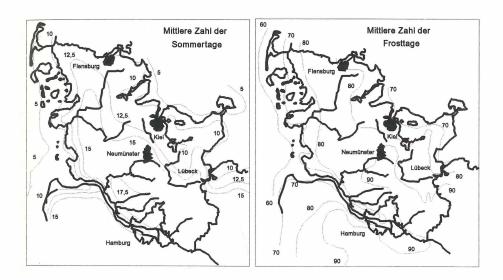


Abb. 2: Mittlere Zahl der Sommertage (Tage mit einer Maximumtemperatur > 25 °C) und der Frosttage (Tage mit einer Minimumtemperatur < 0 °C) für Schleswig-Holstein (verändert nach Deutscher Wetterdienst 1967).

2.2 Landschaftliche Gliederung Schleswig-Holsteins

Schleswig-Holstein hat eine relativ einfache landschaftliche Gliederung. Durch die Tätigkeit der Gletscher während der beiden letzten Eiszeiten haben sich drei charakteristische Landschaftszonen entwickelt. Das eiszeitlich geprägte, jüngste Gebiet, das seine morphologische Gestalt vor allem der letzten Eiszeit verdankt, liegt im Osten des Landes. Die in der Mitte des Landes gelegene Hohe und Niedere Geest gingen aus dem Wirken der vorletzten Eiszeit bzw. aus den Schwemmsanden der letzten Eiszeit hervor. Der dritte Landschaftsraum, die Marsch, ist das geologisch jüngste Gebiet und ist Produkt der immer noch tätigen Kräfte der Sedimentation und Erosion der Nordsee (Abb. 3).

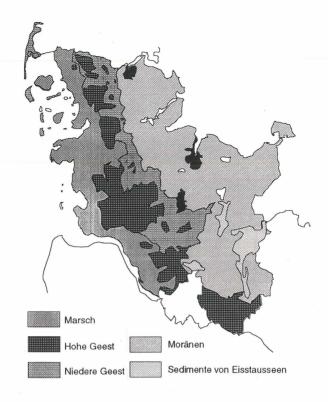


Abb. 3: Landschaftliche Gliederung Schleswig-Holsteins.

Während der Saale-Eiszeit wurden durch Gletscher Gesteinsmassen von Skandinavien nach Norddeutschland verfrachtet und blieben nach dem Abschmelzen der Gletscher als Geschiebemergel, Geschiebesand oder auch als Schmelzwassersand liegen. Im Laufe der Eemwarmzeit unterlag dieses Material den verschiedensten bodenbildenden Prozessen. Die anschließende Weichseleiszeit erreichte nur noch den Osten Schleswig-Holsteins und ließ nach dem Rückzug der Gletscher in der Jungmöränenlandschaft den Geschiebemergel des östlichen Hügellandes zurück. Vor dem Gletscherrand der Weichseleiszeit wurden die saalezeitlichen Ablagerungen durch periglaziale Vorgänge durchmischt, umgelagert oder durch weichselzeitliche Sander überdeckt.

2.3 Böden Schleswig-Holsteins

2.3.1 Verbreitung

Entsprechend der geologischen Entstehung der verschiedenen Landschaftsteile Schleswig-Holsteins sind auch die Böden des Landes angeordnet (Abb. 4). Im Östlichen Hügelland sind vornehmlich reiche Parabraunerden und Pseudogleye vertreten. Auf der

Hohen Geest finden sich im wesentlichen podsolierte Braunerden und Podsole. In der Niederen Geest treten bei hohen Grundwasserständen Gley-Podsole und Podsol-Gleye auf. Hier sind auch häufig ausgedehnte Torfe ehemaliger Hochmoore vorhanden. In den grundwasserfernen Bereichen liegen versauerte Podsole vor. Die Marschböden haben für Waldbestände kaum eine Bedeutung, da aufgrund intensiver landwirtschaftlicher Nutzung Wälder nur selten zu finden sind.

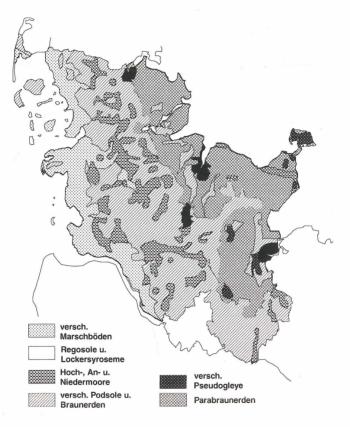


Abb. 4: Die Böden Schleswig-Holsteins (stark vereinfacht nach Schlichting 1960).

Die geologische und pedologische Differenzierung des Landes spiegelt sich auch in den Böden der Wälder wider. Waldbestände auf den Moränenzügen weisen eine bessere Nährstoffversorgung auf als solche auf den Sandergebieten. Außerdem sind feuchte Standorte mit Gleyen oder Pseudogleyen wesentlich nährstoffreicher als Standorte mit anderen Bodentypen (Jensen-Huss & Kuhnt 1988). Die Waldstandorte zeichnen sich darüber hinaus dadurch aus, daß eine starke Versauerung im Oberboden einhergeht mit einer extremen Verarmung an basischen Nährstoffen, so daß im Durchschnitt die Nährstoffversorgung bereits deutlich im Mangelbereich liegt. Jensen-Huss & Kuhnt (1988) weisen außerdem daraufhin, daß auch Braunerdestandorte bereits soweit degradiert sind, daß sich kaum noch Unterschiede zu den Podsolen erkennen lassen.

2.3.2 Wasserhaushalt

Der Wasserhaushalt verschiedener Waldböden Schleswig-Holsteins wurde von ZINGK (1988) untersucht. Er stellt fest, daß in den Parabraunerden Ostholsteins (untersucht am Beispiel eines Laubwaldes bei Siggen) über weite Teile des Jahres ein ausreichendes Wasserangebot unter der Voraussetzung eines durchschnittlichen jährlichen Niederschlages von 550 mm und einer in der Vegetationsperiode gleichmäßigen Niederschlagsverteilung vorhanden ist. Auf Grund des durchschnittlichen jährlichen Niederschlages kann in Ostholstein nur alle 10 Jahre ein Wasserbilanzdefizit eintreten. Unter den besonderen Bedinungen eines Buchenwaldes treten jedoch durch Interzeptionsverluste besonders im Spätsommer häufig Wasserbilanzdefizite auf. ZINGK (1988) hat errechnet, daß im Buchenwald auf Parabraunerde alle 3 Jahre ein Wasserbilanzdefizit erwartet werden kann.

Auch auf Pseudogleyen kann von einer ausreichenden Wasserversorgung ausgegangen werden. Alle 5 Jahre muß jedoch mit einem klimatisch bedingten Wasserbilanzdefizit gerechnet werden, wenn es nicht zu einer kapillaren Nachlieferung von Bodenwasser kommt

Auf den Geestböden ist die Verfügbarkeit des Bodenwassers durch die Heterogenität der Substrate geprägt. In Normaljahren dürfte aber das Wasserangebot ausreichend sein, wenn es während der Vegetationsperiode zu genügenden Niederschlägen kommt. Bei Niederschlagsdefiziten muß allerdings mit Wasserbilanzdefiziten gerechnet werden, insbesondere auf Fichtenstandorten, die durch hohe Interzeptionsverluste nur niedrige Bestandesniederschläge gestatten. Insgesamt kann alle 3 Jahre auf den Waldstandorten der Geest ein Wasserbilanzdefizit erwartet werden.

2.3.3 Stoffhaushalt

Die Stoffeinträge in die Ökosysteme Schleswig-Holsteins werden im wesentlichen durch drei Emittenten beeinflußt. Zum einen gibt es meerbürtige Stoffe, die aus der Nordsee nach Schleswig-Holstein gelangen und daher eine Konzentrationsabnahme von West nach Ost zeigen. Hierzu sind die Elemente Natrium, Chlor, Schwefel und Magnesium zu rechnen (JENSEN-HUSS 1990). Die Einträge im Westen des Landes übersteigen diejenigen im Osten um das Drei- bis Vierfache.

Die Stoffe Sulfat, Nitrat und Ammonium werden vor allem durch die Niederschläge in die Ökosysteme eingetragen und haben daher ihre höchsten Einträge im Bereich der höchsten Niederschläge. Von diesen Stoffen wird Ammonium überwiegend durch die Landwirtschaft emittiert (Draaijers et al. 1989). Von den ca. 18 kg N/ha werden ca. 6 kg N/ha als NO₃-N und 12 kg N/ha als NH₄-N eingetragen (Jensen-Huss 1990). Der NH₄-N-Eintrag hängt daher wesentlich von der Intensität der landwirtschaftlichen Bewirtschaftung in der Region ab (Blume et al. 1985). Die N-Einträge können aus diesem Grunde auch in Gebieten mit relativ geringen Niederschlägen erhöhte Werte annehmen. Dies trifft besonders für den Süd-Osten und Osten des Landes zu. Auch die Jahresdynamik der N-Einträge ist mit derjenigen der Düngung korreliert (Schimming et al. 1985). Die Sulfat-Einträge sind ebenfalls wie die N-Einträge in Abweichung zur Niederschlagsverteilung im Süd-Osten des Landes besonders hoch. Der urban-industrielle Einfluß könnte sich hier ebenso widerspiegeln wie bei den Schwermetalleinträgen, die einen deutlichen Konzentrationsanstieg mit zunehmender Nähe zum Umkreis von Hamburg aufweisen

(JENSEN-HUSS 1990). Schwermetall-Einträge sind in Schleswig-Holstein äußerst gering, so daß dieses Bundesland in dieser Hinsicht zu den reinsten Gebieten der Bundesrepublik zählt (SCHIMMING 1991).



Abb. 5: Profil eines stark podsolierten Bodens unter einem forstlich genutzten Fichten-Kiefernwald auf der Geest im Segeberger Forst. Die Rohhumusauflage ist ca. 10 bis 15 cm stark.

Als besonders schwerwiegend für die Waldökosysteme hat sich der hohe Anteil der Ammonium-Einträge herausgestellt. Der Eintrag von NH_4^* ist als indirekter Säureeintrag in das Ökosystem zu werten. Durch bakterielle Nitrifikation wird das Ammonium zu Nitrat oxydiert, wobei zwei Protonen frei werden (BECKER 1984). BLUME et al. (1985) errechneten für einen Ackerstandort bei Heidmühlen einen gesamten Protoneneintrag von 1,4 bis 2,8 kg/ha. Dieser Protoneneintrag ist für 25 % bis 50 % des Ca-Austrages aus den Ökosystemen verantwortlich, was einem CaO-Äquvalent von 39 bis 78 kg/ha entspricht. Intensive Untersuchungen zum Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder wurden

Intensive Untersuchungen zum Stoffhaushalt schleswig-holsteinischer Wälder wurden in verschiedenen Wäldern Ostholsteins und der Geest durchgeführt und gaben einen näheren Einblick in die Stoffbilanzen (Schimming 1991) und die Humusdynamik (Beyer 1989). Die Nährstoffsituation in den Wäldern bildet in Zusammenhang mit der Zusammensetzung der Bodenorganismen die Grundlage für den Aufbau und die Dynamik des Humuskörpers (Beyer & Irmler 1991). Dies führt dazu, daß mit abnehmender Nährstoffversorgung eine Verzögerung der Dekomposition einhergeht, so daß auf den reicheren Böden Ostholsteins bessere Abbaubedingungen herrschen als auf den armen Sandböden (Abb. 5 und Abb. 6).

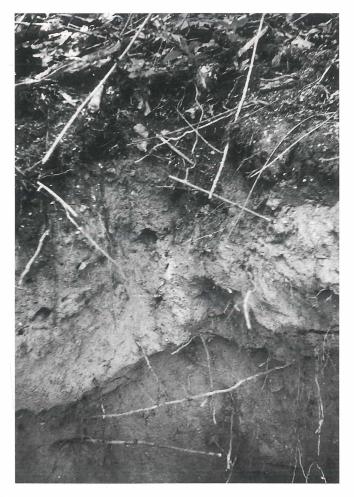


Abb. 6: Profil einer Braunerde unter einem forstlich genutzten Buchenwald am Rande der ostholsteinischen Jungmoränenlandschaft bei Bornhöved. Die Moderhumusauflage ist ca. 5 bis 6 cm stark.

In einem Buchenwald auf Parabraunerde (Siggen, Ostholstein) hat die Versauerung bereits den Ah-Horizont und große Bereiche des Unterbodens entkalkt. Dies hat in den letzten 25 Jahren eine Veränderung vom moderartigen Mull zu einem mullartigen Moder bewirkt (Beyer et al. 1991a, b). Trotz der Erniedrigung der Streuabbaurate zeichnet sich der Buchenwald durch eine Phase des Humusabbaus aus, was durch die hohen Nitratausträge erkenntlich ist. Die Bilanzierung verschiedener Elemente für diesen Wald ist aus Tabelle 1 zu entnehmen, wobei die Werte für den Entzug durch das Holzwachstum nicht auf eigenen Messungen beruhen (Schimming 1991). Diese sind auf den jährlichen Abbau von ca. 1 % der im Ah-Horizont vorhandenen Humusmenge zurückzuführen. Die schnelle Umsetzung des Humuskörpers macht sich in einer raschen Tiefenabnahme von C und N bemerkbar. Von den Humusanteilen wuchsen die Fulvosäuren zur Tiefe an, während

Zellulosen, Hemizellulosen und Lignine abnahmen. Beim Stickstoff lag die Hauptmenge im mineralischen Horizont vor, wobei Eiweiße zu- und säurelösliche Stickstoffverbindungen zur Tiefe abnahmen. Ein nahegelegener Wald auf feuchtem Pseudogley wies deutlich niedrigere Auswaschungen von Kalium und Calcium auf als der Buchenwald auf der Parabraunerde. Hier spielt jedoch auch eine laterale Stoffzufuhr eine große Rolle.

Tab. 1: Bilanzierung einiger Kationen und Stickstoff (g/m^2) für zwei Wälder Ostholsteins (SCHIMMING 1991).

		Parabrau	nerde		Pseudogley			
	Ca	K	Mg	N	Ca	K	Mg	N
verfügbar Eintrag Entzug (Holz) Austrag	297,0 0,4 0,8 14,8	106,00 0,33 0,68 0,31	55,00 0,29 0,15 0,55	1,68 4,77	111,00 0,44 0,80 9,98	72,00 0,59 0,68 0,10	20,00 0,24 0,15 1,31	1,72

Die Wälder der Geest auf sandigen Podsolböden fallen durch ihre hohen Austräge an Kationen auf (Tab. 2), wobei die Verluste hauptsächlich aus dem Ah-Horizont und der Humusauflage stammen. Durch die hohen N-Einträge fand in dem untersuchten Fichtenwald insgesamt eine N-Anreicherung statt, die auf die hohe Filterwirkung der Fichten zurückzuführen ist. Nur 60 % der eingetragenen Säuremengen konnten durch Auswaschung im Kronenraum abgepuffert werden. Als besonders problematisch wurden die hohen Verluste an Mangan angesehen. Auch Waldstandorte auf Braunerde zeichnen sich durch hohe Verluste an Kationen aus. Aus der Streuauflage und dem A-Horizont kommt es zu Huminstoffverlagerungen in den tiefer gelegenen Bh-Horizont. Zellulosen und Lignine nahmen mit der Tiefe ab, hatten im Ahe-Horizont ein Maximum und im Bh-Horizont ein Minimum. Lignine wiesen damit kaum eine Tiefenverlagerung auf. Während in der Auflage und dem A-Horizont die Huminsäuren vorherrschten, nahmen zur Tiefe die beweglichen Fulvosäuren zu. Wie auf der Parabraunerde war der Wald der Braunerde durch Humusabbau gekennzeichnet, der aber mit 0,2 % der derzeitigen Humusauflage geringer als dort ausfiel. Die Verluste an verschiedenen Kationen konnten durch die Einträge nicht ausgeglichen werden, wobei insbesondere K und Ca sich durch große ökosystemare Verluste auszeichneten.

Tab. 2: Bilanzierung einiger Kationen und Stickstoff (g/m²) für zwei Wälder der Geest (SCHIMMING 1991).

		Pods	ol		Braunerde			
1	Ca	K	Mg	N	Ca	K	Mg	N
verfügbar	98,60	19,10	12,50		25,80	7,00	4,90	
Eintrag	0,69	0,46	0,45	3,21	0,36	0,38	0,21	1,84
Entzug (Holz)	0,80	0,68	0,15		0,80	0,68	0,15	
Austrag	1,34	0,56	0,54	2,06	0,95	0,62	0,95	2,45

3. Die Waldbestände in Schleswig-Holstein

3.1 Waldbestände und Waldschäden

Schleswig-Holstein ist mit ca. 9% Flächenanteil das waldärmste Bundesland. Zudem ist der Wald außerordentlich inhomogen verteilt. Während Lauenburg mit bis zu 30 % Waldanteil nahezu an den Bundesdurchschnitt herankommt, sind weite Teile im Nordwesten des Landes fast waldfrei. Die eigentlichen Waldgebiete Schleswig-Holsteins liegen vorwiegend im Südosten des Landes in den Kreisen Herzogtum-Lauenburg, Ostholstein, Segeberg und Plön (Abb. 7).

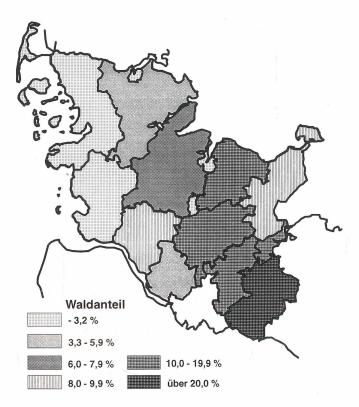


Abb. 7: Waldanteile der einzelnen Kreise in Schleswig-Holstein (verändert nach Minister F. Landwirtschaft u. Forsten 1985).

Laut Forstbericht des schleswig-holsteinischen Ministeriums für Landwirtschaft und Forsten (MINISTER LANDWIRTSCHAFT u. FORSTEN 1985) teilt sich die Waldfläche des Landes in 44 % Laubbaumarten und 56 % Nadelbaumarten auf. Damit liegt in Schleswig-Holstein im Vergleich zur Bundesrepublik mit nur 31 % Laubholzanteil ein relativ hoher Flächenanteil an Laubbaumarten vor (HEGAR 1985). Trotzdem ist aber die Fichte die Hauptbaumart mit ca. 34.000 ha, gefolgt von der Buche mit ca. 32.000 ha, der Eiche mit ca. 17.000 ha und der Kiefer mit ca. 12.000 ha. Alle sonstigen Baumarten machen zusammen 40.500 ha aus.

Von der Waldfläche Schleswig-Holsteins befindet sich die Hälfte in Privatbesitz. Die zweite Hälfte in öffentlicher Hand ist zu 35 % Staatswald und zu 15 % Körperschaftswald (MINISTER F. LANDWIRTSCHAFT U. FORSTEN 1985). Der Anteil des Privatwaldes ist im Vergleich zur Bundesrepublik mit ca. 44 % relativ hoch (HEGAR 1985). Entsprechend der geringen Waldfläche im Lande sind auch die Betriebsgrößen der bewirtschafteten Waldflächen sehr gering. Über 9000 Betriebe erreichen nur Waldflächen zwischen 0.01 bis 5 ha und nur 43 Betriebe bewirtschaften Wälder über 500 ha.

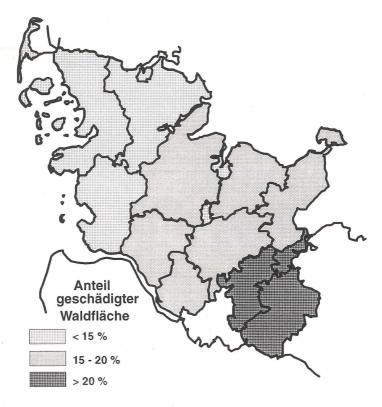


Abb. 8: Anteile mittelschwer bis schwer geschädigter Waldflächen an der Gesamtwaldfläche des Gebietes (verändert nach MINISTER F. LANDWIRTSCHAFT U. FORSTEN 1988).

Die Waldschäden im Lande bewegen sich in der Größenordnung des Bundesdurchschnitts. 1988 waren 67.844 ha Wald oder 48 % der Waldfläche in ihrer Vitalität geschwächt oder geschädigt (MINISTER F. LANDWIRTSCHAFT U. FORSTEN 1988). Die Schädigung ist vornehmlich bei den älteren Beständen (über 60 Jahre) mit ca. 70 % Anteil an den geschädigten Waldbeständen festzustellen. Diese Schädigung der alten Bestände wiegt aber besonders schwer, da gerade sie für die Funktion des Ökosystems in Hinsicht auf Mikroklima und Stoffhaushalt außerordentlich wichtig sind. Auffallend ist der Anteil von ca. 45 % mit deutlichen Schäden bei den alten Beständen, während dieser bei den jungen nur ca. 19 % betrug. Insgesamt liegt der Waldanteil älterer Bestände in Schleswig-Holstein nur bei 2/5 der Gesamtwaldfläche. Diese Fläche befindet sich aber vorwiegend im

Südosten Schleswig-Holsteins also in dem Gebiet, auf dem sich die großen Waldanteile des Landes befinden. Hier sind über 54% des Waldanteils als geschädigt (über 20 % mittel- bis schwer geschädigt) einzustufen, während gerade in den waldarmen Bereichen Schleswig-Holsteins die Schadensanteile deutlich geringer liegen (Abb. 8).

Buche und Fichte sind die am weitesten verbreiteten Waldbäume in Schleswig-Holstein und haben auch den höchsten Schadensanteil. 1988 waren etwa 75% der Buchenfläche geschädigt, wovon ca. 35% auf die deutlich geschädigten Bereiche entfielen. Die Buche ist die Baumart mit den absolut und relativ höchsten Schäden. Bei der Eiche ist etwa die Hälfte des Bestandes geschädigt, wobei eine zunehmende Tendenz zu verzeichen ist. Die Fichte weist ca 53% Anteil geschädigter Bäume auf. Hiervon sind aber nahezu sämtliche Altbestände als geschädigt einzustufen. Demgegenüber ist die Kiefer mit ca. 40 % Flächenanteil nur relativ geringfügig geschädigt. Auch die übrigen Baumarten weisen Schäden zwischen 20% und 30% ihres Flächenanteils auf.

3.2 Die Vegetationstypen und ihre Verbreitung

Die Waldgesellschaften werden für Schleswig-Holstein von Dierssen (1988) aufgeführt. Danach gibt es 3 Klassen, nämlich die Erlen- und Weiden-Bruchwälder (Alnetea glutinosae), die oligotraphenten Kiefernwald- und Birkenbruchwälder (Vaccinio-Piceetea) und die Sommergrünen Laubwälder (Querco-Fagetea sylvaticae).

Die Erlen- und Weiden-Bruchwälder kommen zum größten Teil als Erlenbruchwälder mit dem Verband Alnion glutinosae in Schleswig-Holstein vor. Sie sind typisch für basenreiche, nasse Standorte auf stark zersetzten Niedermoortorfen. Die Standorte sind in der Regel zeitweise überflutet und befinden sich demzufolge am Rande von Gewässern, vor allem an den Seen Ostholsteins und Lauenburgs. Als typische Arten gelten die Langährige Segge (Carex elongata), die Schwarze Johannisbeere (Ribes nigrum), der Bittersüßer Nachtschatten (Solanum dulcamara) und der Sumpffarn (Thelypteris palustris) (Abb. 9). Die Erlenbruchwälder sind vielerorts durch Entwässerung und Eutrophierung denaturiert. Sie können sich zu Birken- und Stieleichen-Erlenwäldern entwickeln, wenn durch Entwässerung eine Unterbrechung des Basennachschubs entsteht und eine Versauerung des Bodens eintritt. Andererseits kann in solchen Wälder durch Torfremineralisation die Nährstoffversorgung steigen, so daß Arten des Erlen-Eschenwaldes einwandern (SCHRAUTZER et al. 1991).

Mehr gebüschartige Ausprägung liegt im Verband der Weidengebüsch-Bruchwälder (Salicion cinereae) vor. Diese Vegetationsgesellschaft grenzt häufig als Vorgebüsch an die Erlen-Bruchwälder auf Standorten, die entweder zu naß oder zu basenarm für die Erle sind.

Die Kiefern- und Birkenbruchwälder sind in Schleswig-Holstein kaum vertreten. Dierssen (1988) gibt sie als reliktartige Vorkommen in wenigen Bereichen Schleswig-Holsteins an. So das Gabelzahn-Wachholder-Gebüsch (Dicrano-Juniperetum communis) als Weiderelikt auf Sandheiden und Kratts der Geest, den Birken-Bruchwald (Betuletum pubescentis) als Randwald saurer Moore und den Rauschebeeren-Waldkiefern-Bruchwald (Vaccinio uliginosi- Pinetum sylvestris) für den Ufersaum dystropher Seen im Südosten Schleswig-Holsteins. Als landschaftsprägende Waldformationen spielen diese Waldbestände kaum eine Rolle.

Demgegenüber sind die Sommergrünen Laubwälder für Schleswig-Holstein von landschaftsbestimmender Bedeutung. Alle 4 Verbände dieser Vegetationsklasse spielen in Schleswig-Holstein eine große Rolle und sind kennzeichnend für weite Bereiche des Landes.

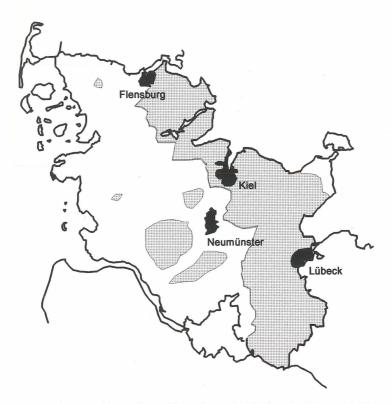


Abb. 9: Verbreitung der Langährigen Segge (*Carex elongata*) in Schleswig-Holstein als Charakterart der Erlen-Bruchwälder (verändert nach RAABE et al. 1987).

Die Eichen-Mischwälder der bodensaueren Standorte (Quercion robori - petreae) sind typisch für die kolloidarmen, sandigen Böden der Geest, insbesondere auf den Podsolen oder auf nassen Standorten auf Pseudogley- und Gley-Podsolen. Ursprünglich mag die Buche auf diesen Standorten vorhanden gewesen sein, während sie heute wahrscheinlich bewirtschaftungsbedingt vielerorts fehlt und durch Fichten oder Kiefern ersetzt ist. Diese Wälder treten auf den mageren Geeststandorten Schleswig-Holsteins auf. An der Grenze von Jungmoräne und Geest können diese Vegetationstypen den größten Flächenanteil an der potentiellen natürlichen Vegetation einnehmen (Härdtle 1989). Als typische Arten werden z.B. Weiches Honiggras (Holcus mollis), Wiesen-Wachtelweizen (Melampyrum pratense) und der Adlerfarn (Pteridium aquilinum) angesehen. Auf den ärmeren, stark sandigen Standorten ist der Eichen-Birkenwald vertreten (Querco roboris-Betuletum verrucosae) mit dem Siebenstern (Trientalis europaea) (Abb. 10), auf den etwas reicheren Standorten der Eichen-Buchenwald (Violo-Quercetum) mit der Schattenblume (Maianthemum bifolium) und dem Maiglöckchen (Convallaria majalis).

Auf weniger basenreichen Standorten treten die Buchen-beherrschten Wälder magerer Böden (*Luzulo-Fagion*) auf. Es sind Buchen-Gesellschaften auf entkalkten Geschiebelehmen und Sanden oder podsoligen Braunerden im östlichen Hügelland. Typische Arten sind die Feld-Hainsimse (*Luzula campestris*), der Schafschwingel (*Festuca ovina*) und der Waldschwingel (*Festuca altissima*).



Abb. 10: Verbreitung des Siebensterns (*Trientalis europaea*) in Schleswig-Holstein als Charakterart des Eichen-Birkenwaldes (verändert nach RAABE et al.1987).

Auf noch reicheren Böden herrschen dann die mesophytischen Buchenwälder (Fagion sylvaticae) vor. Sie sind typisch für frische bis mäßig trockene Standorte mit pseudovergleyten Parabraunerden. Charakteristische Pflanzenarten sind hier das Christophskraut (Actea spicata), der Waldschwingel (Festuca altissima) und der Waldmeister (Galium odoratum). Auf Standorten mittlerer Nährstoffversorgung tritt der Verband als Waldmeister-Buchenwald (Asperulo-Fagetum) auf. Diese Vegetationsgesellschaft findet sich hauptsächlich in den Jungmoränengebieten aus der letzten Eiszeit in den östlichen Landesteilen. Sie entwickelt sich aber auch auf etwas basenreicheren Standorten der Geest, wenn es in Hangoder Tallagen zur Basenanreicherung gekommen ist (Abb. 11). Auf den besonders basenreichen Standorten tritt der Waldgersten-Buchenwald (Elymo-Fagetum) in Erscheinung. Diese Wälder sind wegen ihres hohen Nährstoffbedarfs noch stärker an die jungeiszeitlichen Bereiche Schleswig-Holsteins gebunden. Vielfach sind sie dort in basenangereicherten Hang- und Tallagen zu finden (Abb. 12).

Von den mesophytischen Buchenwäldern leiten sich die grund- und hangwassergeprägten Laubwälder (Alno-Ulmion) ab. Sie treten dort auf, wo es durch Flußüberschwemmungen oder durch Grundwasssernähe für die mesophytischen Laubwälder zu naß aber für die Bruchwälder noch zu trocken ist. Die eigentlichen Auenwälder (Querco-Ulmetum) sind heute in Schleswig-Holstein verschwunden. Dagegen sind die Eschenauenwälder noch verhältnismäßig zahlreich in Senken und Mulden auf nährstoffreichen Anmoor-

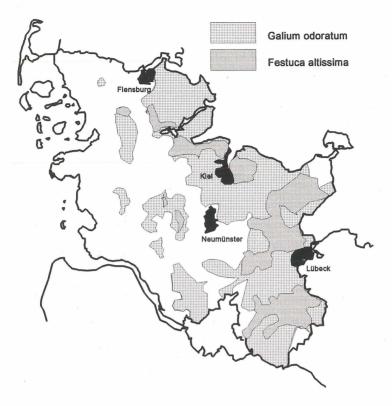


Abb. 11: Verbreitung des Waldmeisters (*Galium odoratum*) und des Waldschwingels (*Festuca altissima*) in Schleswig-Holstein als Charakterarten der mesophytischen Buchenwälder (verändert nach RAABE et al. 1987).

gleyen des östlichen Hügellandes zu finden (HÄRDTLE 1989). Durch Entwässerung der Erlenbrüche haben die Eschenauenwälder sogar eine Förderung erfahren. Es werden hierbei der Eschen-Erlen-Auwald (Fraxino-Alnetum) auf sickernassen und wenig überstauten Standorten vom Traubenkirschen-Eschen-Auwald (Pruno-Fraxinetum) auf etwas weniger feuchten und der Eschen-Buchenwald (Fraxino-Fagetum) auf noch weniger feuchten Standorten unterschieden (Abb. 13). In der Regel bilden die genannten Eschenauenwälder zusammen mit dem Erlenbruchwald und den mesophytischen Laubwäldern eine Zonierung von sehr feuchten bis zu trockeneren Standorten und sind demzufolge meist nur sehr kleinräumig ausgeprägt.

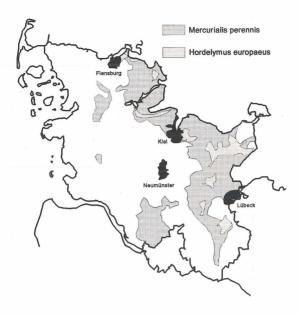


Abb. 12: Verbreitung des Ausdauerenden Bingelkrautes (*Mercurialis perennis*) und der Waldgerste (*Hordelymus europaeus*) als Charakterarten des Elymo-Fagetums (verändert nach RAABE et al. 1987).



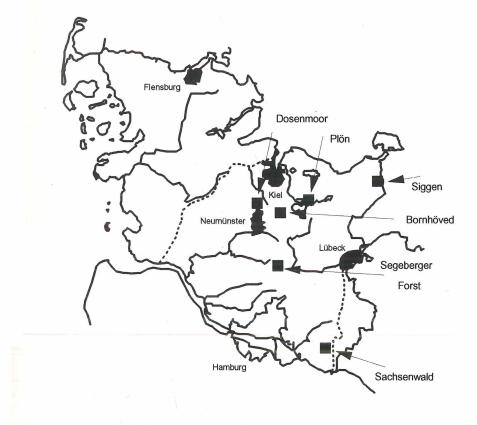
Abb. 13: Verbreitung der Schlanken Segge (*Carex strigosa*) und des Wiesen-Schachtelhalms (*Equisetum pratense*) in Schleswig-Holstein als Charakterarten der Erlen-Ulmen-Auenwälder (verändert nach DIERSSEN 1988).

4. Material und Methoden

4.1 Standorte

4.1.1 Beschreibung der Standorte

Die Fauna, insbesondere die Bodenfauna, der Wälder Schleswig-Holsteins wurde lange Zeit nur sporadisch und höchstens qualitativ erfaßt. Nur wenige Untersuchungen (z.B. Strenzke 1952) gingen über das Studium der Faunistik hinaus. Frühe faunistische Arbeiten konzentrierten sich zudem auf Sonderstandorte wie Bauernwälder und Kratts (z.B. Emeis et al. 1967). Seit 1984 hat sich eine quantitative bodenzoologische Forschungsrichtung entwickelt, die mit unterschiedlichen Methoden verschiedene Waldtypen vergleichend untersucht. Insgesamt wurden Wälder aus 6 verschiedenen Bereichen Schleswig-Holsteins untersucht, die sich alle in den waldreichen, südöstlichen Teilen des Landes befinden. In den einzelnen Gebieten wurden meist verschiedene Waldtypen unterschiedlich intensiv bearbeitet (Abb. 14). Die standörtliche Charakteristik ist in Tab. 3 aufgelistet. Die Erfassungsmethoden der Bodenfauna an den einzelnen Standorten werden in Kapitel 4.2.1. geschildert (Tab. 5).



 ${\it Abb.}\ 14: \ Verteilung\ der\ Waldstandorte,\ an\ denen\ bisher\ quantitative\ bodenzoologische\ Untersuchungen\ in\ Schleswig-Holstein\ stattfanden.$

Im Sachsenwald wurden folgende Wälder von Krost (1986) untersucht.

- 1. Ein Fichtenwald mit Krautschicht liegt auf podsoliger Parabraunerde. Die Bodenart ist Sand bis lehmiger Sand und mit einem pH-Wert von 3,4 relativ sauer. Die Krautund Strauchschicht entspricht einer typischen Fago-Quercetum Begleitflora auf saurem Boden.
- 2. Ein Fichtenwald ohne Krautschicht steht auf einem typischen Eisen-Humus-Podsol. Der pH-Wert des Bodens liegt ebenfalls bei 3,4. Eine Krautschicht ist auf Grund der Lichtarmut am Boden kaum ausgebildet. Nur Sauerklee (*Oxalis acetosella*) und die Dreinervige Nabelmiere (*Moehringia trinerva*) waren vereinzelt vorhanden.
- 3. Ein Buchenwald, der auf Parabraunerde aus sandigem Lehm bis lehmigem Sand stockt, ist mit einem pH-Wert im Boden von 3,7 etwas weniger sauer als die vorangehenden Wälder. Die Begleitflora ist ein Asperulo-Fagetum und typisch für saure Buchenstandorte.

Im Gebiet von **Plön** wurde im Jahre 1986 ein Transekt vom Erlenbruchwald bis zum Erlen-Eschen-Wald bearbeitet.

- 4. Der Erlenbruchwald liegt auf ehemaligem Seesand des Trammer Sees, auf dem sich eine ca. 10 cm hohe, schwarze Humusdecke gebildet hat. Im Frühjahr besteht eine mehr oder weniger regelmäßige Staunässe. Die Begleitflora ist in Wassernähe eine typische Erlenbruch-Vegetation mit Sumpf-Segge (*Carex acutiformis*) und Schilf (*Phragmites australis*). Die Humusauflage ist als ein Feuchtmull zu kennzeichnen, der pH-Wert liegt bei ca. 6,5.
- 5. Ein Erlen-Eschen-Wald schließt sich dem Erlenbruch an. Überschwemmungen durch den See treten hier nicht mehr auf. Die Streuauflage ist nur in geringem Maße ganzjährig ausgebildet, so daß sie als ein Mullhumus zu bezeichnen ist. Die Vegetation besteht neben Esche (Fraxinus excelsior) auch aus Erle (Alnus glutinosa) und Traubenkirsche (Prunus padus). In der Bodenvegetation herrscht die Brennessel (Urtica dioica) vor. Daneben sind aber auch Schwarze Johannisbeere (Ribes nigrum), als teilweiser Bodenbedecker der Efeu (Hedera helix) und Buchenwaldbegleiter wie Sanicel (Sanicula europaea) zu finden (Abb. 19). Der Boden ist mit einem pH-Wert von 4,6 deutlich saurer als der benachbarte Boden des Erlenbruchs (Tab 3).

Im Rahmen von Untersuchungen zur Hochmoorregeneration im **Dosenmoor** wurde auch ein Birkenbruchwald mit Bodenfallen von 1987 bis 1989 untersucht. Hierfür liegen wie bei den vorhergehenden Standorten Daten über die Spinnen- und Käferfauna vor (TIBURTIUS & IRMLER 1991).

6. Der Birken-Bruchwald besitzt durchschnittliche jährliche Grundwasserstände zwischen 20 cm und 30 cm unter Flur (Tiburtius & Irmler 1989). Ein Grundwasserstand unterhalb 60 cm wurde im Meßzeitraum nicht festgestellt. Der pH-Wert des Grundwassers war mit 4,0 bis 4,3 im Vergleich zu anderen Waldstandorten nicht sehr sauer. In diesem Betuletum pubescentis kamen neben Moorbirke (Betula pubescens) auch Vogelbeere (Sorbus aucuparia), Faulbaum (Rhamnus frangula) und Heidekrautunterwuchs (Calluna vulgaris) vor.

Im Gebiet von **Siggen** (Ostholstein) wurden zwei Standorte bearbeitet. Während der Eschen-Buchenwald nur 1984 beprobt wurde, wurde der Buchen-Mischwald zusätzlich im Rahmen eines Kalkmergel-Düngungsversuches von 1985 bis 1987 intensiv untersucht. Hier

kamen sowohl Bodenfallen als auch die Quadrat-Methode (siehe Kapitel 4.2.2) zum Einsatz.

7. Der Eschen-Buchen-Wald liegt auf feuchtem bis nassem Pseudogley und erhält Grundwasserzufuhr. Der Boden an diesem Standort ist nur wenig durchlüftet. Auch die Vegetation zeigt den quelligen Standort an. Nach Angaben von Schimming (1991) liegt zwar eine relativ gute Nährstoffversorgung vor; der Boden ist aber mit einem pH-Wert von 3,8 relativ stark versauert. Neben der Baumschicht mit Esche (Fraxinus excelsior) und Buche (Fagus sylvatica) befindet sich in der Strauchschicht vor allem noch Ahorn (Acer pseudo-platanus). In der Bodenvegetation ist neben Buschwindröschen (Anemone nemorosa) noch der Storchschnabel (Geranium robertianum) dominant. Weiterhin sind Perlgras (Melica uniflora) und Hexenkraut (Circea lutetiana) häufig zu finden.



Abb. 15: Buchenwald bei Siggen auf Parabraunerde. Die Vegetation gehört zum typischen Melico-Fagetum in seiner feuchten Ausprägung.

8. Der Buchen-Mischwald ist mittelfeucht bis frisch und stockt auf einer Parabraunerde aus Geschiebemergel (Abb. 15). Die Basenverarmung des Bodens ist weit fortgeschritten und der pH-Wert mit 3,8 relativ niedrig. Der Boden wird gut durchwurzelt und durchlüftet. Der Ah-Horizont ist zwar verarmt an Nährstoffen, aber die mittleren bis hohen Nährstoffressourcen ergeben einen hoch produktiven Buchenbestand (Schimming 1991). Die Auflage ist als feinhumusarmer Moder ausgeprägt (Abb. 17). Im Baumbestand ist neben Buche (Fagus sylvatica) und Eiche (Quercus robur) auch die Hainbuche (Carpinus betulus) vertreten. Die Krautvegetation setzt sich aus typischen

Arten des Asperulo-Fagetums in seiner nassen Ausprägung mit Binse (*Juncus effusus*), Storchschnabel (*Geranium robertianum*) und Hexenkraut (*Circea lutetiana*) zusammen. Die reiche Ausstattung der Krautschicht und ein hoher Anteil von Lichtarten spiegeln die Waldrandlage wider.

Die zwei Standorte des **Segeberger Forstes** wurden zunächst 1984 von VOGEL (1985) und im Verlauf der Jahre 1985 bis 1987 im Rahmen eines Kalkmergeldüngungsversuches untersucht.

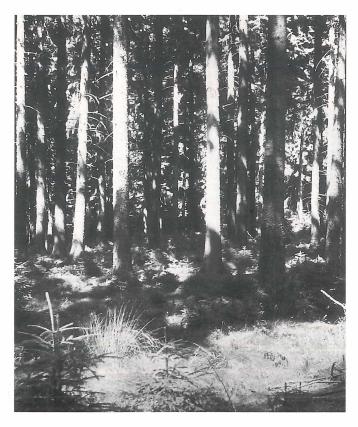


Abb. 16: Fichtenwald im Segeberger Forst auf Podsol. Die Bodenvegetation setzt sich aus Arten der Eichen-Birken-Gesellschaft (Querceto-Betuletum) zusammen.

9. Der Eichenwald liegt auf einem Eisen-Humus-Podsol, der aus weichselzeitlichem Schwemmsand über warthestadialem Moränensand besteht. Die Bodentextur ist relativ einheitlich mit einem hohen Sandanteil von 85 % bis 90 %. Der pH-Wert des Oberbodens liegt bei 3,2. Insgesamt ist der Eichenstandort durch die tiefwurzelnden Eichen noch mäßig mit Nährstoffen versorgt. Neben Eichen (Quercus robur) wachsen hier auch Lärche (Larix leptolepis) und Fichte (Picea sitchensis). Die Krautvegetation ist eine typische Betulo-Quercetum Begleitflora mit Harzer Labkraut (Galium harzynicum), Geschlängelter Schmiele (Avenella flexuosa) und Heidelbeere (Vaccinium myrtillus).

10. Auch der Fichtenstandort liegt auf einem Eisen-Humus-Podsol. Die Podsolierung ist aber weiter fortgeschritten, und der Boden ist durch höhere Grundwasserstände feuchter. Dieser Standort ist sehr arm an Nährstoffen und mit einem pH um 3,2 relativ sauer. Neben der Fichte kommt auch noch die Kiefer (*Pinus silvestris*) im Baumbestand vor. Die Bodenvegetation ist ebenfalls ein typisches Betulo-Quercetum, in der allerdings das Pfeifengras (*Molinia coerulea*) bereits anmoorige Bedingungen anzeigt (Abb. 16).

Von den 5 Standorten im Untersuchungsgebiet **Bornhöved** befinden sich 4 Laubwaldtypen in catenarer Anordnung vom Scheitel eines Moränenzuges bis zum Erlenbruchwald am Ufer des Belauer Sees. Wie in Siggen und im Segeberger Forst wurden die Bodenfallenmethode und die Quadrat-Methode von 1988 bis 1991 angewandt.



Abb. 17: Blick auf einen feinhumusarmen Moderhumus mit geringer Ausprägung des Oh Horizontes im Buchenwald bei Siggen.

- 11. Der Buchenwald (Abb. 18) befindet sich auf der Hochfläche auf einer Braunerde. Der Sandanteil im Boden ist hoch, und die Humusauflage ist als Moderhumus stark entwickelt (Abb. 20). Der pH mit 3,5 zeigt einen sauren Boden an. Der Baumbestand ist etwa 90 bis 100 Jahre alt und stark durchforstet. Die Bodenvegetation ist mäßig entwickelt und typisch für magere Standorte des Asperulo-Fagetums. Unter der Bodenvegetation ist das Flattergras (*Milium effusum*) dominant. Außerdem erreichen Sauerklee (*Oxalis acetosella*) und Sternmiere (*Stellaria holostea*) hohe Bedeckungsgrade.
- 12. Der anschließende Hangwald besitzt ebenfalls einen sandigen Boden. Ebenso sind die Nährstoffverhältnisse nicht günstiger als in dem Buchenwald. Dagegen ist die Bodenfeuchte durchschnittlich etwas höher. Der Mischwald ist aufgeforstet und hat neben Laubhölzern auch verschiedene Nadelhölzer. Vegetationskundlich ist der



Abb. 18: Buchenwald bei Bornhöved auf Braunerde. Die Vegetation beherbergt Arten des Asperulo-Fagetums als typische Assoziation der sauren Buchenwälder.

Bestand nicht einzugliedern. Neben den angepflanzten etwa 20-30 Jahre alten Bäumen kommen durch natürlichen Aufwuchs Eiche (*Quercus robur*) und Hasel (*Corylus avellana*) hoch. Außerdem ist die Brombeere (*Rubus spec.*) als Störanzeiger vertreten.

- 13. Zwischen den feuchten Bereichen am Ufer und dem Hang befindet sich ein relativ trockener Erlenwald mit Erle (*Alnus glutinosa*), Eiche (*Quercus robur*) und Traubenkirsche (*Prunus padus*). In der Bodenvegetation sind vor allem Buchenwaldbegleiter wie Riesenschwingel (*Festuca gigantea*) und Buschwindröschen (*Anemone nemorosa*) vorhanden. Dieser Standort liegt auf ehemaligen Seesanden, ist relativ kalkreich und mit einem pH von 4,6 kaum versauert. Die Vegetation kann jedoch als degeneriert angesehen werden (SCHRAUTZER et al. 1991). An diesem Standort wurde bei der Probenahme ein trockener und ein feuchter Bereich unterschieden.
- 14. Ein Erlenbruchwald ist nur an wenigen sehr feuchten Stellen fragmentarisch ausgebildet. Vegetationskundlich kann er kaum noch erkannt werden. Auch dieser Standort ist kalkreich und hat mit durchschnittlich 5,7 einen relativ hohen pH-Wert. Die Erle (Alnus glutinosa) ist einziger bestandsbildender Baum. Im Unterwuchs kommen neben Rohrglanzgras (Phalaris arundinacea), Sumpf-Segge (Carex acutiformis), Mädesüß (Filipendula ulmaria) und Sumpfdotterblume (Caltha palustris) vor. Auch an diesem Standort wurden zwei unterschiedlich feuchte Bereiche beprobt.
- **15. Der Fichtenwald** auf podsoliger Braunerde wurde nur mit Bodenfallen und Photoeklektoren bearbeitet. Eine Bodenvegetation ist kaum ausgebildet.



Abb. 19: Erlen-Eschenwald bei Plön auf Seesedimenten des Trammersees. Die Vegetation entspricht einer degenerierten Erlen-Eschenwald-Vegetation mit Begleitarten des Buchenwaldes.

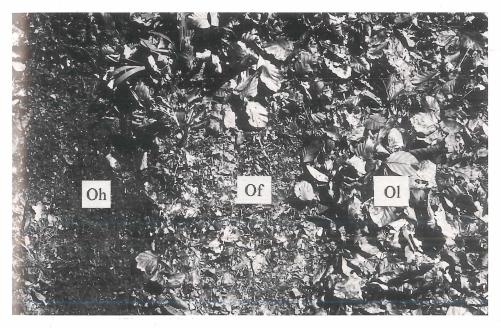


Abb. 20: Blick auf einen typischen Moderhumus mit deutlicher Schichtung in Ol, Of und Oh Horizont im Buchenwald bei Bornhöved.

Tab. 3: Grundcharakterisierung der untersuchten Waldböden an den einzelnen Untersuchungsstandorten. Es wurden neben eigenen Meßdaten auch Daten von Schleuss (1992), Schimming (1991) und Zingk (1988) verwendet. (Fi=Fichtenwald, Bu=Buchenwald, Es=Eschenwald, Ei=Eichenwald, Bi=Birkenbruch, Ha=Hangmischwald, Erbr=Erlenbruch, Erwa=trockener Erlenwald, mK=mit Krautschicht, oK=ohne Krautschicht, Pod=Podsol, Br=Braunerde, Parbr=Parabraunerde, Psgl=Pseudogley, Gy=Gyttja, Mo=Moder, Mu=Mull, muMo= mullartiger Moder, FMu=Feuchtmull).

	Sachsenwald				Siggen			L	Segeberg F.	
	Fi(mK) Fi(oK)		<) B	u	BuEs		Bu		Ei	Fi
Bodentyp Humusform Sandanteil (%) Ges.porenvol(%) Wassergehalt (Gew. %) Corg (%) Ca-Gehalt (g/kg) Mg-Gehalt (g/kg) pH (H ₂ O)	Pod Mo 55,5	Pod Mo 44,8	M. 46	3r 10 5,1	N 4 5 3 4	sgl /Iu 5,7 4,6 7,0 1,3	m	Parbr nuMo 46,9 57,4 32,2 2,1 3,4 1,4 3,8	Pod Mo 99,6 64,0 20,8 5,9 1,5 0,3 3,5	Pod Mo 79,0 68,0 26,7 51,0 1,7 0,3 3,3
	Bornhöved]			lön	Dosenmoor
	Bu	На	Erwa	Eı	rbr	Fi		Es	Er	Bi
Bodentyp Humusform Sandanteil (%) Ges.porenvol (%) Wassergehalt (Gew. %) Corg (%) Ca-Gehalt (g/kg) Mg-Gehalt (g/kg)	Br Mo 77,1 51,0 26,0 2,9 2,3 0,3	Br muMo 89,7 65,0 34,0 5,7 2,9 0,3	Gy Mu 75,0 88,0 44,4 21,5 10,0	FN 10 85 63 42 13	Gy Mu 5,0 5,0 2,0 3,0	Br Mo 89, 65,	7 6 8	Gy Mu 77,1 47,0	Gy FMu 92,2 57,0	Torf
$pH(H_2O)$	3,5	3,6	5,2	5	,9	3,1	l	4,6	6,5	4,1

4.1.2 Klima an den Standorten und Temperaturmessungen

Die jährlichen Niederschlagssummen in den Untersuchungsjahren liegen etwas höher als im langjährigen Durchschnitt der untersuchten Regionen. In Siggen fiel durchschnittlich 666 mm Niederschlag (langjähriges Mittel 600 mm bis 650 mm), im Segeberger Forst 862 (langjähriges Mittel 750 mm bis 800 mm), im Bornhöveder Gebiet 831 mm (langjähriges Mittel ebenfalls 750 mm bis 800 mm). Die langfristigen Jahresmitteltemperaturen liegen im gesamten Untersuchungsgebiet bei 8,1 bis 8,4 °C. Somit waren die Jahre 1985 bis 1987 um ca. 0,5 °C bis 0,8 °C kühler, die Jahre 1988 bis 1991 ca. 0,7 bis 1,0 °C wärmer als der langjährige Durchschnitt.

Tab. 4: Klimawerte für die Untersuchungsstandorte. Die Daten wurden dem monatlichen Witterungsbericht des Deutschen Wetterdienstes entnommen. Die Werte folgender Klimastationen wurden berücksichtigt: Für den Standort Siggen die Temperaturen der Klimastation Lensahn, die Niederschläge von Grube, für den Segeberger Forst die Station Wahlstedt, für das Bornhöveder Gebiet die Station Bornhöved. (T (d): Jahresduchschnittstemperatur, T (Ju): mittlere Julitemperatur, T (Ja): mittlere Januartemperatur, N (Sum): Jahresniederschlag, N (Ju): Juliniederschlag, N (Ja): Januarniederschlag).

	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991
Siggen: T(d) T (Ju) T (Ja) N (Sum) N (Ju) N (Ja)	7,4 16,8 -4,3 697 71 50	8,0 17,0 -0,1 693 114 84	7,5 15,9 -4,2 608 100 36	9,3 17,0 4,2 614 126 108			
Segeberg: T (d) T (Ju) T (Ja) N (Sum) N (Ju) N (Ja)	7,4 16,8 -5,0 800 88 50	7,8 16,5 -0,9 901 98 116	7,7 16,1 -4,9 887 127 57	9,0 16,2 4,1 960 113 132	,		
Bornhöved: T (d) T (Ju) T (Ja) N (Sum) N (Ju) N (Ja)			V	9,1 16,2 4,1 814 96 123	9,5 17,1 4,2 737 147 19	9,6 16,1 4,3 944 87 84	8,4 18,0 2,1 840 49 51

Temperaturmessungen wurden in den Wäldern bei Siggen und im Segeberger Forst mit dreifach Temperaturschreibern durchgeführt. Hierbei war ein Temperaturfühler ca. 5 cm über dem Boden, einer in der Streuschicht und einer ca. 5 cm im Boden befestigt. Zusätzlich war ein Temperatur-Feuchte-Schreiber in 2 m Höhe angebracht. Die Temperatur-Feuchte-Schreiber wurden jeweils in den drei Wintermonaten Januar bis März abgebaut. Im Waldgebiet von Bornhöved ist eine Klimamesseinrichtung aufgebaut, die unter anderem auch die Temperatur in den drei oben angeführten Horizonten mißt. Sie wird vom Projekt "Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette" betrieben. Die Temperaturdaten dieser Stationen wurden für die Berechnung der Respiration der Bodenfauna verwendet (siehe Kapitel 4.2.2).

4.2 Methoden der Erfassung und Berechnung der Produktivitäten

4.2.1 Erfassung der Bodenfauna an den einzelnen Standorten

In den im Folgenden aufgeführten Untersuchungen in schleswig-holsteinischen Wäldern kamen <u>Bodenfallen</u>, Photoeklektoren und die Quadratmethode zur Anwendung. Die Bodenfallenmethode eignet sich besonders zur Erfassung der laufaktiven Fauna an der

Bodenoberfläche. Als Fixierungsflüssigkeit in den Bodenfallen wurde 4% Formaldehyd mit etwas Entspannungsmittel (Agepon) verwendet. Die Bodenfallen hatten einen Umfang von 5,6 cm.

Als Photoeklektoren dienten Blechkästen von 1 m² Umfang, die Innen geschwärzt waren. An einer Seite wiesen sie eine Öffnung auf, die in eine Auffangvorrichtung mündete. In dem Auffanggefäß war ebenfalls 4 %iges Formaldehyd mit etwas Agepon.

Tabelle 5: Liste der an den einzelnen Standorten (siehe Kapitel 4.1) durchgeführten Methoden. BF: Bodenfalle, PE: Photoeklektor, QM: Qudaratmethode, Parallelprobenzahl in Klammern, alle Gruppen beinhaltet: Coleoptera, Araneida, Myriapoda, Isopoda, Gastropoda, Collembola.

Standort	Methode	Jahr, Wechsel	Tiergruppe	Bearbeiter
Sachsenwald	BF(4),PE (3)	1984, 14-täg.	Carabidae, Araneida	Krost 1985
Siggen: Buchenwald u.	BF(4),	1984, 14-täg.	alle Gruppen	Vogel 1985 u. Irmler
Eschenwald Siggen: Buchenwald u. Eschenwald	QM(3)	1984, 14-täg.	Collembola	Vogel 1985
Siggen: Buchenwald	BF(3)	1985, 14-täg.	alle Gruppen Diptera	IRMLER, MEYER
Siggen: Buchenwald	QM(3)	1985-1987, monatlich	alle Gruppen	Irmler
Segeberg	BF(4)	1984, 14-täg.	alle Gruppen	Vogel 1985 u. Irmler
Segeberg	QM(3)	1984, 14-täg.	Collembola	Vogel 1985
Segeberg	BF(3)	1985, 14-täg.	alle Gruppen Diptera	IRMLER MEYER
Segeberg	QM(3)	1985-1987, monatlich	alle Gruppen	IRMLER
Plön	BF(3)	1986, 14täg.	alle Gruppen	Irmler
Dosenmoor	BF(2)	1985-1990,	Coleoptera,	Tiburtius
		14-täg.	Araneida	& Irmler 1989
Bornhöved: Fichtenwald	BF(3), PE(3)	1988-1991, 14-täg. Araneida	Coleoptera,	HINGST u.a.
Buchenwald Erlenwald	BF(3), PE(3)	1988-1991, 14-täg.	Coleoptera, Araneida	HINGST u.a.
		Ü	Diptera	HELLER 1990, RIEF 1991, ROG- GENKAMP 1990
Buchenwald Erlenwald	QM(4)	1988-1991, monatlich	alle Gruppen u. Oribatida	Irmler
Mischwald	QM(2)	1988-1991, monatlich	alle Gruppen u. Oribatida	IRMLER

Die Quadratmethode wurde zur Erfassung flächenbezogener Individuendichten und Biomassen angewandt. Während in den Wäldern bei Siggen und im Segeberger Forst wegen der gleichzeitigen Untersuchung verschiedener Kalkungsparzellen aus arbeitstechnischen Gründen nur drei Parallelproben bearbeitet werden konnten, wurden in den Wäldern bei Bornhöved zur besseren statistischen Absicherung der Daten 4 Paralleproben genommen. Leider konnten aber in dem Hangmischwald wegen der geringen, zur Verfügung stehenden Fläche nur zwei Paralleproben genommen werden. Im Verlauf der Probennahme stellte sich auch heraus, daß der Erlenwald so uneinheitlich ist, daß jeweils 2 Parallelproben zu dem Typ des Erlenbruch und zwei zu dem des trockeneren Erlenwaldes zu rechnen waren, so daß für jeden der Typen nur zwei Parallelproben zur Verfügung standen. Eine genauere Beschreibung der Quadratmethode wird im Kapitel 4.2.2 gegeben. In Tabelle 5 sind die Untersuchungsstandorte mit den dort angewandten Methoden sowie der Untersuchungszeitraum aufgelistet.

4.2.2 Methode zur flächenhaften Erfassung der Meso- und Makrofauna des Bodens

Die Quadratmethode dient dazu flächenbezogene Bestandsaufnahmen der Fauna durchzuführen. Dieser Flächenbezug ist für eine Leistungsabschätzung der Fauna unerläßlich. Für die Quadratmethode wird ein Stechrahmen benötigt, der nach oben ein etwa 50 cm hohes Stangengerüst besitzt. Dieses Stangengerüst dient zur Halterung eines Gazekäfigs. Der Stechrahmen mit der Grundfläche von 0,1 m² wird in den Boden gesenkt. Mit einer Saugfalle werden daraufhin die Tiere der Bodenvegetation und der Bodenoberfläche in einen Behälter mit Formalin abgesaugt. Nach Entfernen des Gazekäfigs wird die Streulage bis zum Ah-Horizont eingesammelt. Der Ah-Horizont wird mit einem Stechring von 1/400 m² bis zu einer Tiefe von 4 cm beprobt. Eine gesonderte Probe wird mit dem Stechring für die Erfassung der Enchytraeidae und Nematoda genommen.

Aus den Streuproben wird im Labor zunächst durch Handauslese die Makrofauna separiert und anschließend mit einer Feinwaage (0,1 mg Genauigkeit) gewogen. Das Auflagesubstrat und die Bodenproben aus dem Ah-Horizont werden getrennt in einen Extraktionsapparat (KEMPSON et al. 1963) gegeben, um vor allem die Mesofauna auszutreiben. Hierbei werden auch noch eventuell übersehene Tiere der Makrofauna gewonnen. Als Fixiermittel im Trockenextraktions-Apparat wird Monoethylenglykol wegen seines geringen Dampfdruckes eingesetzt. Die Temperatursteigerung in dem Trockenextraktions-Apparat verläuft von 30 °C bis 65 °C über drei Wochen. Der Verlauf der Probengewinnung geht aus Abb. 21 hervor. Die so gewonnenen Proben werden über ein Sieb mit 0,2 mm Maschenweite gereinigt. Dadurch gehen allerdings sehr kleine Milben und Collembolen verloren. Zur Separierung von Enchytraeidae und Nematoda werden ca. 70 g bzw. 5 g Bodensubstrat der Naßextraktion nach Graefe (1984) unterworfen. Dieses zuletzt beschriebene Verfahren wurde nur in den Jahren 1990 und 1991 in den Wäldern des Gebietes bei Bornhöved angewandt. Im wesentlichen entspricht die Probennahme dem Verfahren, dessen Effektivität BECK (1987a) beschreibt.

Die erhaltenen Werte wurden auf die Fläche von 1 m² berechnet, in dem die Werte mit 10 bzw. mit 400 multipliziert wurden. Für die Enchytraeidae und Nematoda wurde das Bodengewicht der flächenbezogenen Probe als Bezugsmaß für das Aliquot genommen, das zur Naßextraktion kam. Die Umrechnungsfaktoren unterschieden sich daher zwischen den einzelnen Proben.

Mit der oben beschriebenen Probennahme können nicht alle Tiergruppen gleichermaßen effektiv untersucht werden. So werden die tiefgrabenden (anektischen) Regenwürmer mit

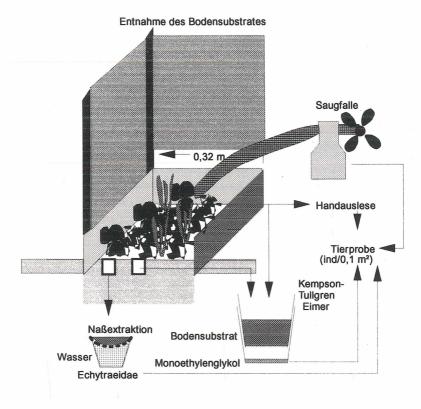


Abb. 21: Schema der Probenentnahme und Verarbeitung zur Bestimmung der Bodenfauna.

der Formalin- oder Elektromethode (THIELEMANN 1982) besser als mit der Handauslese erfaßt, die in der Regel nur eine Bodentiefe bis 20 cm Tiefe berücksichtigt. Für Nematoden wird vielfach der Oostenbrink-Funnel (Oostenbrink 1960) zur Austreibung der Tiere vorgeschlagen. Diese Methoden wurden bislang bei der Gewinnung von Bodenfauna in schleswig-holsteinischen Wäldern noch nicht in größerem Umfang angewandt, so daß realistische, quantitative Werte für diese Gruppen noch fehlen. In den Moderhumus - und Rohumus Wäldern kommen Regenwürmer nahezu ausschließlich in der Streu vor, so daß für diese Wälder die in Tabelle 38 dargestellten Werte realistische Besiedlungsdichten und Biomassen wiedergeben. Bei gelegentlichen Nachgrabungen (bis Spatentiefe) konnten auch keine zusätzlichen Regenwürmer aus dem Ah-Horizont gewonnen werden. Allerdings sind die Regenwürmer in dem Erlenbruch durch die Methodik wahrscheinlich unterrepräsentiert. Hier wurde 4 x die Elektromethode angewandt. In den Proben dieser Methode konnten im Erlenwald und im Erlenbruch keine tiefgrabenden Regenwürmer gefunden werden, obwohl sie dort mit der Quadratmethode vereinzelt nachgewiesen wurden (siehe Kapitel 5.9). Die Seltenheit dieser Arten kann mit den relativ hoch stehenden Grundwasserständen zusammenhängen. Auch die Regenwurmdichte ändert sich unter Berücksichtigung der Elektromethode nur unwesentlich, da durch diese Methode Jungtiere im Gegensatz zur Quadratmethode kaum erfaßt werden. Da mit der Elektromethode (EM) besonders große Tiere gewonnen werden, ergaben sich unter Berücksichtigung der Elektromethode für den Erlenbruch um durchschnittlich 50 % höhere Biomassen als ohne diese Methode. Im Erlenwald lag die Erhöhung nur um 20 %. Da diese Werte aber noch im Rahmen der durch die Standortsheterogenität begingten Ungenauigkeit der Erfassung liegt (Tab. 7) wurde auf eine Korrektur der mit der Quadratproben erzielten Werte verzichtet. Es muß aber davon ausgegangen werden, daß die Regenwurmbiomasse im Erlenwald und Erlenbruch um ungefähr diese Prozentsätze höher liegt als die Werte, die auf der Quadratmethode fußen. Gesonderte Methoden sind auch für die Erfassung der Protozoa anzuwenden. Bisher wurden die Testacea im Rahmen des "Ökosystemforschungsprojektes Bornhöveder Seenkette" mit der Bengalrosa-Formol-Methode untersucht (RITTER 1989).

Die Gewichtsdaten der Mesofauna werden über Mittelwerte für einzelne Tierarten oder -gruppen ermittelt. Eventuell übersehene Tiere der Makrofauna aus den Streuproben werden nachträglich gewogen. Eine Gewichtsdifferenz zwischen direkt gewogenen oder nach Lagerung in Monoethylenglykol gewogenen Tieren war nicht statistisch abgesichert festzustellen. Mittelwerte für das Frischgewicht der Mesofauna sind in Tabelle 6 angegeben.

Tabelle 6: Durchschnittliche Frischgewichte (Frgew.) von Taxa der Mesofauna.

Art/Gruppe	Frgew. (mg)	Art/Gruppe	Frgew. (mg)		
Oribatida (Hornmilben)	,	Collembola	, ,		
Spatiodamaeus u.ä.	0,40	Tomocerus u.ä.	0,08-0,27		
Damaeus onustus u.ä.	0,60	Isotomurus u.ä.	0,07-0,12		
Platynothrus u.ä.	0,05	Onychiurus u.ä.	0,030		
Nothrus palustris u.ä.	0,20	Lepidocyrtus u.ä.	0,030		
Euzetes globosus u.ä.	0,29	Isotomiella u.ä.	0,010		
Galumna u.ä.	0,03	Tullbergia u.ä.	0,010		
Steganacarus magnus u.ä.	0,30	Folsomia u.ä.	0,015		
Xenillus tegeocranus	0,11	Hypogastrura u.ä.	0,02-0,08		
Tritegus bifidatus u.ä.	0,09	Gamasina u.ä.			
Achipteria u.ä.	0,02	kleine	0,03		
Uropodina	0,05	mittlere	0,08		
1]	große	0,17		

Die statistische Absicherung der so gewonnenen Daten kann nicht im Einzelnen für jede Art dargestellt werden. Dies ist zumindest für seltene Arten auch nicht möglich. Bei den einzelnen Probennahmen schwankt der Variationskoeffizient erheblich, da nahezu alle Bodenorganismen stark aggregiert auftreten. Im Jahresdurchschnitt gleichen sich aber saisonale Schwankungen und kleinräumige Dichteunterschiede aus. Die im Folgenden angegebenen Variationskoeffizienten (Standardabweichung x 100/Mittelwert) und Repräsentativitäten (1-Standardabweichung/Mittelwert) einzelner Gruppen an den verschiedenen Standorten beziehen sich daher auf den Jahresdurchschnitt (Tab. 7). Jeweils 3 Parallelproben wurden in den Wäldern bei Siggen und im Segeberger Forst, 4 Parallelproben in dem Buchenwald und Erlenwald und 2 Parallelproben im Hangwald bei Bornhöved genommen. Im Erlenwald waren jeweils 2 Parallelproben im Bereich des trockenen Erlen-

waldes und 2 im Bereich des nassen Erlenbruches vorhanden (Tab. 5). Da die Untersuchungen in unterschiedlichen Jahren stattfanden, wurden auch die Schwankungen der Biomassen zwischen den Jahren statistisch untersucht (Tab. 7). Es zeigt sich, daß die Schwankungen zwischen den einzelnen Parallelproben zu Abweichungen von 10 % bis 30 % vom Mittelwert führen, der deshalb mit 70 % bis 90 % den tatsächlichen Mittelwert repräsentiert. Größere Unterschiede treten vor allem bei Tiergruppen mit selteneren und größeren Arten wie den Gastropoda oder in sehr heterogenen Standorten wie dem Erlenbruch auf. In diesen Fällen kann die durchschnittliche jährliche Abweichung bis zu 50 % des Mittelwertes betragen. Die Abweichungen zwischen den Jahren liegen in der gleichen Größenordung wie die zwischen den Parallelproben. Bei einzelnen Gruppen können größere Abweichungen auftreten. Besonders in den Fällen, wo diese Gruppen in den entsprechenden Wäldern relativ selten sind, können hohe Abweichungen vom Mittelwert entstehen. Diese liegen aber ebenso wie bei der Gesamtbiomasse in der gleichen Größenordnung wie beim Vergleich zwischen den Parallelproben, so daß das mehrjährige Mittel sowohl einzelner Tiergruppen als auch der Summe aller erfaßten Tiere zu 70 % bis 90 % den tatsächlichen Mittelwert repräsentiert.

Tab. 7: Variationskoeffizienten (VK) und Repräsentativitäten (Rep) für die wichtigsten Gruppen der Bodentiere an einigen Waldstandorten.

			Bornl	növed			Sig	gen	Segeberg			
Gruppe	Buc	he	На	ing	Eı	rle	Bu	che	Eio	:he	Ficl	nte
Ind.dichte	VK	Rep	VK	Rep	VK	Rep	VK	Rep	VK	Rep	VK	Rep
Collembola	19,4	0,81	14,8	0,85	39,2	0,61	13,7	0,86	5 <i>,</i> 7	0,94	10,0	0,90
Oribatida	27,3	0,73	4,1	0,96	26,1	0,74	19,5	0,81	6,2	0,94	28,0	0,72
Araneida	36,9	0,63	21,6	0,78	68,2	0,32	19,9	0,86	21,8	0 <i>,</i> 78	12,0	0,88
Coleoptera	28,3	0,72	0,9	0,99	18,7	0,81	18,5	0,82	32,9	0,67	1,6	0,98
Gastropoda	58,5	0,41	44,2	0,56	19,6	0,80	14,1	0,86	20,4	0,80	70,7	0,29
Gesamtfauna	16,7	0,83	7,0	0,93	19,4	0,81	16,0	0,84	5,1	0,95	21,9	0,78
Biomasse	zwischen den Parallelproben											
Collembola	11,6	0,88	1,7	0,98	17,1	0,83	4,1	0,96	16,7	0,83	17,0	0,83
Oribatida	30,0	0,70	4,1	0,96	23,2	0,77	20,4	0,80	3,3	0,97	28,5	0,72
Araneida	29,9	0,70	47,5	0,52	44,7	0,55	41,4	0,59	39,4	0,61	40,1	0,60
Coleoptera	41,1	0,59	28,9	0,71	27,4	0,73	28,7	0,71	13,5	0,87	27,5	0,72
Gastropoda	146		13,1	0,87	52,4	0,48	54,0	0,46	20,6	0,79	70,7	0,29
Gesamtfauna	32,3	0,68	1,7	0,98	16,5	0,84	13,6	0,86	4,1	0,96	18,8	0,81
Biomasse				zwi	schen c	den Unt	ersuch	ungsjah	ren			
Collembola	10,9	0,89	17,0	0,83	21,6	0,78	12,3	0,88	23,0	0,77	4,5	0,96
Oribatida	15,7	0,84	28,1	0 <i>,</i> 72	13,4	0,87	32,7	0,67	19,6	0,80	35,0	0,65
Araneida	14,6	0,85	38,2	0,62	23,2	0,77	13,3	0,82	17,6	0,82	35,0	0,65
Coleoptera	24,7	0 <i>,</i> 75	23,3	0 <i>,77</i>	16,0	0,84	16,6	0,83	10,1	0,90	4,0	0,96
Gastropoda	39,3	0,61	48,4	0,52	40,5	0,60	33,6	0,66	32,0	0,68	70,0	0,30
Gesamtfauna	12,1	0,88	17,7	0,82	10,9	0,89	19,0	0,81	9,1	0,90	30,0	0,70

Für häufige Tierarten liegen die Abweichungen vom Mittelwert der Parallelproben durchschnittlich zwischen 30 % und 50 %. Bei seltenen Arten können sie aber auch bis zu 100 % oder darüber betragen. Auch die Abweichungen vom mehrjährigen Mittel liegen in dieser Größenordnung. Die Abweichungen zwischen den Jahren können teilweise zu geringeren, teilweise aber auch zu höheren Varianzen des mehrjährigen Mittels führen. Der Mittelwert der Individuendichten ist daher relativ schwach abgesichert. Er kann nur zu 50 % bis 70 % den tatsächlichen Mittelwert repräsentieren.

4.2.3 Kalkulation der Biomasse und Produktion der Bodentiere

Um eine Umrechnung der auf die beschriebene Weise als Frischgewicht ermittelten Biomassen in vergleichbare Trockengewicht Angaben zu gewährleisten, wurden für die häufigsten Tierarten die Verhältnisse von Trockenmasse (TM) zu Frischmasse (FM) gemessen. Ebenso wurde an diesen Tieren der N- und C-Gehalt mit einem H-C-N-Analyzer der Fa. Heraeus bestimmt. Der Ca- und Mg-Gehalt konnte wegen der für den Aufschluß benötigten Menge nur an wenigen Tieren ermittelt werden. Als Aufschlußverfahren wurde der Salzsäure-Salpetersäure-Aufschluß angewendet. Insgesamt wurden bisher an 145 Tierarten das FM/TM Verhältnis bestimmt. Da an einigen Tiergruppen Wiederholungsmessungen durchgeführt wurden, liegen insgesamt 164 Meßwerte vor. Für 67 Tierarten liegen N- und C-Gehalte und für 21 Tierarten die Ca- und Mg-Gehalte vor (Tab. 8).

Tab. 8: Trockengewichtsprozente, N- und C-Gehalte sowie Ca- und Mg-Gehalte einiger wichtiger Bodentiergruppen (VK=Variationskoeffizient).

Tiergruppe	n	TG	VK	N (%)	VK	C (%)	VK	Ca	Mg
		(%)						(%)	(%)
Gehäuseschnecken	6	42,1	9,6	3,8	15,8	26,5	6,4	15,3	0,1
Nacktschnecken	6	29,9	13,0	6,0	20,0	34,8	18,0	1,7	0,2
Coleoptera	48	37,8	15,8	9,7	6,8	51,3	3,4	0,4	0,1
Araneida	17	31,6	26,3	10,1	5,8	48,7	1,9	0,7	0,2
Isopoda/Diplopoda	10	36,6	3,3	7,6	2,4	41,0	3,5	7,4	0,3
Collembola	7.	33,3	20,0	13,0	1,8	47,8	3,3	0,7	0,1
Diptera Larvae	19	29,4	27,8	10,3	17,0	51,7	23,2	0,6	0,1
versch. Larvae	17	30,2	35,9	9,2	7,8	51,3	3,1		
Oligochaeta	6	22,4	9,9	11,0	7,3	47,6	1,3	1,1	0,1
Lepidoptera Larvae	4	28,2	9,0	8,8		52,0	-	2,0	0,2
Oribatida	5	50,0	3,2	10,0		45,2			
Gamasina	5	43,4	3,8	10,8		48,3			
Dermaptera	6	35,8	4,8	10,7		52,1	~	0,4	0,1
Opilionida	5	22,9	9,9	11,5	. ~	47,0	-		
Chilopoda	3	35,2	4,9	10,0		52,9	0,6	0,1	

Die statistische Absicherung der Individuendichten ist abhängig von der Heterogenität des Standortes und den methodischen Fehlern bei der Aussortierung und der Extraktion. Da der Fehler, der durch die Extraktion entsteht, kaum gemessen werden kann, muß sich die Fehlerabschätzung auf die Probennahme beschränken. Bei der Umrechnung auf die flächenbezogenen Trockengewichte der Biomasse und die Elementgehalte kommen zusätzlich noch Fehler hinzu, die durch die Umrechnung mit den verschiedenen Faktoren zustande kommen. Für die Individuenzahl ergibt sich eine statistische Abweichung vom Mittelwert zwischen 1 % und 20 %, für die Biomasse zwischen 1 % und 30 % zuzüglich ca. 10 % durch die Umrechnung in Trockengewicht und weitere ca. 10 % bei Angaben von N, C, Ca oder Mg. Damit muß für diese Angaben mindestens mit statistischen Fehlern von ca. 50 % gerechnet werden (Tab. 8).

Tab. 9: P/B-Quotienten und einige ökologische Effizienzen für verschiedene Bodentiergruppen.

Gruppe	P/B	P/R	A/C	Quelle
Collembola	4,9	143	35	Mittmann 1980
Oribatida	2,5	25	45	Grimm & Funke 1986
Dermaptera	3,6	39	88	Irmler & Hingst 1993
Gastropoda	2,9	65	70	Corsmann 1989a
Diplopoda	3,8	71	10	Peterson & Luxton 1982
Isopoda	1,9	33	33	Peterson & Luxton 1982
Lepidoptera larv.	3,0	16	48	IRMLER et al. 1989b
Araneida	3,8	54	100	Irmler & Heydemann 1985
Staphylinidae	4,9	83	70	Schäfer 1983
Carabidae		42	66	Grimm & Funke 1986
Elateridae Larvae	5,0	40	15	Grimm & Funke 1986
Lumbricidae	0,6	11	13	R Öмвке 1989
Gamasina	7,0	345	67	Habersaat 1991
Chilopoda	2,2	27	<i>7</i> 5	eigene Untersuchung
Enchytraeidae	2,5	22	30	Römbke 1989
Opilionida	5,0	40	100?	Grimm & Funke 1986
Diptera saprophag	1,6	40	15	Grimm & Funke 1986
Diptera zoophag	1,6	84	90	Grimm & Funke 1986

Die Produktion der Bodentiere wird auf unterschiedliche Weise berechnet. Der Sauerstoffverbrauch der kleinen Bodentiere der Mesofauna kann mit der Formel von Ryszkowski (1975) Y=0,357 · X $^{0.813}$ (Y als μ l $\rm O_2 \cdot h^{-1}$, X=Frischgewicht in mg) berechnet werden, wobei ein $\rm Q_{10}$ von 2,5 zur Einbeziehung der Temperatur verwendet wurde. Für Regenwürmer (Lumbricidae) lautet die Beziehung zwischen Sauerstoffverbrauch und Frischgewicht in g Y=93 · X $^{0.84}$ für Lumbricus rubellus und Y=119 · X $^{0.71}$ für Dendrodrilus rubidus (AXELSSON et al. 1984). Der verbrauchte Sauerstoff kann mit 1ml $\rm O_2$ = 19,62 Joule in Energieäquvalente umgerechnet werden. Für einige Bodentiere wurde auch das Verhältnis zwischen durchschnittlicher Biomasse und Produktion (P/B) zu Produktionsberechnung herangezogen (Tab. 9). Ebenfalls über ökologische Effizienzen lassen sich die übrigen Parameter der Produktivität errechnen. Diese ergeben sich aus der Formel C=P+R+FU

(C=Konsumtion, P=Produktion, R=Respiration, FU=Defäkation) und A=P+R (A=Assimilation). Über die ökologischen Effizienzen P/R und A/C lassen sich damit der Stoff- und Energiehaushalt der Tiere abschätzen (Tab. 9). Für die Collembola und Oribatida wurden die so ermittelten Konsumtionen mit der aus einem anderen Berechnungsverfahren nach LUXTON (1981) verglichen. Diese Berechnung erfolgt nach log C=0,040T+0,182 (C als % Konsumtion des Körpertrockengewichtes, T=Temperatur). Der Vergleich der nach beiden Verfahren berechneten Konsumtion ergab nur geringfügige Unterschiede. Für Laufkäfer (Carabidae) kann die Produktion nach GRÜM (1976) mit der Formel P=B(-0,15+0,58·lnF) (P=Produktion, B=Biomasse der Adulti, F=Eizahl) ermittelt werden.

4.3 Standortvergleich und Standortfaktoren

Für den Vergleich der biozönotischen Zusammensetzung der Bodenfauna wurden soweit wie möglich alle zur Verfügung stehenden Daten herangezogen. Dies hat zur Folge, daß durch die Vielfalt der unterschiedlichen Erfassungsmethoden an den einzelnen Standorten (Tab. 3) kein übergreifender Vergleich mit einer Methode möglich ist. Die einzelnen Erfassungsmethoden sind so selektiv, daß es keine Möglichkeit einer quantitativen Vergleichbarkeit gibt. Trotzdem scheint es im Sinne einer möglichst großen regionalen Vollständigkeit notwendig, alle zur Verfügung stehenden Standorte in einen Vergleich einzubeziehen. Daher wurde ein mehr oder weniger halbquantitativer Weg verfolgt, wohl wissend, daß bei der faunistischen Datenauswertung dieser Weg fragwürdig ist. Dazu wurden die Dominanzen der jeweiligen Tierarten methodenspezifisch errechnet. Lag eine flächenbezogene Erfassungsmethode vor, wurden die dadurch ermittelten Dominanzwerte der Art benutzt. Es wurden folgende <u>Häufigkeitsklassen</u> vergeben: >30 % = 5, 10-30 % = $\frac{1}{4}$, 5-10 % = 3, 2-5 % = 2, < 2 % = 1. Da durch Bodenfallen größere und seltenere, laufaktive Arten vergleichsweise häufiger erfaßt werden als durch flächenbezogene Erfassungsmethoden, wurde für Daten, die mit der Bodenfallenmethode gewonnenen wurden, als höchste Häufigkeitsklasse 4 gewählt, so daß für diese Arten die Dominanzklasse 4 = >10% bedeutet. Die auf diese Weise erstellten Tabellen können nur andeutungsweise die quantitativen Verhältnisse in der Biozönose wiedergeben. Sie sind vor allem zum Vergleich der Artenzusammensetzung an den einzelnen Standorten gedacht.

Für die Standorte bei Siggen, im Segeberger Forst und bei Bornhöved liegen neben der flächenbezogenen Erfassung der Bodenfauna auch standörtliche Bodencharakteristika vor, so daß mittels der Daten der Quadrat-Methode und der bodenkundlichen Daten eine standortbezogene Auswertung des Vorkommens einzelner Tierarten durchgeführt werden konnte.

Von den <u>Standortfaktoren</u>, die für den Vergleich der Standorte verwendet wurden, wurden der pH-Wert und die Bodenfeuchte gleichzeitig mit der monatlichen Probennahme der Bodentiere gemessen. Der <u>pH-Werte</u> wurde in dem mit Aqua dest. aufgeschlämmten Boden gemessen. Die <u>Bodenfeuchte</u> wurde gravimetrisch aus der Differenz zwischen Feuchtgewicht und Trockengewicht (10 Tage bei 105°C) berechnet und auf das Frischgewicht bezogen. Der Sandanteil, das Gesamtporenvolumen, der C-org.-Gehalt, der Ca-Gehalt und der Mg-Gehalt wurden aus SCHLEUSS (1992) und SCHIMMING (1991) übernommen. <u>Ca und Mg</u> wurden von beiden Autoren aus dem HCL-Aufschluß als pflanzenverfügbare Elemente bestimmt. <u>C-org.</u> wurde mit der Ströhlein-Apparatur durch Trockenveraschung ermittelt. Das <u>Gesamtporenvolumen</u> wurde aus der Lagerungsdichte des Bodens und der Dichte der Festsubstanz abgeleitet. Der <u>Sandanteil</u> wurde nach Fraktionierung im Schüttelsieb gravimetrisch bestimmt. Die Bestimmung der Elementgehalte im Rahmen der Kalkmergelversuche wird im Kapitel 4.4 beschrieben.

Eine Methode, Artenbestände und Standortcharakteristika bei landschaftsökologischen Datenerhebungen zu korrelieren, bietet die <u>Kanonische-Korrespondenz-Analyse</u> (JONGMANN et al. 1987). Mit der "Canonical Correspondence Analysis" (CCA) werden die Artenbestände der einzelnen Standorte nach ihrer Ähnlichkeit mit einem iterativen Ordinations-Algorithmus angeordnet und in einem mehrdimensionalen Raum entsprechend ihrer Ähnlichkeit verteilt. Dies bedeutet, daß Standorte mit ähnlichen Tierbeständen sehr eng beieinander liegen. Entsprechend liegen unähnliche Standorte weit voneinander entfernt. Gleiches gilt für die einzelnen Arten. Arten, die häufig zusammen auftreten, liegen im Raum nahe bei einander. Die Konvergenz der Arten oder Artenbestände mit den Achsen wird durch Eigenwerte (eigenvalues) zwischen 0 und 1 angezeigt. Vom Programm "CANOCO" (Microcomputer Power, New York, U.S.A.) werden 4 Achsen berechnet. Durch die ersten beiden Achsen wird in der Regel der größte Teil der Gesamtvarianz der Artenbestände abgedeckt, so daß aus Gründen der Darstellung nur diese beiden Achsen dargestellt werden.

Bei der Ordinierung der Umweltfaktoren wird ebenso wie für die Artenbestände verfahren. Die Umweltvariablen werden als Pfeile dargestellt. Die Pfeilspitze weist in die Richtung, in der der entsprechnde Umweltfaktor zunimmt. Liegt der Pfeil sehr dicht an einer Achse, so weist er eine hohe Konvergenz mit den Arten oder Artenbeständen dieser Achse auf. Die Länge der Pfeile gibt die Stärke der Korrelation mit den Artenbeständen wieder.

In die Auswertung mit der Kanonischen-Korrespondenz-Analyse kamen nur Arten, die mit zahlreichen Individuen gefunden wurden. Insbesondere solche Arten, die nur an einem Standort und dort auch noch selten gefunden wurden, können nicht mit dieser Methode untersucht werden.

Der "Erklärungsanteil" der einzelnen kanonischen Achsen an der gesamten Varianz der Artenbestände kann durch Division des Eigenwertes der jeweiligen kanonischen Achse durch die Gesamtsumme aller kanonischen Eigenwerte errechnet werden. Das Programm "CANOCO" liefert in der Version 3.1 die angenäherten Covarianzen zwischen den Arten und den Umweltvariablen. Diese werden durch eine multivariate Regression berechnet. Die Berechnung des Erklärungsanteils (100 x Bestimmtheitsmaß r²) der einzelnen Umweltparameter an der Gesamtvarianz kann separat oder kumulativ erfolgen. Da einige der benutzten Umweltparameter stark mit einander korreliert sind, kann bei einer kumulativen Darstellung die Bedeutung des betreffenden Parameters verloren gehen. Daher werden im Folgenden die Erklärungsanteile der Umweltparameter separat angegeben. Die Summe der Erklärungsanteile der einzelnen Umweltparamter kann daher über 100 % werden. In der Version 3.1 des Programms "CANOCO" werden zusätzlich die Varianzen jeder Art durch eine chi-Quadrat Statistik bestimmt sowie der Anteil der Erklärung aller einbezogenen Umweltparameter an der Gesamtvarianz der Art. Dieser Wert ist als Erklärungsanteil für die Gesamtheit der benutzten Umweltparameter zu sehen. Der kumulative Erklärungsanteil aller benutzen Umweltparameter entspricht daher diesem Wert.

Mit der CCA läßt sich die Bedeutung einzelner Umweltparameter für die Verteilung von Arten und Artenbeständen abschätzen. Die auf diese Weise ermittelte Bedeutung der einzelnen Umweltparameter für die Verteilung der Art ist nicht zu vergleichen mit der durch physiologische Experimente gewonnenen Erkenntnisse. Arten besitzen eine bestimmte physiologische Potenz und ein bestimmtes Verhaltensmuster, die unter bestimmten Umweltfaktoren ein Lebensoptimum für diese Art gewährleisten. In der Natur wird dieses Optimum durch Konkurrenzverhältnisse verschoben. Das im Freiland bestimmte Optimum einer Art kann daher von dem physiologischen Optimum sehr verschieden sein. Mit der CCA lassen sich daher nur Zeigerqualitäten der Arten für bestimmte Freilandbedingungen ermitteln. Da mit der CCA die Zeigerqualitäten der Arten nicht für

einen bestimmten Wertebereich eingegrenzt werden, wurde eine Gausreaktionskurve (gaus response curve) für häufige, unimodal verteilte Arten berechnet (JONGMAN et al. 1987). Diese Gausreaktionskurve folgt der Funktion

$$Ey_{ik} = c_k e^{(-0.5 \cdot (x_i - u_k)^2/t_k^2)}$$

Hierbei ist E=erwartete Abundanz bei einem bestimmten Umweltfaktorwert für die Art k am Standort i, c_k =Maximum der Kurve für die Art, x_i =Wert des Umweltfaktors am Standort i, u_k =Umweltoptimum der Art k und t_k =Toleranz der Art k gegenüber dem Umweltfaktor. Die einzelnen Werte für diese Funktion erhält man nach Ter Braak & Looman (1986), indem man die 2. Polynomeregression errechnet. Das Optimum ergibt sich dann aus

$$u = -b_1/2(b_2)$$

die Toleranz

$$t=1/\sqrt{(-2b_2)}$$

Das Maximum kann als relatives Maximum für 100% dargestellt werden oder als Abundanzwert beim Optimum der Art. Die Toleranz gibt die halbe Strecke zwischen den beiden Wendepunkten der Gausreaktionskurve wieder.

Die Ähnlichkeiten der Faunengemeinschaften wurden weiterhin mit der ungewichteten Average Cluster Analysis (SNEATH & SOKAL 1973) geprüft, wobei die einzelnen Gemeinschaften mit Hilfe der Dominanzidentitäten (RENKONEN 1938) oder der Artenidentitäten (JACCARD 1912) verglichen wurden. Die ungewichtete Average Cluster Analysis wurde gewählt, um ein hohes Maß an Objektivität zu erhalten.

Als <u>Artendichte</u> wird die Menge der Arten auf einer Fläche bezeichnet. Da die Artendichte nicht proportional zur Flächengröße ansteigt, können nur gleiche Flächengrößen verglichen werden. Wegen der Fläche der Quadratproben wurde hier die Flächengröße von 1/10 m² gewählt.

<u>Dominanzidentität</u> ist die Übereinstimmung im Dominanzspektrum zweier Tiergemeinschaften. Sie wird mit dem Renkonenindex (RENKONEN 1938) als Summe der minimalen Dominanzen von gemeinsamen Arten zweier Tiergemeinschaften definiert.

Die <u>Artenidentität</u> beschreibt die Ähnlichkeit zweier Artenbestände. Sie wurde mit Hilfe des Jaccardindex (JACCARD 1912) n/(a+b-n) (a= Artenanzahl in Bestand a, b=Artenanzahl in Bestand b, n=gemeinsame Arten in a und b) berechnet.

Die <u>Diversität</u>, als Maß für die Vielfalt einer Artengemeinschaft, wird nach Shannon & Weaver (1963) nach folgender Formel berechnet:

$$Hs = -\sum_{i=1}^{s} ni \cdot \ln ni$$

(Hs = Diversität, s = Anzahl der Arten, ni = Anzahl der i-ten Art)

Die <u>Eveness</u> (E) gibt die quantitative Verteilung der Arten in einer Artengemeinschaft wieder, indem sie die errechnete Diversität (Hs) mit der theoretischen bei Gleichverteilung der Arten (Hs(max.)) vergleicht. Sie wird nach der Formel E = Hs/Hs(max.) berechnet.

4.4 Messung der Abbauraten und der Elementgehalte

Abbauraten der Streu wurden mit Hilfe der von Edwards & Heath (1963) eingeführten Netzbeutel-Methode bestimmt.

Die Netzbeutel-Methode dient dazu, folgende Fragen über den Abbau des Streusubstrates zu klären:

- 1. Wie verläuft der Masseverlust während des Abbauprozesses?
- 2. Wie verändert sich die chemische Zusammensetzung während des Abbauprozesses?
- 3. Welchen Einfluß haben verschiedene Gruppen der Bodenorganismen (Größenklassen der Fauna sowie Pilze und Bakterien)?

Die Netzbeutel-Methode kann zwar zu diesen Fragen Antworten liefern, birgt jedoch auch einige Fehlerquellen. Zum einen wird eine mikrobielle und abiotische Veränderung durch den künstlichen Einschluß der Streu geschaffen. Zum anderen können während des Abbauprozesses Wurzeln in die Netzbeutel dringen und so die gravimetrische Bestimmung des Masseverlustes verfälschen. Bei zu großer Maschenweite der Netzbeutel läßt sich auch ein geringer Verlust bereits zerkleinerten Streu nicht ganz ausschließen, Außerdem ist zu berücksichtigen, daß der Trocknungsvorgang selbst den natürlichen Zustand der Streu verändert oder zumindest den Abbauprozess anfangs leicht verzögert. Für die Ausschlußeffekte auf verschiedene Bodenorganismen konnte FRIEBE (1988) feststellen, daß erst bei einer Maschenweite von < 0,12 mm ein absoluter Ausschluß der Makrofauna (> 2 mm Länge) gewährleistet wird. Kleinste Nematoden lassen sich auch bei einer Maschenweite von 0,02 mm nicht ganz von der eingeschlossenen Streu fernhalten. Um die Ergebnisse der Streubeutelversuche mit denen anderer Forschergruppen vergleichbar zu machen, richtet sich die experimentelle Durchführung wesentlich nach der von BECK (1988) beschriebenen Methode, die auch von der Arbeitsgruppe Mesofauna (1988) vorgeschlagen wird.

Dazu wurden ca. 8 g bis 10 g frischgefallene, herbstliche Laubstreu, die bei 60 °C getrocknet wurde, in Netzbeutel von 18 x 20 cm Fläche gefüllt und diese verschlossen. Die Netzbeutel wurden sodann in den Ol-Horizont des Bodens gebracht. Im Abstand von 2 Monaten wurden jeweils 3 (Siggen und Segeberger Forst) oder 4 (Bornhöved) Netzbeutel als Parallelproben entnommen. Im Labor wurde das eingebrachte Laub zunächst wieder bei 60 °C getrocknet, danach Gewicht und Elementgehalt bestimmt. Um die unterschiedlichen Größenklassen der Fauna auf ihren Anteil an der Streuumsetzung zu beurteilen, wurden drei verschiedene Maschenweiten mit den von BECK et al. (1988) gewählten Größen 5 mm, 0,25 mm und 0,02 mm verwendet. Während in den Beuteln mit grober Maschenweite alle Tiergruppen Zugang zur Laubstreu hatten, konnten bei 0,25 mm nur die Mikroorganismen und die Mesofauna in die Beutel eindringen. Bei 0,02 mm Maschenweite haben nur noch die Mikroorganismen Anteil an der Zersetzung. Diese Messungen wurden in Siggen (Buchenwald) und im Segeberger Forst (Eichen- und Fichtenwald) über 2,5 Jahre mit Beginn des Jahres 1986 und bei Bornhöved (Buchenwald, Mischwald, Erlenwald) über 3 Jahre mit Beginn des Jahres 1989 durchgeführt. Die Einbringung der Netzbeutel bei der Exposition im Freiland erfolgte randomisiert, wie dies von Eisenbeis (1993) aus statistischen Gründen gefordert wird.

Die Abbauraten (k) der verschiedenen Netzbeuteltypen in den unterschiedlichen Wäldern lassen sich nach OLSON (1963) mit der Formel:

$$x_t = x_o \cdot e^{-kt}$$

errechnen (x_t : Masse zur Zeit t, x_o : Masse zur Zeit t $_o$, k: Abbaurate). Die Halbswertszeit oder die Dauer, nach der 95 % der Streu abgebaut ist, läßt sich durch Einsetzen der In von 0,5 bzw. 0,95 bestimmen. Die Abbaurate k kann durch Verwendung der unterschiedlichen Maschenweiten bei den Netzbeuteln in kges = Abbaurate durch alle Bodenorganismen und in km = mikrobieller Abbau differenziert werden (SEASTEDT 1984) Daraus kann der Anteil der Fauna nach der Formel:

kf=kges-km

errechet werden. Weitere Erläuterungen zur Berechnung der verschiedenen Abbauraten finden sich in Kapitel 6.4.

Die <u>Elemente N und C</u> wurden direkt aus der feingemahlenen Substanz mit dem HCN-Analyzer der Firma Heraeus bestimmt. Für die Elemente Ca und Mg wurde ein Salzsäure-Salpetersäure Aufschluß aus 250 mg Substanz gemacht und die Elemente teilweise mit dem Flammenphotometer PMQ II der Fa. C. Zeiss und teilweise mit dem AAS der Fa. Varia Modell Spektraa 400 bestimmt.

In den Wäldern bei Siggen und im Segeberger Forst wurden im Rahmen einer Kalkmergeldüngung neben der Bodenfauna auch der Boden, der Streufall und die Bodenvegetation auf ihre <u>Ca- und Mg-Gehalte</u> untersucht. Die Proben der oberirdischen Biomasse der Bodenvegetation wurden monatlich von Mai bis Oktober aus je drei Parallelproben gewonnen. Der Streufall wurde in jeweils 9 Streufängern mit der Fläche von 1 m² gemessen. Die Bodenproben wurden ebenfalls monatlich aus den Tiefen 0-5 cm, 20 -25 cm und 35 - 40 cm Tiefe in drei Parallelproben geholt. Diese Proben wurden bei 110 °C getrocknet und Ca und Mg wie oben dargestellt gemessen. Die Ca und Mg Werte im Boden entsprechen daher nicht dem löslichen Anteil. Es wurde der Salzsäure-Salpetersäure Aufschluß auch für die Bodenproben gewählt, da damit der in der organischen Substanz befindliche Anteil mit gemessen wurde. Die Erfassung dieses Anteils der Ca- und Mg-Menge im Boden schien wichtig, da die Bodentiere anders als Pflanzen durch direkte partikuläre Aufnahme auch Teile des organisch gebundenen Ca und Mg aufnehmen können. Die Angaben über Entzüge und Austräge basieren auf Berechnungen von SCHIMMING (1991). Hierbei wurden die Entzüge als Speicherung von Nährstoffen durch Holzzuwachs definiert. Die Austräge beziehen sich auf die Mengen unter dem Hauptwurzelraum von 50 cm.

5. Zusammensetzung der Bodenfauna der verschiedenen Waldtypen

5.1 Schalenamöben (Testacea)

Die Einzeller (Protozoa) besiedeln in einer Anzahl von einigen Millionen Individuen/m² den Auflagehorizont und den mineralischen Boden (Foissner 1987). Sie ernähren sich von Bakterien, Pilzen und anderen Mikroorganismen (Laminger & Bucher 1984) und haben dadurch einen hohen Einfluß auf die Besiedlungsdichte der Bakterien (Clarholm 1981). Für die Mikrofauna des Bodens liegen bisher erste Ergebnisse durch die Bearbeitung der Schalenamöben (Testacea) aus drei Waldbereichen des Bornhöveder Untersuchungsgebietes vor (Ritter 1989). Eine umfassende Bestandsaufnahme der Arten dieser drei Waldökosysteme wurde allerdings noch nicht erarbeitet. Im Durchschnitt konnten 21 Arten je Wald festgestellt werden, wobei im Buchen- und Mischwald 18-19 Arten und im Erlenwald 27 Arten vorkommen. Ritter (1989) schätzt den gesamten Artenbestand eines Waldes auf ca. 30 Arten (Tab. 10).

Tab. 10: Artenliste der Testacea für die drei untersuchten Wälder des Börnhöveder Untersuchungsraumes (nach RITTER 1989).

Art	Buche	Misch	Erle	
Centropyxis aerophila	+	+	+	
Corthyion dubium	+	+	+	
Corthyion pulchellum	+	+	+	
Cryptodifflugia oviformis	+	+	+	
Cyclopyxis eurystoma	+	+	+	
Euglypha laevis	+	+	+	
Euglypha rotunda	+	+	+	
Hyalosphenia subflava	+	+	+	
Plagiopyxis declivis	+	+	+	
Schoenbornia humicola	+	+	+	
Tracheleuglypha dentata	+	+	+	
Trigonopyxis arcula	+	+	+	
Trinema complanatum	+	+	+	
Trinema enchelys	+	+	+	
Trinema lineare	+	+	+	
Cyclopyxis kahli	+			
Centropyxis orbicularis	+	+		
Phryganella acropodia	+	+		
Centropyxis plagiostoma		+		
Difflugia lucida		+	+	
Nebela lageniformis		+	+	
Centropyxis elongata			+	
Cyphoderia ampulla			+	
Edaphonobiotus campascoides			+	
Hyalosphenia elegans			+	
Quadrulella symetrica			+	
Sphenoderia fissirostris			+	

Die Cysten und aktiven Testacea der Waldgebiete gehören 9 Familien an, den Hyalospheniidae, Difflugiidae, Centropyxidae, Paraquadrulidae, Nebelidae, Plagiopyxidae, Phryganellidae, Euglyphidae und Cyphoderidae. Die Vertreter der Euglyphidae sind die bei weitem häufigste Testacea-Familie. Sie erreichen mit Ausnahme des Buchenwaldes Dominanzwerte von über 60 % (Abb. 22). Als typische Waldbewohner, die waldfreie Ökosysteme meiden, können die Arten Trigonopyxis arcula und Centropyxis orbicularis gelten (Foisner & Adam 1981, Schönborn 1986, Meisterfeld 1980). Für den Moder- und Rohhumus sind die Arten Trigonopyxis arcula, Corthyion dubium und C. pulchellum sowie Plagiopyxis declivis typisch. Diese Arten sind in den Moderhumus Böden des Buchen- und Mischwaldes und in denen des Eschenwaldes besonderes häufig vertreten (Foisner 1987). Als charakteristische Arten der feuchten Erlenwälder und nassen Erlenbrüche können die Arten Quadrulella symetrica, Difflugia lucida und Nebela lageniformis angesehen werden (Bonnet 1964).

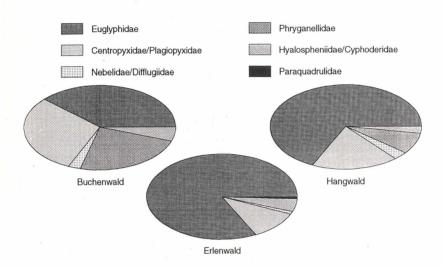


Abb. 22: Anteile der verschiedenen Familien der Testacea am gesamten Artenbestand der untersuchten Waldtypen (nach Ritter 1989).

Bei den Testacea lassen sich neben den belebten Schalen, die sich ihrerseits in aktive und cystierte Tiere unterscheiden, auch die toten, leeren Schalen erkennen. Die Waldstandorte zeichen sich durch einen besonders hohen Anteil toter Schalen aus. Von den insgesamt festgestellten Schalenmengen konnten nur ca. 10 % als lebende Tiere bestimmt werden. Im Durchschnitt sind 3,8 % als Cysten und 7,7 % als aktive Tiere vorhanden (Abb. 23). Die lebenden Testaceaarten sind vergleichsweise groß. Im Buchenwald sind ca. 30 % der Tiere größer als 60 μ m. In den Misch- und Erlenwaldstandorten ist die Testaceafauna deutlich kleiner. Hier erreichen nur noch 16 % bis 20 % der Tiere eine Größe von über 60 μ m. Die Testacea können ihre Schalen auf unterschiedliche Weise aufbauen. Die eine Gruppe baut körpereigene Plättchen unterschiedlicher Zusammensetzung in ein hylines Grundgerüst ein (Idiosomen), während die andere körperfremde Partikel aus der Bodenumgebung

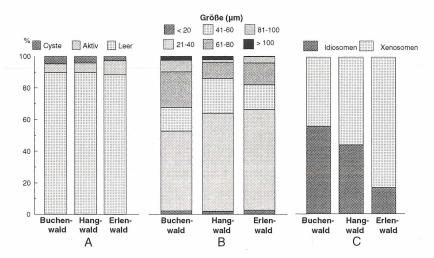


Abb. 23: Verteilung bestimmter Testaceatypen im Bornhöveder Untersuchungsgebiet. A: Anteile von leeren, aktiven und cystierten Schalen, B: Verteilung der Größengruppen, C: Anteile der Testacea mit Idiosomen und Xenosomen (nach RITTER 1989).

(Xenosomen) anlagert. Die Anteile dieser beiden Gruppen am Gesamtbestand der Testaceafauna weisen eine charkteristische Verteilung vom Buchenwald zum Erlenwald auf, wobei die Individuen mit Xenosomen deutlich mit der Bodenfeuchte zunehmen (Abb. 23).

5.2 Springschwänze (Collembola)

Die Springschwänze (Collembola) sind eine besonders in Wäldern in unterschiedlichen Bodenhorizonten zahlreich vertretene Insektengruppe, die zum größten Teil der Mesofauna von 0,2 mm bis 2 mm Länge zuzuordnen ist. Sie ernähren sich von verschiedenen Mikroorganismen, hauptsächlich Pilzen. Die meisten Arten verzehren die verschiedensten Arten von Pilzen, wobei sie allerdings einzelne Pilzarten bevorzugen können (WALSH & BOLGER 1990, SCHULTZ 1991). Die Bevorzugung bestimmter Pilzarten kann auch zeitlich schwanken und richtet sich häufig nach dem Angebot (TIEHLE 1990).

Neben den eigenen Untersuchungen über 3 bzw. 4 Jahre in 7 Waldtypen bei Siggen, Bornhöved und im Segeberger Forst können auch Daten von Vogel (1985) aus dem Buchen-Eschenwald des Jahres 1984 in den Vergleich der Artenzusammensetzungen von Wäldern Schleswig-Holsteins einbezogen werden (Tab. 11) (s. Kapitel 4.1). Insgesamt wurden in den 8 untersuchten Wäldern 70 Collembolenarten festgestellt. Bei den Onychiurus-Arten wurden wegen der großen Anzahl der Individuen nur Stichproben zur Artdetermination herangezogen. Diese Stichproben ergaben, daß ca. 30 % der Tiere zu Onychiurus armatus und 60 % zu Onychiurus pseudovanderdrifti gehörten. Als weitere Onychiurus-Arten traten O. tricampatus, O. furcifer, O. quadriocellatus und O. hortensis auf.

Die meisten Collembolenarten kommen in allen untersuchten Wäldern vor. Es gibt keine Art, die durch ihr Vorkommen einen speziellen Waldtyp charakterisieren könnte. Jedoch sind einige Arten durch ihre Häufigkeit herausragend. So ist *Folsomia quadrioculata* in

Tab. 11: Mittlere Individuendichten der Collembolenarten in den untersuchten Wäldern (Nomenklatur nach Fjellberg 1980) (+: <10 Ind./m²; Ei=Eiche, Fi=Fichte, Bu=Buche, Hang=Hangmischwald, Erwa=Erlenwald, Erbr=Erlenbruch, Es=Buchen-Eschenwald) (Daten für Siggen 'Es' aus Vogel 1985).

,	Sege	berg	Sig	gen		Bornl	növed	
Art	Ei	Fi	Bu	Es	Bu	Hang	Erwa	Erbr
A surida granaria		+	+	+			15	
1 - analites cochlearifer	+							
A rehonalites principalis		+						
Arrhopalites sericus				+				
Bourletiella bicincta				31			+	19
Pourletiella flava			+	+				
20urletiella repanda					+		-	
Pourletiella viridescens							+	+
prochystomella parvula					+			
Deuterosminthurus pallipes					+	+	+	+
Dicyrtoma atra	+							
Dicyrtoma fusca	54	32	13	228	10	+	+	17
Dicyrtoma minuta	283	+	22	212	+	. + .	+	13
Dicyrtoma ornata					+		+	+
Dicyrtoma saundersi	67		+		11	+	17	+
Entomobrya albocincta		1 2		+	+			
Entomobrya corticalis	28	+			+	+	+	+
Entomobrya multifasciata		+			+			
Entomobrya muscorum	27	21	28	33	+	19	60	+
Entomobrya nivalis	+	10			+	+	26	+
Folsomia quadrioculata	980	14	1206	8816	57	1018	2311	1592
Folsomia fimetaria			77		+			
Folsomia listeri	+		51		73	+	+	
Frisea mirabilis	1374	72	141	338	442	133	593	138
Heteromurus nitidus	10/1	/ -	+	293	112	+	0,0	100
Hypogastrura armata		1				+	607	258
Hypogastrura bengtsoni			+		14		007	
Hypogastrura denticulata	33	10	600	3900	945	+	94	106
Hypogastrura purpurascens	55	10	63	22	+	· '	71	100
Hypogastrura purpurascens			0.5	22	T .	+		
Hypogastrura socialis Isotoma notabilis	514	133	223	4668	494	458	1854	258
	314	155	223	4000	13	+	30	67
Isotoma cf. violacea	709	12	38	+	193	185	114	209
Isotoma cf. viridis	1337	632	1634	3142	522	2206	2226	480
Isotomiella minor	1337	632	1034	3142		2200	2220	11
Cryptopygus thermophilus)			+		425	546
Isotomurus palustris	440	1000	+		+ +	+ +	423	+
Lepidocyrtus cyaneus	449	1088	1541	2226	845	382	417	295
Lepidocyrtus lign./lanugin.	750	314	1541		25			
Megalothorax minimus	200	+	200	518		45	180	56
Mesaphorura cf. krausbaueri	208	88	388	l .	264	122	25	26
Neanura muscorum	173	+	14	+	26	25	72	36
Odontella lamellifera	14	+	45	40000	4.540	24	553	40.00
Onychiurus ssp.	660	143	4090	12283	1640	4080	3549	1368
Orchesella bifasciata	+						+	
Orchesella cincta	13	18	116	45	- 0-	20	+	+
Orchesella flavescens	382	420	15	+	63	52	+	+
Pseudachorutella asigillata			+	+				
Pseudachorutes dubius	14	+	+	49	+	158	+	
Pseudachorutes cf. crassus	+	+						5
Pseudachorutes subcrassus			+		+	+	+	
Pseudosinella alba	35	3	48	1100	+	11	18	
Pseudosinella cf. decipiens	+		+			+		
Sminthurinus aureus	99	23	160		20	19	32	13
Alacma fuscus	113	142	+	+	+	12	+	23
Sminthurus lubbocki	46	+			1	37		
Sminthurus viridis					+	+	+	+
Sminthurides pumilis			+	39	+	+	+	+
Tomocerus flavescens	799	519	113	+	81	167	175	148
Tomocerus longicornis	+	+	+		+	+		
Tomocerus minor					+	14	81	141
Fullbergia callipygos	78		1378		104	31	130	25
Wiilemia anophthalma	, .	10	10.0					
		1	1	32	1			
Willowsia buski								
Willowsia buski Kenylla grisea	21		16	123	+	+	43	51

den mäßig feuchten Wäldern am häufigsten und erreicht in dem Buchen-Eschenwald bei Siggen auf moderartigem Mullhumus die höchsten Abundanzen. Außerdem scheint Hypogastrura purpurascens hauptsächlich auf den lehmigen Böden Ostholsteins vorzukommen. Eine Besonderheit scheinen auch die lichten Wälder der Geest auf Podsolböden darzustellen, die eine stark ausgeprägte Bodenvegetation mit zum Teil heideartigem Charakter besitzen. Hier treten Arten der trockenen bis mäßig feuchten Grünländer mit hohen Dominanzanteilen auf wie Lepidocyrtus cyaneus, Isotoma viridis und Dicyrtoma minuta (ZERLING 1990).

Bemerkenswert ist weiterhin, daß ein großer Teil der Collembolenarten aus angrenzenden Biotopen in die untersuchten Standorte eindringt und so die kleinräumige Landschaftsgliederung Schleswig-Holsteins dokumentiert. Da die meisten Waldbereiche sehr klein sind, wandern aus der angrenzenden Agrarlandschaft auch Collembolen in die Wälder ein, die eigentlich auf Äckern oder im Grünland ihre hauptsächliche Verbreitung haben. Dies gilt z.B. für *Brachystomella parvula* aus Äckern oder *Sminthurus viridis* aus dem Grünland. Die kleinräumige Landschaftsmorphologie spiegelt sich auch durch das Eindringen feuchteliebender Arten in trockene Lebensräume oder umgekehrt wider. Das vereinzelte Auftreten von *Tomocerus minor* im relativ trockenen Buchenwald bei Bornhöved ist wahrscheinlich nur auf den angrenzenden Erlenwald zurückzuführen. Die Collembolengemeinschaft schleswig-holsteinischer Wälder wird damit nicht nur durch die Standortqualitäten, sondern auch durch die angrenzenden Ökosysteme mitgeprägt (Tab. 11).

Um zu prüfen, welche Bodenfaktoren für die Ausbildung der Collembolengemeinschaften wichtig sind, wurde nur mit den langfristig erhobenen Daten der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved eine Kanonischen-Korrespondenz-Analyse (CCA) durchgeführt (Abb. 24). Dafür wurde die mehrjährige mittlere Abundanz der Arten in die Analyse eingegeben, um die jährlichen Schwankungen der Populationsdichten, die unabhängig von den Bodenparametern auftreten, möglichst gering zu halten. Die 1. kanonische Achse, die mit 36 % am meisten zu Erklärung der Varianz der Gemeinschaften beiträgt, ist stark mit dem Wassergehalt (-0,58), dem pH-Wert (-0,55) und dem Ca-Gehalt (-0,42) korreliert. Die 2. kanonische Achse, die mit weiteren 15 % die Varianzen erklärt, korreliert vor allem mit dem C-org.-Gehalt (0,61) und dem Gesamtporenvolumen (0,69) der Böden. Die beiden weiteren Achsen sind von geringer Bedeutung. Insgesamt erklären die untersuchten Umweltvariablen 90 % der Gesamtvarianz der Collembolengemeinschaft. Die wichtigsten Bodenparameter sind der Wassergehalt mit 21 %, der C-org.-Gehalt mit 25 %, das Gesamtporenvolumen mit 12 % und der Sandgehalt mit 4 % Erklärungsanteil an der Varianz.

Für einige häufige Arten mit deutlichen Verteilungsschwerpunkten in einzelnen Standorten wurde der Erklärungsanteil der verschiedenen Bodenparameter gesondert mit der CCA untersucht (Tab. 12) (s. Kapitel 4.3). Für viele Collembolenarten der Bodenoberfläche sind danach der Gradient Bodenfeuchte-Sandanteil von hoher Bedeutung für ihre standörtliche Verteilung. Arten, die besonders hohe Feuchten anzeigen, sind Hypogastrura armata, Tomocerus minor und Isotomurus palustris. Besonders Tomocerus minor und Isotomurus palustris kommen an Standorten mit Bodenfeuchten unter 55 % im Jahresdurchschnitt kaum noch vor (Tab. 13). Da diese Standorte gleichzeitig hohe pH-Werte und Ca-Gehalte besitzen, ergeben sich auch hohe Korrelationen mit diesen Bodenfaktoren. Tomocerus minor kann wegen seiner geringen Toleranz gegenüber Trockenheit als stenohygrisch angesehen werden (VERHOEF & WITTEVEEN 1980, VEGTER & HUYER-BRUGMANN 1983).

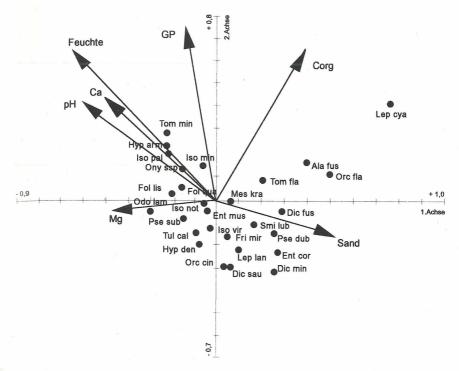


Abb. 24: Kanonische-Korrespondenz-Analyse der Collembolenarten für verschiedene Umweltfaktoren (GP: Gesamtporenvolumen, C-org.: organischer Kohlenstoff, Sand: Sandanteil, Feuchte: durchschnittliche Bodenfeuchte in Gewichtsprozent, Ca:Ca-Anteil, Mg:Mg-Anteil, pH:pH-Wert; Werte nach Tab. 3). Es wurden nur die Quadrat-Proben verwendet. Die Umweltfaktoren haben einen Erklärungsanteil an der Gesamtvarianz von 90 %. Die wichtgsten Umweltfaktoren sind Bodenfeuchte, C-org., Sandanteil und pH mit zusammen 67 % Erklärungsanteil an der Gesamtvarianz. Die Arten sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt.

Artenliste:

Entomobrya muscorum
Folsomia listeri
Folsomia quadrioculata
Hypogastrura armata
Hypogastrura denticulata
Isotoma notabilis
Onychiurus ssp.
Odontella lamellata
Pseudachorutes subcrassus
Tomocerus minor

Frisea mirabilis
Dicyrtoma saundersi
Dicyrtoma minuta
Sminthurus lubbocki
Tullbergia callipygos
Mesaphorura krausbaueri
Lepidocyrtus cyaneus
Lepidocyrtus lanuginosus
Tomocerus flavescens

Pseudachorutes dubius Orchesella flavescens Orchesella cincta Entomobrya corticalis Dicyrtoma fusca Alacma fuscus Isotoma viridis Isotomiella minor Isotomurus palustris

Im trockeneren Bereich finden sich vermehrt die Arten *Orchesella flavescens, Dicyrtoma saundersi, Dicyrtoma minuta, Pseudachorutes dubius* und *Entomobrya corticalis*. Im Gegensatz zu *Tomocerus minor* ist *Orchesella flavescens* ein Trockenheitsanzeiger mit geringer Toleranz gegenüber Feuchtigkeit bei einem Optimum von 23 % Bodenfeuchte im Jahresdurchschnitt (Tab. 13). Einige Collembolenarten sind für mesohygrische bis feuchte Verhältnisse cha-

rakteristisch, wie z. B. Folsomia quadrioculata und die Onychiurus-Arten. Diese Arten haben auch eine relativ hohe Toleranz gegenüber Feuchteschwankungen. Für diese Arten hat die Feuchte als Erklärung der standörtlichen Verteilung eine untergeordnete Bedeutung. Ihre Verbreitung wird vornehmlich durch die Nahrungs- oder Nährstoffversorgung geprägt, wie sich aus dem hohen Erklärungsanteil der Verbreitung durch Corg- oder Ca-Gehalte erkennen läßt. Für einige Arten, insbesondere Isotomiella minor, ist dagegen die Bodenfeuchte von geringer Bedeutung. Für sie scheint der C-org.-Gehalt wichtig zu sein (Tab. 12).

Tab. 12: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Collembolenarten mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte: Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved. (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren).

Art	Feuchte	Sand	pН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Tomocerus minor	90	63	83	27	57	1	36	94
Isotomurus palustris	94	72	90	21	69	2	51	99
Hypogastrura armata	23	12	21	9	15	15	3	56
Hypogastrura denticulata	3	3	2	27	1	26	35	67
Onychiurus ssp.	19	15	7	49	5	31	0	96
Folsomia quadrioculata	15	0	7	2	28	1	16	95
Isotomiella minor	8	4	4	54	4	29	17	23
Lepidocyrtus lanuginosus	29	29	15	15	12	1	1	<i>7</i> 5
Orchesella flavescens	44	43	38	6	30	24	0	98

Tab. 13: Optimale Bodenwassergehalte (%) für häufige Collembolenarten mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte (siehe Tab. 12). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind./m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet.

Art	Opt.	Tol.	Ind.Max.
Tomocerus minor	65	7	160
Isotomurus palustris	63	11	<i>7</i> 90
Hypogastrura armata	46	9	690
Folsomia quadrioculata	43	9	3700
Onychiurus sp.	42	10	6700
Orchesella flavescens	23	8	370

Die unterschiedlichen Feuchteansprüche der Collembola spiegeln sich in der Artenzusammensetzung der einzelnen Standorte wider, die sich vor allem nach ihrem Bodenfeuchtegehalt anordnen. Die feuchten Standorte des Erlenwaldes bei Bornhöved und des Buchen-Eschenwaldes bei Siggen bilden ein Cluster ähnlicher Zusammensetzung der Collembolenfauna. Sie besitzen wiederum große Ähnlichkeit mit den mäßig feuchten Wäldern bei Bornhöved (Hangmischwald) sowie dem Buchenwald bei Siggen (Abb. 25). Als charakteristisches Element dieser Wälder kann die Art Folsomia quadrioculata angese-

hen werden, die mit fast 9000 Ind/m² ihre höchste Abundanz in dem Buchen-Eschenwald bei Siggen erreicht. In den extrem nassen Wäldern des Erlenbruchs oder den trockenen Wäldern fehlt diese Art ganz oder kann nur in Einzelexemplaren gefunden werden. Der Buchenwald bei Bornhöved nimmt eine mittlere Stellung zwischen den feuchten bzw. mäßig feuchten Wäldern und den trockenen, sandigen Wäldern des Segeberger Forstes ein, wobei diese allerdings kein eigenes Cluster ausbilden (Abb. 26). Typisch für die lehmigen Parabraunerden scheint Tullbergia callipygos zu sein, was auch BAUCHHENSS & DANCAU (1977) für Bayern bestätigen. Sie wurde nur im Buchenwald bei Siggen in großen Abundanzen gefunden. Durch den unterschiedlichen Baumbestand besteht anscheinend im Fichtenwald eine deutlich andere Collembolenfauna. Vor allem die endogäischen Collembolen fehlen bedingt durch die Armut an organischen Bestandteilen im Bodens. Die Gattung Onychiurus, die in sämtlichen Wäldern relativ hohe Abundanzen erreicht, fehlt in diesem Wald nahezu vollständig. Als verbindendes Element kann die Art Orchesella flavescens angesehen werden, die bereits im Buchenwald bei Bornhöved in relativ hohen Abundanzen vorkommt.

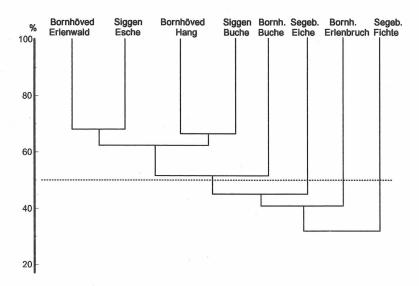


Abb. 25: Average Cluster Analyse der Collembolenarten in den untersuchten Wäldern aufgrund von Quadrat-Proben (Daten für den Buchen-Eschen-Wald bei Siggen aus VOGEL 1985).

Ein Vergleich zwischen verschiedenen Wäldern Mitteleuropas zeigt, daß die meisten Collembolenarten in sämtlichen Wäldern häufig sind (SCHLEUTER 1984). Im wesentlichen unterscheiden sich die schleswig-holsteinischen Wälder nicht von anderen Wäldern Mitteleuropas. Die dominanten Arten sind dieselben wie bei Untersuchungen anderer mit-

teleuropäischer Wälder (SCHLEUTER 1984, KOLBE et al. 1988, WEIGMANN et al. 1989, WOLTERS 1985). In einigen Bereichen sind jedoch auch interessante Besonderheiten zu erkennen. Die *Hypogastrura*-Arten treten in den übrigen mitteleuropäischen Wäldern anscheinend nur in geringen Dominanzen auf, sind aber in Schleswig-Holstein sowohl nach Artenzahl als auch Individuendichte reich vertreten.

Die Artenzahlen in den Waldstandorten scheinen in den mitteleuropäischen Wäldern relativ einheitlich zu sein. In den schleswig-holsteinischen Wäldern schwankt die Zahl zwischen ca. 30 und ca. 45 Arten, wobei die unterschiedliche Untersuchungsintensität sicherlich von Bedeutung ist, da die selteneren Arten bei kurzfristigen Untersuchungen kaum erfaßt werden. Auch in anderen Wäldern Mitteleuropas wurden Werte zwischen 30 und 40 Arten je Standort gemeldet, unabhängig davon ob es sich um Nadel- oder Laubwälder handelte. Kolbe et al. (1988) fanden für Nadelwälder bei Wuppertal zwischen 30 und 36 Arten, für Laubwälder zwischen 36 und 42 Arten. In einem Fichtenwald des Sauerlandes konnten 24, in einem Buchenwald 32 Arten festgestellt werden (Gerdsmeier & Greven 1991). Weigmann et al. (1989) melden aus Berlin in reinen Kiefernforsten 39 Arten, in Mischwäldern 41 bis 43 Arten und in einem Hainbuchenwald 40 Arten. In den Kalk- oder Moderbuchenwäldern der Mittelgebirge schwanken die Artenzahlen zwischen 11 und 42 bei Göttingen (Schaefer & Schauermann 1990) bzw. 43 im Schwarzwald (Beck 1983). Diese Werte liegen alle so dicht beieinander, daß von einer relativ einheitlichen Artenzahl in den Waldstandorten aller mitteleuropäischen Wäldern ausgegangen werden muß. In Schleswig-Holstein könnten die Erlenwälder mit relativ konstanten aber nicht zu nassen Bodenverhätnissen die Biotoptypen mit der größten Artenvielfalt bei den Collembolen sein.

Die meisten Collembolen haben eine relativ breite Valenz gegenüber Umweltparametern (Vegter et al. 1988). Trotzdem ist die quantitative Zusammensetzung der Collembolengemeinschaft stark von den Umweltparametern des Bodens abhängig, so daß die Gemeinschaft der Collembolen als guter Bioindikator für Bodenverhältnisse angesehen werden kann. Folsomia quadrioculata gilt z.B. als charakteristisch für feuchte Klimabereiche. In den Mittelgebirgen mit hohen Niederschlägen von über 1000 mm im Jahr ist diese Art die bei weitem häufigste Collembolenart (Koglin 1979, Gerdsmeier & Greven 1991), während sie auf sandigen Braunerden mit nur wenigen Individuen gefunden wird (Bauchhenss & Dancau 1977). Die Untersuchungen in Schleswig-Holstein zeigen, daß sie auch Grundwassernähe anzeigt. Allerdings dürfen die Standort auch keine Staunässe aufweisen. Vielfach werden Verbreitung und Vorkommen einzelner Arten mit der Humusform (Ponge 1983, Gerdsmeier & Greven 1991), der Bodenfruchtbarkeit (Hagvar 1982) oder der Bodenfeuchte (Kaczmarek 1975) diskutiert. Kalkungsversuche haben gezeigt, daß nur wenige Collembolenarten auf Veränderungen des pH-Wertes reagieren (Hagvar 1984). Teilweise wurde eine stärkere Reaktion auf pH-Erhöhung beobachtet als auf pH-Erniedrigungen (Heungens & van Daele 1984, Weigmann et al. 1989).

5.3 Verschiedene Gruppen der Mesofauna

Neben dem größten Teil der Springschwänze (Collembola) gehören außer einigen Käferfamilien, die später abgehandelt werden, noch die Milben (Acari), die Pseudoskorpione (Pseudoscorpionida) und die zu den Urinsekten zählenden Ordnungen der Doppelschwänze (Diplura) und der Beintastler (Protura) zur Mesofauna. Unter den Milben sind die Hornmilben (Oribatida), wovon einige Arten als Mikrophage von Algen, Pilzen u.s.w., andere Arten als Detritophage direkt von der Streu leben (MITTMANN 1980), eine der wichtigsten Gruppen. Die Zusammensetzung der Oribatiden-Fauna wird wesent-

lich von der Vegetationsgesellschaft (MIYAWAKI et al. 1977) und den edaphischen Bedingungen geprägt (Lebrun 1971). Das Auftreten von Kleinhabitaten wie Moospolster, Flechten, Holzteile, Epiphytendichte auf Bäumen etc. bestimmt außerdem das Vorkommen und die Dichte der Oribatidenarten (WUNDERLE 1992). Aus Waldbiotopen Schleswig-Holsteins wurden mehrere Oribatiden-Synusien beschrieben (Strenzke 1952), deren Abgrenzung sich vorwiegend nach dem Wassergehalt des Bodens und dem pH-Wert orientierte.

Tab. 14: In den 4 Waldtypen des Bornhöveder Untersuchungsgebietes gefundene Hornmilben (Oribatei) in Ind./m² (Nomenklatur nach Weigmann & Kratz 1982).

Art	Erlenbruch	Erlenwald	Hang	Buche
Adoristes ovatus	220,0	205,4	210,4	145,7
Oribatula tibialis	121,8	167,3	171,4	136,4
Hypochthonius rufulus	962,4	726,6	361,8	525,6
Platynothrus peltifer	670,4	177,5	425,3	448,5
Steganacarus magnus	253,8	710,9	27,2	220,0
Nanhermannia nanus	2399,2	2846,4	1,5	0,3
Steganacarus striculus	1474.1	852,5	23,6	1,6
Phthiracarus c.f. piger	163,3	476,8	225,5	99,6
Phthiracarus globosus	691,7	669,4	343,5	0,5
Carabodes labyrinthicus	163,0	112,7	8,0	14,8
Nothrus palustris	67,0	1309,1	443,9	33,5
Xenillus tegeocranus	27,3	147,8	0,4	0,6
Oribatella calcarata	13.1	111.3	145.9	1,7
Carabodes coriaceus	2,6	24,1	11,2	3,4
Liacarus xylariae	2,8	21,7	32,9	3,4
Carabodes femoralis	19,5	185,3	103,7	1,5
Rhysotritia duplicata	9,5	494,7	1176,1	1906,3
Nothrus silvestris	5,9	359,1	2555,9	1262,2
Spatiodamaeus verticillipes	4,1	34,1	72,5	104,3
Enjochthonius minutissimus	9,9	90,2	75,2	0,6
Dameobelba minutissima	0,8	3,7	27,0	1,3
Scheloribates laevigatus	0,8	0,8	8,6	0,8
Scheloribates pallidulus	0,4	30,7	0,0	2,2
Liebstadia similis	0,2	30,7	16,9	0,1
Gustavia fusifer	0,2	0,2	10,9	0,1
Trichoribates trimaculatus	36,6	8,6		
	246,8	105,8		
Fuscozetes fuscipes Tritegeus bifidatus	41,3	188,3		
Phthiracarus testudineus	653,1	715,1	11,9	
Cepheus dentatus			3,5	
	11,7	34,6		
Damaeus onustus	8,5	66,4	336,4	
Euzetes globosus	279,6	385,2	550,3	
Acrogalumna longipluma	10,1	220,6	3,3	
Cepheus cepheiformis		17,6	18,8	
Heminothrus thori		0,2		
Hermannia pulchella		0,7	105.0	
Eulohmannia ribagai		18,5	125,0	
Ceratoppia quadridentata		2,3	19,5	
Parachipteria punctata		0,2	4,8	. 0.0
Euphthiracarus cribrarius		145,3	221,5	0,2
Achipteria coleoptrata		12,4	42,2	193,5
Ceratozetes mediocris		2,1	66,6	0,3
Galumna lanceata		38,4	18,7	196,9
Eupelops plicatus			16,9	56,9
Peloptulus phaenotus			0,8	
Heminothrus targionii			0,4	
Pergalumna nervosa			0,4	
Pergalumna willmanni			0,8	
Pergalumna dorsalis				0,1
Hypodamaeus crispatus				10,3
Gesamtartenzahl je Standort	33	42	41	31

In den Jahren 1990 und 1991 wurden in den 4 Waldtypen des Bornhöveder Untersuchungsgebietes insgesamt 50 Arten der Hornmilben bestimmt. Die gesamte Artenzahl ist jedoch wegen des geringen Untersuchungszeitraumes und der Einschränkung bei der Determination auf die größeren, relativ einfach zu bestimmenden Arten höher anzusetzen (Tab. 14). Die Brachychthoniidae und der größte Teil der Oppioidea wurden nicht determiniert. So konnten Woas et al.. (1989) in einem süddeutschen Buchenwald 90 Arten, WEIGMANN et al. (1989) 57 Arten in vier verschiedenen Wäldern Berlins nachweisen. In Belgien wurden in Wäldern Artenzahlen zwischen 19 und 61 Arten für die Oribatida gefunden (LEBRUN 1971).

Die Hornmilben können in zwei Gruppen eingeteilt werden, wovon die eine bestimmte Bodentypen in unterschiedlichen Regionen bevorzugt, während die andere geographisch begrenzte Areale ohne Bevorzugung eines Bodentyps besiedelt (WAUTHY et al. 1989). LEBRUN (1971) bezeichnet die Arten Nanhermannia nanus, Achipteria coleoptrata, Nothrus palustris und Steganacarus magnus als typische Auflagebewohner mit Spezialisation auf bestimmte Humusformen. In den 4 untersuchten Wäldern kamen Achipteria coleoptrata vorwiegend in dem typischen Moderhumus des Buchenwaldes, die drei anderen Arten mehr in dem Feuchtmull oder dem mullartigen Moder der Erlenwälder vor. Der Erlenbruch war neben dem Vorkommen der hygrophilen Art Fucozetes fuscipes insbesondere durch eine hohe Individuendichte der weiter verbreiteten Arten Nanhermannia nanus und Platynothrus peltifer gekennzeichnet. Diese Arten sind bereits von STRENZKE (1952) als typisch für seine Gustavia fusiver-Synusie der Erlenbruchwälder genannt worden. Der trockene Erlenwald besitzt insgesamt die meisten Arten, da er sowohl etliche Arten mit dem Erlenbruch als auch mit den beiden trockeneren Wäldern, dem Hangwald und dem Buchenwald, gemeinsam hat. Besonders kennzeichnend sind die Arten Tritegus bifidatus und Xenillus tegeocranus. Der Hangwald hat trotz des ausgeprägten Moderhumus noch viele Arten mit den beiden Erlenwäldern gemeinsam. Vor allem Euzetes globosus, Damaeus onustus und Oribatella calcarata finden hier ihre maximale Abundanz. Der Buchenwald ist hingegen deutlich von den drei vorgenannten Wäldern unterschieden. Viele der Erlen- und Hangwald Arten kommen hier nicht mehr oder nur in geringen Abundanzen vor. Als typisch für den Buchenwald können neben Achipteria coleoptrata die Arten Galumna lanceata und die nur im Buchenwald vorkommende Hypodamaeus crispatus gelten.

Die übrigen hier aufgeführten Gruppen der Mesofauna sind ausgesprochen wenig untersucht und artenarm. Die Protura sind mycetophage Tiere, die vornehmlich an Mycorrhiza saugen. Dagegen sind die Diplura und die Pseudoskorpione, die nur mit den Gattungen Neobisium und Chernes in den untersuchten Wäldern gefunden wurden, räuberisch. Während über die Diplura eingehende Arbeiten aus Mitteleuropa völlig fehlen, liegt über die Protura eine neuere Arbeit aus dem süd- und mitteldeutschen Raum vor (STUMPP 1990). Hierbei wurden insgesamt in 8 Wäldern 9 Arten gefunden, wobei die Artenzahl einzelner Wälder zwischen 1 und 6 Arten schwankt. Die Protura sind möglicherweise gute Indikatoren für Waldschäden (STUMPP 1990, FUNKE et al. 1986, WEIGMANN et al. 1989), da sie eine enge Beziehung zur Mycorrhiza aufweisen und in nährstoffreichen Böden zahlreich vorkommen. Auch in den untersuchten Wäldern waren die weitaus meisten Protura in den kalkreichen Böden der Erlenwälder (Tab. 15). In nährstoffarmen und entkalkten Böden war nur eine geringe Individuendichte oder das Fehlen dieser Gruppe zu verzeichnen. Andererseits sind Diplura gerade in den nährstoffarmen Böden mit den höchsten Individuendichten vertreten. Die Pseudoskorpione kommen in den mitteleuropäischen Wäldern mit 2 bis 3 Arten vor (WEIDEMANN & SCHAUERMANN 1986, BRAUN & BECK 1986).

Tab. 15: Individuendichten/m² einiger Gruppen der Mesofauna (Erbr= Erlenbruch, Erwa= Erlenwald).

Art	Erbr	Bornl Erwa	növed Hang	Siggen Buche	Sege Eiche	berg Fichte	
Protura Diplura Neobisium ssp. Chernes ssp.	243 0 2,8 0	1216 46,1 12,3 0	28 21,6 3,7 0	0 .73,1 9,0 0	24 35,6 18,3 24,1	5 0,1 11,4 56,8	0 207,8 10,6

5.4 Schnecken (Gastropoda)

Schnecken können in Wäldern in den verschiedensten Habitaten (CORSMANN 1989b) vorkommen. Nur wenige Arten sind euedaphisch. Die meisten Arten findet man in der Streu, wo sie in kalkreichen Wäldern hohe Individuendichten einnehmen. Sie ernähren sich dort als Panthophage von Algen, Streu, Pilzen u.s.w (CORSMANN 1989a). Einige Arten haben sich sogar auf Holzbestandteile spezialisiert (FOG 1978). Nach WIESE (1989) können in schleswig-holsteinischen Wäldern 65 Schneckenarten vorkommen. Von diesen müssen aber die meisten als selten und vom Aussterben bedroht angesehen werden, so daß nur ca. 24 Arten als regelmäßig in Wäldern vorkommend übrigbleiben. Diese Arten sind in Schleswig-Holstein vorwiegend in den Bereichen der Jungmoräne im östlichen Hügelland zu finden (WIESE 1991).

In den 7 mit der Quadrat-Methode untersuchten schleswig-holsteinischen Wäldern konnten 27 Arten nachgewiesen werden, von denen die Nacktschnecken der Gattungen Arion und Deroceras am regelmäßigsten auftraten. In den kalkarmen Wäldern der Geest kamen nahezu nur noch Nacktschnecken vor. Die höchste Artenvielfalt mit 20 Arten wurde in dem mäßig feuchten Standort des trockenen Erlenwaldes bei Bornhöved gefunden. Die wenigsten Arten traten auf den sandigen Böden der Geestwälder auf. Sowohl zum ganz nassen Erlenbruchstandort als auch zu den kalkarmen Standorten fällt demzufolge die Artenzahl ab. Der Buchenwaldstandort bei Bornhöved auf Braunerde nimmt mit 9 Arten eine intermediäre Stellung ein (Tab. 16).

Mit den mehrjährigen mittleren Abundanzen wurde zur Analyse der verbreitungsrelevanten Bodenfaktoren eine Kanonische-Korrespondenz-Analyse (CCA) durchgeführt. Die CCA mit der Gastropoda-Fauna aus Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved läßt erkennen, daß die untersuchten Bodenparameter 95 % der Varianz der Gastropodengemeinschaft erklären, wobei als wichtigste Umweltvariablen der pH-Wert sowie der Caund Wassergehalt mit 23 % bis 28 % an der Varianzerklärung beteiligt sind. Die 1. kanonische Achse, die vor allem mit dem Ca-Gehalt (-0,83), dem pH-Wert (-0,73) und dem Wassergehalt (-0,53) korreliert ist, erklärt 34 % der Gesamtvarianz. Die 2. kanonische Achse korreliert stark mit dem C-org.-Gehalt (-0,84) des Bodens und trägt weitere 22 % zur Erklärung der Gesamtvarianz bei (Abb. 26).

Eine weitergehende Untersuchung einiger häufiger Schneckenarten mit der CCA ergibt, daß erwartungsgemäß der Ca-Gehalt der Böden bei der Verteilung der Bodenschnecken eine herausragende Rolle spielt (Tab. 17). Daneben sind aber auch die Bodenfeuchte, der pH-Wert und der Mg-Gehalt für einige Arten im hohen Maße für die standörtliche Verteilung verantwortlich. Die meisten Bodenschnecken lieben feuchte, kalkhaltige Böden (ANT 1963). Nur Euconulus fulvus und Pupilla muscorum scheinen als einzige der gehäusetragenden Bodenschnecken auf relativ kalkarmen Böden existieren zu können (Abb. 26). Es lassen sich

Tab. 16: Individuendichten (Ind./m²) der Schneckenarten in den untersuchten Wäldern (+: Einzelfunde, Erwa=trockener Erlenwald, Erbr=Erlenbruch, Nomenklatur nach KERNEY et al. 1983).

	Siggen	Sege	berg	Bornhöved				
Art	Buche	Eiche	Fichte	Buche	Hang	Erwa	Erbr	
Acanthinula aculeata	+					2,7	5,3	
Aegopinella nitidula	13,3			+	6,8	23,2	20,6	
Aegopinella pura	+					1,3	1,9	
Arianta arbustorum	+							
Arion ater	0,8			+	+			
Arion circumscriptus	1,6	1,5	+	2,9	1,2	4,5	11,7	
Arion hortensis					+	0,7	1,0	
Arion silvaticus	4,2	1,0		0 <i>,</i> 7	3,5	0,8	1,5	
Arion subfuscus	+	+	+	1,4	3,3	6,8	1,8	
Carychium minimum						21,6	13,0	
Cepea nemoralis	2,5							
Cochlicopa c.f. lubrica						0,9	+	
Cochlodina laminata						+		
Deroceras laeve						3,2	4,7	
Deroceras reticulatum	3,5			1,5	0,7	1,5	0,9	
Discus rotundatus	3,6			+	5,8	31,3	7,2	
Euconulus fulvus	0,6		+		7,9	6,9	2,3	
Malacolimax tenellus		+						
Nesovitrea hammonis					+			
Punctum pygmaeum	+		+		1,3	+		
Perfortella incarnata	+				+	+		
Pupilla muscorum				+	2,3	+	1,3	
Succinea putris				1,2				
Trichia hispida					+			
Vertigo substriata					+	+		
Vitrea crystallina					+	2,8	2,2	
Vitrina pellucida						+	+	

drei Gruppen unterscheiden, die auf die untersuchten Standortfaktoren unterschiedlich reagieren. Die standörtliche Verteilung der ersten Gruppe mit den Arten Acanthinula aculeata, Aegopinella nitidula und Deroceras laeve ist durch hohe Bodenfeuchte- und Nährstoffgehalte charakterisiert (Tab. 17). Die zweite Gruppe mit den Arten Discus rotundatus und Carychium minimum ist zwar auch feuchteliebend, aber der Kalkgehalt des Bodens scheint eine übergeordnete Rolle bei der Verteilung dieser Arten einzunehmen. Die dritte Gruppe mit den Arten Deroceras reticulatum und Arion silvaticus scheint hauptsächlich durch die Ca- oder Mg-Gehalte des Bodens geprägt zu sein.

Eine genaue Analyse der Abhängigkeiten von einem Standortfaktor mit Hilfe der Gausskurven verdeutlicht, daß *Carychium minimum* die Art mit den höchsten Feuchteansprüchen ist. Sie erreicht bei einer Bodenfeuchte von über 70 % Wassergehalt im Jahresdurchschnitt ihre höchsten Abundanzen (Tab. 18). Diese Art ist daher typisch für die nassen Erlenbruchwälder. Im trockenen Erlenwald kommt sie nur noch vereinzelt vor, was auch durch die geringe Toleranz zum Wassergehalt des Bodens belegt wird. Es lassen sich

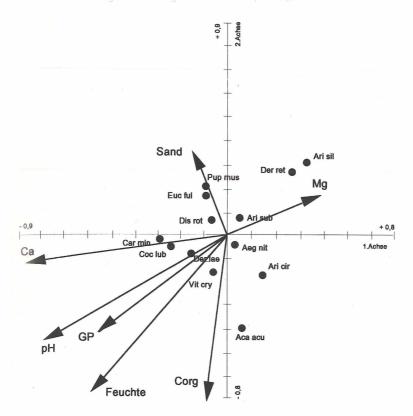


Abb. 26: Kanonische-Korrespondenz-Analyse der Schneckenarten für verschiedene Umweltfaktoren (Erklärung siehe Abb. 24). Der Erklärungsanteil der Umweltfaktoren an der Gesamtvarianz beträgt 94 %. Die wichtigsten Umweltfaktoren Sandanteil, Bodenfeuchte, pH und Corg besitzen 63 % Erklärungsanteil an der Gesamtvarianz. Verwendet wurden die Ergebnisse der Quadrat-Proben. Die Arten sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt. Artenliste:

Carychium minimum
Cochlicopa c.f. lubrica
Deroceras laeve
Deroceras reticulatum
Discus rotundatus
Vitrea crystallina
Arion silvaticus

Arion circumscriptus Arion subfuscus Aegopinella nitidula Acanthinula aculeata Euconulus fulvus Pupilla muscorum

weiterhin zwei Gruppen von Schnecken in ihrer Abhängigkeit zum Wassergehalt des Bodens herausschälen. Die eine ist durch die Arten *Deroceras laeve* und *Carychium minimum* gekennzeichnet, deren Optimum bei 60 % - 70 % Wassergehalt des Bodens liegt. Die zweite Gruppe findet ihr Optimum bei einem Bodenwassergehalt von ca. 50 %. Hier sind die Arten *Acanthinula aculeata*, *Aegopinella nitidula* und *Arion circumscriptus* zu finden. Von diesen Arten hat *Acanthinula aculeata* die geringste Toleranz gegenüber diesem Faktor und kann daher am besten einen indikatorischen Wert für diesen Feuchtebereich übernehmen.

Unter den Arten, deren standörtliche Verteilung weniger durch die Bodenfeuchte geprägt wird, zeichnet sich die Art *Discus rotundatus* durch eine Bevorzugung hoher Ca-Gehalte aus, während die Nacktschnecken *Deroceras reticulatum* und *Arion silvaticus* bei niedrigeren Ca-Gehalten vorkommen (Tab. 18). Die letzten beiden Arten weisen zudem eine relativ hohe Toleranz gegenüber diesem Faktor auf. Wie die Erklärungsanteile an der Varianz des Vorkommens zeigen, liegt bei den beiden Arten eine höhere Korrelation zum Mg-Gehalt der Böden vor (Tab. 17).

Tab. 17: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Schneckenarten mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben von 9 Standorten (Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved) (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren).

Art	Feuchte	Sand	pН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Acanthinula aculeata	26	5	15	8	17	1	10	100
Aegopinella nitidula	68	0	4	2	12	1	6	97
Deroceras laeve	86	73	86	26	69	1	49	100
Arion circumscriptus	33	21	25	4	8	2	2	94
Carychium minimum	53	47	56	24	54	2	54	100
Discus rotundatus	21	21	42	11	55	26	3	87
Deroceras reticulatum	1	18	0	13	1	73	12	90
Arion silvaticus	9	20	20	14	24	33	2	69

Die geringe Artenzahl der Schnecken mit insgesamt 27 Arten in den untersuchten Wäldern führt zu einer gröberen Gliederung der Schneckengemeinschaften als dies bei den Collembola der Fall ist. Trotzdem bilden wie dort bestimmte Wälder Ähnlichkeitskomplexe (Abb. 27). Insbesondere der Erlenbruch und der trockene Erlenwald bei Bornhöved bilden zusammen mit dem Buchenwald bei Siggen eine Gruppe mit relativ hoher Ähnlichkeit, die auf die hohe Feuchtigkeit und die relativ hohen Ca-Gehalte des Bodens zurückzuführen ist. Anders als bei den Collembolen sind die sauren trockenen Wälder des Segeberger Eichenwaldes und des Bornhöveder Buchenwaldes sehr stark von den übrigen Wäldern unterschieden. Die mäßig trockenen Wälder mit dem Hangwald bei Bornhöved und dem Fichtenwald des Segeberger Forstes bilden zwischen diesen beiden Komplexen einen biozönotischen Übergang. Möglicherweise resultiert die Ähnlichkeit zwischen diesen beiden Wäldern auch aus dem Baumbestand, da diese beiden Wälder ganz oder stark durch Nadelbäume geprägt sind.

Ein Vergleich mit anderen mitteleuropäischen Wäldern zeigt, daß die Artenvielfalt der schleswig-holsteinischen Wälder dem anderer Wälder außerhalb des Landes ähnelt. In sauren Moderhumus-Buchenwäldern im Solling und im Schwarzwald wurden auch nur 4 (SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990) bzw. 9 Schneckenarten (BECK 1983) gefunden. Dagegen gibt CORSMANN (1989a) für einen Kalkbuchenwald bei Göttingen 30 Schneckenarten, ANT (1969) für verschiedene Kalkbuchenwälder des gleichen Raumes 10 bis 19 Schneckenarten an, wobei diese Untersuchungen speziell zur Erfassung der Schnecken angelegt waren und somit eine höhere Erfassungsquote angenommen werden kann. Vergleicht man aber die Zusammensetzung der Schneckenfauna dieser Kalkbuchenwälder

mit den untersuchten schleswig-holsteinischen Wäldern, so fällt die große Ähnlichkeit mit den nassen bis mäßig feuchten Waldstandorten des Erlen-, Eschen- und Buchenwaldes auf. Arten wie *Vitrea crystallina* und *Acanthinula aculeata* besiedeln die untersuchten Standorte nur im Bereich der kalkreichen Erlenwälder (Tab. 13). Auch die im Kalkbuchenwald häufigen Arten *Aegopinella nitidula* und *Discus rotundatus* sind nur im Erlenwald und im mäßig entkalkten Buchenwald bei Siggen zu finden. Man kann daher davon ausgehen, daß vergleichbare kalkreiche Waldstandorte wie in den Mittelgebirgen mit einer entsprechenden Schneckenfauna in Schleswig-Holstein auf wenig entkalkten Böden im Bereich der Erlenwälder und möglicherweise in Ostholstein auf Parabraunerden mit der Vegetationsgesellschaft Elymo-Fagetum vorkommen.

Die Aufteilung nach der Habitatbindung (CORSMANN 1989a) macht deutlich, daß streugebundene Arten, die in dem sauren Milieu der Laubstreu leben, nur in den kalkreicheren Waldstandorten anzutreffen sind. Von den 6 streugebundenen Arten (CORSMANN 1989a) treten 4 Arten nur bis zu einem Ca-Gehalt von 3,3 mg/g Boden auf, während Krautschichtund Holznutzer auch noch bei geringeren Ca-Gehalten zu finden sind.

Tab. 18: Optimale Bodenwasser- und Ca-Gehalte (%) für häufige Schneckenarten mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte und den Ca-Gehalt (siehe Tab. 17). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind/m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet.

Art/Wassergehalt	Opt.	Tol.	Ind.Max.
Carychium minimum	70	6	18
Deroceras laeve	64	10	4
Acanthinula aculeata	51	6	10
Aegopinella nitidula	51	10	24
Arion circumscriptus	50	11	12
Ca-Gehalt		W	
Discus rotundatus	1,0	0,5	21
Deroceras reticulatum	0,2	0,7	2
Arion silvaticus	0,2	0,7	2

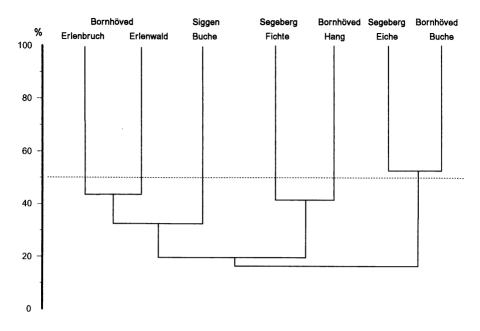


Abb. 27: Average Cluster Analyse der Dominantenidentität von Schnecken in 9 verschiedenen Wäldern Schleswig-Holsteins aufgrund der Quadrat-Proben.

5.5 Asseln (Isopoda) und Tausendfüßer (Diplopoda)

Die Isopoda und Diplopoda sind zwei ökologisch sehr ähnliche Gruppen, die sich als Detritophage von der Laubstreu ernähren (DUNGER 1958a, GERE 1962, DAVID 1987) und einen großen Einfluß auf die Stofffreisetzung in der Streuschicht besitzen (WIESER & OBERHAUSER 1984, BECK & FRIEBE 1981).

Um den Artenbestand der Diplopoda und Isopoda schleswig-holsteinischer Wälder darzustellen, konnten zusätzlich zu den langjährigen Untersuchungen der 7 Wälder bei Siggen, Bornhöved und im Segeberger Forst die Datenerhebungen von VOGEL (1985) aus dem Buchen-Eschenwald bei Bornhöved aus dem Jahre 1984 sowie eigene Ergebnisse mit Bodenfallen aus dem Erlen-bzw. Erlen-Eschenwald bei Plön aus dem Jahre 1985/86 einbezogen werden (s. Kapitel 4.1). In diesen untersuchten Wäldern wurden insgesamt 19 Diplopoda- und 7 Isopoda-Arten festgestellt, wovon die meisten Diplopoda-Arten aber nur durch nicht quantitative Handaufsammlung oder durch Bodenfallen erfaßt wurden. Nur wenige Arten können als weit verbreitet in den Wäldern angesehen werden. Dazu gehören unter den Diplopoda Allajulus punctatus und Glomeris marginata, unter den Isopoda Philoscia muscorum und Trichoniscus pusillus. Ein direkter Vergleich der Artenzahlen fällt schwer, da nicht alle Standorte gleichmäßig intensiv bearbeitet wurden. Trotzdem läßt sich aus den vorhandenen Daten ablesen, daß in den Wäldern der Geest auf Sandböden und des Geestrandes auf Braunerden sowohl Diplopoda als auch Isopoda nahezu fehlen und nur sehr sporadisch vorkommen. Hier sind nur säuretolerante Arten wie Proteroiulus fuscus und Allajulus punctatus zu finden (VOGEL 1985). Die größte Artenvielfalt liegt wie bei den Schnecken in den kalkreichen Erlenwäldern (Tab. 19).

Tab. 19: Individuendichten (Ind./m²) der Diplopoda- und Isopoda-Arten in den bisher untersuchten Wäldern (Es=Eschen-Buchenwald, Erwa=trockener Erlenwald, Erbr=Erlenbruch)(+: Einzelfund oder nur durch Bodenfallen oder Beobachtung festgestellt, * es liegen nur Ergebnisse aus Bodenfallen vor, Werte geben Dominanzanteil wieder) (unter Verwendung von Daten aus VOGEL, 1985).

A DT	Buche	Bornhö		Frbr	Sigg Buche		Segebe Eiche F		Plö Erbr*	
ART	Duche	Tiang	Liva	LIDI	Ducite	Lo.	Little 1	icitic	LIDI	Ш3
Diplopoda										
Blaniulus guttulatus					+	+				
Brachydesmus superus					+					
Craspedosoma simile		2	+						0,7	0,5
Allajulus nitidus		5	1	6	+	+				,
Allajulus punctatus		27	130	55	5	+	+	+	0,2	1,6
Glomeris marginata	+	- 2	+			+			0,2	3,7
Isobates varicornis					+				,	
Julus scandinavius									2,0	1,6
Leptoiulus proximus					+	+				
Mastigophorophyllon saxonicum		1	+	+						
Ophyiulus fallax					+	+				0,5
Polydesmus complanatus									0,5	
Polydesmus coriaceus		+					,		0,2	1,1
Polydesmus denticulatus		+					*		0,2	0,5
Polydesmus inconstans					+					
Polyzonium germanicum						+				
Proteroiulus fuscus						+		+		
Schizophyllum sabulosum		+	5						0,5	1,1
Unciger foetidus					1	+				
Isopoda .										
Haplophthalmus danicus			19	353						
Ligidium hypnorum			4	13					43,8	62,0
Oniscus asellus		2	+	+	+	+			1,7	2,7
Philoscia muscorum		8	19	7	88	+			0,2	1,1
Porcellio scaber		1	+	1	+				2,9	1,6
Porcellium conspersum		+	+	+					1,5	3,2
Trichoniscus pusillus	5.	100	533	329	368	1	+		45,2	18,7

Zur Prüfung der Korrelation des Vorkommens der Arten mit bestimmten Bodenfaktoren durch die Kanonische-Korrespondenz-Analyse wurden nur die langjährig mit der Quadrat-Methode erhobenen Daten aus den 7 Wäldern bei Siggen, Bornhöved und im Segeberger Forst herangezogen. Die Kanonische-Korrespondenz-Analyse ergibt eine weitgehende Erklärung von 99 % der Gesamtvarianz durch die untersuchten Bodenfaktoren (Abb. 28). Unter diesen Parametern besitzt der C-org.-Gehalt mit 51 % Erklärunganteil an der Varianz die größte Bedeutung, gefolgt vom Wassergehalt des Bodens mit 47 % und dem pH-Wert mit 23 %. Die 1. kanonische Achse trägt 64 % zu der Erklärung der Gesamtvarianz bei und ist stark mit dem C-org.-Gehalt (0,97) und dem Wassergehalt (0,82) korreliert. Die 2. kanonische Achse erklärt weitere 18 % und korreliert mit dem Sandgehalt (-0,87), dem Gesamtporenvolumen (-0,87) und dem Mg-Gehalt (0,87). Die Asseln und Tausendfüßer sind daher stark von hohen Nährstoff- und Feuchtegehalten des Bodens abhängig. Der Caund Mg-Gehalt scheint von großer Bedeutung für einige Arten zu sein (Tab. 20). Besonders die Tausendfüßer bedürfen hoher Ca- und Mg-Gehalte. Bei ausreichender Versorgung mit diesen Nährstoffen scheinen lockere, sandige Böden mit hohem Porenvolumen bevorzugt zu werden (Abb. 28).

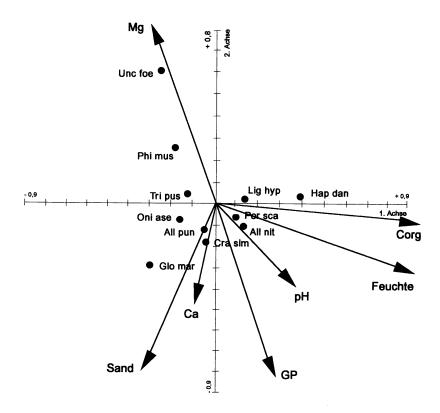


Abb. 28: Kanonische-Korrespondenz-Analyse von Asseln und Tausendfüßern im Hinblick auf einige Umweltparameter (Erklärung siehe Abb. 24). Der Erklärungsanteil aller Umweltfaktoren an der Gesamtvarianz beträgt 100 %. Die wichtigsten Umweltfaktoren C-org.-, Ca-Gehalt, Bodenfeuchte und Mg-Gehalt erklären 94 % der Gesamtvarianz. Verwendet wurden nur die Ergebnisse der Quadrat-Proben. Die Arten sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt. Artenliste:

Philoscia muscorum
Porcellio scaber
Trichoniscus pusillus
Haplophthalmus danicus
Ligidium hypnorum
Oniscus asellus

Allajulus nitidus Unciger foetidus Allajulus punctatus Craspedosoma simile Glomeris marginata

Ausgesprochene Nässeanzeiger sind die Asseln Haplophthalmus danicus und Ligidium hypnorum, die typisch für Erlenbruchwälder sind, allenfalls noch in den angrenzenden trockenen Erlenwald gelangen (Tab. 21). Beide Arten besitzen auch eine relativ geringe Toleranz gegenüber Trockenheit. Im Experiment erweist sich Ligidium hypnorum als Feuchtluftart mit einer Transpirationsrate > 10 %/h bei 0% rF (Eisenbeiß & Wichard 1985) und präferiert relative Luftfeuchten von 100% (Grünwald 1988). Trichoniscus pusillus ist dagegen relativ tolerant gegenüber der Bodenfeuchte. Sie hat zwar auch ihr Optimum im feuchten Bereich bei 55 % Bodenfeuchte im Jahresdurchschnitt, kommt aber unter meso-

hygrischen Verhältnissen noch in großer Anzahl vor (Tab. 21). *Philoscia muscorum* als typische Waldassel ist im mesohygrischen Bereich maximal vertreten, hat aber eine geringe Toleranz, so daß sie sowohl in den trockenen als auch nassen Wäldern fehlt.

Tab. 20: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Asselarten mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben von 9 Standorten (Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved) (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren).

Art	Feuchte	Sand	pН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Ligidium hypnorum	75	66	68	33	50	1	70	100
Haplophthalmus danicus	53	1	6	1	18	5	0	100
Trichoniscus pusillus	38	19	38	1	55	25	2	100
Philoscia muscorum	12	6	14	9	17	77	10	100

Entsprechend den Standortverhältnissen und den Lebensbedürfnissen der Diplopoda und Isopoda bilden sich die Lebensgemeinschaften dieser beiden Tiergruppen aus. Wie die Average-Culster-Analyse mit den Renkonenindices zeigt, sind drei Gruppen zu unterscheiden (Abb. 29). Die eine Gruppe auf sandigen, sauren Böden der Braunerde und des Podsol besitzt nahezu keine Arten der Asseln und Tausendfüßer und kann damit nur durch das Fehlen der Arten charakterisiert werden. Die andere Gruppe lebt in den kalkreichen und ständig feuchten Erlen- und Eschenwäldern mit der reichsten Artenvielfalt. Dazwischen siedelt sich die dritte Gruppe an, die nur wenige Arten dieser beiden Bodentiergruppen beherbergt und auf mäßig entkalkten, wechselfeuchten Böden vorkommt. Ein Zusammenhang mit der Vegetationsgesellschaft läßt sich nicht erkennen. Vielmehr scheinen die Bodenverhältnisse der dominierende Einfluß auf die Synusie dieser Tiergruppen zu sein (Abb. 29).

Ein Vergleich mit anderen Untersuchungen aus mitteleuropäischen Wäldern belegt wie bei den Schnecken die große Ähnlichkeit der Erlenwälder mit den Wäldern der Mittelgebirge. Von den 13 Diplopoda-Arten eines Waldes im Schwarzwald (SCHALLNASS 1989, SCHALLNASS et al. 1992) treten 5 Arten vornehmlich in den untersuchten Erlen- und Eschenwäldern auf. Nur Proteroiulus fuscus ist auf stärker versauerten Böden zu finden. Auch die in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen gefundenen 5 Asselarten (Strüve-Krusenberg 1989) kommen hauptsächlich in den Erlen- und Eschenwäldern Schleswig-Holsteins vor. Dies trifft insbesondere auf die Art Ligidium hypnorum zu, die in Schleswig-Holstein nur in den Erlenbrüchen oder den feuchten Erlenwäldern vorkommt, in Westdeutschland aber auch auf nicht vernäßten Böden lebt (Albert 1978, Heuser & Topp 1989). Sie fehlt auf den feuchten Pseudogleyböden und Parabraunerden des östlichen Hügellandes. Die Wälder des östlichen Hügellandes scheinen eine intermediäre Stellung zwischen den Erlen- und Eschenwäldern oder den Kalkbuchenwäldern des Mittelgebirges mit Mullhumus auf der einen Seite und den Moderhumuswäldern auf kalkarmen Böden auf der anderen Seite einzunehmen. Eine ähnliche Diplopoda- und Isopoda-Gemeinschaft wie auf der Parabraunerde und dem Pseudogley Ostholsteins wird von WEIGMANN et al. (1989) aus einem Hainbuchenwald bei Berlin beschrieben, wo Philosocia muscorum als Asselart sowie *Julus scandinavius* und *Unciger foetidus* als Diplopoda-Arten dominieren. Weigmann et al. (1989) führen das Fehlen von Asseln und Diplopoden in den Eichen- und

Nadelwäldern auf die Streuzusammensetzung zurück. Das Fehlen der beiden Tiergruppen im Buchenwald auf Braunerde oder im Solling auf Buntsandstein zeigt jedoch, daß die Standortqualitäten eine übergeordnete Rolle spielen. Feuchte und Ca-Gehalte dürften hierbei eine herausragende Rolle spielen.

Tab. 21: Optimale Bodenwassergehalte (%) für häufige Asselarten mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte (siehe Tab. 20). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind./m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet.

Art	Opt.	Tol.	Ind. Max.
Ligidium hypnorum	64	7	11
Haplophthalmus danicus	63	6	216
Trichoniscus pusillus	55	11	402
Philoscia muscorum	39	8	38

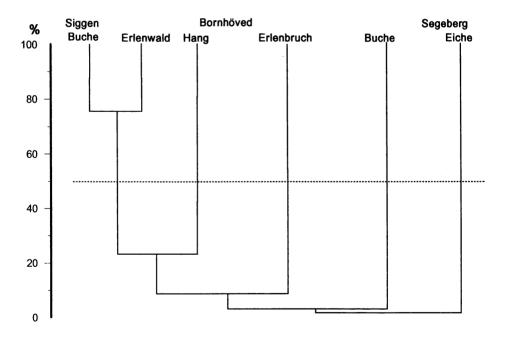


Abb. 29: Average Cluster Analyse der Dominantenidentität von Asseln (Isopoda) und Tausendfüßer (Diplopoda) in 7 verschiedenen Wäldern Schleswig-Holsteins aufgrund der Ergebnisse aus den Besiedlungsdichteuntersuchungen.

5.6 Spinnen (Araneida)

Spinnen (Araneida) sind in der Bodenstreu der Wälder die häufigsten Räuber unter der Makrofauna. Sie ernähren sich von Kleinarthropoden aus den Gruppen der Collembolen, Käfer und Asseln (Nyffeler 1982). In Schleswig-Holstein nimmt die relative Bedeutung der Spinnen von nährstoffreichen Wäldern zu nährstoffarmen Wäldern zu (IRMLER & HEYDEMANN 1988).

In der Artenzusammenstellung (Tab. 22) fließen neben den eigenen Untersuchungen durch die Quadrat-Methode aus den bereits erwähnten 7 Wäldern und den Bodenfallenergebnissen aus den Wäldern bei Siggen, Plön und im Segeberger Forst auch die einjährigen Untersuchungen aus dem Sachsenwald mit Bodenfallen (KROST 1985) bzw. die mehrjährigen aus dem Birkenwald des Dosenmoores (TIBURTIUS & IRMLER 1989) sowie von drei Wäldern bei Bornhöved (HINGST unveröffentlicht) mit ein (siehe Kapitel 4.2.1). Damit liegen für Schleswig-Holstein quantitative faunistische Daten über die Spinnengemeinschaften aus 15 Wäldern vor. Durch die unterschiedlichen Methoden ergeben sich allerdings erhebliche Schwierigkeiten beim Vergleich der Wälder, die in Kapitel 4.3 dargestellt wurden. Durch die zusätzlichen Untersuchungen konnnte die bislang bekannte Artenzahl aus schleswig-holsteinischen Wäldern (IRMLER & HEYDEMANN 1988) verdoppelt werden, so daß bisher insgesamt 200 Spinnenarten im Boden oder in der Bodenvegetation von Wäldern in Schleswig-Holstein nachgewiesen wurden. Davon wurden allerdings nur 138 Arten in wenigstens zwei Wäldern erfaßt. Der größte Teil kann daher als Zufallsfund gewertet werden, der auf die hohe Mobilität und die starke Ausbreitungsfähigkeit der Spinnen durch die Luftverdriftung zurückgeführt werden kann. Nur wenige Arten können als wirklich bedeutsam für die einzelnen Ökosysteme angesprochen werden. In Tabelle 21 sind die wichtigsten Spinnenarten aufgeführt. Durch die hohe Mobilität der Spinnen ist die in den einzelnen Ökosystemen festgestellte Artenzahl in erheblichem Maße von der Intensität und Dauer der Untersuchung abhängig. Dadurch erschwert sich sowohl der Vergleich der untersuchten Wälder untereinander als auch zwischen den schleswig-holsteinischen Wäldern und anderen mitteleuropäischen Wäldern.

Die höchste Artenzahl konnte in dem Erlenwald bei Bornhöved mit 119 Arten festgestellt werden, die geringste in einem Erlenbruch bei Plön mit 8 Arten. Ebenso schwierig wie die Feststellung der Artenzahl ist die Zugehörigkeit der einzelnen Spinnenarten zu bestimmten Synusien. Eine typische Fichtenwaldart scheint *Minyriolus pusillus* zu sein, die nur einmal außerhalb in einem Buchenwald gefunden wurde. In Fichtenwäldern aber auch in relativ trockenen Laub- und Mischwäldern kommen außerdem die Arten *Lepthyphantes tenebricola*, *Diplocephalus latifrons* und *Micrargus herbigradus* vor. *Coelotes terrestris* ist sowohl auf feuchten als auch trockenen Standorten zu finden, meidet jedoch die lehmigen Bereiche der Parabraunerden und Pseudogleye des östlichen Hügellandes. In den feuchten Eschenwäldern und den nassen Erlenbruch-Wälder sind die Arten *Diplostyla concolor*, *Helophora insignis* und *Lepthyphantes pallidus* zu finden. Der Birkenbruch am Rande des Dosenmoores war vor allem durch die Dominanz von *Pardosa lugubris* geprägt, die in anderen Waldökosystemen nur selten auftrat.

Um die Korrelation der Spinnengemeinschaften mit den untersuchten Bodenfaktoren mit der Kanonische-Korrespondenz-Analyse zu berechnen wurden nur die langjährigen quantitativen Ergebnisse der Quadrat-Methode herangezogen. Gerade bei den vagilen Spinnen werden durch die Quadrat-Methode besonders diejenigen Arten erfaßt, die weniger durch Zufallsfunde erfaßt werden, sondern als Streubewohner mehr von den Bodenparametern abhängig sind. Jocque (1973) spricht z.B. der Humusform in Wäldern einen hohen Einfluß auf die Zusammensetzung der Spinnensynusie zu. Die Kanonische-Korrespondenz-Analyse (CCA) belegt, daß die untersuchten Umweltvariablen 89 % der

Tab.: 22: Liste der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen, wichtigsten Spinnenarten (Fi= Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Mi=Laub,-Nadelmischwald, Es=Esche, Erwa=trockener Erlenwald, Er=Erlenbruch, Bi=Birkenbruch, SA=Sachsenwald, BO=Bornhöved, SI=Siggen, SE=Segeberger Forst, PL=Plön, DO=Dosenmoor, Nomenklatur nach Heimer & Nentwig 1991) (unter Verwendung von Daten verschiedener Autoren siehe Kap. 4.2.1; die Zahlen geben in absteigender Reihenfolge Dominanzklassen wieder, siehe Kapitel 4.3).

Region ART	SA Fi	SA Fi	BO Fi	SE Fi	Se Ei	BO Mi	DO Bi	BO Bu	SA Bu	SI Bu	BO Erwa	SI Es	PL Es	PL Er	BO Er
Dicymbium tibiale Coelotes terrestris Trochosa terricola	2	1 3 2	1 1 1	5 1 2	5 3 3	2	4	1 4	4	1	2 2 1		4 3 1	5 2 3	3
Micrargus herbigradus Diplocephalus latifrons Robertus lividus Lepthyphantes tenebricola	2 4 2 4	3 4 2 4	3 4 2 1	5 5 2 3	5 4 4 2	5 5	2	2 1 4 4	2 2 1 3	1 3 3 3	2 2 3 2	1 3 1 1	4 3 1 1		
Minyriolus pusillus	3	2	1	1					1			-			
Centromerus dilutus Macrargus rufus Tapinocyba insecta	1 2	1 1 1	2 3 1	2 3 1	2 5 1	2 3 3	1	3 5 3	2	3	2 1 2				
Centromerus sylvaticus Microneta viaria Walckenaeria dysderoides	1	1	1 1 1	2 2 2	3 3 2	3 4 2	1 2 1	3 5 3	3	2 5 3	2 3 1	4 2	4 1 2	3	3
Diplocephalus picinus Walckenaeria melanocephala	1	2	1 1	1 2	2		1	3	3	3 2	2	4 3	2		
Zelotes apricorum Phrurolithus festivus Pardosa pullata Pardosa lugubris		1					2 2 2 4		1		1				
Lepthyphantes zimmermanni Walckenaeria cucullata	1		1 1	1	2 2		1	3	2 2	1 1		1			4
Saloca diceros Ceratinella brevis			1	1		3 3	1	1		5 3	5 3	2	1		1
Diplostyla concolor Lepthyphantes pallidus Helophora insignis	1	1	1 1 1	1	2	2	1	1 3 3	1	2 1 4	2 2 2	4 2 1	4 3 2	5 3 2	4 4 5
Gesamtsumme der Arten	29	39	85	59	55	22	63	82	33	46	119	28	24	8	8

Varianz in der Spinnengemeinschaft erklären (Abb. 30). Die 1. kanonische Achse, die mit 33 % an der Varianzerklärung beteiligt ist, ist stark mit dem pH Wert (-0,84), dem Sandgehalt (-0,80) und dem Wassergehalt (-0,78) korreliert. Die 2. kanonische Achse, die mit weiteren 22 % zur Erklärung der Varianz beiträgt, korreliert besonders mit dem Gesamtporenvolumen (-0,63) und dem C-org.-Gehalt (-0,45). Die wichtigsten Bodenparameter sind der Sandgehalt mit 30 %, der pH-Wert mit 25 % und der Bodenwassergehalt mit 24 %.

Einige häufige Spinnenarten wurden gesondert mit der CCA untersucht. Mehrere Arten sind durch den Faktorenkomplex Feuchte und Sand in ihrer Verteilung beeinflußt. Eine ausgesprochen dominante Wirkung des Faktors Bodenfeuchte ist jedoch für diese Arten

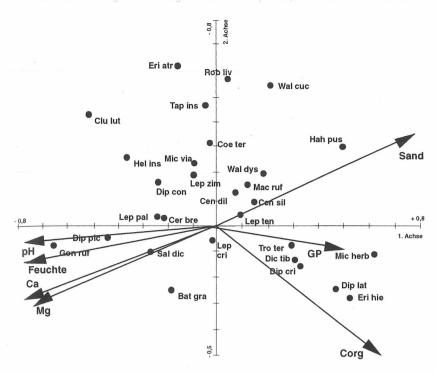


Abb. 30: Kanonische-Korrespondenz-Analyse von Bodenspinnen im Hinblick auf einige Umweltparameter (Erklärung siehe Abb. 24). Die Umweltparameter erklären 89 % der Gesamtvarianz. Die wichtigsten 4 Umweltparameter Sandanteil, pH, Bodenfeuchte und Corg tragen mit 66 % Erklärungsanteil an der Gesamtvarianz bei. Verwendet wurden die Ergebnisse der Quadrat-Proben. Die Arten sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt. Artenliste:

Clubiona lutescens
Diplostyla concolor
Erigone atra
Tapinocyba insecta
Microneta viaria
Lepthyphantes pallidus
Helophora insignis
Gongylidium rufipes
Diplocephalus picinus
Ceratinella brevis

Robertus lividus
Walckenaeria cucullata
Coelotes terrestris
Lepthyphantes zimmermanni
Walckenaeria dysderoides
Macrargus rufus
Hahnia pusilla
Centromerus dilutus
Centromerus silvaticus
Lepthyphantes tenuis

Saloca diceros
Bathyphantes gracilis
Diplocephalus latifrons
Lepthyphantes cristatus
Trochosa terrestris
Micrargus herbigradus
Erinogella hiemalis
Dicymbium tibiale
Diplocephalus cristatus

nicht zu erkennen. Vielmehr ist eine komplexe Wirkung von Bodenfeuchte, pH und Ca-Gehalten zu sehen (Tab. 23). Als Arten feuchter Standorte können *Gongylidium rufipes* und *Saloca diceros* gelten. Das Optimum dieser Arten liegt etwa bei einer Bodenfeuchte von 40 % bis 50 % (Tab. 24). Sie haben aber eine relativ hohe Toleranz gegenüber der Bodenfeuchte, so daß sie sowohl nasse als auch mesohygrische Standorte besiedeln können. *Saloca diceros* ist hauptsächlich von hohen Nährstoffgehalten im Boden abhängig, da die Art an feuchten Ca- und Mg-reichen Standorten vorkommt (Abb. 30).

Als Arten trockener, sandiger Standorte müssen *Macrargus rufus, Micrargus herbigradus, Diplocephalus latifrons, Dicymbium tibiale, Erigonella hiemalis, Diplocephalus cristatus* und *Robertus lividus* angesehen werden. Sie haben ihr Optimum bei einer Bodenfeuchte von 20 % bis 30 % und eine relativ geringe Toleranz gegenüber höherer Bodenfeuchte (Tab. 24). Die meisten übrigen Spinnenarten scheinen von den untersuchten Bodenparametern nicht beeinflußt zu werden. Sie können als feuchtetolerant oder mesohygrisch gelten. Besonders die Art *Microneta viaria* ist eine häufige Waldart, die auf Grund ihrer weiten Valenz gegenüber der Bodenfeuchte als euryhygrisch eingestuft werden muß. Da auch kein weiterer untersuchter Bodenparameter zur Erklärung ihrer Verteilung herangezogen werden kann, liegt der Verdacht nahe, daß für diese Gruppe der Spinnen vor allem Strukturen im Ökosystem, wie z.B. Streu (STIPPICH 1989) oder Boden- und Strauchvegetation, von größerer Bedeutung für ihr Vorkommen sind.

Tab. 23: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Spinnenarten mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben von 9 Standorten (Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved) (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren).

Artname	Feuchte	Sand	pН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Gongylidium rufipes	79	42	83	4	67	5	5	95
Saloca diceros	4	8	18	14	33	26	18	83
Ceratinella brevis	2	2	9	33	21	33	24	80
Macrargus rufus	55	57	37	13	31	28	8	72
Centromerus dilutus	52	39	52	0	46	40	14	95
Centromerus silvaticus	61	66	53	0	44	24	1	93
Micrargus herbigradus	26	26	30	24	23	14	0	100
Microneta viaria	18	9	19	50	20	2	48	84
Robertus lividus	17	28	23	17	7	3	3	99

Die meisten der häufigen Bodenspinnen sind typische Bewohner der Streuschicht. Von den 50 häufigsten Spinnenarten sind mindestens 35 im wesentlichen Streubewohner. Die übrigen nutzen zusätzlich noch die Krautschicht oder sind hauptsächlich Bewohner der Bodenvegetation. Zwischen Streubewohnern und Bewohnern der Bodenvegetation gibt es zahlreiche Übergänge, wobei von diesen Arten sowohl die Streuschicht als auch die Bodenvegetation genutzt wird (IRMLER & HEYDEMANN 1988). Als Bewohner der Bodenvegetation können die *Lepthyphantes-, Neriene-, Metellina-* und *Walckenaeria-*Arten angesehen werden.

Tab. 24: Optimale Bodenwassergehalte (%) für häufige Spinnenarten mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte (siehe Tab. 23). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind./m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet.

Art	Opt.	Tol.	Ind. Max.
Macrargus rufus	24	4	5
Micrargus herbigradus	27	5	8
Robertus lividus	31	8	6
Gongylidium rufipes	50	10	10

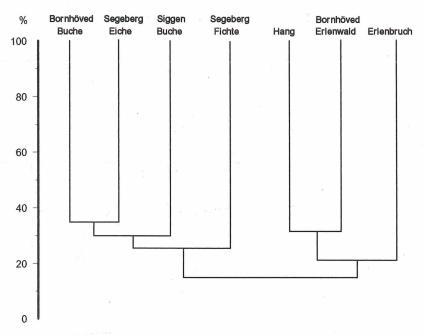


Abb. 31: Ähnlichkeitsdiagramm der Spinnenfauna aus Quadrat-Proben mit Hilfe der Average Cluster Analyse der Dominantenidentitäten.

Eine Untersuchung der Ähnlichkeiten der Spinnengesellschaften aufgrund der flächenbezogenen Datenerhebung (Abb. 31) weist deutlich die großen Unterschiede zwischen den Spinnengesellschaften der einzelnen Wälder aus. Dies ist ein Ausdruck des hohen Verbreitungspotentials der Spinnen, wodurch viele Arten des näheren oder weiteren Umlandes in die Wälder eindringen. Somit ist besonders in Schleswig-Holstein mit seinen kleinen Waldparzellen ein hoher Anteil nicht waldspezifischer Arten vorhanden. Die größte Ähnlichkeit zwischen verschiedenen Wäldern liegt nur etwas über 30 %. Dadurch eignen sich die Spinnen nur sehr wenig als Bioindikatoren für bestimmte Waldbiozönosen. Trotzdem lassen sich durch das Ähnlichkeitsdiagramm einige Synusien mit charakteristischen Arten herausschälen, die allerdings nur wenig mit den aus der Vegetationskunde bekannten Waldtypen übereinstimmen. Die trockenen Wälder scheinen einen Komplex zu bilden, der durch die Spinnenfauna des Buchenwaldes bei Bornhöved und des Eichenwaldes im Segeberger Forst charakterisiert wird. Auf der anderen Seite stehen die feuchteren Erlenwälder und Erlenbruchwälder. Dazwischen befinden sich mittelfeuchte Wälder, unabhängig ob sie Nadel- oder Laubbäume tragen. Zu einer ähnlichen Aufteilung kommen IRMLER & HEYDEMANN (1988) aufgrund von Bodenfallenfängen, wobei allerdings die Erlenbruchwälder und Eschenwälder auf seesandigen Böden hohe Ähnlichkeiten mit den sandigen Wäldern der Geest aufweisen.

Ähnlich hohe Artenzahlen wie in den schleswig-holsteinischen Wäldern konnten bisher von Weigmann et al (1989) aus einem Buchenwald bei Berlin mit 120 Arten gemeldet werden. Die übrigen Angaben aus Mitteleuropa schwanken zwischen ca. 40 und ca. 100 Arten je Wald, wobei die Fichtenforste mit 40 bis 50 Arten (Weigmann et al. 1989, Platen 1985) die geringsten und die Buchenwälder mit 80 bis 100 Arten (Dumpert & Platen 1985,

WEIGMANN et al. 1989, Albert 1982) die höchsten Artenzahlen aufweisen. Kiefernwälder, die in Schleswig-Holstein wenig vorkommen, liegen mit 60 bis 70 Arten dazwischen (V.Broen & Moritz 1964, Schaefer 1980). Auch in Belgien (Alderweireldt et al. 1989) und Polen (Luczak 1980) werden aus Laubwäldern zwischen 80 und 100 Arten gemeldet, während in den nordeuropäischen Nadelwäldern nur zwischen 20 und 30 Arten gefunden wurden (Huhta 1979). Die Artenzahlen in den schleswig-holsteinischen Wäldern liegen in der gleichen Größenordnung wie in den übrigen mitteleuropäischen Wäldern. Geringe Artenzahlen sind in den Fichtenforsten mit ca. 30 bis 40 Arten und in den nassen Erlenbruchwäldern mit nur ca. 10 bis 15 Arten zu erwarten. In den übrigen Wäldern dürften die Artenzahlen bei ca. 60 bis 80 Arten liegen, wobei die Intensität der Untersuchung und die kleinräumige Heterogenität des Standortes für die letztlich festgestellte Artenzahl verantwortlich ist.

Der Vergleich mit den übrigen untersuchten Waldökosystemen verdeutlicht den auch relativ ähnlichen Artenbestand der Spinnenfauna des Bodens in mitteleuropäischen Waldökosystemen. In Baden-Würtemberg (Schönbuch) wurden wie in Schleswig-Holstein nur sehr wenige Arten gefunden, die spezifisch im Erlenbruch vorkommen (BAEHR 1986). Darunter war auch *Hilaira exisa*, die im untersuchten Erlenbruch auftrat. Von den 9 dominanten Arten in den Wäldern Berlins (WEIGMANN et al. 1989) können 8 auch für Schleswig-Holstein als charakteristische Spinnenarten des Bodens mittelfeuchter Wälder gelten. Dumpert & Platen (1985) geben 21 dominante Spinnenarten für einen süddeutschen Buchenwald an, von denen 15 auch in Schleswig-Holstein häufig in den mittelfeuchten, sandigen Wäldern vorkommen. Die von Albert (1976, 1982) aufgeführten Spinnenarten eines Buchenwaldes im Solling sind für die mittelfeuchten Wälder Schleswig-Holsteins typisch. Damit können die Arten Lepthyphantes tenebricola, Macrargus rufus, Coelotes terrestris, Microneta viaria, Saloca diceros, Robertus lividus und Micrargus herbigradus als typische Bodenspinnen der meisten Wälder Mitteleuropas angesehen werden. In Schleswig-Holstein kommt diese Artenkombination vor allem in den mittelfeuchten bis trockenen Wäldern auf sandigen, lockeren Böden unabhängig vom Waldbestand vor. Von diesen Wäldern sind deutlich die nassen Erlenwälder oder Erlenbrüche durch das Vorkommen von Diplostyla concolor und Helophora insignis zu unterscheiden. Auch die Wälder auf den lehmigen Böden des östlichen Hügellandes lehnen sich an die genannte Artenkombination an, zeichnen sich aber durch das Fehlen von Coelotes terrestris aus.

5.7 Käfer (Coleoptera)

Käfer wurden zwar seit langem in Schleswig-Holstein im Rahmen von Faunenerfassungen auch in Wäldern intensiv untersucht (Lohse 1954); quantitative, ökologische Arbeiten sind allerdings kaum zu finden. Die Käferarten des Gebietes sind so zahlreich, daß zwei Familien, die Laufkäfer (Carabidae) und die Kurzflügelkäfer (Staphylinidae), wegen ihrer besonders intensiven Erfassung und ihres Artenreichtums zur besseren Übersicht getrennt abgehandelt werden sollen. Beide Käferfamilien gehören neben den Spinnen zu den wichtigsten Räubern unter den Bodentieren in den Wäldern. Während die Laufkäfer (Carabidae) zur epedaphischen Bodenfauna zählen, sind ihre Larven und die beweglichen Kurzflügelkäfer zusätzlich in der Auflage und sogar im Lückensystem des Oberbodens zu finden. Zum Teil haben einzelne Arten sich auf wenige Beutegruppen, insbesondere Collembolen, spezialisiert (BAUER 1975, WEINREICH 1968). Zum größten Teil sind die Arten aber Beuteopportunisten (THIELE 1977, KÖHLER 1984).

aber Beuteopportunisten (THIELE 1977, KÖHLER 1984).

Ein erster Vergleich verschiedener Wälder in Schleswig-Holstein hinsichtlich der Laufkäferbesiedlung wurde von VOGEL & KROST (1990) vorgenommen. Sie konnten 41

Tab.: 25: Liste der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen, wichtigsten Laufkäferarten (Fi=Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Es=Esche, Erwa=Erlewald, Er=Erlenbruch, Bi=Birke, SA=Sachsenwald, BO=Bornhöved, SI=Siggen, SE=Segeberger Forst, PL=Plön, DO=Dosenmoor, Nomenklatur nach FREUDE et al. 1962 - 1991) (unter Verwendung von Daten verschiedener Autoren siehe Kap. 4.2.1; die Zahlen geben in absteigender Reihenfolge Dominanzklassen wieder, siehe Kapitel 4.3).

ART	SE Fi	SE Ei	SA Fi	SA Fi	SA Bu	BO Fi	BO Bu	DO Bi	SI Bu	SI Es	BO Erwa	Pl Es	Pl Er	BO Er
Pterostichus strenuus Loricera pilicornis Carabus hortensis Carabus violaceus	4 4	4 2 4 3	4 4	2 2 4 4	1 4 3	2 1 4	4 3	2 3	4 4	3 2	4 4 4	2 4 3	2 2 2	3 4
Nebria brevicollis Abax parallelepipedus Pterostichus niger Notiophilus biguttatus Pterostichus oblongopunctatus Trechus quadristriatus	2 4 5 2 2	4 4 4 5 5 2	2 2 4 4 4	2 2 3 4 4	2 4 3 2 4 2	2 2 4 4 3 1	4 4 2 4 5 5	2 4 2 2	2 3 4 5 5	2 4 4 4	2 2 4 3 2 4	2 3		
Carabus arvensis Carabus convexus	4 2	2	2				1	4			2			
Calathus rotundicollis Leistus terminatus Pterostichus melanarius Harpalus latus		4	2 2 1	2	2 1 2	3 2 2 1	1 3 2	2 1 1	2 4 4	2 2 2	2 4 2 2	2		
Pterostichus nigrita Pterostichus diligens Carabus nemoralis Trechus secalis Platynus assimilis			1		1	2	2 2 1	4 4	4 5 2	2 3 4 5	5 2 2	2	3	
Badister lacertosus Cychrus caraboides Badister sodalis Platynus obscurus								2	2	2 2 2	2 2 2 2	2 4	3	
Agonum fuliginosum Bembidion unicolor Patrobus atrorufus							1			4 2	2 5 5	3 3 4	4 3 4	2 5 4
Gesamtartenzahl je Standort	12	15	14	- 17	18	23	25	39	18	23	47	14	9	10

Laufkäferarten in den von ihnen untersuchten Wäldern finden. Für die Auswertung der Artenliste der Carabidae (Tab. 25) wurden außer den eigenen erhobenen Daten der Quadratproben aus Siggen, Bornhöved und dem Segeberger Forst (s. Kapitel 4.1) auch die Bodenfallenergebnisse aus dem Sachsenwald, den Wäldern aus Siggen und dem Segeberger Forst, den drei Bornhöveder Wäldern, dem Birkenwald des Dosenmoores sowie zwei Wäldern bei Plön berücksichtigt (siehe Kapitel 4.2.1). Durch diese hinzugekommenen Walduntersuchungen steigt die Artenzahl auf 83, wobei allerdings die meisten Arten nur selten gefunden wurden und in der Mehrzahl als Einwanderungsgäste aus dem nicht bewaldeten Umland angesehen werden können. Es verbleiben etwa 30 Laufkäfer-Arten, die mehr oder weniger häufig in verschiedenen Wäldern anzutreffen sind. Davon sind in den trockenen Eichen-Birkenwäldern ca. 15 bis 18 Arten, in den mäßig feuchten

Wäldern auf Braunerde oder Parabraunerde ca. 20 Arten, in den feuchten Wäldern auf lehmigen oder grundwassernahen Böden ca. 30 bis 40 Arten und in den ganz nassen Wäldern des Erlenbruches nur noch ca. 10 Arten zu finden (Tab. 24).

Als euryöke Wald-Carabidae können die Arten Pterostichus strenuus, Loricera pilicornis, Carabus hortensis und Carabus violaceus angesehen werden. Sie kommen in fast allen Waldtypen von den trockenen, sandigen bis zu den feuchten vor. Fast ebenso weit verbreitet sind die Arten Nebria brevicollis, Abax parallelepipedus, Pterostichus niger, Notiophilus biguttatus, Pterostichus oblongopunctatus und Trechus quadristriatus. Auch diese Arten sind in sehr vielen Wäldern zu finden, gehen aber nicht in die nassen Erlenbrüche. Aus diesen Artengruppen scheinen die Arten Carabus hortensis, Carabus violaceus und Abax parallelepipedus die lehmigen Standorte des ostholsteinischen Hügellandes zu meiden. Typische Arten der oligotrophen, stark sandigen Standorte sind die Arten Carabus arvensis und Carabus convexus, die nur in den Eichen-Birkenwäldern oder im Birkenbruch vorkommen. Eine weitere Gruppe von Laufkäfern bestehend aus den Arten Calathus rotundicollis, Leistus terminatus, Pterostichus melanarius und Harpalus latus besiedelt die mesotrophen, trockenen bis nicht zu feuchten Standorte mit mehr oder weniger sandigen bis lehmigen Böden. Typische Arten der feuchten Erlen- und Eschen-Wälder sind die Arten Badister lacertosus, Badister sodalis, Cychrus caraboides und Platynus obscurus. In den Erlenbrüchen sind hauptsächlich die Arten Agonum fuliginosum, Bembidion unicolor und Patrobus atrorufus zu finden. Da sie aber auch in den trockenen Erlen- und Eschen-Wäldern vorkommen, können sie nicht als reine Erlenbruch-Arten angesehen werden.

Die Kurzflügelkäferfauna des Bodens schleswig-holsteinischer Wälder ist von weniger Standorten bekannt. Hierfür wurden zusätzlich zu den Quadratproben die Bodenfallen eines Teils der oben erwähnten Wälder auf die Staphylinidae untersucht. Die Arten dieser Familie besitzen meist ein größeres Ausbreitungspotenial als die Laufkäfer und sind stärker an bestimmte Habitate in Wäldern wie Nestern von Vögeln, Kleinsäugern etc. oder Rinde, Pilzen etc. gebunden und daher in ihrer Aussagekraft für die Gemeinschaft der Bodenfauna weniger geeignet. Die bisher gefundenen 205 Arten aus den untersuchten Wäldern stellen daher einerseits nur eine kleine Auswahl der tatsächlich in den Wäldern vorkommenden Arten dar, andererseits sind die meisten Arten nur in Einzelfunden vorhanden, da sie den Boden nicht als Hauptsiedlungshabitat nutzen. Trotzdem ist diese Familie die bei weitem artenreichste Käfergruppe in der Bodenfauna der schleswig-holsteinischen Wälder. Etwa 30 bis 40 Arten können als typische Bodenbesiedler in den Wäldern angesehen werden (Tab. 26).

Die Arten Geostiba circellaris, Othius myrmecophilus, Othius punctulatus, Atheta fungi, Philonthus decorus und Lathrobium brunnipes sind in den Wäldern allgemein verbreitet. Sie sind in allen Waldtypen von sehr trockenen bis zu sehr feuchten Wäldern zu finden, obwohl einige der Arten entweder im trockenen oder feuchten Bereich ein Optimum zu haben scheinen. Eine zweite Gruppe bestehend aus den Arten Mycetoporus clavicornis, Mycetoporus rufescens, Drusilla canaliculata und Zyras humeralis sind dagegen nur in den trocken, sandigen Bereichen der Geest zu finden, kommen aber auch in dem feuchteren Birkenbruch des Dosenmoors vor, was auf eine Vorliebe für oligotrophe Standorte schließen läßt. Eine große Gruppe von Mycetoporus lepidus bis Oxypoda annularis ist zwar auch weit verbreitet, meidet aber offensichtlich die feuchten und nassen Standorte. Eine weitere Gruppe von Stenus clavicornis bis Tachyporus obtusus kann als typisch für die mesohygren und mesotrophen Standorte angesehen werden. Als typisch für den Birkenbruch-Standort am Dosenmoor können die Arten Acidota crenata und Oxypoda funebris gelten, die auch als tyrphophil bezeichnet werden (KOCH 1989). Für feuchte und nasse Wälder sind die Arten Tachinus signatus, Oxypoda acuminata und Bryocharis inclinans charakteristisch, während die letzte Gruppe von Olophrum piceum bis Myllaena intermedia

Tab. 26: Liste der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen, wichtigsten Kurzflügelkäferarten (Fi= Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Mi=Laub-,Nadelmischwald, Es=Esche, Erwa=Erlenwald, Er=Erlenbruch, Bi=Birke, BO=Bornhöved, SI=Siggen, SE=Segeberger Forst, PL=Plön, DO=Dosenmoor, Nomenklatur nach FREUDE et al. 1962-1991; die Zahlen geben in absteigender Reihenfolge Dominanzklassen wieder, siehe Kapitel 4.3).

Art	SE Fi	SE Ei	BO Fi	DO Bi	BO Bu	BO Mi	SI Bu	BO Erwa	SI Es	PL Es	BO Er	PL Er
Geostiba circellaris Othius myrmecophilus Atheta fungi Lathrimaeum atrocephalum Othius punctulatus Philonthus decorus Lathrobium brunnipes	5 3 5 1 1 1	4 2 5 3 1 2 1	4 4 3 1 1	1 4 2 1	5 5 4 1 3 2	5 5 4 2	4 2 2 5 2 4 1	5 5 4 2 1 1	1 1 2 1 4 1	2 3 2 3 1 1	2	3 2 1 4 1
Mycetoporus clavicornis Mycetoporus rufescens Drusilla canaliculata Zyras humeralis	1 1 1 1	1 1 1 1	1 1 2	2 1 4	1			1				
Mycetoporus lepidus Bolitobius cingulata Xantholinus linearis Stilicus rufipes Tachyporus hypnorum Stenus impressus Tachyporus solutus Oxypoda annularis	1 3 2 1	1 1 2 1 1 1 1	1 1 1 2 1 1	2	1 1 1 1 1 3	3 1 2	1 1 1 2 1 1 1	1 1 1 1 1 1 1	1 1 1 1	1	1	
Stenus clavicornis Philonthus splendens Quedius lateralis Tachyporus obtusus		1	1 1 1	4	1 2 1	1 1 3	1	1 1 1				
Acidota crenata Oxypoda funebris			1	2 2				1				
Tachinus signatus Oxypoda acuminata Bolitobius inclinans	× v				1 1		4 1	1	4 1 1	2 5 1	1	2 5 1
Olophrum piceum Ocalea badia Quedius fumatus Myllaena intermedia	1					-		1 3 1 5	1 1 1	1 2 1	1 4 1 5	2 4 1
Gesamtartenzahl je Standort	30	36	75	27	83	24	55	121	44	34	17	30

die stets feuchten bis nassen Wälder der Eschen- und der Erlenwälder besiedelt. Eine typische Fauna der Erlenbruch-Wälder kann bisher noch nicht abgetrennt werden. Möglicherweise kommen die Arten *Ocalea badia* und *Myllaena intermedia* als solche in Betracht.

Die übrigen Bodenkäfer verteilen sich auf sehr viele verschiedene Käferfamilien, wovon die Federflügelkäfer (Ptiliidae), die Ameisen- (Scydmenidae) und Palpenkäfer (Pselaphidae) die individuenreichsten Vertreter in der Laubstreu stellen. Die Auswahl der Methoden und Standorte für die Übersicht des Arteninventars ist die gleiche wie für die Staphylinidae. Da die Arten der Gattung Acrotrichis (Ptiliidae) nur nach Genitaluntersuchung einwandfrei bestimmbar sind, wurde wegen der großen Anzahl der Tiere auf ei-

ne durchgehende Determination verzichtet und nur vereinzelt eine Artbestimmung vorgenommen. Die häufigste Art war danach Acrotrichis intermedia. Weiterhin kamen A. pumila, A. fascicularis und A. sitkaensis vor. Eine sehr bedeutsame Käferfamilie sind die Schnellkäfer (Elateridae), deren Larven in großer Anzahl im Boden vorkommen und auch gut den einzelnen Arten zugeordent werden können. Bei der Abschätzung der Dominanzgruppen wurde bei dieser Familie daher im Gegensatz zu den übrigen Käfern auf die Larvenabundanz zurückgegriffen. Insgesamt konnten 182 Käferarten aus den verschiedenen übrigen Käferfamilien bestimmt werden, so daß die Käfer mit 470 nachgewiesenen Arten zu den artenreichsten Gruppen der Bodenfauna in den Wäldern zählen. Die Artenzahl der einzelnen Standorte hängt wiederum entscheidend von der Untersuchungsintensität ab. Dadurch wurde für den am besten untersuchten Standort, den Buchenwald bei Bornhöved, auch die höchste Artenzahl verzeichnet. Trotz der eingeschränkten Möglichkeit, die tatsächlichen Artenzahlen abzuschätzen, scheinen die mesotrophen Standorte mit 50 bis 100 Arten am artenreichsten zu sein. Sowohl in den sandigen, trockenen Standorten wie in den nassen Standorten sinken die Artenzahlen auf 20 bis 40 Arten ab (Tab. 27).

Tab. 27: Liste der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen, wichtigsten Käferarten (excl. Laufund Kurzflügelkäfer) (Fi= Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Mi=Laub,-Nadelmischwald, Es=Esche, Er=Erlenwald, Er=Erlenbruch, Bi=Birke, BO=Bornhöved, SI=Siggen, SE=Segeberger Forst, PL=Plön, DO=Dosenmoor, Nomenklatur nach FREUDE 1962-1991) (unter Verwendung von Daten verschiedener Autoren siehe Kap. 4.2.1; die Zahlen geben in absteigender Reihenfolge Dominanzklassen wieder, siehe Kapitel 4.3).

ART	SE Fi	BO Fi	SE Ei	BO Bu	SI Bu	BO Mi	BO Erwa	SI Es	PL Es	BO Er	PL Er	DO Bi
Acrotrichis intermedia Agathidium seminulum Neuraphes angulatus	5 2 3	1	5 2 1	5 1 1	5 1 1	4 1 2	3 1 1		5 1 1	5 1	4 1 1	
Cryptophagus pilosus Agriotes aterrimus Enicmus transversus	2 1 1	1 1	1 1 2	2 1 1	1		1	1	1		0	
Dalopius marginatus Athous subfuscus Amphicyllis globus Lathridius nodifer Strophosoma melanogrammum Cryptophagus dentatus	2 5 1 5 1	2 3 1 1 4 3	5 5 2 5 1	5 5 1 1 1 2	3 5 4 1 4	1 5 1	3 5 2 1 2 1	2 1 1	3	1		3
Megasternum obscurum Nargus velox Nargus wilkini Bryaxis puncticollis		1	3 4	1 1 2 2	1 4 4	2 1 1 2	2 1 3	1 5 1	2 4 3	2	1	1
Lathridius lardarius Nargus anisotomoides Phosphuga atrata Brachygluta fossulata		1			1 1 1	1 1	1 1 1	1 3 1 1	1 1	2	1	4
Phosphaenus hemipterus Anacaena globulus Ptenidium intermedium Cercyon convexiusculus Euconnus hirticollis							4 3 1	1 4	1 2 2 1	4 2 1 1	1 5 2 2	
Gesamtartenzahl je Standort	33	38	39	98	53	28	34	21	68	17	15	10

Mit Ausnahme des Birkenbruchwaldes am Dosenmoor sind die Arten der Gattung Acrotrichis und Agathidium seminulum sowie Neuraphes angulatus in allen Wäldern verbreitete Arten. Typische Vertreter der oligotrophen bis schwach mesotrophen, sandigen, trockenen Laub- und Nadelwälder sind Cryptophagus pilosus, Agriotes aterrimus und Enicmus transversus. Hierzu gehören auch die Arten Dalopius marginatus, Athous subfuscus, Amphicyllis globus, Lathridius nodifer, Strophosoma melanogrammum und Cryptophagus dentatus, wobei diese Arten aber weiter in den Bereich der mesotrophen Wälder eindringen. Fine weite Verbreitung in den mäßig feuchten, mesotrophen Wäldern unter Meidung der oligotrophen Wälder haben die Arten Megasternum obscurum, Nargus velox, Nargus wilkini und Bryaxis puncticollis. Eine weitere Artengruppe aus den Arten Lathridius lardarius, Nargus anisotomoides und Phosphuga atrata ist enger an die mesotrophen und feuchten Verhältnisse der Wälder gebunden und kommt in den mäßig trockenen Wäldern nicht mehr vor. Im Bereich der feuchten Wälder nimmt die Art Brachygluta fossulata eine breites Vorkommen ein, während die Art *Phosphaenus hemipterus* sehr eng an die Eschen-Wälder gebunden zu sein scheint. In den feuchten Eschenwäldern bis zu den nassen Erlenbruch-Wäldern sind die Arten *Anacaena globulus* und *Ptenidium intermedium* zu finden. Noch weiter in dem nassen Bereich der Erlenwälder ist das Vorkommen der Arten Cercyon convexiusculum und Euconnus hirticollis zu verzeichnen. Der Birkenbruchwald des Dosenmoores zeichnet sich durch das Fehlen nahezu aller Arten aus den übrigen hier dargestellten Käferfamilien aus.

Die Käfer zeigen relativ hohe Abhängigkeiten von den gemessenen Bodenparametern. Die Kanonische-Korrespondenz-Analyse, die nur mit den Ergebnissen aus den Quadratproben durchgeführt wurde, belegt, daß die untersuchten Bodenfaktoren 93 % der Gesamtvarianz der Käfergemeinschaft erklären (Abb. 32). Unter diesen Bodenfaktoren sind der Wassergehalt des Bodens mit 31%, der pH-Wert mit 30 % und der Ca-Gehalt mit 25% Erklärungsanteil die wichtigsten Größen. Die 1. kanonische Achse trägt mit 35 % zu der Erklärung der Varianz bei und ist vor allem mit dem Wassergehalt (0,40), dem pH-Wert (0,39) und dem Ca-Gehalt (0,33) korreliert. Die 2. kanonische Achse erhöht die Varianzerklärung um weitere 20,4 %, weist aber keine zusätzliche starke Korrelation zu einem der Bodenfaktoren auf. Neben der Feuchte, dem Sandanteil, dem pH-Wert und dem Ca-Gehalt als wichtige Faktoren für die standörtliche Verbreitung (Tab. 28) treten der C-org.- und Mg-Anteil sowie das Gesamtporenvolumen weniger in Erscheinung. Als sensitive Feuchteanzeige können die Arten Ptenidium intermedium, Pterostichus nigrita, Pterostichus strenuus und Patrobus atrorufus gelten (Abb. 32). Sie haben ihre Optima in einem Feuchtebereich zwischen 45 % und 60 % Bodenfeuchte (Tab. 29). Als ausgesprochener Nässeanzeiger kann die zu den Wasserkäfern (Hydrophilidae) gehörende Anacaena globulus gezählt werden. Ihr Optimum liegt bei fast 70 % Bodenfeuchte (Tab. 28). Die Art ist daher im nassen Erlenbruch, aber auch an quelligen Hängen in Wäldern zu finden. Einige der Laufkäfer-Arten, wie z.B. Pterostichus strenuus, haben eine große Valenz gegenüber der Bodenfeuchte und kommen auch unter mesohygren Verhältnissen vor. Die Laufkäferart (Carabidae) Patrobus atrorufus ist dagegen sehr eng an hohe Bodenfeuchten gebunden.

Typische Vetreter in trockenen Böden mit hohen Sandanteilen und niedrigen pH-Werten sind die Laufkäfer (Carabidae) *Notiophilus biguttatus, Pterostichus oblongopunctatus* sowie die Schnellkäfer *Agriotes aterrimus* und *Dalopius marginatus* (Tab. 29). Ihr Optimum liegt bei Bodenfeuchten zwischen 20 % und 30 % sowie Sandanteilen zwischen 80 % und 90 %. Auch der weitverbreitete Schnellkäfer *Athous subfuscus* ist anscheinend von lockeren, sandigen Böden abhängig. Seine Toleranz ist aber mit fast 20 % wesentlich höher als bei den vorgenannten Arten. Präferenzversuche unter Laborbedigungen sind besonders mit Laufkäfern

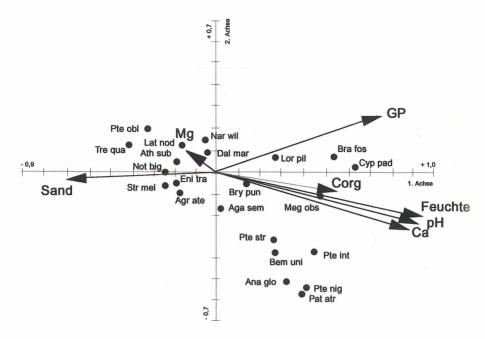


Abb. 32: Kanonische-Korrespondenz-Analyse von Bodenkäfern im Hinblick auf einige Umweltparameter (Erklärung siehe Abb. 24). Der Erklärungsanteil der Umweltfaktoren an der Gesamtvarianz beträgt 93 %. Die 4 wichtigsten Umweltfaktoren Bodenfeuchte, pH, Gesamt-Porenvolumen und Ca-Gehalt erklären 84 % der Gesamtvarianz. Verwendet wurden nur die Ergebnisse der Quadrat-Proben. Die Artnamen sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt. Artenliste:

Dalopius marginatus Agriotes aterrimus Pterostichus oblongopunctatus Notiophilus biguttatus Trechus quadristriatus Athous subfuscus Nargus wilkini Cyphon padi

Bryaxis puncticollis Strophosoma melanogrammum Bembidion unicolor Enicmus transversus Lathridius nodifer Brachygluta fossulata Pterostichus nigrita Megacephalum obscurum Ptenidium intermedium Agathidium seminulum Anacaena globulus Loricera pilicornis Patrobus atrorufus Pterostichus strenuus

gemacht worden. Die typische Waldart *Pterostichus nigrita* sucht in Vorzugsexperimenten einen Bereich von 55 % RF als Optimum auf, während die verwandte Art *P. rhaeticus*, die in Schleswig-Holstein vorwiegend in Mooren vorkommt (NETTMANN 1976), ein Optimum bei 90 % RF aufwies (KOCH 1985).

Tab. 28: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Käferarten (excl. Staphylinidae) mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben von 9 Standorten (Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved) (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren; bei den Schnellkäfern wurde die Larvaldichte zugrunde gelegt).

Artname	Feuchte	Sand	рН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Anacaena globosus	70	31	64	17	65	1	7	94
Patrobus atrorufus	23	6	6	8	40	14	14	96
Ptenidium intermedium	41	24	29	12	12	0	7	94
Pterostichus strenuus	36	12	22	1	53	16	2	93
Loricera pilicornis	32	52	16	2	2	20	7	81
Notiophilus biguttatus	68	53	75	0	61	9	5	96
Pterostichus oblongopunctatus	52	36	36	36	31	17	35	77
Agriotes aterrimus	55	41	39	20	34	30	29	82
Dalopius marginatus	34	23	16	29	13	2	12	98
Athous subfuscus	54	18	57	6	42	. 5	35	100
Bryaxis puncticollis	14	25	23	14	11	3	6	39

Tab. 29: Optimale Bodenwassergehalte (%) für häufige Käferarten mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte (siehe Tab. 28). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind/m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet (* bezieht sich auf die Larvendichte).

Art	Opt.	Tol.	Ind. Max.
Anacaena globulus	67	4	31
Loricera pilicornis	57	15	1
Patrobus atrorufus	50	3	2
Notiophilus biguttatus	29	5	2
Athous subfuscus*	26	10	124
Pterostichus oblongopunctatus	21	2	4
Dalopius marginatus*	5	8	79

Eine Anzahl der mesohygrischen Käferarten ist besonders auf hohe Nährstoffgehalte im Boden, z.B. hohe Mg-Gehalte, angewiesen. Hierzu gehören die Moderkäferarten (Lathridiidae) mit den Arten Lathridius nodifer, Lathridius lardarius und Enicmus transversus und einige der auch auf Äckern häufigen Laufkäferarten (Carabidae) wie Trechus secalis und Trechus quadristriatus. Auch die Nestkäferverwandten Nargus wilkini und Agathidium seminulum scheinen hohe Nährstoffgehalte zu bevorzugen (Abb. 32). Der pH-Wert und das Porenvolumen sind von entscheidender Größe für einige Bodenkäfer. Besonders die häufigen Federflügler (Ptiliidae) der Gattung Acrotrichis richten sich nach dem pH-des Bodens (IRMLER & HEYDEMANN 1989).

Im Gegensatz zu den übrigen Käfern sind unter der Käferfamilie der Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) auch viele Arten auf sandigen, trockenen Böden zu finden. Die Kanonische-Korrespondenz-Analyse, die wiederum nur mit den Ergebnissen aus den Quadratproben gemacht wurde, zeigt, daß die untersuchten Bodenparameter mit 92 % die Varianz der Käferfamilie erklären. Als wichtigste Bodenparameter sind der Wassergehalt mit 36 %, der pH-Wert mit 33% und der Sandgehalt mit 27 % Anteil an der Erklärung der Varianz zu nennen. Die 1. kanonische Achse besitzt 35 % Erklärungsanteil und korreliert besonders stark mit dem Wassergehalt (0,96), dem pH-Wert (0,92) und dem Ca-Gehalt (0,79). Die 2. kanonische Achse erhöht die Erklärung der Varianz um zusätzliche 21 %, ist aber mit keinem der Bodenfaktoren besonders hoch korreliert (Abb. 33).

Zwei Arten können als typisch für feuchte Standorte gewertet werden. Es sind die aus der Unterfamilie der Aleocharinae stammenden Arten Myllaena intermedia und Ocalea badia, die ihr Optimum bei fast 60 % Bodenfeuchte besitzen (Tab. 30). Auch andere Arten wie Atheta aquatica, Atheta volans, Liogluta microptera, Liogluta alpestris, Stenus bimaculatus und Philonthus carbonarius sind typische, jedoch nicht so häufige Bewohner feuchter Standorte (Abb. 33).

In den sandigen, nährstoffarmen Waldböden sind Geostiba circellaris, Mycetoporus lepidus und Mycetoporus mulsanti zu finden. Das Optimum dieser Arten liegt bei Bodenfeuchten unter durchschnittlich 30 % (Tab. 30). Als mesohygrisch kann man die meisten der Staphyliniden Arten ansehen, obwohl sie ihr Optimum mehr in trockeneren Böden haben. Für diese Arten ist der Nährstoffgehalt der Böden von größerer Bedeutung als die Bodenfeuchte (Tab. 30). Auch für andere mesohygre Arten wie Oxypoda annularis oder Stenus impressus wird die standörtliche Verbreitung hauptsächlich durch den Mg- und Corg-Gehalt bestimmt. Hierfür ist allerdings keine direkte kausale Beziehung zu sehen. Vielmehr müssen diese Parameter als Indikatoren für die Humusform gewertet werden. Hohe Mg- oder Corg-Gehalte im Oberboden sind an Standorten mit geringem Streuabbau und Mg-Akkumulation im Oberboden zu finden. Geringe Mg-Werte im Oberboden sind dagegen kennzeichnend für hohe Abbauraten. Außerdem scheinen die Arten Lathrimaeum atrocephalum, Tachinus marginatus und Gabrius subnigritulus besonders bei hohen C-org.und Mg-Gehalten häufig vorzukommen. Hohes Porenvolumen bei gleichzeitig hohen Bodenfeuchten sind für die Arten Atheta aquatica, Atheta volans und Liogluta microptera charakteristisch (Abb. 33). Für den ebenfalls weit verbreiteten Lathrobium brunnipes scheint dagegen keiner der untersuchten Bodenfaktoren von herausragender Bedeutung zu sein. Bei Bodenfeuchten um 30 % scheinen die beiden weit verbreiteten Staphyliniden der Waldlaubstreu Othius myrmecophilus und Othius punctulatus ihre optimalen Lebensverhältnisse zu finden. Im feuchteren Bereich um 40 % bis 50 % ist die Art Lathrimaeum atrocephalum häufig anzutreffen (Tab. 31).

Im Gegensatz zu den Spinnengesellschaften weisen die Käfergemeinschaften trotz der hohen Artenvielfalt eine relativ große Übereinstimmung auf. Die Average-Cluster-Analyse ergibt eine maximale Ähnlichkeit bei ca. 60 % (Abb. 34). Die Übereinstimmung ist damit nahezu um 20 % höher als bei den Spinnengemeinschaften. Dieser Unterschied in den Ähnlichkeiten belegt einerseits die große Dynamik, die sich durch Ein- und Auswanderungsprozesse in der Spinnengemeinschaft abspielen muß und andererseits die relativ große Stabilität der Käfergemeinschaft in den Wäldern. Bei den Käfern scheinen also die Ein- und Auswanderungen von Arten eine geringe Rolle zu spielen, so daß diese Tiergruppe sich gut für eine bioindikatorische Bewertung der Biozönose eignen dürfte. Trotzdem wird auch die Käfergemeinschaft durch eine Interaktion mit den angrenzenden

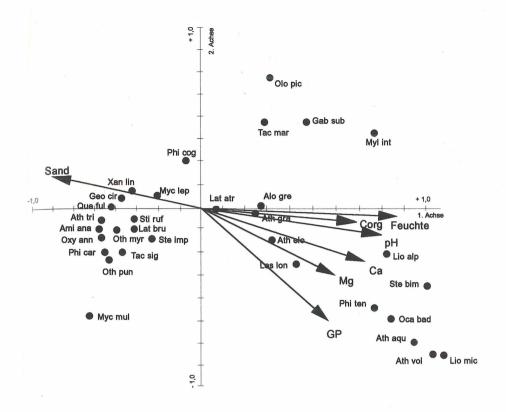


Abb. 33: Kanonische-Korrespondenz-Analyse von Kurzflügelkäfern (Staphylinidae) im Hinblick auf einige Umweltparameter (Erklärung siehe Abb. 24). Die Umweltfaktoren erklären 92 % der Gesamtvarianz. Die wichtigsten 4 Umweltfaktoren Bodenfeuchte, Mg-Gehalt, Gesamt-Porenvolumen und Ca-Gehalt tragen mit 66 % Erklärung an der Gesamtvarianz bei. Verwendet wurden nur die Ergebnisse der Quadrat-Proben. Die Artnamen sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt. Artenliste:

Olophrum piceum
Gabrius subnigritulus
Tachinus marginatus
Lathrimaeum atrocephalum
Aloconota gregaria
Atheta graminicola
Atheta elongata
Lesteva longelytrata
Philonthus tenuicornis
Liogluta alpestris
Myllaena intermedia

Philonthus cognatus
Mycetoporus lepidus
Geostiba circellaris
Quedius fuliginosus
Stilicus rufipes
Atheta triangulum
Amischa analis
Lathrobium brunnipes
Othius myrmecophilus
Xantholinus linearis
Stenus impressus

Ocalea badia
Atheta aquatica
Liogluta microptera
Philonthus carbonarius
Tachinus signatus
Othius punctulatus
Mycetoporus mulsanti
Oxypoda annularis
Stenus bimaculatus
Atheta volans

Ökosystemen geprägt. Dies kommt z.B. durch das Auftreten des Glanzkäfers *Meligethes aeneus* zum Ausdruck. Dieser Käfer kann nur in den kleinen Wäldern bei Bornhöved und bei Siggen, an die ein Acker grenzt, aber nicht in den großen Wäldern des Segeberger Forstes festgestellt werden.

Tab. 30: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Kurzflügelkäferarten mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben von 9 Standorten (Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved) (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren).

Artname	Feuchte	Sand	pН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Myllaena intermedia	79	55	64	27	36	0	34	95
Ocalea badia	45	46	44	21	38	2	60	100
Lathrimaeum atrocephalum	30	19	22	8	43	44	1	81
Geostiba circellaris	38	14	38	1	19	13	21	98
Othius myrmecophilus	81	53	76	54	68	1	43	70
Othius punctulatus	36	14	26	42	21	4	45	94
Lathrobium brunnipes	12	16	16	11	7	15	6	97
Oxypoda annularis	7	1	8	18	6	67	14	92
Stenus impressus	5	0	8	14	6	59	2	91
Stilicus rufipes	17	40	29	2	25	2	0	99

Die Average-Cluster-Analyse ergibt eine große Ähnlichkeit zwischen den Wäldern des Eichen-Birken-Waldes im Segeberger Forst zu den mäßig trockenen Wäldern bei Bornhöved (Abb. 34). Auf der anderen Seite finden sich der Erlenwald und der Erlenbruch. Diese beiden Waldtypen besitzen nur eine geringe Ähnlichkeit untereinander. Dazwischen scheint der Buchenwald bei Siggen zu vermitteln, der auch in seinen Feuchtewerten eine intermediäre Stellung zwischen diesen beiden Typen einnimmt.

Obwohl die Käfer zu den am besten bekannten Insektengruppen zählen, gibt es doch nur wenige Untersuchungen, die quantitative Ergebnisse über die Bodenkäfer von Wäldern darstellen. Die Artenzahlen der verschiedenen Wälder schwanken deutlich mit dem Grad der Bearbeitungsintensität. Die Artenzahlen langjährig bearbeiteter Wälder wie bei Göttingen (Weidemann & Schauermann 1986) und im Schwarzwald (Friebe 1983) schwanken zwischen 180 für Nadelwälder und 255 bis 267 für Moder-Buchenwälder. In nur kurzfristig und mit einer Erfassungsmethode bearbeiteten Wäldern werden für Laubwälder bei Wuppertal (Kolbe 1984) zwischen 37 und 45 Arten, für Nadelwälder 30 Arten angegeben. Die Wälder bei Berlin (WEIGMANN et al. 1989) besaßen ziemlich einheitlich einen Artenbestand zwischen ca. 100 und 120 Arten, wobei nur die Laufkäfer und die Kurzflügelkäfer berücksichtigt wurden. Während HARTMANN (1976) bei Göttingen allein für die Kurzflügelkäfer 117 Arten determinieren konnte, waren bei Berlin nur maximal 87 Arten gefunden worden. Andererseits liegen die Artenzahlen der Laufkäfer in allen Wäldern ziemlich gleichmäßig zwischen 20 und 30 Arten. Auch in den Niederlanden (SEGERS & BOSMANS 1982), Belgien (LOREAU 1984) oder Polen (SZYSKO 1974) waren ähnlich hohe Artenzahlen vorhanden. Nur in Nadelwäldern kann die Artenzahl auf 10 bis 15 Arten absinken. Auch in Schleswig-Holstein liegen die Zahlen für Laufkäferarten in Wäldern auf mageren, podsolierten Standorten mit Nadel- oder Eichen-Birkenwald mit 12 bis 15 Arten niedriger als in den mesotrophen Standorten, auf denen ähnliche Artenzahlen von 20 bis 25 Arten wie in den anderen deutschen Wäldern erreicht werden. Die höchsten Artenmengen ergeben sich für kleinräumige, feuchte Standorte, die mit 40 bis 50 Laufkäferarten deutlich über allen anderen untersuchten Waldtypen liegen. Dagegen nimmt in den nassen Erlenbruch-Wäldern die Anzahl der Laufkäferarten drastisch auf ca. 10 Arten ab. Ähnlich geringe Artenzahlen werden auch aus Auwäldern im Rheinland gemeldet (SPÄH 1974). In den schleswig-holsteinischen Wälder kann nach den vorliegenden Untersuchungen ein Bestand von ca. 150 bis 200 Käferarten für artenreiche Laubwälder auf mesotrophen bis eutrophen nicht zu nassen Standorten vermutet werden. Artenarme Wälder liegen auf der Geest auf oligotrophen Standorten mit ca. 100 Arten und in den nassen Erlenbruch-Wäldern mit semiaquatischen Bedingungen mit 40 bis 60 Arten.

Tab. 31: Optimale Bodenwassergehalte (%) für häufige Staphylinidae-Arten mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte (siehe Tab. 30). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind./m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet.

Art	Opt.	Tol.	Ind. Max.
Ocalea badia	59	7	26
Myllaena intermedia	58	5	33
Lathrimaeum atrocephalum	46	12	2
Othius myrmecophilus	31	6	21
Othius punctulatus	30	9	1
Geostiba circellaris	25	8	30

TOPP (1982) stellt bei seinem Vergleich verschiedener Biotope zwischen Nord- und Süddeutschland für die Laufkäferfauna wesentliche Unterschiede zwischen beiden geographischen Bereichen fest. Es gibt zwar auch für einige Arten Übereinstimmungen, doch kann gerade für Wälder ein großer Unterschied im Artenbestand zwischen norddeutschen und süddeutschen Wäldern aufgefunden werden. Auch ein Vergleich mit den anderen Arbeiten aus Göttingen (Hartmann 1976, Schaefer 1983), Berlin (Weigmann et al. 1989), Halle (Mletzko 1972), Wuppertal (Kolbe 1978, 1984) und dem Schwarzwald (Friebe 1983) ergibt für die Laufkäfer nur geringe Übereinstimmung. Die größte Ähnlichkeit liegt noch mit den Berliner Wäldern vor. Als allgemein verbreitete Waldarten können demnach nur Pterostichus oblongopunctatus, Nebria brevicollis und Abax parallelepipedus angesehen werden. Deutlicher sind die Ähnlichkeiten zwischen den Staphylinidenbeständen in den deutschen Wäldern. In fast allen Wäldern treten die Arten Othius myrmecophilus, Othius punctulatus, Geostiba circellaris und Atheta fungi dominant auf. Auch weniger häufige Arten wie Philonthus cognatus, Quedius lateralis, Mycetoporus mulsanti, Mycetoporus lepidus und Oxypoda annularis sind in fast allen deutschen Wäldern verbreitet. In den Nadelwäldern Ostdeutschlands kommt eine ähnliche Staphylinidensynusie vor wie in den westdeutschen Laubwäldern (Steinmetzger & Tietze 1982). Interessanterweise tritt dort *Staphylinus* erythropterus wie in Schleswig-Holstein in Altbeständen von Nadelbäumen auf. Unter den übrigen Käferfamilien sind die Schnellkäfer Dalopius marginatus und Athous subfuscus sowie der Federflügelkäfer Acrotrichis intermedia und die Palpenkäferart Brachygluta fossulata zu nennen. In fast allen übrigen deutschen Wäldern treten aber Artenkombinationen auf, wie sie in Schleswig-Holstein nicht gefunden werden konnten. Insbesondere fällt eine Kombination von Arten auf, die sich in den schleswig-holsteinischen Wäldern ausschließen, da sie entweder als Arten trockener Wälder oder nasser Wälder festgestellt wurden. In Berlin kamen z.B. typische Kurzflügelkäferarten für den Eichen-Birken-Wald wie Mycetoporus clavicornis und Zyras humeralis zusammen mit der Erlenbruchart Ocalea badia vor (WEIGMANN et al. 1989). Auch am Schwarzwald war eine Käferfauna vorhanden, wie sie nach den schleswig-holsteinischen Befunden als eine Kombination von Trockenund Nässeanzeigern gewertet werden kann (FRIEBE 1983).

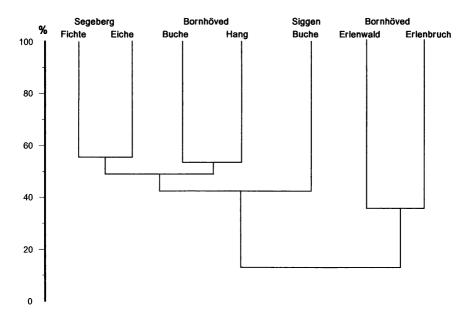


Abb. 34: Ähnlichkeitsdiagramm aufgrund der Dominantenidentität der Käferfauna aus Quadrat-Proben mit Hilfe der Average Cluster Analyse.

5.8 Zweiflügler (Diptera)

In den mitteleuropäischen Wäldern spielen die Diptera vor allem mit ihren Larven in der Bodenstreu eine herausragende Rolle (Volz 1983). Sie kommen dort nicht nur in großer Individuenzahl, sondern auch mit großer Artenzahl vor. In den Wäldern bei Berlin konnten 42 Dipterenfamilien (Sous-Dorn & Dorn 1990), bei Wuppertal in einem Buchen- und Fichtenbestand allein 11 Mückenfamilien (Dorn & Jahnke 1985), am Schwarzwald 19 Mücken- und Fliegenfamilien (Heyden 1988) und bei Göttingen 21 Familien in einem Sauerhumus-Buchenwald (Altmüller 1976) bzw. 38 Familien in einem Kalkbuchenwald (Hövemeyer 1984) festgestellt werden. Auch in anderen europäischen Wäldern liegt die Familienzahl in dieser Größenordnung, wobei in nassen Erlenwäldern eine größere Anzahl an Familien gezählt wurde als in trockenen Nadelwäldern (Olechowicz 1988). Die Angaben schwanken je nach Bearbeitungsstand. Es ist jedoch davon auszugehen, daß in allen Wäldern mit mehr als 20 Dipterenfamilien zu rechnen ist.

Auch in den schleswig-holsteinischen Wäldern kommen diese Familien vor. Allerdings unterscheiden sich die einzelnen Wälder in ihrer Zusammensetzung der verschiedenen Dipterenfamilien stark. Die meisten Larven der Dipteren sind saprophag. Sie leben direkt

von der Streu oder aber von den auf der Streu angesiedelten Mikroorganismen (Brauns 1954). Veränderungen in Menge und Aufbau der Streuauflage haben daher einen erheblichen Einfluß auf die Dipterenpopulation (HÖVEMEYER 1992). Nur wenige Familien wie die Langbeinfliegen (Dolichopodidae), Tanzfliegen (Empididae) und die Stelzenfliegen (Rhagionidae) und ihre Verwandten sind räuberisch. Sie haben als Larven stechend-saugende Mundwerkzeuge und saugen damit opportunistisch verschiedene Beutetiere aus. Es konnte beobachtet werden, wie selbst Regenwürmer, die sie an Größe um ein Vielfaches übertreffen, angesaugt werden.

Die Wälder können sehr gut nach der Zusammensetzung der Dipterenfamilien auf Grund der Larvalvorkommen bewertet werden (Abb. 35). Einige der Dipterengruppen sind regelmäßig in den Wäldern vertreten, wie z.B. die Gruppe der Dolichopodidae, Empididae und Rhagionidae. Auch die Schnaken (Tipulidae) kommen sowohl in feuchten als auch trockenen Wäldern vor, wenn auch mit unterschiedlichen Arten. Die Zuckmücken (Chironomidae), Gnitzen (Ceratopogonidae) und die Stelzenmücken (Limoniidae) sind auf die feuchten bis nassen Wälder beschränkt. Dafür scheinen die Trauermücken (Sciaridae) die feuchten und nassen Wälder zu meiden und sich auf die mesohygren Bereiche zu konzentrieren (Abb. 35). Es lassen sich daher "Trauermücken-Wälder", die im mesohygren, oligotrophen Bereich liegen (z.B. Moderhumus-Buchenwald bei Bornhöved) und "Zuckmücken-Wälder" unterscheiden, wozu die Erlenwälder und feuchten Buchenwälder zu rechnen sind (Altmüller 1977, Olechowicz 1988, Hövemeyer 1985), die eine Bodenfeuchte von mindestens 35 % Wassergehalt und nicht zu sehr entkalkte Böden aufweisen. In den trockenen, oligotrophen Wäldern der Geest, die am Beispiel des Eichen- und Fichtenwaldes im Segeberger Forst untersucht wurden, spielen die Schnaken (Tipulidae) eine große Rolle, da sie durch den Rückgang anderer Dipterenfamilien einen höheren Anteil an der Gesamtanzahl erhalten. Besonders unter Berücksichtigung ihres Biomasseanteils sind sie in diesen Wäldern von hoher Bedeutung.

Eine artspezifische Auflistung der Brachycera (Fliegen) in der Bodenfauna schleswigholsteinischer Wälder ist bisher nur in Ansätzen möglich. Eine erste Erfassung von vier Wäldern, eines Buchenwaldes in Ostholstein (Siggen), eines Fichten- und Eichenwaldes im Segeberger Forst sowie des Birkenbruchwaldes des Dosenmoores, wurde von MEYER & HEYDEMANN (1990) dargestellt. Weitere Untersuchungen liegen aus dem Raum Bornhöved (ROGGENKAMP 1990, RIEF 1991) vor. In diesen Untersuchungen wurden nur die drei räuberischen Dipterenfamilien der Empididae, Dolichopodidae und Hybotidae einbezogen. Über die übrigen Dipterenfamilien können nur summarische, nicht artspezifische Angaben gemacht werden. Aus den drei Dipterenfamilien wurden bislang 81 Arten aus Wäldern determiniert (Tab. 32). Die größte Artenvielfalt liegt anscheinend in Wäldern trockener oder feuchter Standorte mit sandigen Böden vor. Starke torfartige Humusbildung oder lehmige Böden scheinen ungünstige Voraussetzungen für viele Arten dieser drei Familien zu bieten. Allerdings muß betont werden, daß durch die unterschiedliche Methodik und Untersuchungsdauer der Vergleich der verschiedenen Wälder nur bedingt möglich ist.

Die am weitesten verbreitete Art ist *Tachypeza nubila*. Nach MEYER & HEYDEMANN (1990), ROGGENKAMP (1990) und RIEF (1991) ist die Art zwar noch in verschiedenen Knicks aber selten in Freiflächen anzutreffen, so daß sie sicher als eurytope Waldart ausgewiesen werden kann. Ähnliches gilt für *Empis aestiva* und *Sciapus platypterus*. Die übrigen in Wäldern weitverbreiteten Arten können eher als allgemein eurytop bezeichnet werden. Eine Gruppe von zwei Arten, *Dolichopus nigricornis* und *Hercostomus aerosus*, scheint auf die Geest mit Eichen-Birkenwälder oder Birkenbruch-Wälder beschränkt zu sein. Eine dritte Gruppe, bestehend aus *Rhamphomyia erythrophthalmus* und *Euthyneura myrtilli*, kommt typisch in trockenen, oligotrophen bis mesotrophen Standorten mit sandigen Böden vor. Die folgende Gruppe ist weiter verbreitet, lebt auch in feuchten Waldstandorten und meidet nur die

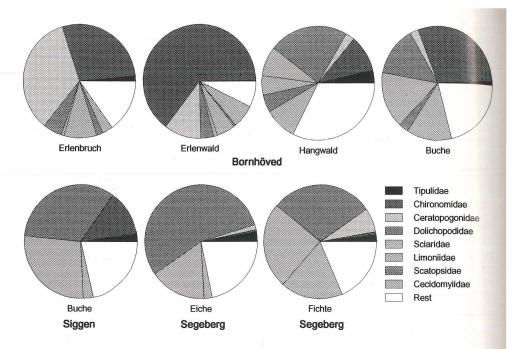


Abb. 35: Anteil verschiedener Dipterenfamilien an der Gesamtindividuenzahl der Dipterenlarven in verschiedenen schleswig-holsteinischen Wäldern aufgrund der Ergebnisse der Quadratmethode.

torfigen Böden. Von dieser Gruppe können *Platypalpus luteus* und *Neurigone quadrifasciata* als typische Waldarten betrachtet werden, während *Platypalpus longicornis* eher als typisch für trockene offene Standorte gelten kann (MEYER & HEYDEMANN 1990), aber auch regelmäßig in Wäldern vorkommt. Nur in feuchten Wäldern sind die Arten *Platypalpus ciliaris* und *Tachydromia aemula* anzutreffen. Von diesen beiden Arten kann *P. ciliaris* als stenotope Waldart angesehen werden, während *T. aemula* ebenso feuchte Wiesen bewohnt und daher als stenohygrisch und eurytop definiert werden kann.

Die artspezifische Determination der Nematocera (Mücken) liegt bisher für drei Wälder aus dem Raum Bornhöved für die fünf Familien: Anisopodidae, Bibionidae, Scatopsidae, Mycetophilidae und Sciaridae vor (Heller 1990). Aus dem Erlenwald bei Bornhöved stammen Angaben über die Familien Limoniidae und Tipulidae (Rief 1991). Weitere Untersuchungen über diese beiden Familien wurden in einem Erlenwald am Schierenseebach gemacht (Brinkmann 1991). Insgesamt wurden für die Anisopodidae 3, Bibionidae 2, Scatopsidae 6, Mycetophilidae 75 und für die Sciaridae 56 Arten in den untersuchten Wäldern festgestellt. Von den drei untersuchten Waldtypen waren im Erlenwald mit 101 die meisten und im Fichtenwald mit 42 die wenigsten Arten vorhanden (Tab. 33). Die Bornhöveder Wälder können im Vergleich mit anderen mitteleuropäischen Wäldern als artenreich bezeichnet werden (Heller 1990). Der Buchenwald bei Bornhöved enthielt 30 Sciaridenarten, während Wälder bei Wuppertal 26 (Kolbe et al. 1988), bei Berlin zwischen 11 und 16 (Sous-Dorn & Dorn 1990) und bei Göttingen zwischen 45 (Weidemann & Schauermann 1986) und 37 Arten (Höevemeyer 1985) aufwiesen. Auch die Familie der Pilzmücken (Mycetophilidae) ist reich vertreten mit ca. 50 Arten in den Laubwäldern und

Tab. 32: Liste der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen, wichtigsten Fliegenarten aus den Familien Empididae, Dolichopodidae und Hybotidae (Fi= Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Er=Erle, Bi=Birke, BO=Bornhöved, SI=Siggen, SE=Segeberger Forst, DO=Dosenmoor) (Daten aus Meyer & HEYDEMANN 1990, ROGGENLAMP 1990 und RIEF 1991).

Art	SE Fi	DO Bi	SE Ei	BO Fi	BO Bu	BO Er	SI Bu
Tachypeza nubila	*	*	*	*	*	*	*
Empis aestiva	*			*	*	*	*
Sciapus platypterus	*					*	*
Rhamphomyia crassirostris	*	*	*			*	
Dolichocephala guttata	*		*			*	
Campsicnemus scambus		*	*			*	*
Rhamphomyia sulcata		*	*			*	
Dolichopus nigricornis	*	*	*				
Hercostomus aerosus	*	*	*				
Rhamphomyia erythrophtalmus	,		*	*	*		
Euthyneura myrtilli			*	*	*		
Platypalpus luteus			*		*	*	*
Oedalea zetterstedti			*	*	*	*	
Neurigona quadrifasciata			*	*	*	*	
Platypalpus longicornis			*		*	*	
Platypalpus ciliaris						*	*
Tachydromia aemula						*	*
Gesamtartenzahl je Standort	9	9	31	16	21	52	11

nur 19 Arten in dem Fichtenwald. Der Buchenbestand bei Wuppertal (Kolbe et al. 1988) besaß nur 14 Arten und der Fichtenbestand sogar nur 9 Arten dieser Familie. Allerdings wurden auch in den Wäldern bei Göttingen ähnlich hohe Artenzahlen wie bei Bornhöved gefunden mit 55 (Weidemann & Schauermann 1986) bzw. 52 Arten (Hövemeyer 1985). Die Artenzahlen der Limoniidae betrugen in den Erlenwäldern am Schierenseebach 61 Arten (Brinkmann 1991), im Erlenwald bei Bornhöved 18 Arten (Rief 1990), die der Tipulidae 24 bzw. 8 Arten. Auch diese Artenzahlen liegen im Bereich anderer mitteleuropäischer Bachoder Seeufer, die zwischen 23 und 81 für die Limoniidae bzw. 5 bis 23 Arten für die Tipulidae schwanken (Brinkmann 1991).

Ein Vergleich der Artenzusammensetzung der Bornhöveder Wälder mit anderen Wäldern Mitteleuropas durch Heller (1990) ergab nur eine geringe Übereinstimmung. Die Artenzusammensetzung regional nahe gelegener Wälder war ähnlicher trotz unterschiedlichen Baumbestandes als regional entfernter Wälder ähnlichen Baumbestandes. Nur wenige Arten scheinen damit allgemein zum Artenbestand mitteleuropäischer Wälder zu gehören. Diese sind unter den Trauermücken (Sciaridae) die Arten Ctenosciara hyalipennis,

Tab. 33: Liste der in den Wäldern bei Bornhöved gefundenen, wichtigsten Mückenarten (Fi= Fichte, Bu=Buche, Er=Erle; Daten nach Heller 1990 und Rief 1991; die geben Zahlen geben in absteigender Reihenfolge Dominanzklassen wieder, siehe Kapitel 4.3; bei der Einteilung in Dominanzklassen wurden die Gruppe der kleinen Mücken mit den Familien Scatopsidae, Mycetophilida, Sciaridae und die großen Mücken mit Anisopodidae, Bibionidae, Limoniidae, Tipulidae gesondert berücksichtigt).

Arten	Fi	Bu	Er
<u>Scatopsidae</u>			
Apiloscatopse scutellata	1	2	-
Ferneiella incompleta	-	-	1
Scatopse notata *	-	-	1
<u>Mycetophilidae</u>			
Mycetophila fungorum	1	2	1
Phronia basalis	1	2	1
Tetragoneura sylvatica	1	2	1
Cordyla flaviceps	-	2	2
Sciaridae			
Ctenosciara hyalipennis	2	4	4
Epidaphus atomarius	3	3	1
Epidaphus gracilis	1	2	2
Corynoptera blanda	1	2	1
Lengersdorfia detricola	1	2	1
Trichosia pilosa	1	2	1
Bradysia confinis	-	4	-
Plastosciara socialis	-	1	-
Corynoptera clinochaeta	-	1	2
Bradysia scabricornis	-	1	3
Anisopodidae			
Mycetobia pallipes	1	-	-
Sylvicola fenestralis	2	1	1
<u>Bibionidae</u>			
Dilophus febrilis	1	-	2
Penthetria holosericea	-	-	3
<u>Limoniidae</u>			
Molophilus bihamatus	-	-	3
Rhypholophus varius	-		2
Austrolimnophila ocharcea	-	-	3
Limonia macrostigma	-	-	3
Molophilus appendiculatus	-	-	2
<u>Tipulidae</u>			
Tipula nubeculosa	-	4	2
Tipula scripta	-	4	2
Nephrotoma analis	-	-	3
Tipula variicornis	-	-	2
Tipula unca	-	-	1
Tipula luna	-	_	1
Gesamtartenzahl je Standort	42	88	101

Epidaphus atomarius und E. gracilis, unter den Pilzmücken (Mycetophilidae) die Arten Phronia basalis und Tetragoneura sylvatica. Es ist daher zu erwarten, daß diese Arten auch in den schleswig-holsteinischen Wäldern weiter verbreitet sind. Die Tipulidae treten in allen Wäldern regelmäßig auf. Die im Bornhöveder Buchenwald am häufigsten vorkommenden Arten Tipula scripta und T. nubeculosa waren auch in Siggen und im Segeberger Forst als Larven zu finden und ebenso im Buchenwald des Schwarzwaldes die häufigsten Tipuliden-Arten (Heynen 1988). In einem Kalkbuchenwald bei Göttingen wurde dagegen neben Tipula scripta vor allem T. submarmorata gefunden (Hövemeyer 1985). Diese Art trat bei Bornhöved nur in den feuchteren Wäldern zusammen mit den Arten T. unca und T. luna auf, die in den trockenen Wäldern fehlten. Nach Brinkmann (1991) können diese Arten als typisch für Erlenbruchwälder in Mitteleuropa angesehen werden. Die Stelzenmücken (Limoniidae) haben insgesamt in den feuchten Wäldern ihre hauptsächliche Artenentfaltung (Caspers 1980). Insbesondere die Arten Rhypholophus varius und Limonia nubeculosa sind in diesen Wäldern in der Laubstreu weit verbreitet (MEJIERE 1916).

5.9 Sonstige Tiergruppen der Makrofauna

Die Ordnungen der Hundertfüßer (Chilopoda), Weberknechte (Opilionida), Ohrwürmer (Dermaptera), Köcherfliegen (Trichoptera) und Schmetterlinge (Lepidoptera) sind nur mit ieweils einer geringen Artenzahl in der Bodenfauna der Wälder vertreten. Die Hundertfüßer wurden bisher mit 9 Arten, die Weberknechte mit 7 Arten in den schleswigholsteinischen Wäldern gefunden. Die übrigen Gruppen treten nur mit je einer Art mehr oder weniger häufig in der Bodenfauna auf. Unter den Ohrwürmern (Dermaptera) wurden neben dem Waldohrwurm (Chelidurella acanthopygia) auch die Arten Forficula auricularia (Gemeiner Ohrwurm) und Apterygida intermedia (Gebüschohrwurm) in Einzelnachweisen festgestellt. Schmetterlingslarven wurden zwar regelmäßig und teilweise in großer Anzahl in der Streu der verschiedenen Wälder erfaßt, konnten jedoch bis auf die Langfühlermotte (Adela reaumurella) nicht bis zur Art bestimmt werden. Die meisten der in Tab. 34 aufgeführten Arten sind regelmäßig in den Wäldern anzutreffen. Ein Vergleich der verschiedenen Wälder ist aufgrund der unterschiedlichen Erfassungsmethodik schwierig. Besonders unter den Chilopoden wurden einige Arten nur durch Bodenfallen, andere gerade nicht mit Bodenfallen erfaßt. Als allgemein verbreitete Arten können Strigamia acuminata und Geophilus truncorum unter den Chilopoda sowie Rilaena triangularis und Lacinius ephippiatus unter den Opilionida angesehen werden. In dem Fichtenwald fehlten auffälligerweise die ansonsten weit verbreiteten Arten Lithobius crassipes (Chilopoda) und Chelidurella acanthopygia (Dermaptera). Als typisch für sandige und trockene Wälder kann der Hundertfüßer Lithobius calcaratus betrachtet werden. In den mesohygren und feuchten Wäldern finden die Arten Nemastoma lugubre (Opilionida), Adela reaumurella (Lepidoptera) und Enoicyla pusilla (Trichoptera) ihre Hauptverbreitung. Die beiden ersteren Arten treten außerdem in dem sandigen Eichenwald bei Segeberg auf, dort aber nur mit geringen Abundanzen. Insgesamt kann davon ausgegangen werden, daß unter Ausschluß der Lepidoptera ca. 10 bis 15 Arten in den verschiedenen Wäldern vorkommen, wobei es keinen erkennenbaren Unterschied in der Menge der Arten zwischen den Wäldern gibt.

Eine weitere wichtige Gruppe in der Bodenfauna sind die Regenwürmer (Lumbricidae). Durch ihre saprophage Ernährung und Wühltätigkeit haben sie einen entscheidenden Einfluß auf die Bodenbildungsprozesse und Stoffumsätze in Waldökosystemen (SATCHELL 1983, SCHEU 1987a). Die ökologischen Nischen der einzelnen Arten differenzieren sich besonders nach der Bodenhorizontierung (JUDAS 1989), womit direkt ihre ökologische

Tab. 34: Individuendichten (Ind./m²) der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen, wichtigsten Arten aus verschiedenen Bodentiergruppen der Makrofauna (Fi= Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Es=Esche, Erwa=Erlenwald, Erbr=Erlenbruch, Mi=Laub-Nadelmischwald, BO=Bornhöved, SI= Siggen, SE=Segeberger Forst, PL= Plön; Einzelfunde oder nur aus Bodenfallen: vorkommend: +, häufig vorkommend: ++).

	SE	SE	ВО	ВО	SI	ВО	SI	PL	ВО	PL
ART	Fi	Ei	Bu	Mi	Bu	Erwa	Es	Es	Erbr	Erbr
<u>Chilopoda</u>										
Strigamia acuminata	149	12	15	67	11	14			32	
Geophilus truncorum	129	2	6	79	7	12	+		+	
Lithobius calcaratus	+	1	+			+				
Lithobius crassipes		1	2	14	13		++		11	
Lithobius forficatus	+	+								
Lithobius melanops							+			
Lithobius muticus	+						+			
Lithobius mutabilis	+				2		++			
Lithobius pelidnus	+	+			+		+			
<u>Opilionida</u>										
Lacinius ephippiatus	1	+	3		2	1	++	+		++
Rilaena triangulum	1	1	+	1	4	3			5	
Nemastoma lugubre	+			6	7	1	++	++	3	++
Lophopilio palpinalis	+	+		5	+	6		+	6	
Oligolophus tridens			2	7	++	11	++	++	7	+
Mitopus morio					+		+			+
Mitostoma chrysomelas				+		+				
<u>Dermaptera</u>										
Chelidurella acanthopygia		3	13	4	11	5	+	+	2	+
<u>Lepidoptera</u>										
Adela reaumurella		2	1	2	13	2		+	2	
<u>Trichoptera</u>										
Enoicyla pusilla				11	+	9	+	+	23	+

Bedeutung zusammenhängt. Arten der Bodenoberfläche und tiefgrabende Arten haben großen Einfluß auf Humifizierung und Streuabbau (ZIEGLER 1990), edaphische Arten sind für die Bodendurchmischung wichtig (SCHEU 1987b). Die Artenzusammensetzung der Regenwurm-Synusie ist daher stark für die Bodenprozesse verantwortlich (WOLTERS & SCHAUERMANN 1989). Durch die Versauerung der Waldböden haben sich allerdings gravierende Umstellungen in der Artenzusammensetzung bemerkbar gemacht (DUNGER 1982), die sich auch in Schleswig-Holstein negativ auf die Bodenprozesse auswirken (BEYER & IRMLER 1991).

Die angewandte Erfassungsmethodik war im wesentlichen auf die Streufauna ausgerichtet, so daß unter den Regenwürmern die tiefgrabenden Arten wie Lumbricus terrestris, Aporrectodea longa u.a. nicht ausreichend berücksichtigt sind. Insgesamt wurden in den untersuchten Wäldern 9 Lumbricidae Arten gefunden, von denen Lumbricus rubellus mit Abstand die häufigste und am weitesten verbreitete Art ist (Tab. 35). Diese Art kommt zusammen mit den beiden Dendrobaena und Dendrodrilus Arten noch in stark versauerten

Tab. 35: Individuendichten/m² der in schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen Regenwurmarten (Fi= Fichte, Ei=Eiche, Bu=Buche, Erwa=Erlenwald, Erbr= Erlenbruch, Mi=Laub-Nadelmischwald, Nomenklatur nach SIMS & GERARD 1985).

		Bornl	növed		Siggen	Sege	berg
Art	Buche	Mi	Erwa	Erbr.	Buche	Eiche	Fichte
Aporrectodea caliginosa			14,0	113,0	0,5		
Aporrectodea rosea	0,1						
Allolobophora chlorotica		1,0	1,0				
Dendrobaena octaedra	0,6	3	7,0	19,0	2,0		11
Dendrodrilus rubidus	0,1	1	3,0	5,0	6,0		
Eiseniella tetraedra			66,0	54,0			
Lumbricus castaneus	0,1		1,0	42,0			
Lumbricus rubellus	15,0	25	120,0	104,0	21,0	5	1
Lumbricus terrestris			0,2	0,2			

Wäldern vor (Judas 1989). Hierin unterscheiden sich die schleswig-holsteinischen Wälder nicht von anderen mitteleuropäischen Wäldern (Judas 1989, Weigmann et al. 1989, Römbke 1985). Die feuchten und kalkreichen Erlenwälder sind die Waldstandorte, in denen mit Abstand sowohl die höchste Arten- als auch Individuenzahl an Regenwürmern vorkommt. Fast alle nachgewiesenen Arten traten an diesen Standorten auf. Als besonders charaktersistisch für die Erlenwälder können die Arten Eiseniella tetraedra und Allolobophora chlorotica angesehen werden.

Die Kanonische-Korrespondenz-Analyse (CCA), die nur mit den Ergebnissen aus der Quadratmethode durchgeführt wurde, ergibt mit den hier dargestellten taxonomischen Gruppen, daß die untersuchten Umweltvariablen 97 % der Gesamtvarianz erklären (Abb. 36). Die 1. kanonische Achse trägt mit 50 % an der Erklärung der Varianz bei und ist besonders eng mit dem pH-Wert (-0,93), der Bodenfeuchte (-0,86) und dem Ca-Gehalt des Bodens (-0,83) korreliert. Die 2. kanonische Achse erklärt weitere 18 % der Varianz und besitzt eine starke Korrelation mit dem Gesamtporenvolumen (-0,72). Die wichtigsten Umweltvariablen sind pH-Wert, Sandanteil und Bodenfeuchte sowie der Ca-Gehalt, die zusammen 22 % der gesamten Varianz in der Gemeinschaft erklären.

Für einige häufige Arten oder Arten, die deutliche Schwerpunkte in ihrer standörtlichen Verteilung aufweisen, wurde eine gesonderte CCA durchgeführt. Bodenfeuchte und Sandgehalt des Bodens spielen für die Arten der Opilionida eine große Rolle, während die standörtliche Verteilung der Chilopoda und von Chelidurella sowie Adela durch die Humusform beeinflußt wird, die besonders durch die Höhe der C-org.-Gehalte im Oberboden gekennzeichnet ist (Tab. 36). Als euryhygre Bewohner sehr feuchter Standorte von über 45 % Bodenfeuchte können die Arten Lophopilio palpinalis und Rilaena triangularis angesehen werden (Tab. 37). Die Feuchteindikation durch Lophopilio palpinalis wird auch durch die Untersuchungen in Berlin bestärkt (WEIGMANN et al. 1989). Beide Arten haben jedoch eine relativ weite Toleranz gegenüber der Bodenfeuchte, so daß sie nicht als typisch für diese Standorte bezeichnet werden können (Tab. 36). Feuchte Standorte zwischen 40% und 45 % werden von zahlreichen Arten bevorzugt. Die Arten Nemastoma lugubre und Enoicyla pusilla besitzen außerdem eine relativ geringe Toleranz, so daß sie als gute Bioindikatoren für diesen Faktor in Schleswig-Holstein gelten können. Auch andere

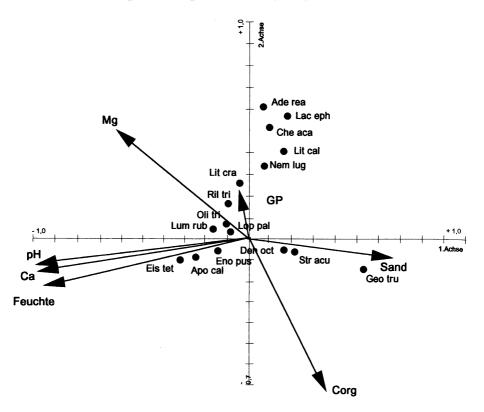


Abb. 36: Kanonische-Korrespondenz-Analyse von verschiedenen Bodentieren der Makrofauna im Hinblick auf einige Umweltparameter (Erklärung siehe Abb. 24). Die Umweltfaktoren sind mit 97 % Erklärungsanteil an der Gesamtvarianz beteiligt. Die 4 wichtigsten Umweltfaktoren pH-Wert, Sandanteil, C-org. und Bodenfeuchte erklären 72 % der Gesamtvarianz. Verwendet wurden nur die Ergebnisse der MacFayden Proben. Die Artnamen sind jeweils mit den ersten drei Buchstaben des Gattungs- und Artnamen abgekürzt. Artenliste:

Adela reaumurella Chelidurella acanthopygia Enoicyla pusilla Oligolophus tridens Rilaena triangularis Nemastoma lugubre Lacinius ephippiatus Lophopilio palpinalis Geophilus truncorum Strigamia acuminata Lithobius calcaratus Lithobius crassipes

Lumbricus rubellus Eiseniella tetraedra Aporrectodea caliginosa Dendrobaena octaedra

Autoren (Franke 1985a, Weigmann et al. 1989) bezeichnen *Nemastoma lugubre* als Bewohner feuchter Wälder. In Schleswig-Holstein tritt die Art mehr oder weniger zusammen mit der terrestrischen Köcherfliege *Enoicyla pusilla* auf. Weigmann et al. (1989) werten das Vorkommen der Art als Störungsanzeiger, was auf Grund der schleswig-holsteinischen Funde nicht gesagt werden kann. Bewohner mesohygrer Wälder sind die Arten *Lithobius crassipes* und *Chelidurella acanthopygia*. *Chelidurella acanthopygia* kann jedoch auf Grund seiner weiten Toleranz gegenüber dem Feuchtefaktor zusammen mit den Arten *Rilaena trian-*

gularis und Adela reaumurella als eurytoper Waldbewohner in Schleswig-Holstein angesehen werden. Weitere eurytope Waldbewohner sind die Arten Geophilus truncorum und Strigamia acuminata, obwohl sie ihre optimalen Lebensbedingungen wahrscheinlich im trockeneren Mileu vorfinden. Auch die Regenwurmarten bevorzugen Standorte mit hoher Feuchtigkeit (Tab 37). Bis auf Dendrobaena octaedra finden alle übrigen Arten ihre optimalen Lebensbedingungen bei mittleren Bodenfeuchten zwischen 50 % und 60 % (Tab. 37). Die am weitesten verbreitete Art Lumbricus rubellus zeichnet sich in dieser Hinsicht zusätzlich durch eine hohe Toleranz aus. Erwartungsgemäß spielen der Ca-Gehalt und der pH-Wert der Böden eine herausragende Bedeutung für das Vorkommen der Arten. Nur für Dendrobaena octaedra, die als Bewohner von Totholz und anderen sauren Mileus mit hohem organischen Bestandteilen gilt (SIMS & GERARD 1985), scheint der C-org.-Gehalt von maßgeblicher Bedeutung zu sein.

Ein Vergleich mit anderen Arbeiten aus mitteleuropäischen Wäldern ergibt eine große Übereinstimmung in der Artenzusammensetzung der betreffenden Gruppen. POSER (1990)

Tab. 36: Anteil der Varianzerklärung durch die untersuchten Bodenfaktoren für einige häufige Arten aus den Gruppen der Chilopoda, Opilonida, Dermaptera, Lepidoptera, Trichoptera und Lumbricidae mit Hilfe des Programms CANOCO aufgrund der Quadrat-Proben von 9 Standorten (Siggen, Segeberger Forst, Bornhöved) (Angaben in %, Erklärung zu den Bodenfaktoren siehe Tab. 3, Ges.: Erklärungsanteil aller Faktoren).

Artname	Feuchte	Sand	pН	Corg	Ca	Mg	G.Por	Ges.
Lithobius crassipes	8	6	18	27	15	16	6	94
Strigamia acuminata	5	10	16	33	20	14	2	99
Nemastoma lugubre	27	21	14	- 1	3	4	2	90
Lophopilio palpinalis	29	6	29	0	21	0	0	73
Rilaena triangularis	61	62	71	2	65	34	2	100
Chelidurella acanthopygia	15	10	10	51	8	6	9	84
Adela reaumurella	7	0	7	33	5	65	20	91
Enoicyla pusilla	15	6	12	18	7	7	0	92
Lumbricus rubellus	84	15	96	0	90	10	38	99
Aporrectodea caliginosa	87	27	77	12	49	4	21	99
Dendrobaena octaedra	1	. 0	1	48	0	2	14	98

kommt auf Grund von Literaturdaten für die Chilopoda zu dem Ergebnis, daß Fichtenwälder eine arten- und individuenarme, Buchenwälder eine individuen- und mäßig artenreiche und Eichenwälder eine individuenarme aber artenreiche Chilopodenfauna besitzen. Für Schleswig-Holstein stimmt diese allgemeine Beziehung nicht. Die Artenzahl der Chilopodenfauna des untersuchten Fichtenwaldes ist nur unwesentlich höher als die bisher untersuchter Fichtenwälder. Der schleswig-holsteinische Fichtenwald besitzt aber auf Grund der hohen Abundanz der beiden Arten der Geophilomorpha wesentlich höhere Populationsdichten als die bisher untersuchten Fichtenwälder und die anderen Laubwälder in Schleswig-Holstein. Andererseits hat der untersuchte Eichenwald keine höhere Artenzahl als die anderen untersuchten Wälder. Die Arten- und Individuenmenge der Wälder scheint also durch andere Faktoren als die Baumbestockung bedingt zu werden.

Auch die Opilionida-Fauna entspricht sowohl in der Artenzahl als auch der Artenzusammensetzung weitgehend der anderer mitteleuropäischer Wälder. Die Artenzahlen der verschiedenen Wälder bewegen sich zwischen 5 (Albert & Kolbe 1979) und 9 Arten (Bliss 1991). Rilaena triangularis scheint eine weitgehend eurytope Waldart zu sein. Sie trat in den meisten west- und ostdeutschen Wäldern häufig auf (Albert & Kolbe 1979, Weigmann et al. 1989). Selbst in stark anthropogen überformten Wäldern Ostdeutschlands war sie eine der dominanten Weberknechtarten (Bliss 1991). Ebenso ist der Waldohrwurm (Chelidurella acanthopygia) eine häufige Art der mitteleuropäischen Wälder (Schauermann 1977, Friebe 1982). Die terrestrische Köchersliege Enoicyla pusilla ist eine in den nordwesteuropäischen Erlen-Eschenwäldern verbreitete Art. Sie wird aus dem Rheinland (Späh 1978) sowie dem übrigen atlantisch geprägten Westeuropa (VAN DER DRIFT & WITKAMP 1960) als typisch für diesen Waldtyp gemeldet. Eine Besonderheit scheint die bodenlebende Langfühlermotte Adela reaumurella zu sein. Sie konnte im Buchenwald bei Siggen erstmals als bedeutende Art unter den Primärzersetzern festgestellt werden

Tab. 37: Optimale Bodenwassergehalte (%) für häufige Arten aus verschiedenen Gruppen der Makrofauna mit hohem Erklärungsanteil der Varianz durch die Bodenfeuchte (siehe Tab. 36). Das Optimum (Opt.), die Toleranz (Tol.) und das Individuenmaximum (Ind.Max. als Ind./m²) beim Optimum wurden mit Gausreaktionskurven aufgrund der Quadrat-Proben der Standorte Siggen, Segeberger Forst und Bornhöved errechnet.

Art	Opt.	Tol.	Ind. Max.
Nemastoma lugubre	41	9	13
Lophopilio palpinalis	46	11	6
Rilaena triangularis	46	13	4
Chelidurella acanthopygia	28	12	8
Enoicyla pusilla	42	10	13
Lumbricus rubellus	50	12	89
Aporrectodea caliginosa	58	6	52
Dendrobaena octaedra	38	12	5

(IRMLER et al. 1989b). Sie wird aber auch aus den Niederlanden (BAL 1970) als typischer Streuzersetzer angeführt. Die Verbreitung der Regenwürmer in schleswig-holsteinischen Wäldern entspricht den Erwartungen, die sich aus den Ergebnissen aus anderen mitteleuropäischen Wäldern ergeben. Bei Untersuchungen in Spanien (BRIONES et al. 1992) wurde ebenfalls mit der CCA das Vorkommen von Regenwurmarten mit Bodenfaktoren in Beziehung gebracht. Die Autoren stellen auch die Bodenfeuchte neben hohen pH-Werten und Ca-Gehalten als wesentliche bestimmende Faktoren für das Vorkommen der Arten heraus, die in den schleswig-holsteinischen Wäldern gefunden wurden. Nur Dendrobaena octaedra wurde auch von ihnen als Bewohner saurer Böden mit hohem organischem Anteil gefunden.

6. Leistung der Bodenfauna

Die Bodenfauna wirkt auf vielfältige Weise in die Abbauprozesse des Bestandesabfalls ein (EDWARDS et al. 1970). Neben einem "kurzgeschlossenen Kreislauf", der über die Wurzelexsudate und deren mikrobieller Freisetzung unter Beteiligung der Protozoa und Nematoda verläuft, besteht der normale "langsame Kreislauf", in dem die Nährstoffe in der Nahrungskette der Tiere angereichert und im Boden verteilt werden (ANDERSON et al. 1981). Bei der einfachen mechanischen Zerkleinerung des Laubfalls durch Tiere der Makrofauna werden die Zellstrukturen in den Blättern zerstört und Zellinhalte für viele Organismen leichter zugänglich gemacht (Anderson & Ineson 1984). Der geringe Ausnutzungsgrad dieser Tiergruppe bewirkt, daß eine große Menge an Laubstreu auf diese Weise zerkleinert wird (Dunger 1958a, Wieser 1965, Gere 1962, David 1987). Einerseits verändert sich die Zusammensetzung der Bakterienflora während der Darmpassage, so daß in den Faeces eine andere Bakterienflora vorhanden ist als auf den Blättern des Laubfalls (ULLRICH et al. 1991). Andererseits ernähren sich mikrophage Arten der Fauna von Pilzen und Bakterien und üben somit einen direkten Einfluß auf Menge und Wachstum der Mikroorganismen aus (Clarholm 1981, Hanlon & Anderson 1979, Wolters 1989a). Zum großen Teil ernährt sich die Bodenfauna unspezifisch humiphag von Bestandteilen, die ihren Ursprung aus verschiedenen trophischen Stufen beziehen (Wolters 1989b), was endlich zu einem höheren Vernetzungsgrad und einer höherer Stabilität des Nahrungsnetzes führt (PIMM & LAWTON 1978).

Der Einfluß auf die chemische Umsetzung der Streu durch die Bodenfauna ist relativ gering. An der C-Freisetzung ist die Bodenfauna zwischen wenigen Prozent bis zu mehr als 20 % des Kohlenstoffeintrages beteiligt (SINGH & GUPTA 1977, ANDERSON 1973, BECK 1989, GRIMM & FUNKE 1986). Im wesentlichen werden Polysaccharide, insbesondere verschiedene Zucker, von den Bodentieren aufgeschlossen und verdaut (BECK & FRIEBE 1981). Vor allem das pflanzliche Ausgangsmaterial ist für die Verdaulichkeit des Substrates und das Vorkommen der sich davon ernährenden Tiere verantwortlich (BECK & BRESTOWSKI 1980, BAL 1970). Eine Humifizierung der Streubestandteile während des Verdauungsvorganges durch die Bodenfauna ist nur relativ schwach ausgeprägt (DUNGER 1958b, ZIEGLER 1990). Der Einfluß der Bodenfauna auf die chemischen Prozesse wirkt auf mehreren Ebenen. Das Saprophagen-Nahrungsnetz ist im wesentlichen auf den Aufschluß hochmolekularer Stoffe, das Mineralisierer-Nahrungsnetz zusätzlich auch auf den niedermolekularer Stoffe spezialisiert (BECK 1983). Den größten Einfluß haben die Bodentiere wahrscheinlich auf die Stickstoffumsätze. Anderson et al. (1983) konnten zeigen, daß bei Anwesenheit von Tausendfüßern wesentlich größere Mengen an Stickstoff freigesetzt werden als bei einer Abwesenheit dieser Tiere.

Zusätzlich verursacht die Bodenfauna zahlreiche indirekte Effekte, die den Streuabbau beeinflussen. So kann durch die Vermischung der Streu mit Tierfaeces eine Beschleunigung des Streuabbaus erreicht werden (Webb 1977, Herlitzius 1977). Weiterhin wirkt die intensive Durchmischung des Streumaterials (Bioturbation) durch die Bodenfauna auf den Abbauprozeß. Die summarischen, zum Teil unspezifischen Einflüsse führen zusammen mit den direkten mechanischen und chemischen Umsetzungen zu deutlichen Veränderungen der Streuauflage, die sich zum goßen Teil mit der unterschiedlichen Zusammensetzung der Bodenfauna in Zusammenhang bringen läßt. Bereits die zusätzliche Anwesenheit einiger Bodentierarten, wie verschiedene Regenwurmarten, kann dazu führen, daß sich Abbauprozesse unterschiedliche Zusammensetzung der Bodenfauna zurück-

geführt werden (Schaefer & Schauermann 1989). Für die Abschätzung der Leistung der Bodenfauna ist einerseits die Zusammensetzung der Organismengemeinschaft und andererseits die Menge der Organismen von entscheidender Bedeutung.

6.1 Individuendichte und Biomasse der Bodenfauna

Mengen- und Leistungsberechnungen für die Bodenfauna können nur mit Hilfe von Daten durchgeführt werden, die mit einem Flächenbezug erhoben werden. Für Schleswig-Holstein liegen solche Ergebnisse für 7 Waldstandorte vor (Tab. 38). Die notwendige, differenzierte Methodik bei der Erfassung der Bodenfauna erschwert zusätzlich die Abschätzung der Leistung. Für einige Gruppen müssen jeweils gesonderte Methoden zur Gewinnung der Daten benutzt werden. Dadurch sind die Enchytraeidae in den Wäldern bei Siggen und im Segeberger Forst ungenügend erfaßt, die Lumbricidae wahrscheinlich im Erlenbruch ebenfalls unterrepäsentiert (siehe Kapitel 4.2.2.).

Für die detritophagen Dipterenlarven ist bekannt, daß sie mit der Quadrat-Methode nicht ausreichend ausgetrieben werden. Für sie ist die Sieb-Flotations-Methode geeigneter. Derart gewonnene Daten liegen nur für den Buchenwald bei Bornhöved (Heller 1990) vor. Auch unter der Mesofauna sind vor allem die Hornmilben (Oribatei) zu gering vertreten, was darauf zurückzuführen ist, daß nur Tiere >0,2 mm berücksichtigt wurden. Dadurch gehen kleine Arten und ein großer Teil der Jungtiere nicht in die Aufstellung in Tabelle 38 ein. Trotzdem kann auch für diese Gruppen mit der vorliegenden Methode ein relativer Vergleich der untersuchten Wälder angestellt werden.

Tabelle 38 gibt einen Überblick über die Mengen der Bodentiere in den 7 untersuchten Wäldern unter Berücksichtigung der Biomassen (TM). Für einige Tiergruppen lassen sich Tendenzen bei ihrer mengenmäßigen Verteilung erkennen. Die Springschwänze (Collembola), Schnecken (Gastropoda), Asseln (Isopoda), Tausendfüßer (Diplopoda) und Regenwürmer (Lumbricidae) haben ihre höchsten Abundanzen und Biomassen in den feuchten bis mäßig feuchten Wäldern mit relativ hohen Nährstoffgehalten im Boden. Die Spinnen (Araneida) und Schnellkäfer (Elateridae) erreichen dagegen mehr in den mäßig trockenen Wäldern ihre höchsten Abundanzen und Biomassen. Die Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) und die Larven der Zweiflügler (Diptera) zeigen hinsichtlich ihrer Biomasse keine großen Unterschiede zwischen den untersuchten Wäldern. Insgesamt sind die Biomassen der Bodentiere in den feuchten Wäldern am höchsten.

Ein Vergleich der Biomassen verschiedener Wälder wird durch die unterschiedlichen Bearbeitungsintensitäten und -methoden sowie die Berücksichtigung der verschiedenen Tiergruppen in ihrer vertikalen Verteilung erschwert. Peterson & Luxton (1982) geben für typische Laubwälder temperierter Breiten auf Moderhumus 3,5 gTM/m², auf Mullhumus 8,0 gTM/m² an. In Nadelwäldern ist eine deutlich geringere Biomasse von durchschnittlich 2,4 gTM/m² zu erwarten. Während zwischen der Biomasse der Bodenfauna und der Menge der Streuauflage eine negative Korrelation vorlag, konnte mit der Temperatur keine Übereinstimmung gefunden werden (Peterson & Luxton 1982). Daten aus anderen mitteleuropäischen Wäldern schwanken zwischen ca. 6,6 gTM/m² bei Göttingen (WEIDEMANN & SCHAUERMANN 1986) für Moderhumus bzw. ca. 12,4 gTM/m² für Mullhumus (SCHAEFER 1989) und ca. 4,6 bis ca. 7,2 gTM/m² für verschiedene urbane Wälder bei Berlin (WEIGMANN et al. 1989). Am ehesten vergleichbar wegen der angewandten Methodik ist der Buchenwald am Rande des Schwarzwaldes mit ca. 3,2 gTM/m² (FRANKE 1989, DIELMANN 1989, MITTMANN 1989a, WOAS et al. 1989). Unter Berücksichtigung der bearbeiteten Tiergruppen und Bodentiefen liegen die schleswig-holsteinischen Wälder mit ca 2,9 bis ca. 3,4 gTM/m² auf Moderhumus und 5,1 gTM/m² auf Mullhumus im Bereich der zu erwar-

Tab. 38: Individuendichte und Biomassen (Trockenmasse) im Jahresdurchschnitt für die wichtigsten Bodentiergruppen in den untersuchten Standorten. Bei den Insekten sind die Larven unter den verschiedenen Gruppen subsumiert. Die Werte beziehen sich auf 1 m², der die Streulage und 4 cm Bodentiefe einschließt (* lebende Testacea · 106: Werte aus RITTER, 1989; die Enchytraeidae von Siggen und Segeberger Forst beziehen sich nur auf große Arten).

	Bornhöved				Siggen		Segeberg							
	Buo	he	Misch	wald	Erlen	wald	Erlenl	oruch	Buo	che	Eic	he	Fich	ıte
	n	mg	n	mg	n	mg	n	mg	n	mg	n	mg	n	mg
Mikrofauna Testacea*	60	257	88,5	251	108	193	50,0	81,0	-?	-?	?	?	?	?
Mesofauna Collembola Cryptostigmata Gamasina Enchytraeidae	5600 7800 2900 39300	70 130 70 309	9300 9000 4260 18000	110 270 104 161	14100 15500 5300 8200	130 420 130 92	5850 11750 4020 2900	90 240 110 71	11130 5790 6300 4950	98 121 143 768	5400 8330 2800 695	60 93 69 114	3400 15000 4270 1212	47 228 101 196
Makrofauna Gastropoda Diplopoda Isopoda	8 0,1 6	220 0,3 4	35 39 110	240 210 60	110 140 580	550 110 110	76 63 700	300 150 140	28 16 150	782 13 79	3	98 0,1	1	2
Lepidoptera Trichoptera	9	56	7 7	4	5 8	21 4	4 6	4 2	24 0,2	28 0,5	. 10	33	16	57
Lumbricidae Elateridae	11 117	320 150	14 76	160 70	200 90	670 115	320 20	1090 20	31 194	290 203	5 176	85 105	12 173	75 234
Carabidae Staphylinidae	20 160	70 95	1 170	2 80	25 500	18 100	8 270	23 80	18 301	107 175	15 165	39 75	1 197	15 88
Cantharidae Dermaptera	170 13	15 120	51	13 23	106 4	12 42	11 4	7 20	148 14	15 119	165 4	10 20	111 1	8
Opilionida Araneida	11 127	50 50	30 120	20 30	75 156	23 23	30 45	20 20	33 137	21 32	94	3 27	6 187	1 25
Chilopoda Diptera pred. Diptera detr.	20 139 1250	20 50 220	130 220 620	64 116 317	40 410 6720	20 175 600	50 320 3740	20 130 1120	16 350 624	32 111 178	14 121 218	18 50 149	271 127 299	73 21 151

tenden Biomassen. Äußerst gering sind die Biomassen in den beiden Geestwäldern mit Rohhumus, wo nur ca. 1,2 bis 1,3 gTM/m² erreicht werden. Nur in nordischen Nadelwäldern waren mit ca. 1,0 gTM/m² niedrigere Werte gefunden worden (Huhta & Koskenniemi 1975).

Die Biomassendynamik der Bodenfauna ist im typischen Fall durch den Verlauf der Jahreszeiten bestimmt. Franke (1989) gibt Schwankungen zwischen ca. 7 und 12 gFM/m² im Jahresverlauf an, wobei hohe Biomassen in den Monaten November bis März gemessen wurden. Auch im Solling wurden wegen der Jahresdynamik der Milben und Enchytraeidae im Spätherbst und Winter die höchsten Biomassen erreicht (Weidemann & Schauermann 1986). Selbst in Finnland liegt während der Vegetationsperiode eine Sommerdepression der Bodentierbiomassen vor. Allerdings fehlen dort Werte aus dem Winter (Huhta & Kosenkenniemi 1975). Einen solchen Verlauf mit hoher Biomasse im Winter und niedriger Biomasse im Sommer lassen der Buchenwald bei Bornhöved (Abb. 37) und die beiden Wälder auf der Geest des Segeberger Forstes erkennen (Abb. 38). Die Jahresdynamik der Biomasse in diesen Wäldern scheint hauptsächlich durch die Sommertrockenheit geprägt zu sein. Auf dem im Bornhöveder Waldkomplex untersuchten

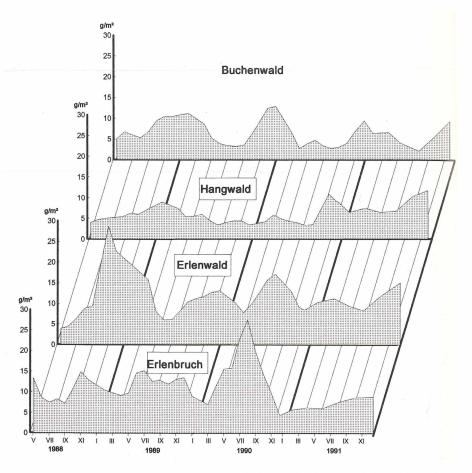


Abb. 37: Jahresdynamik der Biomasse (FM) der Bodenfauna auf dem Transekt vom Buchenwald zum Erlenbruch bei Bornhöved.

Gradienten von der Hochfläche zum Seeufer nimmt dementsprechend die Tendenz zu Wintermaxima der Bodenfauna ab. In dem Hangwald und dem Erlenwald sind sie nur noch vermindert zu erkennen. In dem nassen Erlenbruch kommt es sogar schon zu Sommermaxima, wobei sich hier die Staunässe im Winter als begrenzender Faktor herausstellen könnte.

Ebenfalls einen Biomassewechsel zwischen Sommerminimum und Wintermaximum hat anscheinend der Buchenwald bei Siggen. Im ersten Jahr der Untersuchung ist ein deutliches Wintermaximum mit anschließendem Sommerminimum zu erkennen. Im Jahre 1986 kommt es aber während der Anstiegsphase der Biomasse zu einem Ereignis, das zu einer starken Abnahme der Bodenfaunabiomasse führt (Abb. 38). Diese Biomassedepression bleibt im Verlauf der Herbst-Winter-Frühjahrs Periode bis zum Jahr 1987 bestehen, ohne daß es zu einer Erholungsphase kommt. Erst im Herbst 1987 läßt sich ein zögerlicher Anstieg der Biomasse beobachten, der als der normale Biomasseanstieg zum Winter inter-

pretiert werden kann. Als mögliche Ursache für den Einbruch der Bodenfauna im Spätsommer 1986 kommt eine kurze Trockenphase in Betracht, die wahrscheinlich in eine empfindliche Phase für die Bodenfauna fällt (Beyer & Irmler 1991). Als weitere Ursache darf die lokale Situation des Waldes in Siggen angesehen werden. Der Wald beherbergt eine mehr oder weniger hygrophile Fauna, ohne daß eine Nachbarschaft zu grundwassernahen Standorten wie bei Bornhöved vorhanden ist. Eine Einwanderung aus feuchteren Arealen ist dementsprechend schwieriger als bei den Bornhöveder Standorten.

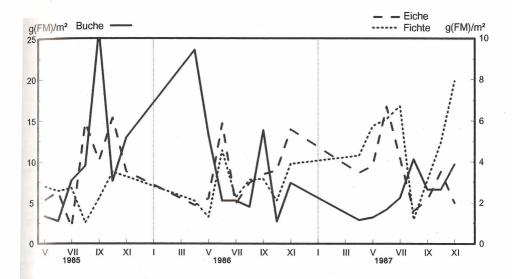


Abb. 38: Jahresdynamik der Biomasse (FM) der Bodenfauna in dem Buchenwald bei Siggen und dem Eichen- und Fichtenwald des Segeberger Forstes.

Durch die differenzierte Probennahme war es möglich, drei verschiedene Horizonte des Bodens zu unterscheiden, die Bodenvegetation mit der Bodenoberfläche, die Streuschicht und die ersten 4 cm des mineralischen Bodens. Ein Vergleich der 7 untersuchten Standorte ergibt dabei ein Gefälle abnehmender Biomasse im mineralischen Boden von den nassen Erlenstandorten bis zu den sandigen Podsolböden des Segeberger Forstes (Abb. 39). In den Erlenwäldern wurde ca. 60 % der gesamten Biomasse im mineralischen Boden festgestellt, in den mesotrophen Standorten bei Bornhöved und in Siggen ca 20 % bis 40 % und in den Geeststandorten nur ca. 20 %. Die Tiere der Bodenoberfläche und der Bodenvegetation tragen nur mit einem sehr geringen Anteil zur Gesamtbiomasse bei, der in der Regel bei weniger als 2 % liegen dürfte. Nur in den Wäldern mit hohem Lichteinfall können Werte bis zu 10 % der Gesamtbiomasse erreicht werden. Dies sind vor allem Wälder auf den Podsolböden mit nur geringem Baumwachstum, so daß der Boden mit einer mehr oder weniger durchgängigen Bodenvegetation aus Gräsern oder Kräutern bedeckt ist. Aber auch in stark ausgeholzten Waldbereichen wie in dem Untersuchungsgebiet bei Siggen kann dieser Horizont ca. 10 % der Gesamtbiomasse ausmachen. Auch dort war der Boden nahezu vollständig mit einer Bodenvegetation bedeckt.

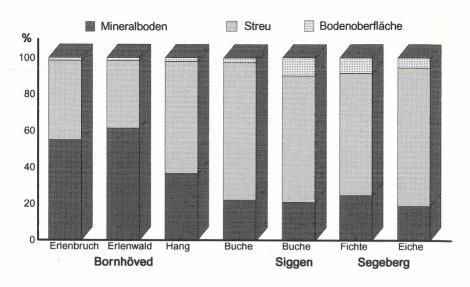


Abb. 39: Vertikalzonierung der Biomasse der Bodentiere in den untersuchten Waldökosystemen.

Vergleichbare Untersuchungen liegen nur wenige vor. Schaefer & Schauermann (1990) melden eine ähnliche Aufteilung zwischen Mull- und Moder-Buchenwäldern. Mull-Buchenwälder hatten hohe Anteile der Biomasse im mineralischen Boden, Moder-Buchenwälder nur äußerst geringe. In schleswig-holsteinischen Wäldern scheint diese Tendenz mit dem Feuchtigkeitsgradienten in Zusammenhang zu stehen. Dies läßt sich bereits bei den Geestwäldern ablesen. Der feuchtere Fichtenwald hat deutlich höhere Biomasseanteile im mineralischen Boden als der Eichenwald, der von allen untersuchten Wäldern am trockensten ist.

Mit zunehmendem Rückgang der Gesamtbiomasse und der Verdrängung der Fauna aus dem mineralischen Boden geht eine Strukturveränderung der Fauna einher, die sich durch das Vorherrschen insgesamt kleinerer Individuen auszeichnet. Insbesondere im mineralischen Boden sinkt das Durchschnittsgewicht des Einzelindividuums vom Erlenbruch mit 0,35 mg FM/Ind. bis zum Fichtenwald mit 0,10 mg FM/Ind. (Abb. 40). Dies ist unter anderem auf den starken Rückgang der Regenwürmer zurückzuführen, die in den Geestwäldern fehlen. In letzteren sind hauptsächlich Milben und Collembola im mineralischen Boden vorhanden. Im Gesamtdurchschnitt fällt das Individualgewicht von 0,43 mg FM/Ind. im Erlenbruch auf 0,17 mg FM/Ind. im Fichtenwald des Segeberger Forstes. Selbst innerhalb einer Art läßt sich beobachten, daß in den Geestwäldern die Tiere zwar manchmal zahlreicher vorkommen, aber insgesamt mit geringeren Durchschnittsgewichten vertreten sind. So sinkt das Durchschnittsgewicht der Art Strigamia acuminata (Scolioplanidae, Myriapoda) von 1,92 mg FM/Ind. im Buchenwald bei Siggen über 1,40 mg FM/Ind. im Buchenwald bei Bornhöved auf 0,44 mg FM/Ind. im Fichtenwald des Segeberger Forstes.

Insgesamt sind im mineralischen Horizont die Individuen wesentlich kleiner als in der Streuschicht, in der von den drei untersuchten Horizonten durchschnittlich die größten Tiere vorkommen. Während im mineralischen Boden die durchschnittliche Biomasse/Ind.

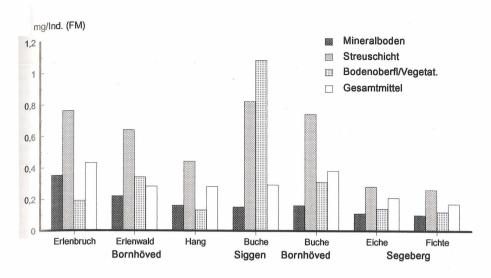


Abb. 40: Durchschnittliche Individualgewichte in den untersuchten Bodenhorizonten der verschiedenen Wälder.

bei 0,18 mg FM/Ind. liegt, konnte für die Streuschicht 0,56 mg FM/Ind. ermittelt werden. Selbst bei einzelnen Arten finden sich im mineralischen Horizont durchschnittlich kleinere Individuen als in der Streuschicht. Bei der Larve des Schnellkäfers *Athous subfuscus* sinken die Durchschnittsgewichte der Individuen von 7,82 mg FM/Ind. in der Streuschicht auf 3,15 mg FM/Ind. im mineralischen Boden. Auch die Bodenoberfläche mit der Bodenvegetation beherbergt durchschnittlich kleinere Individuen als die Streuschicht. Ausnahmen entstehen, wenn durch eine gut entwickelte Bodenvegetation und zusätzlicher relativ guter Nährstoffversorgung große Schnecken an der Bodenoberfläche vorherrschen. Dadurch kommt das relativ hohe Individualgewicht im Buchenwald bei Siggen zustande. Das reiche Vorkommen von großen Nacktschnecken führt auch im Buchenwald bei Bornhöved zu einem relativ hohen Individualgewicht, selbst wenn hier durch das Fehlen der großen Gehäuseschnecken ein deutlich niedrigeres Individualgewicht zu beobachten ist als im Buchenwald bei Siggen.

6.2 Energie- und Kohlenstoffhaushalt der Bodenfauna

Die Leistung der verschiedenen Bodenorganismen hängt von ihrer trophischen Stufe und ihrer Aktivität ab. Als Maß, das die vielfältigen Zustände der Stoffe vereinheitlicht, hat sich die Energie erwiesen. Die Energiebilanzen lassen sich nach der Formel C=P+R+FU erstellen (siehe Kapitel 4.2.3.). Die Berechnung der Energiebilanzen über allgemeine Temperatur-Respirationsformeln und die ökologischen Effizienzen (siehe Kapitel 4.2.3.) führen dazu, daß die Bilanzierung nur als grobe Abschätzung betrachtet werden darf, die

mit erheblichen Unsicherheiten belastet ist. Die Energiebilanzen für die wichtigsten Bodentiergruppen der untersuchten Wälder wurden als Mittelwerte von 4 (Bornhöved) bzw. 3 Jahren (Siggen, Segeberger Forst) ausgerechnet (Tab. 39 bis 45). Die höchsten Umsätze ergeben sich danach im Erlenwald, die niedrigsten im Eichenwald des Segeberger Forstes. Mittlere Umsatzraten liegen für die mesotrophen Laub- und Mischwälder vor. Aber auch der Nadelwald des Segeberger Forstes hat relativ hohe Umsatzraten. In fast allen Waldstandorten sind die detritophagen Dipteren (insbesondere Mückenlarven, Nematocera) mit ihrer Konsumleistung eine der bedeutensten Bodentiergruppen. Daneben treten die Regenwürmer (Lumbricidae) als wichtige Bodentiergruppe besonders im Erlenwald und Erlenbruch hervor. Weiterhin erreichen die Schnellkäfer (Elateridae) und die Tausendfüßer (Diplopoda) zum Teil eine hohe Konsumtion.

Tab. 39: Energiebilanzen der Bodentiere (kJ/m²•a) des Buchenwaldes bei Bornhöved (C=Konsumtion, P=Produktion, R=Respiration, A=Assimilation, FU=Defäkation)(Testacea Daten nach Ritter, 1989).

Buchenwald	R	P	A	C	FU
Testacea	869,4	696,0	1565,4	3473,0	1914,0
Collembola	14,8	21,1	35,9	102,6	66,7
Oribatida	13,9	3 <i>,</i> 5	17,3	38,5	21,2
Enchytraeidae	15,2	23,8	39,0	130,1	91,1
Lumbricidae	29,2	3,4	32,5	252,0	219,5
Isopoda	0,0	0,1	0,1	0,4	0,3
Diplopoda	1,2	0,8	2,7	32,5	30,7
Diptera detr.	23,2	9,3	32,5	216,6	184,1
Gastropoda	22,3	14,5	36,8	52,6	15,8
Dermaptera	16,0	6,3	22,3	25,3	3,0
Elateridae	16,0	6,4	22,4	149,3	126,9
Gamasina	8,5	29,3	37,8	56,4	18,6
Staphylinidae	12,5	10,4	22,8	32,6	9,8
Carabidae	5,4	2,3	7,6	11,5	3,9
Cantharidae	3,5	1,5	5,0	7,6	2,6
Araneida	8,5	4,6	13,1	13,1	0,0
Opilionida	2,6	1,1	3,7	3,7	0,0
Chilopoda	4,0	1,1	5,1	6,8	1,7
Diptera zoo.	13,5	11,2	24,7	27,4	2,7
Summe (ohne Testacea)	210,3	150,7	361,3	1159,0	798,6

Tab. 40: Energiebilanzen der Bodentiere (kJ/m²•a) des Hangwaldes bei Bornhöved (Erklärung siehe Tab. 39).

Hangwald	R	P	A	C	FU
Testacea	855,6	683,6	1539,2	3418,0	1878,6
Collembola	14,8	21,1	35,9	102,6	66,7
Oribatida	24,3	6,1	30,3	67,4	37,1
Enchytraeidae	6,1	9,2	15,3	51,0	35,7
Lumbricidae	20,5	2,4	22,9	177,2	154,3
Isopoda	9,0	3,0	12,0	36,3	24,3
Diplopoda	24,6	17,5	42,0	420,3	378,3
Diptera detr.	30,8	12,3	43,2	281,7	244,5
Gastropoda	21,5	14,0	35,5	50,7	15,2
Dermaptera	2,8	1,1	4,0	4,5	0,5
Elateridae	6,9	2,8	9,6	64,2	54,6
Gamasina	10,5	36,3	46,8	69,8	23,0
Staphylinidae	11,9	9,8	21,7	31,0	9,3
Carabidae	0,3	0,2	0,5	0,7	0,2
Cantharidae	2,3	1,0	3,3	5,0	1,7
Araneida	5,9	3,2	9,1	9,1	0,0
Opilionida	4,1	1,6	5,7	5,7	0,0
Chilopoda	7,6	2,0	9,6	12,8	3,2
Diptera zoo.	16,5	13,7	30,3	33,3	3,4
Summe (ohne Testacea)	220,4	157,3	377,7	1423,3	1052,0

Tab. 41: Energiebilanzen der Bodentiere $(kJ/m^2 \bullet a)$ des Erlenwaldes bei Bornhöved (Erklärung siehe Tab. 39).

Erlenwald	R	P	A	C	FU
Testacea	239,2	190,0	429,2	949,9	520,7
Collembola	86,7	124,0	210,8	602,2	391,5
Oribatei	130,7	32,7	163,3	362,9	199,6
Enchytraeidae	5,0	7,5	12,5	41,7	29,2
Lumbricidae	95,5	11,0	106,4	825,2	718,7
Isopoda	14,4	4,6	19,2	58,2	39,0
Diplopoda	11,8	8,4	20,2	202,4	182,2
Diptera detr.	85,9	34,4	120,3	801,8	681,5
Gastropoda	57,3	37,3	94,6	135,1	40,5
Dermaptera	3,1	1,2	4,3	4,9	0,6
Elateridae	13,3	5,3	18,7	124,5	105,8
Gamasina	15,0	51,9	67,0	99,9	33,0
Staphylinidae	16,7	13,8	30,5	43,6	13,1
Carabidae	5,4	2,3	7,7	11,6	3,9
Cantharidae	-3,4	1,4	4,8	7,2	2,5
Araneida	4,3	2,3	6,7	6,7	0,0
Opilionida	8,0	3,2	11,1	11,1	0,0
Chilopoda	5,0	1,4	6,4	8,5	2,1
Diptera zoo.	23,1	19,4	42,5	47,3	4,7
Summe (ohne Testacea)	584,6	362,1	947,0	3394,8	2447,9

Tab. 42: Energiebilanzen der Bodentiere $(kJ/m^2 \bullet a)$ des Erlenbruches bei Bornhöved (Erklärung siehe Tab. 39).

Erlenbruch	R	P	Α	С	FU
Testacea	105,8	84,2	190,0	420,9	230,9
Collembola	50 <i>,</i> 7	72,5	123,2	352,0	228,8
Oribatida	89 <i>,</i> 7	22,4	112,1	249,2	137,0
Enchytraeidae	3,1	4,6	7,8	26,0	18,2
Lumbricidae	155,4	17,9	173,2	1342,9	1169,7
Isopoda	19,3	6,4	25,7	<i>77,</i> 8	52,1
Diplopoda	17,9	12,7	30,7	306,8	276,1
Diptera detr.	69,4	27,8	97,1	647,6	550,4
Gastropoda	26,3	17,1	43,4	62,0	18,6
Dermaptera	6,7	2,7	9,4	10,1	1,3
Elateridae	2,4	0,9	3,3	22,0	18 <i>,</i> 7
Gamasina	9,6	33,0	42,6	63,6	21,0
Staphylinidae	15 <i>,7</i>	13,0	28,8	41,1	12,3
Carabidae	2,5	1,0	3,5	5,3	1,8
Cantharidae	1,3	0,6	1,9	2,8	1,0
Araneida	5,0	2,7	7,6	7,6	0,0
Opilionida	4,6	1,8	6,4	6,4	0,0
Chilopoda	3,9	1,1	5,0	6,6	1,7
Diptera zoo.	19,2	16,1	35,3	39,2	3,9
Summe (ohne Testacea)	502,7	254,3	757,0	3269,0	2512,6

Tab. 43: Energiebilanzen der Bodentiere $(kJ/m^2 \cdot a)$ des Buchenwaldes bei Siggen (Erklärung siehe Tab. 39).

Buchenwald	R	P	A	С	FU
Collembola	34,0	49,0	83,0	236,0	153,0
Oribatida	24,1	6,0	30,2	67,1	36,9
Enchytraeidae	39 <i>,</i> 2	58,8	97,9	326,3	228,4
Lumbricidae	29,8	6,8	36,6	283,8	247,1
Isopoda	9,8	3,2	13,0	39,4	26,4
Diplopoda	4,2	3,0	7,3	72,6	65, 3
Diptera detr.	21,4	8,6	30,0	272,9	242, 8
Gastropoda	40,5	26,3	66,8	95,5	28,6
Dermaptera	7,1	6,3	13,4	15,2	1,8
Elateridae	11,6	4,7	16,3	108 <i>,</i> 7	92,4
Gamasina	14,8	51,0	66,0	98,0	32, 0
Staphylinidae	17,5	14,7	32,2	46,0	13,8
Carabidae	14,0	9,1	23,2	33,1	9,9
Cantharidae	2,0	0,9	2,9	4,4	1,5
Araneida	4,7	2,0	6,7	6,7	0,0
Opilionida	1,9	0,8	2,7	2,7	0,0
Chilopoda	3,7	1,3	5,0	7,2	2,2
Diptera zoo.	16,1	13,4	29,4	32,7	3,3
Summe	296,4	265,9	562,6	1748,3	1185,4

Tab. 44: Energiebilanzen der Bodentiere (kJ/ $m^2 \bullet a$) des Eichenwaldes im Segeberger Forst (Erklärung siehe Tab. 39).

Eichenwald	R	P	A	C	FU
Collembola	6,4	9,1	15,5	44,2	28,8
Oribatida	26,0	7,5	32,6	72,3	39,8
Enchytraeidae	24,2	9,7	33,9	206,1	172,2
Lumbricidae	15,3	1,7	17,0	120,6	103,7
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diptera detr.	18,5	8,4	25,9	162,4	136,6
Gastropoda	10,9	7,1	18,0	25,8	7,7
Dermaptera	5,7	2,2	8,0	9,0	1,1
Elateridae	38,1	15,2	53,3	285,3	232,0
Gamasina	4,6	15,9	20,6	30,7	10,1
Staphylinidae	15,1	12,5	27,5	39,4	11,8
Carabidae	7,2	3,0	10,2	15,5	5,3
Cantharidae	2,0	0,9	2,9	4,4	1,5
Araneida	6,5	3,5	9,9	9,9	0,0
Opilionida	1,3	0,5	1,8	1,8	0,0
Chilopoda	4,5	1,2	5,8	7,7	1,9
Diptera zoo.	8,8	7,3	16,2	18,0	1,8
Summe	195,1	105,7	299,1	1053,1	754,3

Tab. 45: Energiebilanzen der Bodentiere ($kJ/m^2 \cdot a$) des Fichtenwaldes im Segeberger Forst (Erklärung siehe Tab. 39).

Fichtenwald	R	P	A	C	FU
Collembola	17,8	25,0	43,0	124,0	80,0
Oribatida	48,8	12,2	61,0	135,5	74,5
Enchytraeidae	10,0	15,0	25,0	83,3	58,3
Lumbricidae	10,0	1,2	11,2	86,6	75,4
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diptera detr.	6,9	2,7	9,6	87,3	77,7
Gastropoda	0,7	0,4	1,1	1,6	0,5
Dermaptera	1,0	0,4	1,4	1,6	0,2
Elateridae	24,5	9,8	34,4	229,1	194,7
Gamasina	15,2	52,0	68,0	101,0	33,0
Staphylinidae	12,5	10,5	23,0	32,8	9,8
Carabidae	5,9	3,8	9,7	13,9	4,2
Cantharidae	3,0	1,3	4,2	6,4	2,2
Araneida	5,5	2,3	7,8	7,8	0,0
Opilionida	0,3	0,1	0,4	0,4	0,0
Chilopoda	7,5	2,6	10,1	14,4	4,3
Diptera zoo.	6,3	5,2	11,5	12,8	1,3
Summe	175,9	144,5	321,4	938,5	616,1

Die Konsumtionsleistung der Bodentiere ist eng mit ihrer Produktion verbunden. In Wäldern mit niedriger Bodentierproduktion lassen sich entsprechend niedrige Konsumtionsleistungen abschätzen. Die Korrelation entspricht einer Geraden C=10,1•P - 251 (r=0,88, s(y)=551, P=Produktion und C=Konsumtion), obwohl die Faunenelemente zwischen den verschiedenen Wäldern große Unterschiede zeigen. Die Lebensbedingungen für Bodentiere verschlechtern sich vom Erlenwald bis zum sandigen Eichenwald zwar insgesamt, die von der vorhandenen Menge erbrachte Konsumtionsleistung bleibt aber proportional gleich. Dies deutet daraufhin, daß verschiedene Faunengruppen sich gegenseitig in ihrer energetischen Leistung ersetzen können, wenn eine Tiergruppe, wie z.B. die Isopoda oder die Diplopoda, ausfällt. Die Konsumtionsleistung liegt in allen Wäldern ungefähr beim 8 bis 9fachen der jeweiligen Tierproduktion. Sie kann etwas höher liegen (bis zum 12fachen), wenn der Anteil an Ispoda, Diplopoda und Lumbricidae besonders hoch ist, wie in dem Erlenbruch bei Bornhöved.

Zur Beurteilung der Abbauleistung der Bodentiere muß die Nahrungsbiologie der verschiedenen Tierarten oder -gruppen berücksichtigt werden. Die Nahrungsbiologie der einzelnen Tiergruppen ist jedoch außerordentlich komplex, da sich die meisten Bodentiere je nach Angebot von sehr verschiedenen Bestandteilen ernähren. Für eine Abschätzung des Einflusses auf den Energietransfer am Boden kann jedoch eine mehr oder weniger grobe Einteilung in die drei trophischen Stufen Detritophage, Pantophage und Zoophage erste Anhaltspunkte ergeben (Abb. 41). Die ebenfalls im Boden vorkommenden Phytophagen haben nur einen sehr geringen Anteil am Energietransfer von ca. 1 % an der Gesamttierproduktion (IRMLER & RITTER 1991). Von den Tiergruppen, die in die Berechnung des Energiehaushaltes eingehen, wurden die Gruppen der Lumbricidae, Collembola, Isopoda, Diplopoda, Oribatida und detritophage Diptera zu den Detritophagen, die Gastropoda, Dermaptera und die Elateridae zu den Pantophagen gezählt. Die restlichen Gruppen Staphylinidae, Carabidae, Cantharidae, Araneida, Opilionida, Chilopoda, Gamasina und räuberische Dipteralarven wurden den Zoophagen zugerechnet. Unter den Detritophagen verbergen sich auch solche Tierarten, die sich als Mycetophage von Pilzen oder als Mikrophage von Pollen, Algen, Bakterien, Protozoa usw. ernähren. Mit den in die Energiebilanzierung eingehenden Tiergruppen ist der größte Teil der als Meso- und Makrofauna einzugliedernden Tiere berücksichtigt. Die große Bedeutung der Mikrofauna geht aus den in den Bornhöveder Wäldern gemessenen Werten hervor. Hier liegt in einigen Wäldern die Produktion nur der Schalenamöben (Testacea) weit über der für die gesamten übrigen Tiere (IRMLER & RITTER 1991). Da jedoch ähnliche Daten für die drei weiteren Wälder bei Siggen und im Segeberger Forst nicht vorliegen, kann nur für die Meso- und Makrofauna eine vergleichende Dateninterpretation erfolgen.

Die Aufteilung der tierischen Produktion nach drei trophischen Stufen ergibt sich aus Abb. 41. Die Produktion der Zoophagen liegt zwischen 40 kJ/m²•a und 50 kJ/m²•a und ist mit 20 % bis 40 % an der Gesamtproduktion beteiligt. Weigmann et al. (1989) geben für Berliner Wälder ähnlich hohe Anteile an der Biomasse zwischen 20 % und 30 % an. Besonders geringe Anteile der Zoophagen sind in den Erlenwäldern mit Mullhumus zu finden. Damit übereinstimmend sind Untersuchungen aus einem Kalkbuchenwald auf Mullhumus bei Göttingen, wo ähnlich niedrige Anteile mit nur ca. 15 % der Produktion durch zoophage Bodentiere gefunden wurden. In den untersuchten Erlenwäldern werden ca. 60 % der tierischen Produktion am Boden durch Zoophage konsumiert. Es muß allerdings beachtet werden, daß der Anteil der Makrofauna in diesen Wäldern besonders hoch ist und wichtige Predatoren der Makrofauna unter der Megafauna (Mäuse, Vögel) zu finden sind, die in dieser Aufstellung nicht berücksichtigt wurden. In den übrigen Wäldern liegt die Konsumtion der Zoophagen zum Teil über der Produktion der Bodentiere, so daß mit einer zusätzlichen Nahrungszufuhr durch die in der Bodenvegetation und der

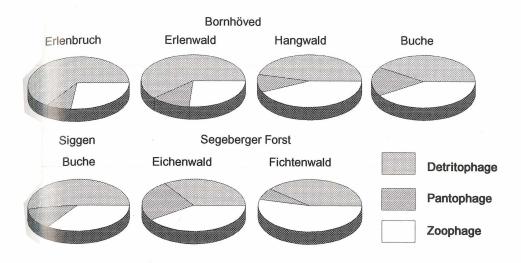


Abb. 41: Anteil der trophischen Gruppen: Detritophage, Pantophage und Zoophage an der Gesamtproduktion der 7 verschiedenen untersuchten Wälder.

Baumschicht lebenden Phytophagen zurechnen ist. Die engen Nahrungsbeziehungen der Prädatoren an der Bodenoberfläche zu den Bodentieren und den Tieren der Strauch- und Baumschicht wurden bereits im Buchenwald des Solling eingehend untersucht (Weidemann 1977). Insbesondere in den Geestwäldern liegt der Anteil der durch Räuber konsumierten Nahrung bei 120 % bis 130 % der gesamten Bodentierproduktion. Dies läßt auf ein im Verhältnis zur Gesamtproduktion sehr enges Nahrungsnetz schließen. Die Konsumtion der Detritophagen, Mikrophagen und Panthophagen in der Meso- und Makrofauna liegt zwischen 750 kJ/m²•a und 3100 kJ/m²•a, wobei die niedrigen Werte in den Wäldern der Geest zu finden sind (Tab. 46). Vergleicht man die Konsumleistung dieser Gruppe mit der durch den Laubfall eingebrachten Energiemenge (die Massenwerte für die einzelnen Wälder wurde mit den durch RUNGE (1986) angegebenen 21 kJ/g für Buchenlaub multipliziert; Streudaten für Siggen und Segeberger Forst sind der Tabelle 60 zu entnehmen, diejenigen der Bornhöveder Wälder BLUME et al. (1992)) so lassen sich deutlich verschiedene Waldtypen unterscheiden. In den Erlenwäldern mit Feuchtmull und dem Buchenwald bei Siggen mit mullartigem Moder werden über 30 %, im Hangwald und Buchenwald bei Bornhöved mit typischem Moderhumus und in den beiden Wäldern der Geest mit Rohhumusböden ca. 13 % konsumiert.

Die Energiemenge, die durch die Meso- und Makrofauna veratmet wird, ist gemessen an der durch den Laubfall eingebrachten Menge sehr gering (Tab. 46). Sie erreicht unter alleiniger Berücksichtigung der Meso- und Makrofauna nur ca. 1,6% bis 2,4% in den Wäldern mit Rohhumus oder typischem Moderhumus und 3 % bis 4 % in den Wäldern mit mullartigem Moder oder Feuchtmull. Für die Bornhöveder Wälder kann mit den Testacea noch ein Teil der Mikrofauna berücksichtigt werden. Die gesamte Respirationsleistung gemessen am Laubfall erreicht dann ca. 10 % in den beiden Wäldern mit typischem Moderhumus bzw. 5 % bis 6 % in den Erlenwäldern.

Tab. 46: Vergleich der energetischen Bilanzierungen (kJ/m²•a) der Bodenfauna in den verschiedenen Wälder Schleswig-Holsteins und anderer mitteleuropäischer Wälder (Daten zur Bodenfauna nach Franke 1989, Dielmann 1989, Mittmann 1989a, Woas et al. 1989, Schaefer 1989, Grimm & Funke 1986, Daten zur Streumenge aus Franke & Beck 1989, Prasad Sah 1990, Heller & Göttsche 1986) R ges.: gesamte Respiration der Meso- und Makrofauna, C sap.: Konsumtion der Saprophagen, % R ges, % C ges: Anteil der Respiration bzw. Konsumtion am Streueintrag, % C Laub: Anteil der Konsumtion am Laubstreueintrag).

	Streu ges.	Laub streu	R ges.	C sap.	% R ges	% C ges	% C Laub
Erlenbruch	15572	9810	502,7	3086,3	3,2	19,8	31,5
Erlenwald	15572	9343	584.6	3155,5	3,8	20,3	33,8
Hangwald	13792	9655	220,4	1257,4	1,6	9,1	13,0
Buche Bornhöved	12458	7475	210,3	974,6	1,7	7,8	13,0
Buche Siggen	6741	3948	296,4	1551,9	4,2	23,0	39,3
Eiche	9576	7182	189,7	925,7	1,9	9,6	12,8
Fichte	7434	5859	175,6	749,5	2,4	10,1	12,8
Buche Göttingen	8133	5513	421,0	9786,0	5,2	120,3	177,5
Buche Solling	12570	6260	854,0	3665,0	6,8	29,2	58,5
Buche Schwarzwald	10900	8175	245,0	1271,0	2,2	11,7	15,5

Die in schleswig-holsteinischen Wäldern ermittelten Werte lassen sich mit den beiden Wäldern bei Göttingen (SCHAEFER 1989) und dem am Schwarzwald vergleichen. Um einen realistischen Vergleich zu erreichen, wurden nur die auch in der vorliegenden Untersuchung aufgeführten Tiergruppen einbezogen (Tab. 46). Die für die Respiration ermittelten Werte liegen, mit Ausnahme der aus dem Buchenwald des Solling stammenden Daten, in vergleichbaren Größenordungen zwischen ca. 240 und 420 kJ/m²•a. Den Anteil der gesamten Fauna an der Veratmung des Streueintrages wird im Buchenwald des Solling auf 12.5 % (GRIMM & FUNKE 1986), der des Schwarzwaldes zwischen 7 % und 14 % (BECK 1989) geschätzt. Da unter Einbeziehung der Mikrofauna im Bornhöveder Bereich ähnlich hohe Werte erzielt werden, kann auch für schleswig-holsteinische Wälder von einer vergleichbaren Leistung der Bodentiere wie in anderen mitteleuropäischen Wäldern ausgegangen werden. Möglicherweise liegen nur in den nährstoffarmen, trockenen Wäldern der Geest niedrigere Leistungen der Bodenfauna vor, doch kann dies Problem erst gelöst werden, wenn auch in diesen Wäldern die Leistung der Mikrofauna untersucht sein wird. Interessant ist der Vergleich der Respirations- mit den Konsumtionswerten. Während erstere nur zwischen 1 % - 7 % des Streueintrages schwanken, liegen letztere über eine wesentlich größere Spanne verteilt zwischen 7 % und 90 %. Diese Werte hängen stark mit der Zusammensetzung der Bodenfauna zusammen. Da einige Tiergruppen wie die Lumbricidae und die Diplopoda nur sehr geringe Ausnutzungseffizienzen besitzen, liegen dort, wo diese Tiergruppen vorherrschen, hohe Konsumtionsraten bei relativ geringen Respirationswerten vor. Dies ist vor allem in dem Buchenwald des Göttinger Waldes der Fall (SCHAEFER 1989), aber auch in den beiden Erlenwäldern des Bornhöveder Gebietes.

Der Kohlenstoffhaushalt ist eng mit dem Energiehaushalt verbunden, da die Bilanzierung der Kohlenstoffumsätze nach derselben Formel C=P+R+FU wie die der Energieumsätze erfolgt. Nach PETRUSEWICZ & MACFADYEN (1970) ist der Energiegehalt der

Tiere vom kalorischen Wert der Kohlenstoffverbindungen in den Tieren abhängig. Schaefer (1989) gibt für Bodentiere eine Umrechnung von 1 gC = 34 kJ an.

Die C-Mengen in der Bodenfauna der untersuchten Wälder lassen sich aufgrund der gemessenen Biomassen (Tab. 38) und C-Gehalte (Tab. 8) der Tiere sowie der entsprechenden ökologischen Effizienzen errechnen (Tab. 47). Dabei bestätigt sich der von Schaefer (1989) angegebene Umrechnungswert zwischen C-Gehalt und Energiewert. Er schwankt zwischen ca. 29 kJ/gC und 33 kJ/gC für die einzelnen Wälder.

Tab. 47: C-Mengen und -Umsätze (gC/ $m^2 \bullet a$) in den 7 untersuchten Wäldern Schleswig-Holsteins (B=Biomasse, P=Produktion, C=Konsumtion).

Standort	В	P	С
Buche Bornhöved	0,9	2,6	34,7
Hang Bornhöved	1,0	2,8	34,6
Erlenwald Bornhöved	1,5	3,7	52,5
Erlenbruch Bornhöved	1,6	3,1	60,5
Buche Siggen	1,4	4,2	49,1
Eiche Segeberg	0,5	1,5	18,2
Fichte Segeberg	0,6	1,9	28,9

Entsprechend der engen Verbindung zwischen Energie- und Kohlenstoffhaushalt ergeben sich für den Kohlenstoff keine bemerkenswerten Unterschiede zu den bereits für den Energiehaushalt interpretierten Daten. Die Kohlenstoffproduktion der Bodentiere beträgt nur ca. 1 % bis 2 % der durch den Streufall eingetragenen C-Mengen. Die C-Umsätze durch die Nahrungsaufnahme der Bodentiere sind entsprechend größer und belaufen sich zwischen ca. 10 % und 25 % der jährlich eingetragenen Streumengen.

6.3 Stickstoff- und Mineralstoffhaushalt der Bodenfauna

Anders als bei der Energie- und Kohlenstoffbilanz entfällt für die Stickstoff- und Mineralstoffbilanz der Wert der Respiration, so daß die Bilanzgleichung C=P+FU lautet. Die Biomassen der verschiedenen Tiergruppen wurden mit den entsprechenden Elementkonzentrationen multipliziert (siehe Kapitel 4.2.2.) und zur Errechnung der Produktion die bekannten P/B Verhältnisse verwandt. Die Abschätzung der Konsumtion ist relativ schwierig, weil für die einzelnen Elemente keine speziellen Ausnutzungsraten vorliegen. Inwieweit die Ausnutzungsraten, die aufgrund der Energiebilanzen bestimmt wurden, auch für Stickstoff- und Mineralstoffbilanzierung übernommen werden können, hängt wesentlich von den Konzentrationsgefällen zwischen Nahrung und Faeces ab. Für einige Tiere konnten in diesem Zusammenhang die N-Gehalte der Faeces bestimmt werden. Für die beiden saprophagen Arten Philoscia muscorum und Adela reaumurella beträgt der N-Gehalt der Faeces 1,4 % bzw. 1,8 % im Vergleich zu 0,8 % in der verzehrten Laubstreu. Für Ca wurden für beide Arten 1,6 % in den Faeces bei 0,5 % in der Laubstreu und für Mg 0,1

% in den Faeces bei 0,06 % in der Laubstreu gemessen. Für den Waldohrwurm wurde bei zoophager Lebensweise ein N-Gehalt von 9,5 % in der Nahrung und 12,9 % in den Faeces gefunden. Es zeigt sich, daß bei den untersuchten Arten in den Faeces ein geringer Konzentrationsanstieg der untersuchten Elemente im Vergleich zur Nahrung existiert. Da aber die Konzentrationsunterschiede zwischen Nahrung und Faeces relativ gering waren und keine speziellen ökologischen Effizienzen für N und die Mineralstoffe vorliegen, wurden die Ausnutzungsraten der Energiebilanzierung übernommen, um so wenigsten Näherungswerte über die Umsetzungen dieser Stoffe durch die Bodenfauna zu erhalten.

Eine Plausibilitätskontrolle der erhaltenen N- und Mineralstoffbilanzen wurden im Vergleich zu der Energiebilanzierung durchgeführt. Hierbei wurde für die saprophagen Tiere auf die konsumierte Streumenge zurückgerechnet, indem ein Energiewert von 21 kJ/g Streumasse angenommen wurde (RUNGE 1986). Für diesen Wert wurde die Menge des Elementes mit Hilfe der für den jeweiligen Standort bekannten Konzentration in der Streu berechnet. Für einige Gruppen wie Lumbricidae, Diplopoda und saprophage Diptera ergaben sich plausible Bilanzen. So wurden für Diplopoda im Erlenwald 202 kJ/m²•a an konsumierter Streumenge festgestellt (Tab. 41). Bei 21 kJ/g Streumasse und einer N-Konzentration von 1,72 % ergibt sich eine konsumierte N-Menge von 165 mg N/m²•a. Für die Produktion werden 25,5 mg N/m²•a benötigt (Tab. 50). Bei einem A/C-Quotienten von 10% könnte die durch die Streu konsumierte N-Menge daher für die Produktion ausreichen. Für viele als mycetophag oder panthophag bekannten Gruppen der Oribatida, Dermaptera, Elateridae, Isopoda und Gastropoda muß der N-Gehalt der Nahrung höher liegen als in der Laubstreu, teilweise bis zum 4fachen der in der Streu gefundenen Konzentrationen, um die benötigten N-Mengen für die Produktion zu gewinnen. So wurden z.B. für die Gastropoda im Erlenwald 135 kJ/m²•a an Konsumtion errechnet (Tab. 41). Bei reiner Streunahrung mit 21 kJ/g Streu und 1,72 % N ergibt sich eine Konsumtion von 110 mg N/m²•a. Für die Produktion werden aber bereits 95,7 mg N/m²•a·benötigt (Tab. 50). Bei einem A/C-Quotienten von 70% müßte die Nahrung aber mindestens eine N-Gehalt von 2,1 % aufweisen um auf ausgeglichene Bilanzen zu kommen. Im Buchenwald mit einem N-Gehalt von 1,02 % in der Streu wird die geringe N-Zufuhr durch die Streunahrung noch deutlicher. Die Collembolen könnten bei reiner Streunahrung nur 49 mg N/m²•a aufnehmen, benötigen aber aber für die Produktion eine N-Menge von 44 mg N/m²•a (Tab. 48). Bei einem A/C-Quotienten von 35 % muß die Nahrung daher mindestens einen N-Gehalt von 2,6 % erreichen um eine ausgeglichene Bilanz zu erhalten. Bei den Gastropoda trifft dies auch für die durch die Streunahrung aufgenommene Ca-Menge zu, die bei der notwendige Biomasseproduktion und der gegenüber der Nahrung erhöhten Abgabe durch die Faeces nur bei ungefähr der doppelten Konzentration der Streugehalte erreicht wird.

Die starken Differenzen zwischen der N-Aufnahme durch die Streunahrung und die für die Produktion benötigten Mengen ergeben sich aus den großen Unterschieden zwischen den Konzentrationen der Streu mit 1 - 2 % und der Tiere mit ca. 10 %. Die N-Bilanzierung ist bei N-armer Streu nur bei den saprophagen Tiergruppen mehr oder weniger positiv, bei denen die Assimilationseffizienz (A/C) unter 15 % liegt. Bei höherer Assimilationseffizienz kann die benötigte N-Menge nur dadurch erreicht werden, daß außer der Streu noch andere Nahrung aufgenommen wird. Von vielen davon betroffenen Tiergruppen ist bekannt, daß sich alle oder einzelne Arten zusätzlich von Pilzen, Mikroorganismen, Algen oder auch von tierischen Leichen usw. ernähren. Die tatsächliche Konsumtionsleistung der Tiere auf die Streu wird daher sicher überschätzt. Für die Zoophagen des Bodens ergeben sich diese Ernährungsprobleme nicht, da es kein Konzentrationsgefälle zwischen der eigenen Biomasseproduktion und der durch die Konsumtion aufgenommenen Elemente gibt.

Tab. 48: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Buchenwaldes bei Bornhöved für die Biomasse (B, mg/m²), Produktion (P, mg/m²•a) und Konsumtion (C, mg/m²•a).

		N			Ca			Mg	1
	В	P	С	В .	P	С	В	P	C
Collembola	9,9	44,6	127,4	0,5	2,4	6,5	0,1	0,3	1,0
Oribatida	13,0	32,5	72,2	1,0	2,1	5,8	0,1	0,3	0,7
Enchytraeidae	36,5	91,2	303,9	2,5	6,2	20,6	0,3	0,8	2,6
Lumbricidae	33,9	17,0	130,5	3,8	1,9	14,8	0,3	0,2	1,2
Isopoda	0,3	0,6	1,8	0,3	0,6	1,7	0,0	0,0	0,1
Diplopoda	0,0	0,1	1,2	0,0	0,1	1,4	0,0	0,0	0,1
Diptera det.	20,7	74,4	496,3	1,5	5,5	37,0	0,2	0,8	5,3
Gastropoda	13,8	38,3	54,7	3,7	10,8	15,5	0,4	1,3	1,8
Dermaptera	12,8	46,2	52,5	0,5	1,4	1,6	0,1	0,4	0,4
Elateridae	15,0	75,0	500,0	0,6	3,0	20,0	0,2	0,8	5,0
Gamasina	7,6	26,5	35,3	0,5	1,7	2,3	0,1	0,2	0,3
Staphylinidae	8,9	25,4	37,0	0,4	1,9	2,7	0,1	0,5	0,7
Carabidae	6,5	13,0	19,7	0,3	0,6	0,8	0,1	0,1	0,2
Cantharidae	1,4	4,1	6,1	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,1
Araneida	5,1	19,2	19,2	0,4	1,3	1,3	0,1	0,4	0,4
Opilionida	0,9	4,6	4,6	0,1	0,3	0,3	0,0	0,1	0,1
Chilopoda	2,0	4,5	6,0	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,1
Diptera zoo.	5,2	15,5	23,8	0,3	0,9	1,4	0,1	0,2	0,2
Summe mg/m ²	182,9	488,4	1764,2	16,1	39,4	127,9	2,1	6,0	19,2

Tab. 49: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Hangwaldes bei Bornhöved für die Biomasse (B, mg/m^2), Produktion (P, $mg/m^2 \bullet a$) und Konsumtion (C, $mg/m^2 \bullet a$).

	N				Ca			Mg	1
	В	P	C	В	P	С	В	P	С
Collembola	14,3	70,1	200,2	0,8	3,8	10,8	0,1	0,5	1,5
Oribatida	27,0	67,5	150,0	2,2	5,4	12,0	0,3	0,7	1,5
Enchytraeidae	19,0	47,5	158,0	1,3	3,2	10,7	0,2	0,4	1,3
Lumbricidae	17,0	8,5	65,2	1,9	1,0	7,4	0,2	0,1	0,6
Isopoda	4,6	8,7	26,3	4,4	8,4	25,6	0,2	0,3	1,0
Diplopoda	12,8	48,7	486,8	15,5	59,1	590,5	0,6	2,4	23,9
Diptera det	29,8	107,3	715,2	2,2	8,0	53,3	0,3	1,1	7,6
Gastropoda	4,4	41,8	59,7	8,4	24,9	34,8	0,5	1,4	2,0
Dermaptera	1,4	5,0	5 <i>,</i> 7	0,1	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0
Elateridae	7,0	35,0	233,3	0,3	1,4	9,3	0,1	0,4	2,3
Gamasina	11,2	39,3	52,4	0,7	2,5	3,4	0,1	0,4	0,5
Staphylinidae	7,5	21,8	31,2	0,3	1,6	2,2	0,1	0,4	0,6
Carabidae	0,2	0,4	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cantharidae	1,2	3,5	5,3	0,1	0,2	0,4	0,0	0,0	0,1
Araneida	3,0	11,5	11,5	0,2	0,8	0,8	0,1	0,2	0,2
Opilionida	2,3	11,5	11,5	0,1	0,7	0,7	0,0	0,2	0,2
Chilopoda	6,5	14,4	13,1	0,4	0,8	1,1	0,1	0,1	0,2
Diptera zoo.	11,9	35,8	55,1	0,7	2,1	3,2	0,1	0,3	0,5
Summe mg/m ²	176,8	508,1	2087,2	38,9	119,8	755,6	2,8	8,5	42,7

Tab. 50: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Erlenwaldes bei Bornhöved für die Biomasse (B, mg/m^2), Produktion (P, $mg/m^2 \bullet a$) und Konsumtion (C, $mg/m^2 \bullet a$).

	N				Ca		Mg			
	В	P	С	В	P	С	В	P	С	
Collembola	16,9	82,8	236,6	0,9	4,5	12 <i>,</i> 7	0,1	0,6	1,8	
Oribatida	42,0	105,0	233,3	3,4	8,4	18,7	0,4	1,1	2,3	
Enchytraeidae	10,9	27,1	90,5	0,7	3,6	12,0	0,1	0,5	1,5	
Lumbricidae	71,0	35,5	273,2	8,0	4,0	30,9	0,7	0,3	2,6	
Isopoda	8,4	15,9	48,1	8,1	15,5	46,9	0,3	0,6	1,9	
Diplopoda	6,7	25,5	255,0	8,1	30,9	309,3	0,3	1,3	12,5	
Diptera det.	56,4	203,0	1353,6	4,2	15,1	100,8	0,6	2,2	14,4	
Gastropoda	33,0	95 <i>,</i> 7	136,7	23,7	68,6	98,0	1,1	3,2	4,6	
Dermaptera	4,5	16,2	18,4	0,2	0,5	0,6	0,0	0,1	0,1	
Elateridae	11,5	<i>57,</i> 5	383,3	0,5	2,3	15,3	0,1	0,6	3,8	
Gamasina	14,0	41,1	65,5	0,9	3,2	4,2	0,1	0,5	0,6	
Staphylinidae	9,4	27,3	38,9	0,4	2,0	2,8	0,1	0,5	0,7	
Carabidae	1,7	3,3	5,1	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,1	
Cantharidae	1,1	3,2	4,9	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,1	
Araneida	2,3	8,8	8,8	0,2	0,6	0,6	0,0	0,2	0,2	
Opilionida	2,6	13,2	13,2	0,2	0,8	8,0	0,0	0,2	0,2	
Chilopoda	2,0	4,5	6,0	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,1	
Diptera zoo.	18,0	54,1	83,2	1,1	3,2	4,8	0,1	0,5	0,8	
Summe mg/m ²	295,6	745,1	3017,8	59,8	159,3	646,7	4,2	11,8	46,6	

Tab. 51: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Erlenbruchs bei Bornhöved für die Biomasse (B, mg/m^2), Produktion (P, $mg/m^2 \bullet a$) und Konsumtion (C, $mg/m^2 \bullet a$).

	l	N			Ca			Mg	
	В	P	C	В	P	C	В	P	С
Collembola	11,7	57,3	163,8	0,6	3,6	10,3	0,1	0,5	1,5
Oribatida	24,0	60,0	133,3	1,9	4,8	10,7	0,2	0,6	1,3
Enchytraeidae	8,4	20,9	69,8	0,6	1,4	4,7	0,1	0,2	0,6
Lumbricidae	115,5	57,8	444,4	13,1	6,5	50,3	1,1	0,5	4,2
Isopoda	10,6	20,2	61,3	10,4	19,7	59,6	0,4	0,8	2,4
Diplopoda	9,2	34,8	347,7	11,1	42,2	421,8	0,5	1,7	17,1
Diptera det.	105,3	379,0	2526,7	7,8	28,2	188,2	1,1	4,0	26,9
Gastropoda	18,0	52,2	74,6	12,9	37,4	53,4	0,6	1,7	2,5
Dermaptera	2,1	7,7	8,8	0,1	0,2	0,3	0,0	0,1	0,1
Elateridae	2,0	10,0	66,7	0,1	0,4	2,7	0,0	0,1	0,7
Gamasina	11,9	41,6	55,4	0,8	2,7	3,6	0,1	0,4	0,5
Staphylinidae	7,5	21,8	31,2	0,3	1,6	2,2	0,1	0,4	0,6
Carabidae	2,1	4,3	6,5	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,1
Cantharidae	0,6	1,9	2,9	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0
Araneida	2,0	7,7	7,7	0,1	0,5	0,5	0,0	0,2	0,2
Opilionida	2,3	11,5	11,5	0,1	0,7	0,7	0,0	0,2	0,2
Chilopoda	2,0	4,5	6,0	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,1
Diptera zoo.	13,4	40,2	61,8	0,8	2,3	3,6	0,1	0,4	0,6
Summe mg/m²	337,0	776,0	3916,1	60,3	149,3	803,2	4,5	11,4	57,9

Tab. 52: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Buchenwaldes bei Siggen für die Biomasse (B, mg/m^2), Produktion (P, $mg/m^2 \cdot a$) und Konsumtion (C, $mg/m^2 \cdot a$).

		N			Ca			Mg	- 1
	В	P	C ·	В	P	С	В	P	С
Collembola	11,4	56,1	160,2	0,6	3,0	8,6	0,1	0,4	1,2
Oribatida	12,1	30,3	67,2	1,0	2,4	5,4	0,1	0,3	0,7
Enchytraeidae	90,6	226,6	755,2	6,1	15,4	51,2	0,8	1,9	6,4
Lumbricidae	30,7	15,4	118,2	3,5	1,7	13,4	0,3	0,1	1,1
Isopoda	6,0	11,4	34,6	5,8	11,1	33,7	0,2	0,5	1,4
Diplopoda	0,8	3,0	30,1	1,0	3,7	36,6	0,0	0,1	1,5
Diptera det.	16,7	60,2	401,6	1,2	4,5	29,9	0,2	0,6	4,3
Gastropoda	46,9	136,1	184,4	50,0	145,1	207,3	1,6	4,5	6,5
Dermaptera	12,7	45,8	52,1	0,5	1,4	1,6	0,1	0,4	0,4
Elateridae	20,3	101,5	676,7	0,8	4,1	27,1	0,2	1,0	6,8
Gamasina	12,1	42,3	56,4	0,8	2,7	3,7	0,1	0,4	0,5
Staphylinidae	18,5	47,7	68,2	0,7	3,4	4,9	0,2	0,9	1,2
Carabidae	10,0	19,9	30,2	0,4	0,9	1,3	0,1	0,2	0,3
Cantharidae	1,4	4,1	6,1	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,1
Araneida	3,2	12,3	12,3	0,2	0,9	0,9	0,1	0,2	0,2
Opilionida	2,4	12,1	12,1	0,1	0,7	0,7	0,0	0,2	0,2
Chilopoda	3,3	7,2	9,6	0,2	0,4	0,6	0,0	0,1	0,1
Diptera zoo.	11,4	34,3	52,8	0,7	2,0	3,1	0,1	0,3	0,5
Summe mg/m ²	297,1	810,1	2577,7	73,2	200,7	421,6	4,2	11,9	32,2

Tab. 53: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Eichenwaldes im Segeberger Forst für die Biomasse (B, mg/m^2), Produktion (P, $mg/m^2 \cdot a$) und Konsumtion (C, $mg/m^2 \cdot a$).

		N		j	Ca			Mg	
	В	P	С	В	P	С	В	P	С
Collembola	7,8	38,2	109,2	0,4	2,1	5,9	0,1	0,3	0,8
Oribatida	9,3	23,3	51,7	0,7	1,3	4,1	0,1	0,2	0,5
Enchytraeidae	13,5	33,6	112,1	0,9	2,3	7,6	0,1	0,3	1,0
Lumbricidae	9,0	4,5	34,7	1,0	0,5	3,9	0,1	0,0	0,3
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diptera det.	14,0	50,4	336,1	1,0	3,8	25,0	0,1	0,5	3,6
Gastropoda	5,9	17,1	24,4	1,7	4,8	6,9	0,2	0,6	0,8
Dermaptera	2,1	7,7	8,8	0,1	0,2	0,3	0,0	0,1	0,1
Elateridae	10,5	52,5	350,0	0,4	2,1	14,0	0,1	0,5	3,5
Gamasina	7,5	26,1	34,8	0,5	1,7	2,3	0,1	0,2	0,3
Staphylinidae	7,1	20,4	29,2	0,3	1,5	2,1	0,1	0,4	0,5
Carabidae	3,6	7,3	11,0	0,2	0,3	0,5	0,0	0,1	0,1
Cantharidae	0,9	2,7	4,1	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0
Araneida	2,7	10,4	10,4	0,2	0,7	0,7	0,1	0,2	0,2
Opilionida	0,3	1,7	1,7	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0
Chilopoda	1,8	4,0	5,4	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,1
Diptera zoo.	5,2	15,5	23,8	0,3	0,9	1,4	0,1	0,2	0,2
Summe mg/m ²	93,4	277,1	1038,0	7,5	21,2	69,5	1,1	3,4	11,3

Tab. 54: Mengen und Umsätze von Stickstoff (N), Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Fichtenwaldes im Segeberger Forst für die Biomasse (B, mg/m²), Produktion ($P_{\rm c}$ mg/m²•a) und Konsumtion ($P_{\rm c}$ mg/m²•a).

		N			Ca			Mg	1
	В	P	С	В	P	С	В	P	С
Collembola	6,1	29,9	85,5	0,3	1,6	4,6	0,0	0,2	0,7
Oribatida	22,8	57,0	126,7	1,8	4,6	10,1	0,2	0,6	1,3
Enchytraeidae	23,1	57,8	192,7	1,6	3,9	13,1	0,2	0,5	1,6
Lumbricidae	8,0	4,0	30,6	0,9	0,5	3,5	0,1	0,0	0,3
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diptera det.	14,2	51,1	340 <i>,</i> 7	1,1	3,8	25,4	0,2	0,5	3,6
Gastropoda	0,1	0,3	0,5	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0
Dermaptera	0,4	1,5	1,8	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
Elateridae	23,4	117,0	780,0	0,9	4,7	31,2	0,2	1,2	7,8
Gamasina	10,9	38,2	50,9	0,7	2,5	3,3	0,1	0,4	0,5
Staphylinidae	8,3	24,0	34,3	0,4	1,7	2,5	0,1	0,4	0,6
Carabidae	1,4	2,8	4,2	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0
Cantharidae	0,7	2,2	3,3	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0
Araneida	2,5	9,6	9,6	0,2	0,7	0,7	0,1	0,2	0,2
Opilionida	0,1	0,6	0,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Chilopoda	7,4	16,4	21,8	0,4	1,0	1,3	0,1	0,2	0,2
Diptera zoo.	2,2	6,5	10,0	0,1	0,4	0,6	0,0	0,1	0,1
Summe mg/m ²	125,6	388,9	1607,5	8,2	24,1	92,2	1,3	4,1	16,3

Die Auswirkung der Bodentiere auf die Stickstoffumsätze beim Streuabbau ist deutlich höher, als es die Kohlenstoff- und Energiebilanzen vermuten lassen (Tab. 48 bis 54). Dies wird durch die hohen N-Konzentrationen in den Tieren bewirkt. Während die Produktion (in C) der untersuchten Tiere nur wenige Prozent des Streueintrages ausmachen, liegt die Produktion (in N) der Tiere bei durchschnittlich über 10 % des N-Eintrages durch die Streu (Tab. 55). Auch der Einfluß auf die Dekomposition der Streu durch die saprophagen Tiere ist für N erheblich von den C-Umsätzen verschieden. Für die Kohlenstoffumsätze werden starke Unterschiede zwischen den einzelnen Wäldern festgestellt. Die N-Umsätze liegen dagegen relativ gleich hoch bei ca. 20 % bis 30 % des Streueintrages. Lediglich in dem Buchenwald bei Siggen, bei dem durch den Streuaustrag durch Auswehungen nur ein geringer Streuinput am Boden stattfindet, erreicht der Anteil der Bodenfauna an den N-Umsätzen über 60 %. Auch der Einfluß der Räuber auf die internen, in der Fauna ablaufenden N-Umsätze zeigt ein ausgeglicheneres Bild als bei den C-Umsätzen. Die Zoophagen nehmen zwischen 25 % und 45 % des insgesamt produzierten tierischen Stickstoffs auf. Die Stickstoffanreicherung in den Bodentieren ist also vornehmlich auf die saprophagen Bodentiere zurückzuführen, wobei die differenzierte Nahrungsaufnahme verschiedener Anteile von Streu, Mikroorganismen u.a. bedeutsam ist. Die Erhaltung der N-Mengen in den Bodentieren ist dagegen eine Aufgabe der Zoophagen, die durch interne Umsätze dafür Sorge tragen, daß auch an Standorten mit geringer Biomasseproduktion relativ hohe Mengen an N in der Bodenfauna zirkulieren können. Dadurch wird die Ausnutzung des Stickstoffs aus der Laubstreu für die Produktion der Bodenfauna, die in den nährstoffreichen Erlenwäldern und dem Buchenwald bei Siggen ca. das 5 bis 6 fache der Kohlenstoffausnutzung ausmacht, auf ca. das 8 bis 10 fache in den nährstoffärmeren Wäldern auf Braunerde und Podsol erhöht. Dies wird auch aus dem steigenden Anteil der Zoophagen auf den ärmeren Waldstandorten deutlich (Abb. 58).

Tab. 55: Vergleich von Stickstoffmengen im Streueintrag $(g/m^2 \bullet a)$, Produktion der Bodentiere $(P, g/m^2 \bullet a)$, Konsumtion der Bodentiere $(C, g/m^2 \bullet a)$ und Anteil der Saprophagen-(C% Streu) und Zoophagen-Konsumtion (C% Zoo) an den N-Umsätzen des Streuinputs bzw. innerhalb der Bodentiere.

	Streu	P ges.	C Sapr.	C Zoo.	C % Streu	C % Zoo.
Erlenbruch	11,75	0,78	3,89	0,19	33	24
Erlenwald	10,94	0,75	3,01	0,24	28	32
Hangwald	6,91	0,51	2,09	0,19	30	37
Buche Bornh.	6,29	0,49	1,69	0,20	27	41
Buche Sigg.	3,60	0,81	2,44	0,30	61	37
Eiche	5,11	0,28	1,02	0,13	19	46
Fichte	4,25	0,39	1,56	0,14	37	36

Die Ca- und Mg-Umsätze verhalten sich tendenziell ähnlich zueinander. In den kalkreichen Wäldern liegen relativ hohe Anteile der tierischen Produktion im Verhältnis zum Streueintrag vor, die 5% bis 8 % betragen. Dies ist auf den hohen Anteil kalkanreichernder Tierarten wie Gehäuseschnecken, Asseln und Tausenfüßer zurückzuführen. In den kalkarmen Geestwäldern sinkt dagegen dieser Anteil auf unter 1% (Tab. 55 und 56). Der Einfluß der Saprophagen durch Konsumtion an den Ca- und Mg-Umsätzen in der Streu beläuft sich in den nährstoffreichen Wäldern auf ca. 20 %, in den nährstoffarmen auf unter 10 %. Insgesamt unterscheiden sich die Bilanzen für diese beiden Elemente nicht wesentlich von dem Kohlenstoff- und Energiehaushalt. Der Einfluß der Bodentiere auf den Haushalt dieser beiden Elemente ist besonders in den nährstoffarmen Wäldern eher geringer einzuschätzen. Eine besondere Speicherfunktion der Bodenorganismen ist daher nicht zu bemerken. Auch für diese beiden Elemente ist ein zunehmender Umsatz durch Zoophage mit abnehmendem Nährstoffgehalt in den Wäldern zu beobachten.

Tab. 56: Vergleich von Mg-Mengen im Streueintrag ($g/m^2 \bullet a$), Produktion der Bodentiere ($P, g/m^2 \bullet a$), Konsumtion der Bodentiere ($P, g/m^2 \bullet a$) und Anteil der Saprophagen- ($P, g/m^2 \bullet a$) und Zoophagen-Konsumtion ($P, g/m^2 \bullet a$) and den Mg-Umsätzen des Streuinputs bzw. innerhalb der Bodentiere.

	Streu	P ges	C Sapr	C Zoo	C % Streu	C % Zoo
Erlenbruch	5,60	0,15	0,80	0,012	14	8
Erlenwald	5,16	0,16	0,64	0,015	12	9
Hangwald	2,66	0,12	0,75	0,012	28	10
Buche Bornh.	2,32	0,04	0,12	0,011	5	28
Buche Sigg.	2,35	0,20	0,41	0,017	17	9
Eiche	2,71	0,01	0,07	0,008	3	40
Fichte	2,34	0,02	0,09	0,009	4	45

Tab. 57: Vergleich von Ca-Mengen im Streueintrag (mg/m²•a), Produktion der Bodentiere (P, mg/m²•a), Konsumtion der Bodentiere (C, mg/m²•a) und Anteil der Saprophagen- (C% Streu) und Zoophagen- Konsumtion (C% Zoo) an den Ca-Umsätzen des Streuinputs bzw. innerhalb der Bodentiere

	Streu	P ges	C Sapr	C Zoo	C % Streu	C % Zoo
Erlenbruch	730	11	57	2	8	18
Erlenwald	720	12	45	3	6	25
Hangwald	360	9	42	2	12	24
Buche Bornh.	320	6	18	2	6	33
Buche Sigg.	310	12	30	4	10	34
Eiche	430	3	11	2	3	59
Fichte	210	4	15	2	7	50

6.4 Einfluß der Bodenfauna auf den Laubstreuabbau

Eine weitere Möglichkeit die Leistung der Bodentiere am Waldboden zu beurteilen, bietet die litterbag-Methode (Kapitel 4.4). Durch Verwendung dreier verschiedener Maschenweiten lassen sich die Einflüsse der Makrofauna, der Mesofauna und der Mikroorganismen abschätzen. Bei der groben Maschenweite (5 mm) sind alle Organismen beteiligt, bei 0,25 mm Maschenweite wird die Makrofauna und bei 0,02 mm Maschenweite auch die Mesofauna ausgeschlossen. Diese Untersuchung wurde in den 7 verschiedenen Wäldern durchgeführt. Ein Vergleich mit dem Fichtenwald kann jedoch nicht durchgeführt werden. Im Fichtenwald konnte nur mit grünen, getrockneten Nadeln gearbeitet werden, deren Abbaugeschwindigkeit schneller verläuft als bei Nadeln, die durch natürlichen Nadelwechsel abgefallenen sind. In den Laubwäldern wurde dagegen mit natürlich gefallener Laubstreu gearbeitet.

Die Versuche in den Laubwäldern lassen erhebliche Unterschiede im Abbauverhalten der drei verschiedenen Fraktionen erkennen (Abb. 42). Die größten Unterschiede zwischen den Abbauraten in den Netzbeuteln der verschiedenen Maschenweiten treten im Erlenbruch auf. Ebenso wie im Erlenwald ist hier zunächst nur ein geringer Unterschied zwischen dem mikrobiellen Anteil und dem durch die Makrofauna bedingten Anteil am Abbau festzustellen. Aber ab der Mitte des ersten Abbaujahres divergieren beide Prozesse. Während die Makrofauna während des Zersetzungsprozesses weiterhin für eine beschleunigte Abnahme der Laubstreu sorgt, beginnt der mikrobielle und der durch die Mesofauna hervorgerufene Anteil zu stagnieren, um im Erlenbruch und im Erlenwald während des 3. Jahres bei ca. 50 % der ursprünglichen Laubstreu zu verharren. Eine Abschätzung am Ende des ersten Untersuchungsjahres zur Zeit des erneuten Laubfalls ergibt für beide Wälder jeweils einen Abbauanteil von 35 % bis 37 % durch die Tätigkeit der Mikroorganismen. Hierbei sind allerdings noch Auswaschungsprozesse beteiligt, deren Größenordnung nicht abgeschätzt werden kann. In den folgenden Jahren werden nur noch 9 % bis 11 % im zweiten Jahr bzw. 5 % bis 8 % im letzten Jahr abgeschätzt. Die stärkste Tätigkeit der Mikroorganismen ist also im ersten Jahr zu beobachten. Der Anteil der Makrofauna ist gleichmäßiger über die Untersuchungsjahre verteilt, und er unterscheidet sich gewaltig zwischen den beiden Standorten. Im Erlenbruch erreicht der Gewichtsverlust, der durch die Makrofauna verursacht wird, im ersten Abbaujahr 30 %, in den beiden folgenden

Jahren 9 % bis 10 %. Damit sind Mikroorganismen und Makrofauna ungefähr zu gleichen Teilen an der Reduktion der Streumenge beteiligt. Im Erlenwald wurden im ersten Abbaujahr durch die Makrofauna 14 %, im zweiten 21 % und im dritten 11 % bestimmt. Die Mikroorganismen sind mit insgesamt ca. 54 % etwas stärker am Abbau beteiligt als die Makrofauna.

Auch in den drei mäßig feuchten bis mäßig trockenen Wäldern, den Buchenwäldern bei Siggen und Bornhöved und dem Hangwald, läßt sich noch ein meßbarer Unterschied zwischen dem Abbau in den Netzbeuteln mit grober Maschenweite und dem in den mittelund feinmaschigen Netzbeuteln erkennen. Ebenso wie in den Erlenwäldern verläuft in diesen Wäldern im ersten Halbjahr des Versuchs der Abbau ohne große Unterschiede zwischen den drei Netzbeuteltypen. Erst zu Beginn des zweiten Halbjahres beginnen sich die Prozesse in den verschiedenen Netzbeuteltypen deutlich zu unterscheiden. Die größten Unterschiede treten in dieser Phase im Buchenwald bei Siggen, die geringsten im Buchenwald bei Bornhöved auf. Im Gegensatz zu den beiden Erlenwäldern scheint der Abbauprozess in den feinmaschigen Netzbeuteln nicht zu stagnieren, sondern über den gesamten Versuchszeitraum kontinuierlich fortzuschreiten. Nur im Hangwald läßt sich eine leichte Stagnation beobachten, die aber an dieser Stelle auch auf Fremdstörungen zurück-

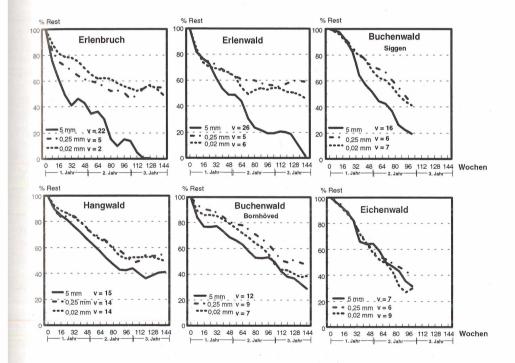


Abb. 42: Restmengen an Laubstreu in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweite in den 6 untersuchten Laubwäldern (die Werte wurden als gewichtete, gleitende Mittel errechnet, v = durchschnittliche Varianz in der Versuchsreihe, wobei die Varianz zu Beginn des Versuchs geringer war als am Ende).

geführt werden kann. Daher ist am Ende des Versuches im Buchenwald bei Bornhöved $\rm die$ Gewichtsabnahme der Laubstreu in den feinmaschigen Netzbeuteln größer als in den beiden Erlenwäldern.

In den Buchenwäldern ist der Abbau im ersten Jahr am größten und wird vornehmlich durch die Mikroorganismen vorgenommen. Der mikrobielle Anteil (inklusive der Auswaschung) beträgt jeweils im ersten Abbaujahr 32 % im Buchenwald bei Siggen, bzw 30 % im Hangwald und 24 % im Buchenwald bei Bornhöved. Nach zwei Jahren sind im Buchenwald bei Siggen, bei einer insgesamt 4jährigen Abbauzeit (95 % Rate), 60 % Gewichtsverlust durch die Mikroorganismen und 20 % durch die Makrofauna verursacht Bei Extrapolation auf eine dreijährige Abbauperiode, wie sie in den Bornhöveder Wäldern untersucht wurde, ergäben sich ca. 70 % durch Mikroorganismen und 25 % durch die Makrofauna. Im Hangwald wurden nach drei Abbaujahren, bei insgesamt 7 bis 8 jähriger Abbauzeit (95 % Rate), ca. 55 % und im Buchenwald bei Bornhöved ca. 60 % Anteil am Abbau durch die Mikroorgansimen bzw. 10 % durch die Makrofauna bestimmt. Während im Hangwald ähnlich wie in den beiden Erlenwäldern im ersten Jahr 30 % durch die Mikroorganismen und in den beiden folgenden Jahren stark abnehmend 10 % bzw. nur 3 % gefunden wurden, ist im Buchenwald bei Bornhöved der mikrobielle Anteil in den drei Untersuchungsjahre gleichmäßiger verteilt. Im ersten Jahr wurden 24 %, in den beiden folgenden Jahren jeweils 26 % bzw. 10 % gefunden. Dagegen schwankt der Anteil der Makrofauna zwischen 0 % und 10 % in den unterschiedlichen Jahren.

Die Tendenz der unterschiedlichen Abbauprozesse von den nassen bis feuchten Wäldern zu den trockeneren Wäldern wird noch durch die Ergebnisse der Netzbeutelversuche aus dem Eichenwald auf der Geest des Segeberger Forstes unterstrichen. Hier ist kein statistisch absicherbarer Unterschied mehr zwischen den einzelnen Netzbeuteltypen festzustellen. Die Abbauprozesse in den drei Netzbeuteltypen verlaufen mehr oder weniger parallel. Insbesondere die Abnahme der Laubstreu in den feinmaschigen Netzbeuteln geht schneller vor sich als in allen anderen Wäldern. Im ersten Jahr des Versuchs wurden 36 %, im zweiten 34 % Gewichtsverlust an der Laubstreu gemessen. Davon läßt sich der größte Teil mit 69 % auf die Mikroorganismen (inklusive der Auswaschung) zurückführen. Nur im ersten Untersuchungsjahr liegt möglicherweise ein geringer Einfluß der Makrofauna auf den Abbau vor, der aber eine Größenordnung von 1 % nicht überschreitet und damit statistisch nicht belegt werden kann. Bei einer Extrapolation des zweijährigen Versuchs auf eine dreijährige Abbauzeit könnten ca. 80 % des Gewichtsverlustes durch Mikroorganismen verursacht werden.

Die Abbauraten (k) der verschiedenen Netzbeuteltypen in den unterschiedlichen Wäldern lassen sich nach Olson (1963) errechnen (Abb. 43). In dem von Olson (1963) vorgestellten Modell folgt der Abbau einer e-Funktion, aus der sich die Abbaurate (k) unter den Bedingungen der Netzbeutel, in denen keine zusätzliche Streuproduktion berücksichtigt werden muß, nach der Formel:

$$x_t = x_0 e^{-kt}$$

errechnen läßt (x_i : Masse zur Zeit t, x_o : Masse zur Zeit t $_o$, k: Abbaurate). Die Halbswertszeit oder die Dauer, nach der 95 % der Streu abgebaut ist, läßt sich durch Einsetzen der In von 0,5 bzw. 0,95 bestimmen.

Die Abbaurate fällt von den Erlenwäldern zu dem trockenen Wald auf der Geest stark ab. Dadurch steigt die Zeit des 95 %igen Laubstreuabbaus von ca. 2,5 Jahre auf ca. 7 bis 8 Jahre an. Besonders große Unterschiede treten bereits im Bereich der feuchten Wälder auf, während zwischen den mittelfeuchten Wäldern bei Bornhöved und dem trockenen Eichenwald kaum noch statistisch absicherbare Differenzen zu erkennen sind. Im Eichen-

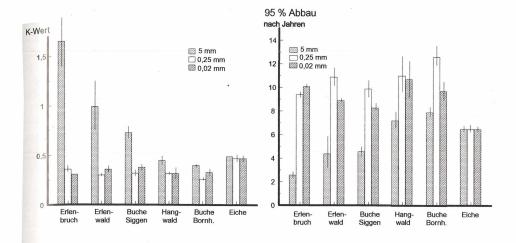


Abb. 43: Abbauraten (k, links) und Dauer (in Jahren) bis zum 95 % Abbau (rechts) für die Laubstreu in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweite in den 6 untersuchten Laubwäldern.

wald des Segeberger Forstes liegt sogar die Abbaurate wieder etwas höher als in dem Buchenwald bei Bornhöved. Zwischen den Netzbeuteln feiner und mittlerer Maschenweite läßt sich kein statistisch absicherbarer Unterschied messen. Während die Abbaurate in den Netzbeuteln feiner Maschenweite in fünf Wäldern relativ gleich hoch ist, liegt sie im Eichenwald deutlich darüber. Als Erklärung dafür kann eine starke mikrobielle Tätigkeit in dem Eichenwald angenommen werden, die die Abbauzeit der Streu gegenüber dem Buchenwald bei Bornhöved anscheinend von ca. 8 Jahre auf ca. 6,5 Jahre verringert.

Vergleicht man die Anteile der verschiedenen Bodenorganismen an der Streureduktion zwischen den untersuchten Wäldern, so zeigt sich ein Trend vom nassen Erlenbruch bis zum trockenen Eichenwald, der mit zunehmendem Einfluß der Mikroorganismen auf das Abbaugeschehen gedeutet werden kann. Der Anteil der Mikroorganismen an der Streureduktion steigt vom Erlenwald mit ca. 50 % auf fast 70 % im Eichenwald. Dagegen sinkt der Anteil, der durch die Makrofauna verursacht wird, von ca. 50 % im Erlenbruch auf ca. 1 % im Eichenwald. Dieser Verlust von fast 50 %, der durch die rückgehende Leistung der Fauna verursacht wird, kann in den trockeneren Wäldern durch die mit ca. 20 % bis maximal 30 % zunehmende Leistung der Mikroorganismen nicht ausgeglichen werden. Der Einfluß der Mesofauna ist in allen Wäldern als äußerst gering einzustufen. Er kann möglicherweise sogar durch die mycetophagen Arten unter diesen Tieren zu einer Abbauhemmung führen.

Die Abbaugeschwindigkeit der Laubstreu wird durch viele verschiedene Faktoren beeinflußt. Die stoffliche Zusammensetzung des Blattes spielt eine entscheidende Rolle. Hierbei ist das C/N-Verhältnis (BOSATTA & STAAF 1982) und vor allem der Ligninanteil von entscheidender Bedeutung (MEENTEMEYER 1978, ABER & MELILLO 1982). Demzufolge ist das Falldatum des Blattes für den Verlauf seiner Zersetzung wichtig, da früh im Jahr fallende Blätter niedrigere Ligningehalte besitzen als später fallende (EDWARDS & HEATH 1975). In diesem Zusammenhang sind auch die unterschiedlichen Abbauraten von Sonnen- und

Schattenblättern zu sehen (HERLITZIUS 1977). Weiterhin spielt das Verhältnis von Feuchtigkeit und Temperatur ein große Rolle. MEENTEMEYER (1978) konnte einen engen Zusammenhang zwischen aktueller Evaporation, Ligningehalt der Blätter und der Abbaurate nachweisen. Neben den Bodenorganismen und ihrer unterschiedlichen Zusammensetzung in den verschiedenen Wäldern (HERLITZIUS 1977, BECK 1989, PHILLIPSON 1989) können auch die Prozesse im Kronenraum die Abbaurate der Laubstreu beeinflussen (HERLITZIUS 1977), da dort produzierte Faeces der phytophagen Raupen und Larven die Abbauprozesse positiv beeinflussen.

Der unterschiedliche Einfluß der verschiedenen Bodenorganismen auf die Abbaurate läßt sich durch die Verwendung der verschiedenen Netzbeuteltypen differenzieren. Nach SEASTEDT (1984) kann der Anteil an der Abbaurate, der durch die Fauna (Kf) bewirkt wird, nach der Formel:

Kf=Kges-Km

errechet werden, wobei Kges die Abbaurate in Netzbeuteln grober Maschenweite und Km die Abbaurate in den feinmaschigen Netzbeuteln ist. Da sich in den feinmaschigen Netzbeuteln eine von der übrigen Streu abweichende Gemeinschaft von Bodenorganismen einstellt, ist die dort gemessene Abbaurate Km nicht identisch mit der realen mikrobiell bedingten Abbaurate des Standortes. Sie dürfte vielmehr die potentielle mikrobielle Abbaurate widerspiegeln.

Es stellt sich nun die Frage, durch welche Faktoren die verschiedenen Abbauraten hauptsächlich gesteuert werden. Die Abbauraten in den Netzbeuteln der untersuchten Standorte (Abb. 42 und 43) deuten darauf hin, daß die Bodenfeuchte einen bedeutenden Einfluß sowohl auf die Höhe der Gesamtabbaurate Kges als auch auf das Verhältnis von Kf zu Km besitzt. Die Temperatur scheint unter den vorliegenden Bedingungen die Abbaurate nur wenig zu beeinflussen, da sich einerseits keine deutliche jahreszeitliche Saisonalität bemerkbar macht und andererseits trotz gleicher Klimabedingungen bei Bornhöved erhebliche Unterschiede im Abbau erkennen lassen.

Eine Korrelation der Abbaurate zum Klima ist während eines Abbauversuchs nicht möglich, da sich neben den klimatischen Bedingungen auch die Substrateigenschaften der Laubstreu durch den Dekompositionsprozeß verändern. Daher wurde in den beiden Erlenwäldern bei Bornhöved 1990 ein weiterer Abbauversuch nur mit grobmaschigen Netzbeuteln durchgeführt, der dazu dienen sollte, Unterschiede im Abbauprozeß in unterschiedlichen Jahren zu bestimmen. (Abb. 44). Die beiden Versuchsjahre 1989 und 1990 zeichneten sich beide durch höhere Niederschläge als im langjährigen Mittel (757 mm) aus. Besonders das Jahr 1990 war mit 981 mm wesentlich feuchter als das Jahr 1989 mit 818 mm Niederschlag, während sich die Jahresmitteltemperaturen mit 9,5 °C bzw. 9,6 °C kaum unterschieden (Tab. 4).

Allerdings scheinen die verschiedenen Anteile am Abbau durch Mikroorganismen oder Fauna auch jährlichen Fluktuationen zu unterliegen, die möglicherweise mit dem Klima der unterschiedlichen Jahre zusammenhängen. So fällt auf, daß der Anteil am Laubstreuabbau, der durch die Makrofauna verursacht wird, im Buchenwald bei Bornhöved im Frühsommer des Jahres 1989 (1. Abbaujahr) zunächst relativ deutlich ist, aber im Laufe des Sommers bis zur Mitte des Jahres 1991 (3. Abbaujahr) stagniert (Abb. 42). Dieser Verlauf ist möglicherweise durch das trockene Jahr 1989 verursacht.

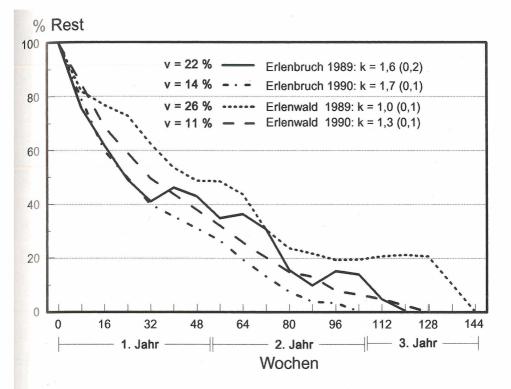


Abb. 44: Vergleich der Abbauprozesse in grobmaschigen Netzbeuteln im Erlenwald und Erlenbruch bei Bornhöved zwischen den Jahren 1989 und 1990 (v=durchschnittliche Varianz).

Die Abbauraten k weisen für das Fallaub des Jahres 1990 einen etwas höheren Wert auf als für das Jahr 1989. Die Unterschiede zwischen den Abbauraten der beiden Streujahrgänge sind allerdings gering im Vergleich zur standörtlichen Heterogenität und lassen sich statistisch nicht absichern. Insgesamt ist der Abbauprozeß des Streujahrganges 1990 gleichmäßiger, was bereits durch die geringere Varianz zwischen den einzelnen Netzbeuteln zu erkennen ist. Vergleicht man die Abbaumengen der einzelnen Jahre, so läßt sich die etwas höhere Abbaurate der Streujahrganges 1990 auf das 1. Abbaujahr zurückführen. Während vom Streujahrgang 1989 im Erlenbruch nur 60 % abgebaut wurden, waren es 1990 70 %. Im zweiten Abbaujahr sind kaum Unterschiede mit 35 % bzw. 30 % zu verzeichnen. Im Erlenwald ist die Differenz der abgebauten Menge im jeweils 1. Abbaujahr mit 50 % (89er Jahrgang) bzw. 65 % (90er Jahrgang) noch größer. Im 2. Abbaujahr war der Unterschied mit 30 % (89er Jahrgang) bzw. 25 % (90er Jahrgang) kaum ausgeprägt. Möglicherweise lassen sich die höheren Abbauraten des Streujahrganges 1990 auf die höheren Niederschlägen in diesem Jahr zurückführen. Dies liegt insofern nahe, weil die Ol-Schicht der Streu wesentlich mehr den Witterungsbedingungen ausgesetzt ist als die nach unten folgenden Streuhorizonte.

Für die Abbaurate Kf lassen sich in den schleswig-holsteinischen Wäldern der Wassergehalt des Bodens (in Gewichtsprozent) und der pH-Wert als entscheidende Faktoren herausstellen (Abb. 45). In den untersuchten Wäldern befinden sich der

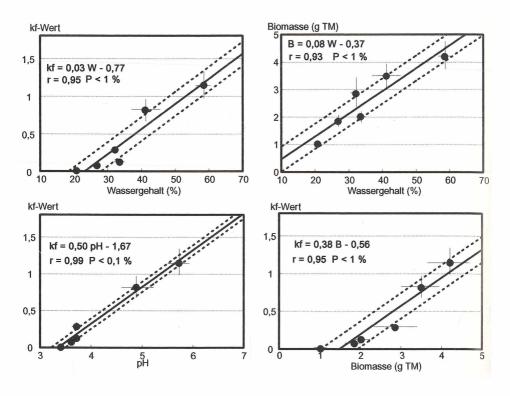


Abb. 45: Korrelationen zwischen dem Wassergehalt des Bodens (Gewichtsprozent), pH-Wert und Biomasse der Bodenfauna und dem Anteil der Bodenfauna an der Abbaurate (Kf).

Bodenwassergehalt und der pH-Wert in enger Abhängigkeit. Obwohl nur ein Teil der Bodenfauna direkt am Abbau der Laubstreu beteiligt ist, ergibt sich auch zwischen der gesamten Biomasse der Bodenfauna und der Abbaurate eine positive Korrelation. Die enge Beziehung zwischen Biomasse der Bodenfauna und den Abbauraten der Streu läßt vermuten, daß es kausale Beziehungen zwischen der Menge der Bodenfauna und der Intensität der Abbauprozesse in der Laubstreu gibt. Auch die in den vorangegangenen Kapiteln geschilderte Beziehung zwischen dem Wassergehalt des Bodens und dem Vorkommen von bestimmten, saprophagen Arten der Bodenfauna deutet auf diese Beziehung hin. Demzufolge läßt sich eine Korrelation zwischen dem Wassergehalt des Bodens (B=0,08 W - 0,37, Abb. 45) und dem pH-Wert (B=1,16 pH - 2,27, r=0,91, s(y)=0,53) einerseits und der Menge der Bodenfauna (B in gTM/qm) andererseits herausstellen. Die multiple Regression ergibt die Formel:

B=0,07 • Wassergehalt + 0,23 • pH - 0,79

(B=Biomasse der Bodenfauna in g TM). Diese Beziehung ist mit r=0.94 (s(y)=0.53) und einer Irrtumswahrscheinlichkeit P<5% schwach statistisch abgesichert.

Die Messung der C- und N-Umsätze beim Streuabbau konnten nur in den 4 Bornhöveder Wäldern durchgeführt werden. Der Kohlenstoffabbau verläuft ähnlich wie die Gewichtsabnahme. Allerdings geht an allen 4 untersuchten Standorten zusammen mit der C-Mengenabnahme eine mehr oder weniger schwache Konzentrationsverringerung einher, so daß die C-Freisetzung insgesamt etwas rascher verläuft als die Gewichtsabnahme (Abb. 46). Besonders deutlich ist die Konzentrationsverringerung in den Netzbeuteln grober Maschenweite der beiden Erlenwälder zu erkennen. Hier nimmt die C-Konzentration von ca. 47 % auf ca. 37 % in den Netzbeuteln grober Maschenweite ab, während sie in den Netzbeuteln mit mittlerer und feiner Maschenweite mehr oder weniger konstant bleibt. Im Hangwald und im Buchenwald sind keine Unterschiede zwischen den Netzbeuteln verschiedener Maschenweite meßbar. Insgesamt nimmt aber auch hier für alle Netzbeuteltypen gleichermaßen die C-Konzentration von ca. 48 % auf 38 % bis 40 % ab.

Die Unterschiede im C-Konzentrationsverlauf zwischen den verschiedenen Netzbeuteltypen in den beiden feuchten Erlenwäldern deuten auf einen starken Einfluß der Makrofauna auf die C-Dynamik im Streuabbau hin (Abb. 46). Dieser Einfluß ist so zu erklären, daß ohne die Makrofauna der in den Mikroorganismen gespeicherte C-Pool im kurzgeschlossenen Kreislauf innerhalb der Mikroorganismen zirkuliert. Durch den Verzehr durch die Makrofauna nehmen die Mikroorganismen vermehrt den C-Pool der Streu für die eigene Produktion in Anspruch. Dadurch werden im Erlenbruch im 1. Jahr der Untersuchung zwar nur 65 % des Streugewichtes umgesetzt, aber 75 % der C-Menge. Auch im Erlenwald trägt dieser Einfluß der Makrofauna zu ca. 10 % schnellerer C-Freisetzung bei als ohne Makrofauna. Dort liegt nach dem 1. Jahr eine Gewichtsabnahme von ca. 50 % vor, aber eine C-Abnahme von über 60 %. Während in den beiden Erlenwäldern die Makrofauna die Abnahme der C-Konzentration verursachen kann, könnte in dem Hangwald und dem Buchenwald die Mikrofauna dafür verantwortlich sein. Die hohen Biomasse- (Tab. 39 bis 42) und Produktionswerte (IRMLER & RITTER 1991) der Mikrofauna in diesen beiden Wäldern sprechen für den Einfluß dieser Tiergruppe auf den Streuabbau. Auch für diese beiden Wälder bewirkt die Fauna einen um ca. 10 % schnelleren C-Abbau als durch die Gewichtsabnahme zu erwarten wäre.

Die Analyse der Stickstofffreisetzung aus der Laubstreu ergibt sehr unterschiedliche Ergebnisse für die untersuchten Wälder (Abb. 47). Verfolgt man die Konzentrationsverläufe von N in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweite, so fällt der nahezu in allen Wäldern ansteigende N-Gehalt vom Beginn der Untersuchung an auf. Allerdings stellen sich zwei wichtige Ausnahmen heraus. Im Erlenbruch und im Erlenwald beginnt in den Netzbeuteln grober Maschenweite die N-Konzentration nach kurzer Zeit, im Erlenbruch nach ca. 1/4 Jahr, im Erlenwald nach ca. 3/4 Jahren, zu stagnieren. Für den Rest des Versuches schwankt er relativ konstant um einen Wert von 1,8 % im Erlenbruch und 2,4 % im Erlenwald, während sich in den Netzbeuteln feiner Maschenweite der Konzentrationsanstieg weiter bis zum Ende des Versuchs bis zu einer Konzentration von über 4 % N fortsetzt. Damit ist die Anfangskonzentration in den Blättern auf über das Doppelte gestiegen. Betrachtet man die in den Netzbeuteln verbliebenen N-Mengen, so zeigt sich deutlich, daß es in den grobmaschigen Netzbeuteln zu einer starken N-Freisetzung durch den Einfluß der Makrofauna kommt, während die N-Menge in den feinmaschigen Netzbeuteln relativ konstant um den Anfangswert schwankt. Diese Verläufe lassen sich dahingehend deuten, daß in die Netzbeutel feiner Maschenweite zu Beginn des Versuchs Mikroorganismen einwandern, die einen inkorporierten N-Pool mitbringen, der bei ständigem C-Abbau der Laubstreu innerhalb der Mikroorganismen zirkuliert. Durch die Tätigkeit der Bodenfauna wird dieser interne mikrobielle N-Kreislauf unterbrochen und die Mikroorganismen müssen einen Teil ihres N-Bedarfs aus der vorhandenen Laubstreu entnehmen. Bei einer Gewichtsabnahme der Laubstreu von 50 % durch die Makrofauna wird somit eine N-Freisetzung von 80 % bis 100 % im Versuchszeitraum $_{\rm erreicht}$. Damit bewirkt die Makrofauna zusätzlich zu einer möglichen N-Freisetzung durch den Eigenbedarf weitere 30 % bis 50 % durch eine Aktivierung der Mikroorganismen.

Anders stellen sich die Verhältnisse in den beiden übrigen Wäldern, dem Hangwald und dem Buchenwald dar. In diesen Wäldern können keine gravierenden Divergenzen zwischen den N-Konzentrationen der drei Netzbeuteltypen festgestellt werden. Während im Hangwald die N-Konzentrationen in den Netzbeuteln mittlerer und grober Maschenweite zunächst etwas unterhalb derjenigen in den feinen Maschenweiten liegen, steigen im Buchenwald die N-Konzentrationen in den groben Maschenweiten etwas stärker als in den Netzbeuteln mit feineren Maschenweiten. Obwohl dieser Anstieg nur gering ist und sich statistisch nicht absichern läßt, kann er durch das Einwandern von Fauna in die Netzbeutel nicht erkärt werden. Die Fauna könnte höchstens eine Erhöhung von 10 % der N-Konzentration der feinmaschigen Netzbeutel verursachen. Möglichweise trägt das Einwachsen von Feinwurzeln in die Netzbeutel grober Maschenweite zu dieser Konzentrationserhöhung bei. Bemerkenswert ist ferner die saisonale Schwankung der N-Konzentrationen. Gegen Ende jeden Jahres beginnt ein Konzentrationsanstieg, der sich insbesondere auch in der verbleibenden N-Restmenge in den Netzbeuteln bemerkbar macht. Diese Saisonalität kann durch die Jahresrhythmik der Bodenorganismen bewirkt werden, die insbesondere in dem durch sommerliche Trockenheit geprägten Buchenwald eine Rolle spielt (siehe Kapitel 6.1). Im Hangwald beeinflussen Makro- und Mesofauna den N-Abbau in unterschiedlichen Phasen. Im ersten Jahr hat die Makrofauna keinen meßbaren Einfluß auf die N-Freisetzung. In dieser Zeit scheint die Mesofauna durch ihre mikrophage Ernährung sowohl eine Konzentrationserniedrigung als auch insgesamt eine N-Freisetzung zu bewirken. Auffälligerweise fällt diese Tätigkeit der Mesofauna mit einem starken N-Anstieg in den Netzbeuteln feiner Maschenweite zusammen, der nur mit der Einwanderung von Mikroorganismen erklärt werden kann. Der Einfluß der Makrofauna auf die N-Freisetzung ist erst im zweiten Versuchsjahr zu erkennen, wobei eine ähnliche Beziehung wie die für die Erlenwälder geschilderte auftritt. Dadurch sinkt die N-Menge in der Laubstreu im dritten Versuchsjahr wieder auf die Menge zu Beginn des Versuchs ab.

Zwischen Kohlenstoff- und Stickstoffabbau in der Streu besteht eine enge Beziehung. In mikrobiell dominierten Abbauprozessen fanden ABER & MELILLO (1982) einen linearen Anstieg der N-Konzentrationen, der mit dem Lignin-Gehalt der Laubstreu in Verbindung gebracht werden konnte. Der Anstieg der N-Konzentration wird von den beiden Autoren auf die Inkorporation von N in die Mikroorganismen zurückgeführt. Bosatta & Staaf (1982) machten das C/N-Verhältnis im Laubfall als entscheidenden Faktor für die N-Mineralisation während der Dekomposition der Laubstreu aus. Sie stellten ein Modell vor, nach dem der N-Gehalt der Streu in Abhängigkeit vom C-Gehalt und der Abbaurate errechnet werden kann. Danach besteht die Beziehung

$$N = -kN + b(t)C$$
.

Hierbei ist b die Immobilisationsrate von N, die durch die Inkorporation durch die Mikroorganismen zustande kommt. Die Immobilisationsrate b für ein Jahr läßt sich aus der N-Retentionskapazität a und der Abbaurate k nach der Formel

b=ake-k

errechnen. Die N-Retentionskapazität

$$a=a_0+a_1k$$

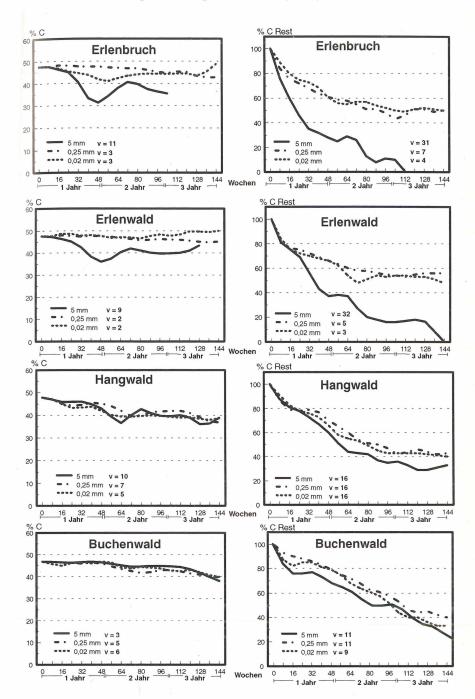


Abb. 46: Verlauf der C-Konzentrationen und der verbliebenen prozentualen C-Menge in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweiten der vier Wälder bei Bornhöved (v=durchschnittliche Varianz in der Versuchsreihe).

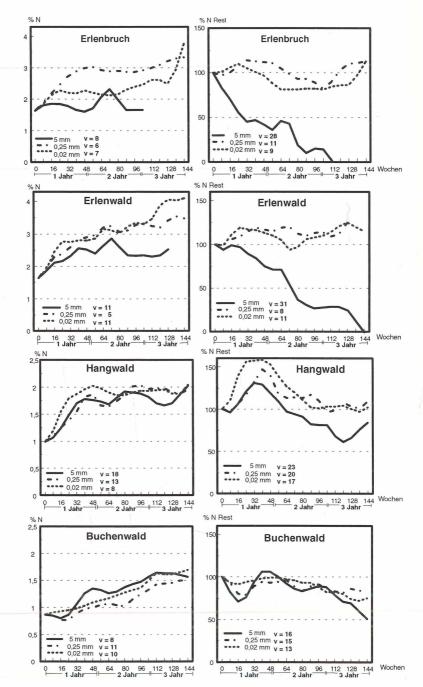


Abb. 47: Verlauf der N-Konzentrationen und der verbliebenen prozentualen N-Menge in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweiten der vier Wälder bei Bornhöved (v=durchschnittliche Varianz in der Versuchsreihe).

setzt sich aus dem N/C-Verhältnis zu Beginn des Abbaus (ao) und dem N/C-Verhältnis nach einem Jahr (a1) und der Abbaurate k zusammen. Aus diesen errechneten N und C Mengen während des Abbaus läßt sich die Nettomineralisation nach der Formel

m=kN-bC

berechnen.

Betrachtet man die N-Konzentrationen während des Abbaus, so läßt sich für nahezu alle (Ausnahme Erlenbruch) Versuche ein mehr oder weniger zeitlich begrenzter Anstieg feststellen, wie er von ABER & MELILLO (1982) beschrieben wird. Ausnahmslos gilt diese Beziehung für die Netzbeutel mit engen Maschenweiten. Die dort beschriebenen Bedingungen scheinen daher auch in den untersuchten Wälder zu herrschen, so daß die beschriebenen Modelle für die Beziehung von N und C während des Abbaus anwendbar sind. Das C/N-Verhältnis in der Laubstreu fällt demzufolge ähnlich wie in dem Modell von BOSATTA & STAAF (1982) zunächst stark ab, um nach ca. 1 Jahr ein mehr oder weniger konstantes Verhältnis zu erreichen (Abb. 48). Ein deutlicher Unterschied zwischen den einzelnen Netzbeuteltypen an einem Standort war nicht zu verzeichnen. Allerdings werden unterschiedliche Plateaus nach unterschiedlichen Zeiträumen eingenommen. Während im Buchenwald das C/N-Verhältnis auch nach 3 Jahren noch kein einigermaßen deutliches steady state erreicht, herrschen sowohl im Hangwald als auch in den beiden Erlenwäldern

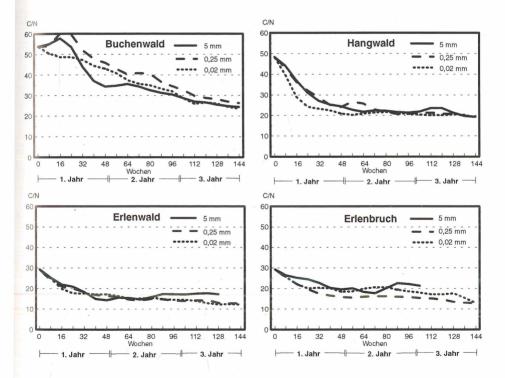


Abb. 48: Verlauf des C/N-Verhältnisses während des Abbauprozesses in den Netzbeuteltypen unterschiedlicher Maschenweiten der 4 Standorte im Bornhöveder Waldbereich.

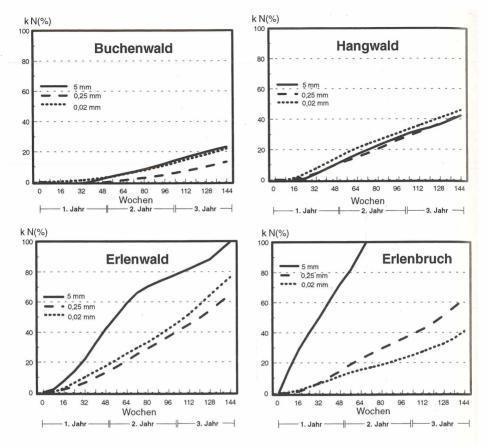


Abb. 49: Kumulative N-Mineralisation in Prozent der urpsrünglichen N-Menge im Laubfall für die Netzbeuteltypen unterschiedlicher Maschenweiten in den 4 Waldstandorten im Bereich des Bornhöveder Untersuchungsgebietes.

bereits am Ende des ersten Jahres mehr oder weniger konstante C/N-Verhältnisse. In den beiden Erlenwäldern wird aber das C/N-Verhältnis des Hangwaldes von 20 deutlich unterschritten und erreicht Werte zwischen 12 und 18.

Der Einfluß der Bodenfauna auf das C/N-Verhältnis in der Laubstreu läßt sich vernachlässigen. Dieses Verhältnis wird im wesentlichen durch das ursprüngliche C/N-Verhältnis des Laubfalls geprägt, wie es auch bei dem Modell von Bosatta & Staaf (1982) angenommen wird. Die konstanten C/N-Verhältnisse während der späten Abbauphase in den Erlenwäldern und dem Hangwald sprechen für eine C-Limitierung der mikrobiellen Umsätze.

Demgegenüber liegt ein hoher Einfluß der Bodenfauna auf die N-Mineralisation vor. Die nach dem Modell von Bosatta & Staaf (1982) errechnete kumulative N-Mineralisation läßt für die beiden Erlenwälder eine starke Erhöhung der mineralisierten N-Mengen durch den Einfluß der Bodenfauna erkennen (Abb. 49). Im Buchenwald verläuft die N-Mineralisation

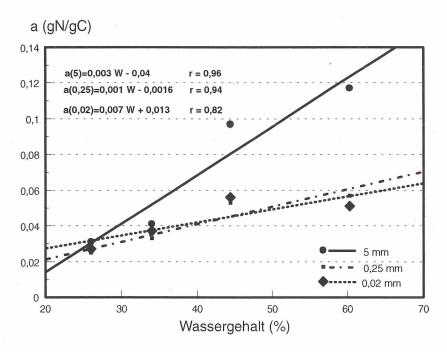


Abb. 50: Abhängigkeit der N-Retentionskapazität a vom Bodenwassergehalt (Gewichtsprozent) und der Maschenweite der Netzbeutel.

nahezu während des gesamten ersten Jahres negativ. Erst nach 3 Jahren sind ca. 20 % der ursprünglich in der Laubstreu vorhandenen N-Mengen mineralisiert. Im Hangwald ist die Mineralisation bereits nach einem halben Jahr auf der positiven Seite, und die mineralisierte N-Menge ist doppelt so hoch wie im Buchenwald. In den beiden Erlenwäldern ist die Zeit negativer N-Mineralisation noch geringer und schon nach einem bis drei Jahren ist die gesamte N-Menge der Laubstreu mineralisiert, wenn die Bodenfauna Zutritt zu den Abbauprozessen besitzt.

Die Veränderung der N-Mineralisation im Feuchtigkeitsgradienten des Bornhöveder Untersuchungsgebietes läßt auf einen starken Einfluß der Bodenfeuchte auf die Mineralisationsvorgänge schließen. Bosatta & Staaf (1982) fanden eine enge Korrelation zwischen der Abbaurate K und der errechneten N-Retentionskapazität a. Ihre Regression betrug a = 0,011 + 0,059 k, die hier gefundene hatte damit eine relativ gute Übereinstimmung mit a = 0,011 + 0,069 k. Da einerseits die Abbaurate k vom Bodenwassergehalt und der Bodenfauna abhängt, kann ein Zusammenhang zwischen der N-Retentionskapazität und diesen beiden Faktoren vermutet werden. In Abb. 50 sind die Beziehungen zum Wassergehalt und zur Maschenweite der Netzbeutel als Maß für den Einfluß der Bodenfauna auf die Abbauprozesse verdeutlicht. Die Geraden der grobmaschigen und feinmaschigen Netzbeutel schneiden sich bei einem Bodenwassergehalt von ca. 25 %. Bei höheren Bodenwassergehalten verstärkt sich der Einfluß der Bodenfauna auf die N-Mineralisation, bei niedrigeren wird er durch die mikrobiellen Prozesse dominiert.

Die Freisetzung der Alkali- und Erdalkalimetalle, K, Na, Mg und Ca wird wesentlich durch die Löslichkeit der verschiedenen Elemente bestimmt. K wird außerordentlich

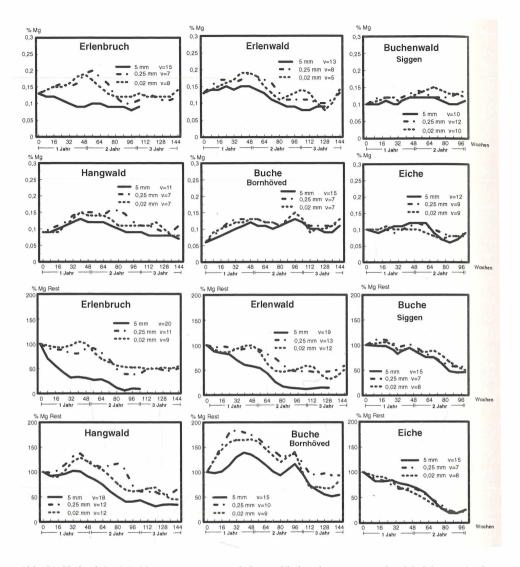


Abb. 51: Verlauf der Mg-Konzentrationen und der verbleibenden prozentualen Mg-Mengen in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweiten der 6 untersuchten Wälder (v= durchschnittliche Varianz in der Versuchsreihe).

schnell aus der Laubstreu ausgewaschen, so daß nur noch geringe Mengen für den Abbau übrig bleiben (Gosz et al. 1973). Für die Elemente Na, Ca und Mg liegen sehr unterschiedliche Befunde vor. Während Remezov (1961) und Attiwill (1968) hohe Auswaschungsraten für Na aus der Laubstreu feststellten, betonen Gosz et al. (1973), daß Na sich während des Sommers in der Laubstreu anreichert und nur schwer ausgewaschen wird. Dagegen fanden dieselben Autoren eine hohe Auswaschungsrate für Mg. Calzium wird übereinstimmend als das Element mit den geringsten Freisetzungsraten dargestellt.

Der Einfluß der Bodenfauna ist entsprechend der Löslichkeit der Elemente und des Bedarfs der Tiere unterschiedlich groß. WITKAMP & FRANK (1970) fanden, daß von einer eingebrachten Menge an K und Mg ca. 10 % in die Biomasse von Tausendfüßern überging. Auch auf die Mobilisation von Ca haben Tausendfüßer einen großen Einfluß (ANDERSON et al. 1983). Zwischen der Laubstreu grobmaschiger und feinmaschiger Netzbeutel fanden Weigmann et al. (1989) und Beck et al. (1988) für Ca und Mg unterschiedliche Konzentrationsverläufe, die für einen Einfluß der Bodenfauna auf die Freisetzung dieser beiden Elemente sprechen.

In den schleswig-holsteinischen Wäldern wurden die Elemente Ca und Mg während des Streuabbaus in 6 verschiedenen Laubwäldern bestimmt. Für beide Elemente war in allen untersuchten Wäldern zunächst ein Anstieg der Konzentrationen zu messen. Dauer und Höhe des Konzentrationsanstiegs verlaufen jedoch in den verschiedenen Wäldern unterschiedlich.

In den beiden Erlenwäldern, dem Erlenbruch und dem trockenen Erlenwald bei Bornhöved, ist der Konzentrationsanstieg bei Mg (Abb. 51) zu Beginn der Abbauphase in den grobmaschigen Netzbeuteln so gering, daß über den Zeitraum von 1/2 Jahr im Erlenbruch bzw. 1 Jahr im Erlenwald praktisch das Konzentrationsniveau der Ausgangsstreu erhalten bleibt. Nur in den feinmaschigen Netzbeuteln konnte ein deutlicher Konzentrationsanstieg gemessen werden. Dieser fiel im Erlenbruch höher aus als im Erlenwald. Im Verlauf des zweiten Abbaujahres sank in den Netzbeuteln feiner Maschenweite die Mg-Konzentration, um sich auf dem Niveau der Ausgangstreu einzupendeln.

In allen anderen Wäldern ist auch bei den Netzbeuteln grober Maschenweite ein Konzentrationsanstieg für Mg zu erkennen. Zusätzlich verläuft der Konzentrationsanstieg über einen längeren Zeitraum. Im Hangwald bei Bornhöved beginnt erst in der Mitte des zweiten Abbaujahres der Konzentrationsabfall. Im Buchenwald bei Bornhöved scheint überhaupt kein Konzentrationsabfall einzusetzen, da sich die Mg-Konzentration während der letzten beiden Jahre auf etwa die doppelte Konzentration der Ausgangsstreu nivelliert. Auch der Buchenwald bei Siggen zeigt ein ähnliches Verhalten. Demgegenüber weist der Eichenwald des Segeberger Forstes wiederum einen Konzentrationsabfall im zweiten Abbaujahr auf.

Die Mg-Freisetzung ist dementsprechend in den grobmaschigen Netzbeuteln der beiden Erlenwäldern am schnellsten. Hier ist die Mg-Freisetzung schneller als der Massenabbau. Bei Ausschluß der Makrofauna scheint die Mg-Freisetzung bei ca. 50 % der Ausgangsmenge zu stagnieren. Zu einer Mg-Anreicherung kommt es in keinem der Netzbeutelversuche in den Erlenwäldern. Hierin sind sie sich nur noch mit dem Eichenwald des Segeberger Forstes ähnlich, in dem es auch zu keiner Mg-Anreicherung kommt. In diesem Wald ist in allen Netzbeuteltypen eine kontinuierliche Mg-Freisetzung zu verzeichnen, die nach zwei Jahren bereits 75 % der Ausgangsmenge erreicht.

Die Ca-Konzentrationen der Streu steigen in allen Wäldern zu Beginn der Abbauphase stark an (Abb. 52). Durch die geringe Löslichkeit des Ca und der Auswaschung leicht löslicher Elemente kommt es zu einer relativen Anreicherung. Daher ist der Konzentrationsanstieg von Ca in den kalkreichen Wäldern deutlicher als in den kalkarmen Wäldern.

In den beiden Erlenwäldern kommt es nach dieser Anstiegsphase in den grobmaschigen Netzbeuteln zu einem starken Konzentrationsabfall, der mehr oder weniger kontinuierlich bis zum Ende des Versuchs anhält. In den feinmaschigen Netzbeuteln ist der Konzentrationsanstieg höher und die Abfallphase weniger stark ausgeprägt als in den grobmaschigen Netzbeuteln. Dieser Unterschied läßt darauf schließen, daß hier die Makrofauna auf die Ca Freisetzung einen erheblichen Einfluß ausübt. Wenn man die Ca-

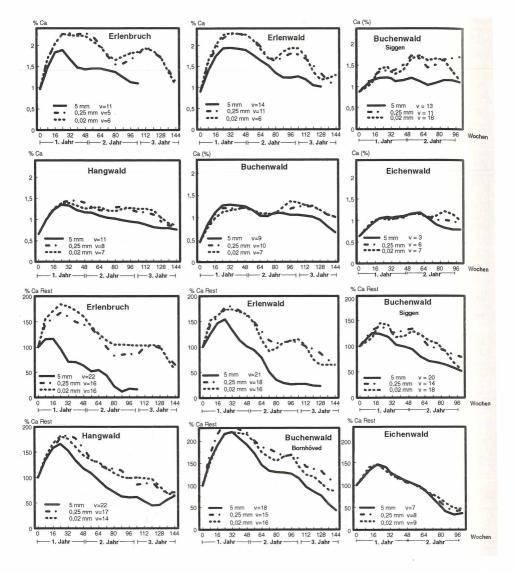


Abb. 52: Verlauf der Ca-Konzentrationen und der verbleibenden prozentualen Ca-Mengen in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweiten der 6 untersuchten Wälder (v= durchschnittliche Varianz in der Versuchsreihe).

Anreicherungsphase abrechnet, erfolgt die Ca-Freisetzung aus der Streu durch die Makrofauna schneller als der Biomasseabbau, insbesondere wenn man berücksichtigt, daß durch die Fauna auch während des anhaltenden Streuabbaus weiterhin Ca aus dem umliegenden Boden in die Streu verschleppt wird.

Neben den beiden Erlenwäldern sind die Unterschiede der Ca-Konzentrationen zwischen den feinmaschigen und den grobmaschigen Beuteln nur noch im Buchenwald bei

Siggen mehr oder weniger deutlich ausgeprägt. In den übrigen drei Laubwäldern verschwinden mit abnehmendem Anteil an Makrofauna auch die Unterschiede zwischen den einzelnen Netzbeuteltypen. Dies zeigt, daß tatsächlich die Makrofauna einen entscheidenden Einfluß auf die Ca-Freisetzung ausübt und nicht der möglicherweise durch die groben Maschenweite gegenüber den mehr isolierenden feinen Maschenweiten begünstigte Auswaschungsprozess.

Vergleicht man die Untersuchungen zu den Elementumsätzen aus schleswig-holsteinischen Wäldern mit denen aus anderen mitteleuropäischen Wäldern, so fallen die geringen Konzentration an Mg und Ca in der Streu auf, die zum Teil das Freisetzungsverhalten während des Abbauprozesses erklären können. Untersuchungen durch KRATZ (1991) belegen, daß die Mg-Freisetzung vom usprünglichen Gehalt in der Streu abhängen. In Blättern mit hohem Mg-Gehalt findet eine rasche Auswaschung zu Beginn des Abbauprozesses statt, der aus Blättern mit Mg-Konzentrationen von 0,2 % und darunter nicht vorzufinden ist. Die Mg-Anreicherung in der Streu ist eng mit dem Anwachsen des Aschegehaltes in der Streu verbunden (MITTMANN 1989b). KRATZ (1991) fand ein steady state bei ca. 0,1 %, dem sich die Streu dreier verschiedener Blattarten annäherten. Auch in den schleswig-holsteinischen Wäldern ist dieses Annähern an eine Konzentration um 0,1 % Mg in der Streu zu finden. Liegen höhere Ausgangskonzentrationen vor, so fällt die Konzentration auf diesen Wert ab. Bei ähnlichen Ausgangskonzentrationen wie im Buchenwald bei Siggen bleibt diese bestehen. Bei niedrigeren Ausgangskonzentrationen wie im Buchenwald bei Bornhöved steigt sogar die Konzentration auf diesen Wert an. Dauer und Verlauf der Anstiegs- und Abstiegsphase der Ca-Konzentrationen scheinen

von unterschiedlichen Faktoren abzuhängen, die sich nicht allein aus dem Waldtyp heraus erklären lassen. MITTMANN (1989b) macht die Pilze für die Anreicherung des Ca in der Streu verantwortlich, da sie Ca als Oxalate im Zellumen speichern. Unterschiedliche Anreicherungsphasen fand Kratz (1991) bei verschiedenen Blattarten. In den untersuchten Wäldern liegt die kürzeste Anstiegsphase im Erlenbruch mit weniger als einem halben Jahr, die längste im nährstoffarmen Eichenwald mit fast 1 1/2 Jahren vor. Dazwischen reihen sich die übrigen Wälder sukzessive ein, so daß das Einsetzen der Abstiegsphase möglicherweise mit der Menge an Makrofauna zusammenhängen kann. Während der Abstiegsphase kommt es aber zu unterschiedlichen Phasen schnellerer Ca-Freisetzung und anschließender Ca-Anreicherung. In den vier Bornhöveder Wäldern ist nach dem anfänglichen Ca-Konzentrationsanstieg noch eine weitere Phase der Ca-Konzentrationsanreicherung festzustellen, die im Winter 1990/91 stattfindet. Sie ist in allen vier Wäldern bei Bornhöved in unterschiedlich starker Ausprägung zu beobachten, nicht jedoch in dem Buchenwald bei Siggen und dem Eichenwald des Segeberger Forstes. Da die Untersuchungen in unterschiedlichen Jahren durchgeführt wurden, liegt die Vermutung nahe, daß die Ca-Freisetzung durch unterschiedliche Niederschlagsverhältnisse beeinflußt wird. Dieser Verdacht wird dadurch gestützt, daß die Phasen des Ca-Konzentrationsanstiegs stets in die Wintermonate fällt. Seastedt & Crossley (1980) führen den Ca-Anstieg im Herbst auf Auswaschungen aus dem neuen herbstlichen Fallaub und der ab-

sterbenden Bodenvegetation zurück. Außerdem kann nach einer Austrocknung im Sommer durch herbstliche Regen verstärkt Ca ausgewaschen werden (Huish et al. 1985) und in die tieferliegenden Streuschichten gelangen. Außerdem könnten unterschiedliche saisonale Aktivitäten von Bodentieren und Mikroorganismen einen Einfluß ausüben.

7. Einfluß der Kalkmergeldüngung

Als Ursachen der "neuartigen Waldschäden" sind zahlreiche Faktoren herangezogen worden (Rat der Sachverständigen Umweltfragen 1983), die insgesamt daraufhin deuten, daß sich die komplexen Walderkrankungen auf ein multifaktorielles Wirkungsgefüge zurückführen lassen. Den Boden betreffen zwei Hypothesen. Einmal soll Nährstoffmangel auf armen Böden, besonders Mg-Mangel, die Blatt- oder Nadelentwicklung behindern (Hüttel & Zöttl 1985). Zum zweiten soll durch Säureschübe der Bodenzustand verändert werden, der durch die auftretende Aluminiumtoxizität zu Schädigungen des Wurzelsystems führt (Matzner et al. 1984).

Als Kompensation der auf den Boden gelangenden Säuren und des auftretenden Mg-Mangels wird daher eine Düngung mit Kalkmergel oder Dolomit empfohlen, der sowohl Kalk zur Abpufferung der Säuren als auch Mg enthält. Während sich andere Düngungsformen, z.B. mit stickstoffhaltigen Düngern, als unvorteilhaft erwiesen haben, konnten mit Kalkmergel positive Effekte sowohl auf den pH des Bodens und die Aluminiumtoxizität (BEESE 1989) als auch auf den Mg-Mangel erzielt werden (WÖHLER & BEESE 1989). Trotzdem bleibt die Kalkmergeldüngung umstritten, da durch sie tiefgreifende Veränderungen im Stoffhaushalt des Waldökosystems bewirkt werden. IBROM & RUNGE (1989) stellten bei Düngung eine 43 %ige Reduktion der Netto-N-Mineralisation, aber eine Förderung der Nitrifikation fest. MARSCHNER (1990) fand bei Kalkung einen Abbau des Humusvorrates und damit einhergehend einen Verlust der Nähr- und Schadstoffspeicherkapazität.

Veränderungen durch die Kalkmergeldüngung ergeben sich auch für die Bodenorganismen. Beese (1989) betont die schlechte Löslichkeit des Dolomits und die anregende Wirkung der Regenwürmer auf den Lösungsvorgang. Die Förderung der Regenwürmer durch die Kalkung ist in verschiedenen Untersuchungen einhellig bestätigt worden (IRMLER & HEYDEMANN 1989, GRAEFE 1989, WEIGMANN et al. 1989, JUDAS 1989). Die Steigerung der Biomasse der Lumbricidae führt jedoch nicht zwangsläufig zu einer Steigerung des Streuumsatzes. Die Artenzusammensetzung ist für die Streuumsätze entscheidend, wird aber durch die Kalkung kurz- und mittelfristig nicht verändert. Nach den Untersuchungen von WOLTERS & SCHAUERMANN (1989) sind im gekalkten Moderhumus eines Buchenwaldes drei Regenwurmarten zu finden, die alle zu einer geringen Steigerung des Streuabbaus von ca. 4 % führen. Gleichzeitig wird aber durch die verstärkte Tätigkeit von Dendrodrilus rubidus die Nitrifikation und damit die Säurebelastung erhöht. Eine positive Veränderung der räumlichen Struktur der Streu findet jedoch durch das Fehlen von endogäischen Arten wie Aporrectodea caliginosa nicht statt. Die beiden Autoren sprechen der Kalkung daher eher eine destabilisierende Wirkung zu.

Eine Veränderung der Dominanzstruktur in der Bodenbiozönose ohne das Hinzutreten neuer, wichtiger, streuzersetzender Arten wurde auch von IRMLER et al. (1989) und WEIGMANN et al. (1989) gefunden. Collembolen (WEIGMANN et al. 1989), Tipulidae u.a. Tiergruppen (IRMLER & HEYDEMANN 1989) können durch die Kalkmergeldügung gefördert werden, andere Tiergruppen wie die Enchytraeidae nehmen ab und zeigen eine vollständige Umordnung der biozönotischen Struktur (GRAEFE 1989, SCHOCH-BÖSKEN & GREVEN 1989). HARTMANN et al. (1989) sehen allgemein durch die Kalkung eine Förderung der makrosaprophagen Tierarten, der eine Verringerung der mikrophytophagen Tierarten gegenübersteht. Die quantitativen Auswirkungen der Kalkung auf die Umsätze in der Bodentierzönose liefern bislang recht unterschiedliche Ergebnisse. HARTMANN et al. (1989) sprechen von einer Föderung der Streuabbaus in Fichtenwaldökosystemen, während Kratz et al. 1991 eine statistisch abgesicherte Streuabbauverzögerung fanden.

In Schleswig-Holstein wurden Untersuchungen zur Wirkung der Kalkmergeldüngung auf die Bodenorganismen in drei verschiedenen Wäldern durchgeführt, deren biozönotische Ergebnisse die oben geschilderten Verhältnisse bestätigen (IRMLER et al. 1989). Die im Folgenden aufgeführten Untersuchungen sollen die quantitative Rolle der Bodenfauna im Ca und Mg Kreislauf unterschiedlicher Wälder darstellen, um so die Bedeutung der Bodentiere für die Umsätze dieser beiden Elemente in Wäldern auf unterschiedlichen Standorten zu erhellen. Die drei Waldtypen wurden nach den Gesichtspunkten einer unterschiedlichen Standortqualität (Sand- und Lehmboden) und unterschiedlicher Baumbestände (Nadel- und Laubwald) ausgewählt. Die Beschreibung der drei Waldtypen, Nadelwald im Segeberger Forst, Eichenwald im Segeberger Forst und Buchenwald bei Siggen, geht aus Kapitel 4.1 hervor. Die Kalkdüngung erfolgte mit Kalkmergel mit 50 % CaCO₃ und 35 % MgCO₃. Die Applikation richtete sich nach Empfehlung der Forstlichen Versuchsanstalt Niedersachsen mit 300 g/m². Neben einer Kontrollparzelle ohne Kalkmergelzugabe wurde eine doppelte Erhöhung des Empfehlungswertes mit 600 g/m² zusätzlich appliziert.

7.1 Streueintrag

In Waldökosystemen ist der Eintrag der Laubstreu eine der wichtigsten Größen für die Beurteilung der Stoffwechselprozesse am Boden. Er hängt von vielen Faktoren ab wie z.B. der bestandesbildenden Baumart, dem Alter des Waldes und besonders in Schleswig-Holstein auch von der Größe und Lage des Waldbestandes. Die Streueinträge der drei untersuchten Waldtypen sind aus Tabelle 58 zu ersehen. Die Gesamtmenge schwankt zwischen 3,2 und 4,6 t/ha, wobei das Laub mit 60 % bis 79 % den größten Anteil am Bestandesabfall einnimmt. Die Unterschiede zwischen den Jahren und die lokale Varianz sind relativ groß. Die geringste lokale Varianz ergibt sich für den Eichenwald des Segeberger Forstes mit 8 % bis 19 %, die größte für den Buchenwald bei Siggen mit 27 % bis 37 %. Die Streumenge zwischen den Jahren schwankt zwischen 12 % bis 50 % bei großen Unterschieden zwischen den einzelnen Wälder (Abb. 53). So war 1986 im Fichtenwald ein besonders hoher Streufall zu beobachten, während 1987 im Eichenwald die Streumenge erhöht war. In allen Fällen konnte aber kein Unterschied zwischen den verschiedenen Düngungsparzellen gefunden werden. Ähnliche Verhältnisse und Schwankungsbreiten konnten auch in anderen Wäldern Mitteleuropas festgestellt werden (HELLER & GÖTTSCHE 1986, BECK et al. 1988, WEIGMANN et al. 1989). Auffällig sind die relativ geringen Streumengen im Buchenwald bei Siggen. Während die Streumengen des Segeberger Forstes am unteren Rand der üblichen Streumengen liegen und mit den nährstoffarmen Böden in Verbindung gebracht werden können, scheinen die Verhältnisse in Siggen auf eine typisch schleswig-holsteinische Situation der Wälder hinzuweisen. Die geringe Größe der schleswig-holsteinischen Wälder führt zu verbreiteten Waldrandlagen, aus denen bei starken Windereignissen bei vorgelagerten Freiflächen durch weite Äcker ein großer Teil der Streu ausgetragen werden kann. Zusätzlich waren in Siggen noch einzelne große Buchen gefällt, so daß ein teilweise lückiges Kronendach besteht.

Die Jahresdynamik des Streufalls wird im wesentlichen von der bestandsbildenden Baumart geprägt (Abb. 53). Der Fichtenwald besitzt eine deutlich zweigipflige Jahresperiodik des Streufalls mit Maxima im März/April und Oktober. Hierbei ist das Frühjahrsmaximum wegen des in dieser Zeit bestehenden Nadelaustriebes am größten. Ein Streufall ist aber das ganze Jahr hindurch zu beobachten. Der Streufall der Laubwälder

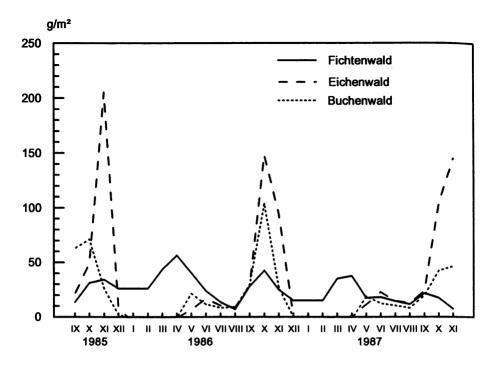


Abb. 53: Jahresdynamik des Streufalls in den drei untersuchten Waldsystemen.

wird dagegen durch den herbstlichen Laubfall bestimmt. Geringere Mengen fallen auch im Frühjahr während der Blattentfaltung, wenn die Blattknospen den Hauptteil des Streufalls ausmachen.

Die Mg-Gehalte zeigen starke Unterschiede zwischen dem Fichtenwald einerseits und den beiden Laubwäldern andererseits (Tab. 58). Bei den Nadeln war weder zwischen den einzelnen Düngungsparzellen noch im Verlauf der Jahre ein merkbarer Effekt der Kalkmergeldüngung zu erkennen. Der Mg-Gehalt der Nadeln schwankte in allen drei Untersuchungsjahren zwischen 0,6 und 0,7 mg/g. Anders verhielten sich die Gehalte im Laubfall von Eichen- und Buchenwald. Die Werte lagen insgesamt höher zwischen 0,9 und 1,4 mg/g, und es war ein leichter Trend zu höheren Mg-Gehalten in den gedüngten Parzellen zu erkennen. Weiterhin scheint ein leichter Anstieg vom Beginn der Untersuchung bis zum Jahre 1987 zu bestehen (Abb. 54). Beide Trends waren aber so gering, daß eine statistische Absicherung nicht möglich war. Da kein frisches Laub untersucht wurde, konnte nicht festgestellt werden, ob die Mg-Gehalte in den Blättern und Nadeln der gedüngten Parzellen höher waren als in der 0 Parzelle und die geringen Unterschiede im Laubfall nur aus der herbstlichen Stoffrückfuhr resultieren.

Die Ca-Gehalte der Nadeln und Blätter liegen relativ einheitlich zwischen 6 bis 7 mg/g (Tab. 58). Zwischen den Nadeln und dem Eichenlaub ist kein statistisch gesicherter Unterschied festzustellen. Insgesamt sind die Ca-Werte der Laubstreu des Buchenwaldes etwas höher als die der nährstoffarmen Geeststandorte mit Fichte oder Eiche. Unterschiede zwischen den Düngungsparzellen können für den Buchenwald und den Eichenwald wahr-

 $_{
m Tab}$. 58: Durchschnittliche Ca- und Mg-Konzentrationen (mg/g TM) der verschiedenen Fraktionen des $_{
m Streuf}$ alls in den drei untersuchten Waldsystemen mit unterschiedlicher Kalkmergeldüngung.

	Laub	Ca Holz	Früchte	Laub	Mg Holz	Früchte
ungedüngt				×		
Fichte	7,4	4,2	1,8	0,6	0,3	0,5
Eiche	6,3	4,8	3,5	1,0	0,6	0,9
Buche	8,8	6,2	4,0	1,0	1,0	0,9
300 g/m ²		,				e e
Fichte	7,9	5,2	1,9	0,6	0,3	0,4
Eiche	7,5	5,1	4,1	1,1	1,0	1,0
Buche	9,4	6,2	3,6	1,1	0,8	0,8
	7					
600 g/m ²						
Fichte	7,9	3,9	2,3	0,6	0,3	0,7
Eiche	8,0	5,3	4,6	1,2	1,1	1,2
Buche	9,8	6,6	3,6	1,2	0,9	0,9

scheinlich gemacht werden. Im Eichenwald treten die höchsten Ca-Gehalte schon im ersten Jahr der Untersuchung auf, im Buchenwald erst im 2. Jahr (Abb. 54). In beiden Wäldern sind die Ca-Gehalte aber im dritten Jahr nach der Kalkmergeldüngung bereits wieder deutlich gesunken. In dem Fichtenwald war weder im Verlauf der drei Jahre noch zwischen den einzelnen Düngungsparzellen eine Differenzierung aufgrund der Kalkmergeldüngung zu erkennen (Abb. 54).

Die Ca- und Mg-Einträge ergeben sich aus den Streumengen (Tab. 59) und den entsprechenden Konzentrationen (Tab. 58). Die Ca-Einträge durch die Gesamtstreu liegen zwischen 23 und 33 kg/ha•a und machen damit nur 20 bis 30 % der durch die Kalkmergeldüngung eingebrachten Mengen aus. Die geringsten Einträge ergeben sich für den Fichten- und Buchenwald mit ca. 24 kg/ha•a, während in dem Eichenwald durch die hohen Streumengen bei gleichzeitig relativ hohen Ca-Konzentrationen Werte zwischen 27 und 33 kg/ha•a errechnet wurden (Tab. 60). Durch die im Eichenwald leicht erhöhten Konzentrationen scheinen die Einträge über den Streufall aufgrund Kalkmergeldüngung etwas erhöht zu werden, so daß eine stärkere Ca-Umsetzung durch die Düngung vermutet werden kann. Ähnlich verhält es sich bei den Mg-Einträgen. Sie liegen im Fichtenwald wegen der niedrigen Mg-Konzentrationen deutlich niedriger mit Werten um 2 kg/ha•a als in den Laubwäldern mit 3 bis 5 kg/ha•a. Auch bei den Mg-Einträgen scheint vor allem im Eichenwald eine Erhöhung durch die Streueinträge in Abhängigkeit von der Kalkmergelzugabe zu bestehen. Durchschnittlich waren die Mg-Einträge in der 600 g/qm Düngungsparzelle um 1 kg/ha•a höher als in der ungedüngten Parzelle. Verglichen mit den Düngungsgaben betragen die Mg-Einträge mit der Streu aber nur 5 bis 10 %.

Vergleicht man die in den drei schleswig-holsteinischen Wäldern gefundenen Werte mit anderen mitteleuropäischen Wäldern, so ergeben sich kaum Unterschiede. In Nadelwälder wurden bei Berlin ca. 20 kg Ca/ha•a bzw. 2,7 kg Mg/ha•a (WEIGMANN et al. 1989), bei Göttingen ca. 13 kg Ca/ha•a bzw. 1,2 kg Mg/ha•a (ULRICH et al. 1986) gefunden. In Nordeuropa konnten zwischen 13 und 20 kg Ca/ha•a bzw. 2 und 3 kg Mg/ha•a (NIHLGÅRD & LINDGREN 1977) gemessen werden. Auch die Laubwälder haben ähnlich ho-

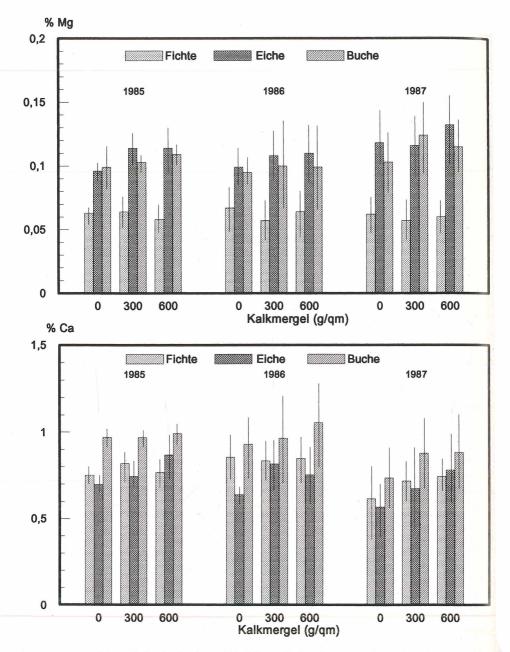


Abb. 54: Mg- und Ca-Gehalte der Laub- und Nadelstreu in den drei untersuchten Wäldern im Verlauf der drei Untersuchungsjahre.

he Werte zwischen 34 kg Ca/ha•a bzw. 5 bis 6 kg Mg/ha•a bei Berlin (Weigmann et al. 1989) und ca. 20 kg Ca/ha•a bzw. 2 kg Mg/ha•a bei Göttingen (Ulrich et al. 1986). Nur auf Kalkböden kommen wesentlich höhere Einträge zustande mit Werten von über 50 kg Ca/ha•a bzw. 9 kg Mg/ha•a (Duvigneaud & Denaeyer-de Smet 1970). Somit liegen die beiden Geestwälder im Rahmen der für entsprechende Wälder auf armen Böden gefundenen Werte. Nur der Buchenbestand in Siggen fällt durch die relativ geringen Einträge heraus. Dieser Umstand kann nicht auf die geringen Mg- und Ca-Konzentrationen in den Blättern, sondern mit dem geringen Streufall in Verbindung gebracht werden. Dieser wiederum ist die Folge von Ausholzung, vorgelagerten Freiflächen und damit verbundenen Streuauswehungen. Die geringe Waldfläche und der starke Windeinfluß gerade in der Jahreszeit des Streufalls kann damit zu einem wesentlichen Streuaustrag in den kleinflächigen, windexponierten Wäldern führen.

Die Jahresperiodik der Ca- und Mg-Einträge durch die Streu verläuft entsprechend der Jahresperiodik des Bestandesabfalls, doch treten in den Laubwäldern die herbstlichen Maxima und in dem Fichtenwald die Frühjahrs- und Herbstmaxima der Ca- und Mg-Einträge noch deutlicher hervor als bei den Streumengen (Abb. 55 und Abb. 56). Dies ist auf die relativ hohen Ca- und Mg-Konzentrationen der Laub- bzw. Nadelfraktion zurückzuführen, die im Herbst bzw. Frühjahr und Herbst den größten Teil des Streufalls ausma-

Tab. 59: Durschnittlicher Streufall (kg/ha•a) der Jahre 1986 und 1987 in den drei untersuchten Wäldern.

	Laub	Holz	Früchte	Gesamt
Fichte	2791	566	186	3542,7
Eiche	3417	1071	74	4560,6
Buche	1888	742	583	3212,5

Tab. 60: Durchschnittliche Ca- und Mg-Einträge (kg/ha•a) durch den Streufall der Jahre 1986 und 1987 für die unterschiedlichen Düngungsparzellen in den drei untersuchten Wäldern.

	Ca			Mg				
	Laub	Holz	Rest	Gesamt	Laub	Holz	Rest	Gesamt
ungedüngt			,					
Fichte	20,7	2,3	0,3	23,4	1,8	0,2	0,1	2,1
Eiche	21,7	5,1	0,3	27,1	3,6	0,6	0,1	4,3
Buche	16,6	4,6	2,3	23,5	1,9	0,7	0,5	3,1
300 g/m ²			-					
Fichte	22,1	2,9	0,4	25;4	1,7	0,1	0,1	1,9
Eiche	25,4	5,5	0,3	31,2	3,8	1,1	0,1	5,0
Buche	17,7	4,6	2,1	24,3	2,1	0,6	0,5	3,1
600 g/m ²	1	r			ME			
Fichte	22,0	2,2	. 0,4	24,6	1,7	0,2	0,1	2,0
Eiche	27,4	5,6	0,3	33,3	4,1	1,2	0,1	5,3
Buche	18,4	4,9	2,1	25,4	2,2	0,6	0,5	3,4

chen. Während dieser Perioden ist auch deutlich der Einfluß der Kalkmergeldüngung auf die Ca- und Mg-Einträge in den beiden Laubwäldern zu erkennen. Sie liegen in den gedüngten Parzellen deutlich über denjenigen der ungedüngten Parzelle.

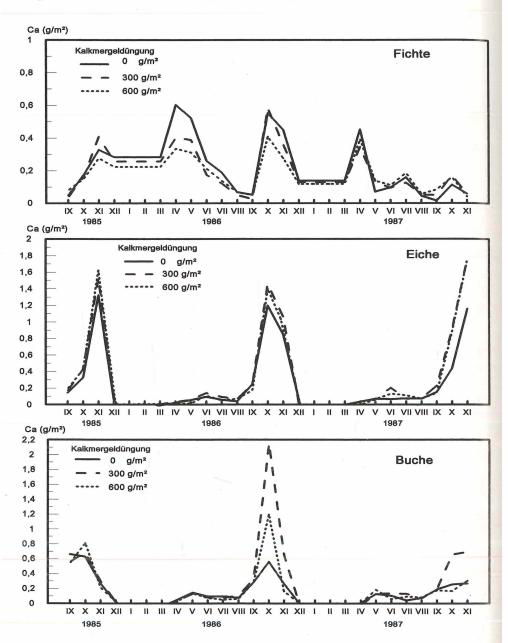


Abb. 55: Jahresdynamik des Ca-Eintrages durch den Streufall in den verschiedenen Düngungsparzellen der untersuchten Wälder.

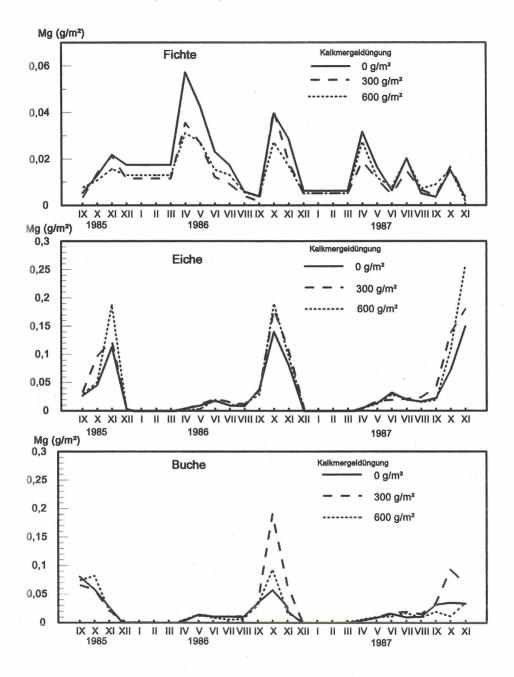


Abb. 56: Jahresdynamik des Mg-Eintrages durch den Streufall in den verschiedenen Düngungsparzellen der untersuchten Wälder.

7.2 Bodenvegetation

Bereits WITTICH (1933) weist auf die große Bedeutung der von der Bodenvegetation stammenden Streumengen hin, die derjenigen der Laubbäume gleichen oder sie gar übersteigen kann. Allerdings ist es schwer, die tatsächlich durch die Bodenvegetation hervorgebrachte Streumenge abzuschätzen, da dazu eine genaue Populationsanaylse der einzelnen Pflanzenarten notwendig ist. Die durch Ernten der oberirdischen Biomasse bestimmte Vegetationsmasse kann nur einen groben Einblick in die realen Einträge und ihre Dynamik geben.

Die drei untersuchten Wälder weisen alle eine für Wälder dichte Bodenvegetation auf. Während die Geestwälder typischerweise lichte Bestände mit relativ dichtem Krautbewuchs durch *Vaccinium* (meist Blaubeere) und Grammineen besitzen, ist in der Regel für Buchenwälder eine dichte Bodenvegetation in Mitteleuropa nur für die Frühjahrsperiode vor der Belaubung typisch. Im vorliegenden Standort wird, bedingt durch die Auflichtung und die Waldrandlage, eine verhältnismäßig dichte, das ganze Jahr über bestehende Bodenvegetation ausgebildet (Abb. 15). Die im Frühjahr (April/Mai) gebildete Bodenvegetationsmasse, die aus den Frühjahrsgeophyten wie *Anemone nemorosa* besteht, ist wesentlich höher als die anschließend vor allem aus Gramineen und *Oxalis acetosella* aufgebaute Menge. Im Buchenwald bei Siggen liegen somit zwei Perioden der Entwicklung von Bodenvegetation vor, wobei eine ihr Maximum im Mai, die andere im Oktober erreicht. Zur Abschätzung der durch die Bodenvegetation gebildeten Streu müssen daher beide Mengen addiert werden.

Anders verhält sich die Bodenvegetation in den beiden Wäldern der Geest. Der Boden ist das ganze Jahr über mehr oder weniger dicht mit Zwergsträuchern und Gramineen bedeckt. Im April/Mai erfolgt zunächst eine zögerliche Entwicklung, die erst im Juni schneller voran schreitet und sich bis in den Herbst fortsetzen kann. In den beiden untersuchten Geestwäldern ist daher nur ein jährliches Maximum im September Oktober zu erkennen (Abb. 57). Die Bildung der Vegetationsmasse ist auch zwischen den Jahren durch große Unterschiede geprägt. Während 1985 anscheinend relativ hohe Mengen in der Bodenvegetation in allen drei Waldtypen vorkamen, lagen die Werte 1986 und 1987 bei weitem darunter. Dies ist möglicherweise eine Folge der kalten Winter 1985/86 und 86/87 mit langen und tief in den Boden eindringenden Frösten sowie der insgesamt auch während der Vegetationsperiode kühlen Witterung.

Zur Abschätzung des Streueintrages wurden jeweils die jährlichen Biomassemaxima verwendet und angenommen, daß die zu dieser Zeit entwickelte Biomasse im Laufe des Herbstes bzw. Frühjahrs als Streu wieder auf den Boden gelangt (Tab. 61). Dieses Verfahren kann daher nur als grobe Abschätzung der tatsächlichen Streumengen betrachtet werden. Danach hat der Buchenwald mit seinen jährlich zwei Maxima wesentlich größere Streueinträge durch die Bodenvegetation als die beiden Wälder der Geest. Vergleichbare Daten liegen nur aus wenigen mitteleuropäischen Wäldern vor. Im Solling wurden 20 kg/ha•a, im Göttinger Wald 120 kg/ha•a gefunden (Heller & Göttsche 1986). Aus Nordeuropa schwanken die Werte zwischen 500 kg/ha•a (Persson 1975) und 2600 kg/ha•a (Mork 1946) je nach der Stärke des Unterwuches. Die durch die Bodenvegetation gebildete Streumenge kann demnach etwa 1/10 bis 1/2 des durch den Baumbestand entstehenden Bestandesabfalls ausmachen.

Die Ca- und Mg-Konzentrationen der Bodenvegetation weisen große Unterschiede zwischen den einzelnen Wäldern und vor allem zwischen den Düngungsparzellen auf (Abb. 58). In allen drei Wäldern lagen sowohl für Ca als auch für Mg die Konzentrationen in der Bodenvegetation der ungedüngten Parzellen zum Teil erheblich unter denjenigen der gedüngten Parzellen. Besonders im ersten Jahr der Düngung stiegen die Konzentrationen in

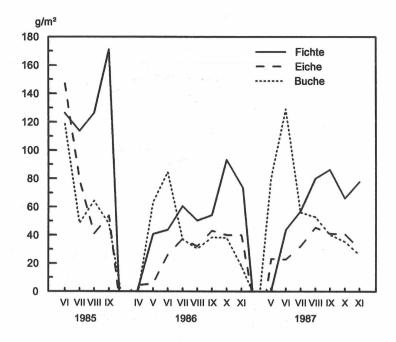


Abb. 57: Jahresperiodische Entwicklung der Biomasse (TM) der Bodenvegetation in den drei untersuchten Wäldern.

Korrelation zu der Kalkmergelapplikation um teilweise über das 2fache der ungedüngten Parzellen. Diese Unterschiede ebbten im Laufe der Jahre 1986 und 1987 etwas ab, was möglicherweise mit einer Kalkauswaschung und dem langfristigen bzw. mittelfristigen Entzug durch die Bäume oder die Rhizome der Bodenvegetation zusammenhängt. In den ungedüngten Parzellen waren die durchschnittlichen Konzentrationen in der Bodenvegetation der Geestwälder in der Regel etwas niedriger als in dem Buchenwald Ostholsteins. Im Vergleich zur Laubstreu liegen die Mg-Konzentrationen in der Bodenvegetation um 50 % bis 100 % höher, die Ca-Konzentrationen aber um einen ähnlichen Betrag niedriger. Dies hängt damit zusammen, daß die Ca- und Mg-Gehalte der Bodenvegetation auch an den noch grünen Sprossen und Blätter gemessen wurden, bevor eine Rückführung in die Rhizome erfolgte. Dies schlägt sich insbesondere bei der Mg-Konzentration wegen seiner engen Beziehung zum Chlorophyll nieder.

Tab. 60: Abschätzung der Streueinträge durch die Bodenvegetation (TM kg/ha•a) in den verschiedenen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder als Durchschnitt der Jahre 1986 und 1987.

4 4	0 g/m^2	300 g/m^2	600 g/m^2
Fichte	725,0	830,0	1130,0
Eiche	475,0	410,0	690,0
Buche	1635,0	1540,0	1375,0

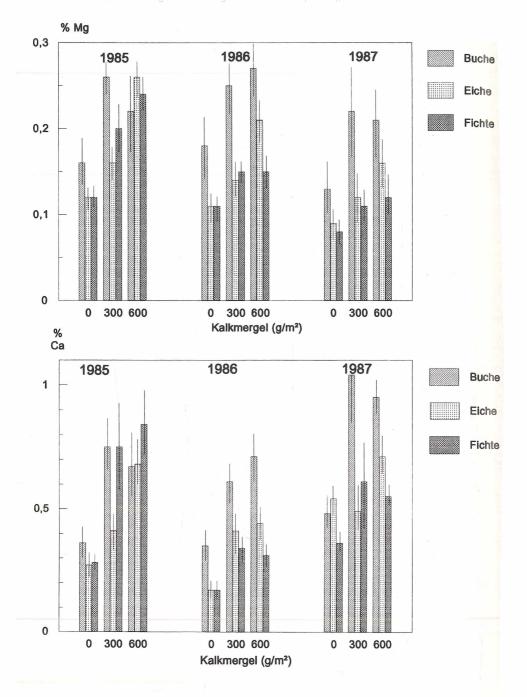


Abb. 58: Ca- und Mg-Konzentrationen in der Bodenvegetation als % der TM in den unterschiedlichen Düngungsparzellen der verschiedenen untersuchten Wälder.

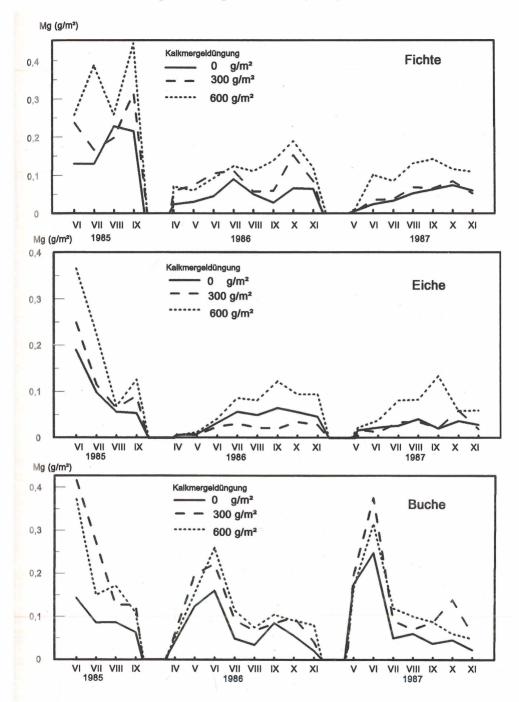


Abb. 59: Jahresdynamik des Mg-Entzuges durch die oberirdische Biomasse der Bodenvegetation in den unterschiedlichen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder.

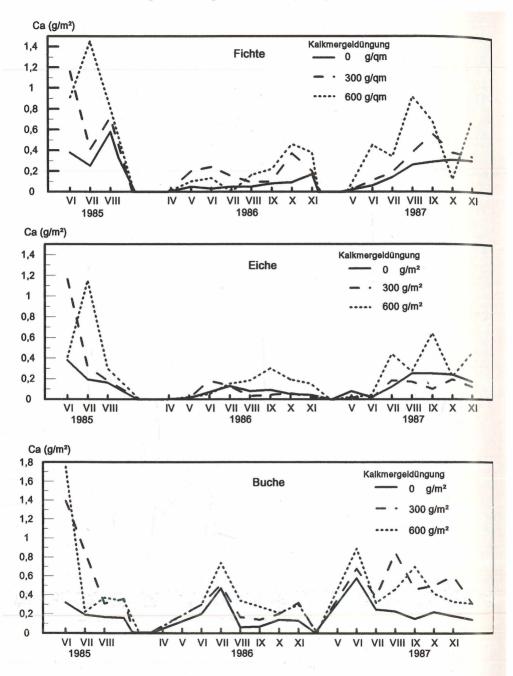


Abb. 60: Jahresdynamik des Ca-Entzuges durch die oberirdische Biomasse der Bodenvegetation in den unterschiedlichen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder.

Der Ca- und Mg-Entzug durch den oberirdischen Anteil der Bodenvegetation besitzt eine ähnliche Jahresdynamik wie die Massendynamik, jedoch werden die Maxima wegen der zum Herbst abnehmenden Konzentrationen abgeschwächt (Abb. 59 und Abb. 60). Die Werte schwanken zwischen 4 kg Mg/ha•a und 1,5 kg Mg/ha•a in den drei verschiedenen Wäldern. Durch die mit der Kalkmergeldüngung zunehmenden Konzentrationen erhöhen sich auch die in der Bodenvegetation gespeicherten Ca- und Mg-Mengen. Sie liegen in nahezu allen Fällen in den gedüngten Parzellen höher als in den ungedüngten Parzellen. Die Unterschiede zwischen den drei Untersuchungsjahren treten durch die zu Beginn des Versuches besonders hohen Konzentrationen bei gleichzeitiger hoher Vegetationsmasse deutlich in Erscheinung. Auch das Frühjahrsmaximum der Frühjahrsgeophyten im Buchenwald trägt durch gleichzeitiges Auftreten hoher Vegetationsmengen mit hohen Konzentrationen an Mg zu einer starken Mg-Speicherung während dieser Zeit bei.

Um die Ca- und Mg-Mengen, die durch die Bodenvegetation der Streuauflage zugeführt werden, abzuschätzen, wurden die in Tabelle 61 aufgeführten Streumengen mit den durchschnittlichen herbstlichen Konzentrationen (Tab. 62) in der Bodenvegetation multipliziert. Die daraus resultierenden Mengen sind aus Tabelle 63 abzulesen. Die Anteile am Stoffeintrag in die Streuauflage schwanken stark entsprechend den unterschiedlichen Düngungsparzellen und Waldtypen. Im Eichenwald machen sie nur ca. 10 % der durch die Bäume auf den Boden fallenden Streu sowohl für Ca als auch für Mg aus. Der größte Anteil liegt im Buchenwald bei Siggen vor. Hier macht die Ca-Zufuhr durch die Bodenvegetation 25 % und die Mg-Zufuhr sogar 100 % der baumbürtigen Streu aus.

Tab. 62: Ca- und Mg-Konzentrationen (mg/g TM) in der Bodenvegetation für die unterschiedlichen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder als Durchschnitt der Jahre 1985 bis 1987.

		Ca		Mg					
Düngungsvarianten	$0 g/m^2$	300 g/m^2	600 g/m^2	$0 g/m^2$	300 g/m^2	600 g/m^2			
Fichte	3,4	5,4	6,3	1,1	1,3	1,6			
Eiche	3,3	4,2	10,6	1,0	1,1	2,2			
Buche	5,0	8,5	8,0	1,7	2,2	2,3			

Tab. 63: Ca- und Mg-Einträge (kg/ha•a) durch die Bodenvegetation für die unterschiedlichen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder als Durchschnitt der Jahre 1985 bis 1987.

		Ca			Mg	
Düngungsvarianten	$0 g/m^2$	$300 \mathrm{g/m^2}$	600g/m^2	$0 \mathrm{g/m^2}$	300 g/m^2	600 g/m^2
Fichte	2,43	4,49	7,06	0,78	1,04	1,81
Eiche	1,55	1,70	7,28	0,45	0,46	1,49
Buche	8,22	13,03	11,05	2,77	3,38	3,15

7.3 Boden

Der Boden ist der bedeutendste Vorratsspeicher für die Elemente Ca und Mg in den meisten terrestrischen Waldökosystemen. Für Substratverzehrer unter den Bodenorganismen bietet er die Möglichkeit Nährelemente direkt als festes Substrat aufzunehmen und im Darm zu resorbieren. Anders als Pflanzen können die Tiere dabei nicht nur die im Wasser

gelösten Stoffe aufnehmen, sondern im Darm aus den organischen Festsubstanzen die erforderlichen Stoffe herauslösen. Daher wurde für die beiden Elemente Ca und Mg nicht nur die gelöste Fraktion bestimmt, sondern die gesamte in der organischen Substanz befindliche Menge. Nur die im Silikat gebundene Menge wurde nicht berücksichtigt. Dadurch ergeben sich höhere Konzentrationen als durch die Bestimmung der austauschbaren Kationen. Schimming (1991) fand in der Bodenlösung für den Buchenwald bei Siggen Ca-Konzentrationen von 14 - 16 mmol_c/kg bzw. Mg-Konzentrationen von 4,8 - 5,5 mmol_c/kg, im Fichtenwald des Segeberger Forstes 21,9 - 2,4 mmol_c/kg Ca und 5,3 - 0,5 mmol_c/kg Mg mit stark abnehmenden Konzentrationen vom Ahe-Horizont an.

 $\label{thm:cases} Tab.\ 64: Ca-Konzentrationen\ (g/kg)\ in\ drei\ Bodentiefen\ (cm)\ der\ verschiedenen\ Düngungsparzellen\ in\ den\ untersuchten\ Wäldern\ (HCl-Aufschluß).$

Düngungsvar.		0 g/m^2				300 g/m ²	2	600 g/m²		
		1985	1986	1987	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Fichte	0 cm	1,7	1,5	4,1	5,3	6,9	7,7	7,6	7,4	7,1
	20 cm	1,2	1,1	2,8	1,2	2,5	2,5	1,3	1,9	1,4
	40 cm	0,9	1,0	1,8	1,1	1,7	1,7	1,9	1,8	1,7
Eiche	0 cm	1,2	1,5	3,2	3,7	3,1	3,1	5,7	3,9	2,8
	20 cm	0,7	1,0	2,2	1,1	0,9	2,3	1,1	1,1	1,1
	40 cm	0,8	0,9	2,1	0,7	1,2	2,0	0,8	0,9	1,3
Buche	0 cm	3,4	3,4	3,4	5,3	5,0	4,5	7,0	6,1	6,0
	20 cm	1,3	1,4	2,7	1,4	1,4	2,7	1,9	1,9	2,4
	40 cm	1,5	1,1	2,9	1,1	1,7	2,7	2,4	2,4	2,4

Tab. 65: Mg-Konzentrationen (g/kg) in drei Bodentiefen (cm) der verschiedenen Düngungsparzellen in den untersuchten Wäldern (HCl-Aufschluß).

Düngungsvar.		0 g/m^2				300 g/m	2	600 g/m ²		
		1985	1986	1987	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Fichte	0 cm	0,3	0,2	0,3	0,9	0,8	0,8	1,5	1,3	1,1
	20 cm	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1
	40 cm	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,1	0,1	0,2
Eiche	0 cm	0,3	0,2	0,2	0,8	0,7	0,6	0,8	0,7	0,4
	20 cm	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2	0,2	0,2	0,3	0,2
	40 cm	0,3	0,2	0,2	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	0,4
Buche	0 cm	1,4	1,5	1,3	1,7	1,6	1,6	2,0	2,1	2,3
	20 cm	1,4	1,6	1,4	1,2	1,3	1,2	1,6	1,6	1,5
	40 cm	1,8	2,3	2,3	1,6	1,9	2,0	2,3	2,2	2,3

Die mit dem HCl-Aufschluß gemessenen Werte (Tab. 64 und Tab. 65) ergeben ähnliche Tendenzen wie die Werte von Schimming (1991). Durch die Kalkmergeldüngung lassen sich allerdings einige Besonderheiten erkennen. In den 0-Parzellen werden im Jahr 1987 nahezu in allen Wäldern und für beide gemessenen Kationen leichte Konzentrationsanstiege bemerkt, deren mögliche Ursache in lateralen Wasserströmen zu suchen ist. Teilweise sind diese Konzentrationserhöhungen gerade in den Horizonten von 20 cm bis 40 cm zu erkennen. Allerdings kommt es auch oberflächlich zu einem Konzentrationsanstieg. Während sowohl im Buchenwald bei Siggen als auch im Eichenwald des Segeberger Forstes leichte Hangneigungen innerhalb der Versuchsareale diese laterale Stoffverfrachtungen erklären, ist der Fichtenwald relativ eben. Lamp & Wiese (1986) weisen jedoch auch für diesen Standort auf unteriridische, laterale Wasserströme hin. Durch die Kalkmergeldüngung kommt es erwartungsgemäß zu einem Konzentrationsanstieg der beiden betreffenden Kationen. Bemerkenswert ist, daß dieser Anstieg im ersten Jahr des Versuches am größten war und in den meisten Fällen in den kommenden Jahren wieder etwas zurückgeht. Weiterhin ist im Laufe der drei Untersuchungsjahre eine Verfrachtung von Ca und Mg in die Tiefe zu beobachten. Schon im Jahre 1986 war ein leichter Konzentrationsanstieg in 20 cm Tiefe zu erkennen. In 40 cm Tiefe ist dagegen erst 1987 ein meßbarer Anstieg nachweisbar.

Als Ursache für die Konzentrationsabnahmen können einerseits die lateralen Verfrachtungen und andererseits der Entzug durch die Vegetation in Frage kommen. Daher wurden auch die Vorräte für die Bodentiefen bis 40 cm errechnet. Dazu wurden die von ZINGK (1990) gemessenen Dichten (g/cm³) der drei Wälder verwendet (Buche: Ah:1,1; Alv: 1,6; Eiche: Ahe: 1,1; Ae: 1,48, Bhs: 1,42; Fichte: Aeh: 0,81; Ahe: 1,54; Bh: 1,37). Entsprechend der höheren Konzentrationen liegen auch die Vorräte höher als nur für den Teil der austauschbaren Kationen (Tab. 66 und Tab. 67). SCHIMMING (1991) gibt für den Buchenwald bei Siggen ca. 300 g/m² an Ca und 55 g/m² an Mg sowie für den Fichtenwald ca. 100 g/m² Ca und 13 g/m² Mg an. Dies ist jeweils nur 1/3 bis 1/20 der mit dem HCl-Aufschluß gemessenen Mengen. Durch die Kalkmergeldüngung werden bei der 300 g/m² Variante ca. 120 g/m² Ca bzw. 60 g/m² Mg, bei der 600 g/m² Variante ca. 240 g/m² Ca und 120 g/m² Mg eingebracht. Die errechneten Vorräte für die Düngungavarianten ergeben ungefähr die theoretisch durch Summation der Einträge mit den Werten der 0-Parzelle zu erwartenden Mengen wieder. Unterschiede können vor allem dadurch auftreten, daß noch ein Teil der ausgebrachten Mengen auf der nicht mit analysierten Streuoberfläche verblieben war. Es ist zu erkennen, daß einerseits aus den gedüngten Parzellen ein Teil in die 0-Variante verfrachtet wurde und andererseits im Laufe der Untersuchung besonders in den Wäldern auf der Geest ein großer Teil in die Tiefe versickert. Durch die lateralen Stoffverfrachtungen wird es schwierig, die Mengenverhältnisse in den einzelnen Parzellen zu beurteilen. Andererseits scheint es während der Untersuchungszeit in den Düngungsparzellen nicht zu einer Verarmung an den beiden untersuchten Kationen Ca und Mg zu kommen. Möglicherweise ist dies auf eine Nachlieferung des Düngungsmaterials aus der oberen Streuschicht durch Bioturbationen zu erklären.

Durch die Kalkmergelapplikation wird durch die Protonen-Abpufferung der pH-Wert des Bodens beeinflußt. In allen untersuchten Wäldern wird daher eine deutliche Anhebung der pH-Werte beobachtet (Tab. 68). Von einem ursprünglichen pH-Wert unter 3,5 wird ein pH von über 4 in den Geest-Wäldern erreicht, im Buchenwald Ostholsteins sogar von über 4,5 bis 5. Im Gegensatz zu dem Buchenwald ist in den Geestwäldern für die 600 g/m² Düngungsparzellen keine zusätzliche pH-Steigerung festzustellen. Weiterhin kommt es wie bei den Ca- und Mg-Mengen auch in der 0-Parzelle im Verlauf der Untersuchung zu einem Anstieg des pH-Wertes. Auch hierfür kann eine laterale Verdriftung der Kationen verantwortlich gemacht werden.

Tab. 66: Ca-Vorräte (g/m^2) in drei Bodentiefen der verschiedenen Düngungsparzellen in den untersuchten Wäldern (HCl-Aufschluß).

Düngungsvariante		$0g/m^2$			300 g/m ²	2	600 g/m²		
	1985	1986	1987	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Fichte 0-10 cm	300	280	330	430	550	680	610	590	570
10-20 cm	180	160	430	180	380	380	200	290	210
20-40 cm	240	270	490	300	460	460	510	490	460
Summe	720	710	1250	910	1390	1520	1320	1370	1240
Eiche 0-10 cm	130	160	350	400	340	340	620	420	300
10-20 cm	100	150	330	160	130	340	160	160	190
20-40 cm	220	250	590	190	340	560	220	250	310
Summe	450	560	1270	750	810	1240	1000	830	800
Buche 0-10 cm	370	370	370	580	550	490	770	670	660
10-20 cm	200	220	430	220	220	430	300	300	380
20-40 cm	480	350	920	350	540	860	760	760	760
Summe	1050	940	1720	1150	1310	1780	1830	1730	1800

Tab. 67: Mg-Vorräte (g/m^2) in drei Bodentiefen der verschiedenen Düngungsparzellen in den untersuchten Wäldern (HCl-Aufschluß).

Düngungsvariante		$0g/m^2$			300 g/m ²	2	600 g/m²		
	1985	1986	1987	1985	1986	1987	1985	1986	1987
Fichte 0-10 cm	20	15	20	70	65	65	120	100	90
10-20 cm	15	15	15	15	30	15	15	15	15
20-40 cm	25	25	25	25	55	25	25	25	55
Summe	60	55	60	110	150	105	160	150	160
Eiche 0-10 cm	30	20	20	85	<i>7</i> 5	65	90	70	40
10-20 cm	30	30	30	60	30	30	30	40	30
20-40 cm	85	55	55	110	110	85	110	110	11 0
Summe	145	105	105	255	215	180	230	220	180
Buche 0-10 cm	150	165	140	180	170	170	220	230	250
10-20 cm	220	250	220	190	200	190	250	250	24 0
20-40 cm	570	730	730	510	600	640	730	700	73 0
Summe	840	1145	1090	880	970	1000	1200	1180	1220

Tab. 68: pH-Werte in drei Bodentiefen (cm) der verschiedenen Düngungsparzellen in den untersuchten Wäldern (in H₂0).

Düngungsvar.	0 g/m^2				300 g/m ²	2	600 g/m ²			
	1985	1986	1987	1985	1986	1987	1985	1986	1987	
Fichte 0-10 cm	3,23	3,10	3,48	3,44	3,85	4,25	3,31	3,50	3,95	
10-20 cm	3,20	3,16	3,44	3,35	3,72	3,82	3,54	3,55	3,53	
20-40 cm	2,77	3,42	3,64	3,66	3,71	4,03	3,76	3,91	3,86	
Eiche 0-10 cm	3,51	3,19	3,85	3,68	3,70	4,16	3,83	3,79	4,26	
10-20 cm	3,79	3,49	3,89	3,85	3,67	4,22	4,06	4,08	4,13	
20-40 cm	4,31	4,07	4,33	4,35	4,26	4,55	4,36	4,43	4,45	
Buche 0-10 cm	3,73	3,49	3,91	4,02	4,05	4,52	4,26	4,52	5,14	
10-20 cm	3,86	3,72	3,95	3,90	3,77	4,04	4,19	3,93	4,22	
20-40 cm	4,01	4,15	4,32	4,11	4,13	4,41	5,25	4,98	4,89	

7.4 Umsetzung der Streu durch die Bodenfauna

Die Kalkmergeldüngung hat in Wäldern einen erheblichen Einfluß auf die Zusammensetzung der Bodenfauna. Bei verschiedenen Untersuchungen (WEIGMANN et al. 1989, IRMLER & HEYDEMANN 1989, HARTMANN et al. 1989) zeigte sich immer wieder, daß die Makrofauna und besonders die Regenwürmer (Lumbricidae) einen enormen Zuwachs erfahren, wenn der Waldboden gekalkt wird. Damit verbunden ist ein Anstieg der gesamten Biomasse der Bodentiere, die in den drei untersuchten Wäldern deutlich zu beobachten ist. Allerdings fällt der Zuwachs der Biomasse in den drei Wäldern unterschiedlich hoch aus (Abb. 61). Im Buchenwald bei Siggen liegt die Biomasse in den gekalkten Flächen um ca. 30 % höher als in den ungekalkten Flächen, wobei kein Anstieg von der Parzelle mit 300 g/m² auf die mit 600 g/m² zu erkennen ist. In den Geestwäldern ist dagegen in den gekalkten Flächen ein Zuwachs von 50% bis 100 % zu messen und der Zuwachs der Biomasse wird durch eine Düngungsgabe von 600 g/m² gegenüber der 300 g/m² Applikation noch gesteigert. Insbesondere im Fichtenwald fällt der Biomassezuwachs verhältnismäßig hoch aus. Zusätzlich ist dort, aber auch in dem Eichenwald, eine stetige Steigerung der Biomasse von 1985 bis 1987 in der ungedüngten Kontrollfläche zu beobachten. Für diese Unterschiede können wie im Buchenwald bei Siggen lokale und saisonale Differenzen verantwortlich sein. Andererseits könnte ein kausaler Zusammenhang mit den im Boden der Kontrollfläche zunehmenden Elementkonzentrationen vorhanden sein.

Die Calcium- und Magnesium-Umsätze der Fauna wurden nach den im Kapitel 6.3 geschilderten Verfahren für die verschiedenen Düngungsparzellen abgeschätzt (Tab. 69 bis Tab. 71). Die Kalkmergeldüngung löst einen Sukzessionsprozeß in den Düngungsparzellen aus, der sich in einem Anstieg der Biomassen und in der Veränderung der Dominanzstruktur der Bodenfauna bemerkbar macht. Es erhebt sich daher die Frage, in wieweit die Daten aus den Düngungsparzellen mit der Kontrollparzelle verglichen werden können, um eine Abschätzung der Leistungsveränderung der Bodenfauna durch die Düngung vorzunehmen. Nach den Ergebnissen der Biomasseberechnung lagen im 3. Jahr der Untersuchung nur noch geringe Änderungen gegenüber dem Vorjahr vor (Abb. 61), so daß

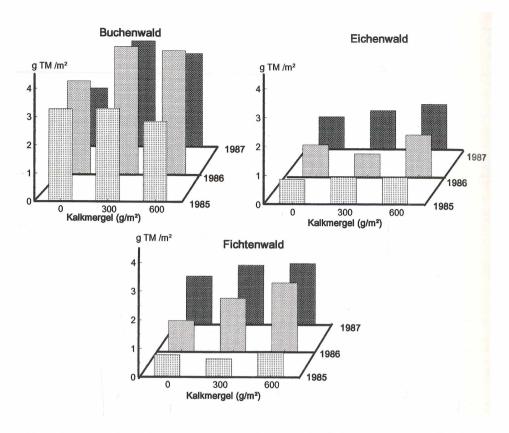


Abb. 61: Biomassen der Bodentiere (g $\rm TM/m^2)$ in den unterschiedlichen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder für die Jahre 1985 bis 1987.

eine gewisse Abschwächung der Sukzessionsprozesse mit dem 3. Jahr zu vermuten ist. Daher wurden als Vergleichswerte zu der Kontrollfläche nur die Daten des Jahres 1987 gewertet. Die durch die Kalkmergeldüngung besonders geförderten Gastropoda und Isopoda weisen die stärksten Anteile an der Festlegung des Calciums in der tierischen Produktion im Buchenwald bei Siggen auf. Die Schnecken allein haben durch ihre Produktion in der 300 g/m² Parzelle über 70 % und in der 600 g/m² Parzelle über 80 % Anteil an den Ca-Umsätzen durch die Bodenfauna. Selbst bei Mg liegt ihr Anteil noch über 50 % des in den Bodentieren gespeicherten Magnesiums. Wo diese Tiergruppen fehlen, sinkt die Ca- und Mg-Menge in der Bodentierbiomasse auf 1/10 derjenigen des Buchenwaldes ab.

Demgegenüber haben die Lumbricidae, die Elateridae und die detritophagen Dipterenlarven nur einen geringen Einfluß auf die Ca- und Mg-Speicherung. Sie besitzen aber durch ihre hohen Verzehrleistungen einen starken Umsatz an Ca- und Mg-Mengen aus der Streu. Dadurch wird die Umsatzleistung in den Geestwäldern für Ca und Mg nur auf ca. 50 % derjenigen des Buchenwaldes gesenkt, während die in der Biomasse festgelegte Menge nur bei ca. 10 % des Buchenwaldes liegt.

Tab. 69: Mengen von Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Buchenwaldes bei Siggen für die Biomasse B (mg/m²), Produktion P (mg/m²•a) und Konsumtion C (mg/m²•a) für das Jahr 1987 in den Düngungsvarianten 300 g/m² (300) bzw. 600 g/m² (600).

	Ca 300		Mg 300			Ca 600			Mg 600			
	В	P	С	В	P	C	В	P	C	В	P	С
Collembola	1,9	9,5	27,2	0,3	1,4	3,9	1,2	5,9	16,9	0,2	0,8	2,4
Oribatida	1,3	3,2	7,2	0,2	0,4	0,9	0,5	1,3	3,9	0,1	0,2	0,4
Enchytraeidae	1,6	3,9	13,0	0,2	0,5	1,6	1,5	3,7	12,4	0,2	0,5	1,6
Lumbricidae	3,2	1,6	12,3	0,3	0,1	1,0	7,6	3,8	29,2	0,6	0,3	2,4
Isopoda	8,3	15,7	47,6	0,3	0,6	1,9	9,3	17,6	53,4	0,4	0,7	2,2
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,7	6,4	63,6	0,1	0,3	2,6
Diptera det.	0,7	2,7	17,8	0,1	0,4	2,5	0,5	1,8	11,9	0,1	0,3	1,7
Gastropoda	66,2	191,9	274,2	2,1	6,0	8,6	98,5	285,5	407,9	3,1	8,9	12,7
Dermaptera	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0
Elateridae	0,6	3,0	20,2	0,2	0,8	5,0	0,4	2,0	13,7	0,1	0,5	3,3
Gamasina	1,3	4,6	6,1	0,2	0,7	0,9	1,0	3,4	4,5	0,1	0,5	0,6
Staphylinidae	0,6	2,8	4,0	0,1	0,7	1,0	0,4	2,2	3,1	0,1	0,5	0,8
Carabidae	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0
Cantharidae	0,3	0,9	1,4	0,1	0,2	0,2	0,2	0,7	1,0	0,0	0,1	0,2
Araneida	0,4	1,5	1,5	0,1	0,4	0,4	0,2	0,7	0,7	0,0	0,2	0,2
Opilionida	0,2	1,0	1,0	0,1	0,3	0,3	0,1	0,5	0,5	0,0	0,1	0,1
Chilopoda	0,3	0,6	0,9	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3	0,4	0,0	0,1	0,1
Diptera zoo.	0,3	0,9	1,4	0,1	0,2	0,2	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0
Summe mg/m ²	85,3	234,6	408,8	4,0	11,3	24,9	122,1	330,2	605,6	5,0	13,2	29,0

Tab. 70: Mengen von Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Eichenwaldes des Segeberger Forstes für die Biomasse B (mg/m²), Produktion P (mg/m²•a) und Konsumtion C (mg/m²•a) für das Jahr 1987 in den Düngungsvarianten 300 g/m² (300) bzw. 600 g/m² (600).

	Ca 300			Mg 300)	Ca 600			Mg 600			
¥	В	P	C	- B	P	C	В	P	C	В	P	C
Collembola	1,8	8,6	24,6	0,3	1,2	3,5	1,9	9,2	26,2	0,3	1,3	3,7
Oribatida	1,0	2,6	5,8	0,1	0,3	0,7	1,1	2,7	6,0	0,1	0,3	0,7
Enchytraeidae	0,8	1,9	6,3	0,1	0,2	0,8	0,5	1,2	4,1	0,1	0,2	0,5
Lumbricidae	2,0	1,0	7,7	0,2	0,1	0,6	5,7	2,8	21,9	0,5	0,2	1,8
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Diptera det.	1,7	6,1	41,0	0,2	0,9	5,9	1,0	3,6	23,7	0,1	0,5	3,4
Gastropoda	0,4	1,2	1,7	0,0	0,1	0,1	4,2	12,2	17,4	0,1	0,4	0,5
Dermaptera	0,1	0,2	0,2	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3	0,3	0,0	0,1	0,1
Elateridae	0,4	2,2	14,6	0,1	0,5	3,6	0,3	1,7	11,2	0,1	0,4	2,8
Gamasina	0,6	2,1	2,8	0,1	0,3	0,4	0,7	2,3	3,0	0,1	0,3	0,4
Staphylinidae	0,6	2,8	4,0	0,1	0,7	1,0	0,2	1,0	1,4	0,1	0,3	0,4
Carabidae	0,3	0,6	0,9	0,1	0,2	0,2	0,1	0,2	0,3	0,0	0,1	0,1
Cantharidae	0,1	0,3	0,4	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0
Araneida	0,2	0,6	0,6	0,0	0,2	0,2	0,4	1,6	1,6	0,1	0,5	0,5
Opilionida	0,0	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,3	0,0	0,1	0,1
Chilopoda	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,1	0,3	0,3	0,0	0,0	0,1
Diptera zoo.	0,4	1,3	2,0	0,1	0,2	0,3	0,2	0,6	1,0	0,0	0,1	0,2
Summe mg/m²	8,8	23,4	88,7	1,3	3,9	14,1	14,7	30,8	92,7	1,4	3,4	11,6

Tab. 71: Mengen von Calcium (Ca) und Magnesium (Mg) in der Bodenfauna des Fichtenwaldes des Segeberger Forstes für die Biomasse B (mg/m²), Produktion P (mg/m²•a) und Konsumtion C (mg/m²•a) für das Jahr 1987 in den Düngungsvarianten 300 g/m² (300) bzw. 600 g/m² (600).

	Ca 300			Mg 300			Ca 600			Mg.600		
	В	P	С	В	P	C	В	P	С	В	P	С
Collembola	0,6	2,8	7,9	0,1	0,4	1,1	0,7	3,4	9,6	0,1	0,5	1,4
Oribatida	2,7	6,8	15,0	0,3	8,0	1,9	2,7	6,8	15,0	0,3	8,0	1,9
Enchytraeidae	0,7	1,7	5 <i>,</i> 7	0,1	0,2	0,7	0,9	2,2	7,4	0,1	0,3	0,9
Lumbricidae	3,5	1,7	13,3	0,3	0,1	1,1	3,9	2,0	15,1	0,3	0,2	1,3
Isopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0
Diplopoda	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0
Diptera det	2,4	8,6	57,4	0,3	1,2	8,2	2,2	7,9	52,9	0,3	1,1	7,6
Gastropoda	0,9	2,5	3,5	0,1	0,1	0,2	7,2	21,0	29,9	0,2	0,7	0,9
Dermaptera	0,1	0,4	0,4	0,0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2	0,0	0,0	0,0
Elateridae	0,4	2,0	13,2	0,1	0,5	3,3	0,5	2,5	16,6	0,1	0,6	4,1
Gamasina	1,0	3,4	4,5	0,1	0,5	0,6	0,8	2,7	3,6	0,1	0,4	0,5
Staphylinidae	0,3	1,3	1,8	0,1	0,3	0,5	0,4	1,7	2,5	0,1	0,4	0,6
Carabidae	0,1	0,3	0,4	0,0	0,1	0,1	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0	0,0
Cantharidae	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0	0,1	0,2	0,3	0,0	0,0	0,0
Araneida	0,2	0,7	0 <i>,</i> 7	0,1	0,2	0,2	0,2	0,9	0,9	0,1	0,3	0,3
Opilionida	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,1	0,1
Chilopoda	0,7	1,5	2,0	0,1	0,2	0,3	0,7	1,6	2,1	0,1	0,3	0,4
Diptera ca	0,2	0,5	0,7	0,0	0,1	0,1	0,1	0,3	0,5	0,0	0,1	0,1
Summe mg/m²	13,1	31,5	119,2	1,7	4,6	17,4	19,9	50,3	147,7	1,9	5,3	18,7

Ein Vergleich der in der tierischen Biomasse produzierten Ca-Menge in den verschiedenen Düngungsparzellen ergibt neben der absolut angestiegenen Menge auch einen geringen prozentualen Anstieg mit zunehmender Düngungsapplikation (die Werte der 0 Parzelle sind in Kapitel 6.2 dargestellt). Nur im Eichenwald des Segeberger Forstes ist für die 300 g/m² Parzelle keine Steigerung gegenüber der Kontrolle zu messen. Unter Einbeziehung des Ca-Inputs durch die Bodenvegetation erreicht nur der Buchenwald bei Siggen nennenswerte tierische Anteile an der gesamten in der Biomasse zirkulierenden Ca-Menge zwischen 6 % und 10 %. In den beiden Geestwäldern steigt auch in den gedüngten Parzellen die tierische Ca-Produktion kaum über 1 % der am Biomasseumsatz beteiligten Menge. Anders verhält sich die bei der Konsumtion durch die saprophagen Tiere fließende Ca-Menge (Tab. 72 und 73). Ihr Anteil liegt zwischen 2 % und 20 % der durch die Streu eingebrachten Ca-Menge. Während der prozentuale Anteil an den Ca-Umsätzen in der Streu durch die Bodentiere im Buchenwald bei Siggen sinkt, ist in den beiden Geestwäldern eine geringe Steigerung zu verzeichnen, die in der 600 g/m² Parzelle ca. 1/4 gegenüber der Kontrollfläche beträgt. Hiermit verbunden ist auch eine Zunahme der calciphilen Tierarten, von denen sich 1987 bereits einige Arten in den gedüngten Parzellen der Geestwälder einfinden, wo sie vorher nicht vorhanden waren (IRMLER et al. 1989). Mit dem Anstieg der saprophagen Umsätze der Bodentiere geht ein Absinken der zoophagen Umsätze einher. Durch die zunehmende Kalkmergelapplikation nimmt der Einfluß der zoophagen Bodentiere auf die Produktion der gesamten Bodentiere ab. Auch hierbei sind die relativen Beziehungen zum Teil erheblich. Sie können in den stark gedüngten Parzellen nur noch 1/3 der Kontrollflächen erreichen. Diese Tendenz entspricht der bereits zwischen den einzelnen Wäldern gefundenen Verhältnisse, bei denen auch mit abnehmendem Ca-Gehalt in den Wäldern die Prädatorendichte zunahm (siehe Kapitel 6.1 und 6.2).

Tab. 72: Vergleich der Ca-Einträge ($g/m^2 \bullet a$) auf den Boden mit der Produktion und Konsumtion durch die saprophagen und zoophagen Bodentiere in den verschiedenen Düngungsparzellen (Kalkmergel g/m^2) der drei untersuchten Wälder (C= Konsumtion, sapr=Saprophage, zoo= Zoophage; weitere Erklärung siehe Tab. 54).

Varianten		Streu- fall	Boden Veget.	Prod.	Prod. %	C sapr	C sapr %	C zoo	C zoo %
Buche	0	2,35	0,82	0,20	6,3	0,41	21,8	0,02	8,5
	300	2,43	1,30	0,23	6,3	0,40	10,7	0,02	7,0
	600	2,50	1,10	0,33	9,2	0,07	16,6	0,01	3,2
Eiche	0-2	2,71	0,16	0,02	0,7	0,07	2,4	0,01	37,3
	300	3,12	0,17	0,02	0,7	0,09	2,6	0,01	48,2
	600	3,33	0,73	0,03	0,8	0,10	3,0	0,01	26,5
Fichte	0	2,24	0,24	0,02	1,0	0,23	9,3	0,01	36,5
	300	2,54	0,45	0,03	1,1	0,45	14,9	0,01	33,5
	600	2,46	0,71	0,05	1,6	0,47	14,9	0,01	20,4

Tab. 73: Vergleich der Mg-Einträge (mg/m² •a) auf den Boden mit der Produktion und Konsumtion durch die saprophagen und zoophagen Bodentiere in den verschiedenen Düngungsparzellen (Kalkmergel g/m²) der drei untersuchten Wälder (C= Konsumtion, sapr=Saprophage, zoo= Zoophage; weitere Erklärungen siehe Tab. 54).

Varianten	,	Streu- fall	Boden Veget.	Prod.	Prod. %	C sapr	C sapr %	C zoo	C zoo %
Buche	0	310	270	11,9	1,9	29,8	5,1	3,6	30,3
	300	310	340	11,3	1,7	20,5	3,1	3,2	28,4
	600	340	320	13,2	2,0	26,0	3,9	2,1	15,7
Eiche	0	430	50	3,4	0,7	10,5	2,2	1,6	47,1
	300	500	50	3,9	0,7	11,5	2,1	2,3	59,0
	600	530	150	3,4	0,5	10,7	1,6	1,7	48,2
Fichte	0	210	80	4,1	1,4	15,3	5,3	1,7	41,3
	300	190	100	4,6	1,6	13,2	4,6	1,9	41,3
	600	200	180	5,3	1,4	13,9	3,7	2,0	37,7

Der Biomasseanstieg der Bodentiere durch die Kalkmergeldüngung läßt auch einen steigenden Einfluß auf die Abbauraten (k) in der Streu vermuten. Die wegen dieses Zusammenhanges ausgeführten Netzbeutelversuche mit Laubstreu ergeben jedoch widersprüchliche Ergebnisse (Abb. 62). In dem Fichtenwald des Segeberger Forstes konnten wegen der geringen Größe der Nadeln nur Versuche mit den Netzbeuteln mittlerer und feiner Maschenweite durchgeführt werden. Unterschiede zwischen den Düngungsparzellen konnten statistisch nicht abgesichert werden. Sie lagen relativ einheitlich zwischen 51 %/Jahr und 57 %/Jahr. Differenzen zwischen den beiden Netzbeuteltypen traten nicht auf. Auch in den beiden Laubwäldern, dem Eichenwald und dem Buchenwald, waren für die beiden feinmaschigen Netzbeuteltypen keine absicherbaren Unterschiede zwischen den Düngungsparzellen meßbar. Die Abbauraten lagen im Eichenwald bei durchschnittlich 48 %/Jahr und im Buchenwald bei ca. 35 %/Jahr. Bei den grobmaschigen Netzbeuteln

traten im Eichenwald nur leichte Steigerungen der Abbaurate mit zunehmender Kalkmergelapplikation auf, die statistisch nur mit 5 %iger Irrtumwahrscheinlichkeit abgesichert werden konnten. Die Steigerung gegenüber der Kontrollfläche beträgt nur ca. 5 %/Jahr. Dagegen sind die Unterschiede zwischen den Düngungsparzellen des Buchenwaldes sehr deutlich. Die Abbaurate zwischen der Kontrollfläche und der Parzelle mit 600 g Kalkmergel/m² verdoppelt sich nahezu und ist mit einer Irrtumwahrscheinlichkeit von < 0,01 % gut abgesichert.

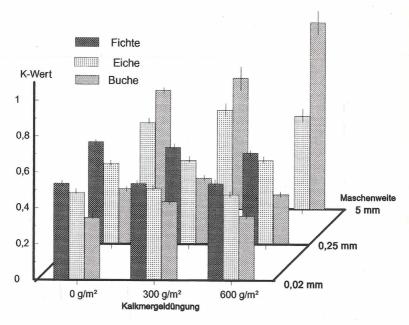


Abb. 62: Abbauraten (k) der Laubstreu in den Netzbeuteln mit drei verschiedenen Maschenweiten in den Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder

Der Verlauf des Streuabbaus läßt ebenso keine Unterschiede zwischen den Düngungsparzellen erkennen (Abb. 63). Eine jahreszeitliche Veränderung des Abbauverhaltens ist in keinem Fall nachzuweisen. Im Fichtenwald nimmt in allen Düngungsvarianten die Nadelstreumenge logarithmisch, im Eichenwald linear ab. Eine Veränderung in der Dynamik zwischen den drei Netzbeuteltypen ist ebenfalls nicht festzustellen. Alle diese Fakten deuten daraufhin, daß durch die Düngung im Zeitraum der drei Untersuchungsjahre keine prinzipielle Veränderung im Abbauprozeß stattgefunden hat. In beiden Wäldern scheint die Kalkdüngung daher weder auf die Geschwindigkeit noch auf die funktionellen Gruppen einen Einfluß auszuüben. Anders ist dagegen im Buchenwald bei Siggen ein Auseinanderdriften der drei Netzbeuteltypen deutlich erkennbar. Die Makrofauna beginnt bereits nach dem ersten halben Jahr einen intensiven Abbau der Laubstreu, während sich der Anteil der Mesofauna und der Mikroorganismen am Abbau abschwächt. In der 0-Parzelle wird in diesen beiden Netzbeuteltypen eine mehr oder weniger lineare Abnahme gemessen. Demgegenüber scheint die Abbaurate in der Parzelle mit 600 g Kalkmergel/m² auf ein steady state hinzustreben. Insbesondere in den Netzbeuteln mittlerer Maschenweite sinkt die Abbaurate nach zwei Abbaujahren stark ab.

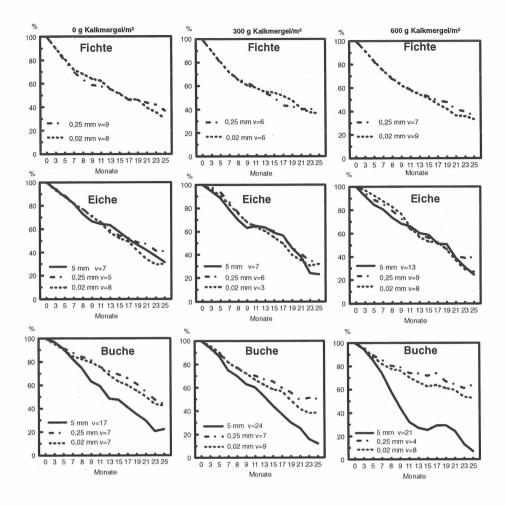


Abb. 63: Restmengen an Laubstreu in den Netzbeuteln unterschiedlicher Maschenweite in den unterschiedlichen Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder (die Werte wurden als gewichtete gleitende Mittel errechnet. v=durchschnittliche Varianz der Versuchsreihe).

In den Netzbeutelversuchen der drei Wälder wurden die Mg- und Ca-Veränderungen während des Abbauprozesses untersucht. Die Konzentrationen an Mg und Ca steigen im Laufe des Versuches in nahezu allen Netzbeuteln mehr oder weniger an (Abb. 64 und Abb. 65). Nur in den Kontrollparzellen des Eichenwaldes und des Fichtenwaldes ist im zweiten Jahr eine leichte Konzentrationsabnahme für Mg zu verzeichnen. Die Konzentrationszunahmen erfolgen besonders stark in den Düngungsparzellen, wobei keine allgemeine Tendenz im Zusammenhang mit den Netzbeuteltypen oder den Düngungsvarianten zu erkennen ist. Auffällig ist im Buchenwald bei Siggen, daß die Ca-Konzentrationen in den Netzbeuteln mit grober Maschenweite regelmäßig unter den beiden anderen Netzbeuteltypen lagen. Außerdem läßt sich für beide Elemente ein wellenförmiger Verlauf der Konzentrationsänderungen beobachten, aus dem sich allerdings keine allgemein gültige

Saisonalität sicher ausmachen läßt. Möglicherweise liegt besonders in den Wintermonaten eine steigende Konzentration für Mg und Ca in den Netzbeuteln vor. Besonders in den beiden Laubwäldern fallen die beiden Depressionen der Ca-Konzentration jeweils in die Monate August/September der beiden Untersuchungsjahre, so daß ein Zusammenhang mit der Jahressaisonalität möglich ist. Für Mg scheint ein ähnlicher aber weniger deutlicher Einfluß der Jahreszeiten vorzuliegen. Die Interpretation der Konzentrationsänderungen ist deshalb so schwer, da zwei gegensätzliche Prozesse auf die Elementkonzentrationen in den Netzbeuteln wirken. Zum einen können die Elemente aus der Umgebung durch lateralen Wasserzustrom oder durch Tiere und ihre Faecesproduktion in die Netzbeutel eingeschwemmt bzw. eingetragen werden. Zum anderen mag auch die gezielte Ca- oder Mg-Aufnahme durch Tiere mit anschließender Abwanderung die Konzentrationen verändern. Der Konzentrationsverlauf der beiden Elemente muß keinesfalls allein die durch den Abbau der Laubstreu verursachten Konzentrationsveränderungen widerspiegeln.

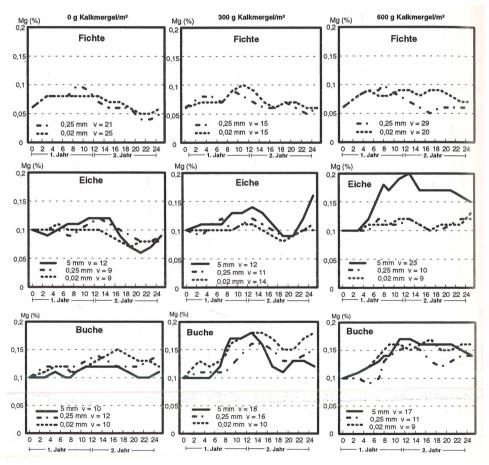


Abb. 64: Änderung der Mg-Konzentrationen in der Laubstreu der Netzbeutel mit unterschiedlicher Maschenweite in den drei Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder (v = durchschnittliche Varianz des Netzbeuteltyps).

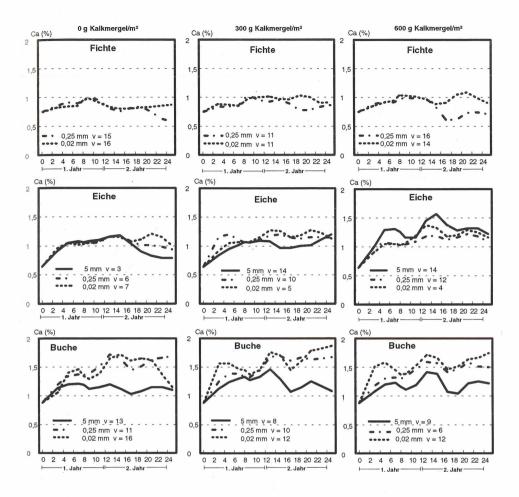


Abb. 65: Änderung der Ca-Konzentrationen in der Laubstreu der Netzbeutel mit unterschiedlicher Maschenweite in den drei Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder (v = durchschnittliche Varianz des Netzbeuteltyps).

Entsprechendes gilt für die Mengenveränderungen der beiden Elemente im Abbauprozess (Abb. 66 und Abb. 67). Durch nicht zu unterscheidende Ein- und Austräge mineralischer Bestandteile können möglicherweise Dynamiken während des Abbauprozesses überlagert werden. Im Fichtenwald, in dem es durch das Fehlen der Bioturbation zum geringen Eintrag mineralischer Bestandteile in die Laubstreu kommt, ist nur zu Beginn des Versuchs eine geringe Mengenanreicherung der beiden Elemente in den Netzbeuteln zu messen. Danach fällt die Menge kontinuierlich ab.

Anders dagegen steigt die Menge in den beiden Laubwäldern sowohl für Ca als auch Mg in den Netzbeuteln zum Teil erheblich an. Dieser Anstieg fällt mit zunehmender Düngungsapplikation so stark aus, daß er wahrscheinlich hauptsächlich auf den lateralen Eintrag von eingeschwemmtem Boden zurückzuführen ist. Während nach dem Anstieg im

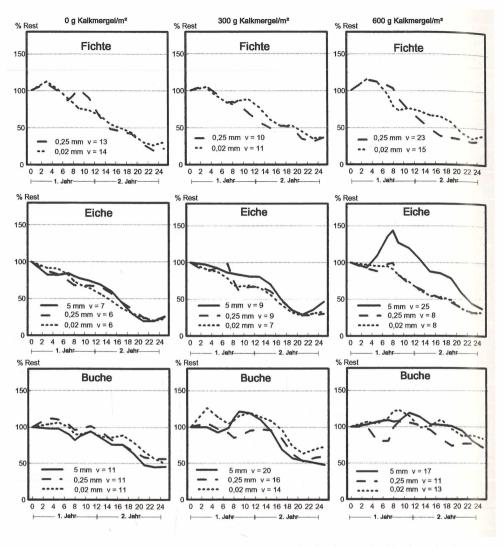


Abb. 66: Restmengen an Mg in % der Ausgangsmenge in der Laubstreu der Netzbeutel mit unterschiedlicher Maschenweite in den drei Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder (v = durchschnittliche Varianz des Netzbeuteltyps).

Eichenwald eine mehr oder weniger beständige Mengenabnahme verzeichnet wird, ist sie im Buchenwald vergleichsweise zögerlich. Insbesondere in der $600~g/m^2$ Parzelle verläuft die Mengenabnahme für die beiden Elemente nur äußerst langsam im Vergleich zu der starken Abnahme des Gesamtgewichts.

Durch die Netzbeutelversuche lassen sich die aus dem Nahrungsbedarf der Bodentiere abgeschätzten Leistungen überprüfen. Die Netzbeutelversuche ergeben, daß die Bodenfauna in der Kontrollfläche des Buchenwaldes bei Siggen im ersten Jahr 16 % und im 2 Jahr

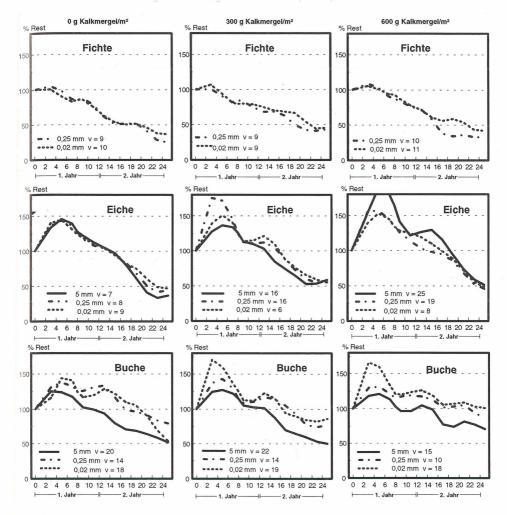


Abb. 67: Restmengen an Ca in % der Ausgangsmenge in der Laubstreu der Netzbeutel mit unterschiedlicher Maschenweite in den drei Düngungsparzellen der drei untersuchten Wälder (v = durchschnittliche Varianz des Netzbeuteltyps).

weitere 4 % der Streu eines Jahrganges verzehren. Dem stehen durch die Mikroorganismen im 1. Jahr 32 % und im 2. Jahr 27 % gegenüber. Die Bodenfauna ist also in den ersten beiden Jahren mit ca. 20 % am Streuverzehr beteiligt. Bei einem Streueintrag von 2,35 g Ca/m²•a ergibt sich eine Verzehrleistung von 0,5 g Ca/m²•a. Durch die Nahrungsbedarfsabschätzung wurden 0,4 g Ca/m²•a für die saprophagen Bodentiere errechnet. Ähnliche Übereinstimmungen zeigen auch die beiden Düngungsparzellen. In der 300 g/m² Parzelle werden in den beiden Jahren 31 % durch die Bodentiere und 59 % durch die Mikroorganismen umgesetzt. Der Wert von 31 % entspricht einer Verzehrleistung von 0,8 g Ca/m²•a im Jahr gegenüber 0,4 g Ca/m²•a der Nahrungsbedarfsabschätzung. In der 600

g/m² Parzelle stehen in beiden Jahren 45 % Verzehrleistung durch die Bodenfauna 49 % durch die Mikroorganismen gegenüber. Die Leistung der Bodentiere entspricht 1,1 g Ca/m²•a, bei 0,6 g Ca/m²•a der Nahrungsbedarfsanalyse. Für den Mg-Umsatz lassen sich ähnlich Ergebnisse ermitteln. In beiden Fällen werden ca. 0,03 g Mg/m²•a an Streuverzehr errechnet. In allen drei Flächen stimmen die durch verschiedene Methoden ermittelten Werte relativ gut überein, so daß die Leistung der Bodentiere in der Größenordung richtig abgeschätzt zu sein scheint.

Die Messungen der Ca-Mengen in den Netzbeuteln ergeben für die beiden Laubwälder einen starken Anstieg der Ca-Konzentrationen in den ersten 4 Monaten der Abbauversuche. Eine Abschätzung der Mengenanteile der unterschiedlichen Kompartimente der Bodenorganismen führt für die Kontrollfläche des Buchenwaldes bei Siggen zu folgendem Ergebnis: Ein Anstieg auf 130 % der ursprünglich in der Streu vorhandenen Ca-Menge (Abb. 65) entspricht einer Mengenzunahme von 2,35 g Ca/m² auf 3,06 g Ca/m² mit ca. 0,7 g Ca/m². Die Ca-Menge in den erfaßten Bodentieren beläuft sich aber nur 0,07 g Ca/m². Diese Menge an Bodentieren könnte ca. 0,13 g Ca/m² durch Eintrag ihrer Faeces in dem genannten Zeitraum am Ca-Anstieg beigetragen haben. Beides summiert sich auf ca. 0,2 g Ca/m², so daß mindestens 0,5 g Ca/m² durch Mikroorganismen, Pilze oder durch rein physikalisches Einschwemmen von Bodenpartikeln bewirkt wird. Die große Rolle der Mikroorganismen für den Anstieg der Ca-Mengen in der Streu wird auch durch die regelmäßig ansteigenden Konzentrationen in den feinmaschigen Netzbeuteln deutlich. In dem Buchenwald bei Siggen bewirkt die Makrofauna insgesamt eine Mobilisierung des Ca.

Anders stellen sich die Verhältnisse in dem Eichenwald des Segeberger Forstes dar. Hier ist durch die Netzbeutelversuche nur eine äußerst geringe Leistung der Bodenfauna auf den Streuabbau festzustellen. Es können in der Kontrollfläche maximal 1 % der Streu durch Bodentiere verzehrt worden sein, gegenüber 69 % durch die Mikroorganismen. Ähnlich sieht es in den beiden Düngungsparzellen aus, wo ca. 2 % durch die Bodenfauna über 70 % durch Mikroorganismen gegenüberstehen. Diese Werte würden einer Ca-Umsetzung von ca 0,03 bis 0,07 g Ca/m²•a entsprechen. Die Nahrungsbedarfsanalyse ergab Werte zwischen 0,07 und 0,10 g Ca/m²•a. Auch für Mg bieten sich nach der Netzbeutelmethode zu geringe Verzehrleistungen der Saprophagen von 0,004 bis 0,01 g Mg/m²•a gegenüber 0,01 g Mg/m²•a nach der Nahrungsbedarfsanalyse. Diese Diskrepanz spricht dafür, daß die Bodentiere des Eichenwaldes möglicherweise Pilze und andere Mikroorganismen abweiden, aber auch die Streu der Bodenvegetation als entscheidender Nahrungsfaktor in den Stoffumsatz der Bodentiere einbezogen werden muß. Die Ca-Menge in den Netzbeuteln steigt in den verschiedenen Düngunsparzellen zum Teil auf über 160 % des Ausgangswertes, in der Kontrollfläche auf ca. 140 %. Bei einem Streueintrag von 2,7 g Ca/m² müssen 1,1 g Ca/m² hinzukommen, um diesen Wert zu erreichen. Die Bodenfauna kann durch Einwanderung und Faecesbildung in dieser Zeit höchstens mit 0,1 g Ca/m² beitragen, so daß ca. 1 g Ca/m² durch mikrobielle Einwanderung oder pysikalische Einschwemmung von Boden hinzukommen müssen. Eine Mobilisierung von Ca oder Mg ist durch die Einwirkung der Fauna nicht zu erkennen.

Für den Fichtenwald des Segeberger Forstes ist leider der Einfluß der Makrofauna durch das Fehlen der Netzbeutel grober Maschenweite und das Verwenden von frischen Nadeln nicht realistisch nachzuvollziehen. Während der Konzentrationsverlauf für die beiden Elemente im ersten Jahr der Untersuchung weitgehend parallel verläuft, scheint es im zweiten Jahr zu einer Mobilisierung durch die Mesofauna zu kommen, da die Konzentrationen in den Netzbeuteln mittlerer Maschenweite gegenüber denjenigen feiner Maschenweite etwas absinken. Dadurch werden in den Netzbeuteln mittlerer Maschenweite die Ca-Mengen rascher freigesetzt als dies auf Grund der Gewichtsabnahmen der Netzbeutelstreu zu erwarten wäre.

8. Diskussion und Schlußfolgerungen

8.1 Vergleich der biozönotischen Struktur der Wälder

Seit der Aufstellung der biozönotischen Grundregeln (Thienemann 1918) wird der Aufbau und die Vielfalt der Lebensgemeinschaft als wichtiger Indikator für die Pufferkapazität und die Stabilität von Ökosystemen diskutiert. Die Vielfalt der Nahrungsbeziehungen bei hohen Artdiversitäten soll zu einer höheren biozönotischen Verknüpfungsdichte im Nahrungsnetz führen (Hassel 1980, Goodman 1975, Conrad 1972) und damit zu stärkeren Stabilitäten gegenüber Störfaktoren (Orians 1975, Schwelger 1985). Die Vielfalt der Mikrohabitate im Boden (Anderson 1978) soll ebenso die Artdiversität beeinflussen wie die Stärke der Stoffeinträge (Odum 1975). Die Anzahl der Arten und ihr quantitatives Verhältnis zueinander sind daher wichtige Faktoren zur Beurteilung der Funktionsfähigkeit von Ökosystemen. Neben der typischen Faktorenkombination am Standort ist die Gestaltung des Umlandes und die historische Entwicklung entscheidend für die Artenzusammensetzung und die Artendiversität im Ökosystem (Connell 1980).

Hinzu kommt die Mobilität der Tiere, die sich oft über weite Strecken in den untersuchten Biotop verirren, so daß die Artenzahl mit der Dauer der Untersuchung wächst. Insbesondere in den kleinräumig strukturierten Wäldern Schleswig-Holsteins können häufig für Wälder nicht typische Arten auftreten. Ein weiterer wesentlicher Einflußfaktor auf die Höhe der Artenzahl ist die Art und die Menge der angewandten unterschiedlichen Erfassungsmethoden (WOLDA 1981). Die Anzahl der Erfassungsmethoden und die Menge der Proben sowie die Untersuchungszeitspanne lassen die Artenzahl zu einer schwer interpretierbaren Größe werden, die es kaum zuläßt, sie in einen Vergleich einzubeziehen, bei dem diese Faktoren nicht identisch sind. Eine Abschätzung der Artenmenge auf Grund von Artenarealkurven für den Buchenwald bei Siggen sowie für den Eichen- und Fichtenwald des Segeberger Forstes schwankt zwischen ca. 1400 und ca. 2000 Arten der Bodenfauna (IRMLER et al. 1989). Für die bis jetzt am gründlichsten untersuchten Wälder, den Buchenwald und den entwässerten Erlenwald bei Bornhöved, konnten für die hier aufgeführten Gruppen 492 bzw. 602 Arten in der Bodenfauna gefunden werden. Da jedoch ein großer Teil der Tiergruppen (Milben, zahlreiche Familien der Diptera, Hymenoptera u.a.) nicht bearbeitet wurden, ist von einer wesentlich größeren Artenzahl auszugehen. Auch in den bisher am besten untersuchten Wäldern des Göttinger Waldes und des Solling sind zwischen ca. 500 und ca. 900 Arten festgestellt worden, ohne daß auch hier alle Bodentiergruppen taxonomisch bearbeitet wurden (SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Umfangreiche, aber weniger intensiv durchgeführte Untersuchungen in Berliner Wäldern kommen auf 300 bis 400 Arten (WEIGMANN et al. 1989), am Fuße des Schwarzwaldes auf ca. 600 Arten (WEIDEMANN & SCHAUERMANN 1986). Eine Gesamtartenzahl von ca. 1000 Arten in der Bodenfauna für artenreiche Wälder scheint daher auch für schleswig-holsteinische Wälder möglich.

Ein Vergleich der Gesamtartenzahl für die schleswig-holsteinischen Wälder kommt aus den oben angeführten Gründen nicht in Betracht, zumal in keinem Wald alle Tiergruppen bearbeitet wurden. Die Artenzahl kann deshalb nur zu relativen Aussagen herangezogen werden. Bei 7 Waldstandorten war die Art der Erfassung (Quadrat-Methode) gleich. Da aus den Wäldern bei Siggen und im Segeberger Forst nur drei Untersuchungsjahre mit dieser Methode vorliegen, wurden aus den Wäldern bei Bornhöved zu Vergleichzwecken auch nur die 3 Jahre 1988 - 1990 herangezogen. Allerdings ist der Umfang der Probennahmen nicht identisch, so daß auch dieser Vergleich nur eingeschränkt möglich ist und bestimmte Phänomene, wie die geringe Artenzahl im Hang-Mischwald bei Bornhöved, unter

anderem auf die vergleichsweise geringere Probenzahl (2 Parallelproben) zurückgeführt werden kann. Für die untersuchten Tiergruppen ergaben sich ca. 400 Arten. Die weitaus artenreichsten Biotope scheinen die feuchten Wälder wie der Buchenwald bei Siggen oder der entwässerte Erlenwald bei Bornhöved zu sein. Sowohl zur nassen (Erlenbruch) als auch zur trockenen Seite (Wälder der Geest auf sandigen Böden) hin kommt es zur Einbuße von Arten der hier behandelten Tiergruppen (Tab. 73). Weiterhin scheint beim Nadelwald eine geringe Artenverarmung vorzuliegen. Insgesamt kann jedoch weder der Artenrückgang zu den trockenen Wäldern noch zu den nassen Wäldern als dramatisch bezeichnet werden. Die geringe Artenzahl in dem nassen Erlenbruch kann auch auf die Dominanz bestimmter Dipterenfamilien zurückzuführen sein, die taxonomisch nicht bearbeitet wurden und daher nicht in diesen Vergleich einfließen.

Tab. 73: Artenzahlen verschiedener Bodentiergruppen in den untersuchten Wäldern aufgrund der Erhebungen mit der Quadrat-Methode (Erwa= Erlenwald, Erbr = Erlenbruch).

Gruppe	Siggen	Sege	berg	Bornhöved			
	Buche	Eiche	Fichte	Buche	Misch	Erwa	Erbr
Collembola	33	34	29	35	40	36	28
Gastropoda	10	5	3	9	11	16	12
Lumbricidae	4	2	2	2	4	6	6
Diplopoda	3	0	0	1	5	4	2
Isopoda	4	1	0	1	5	5	5
Araneida	23	28	25	27	21	30	13
Opilionida	3	3	4	3	4	5	3
Lepidoptera	2	2	0	2	2	2	0
Trichoptera	1	0	0	0	1	1	1
Dermaptera	1	1	0	1	1	1	1
Elateridae	3	3	3	3	2	2	1
Carabidae	10	4	5	7	2	7	2
Staphylinidae	47	28	22	36	24	39	17
übr. Coleoptera	42	21	15	40	23	24	14
Summe	186	132	110	167	145	178	105

Eine bessere Vergleichsmöglichkeit als die Artenzahl bietet die Artendichte, die die Menge der Arten einer bestimmten Flächeneinheit wieder gibt. Hierzu wurde die durchschnittliche Artenmenge/Jahr für Probeflächen von 0,1 m² über den Zeitraum von drei Jahren bestimmt (Abb. 68). In die Berechnung gehen die Tiergruppen der Makrofauna mit Ausnahme der Zweiflügler (Diptera) und der Hauptflügler (Hymenoptera) sowie aus der Mesofauna die Springschwänze (Collembola) ein. Danach konnten die höchsten Artendichten im Bereich der feuchten Wälder mit einem Bodenwassergehalt von über 32 % festgestellt werden. In diesen Waldstandorten liegt die Artendichte zwischen 90 und 100 Arten/0,1 m² in der Jahressumme. Wahrscheinlich sinkt die Artendichte in Richtung sehr nasser Standorte wieder ab, wie die fallende Tendenz der Artendichte vom feuchten Erlenwald zum nassen Erlenbruch bei Bornhöved andeutet. Ein starker Abfall wird im

Bereich der mesohygrischen und trockenen Waldstandorte deutlich. Mit zunehmender Trockenheit fällt die Artendichte auf 50 bis 70 Arten/0,1 m². Auffällig ist die niedrige Artendichte im Fichtenwald des Segeberger Forstes. Obwohl dieser Wald feuchter als der Eichenwald ist, beide aber zu derselben Vegetationseinheit zu zählen sind, liegt im Fichtenwald die Artendichte um nahezu 20 Arten/0,1 m² niedriger als dort. Dies kann in Zusammenhang mit der starken Nährstoffarmut und der sauren Rohhumusauflage gesehen werden, die ihrerseits auf die anthropogenen Einflüsse auf diesen Wald zurückgeführt werden können.

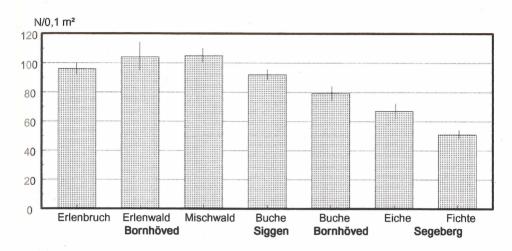


Abb. 68: Artendichten für ausgewählte Bodentiergruppen der Makrofauna und der Mesofauna auf der Fläche von 0,1 m² in der Jahressumme (Durchschnitt von jeweils 3 Jahren; der Mittelstrich gibt die Standardabweichung an).

Ebenso wie die Artenzahl scheint bei der Artendiversität kein großer Unterschied zwischen den Wäldern vorzuliegen. Für alle mit der Quadrat-Methode erfaßten Arten schwankt die Artendiversität (H(s)ln) (SHANNON & WEAVER 1963) nur zwischen 2,3 (Mischwald bei Bornhöved) und 2,9 (Erlenbruch bei Bornhöved), die Evenness (H/H(max)) zwischen 0,5 und 0,6 (Erlenbruch bei Bornhöved). Die verschiedenen Indices der Artendiversität können daher nicht zur Differenzierung der Wälder herangezogen werden (Tab. 74). Sie zeigen lediglich an, daß in allen untersuchten Wäldern eine relativ ausgeglichene zönotische Struktur vorherrscht. Die Bodentiergruppen mit den höchsten Diversitäten sind die Spinnen (Araneida), Kurzflügelkäfer (Staphylinidae) und die Springschwänze (Collembola). Während die Staphylinidae und die Collembola in den feuchten bis nassen Wäldern ihre höchsten Diversitäten erreichen, wurden für die Spinnen hohe Artdiversitäten in den trockenen Wäldern gefunden. IRMLER & HEYDEMANN (1988) fanden steigende Anteile der Spinnen an der gesamten Räuberdichte von feuchten zu trockenen Wäldern und brachten dies in Zusammenhang mit der energiesparenden Jagdtechnik der Spinnen, die ihnen bei abnehmender Beutemenge einen Selektionsvorteil bietet. Dies kann auch ein Grund für die relativ hohen Diversitäten der Spinnen in den Wäldern der Geest sein. Auffällig geringe Diversitäten besitzen die Isopoda und Diplopoda. Sie sind deutlich geringer als z.B. die der Opilionida trotz ähnlich hoher

Artenzahlen. Dies deutet auf eine starke edaphische Sensibilität hin, die verursacht, daß immer nur sehr wenig Arten an die bestimmten Bedingungen des jeweiligen Standortes angepaßt sind.

Tab. 74: Artendiversitäten (H(s) ln) nach Shannon & Weaver (1963) verschiedener Bodentiergruppen in den untersuchten Wäldern.

Gruppe	Siggen	Segeberg		Bornhöved				
	Buche	Eiche	Fichte	Buche	Mischwald	Erlenwald	Erlenbruch	
Collembola	2,1	2,2	2,2	2,3	2,0	2,3	2,4	
Gastropoda	1,7	1,1	1,1	1,7	0,7	1,9	2,0	
Diplopoda	0,5	-	-	0,0	0,9	0,2	0,2	
Isopoda	0,5	0,0	-	0,0	0,3	0,4	0,8	
Araneida	2,1	2,5	2,2	2,6	2,0	2,2	1,0	
Opilionida	1,0	0,8	1,0	0,9	1,2	1,2	1,3	
Staphylinidae	2,4	2,2	1,6	2,2	2,2	2,4	1,9	
übr. Coleoptera	1,8	1,4	1,0	1,5	1,5	2,1	1,9	
übrig. Bodentiere	1,7	1,4	0,7	1,4	1,5	1,5	1,2	
Gesamtdiversität	2,5	2,4	2,7	2,6	2,3	2,6	2,9	
Gesamteveness	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,6	

Ein Vergleich des Einflusses der Standortfaktoren auf die verschiedenen Tiergruppen in den untersuchten Wäldern zeigt das gegensätzliche Verhalten von zunehmender Feuchte und zunehmendem Sandanteil. In den untersuchten Wäldern sind sandige Böden auch gleichzeitig trocken. Die übrigen untersuchten Faktoren verlaufen häufig gleichsinnig mit der ansteigenden Feuchte. Dies bedeutet, daß mit zunehmender Feuchte auch ein Anstieg im pH-Wert und den Nährstoffgehalten zu verzeichnen ist. Nur das Porenvolumen und der Anteil an C-org. liegt meist zwischen dem Gegensatzpaar von Feuchte und Sandanteil, da die Sandböden im Gegensatz zu den Lehmböden ein hohes Porenvolumen besitzen und andererseits durch geringe Abbauraten der Streu noch ein hoher Anteil an organischen Verbindungen im Oberboden vorliegt. Die meisten der untersuchten Waldstandorte reihen sich entsprechend des abnehmenden Feuchtegradienten an. Hierbei sind regional benachbarte Standorte auf Grund des bestehenden Faunenaustausches von höherer Ähnlichkeit als entfernte Standorte. Damit ergibt sich ein bodenbiozöntischer Ähnlichkeitsgradient, der vom Erlenbruch über mesohygrische Standorte bis zum Eichenwald im Segeberger Forst verläuft (Abb. 69 und Abb. 70). Nur der Fichtenwald im Segeberger Forst fällt aus dieser Reihe heraus, was auf den hohen anthropogenen Einfluß durch die Forstwirtschaft zurückgeführt werden kann.

Bei der Regionalisierung biozönotischer Ergebnisse ist die Maßstabsproblematik von erheblicher Bedeutung für Theorie und Praxis in der Ökologie (JAX & ZAUKE 1992). Klassifizierungen von Ökosystemen sind bei objektiver Betrachtung künstliche Einteilungen, die allenfalls die Übersichtlichkeit in der Variation der ökosystemaren Ausprägungen erleichtern. Da ein Landschaftsausschnitt ein Kontinuum darstellt, ergeben sich theoretisch unendlich viele Möglichkeiten, dieses Gebiet aufzuteilen. Abgrenzungen von bestimmten Gebieten können zwar zur Visualisierung verschiedener räumlicher Phänomene führen,

geben aber die Variation in einer Landschaft nur ungenügend wieder. Dieser in der Geographie als modifizierbares Raumeinheitenproblem beschriebene Sachverhalt (YULE & KENDALL 1950) birgt sowohl ein Maßstabsproblem als auch ein Aggregationsproblem (TOOZE 1976, OPENSHAW & TAYLOR 1979).

Beide Probleme können Ausdruck einer in den Ökosystemen liegenden hierarchischen Struktur sein. Nach dieser Hierarchitätstheorie ist ein Ökosystem ein selbstreguliertes offenes System, das sowohl als autonome Ganzheit als auch als Teil einer übergeordneten Organisationseinheit besteht und als Holon bezeichnet wird (Weiss 1971). In den Ökosystemen wirken danach verschiedene Ordnungsparameter zusammen und bilden einen Umweltrahmen, in dem von tieferen hierarchischen Ebenen Signale, die das biologische Potential eines Ökosystems darstellen, ausgehen und das Systemverhalten auf höherer Ebene generieren (O'Neill et al. 1989, Urban et al. 1987). Diese räumliche und zeitliche Hirarchie der Dimensionen von Ökosystemen sollen Ursache für die vielfach diskutierte Scaleproblematik in der Landschaftsökologie sein (Wiens 1989, Meentemeyer 1989). Müller (1992) leitet davon verschiedene methodische Konsequenzen für die Interpretation ökosystemarer Strukturen und Prozesse ab, die für das Scaleproblem vor allem darauf hinauslaufen, daß auf unterschiedlichen Scales für die Beschreibung gleicher oder ähnlicher Prozesse unterschiedliche Variablen von Bedeutung sind und Muster, die auf einem Maßstab geordnet erscheinen, auf einem anderen zufallsverteilt sein können.

Die Untersuchungen von Gradienten spielen in diesem Zusammenhang eine große Rolle, da sich an ihnen die Scaleübergänge studieren lassen. Solche Gradienten sind Ausdruck des Ungleichgewichtsprinzips, das nach SCHNEIDER & KAY (1994) Grundlage für die Selbstorganisation von biologischen Systemen ist. Ungleichgewichte treten danach nicht nur auf mikroskaligem Niveau, z. B. bei der Energiebindung durch ein Chlorophyllmolekül in der Zelle, sondern auch auf meso- und makroskaligem Niveau auf.

Einfache Modelle der Variationen ökologischer Systeme in einer Landschaft sind daher meist unbefriedigend, da räumliche Veränderungen nicht an abrupten, gut definierten Grenzen vorsichgehen. Die graduellen Veränderungen in einem großen geographischen Raum haben deshalb wichtige Konsequenzen für die Realisierung der regionalen Darstellung von Ökosystemen. Der einfachste Weg der Darstellung eines Gradienten Modells entlang einer räumlichen Variation ist nach Burrough (1987) die Regression.

Auch die Gliederung und Klassifikation der Waldvegetation im nördlichen Schleswig-Holstein läßt sich nach Härdtle (1995) auf die Basen-, Feuchtigkeits- und Podsolierungs-Gradienten zurückführen. Die im folgenden dargestellten Veränderungen der Bodenbiozönosen sind daher als Ausdruck eines Feuchtigkeits- und Nährstoffgradienten zu sehen, der weitgehend die faunistische Gliederung der verschiedenen Landschaften Schleswig-Holsteins und die Entwicklung der Humusformen bewirkt. Obwohl die Dichte der bodenzoologischen Untersuchungen in Schleswig-Holstein noch nicht ausreicht, um flächendeckende Aussagen zu machen, ergibt eine faunistische Gliederung Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Landschaften Schleswig-Holsteins, den Humusformen (siehe Kap. 8.2) und den groben Vegetationstypen.

Insbesondere lassen sich auf Grund des bestimmenden Feuchtegradienten in den Wäldern Tendenzen von faunistischen Ähnlichkeiten feststellen. Diese Reihe abnehmender Ähnlichkeiten verläuft demnach vom Alnion glutinosae (Erlenbruch-Wälder) über das Alno-Ulmion (Erlen-Eschenwälder), das Asperulo Fagetum mit Circea lutetiana (frische

Buchenwälder), das typische Asperulo-Fagetum (Sauerhumus Buchenwälder) bis zum Betulo-Quercetum (Eichen-Birken-Wälder). Eine genauere Kennzeichnung der einzelnen Vegetationstypen mit Hilfe der Bodenfauna können erst Vergleiche zahlreicher Standorte der einzelnen Waldtypen erbringen. Folgende bodenbiologisch abgrenzbare Typen lassen sich differenzieren:

- 1. Im <u>Erlenbruch</u> mit ganzjährig feuchten, basenreichen Böden tritt ein <u>Feuchtmull</u> auf. Die durchschnittliche Bodenfeuchte liegt zwischen ca. 50 % und 60 %. Er ist gekennzeichnet durch einen hohen Anteil aquatischer oder semiaquatischer Mücken aus den Familien Chironomidae, Ceratopogonidae, Limoniidae und Tipulidae. Typische terrestrische Bodentiere, die nur im Erlenbruch vorkommen, konnten bisher nicht gefunden werden. Einzelne feuchteliebende Arten kommen aber im Erlenbruch in hoher Dominanz vor. Es sind die Springschwanzarten (Collembola) *Tomocerus minor* und *Isotomurus palustris*, die Schnecke *Carychium minimum*, die Asseln *Ligidium hypnorum* und *Haplophthalmus danicus*, die Laufkäfer *Bembidion unicolor* und *Patrobus atrorufus* sowie der Wasserkäfer *Anacaena globulus*. Die Dichte der Regenwürmer ist mit über 300 Ind./m² und der Asseln mit über 700 Ind./m² sehr hoch. Für beide Tiergruppen gilt jedoch, daß besonders die endogäischen Arten mit *Aporrectodea caliginosa* und *Haplophthalmus danicus* eine dominierende Rolle spielen. Die epigäischen Vertreter sind dagegen weniger stark repräsentiert.
- 2. In den feuchten, degenerierten Erlenwäldern, Erlen-Eschen-Wäldern oder auch Buchen-Eschen-Wäldern auf noch relativ basenreichen Böden findet sich ein Mullhumus. Die Bodenfeuchte liegt im jährlichen Durchschnitt bei ca. 35 % bis 45 %. In diesen Wäldern kommen auch die Arten des nassen Erlenbruchs vor. Zusätzlich sind hier eine Anzahl weiterer Tierarten zu finden, die im nassen Erlenbruch nicht auftreten. Es sind: die Springschwanzarten Hypogastrura armata und Odontella lamellifera, die Schnecken Aegopinella nitidula, Discus rotundatus und Acanthinula aculeata, der Tausendfüßer Allajulus punctatus, die Spinnen Saloca diceros und Diplostyla concolor sowie die Käfer Agonum fuligi-nosum, Myllaena intermedia und Ocalea badia und die landlebende Köcherfliege Enoicyla pusilla. Befinden sich diese Wälder auf alten Seesanden so können auch sandliebende Arten trockener Standorte hinzukommen wie der Laufkäfer Carabus hortensis und die Spinne Coelotes terrestris. Insgesamt scheint dieser Waldtyp die höchste Diversität der Bodenmakrofauna zu beherbergen, da alle Gruppen der Bodenfauna hier mit hoher Artenfülle vertreten sind. Alle drei Lebensformtypen der Regenwürmer, die epigäischen, endogäischen und anektischen Arten sind zu finden. Allerdings macht sich bereits eine Abnahme der endogäischen Regenwürmer bemerkbar. Insbesondere die Streufauna tritt mit hohen Arten- und Individuenzahlen von Asseln, Tausendfüssern und Schnecken auf.
- 3. In den <u>frischen Buchenwäldern oder Buchen-Eichen-Wäldern</u> auf schon teilweise oder stark entkalkten Böden bildet sich ein <u>feinhumusarmer Moderhumus</u> aus. Die mittlere jährliche Bodenfeuchte liegt bei 30 % bis 35 %. Ein Teil der Arten aus den feuchten Wäldern ist auch noch in den frischen Wäldern zu finden wie z.B. *Saloca diceros* oder *Allajulus punctatus*. Es kommen aber weitere Arten hinzu, während andere mit höheren Feuchteansprüchen verschwinden. Besonders hohe Abundanzen haben in den frischen Wäldern die Assel *Philoscia muscorum* und die Schnecke *Discus rotundatus*. Der Collembole *Hypogastrura denticulata*, die Spinne *Microneta viaria*, der Käfer *Stenus impressus*, der Hundertfüßer *Lithobius crassipes* und der Weberknecht *Nemastoma lugubre* scheinen hier ebenfalls bevorzugt aufzutreten. Schnecken, Tausendfüsser und Asseln sind insgesamt noch mit relativ hohen Individuenzahlen vertreten, wenn auch bereits deutlich geringer als in den feuchten Wäldern. Außerdem treten die endogäischen und anektischen Regenwürmer

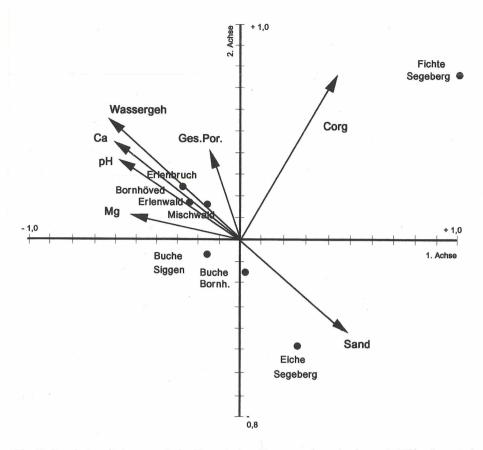


Abb. 69: Standortsordinierung mit der Kanonischen-Korrespondenz-Analyse mit Hilfe aller mit der Quadrat-Methode gefangenen Tierarten. Durch die untersuchten Bodenfaktoren werden 92 % der Varianz in der Bodentiergemeinschaft erklärt. Die wichtigsten Bodenparameter sind Wassergehalt, Corg., pH und Ca-Gehalt, die zusammen 81 % zur Varianzerklärung beitragen.

nur noch sehr vereinzelt auf. Die Regenwurmdichten zwischen 15 Ind./m² und 30 Ind./m² werden hauptsächlich durch die epigäischen Regenwurmarten *Lumbricus rubellus* und *Dendrobaena sp.* gebildet. Dafür treten die Elateridae mit ihren Larven in hohen Dichten von ca. 100 Ind./m² bis 200 Ind./m² auf.

4. Der typische Moderhumus-Buchenwald befindet sich auf basenarmen, sandigen Böden, die eine mittlere jährliche Bodenfeuchte von 25 % bis 30 % besitzen. Hier sind bereits zahlreiche Arten der trockeneren Wälder zu finden. Gehäuseschnecken, Asseln und Tausendfüßer sind in diesen Wäldern höchstens in Einzelexemplaren vorhanden. Allerdings sind die Nacktschnecken noch in Mengen von bis zu 10 Ind/m² zu finden und erreichen wegen ihrer Größe eine den vorher beschriebenen Wäldern vergleichbare Biomasse. Die Spinnen sind mit den Arten Coelotes terrestris und Macrargus rufus, die Käfer mit Pterostichus oblongopunctatus, Abax parallelepipedus und Notiophilus bipunctatus, Athous subfuscus und die Ohrwürmer mit Chelidurella acanthopygia typischerweise vertreten. Unter

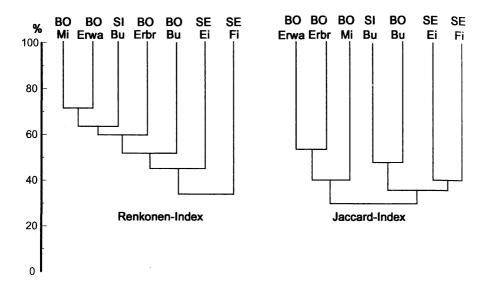


Abb. 70: Average Cluster Analyse der Dominanzidentitäten (Renkonen-Index) und Artenidentitäten (Jaccard-Index) aller mit der Quadrat-Methode untersuchten Waldstandorte (Bu=Buche, Ei=Eiche, Fi=Fichte, Erwa=Erlenwald, Erbr=Erlenbruch, Mi=Laub-Nadelmischwald, BO=Bornhöved, SI=Siggen, SE=Segeberger Forst).

den Collembolen sind vor allem *Hypogastrura denticulata, Lepidocyrtus lanuginosus/lignorum, Isotoma c.f. viridis* und *Tomocerus flavescens* zu finden. Es treten nur noch epigäische Regenwürmer auf, die Dichten von ca. 10 Ind./m² erreichen. Ebenso wie in den frischen Wäldern auf mullartigem Moder sind die Elateridae zahlreich vorhanden.

5. Im Eichen-Birkenwald auf sehr sandigen, außerordentlich basenarmen Böden findet sich ein Rohhumus. Die mittlere jährliche Bodenfeuchte liegt wegen des sandigen Bodens trotz teilweise relativ hoher Niederschläge bei nur 20 % bis 25 %. Er beherbergt zahlreiche Arten, die auch im typischen Moderhumus Buchenwald vorkommen, besonders unter den Spinnen und Käfern. Hierfür sind die Elateridae bezeichnend, die in allen Moderhumusund Rohhumus-Wäldern mit sehr hohen Dichten auftreten. Unter den Spinnen ist vor allem Macrargus rufus eine Art, die typischerweise in den Moderhumus Wäldern vertreten ist. Durch die lichtere Bestandesstruktur ist der Bodenbewuchs mit Gräsen intensiver ausgeprägt, so daß zahlreiche Arten der Bodenfauna vorkommen, die auf eine dichte Bodenvegetation angewiesen sind. Hierzu zählen einige Collembola-Arten wie Orchesella flavescens und Dicyrtoma minuta, die hier besonders häufig sind. Die Spinne Hahnia pusilla, sowie die Käfer Carabus arvensis, C. convexus, Mycetoporus clavicornis, Mycetoporus rufescens, Agriotes aterrimus sowie der Hundertfüßer Lithobius calcaratus sind in diesen Wäldern häufig anzutreffen. Gegenüber dem typischen Moderhumus Wald ist das völlige Fehlen von Gehäuseschnecken, Asseln und Diplopoda zu bemerken. Außerdem sind auch die Nacktschnecken in diesem Waldtyp nur noch in wenigen Einzelexemplaren zu finden. Die epigäischen Regenwürmer erreichen ebenfalls niedrigere Dichten zwischen 5 Ind/m² und 10 Ind./m². Von der saprophagen Makrofauna bleiben nur noch die Elateridae und einige Tipulidae mit ihren Larven übrig, die nennenswerte Biomassen besitzen.

8.2 Beziehung zwischen der Struktur der Bodenfauna und dem Anteil am Stoffumsatz

Weiträumige Beurteilungen von Ökosystemen, die sowohl die biologischen Strukturen als auch die Prozesse einschließen, werden in einer Zeit zunehmender Umweltschäden dringend benötigt. In Wäldern werden derartige Probleme durch die Versauerung der Waldböden und durch die eingeleiteten Gegenmaßnahmen der Kalkung akut. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es zu klären, wie sich die funktionellen Leistungen der Bodenfauna in den Wäldern der verschiedenen Landschaftsteile Schleswig-Holsteins darstellen und von welchen Parametern sie abhängen. Damit im Zusammenhang steht die Frage, ob sich durch die Zusammensetzung der Bodenzönose funktionelle Parameter ableiten lassen, die auf ökosystemare Stoffkreisläufe schließen lassen.

Als übergeordneter Umweltfaktor, der in schleswig-holsteinischen Wäldern sowohl die Zusammensetzung als auch die Funktionen der Bodenbiozönose steuert, hat sich die Bodenfeuchtigkeit herausgestellt. Bevor die aus diesem Faktor resultierenden Veränderungen der Bodenbiozönose diskutiert werden, soll kurz auf die allgemeinen Vorstellungen über die Funktionen der Bodenorganismen eingegangen werden.

Die Bodenfauna übt ihren Einfluß vor allem beim Stoffabbau der Wälder aus. Sie tritt dabei in unterschiedlichen Funktionen in Erscheinung. Einmal kann sie durch Verbreitung von Pilzen und Bakterien zur Infizierung von Bodenpartikel beitragen (VISSER 1985) oder durch Impfung mit körpereigenen Bakterien die Mineralisation von Abfallstoffen in bestimmte Richtungen lenken (ULLRICH et al. 1991). Schaefer (1990) findet drei Schlüsselprozesse, die von der Fauna ausgehen. Die hohe Fraßaktivität und Defäkation der saprophagen Makrofauna, die Aktivierung der Mikroorganismen durch den Fraßdruck der microphytophagen Fauna und die längerfristige Speicherung durch Inkorporation mikrobieller Biomasse. Die unterschiedlichen Funktionen der Bodenorganismen auf die Mobilisation der Nährstoffe wurden von Anderson et al. (1983) dargestellt. Die Bodenorganismen nehmen danach indirekt Einfluß auf die durch Mikroorganismen geleistete Mineralisation als auch direkt durch Aufschluß und Speicherung von Nährstoffen.

Neben dem direkten Fraß durch Vertreter der Makrofauna (Edwards 1974) und der Verdauung von vornehmlich leicht zugänglichen Kohlehydraten (Beck & Friebe 1981) wurden von vielen Autoren besonders die indirekten Effekte hervorgehoben. Die Mineralisierer-Nahrungskette kann sowohl von den Wurzeln durch Wurzelexsudate oder abgestorbenen Wurzeln, die von Bakterien abgebaut werden, ausgehen (Coleman 1985) als auch vom Bestandesabfall. Als steuernde Faktoren der Mineralisation werden von Witkamp & Frank (1970) und von Anderson (1973) die Temperatur und die Feuchte angegeben, wobei der Temperatur eine Priorität über der Feuchte zugesprochen wird. Von den beiden Gruppen, die an der Mineralisation beteiligt sind, den Pilzen und Bakterien, soll das Wachstum der Pilze vor allem durch die zur Verfügung stehende Energiemenge, das der Bakterien daneben auch durch N reguliert werden (Bääth et al. 1978). Dagegen fanden Setälä et al. (1990) in ihren Versuchen keine limitierende Wirkung des Stickstoffs auf die Bakterien. Bakterienverzehrende Tiere aktivieren in jedem Fall den Stofftransfer (Bääth et al. 1981). Pilzverzehrende Arten wie Collembolen können regulierend auf die Pilze einwirken (Hanlon & Anderson 1979).

Die komplexe Zusammensetzung der Fauna mit Mikrophagen, Makrophagen und Zoophagen ist von entscheidender Bedeutung für die Effektivität der Umsatzaktivierung (SETÄLÄ & HUHTA 1990). Dabei wird der Stofftransfer durch die Wirkung der Fauna

aktiviert, was eine Wachstumsförderung der Bäume bewirkt (SETÄLÄ & HUHTA 1991). Allerdings spielt die Dauer der Einwirkung durch die Fauna eine Rolle. Wolters (1989b) konnte bei der Schnellkäferlarve *Athous subfuscus* kurzfristig eine positive, langfristig aber eine negative Auswirkung auf die Stoffumsätze feststellen.

Das Zusammenwirken von Mikroorganismen und Bodenfauna spiegelt sich in dem Abbauprozeß wider (BECK 1987b). Für die Umsatzprozesse wurden die verschiedensten Faktoren verantwortlich gemacht. Die N-Limitierung der Bakterien richtet das Augenmerk auf den Stickstoff. Zielinski (1980) mißt daher dem N-Gehalt der Streu eine hohe Priorität bei. Dem steht entgegen, daß eine N-Anreicherung im Boden nicht zu einer Beschleunigung des Abbaus führt (TRISKA & SEDELL 1976). TÖRNE (1978) fand in Freilandexperimenten ebenfalls, daß für den Abbau des Bestandesabfalls die Veränderung des Tierbesatzes wichtiger als das Nährstoffangebot ist. Trotzdem entscheidet die Zusammensetzung der Streu mit über deren Abbau, da unterschiedliche Abbauraten sowohl bei unterschiedlichen Blattarten (HOWARD & HOWARD 1980) als sogar bei unterschiedlichem Alter der Blätter (EDWARDS & HEATH 1975) oder zwischen Sonnen- und Schattenblättern (HERLITZIUS 1977) gefunden wurden. Allerdings wiesen gleichartige Blätter auf Mull- und Moderböden mit verschiedener Bodenfauna unterschiedliche Abbauraten auf (BOCOCK & GILBERT 1957). So führen HOWARD & HOWARD (1979) die unterschiedlichen Abbauraten der Blätter auf den verschiedenen Wassergehalt der Streu zurück. Daneben stellen sie zusätzlich einen Einfluß des Klimas und der Bodenart fest (HOWARD & HOWARD 1980). Neben dem N-Gehalt scheint auch der Zellulose- und Lignin-Gehalt der Blätter eine Rolle zu spielen (McClaugherry & Berg 1987), Eine Kombination der beiden Parameter, Beschaffenheit der Blätter und Klima in dem Zusammenwirken von Temperatur und Feuchte, ergaben daher gute Modellvorhersagen (MEENTEMEYER 1978).

Betrachtet man im Licht der bisher genannten Erkenntnisse über den Abbau des Bestandesabfalls die Situation in Schleswig-Holstein, so läßt sich der starke Einfluß der Feuchte in einem so eng begrenzten und makroklimatisch relativ einheitlichen Gebiet leicht begründen. Die durchschnittlichen Temperaturunterschiede in den Wäldern Schleswig-Holsteins sind nicht so gravierend, daß sie sich wesentlich auf die Abbauleistung der Bakterien und Pilze niederschlagen können. Die Beschaffenheit der Blätter des Laubfalls ist wesentlich vom Baumbestand abhängig, der sich wiederum in hohem Maße auf das Wasserregime zurückführen läßt. N-reiche Blätter mit relativ geringen Lignin- und Zellulosegehalten finden sich bei Erle und Esche. Beide Baumarten kommen vornehmlich in den feuchten Wäldern vor. N-arme, lignin- und zellulosereiche Blätter der Buche und Eiche sind mehr auf trockeneren Standorten zu finden.

In ähnlicher Weise wie die Baumarten ist auch die Verbreitung der meisten Bodentiere in einem Feuchtegradienten angeordnet. Die Faktorenanalyse mit der Kanonischen-Korrespondenz-Analyse zeigt für einen großen Teil der untersuchten Bodentierarten einen prioritären Einfluß der Feuchte über andere untersuchte Faktoren. Die Feststellung der realen Bodentiermengen ist relativ schwierig und sowohl von der Repräsentativität der Proben für den Standort als auch von der Effizienz der Auslese abhängig. Es wurden zwar die üblichen Standardmethoden angewendet, doch leiden Vergleiche mit anderen Untersuchungen in mitteleuropäischen Wäldern unter der sehr differenzierten Probennahme. Allein die Einbeziehung der Bodentiefe ist in den einzelnen Untersuchungen in Berlin (WEIGMANN et al. 1989), bei Göttingen (SCHAEFER 1989) und im Schwarzwald (BECK et al 1988) sehr verschieden. Zusätzlich hängt die Bearbeitung der einzelnen Bodentiergruppen von den Möglichkeiten der einzelnen Forschergruppen ab, so daß nur für sehr wenige Bereiche vergleichbare Ergebnisse über die Mengen der Bodenfauna vorhanden sind. Während die Struktur und die Leistung der Bodenfauna durch die erwähnten Untersuchungen für typische Moder- oder Mullhumus Wälder gründlich untersucht wurden,

liegen keine Kenntnisse über die Übergänge zwischen diesen Typen vor. Gerade bei regionalen, landschaftsbezogenen Untersuchungen sind aber neben der Kenntnis über grundsätzliche funktionale Beziehungen in einem Ökosystem besonders die Einordnung der Einzelsysteme in einen landschaftsbezogenen Zusammenhang von Bedeutung. Da in der Natur selten eindeutig abgrenzbare Typen vorliegen, ist die Einordnung der Systeme in die natürlichen Gradienten eine unbedingte Voraussetzung für das Verständnis der funktionalen Variabilität.

In Schleswig-Holstein ist ein deutlicher Zusammenhang zwischen der durchschnittlichen Bodenfeuchte und der Biomasse der Makrofauna vorhanden. Ein Vorherrschen der Makrofauna mit den Gruppen der Lumbricidae, Diplopoda und Isopoda zeichnet die Mullhumus-Böden mit einem raschen Abbau der Streu von den Moderhumus-Böden mit langsamen Streuabbau aus (SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Ein Vergleich der absoluten Biomassen zwischen den verschiedenen mitteleuropäischen Untersuchungen ist aus den oben genannten Gründen allerdings schwierig. Dagegen kann das Vorkommen von verschiedenen Tierarten eine gute Indikation für die Humusform geben. Das Mull-Moder-Kontinuum ist entlang des Feuchtegradienten angeordnet und läßt sich mit der Abbaurate k beschreiben (Abb. 71). Ordnet man die in Kapitel 8.1 dargestellten 5 Bodentiergemeinschaften mit ihren typischen Tierarten in diesen Gradienten ein, so ergibt sich folgender Zusammenhang mit den kf Werten (Abbaurate durch die Fauna). Ein kf-Wert von >1 (mehr als 100 % Abbau in einem Jahr) kann als Feuchtmullhumus beschrieben werden. Er kommt in schleswig-holsteinischen Wäldern bei durchschnittlichen Bodenfeuchten >50 % vor. Zwischen 30 % und 50 % kommen Zwischenstufen zwischen Mull und Moder, darunter typischer Moderhumus oder Rohhumus vor. Zwischen kf-Werten von 0,5 bis 1 kann sich noch ein Mullhumus entwickeln. Da in diesen Bereichen die mikrobielle Abbaurate für weitere 50 % des jährlichen Abbaus verantwortlich ist, wird auch in diesen Wäldern die Laubstreu jährlich umgesetzt. Bei kf-Werten zwischen 0,5 und 0,25 bildet sich ein feinhumusreicher Moderhumus als Übergangsform zwischen Moder- und Mullhumus aus. Ein typischer Moderhumus bildet sich bei außerordentlich geringem Einfluß der Fauna auf die Abbaurate zwischen kf-Werten von > 0 und 0,25 aus. Sinkt der Einfluß der Bodenfauna an der Abbaurate gegen 0, so verändert sich der Moderhumus zu einem Rohhumus. In diesen Gradienten von Feuchte und Humusform lassen sich die verschiedenen Bodentierarten mit bioindikatorischem Wert einordnen. In den schleswig-holsteinischen Wäldern sind auf Mullhumus die Lumbricidae, Diplopoda, Isopoda und Gastropoda zahl- und artenreich vertreten. Typische Arten des feuchten Mullhumus sind der Springschwanz Tomocerus minor und die Asseln Haplophthalmus danicus und Ligidium hypnorum und der Regenwurm Aporrectodea caliginosa. Diese Arten oder deren nächste Verwandte kamen auch in dem Göttinger Kalkbuchenwald vor (STRÜVE-KRUSENBERG 1989). Im typischen Mullhumus sind die größten Dichten der Makrofauna zu finden. Neben Art des Feuchtmulls kommen zahlreiche Diplopoden-, Assel- und Regenwurmarten vor. Auch der epigäische Regenwurm Lumbricus rubellus und die Assel Trichoniscus pusillus erreichen hier ihre höchsten Dichten. Für die Übergangsformen zwischen Mull und Moder können die Assel Philoscia muscorum und die Schnecken Discus rotundatus als typisch gelten. Die Regenwürmer nehmen bereits deutlich ab, während Asseln und Diplopoda noch in größerer Menge zu finden sind. Mehr zum Mull hin findet man die landlebende Köcherfliege Enoicyla pusilla, mehr zum Moder hin die Schnellkäferlarve Athous subfuscus und den Ohrwurm Chelidurella acanthopygia. Diese Arten können auch zusammen mit den verschiedenen Schnellkäferlarven und einigen typischen Spinnen, z.B. Macrargus rufus, und Laufkäfern als charakteristisch für den typischen Moderhumus gelten. Auf den sandigen, trockenen Böden mit extrem schlechten Abbaubedingungen und der Entwicklung zum Rohhumus tritt zusätzlich der Collembole Orchesella flavescens auf. Das Vorkommen der erwähnten Arten alleine kann noch nicht als

Indikator für den Humustyp herangezogen werden, da durch die Mobilität der Tiere Individuen an fast allen Standorten erscheinen können. Eine hohe Besiedlungsdichte der Arten kann dagegen indikatorischen Wert besitzen.

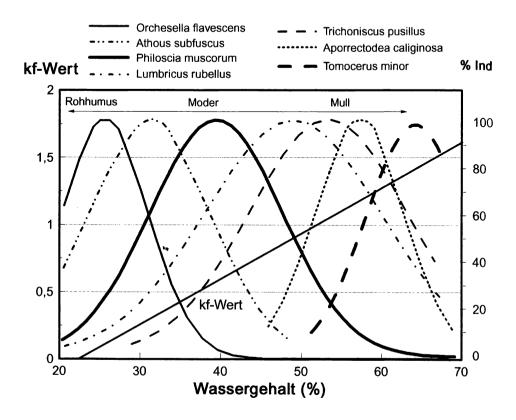


Abb. 71: Zusammenhang zwischen der Abbaurate kf, dem durchschnittlichen Bodenwassergehalt und dem Vorkommen einiger Bodentierarten. Für die Tierarten sind die Gaus-Reaktionskurven dargestellt. Hierbei ist das Maximum der Individuendichte auf 100 % gesetzt.

Als wesentliche Voraussetzung für die Entstehung eines Mullhumus und die darin lebende Bodenzönose, wird die Nährstoffversorgung angesehen. In den untersuchten schleswig-holsteinischen Wäldern fällt eine hohe Feuchte und hohe Nährstoffversorgung zusammen, so daß diese beiden Faktoren in ihrem Einfluß auf die Humusform nicht genau differenziert werden können. Die beiden Buchenwälder des Göttinger Raumes werden aufgrund des Kalkuntergrundes als Sauerhumus Buchenwald auf Buntsandstein bzw. als Kalkbuchenwald auf Mullhumus beschrieben, wodurch dem Kalkgehalt des Bodens eine wesentliche Komponente zugeschrieben wird (SCHAEFER & SCHAUERMANN 1990). Die Fauna des Kalkbuchenwaldes deutet jedoch daraufhin, daß auch dort eine relativ hohe

Bodenfeuchte vorhanden ist. WITKAMP & VAN DER DRIFT (1961) betonen bei ihrem Vergleich zwischen Mull- und Moderhumus-Wäldern, daß beide Waldtypen auf kalkhaltigem Untergrund stocken, der höher und trockenere Wald aber einen Moderhumus, der feuchte Wald einen Mullhumus besitzt. Andererseits weisen gerade die Versuche mit einer Kalkmergeldüngung in einigen Wäldern auf Veränderungen sowohl in der Bodenbiozönose als auch in den Abbauprozessen hin, die in Richtung Mullhumus deuten (HARTMANN et al. 1989, IRMLER et al. 1989, WEIGMANN et al. 1989). Auch die Untersuchungen im Buchenwald bei Siggen (Ostholstein) belegen, daß sich durch Entkalkung infolge der Bodenversauerung ein Mullhumus zum Moderhumus geändert hat (BEYER et al. 1991 a). Es kann daher vermutet werden, daß Bodenfeuchte und Kalkversorgung einer wechselseitigen Ergänzung bedürfen, um die typische Bodenfauna des Mullhumus zu erzeugen. Bei niedriger Bodenfeuchte und hohem Kalkgehalt können sich anscheinend nicht die typischen Vertreter der Makrofauna des Mullhumus halten ebenso wie bei hoher Bodenfeuchte und niedrigem Kalkgehalt. Nur die Kombination der beiden Faktoren bringt optimale Voraussetzungen für die Biozönose des Mullhumus. Der Einfluß von Trockenheit bewirkt ein völliges Verschwinden der Makrofauna (ANDERSON & INESON 1984). Bei Versuchen mit Austrocknung und Wiederbefeuchten von Streu konnte gezeigt werden, daß die Interaktionen zwischen Tausendfüßern und Mikroorganismen mehrere Wochen zur Entwicklung benötigen (Huish et al. 1985). Arten mit kurzer Entwicklung oder mit der Fähigkeit, Trockenzeiten als Dauercysten zu überstehen, besitzen daher erhebliche Vorteile bei der Besiedlung von Biotopen mit starken Feuchtedifferenzen. In diesem Lichte sind auch die hohen Biomassewerte der Thekamöben in dem Buchenwald bei Bornhöved zu sehen (RITTER 1989). Auf saisonalen oder periodisch wechselfeuchten Standorten erlangen die Mikroorganismen daher eine vorherrschende Rolle, da sie sich gut dem ständigen Wechel zwischen Trockenheit und Nässe anpassen können. Möglicherweise kann sich die detritophage Mesofauna auf beständig feuchten aber basenarmen Standorten einnischen und zu nennenswerten Beiträgen beim Abbau führen, wie es BECK (1989) beschreibt.

Für drei Waldstandorte im Untersuchungsgebiet bei Bornhöved liegen neben den bodenbiologischen Daten auch Daten zur Humuszusammensetzung vor (BEYER et. al. 1992). Die Wirkung der Bodenorganismen auf die Humusbildung und -verteilung läßt sich daher für diese drei Waldtypen (siehe Kap. 4.1.1) abschätzen. Allerdings muß die historische Komponente bei der Humusbildung berücksichtigt werden, so daß es schwierig ist, von gegenwärtigen Abbauprozessen auf die langfristige Veränderung und Verlagerung der Humusbestandteile zu schließen. Zwar wird die Verlagerung von Humus in den Oberboden durch Bodentiere erheblich befördert, doch muß dafür mit relativ langen Zeiträumen gerechnet werden. So wird die Corg-Verlagerung von 1,7 cm²/Jahr durch Regenwürmer nur auf 4,7 cm²/Jahr gesteigert (Stout 1983).

Die historische Komponente ist gerade im Buchenwald bei Bornhöved von großer Bedeutung, da dieser Waldbereich vor ca. 100 Jahren noch als Acker genutzt wurde. Dies macht sich auch in der Bodenhorizontierung bemerkbar, da noch ein rAp-Horizont gefunden wird. Die Wirkung der Bodentiere ist allerdings bereits bemerkbar, da durch Bodenorganismen unzersetztes Pflanzenmaterial in diesen rAp-Horizont eingetragen wurde und dort als Feinhumus in Form von Exkrementen vorliegt (WACHENDORF et. al. im Druck). Trotz der geringen Abbauraten, die für die Ausbildung eines typischen Moderhumus sprechen, hat sich noch kein Oh-Horizont, sondern nur ein Ohf-Horizont ausgebildet. Die Artenzusammensetzung der Bodenorganismen ist für die Verlagerung des Humus von entscheidender Bedeutung. Die fehlenden endogäischen Regenwürmer haben sicher eine Tiefenverlagerung der Humusbestandteile verzögert. Allerdings können auch die epigäischen Regenwürmer wie *Lumbricus rubellus* bis zu einer Tiefe von 3 cm eine Tiefenverlagerung von Humus bewirken (HAIMI & BOUALHAM 1991). Im Buchenwald ist aber die

Mesofauna mit Collembolen, Hornmilben sowie Enchytraeidae wahrscheinlich die Wichtigste Organismengruppe für die Verfrachtung von Humusbestandteilen über Exkremente in die Tiefe. Hierbei scheinen zwischen den Exkrementen der einzelnen Tiergruppen der Mesofauna nur geringefügige Unterschiede zu bestehen (BABEL & VOGEL 1989).

Auch im Erlenwald ist neben der Wirkung der Bodentiere die historische Komponente zu berücksichtigen. Durch die Seespiegelabsenkung vor ca. 60 Jahren müssen sich die Abbaubedingungen stark verändert haben. Während die ehemals hohen Wasserstände zur Niedermoorbildung geführt hatten, wird heute ein Abbau der angereicherten organischen Bestandteile erfolgen. In diesen asaisonal staunassen Böden sind die Bodentiere der Makrofauna zusätzlich wegen der Bildung von Aggregaten für die Durchlüftung des Bodens von Bedeutung. ZIEGLER & ZECH (1992) betonen die Fähigkeit der Regenwürmer zur Bildung wasserstabiler Aggregate von 200 - 2000 µm Durchmesser. Allerdings dürfte sich die geringe Dichte anektischer Regenwürmer wie *Lumbricus terrestris*, die sich wahrscheinlich auf den hohen Grundwasserstand zurückführen läßt, nachteilig auswirken. Die in diesem Wald verbreiteten endogäischen *Aporrectodea*-Arten bilden weniger stabile Aggregate als die tiefbohrenden Regenwürmer (SCHRÖDER & ZHANG 1993).

Die Verteilung des Humus in den drei Bodenprofilen ist daher nur im Lichte der historischen Entwicklung und der standörtlich bedingten bodenbiologischen Prozesse zu sehen. Über den Einfluß der Bodentiere auf die einzelnen Komponenten des Humus ist bislang nur wenig bekannt. DUNGER (1960) berichtet zwar, daß Bodentiere die Humin- und Fulvosäurenfraktion beeinflussen, betont aber die nur geringe Veränderung während der Darmpassage. Auch Scheu (1993) erwähnt, daß Regenwürmer den Zellulose-Abbau zwar in den ersten Wochen des Abbaus beschleunigen, später aber verzögern können. Vergleicht man die Abbauraten kf, die durch die Bodenfauna bewirkt werden, mit verschiedenen Humuskomponenten der Of-Horizonte in den drei unterschiedlichen Waldtypen bei Bornhöved (BEYER et. al. 1992), so fallen folgende Zusammenhänge auf (Abb. 72):

- mit zunehmender Abbaurate der Streu nehmen die Humin-Konzentrationen zu.
- mit zunehmender Abbaurate der Streu fallen sowohl die Humin- und Fulvosäurenals auch die Protein-Konzentrationen.

Die Abnahme der Protein-Konzentrationen kann mit der erhöhten Aktivität der Bodenorganismen in Verbindung gebracht werden. So konnten Haimi & Boualham (1991) einen starken Einfluß von Regenwürmern auf die N-Freisetzung aus toter Biomasse feststellen. Die bevorzugte Mobilisierung von Proteinen durch Bodenorganismen wird besonders deutlich, da der Gesamtstickstoff im Gegensatz zu den Proteinen zunimmt. Demgegenüber lassen sich die Konzentrationsänderungen der alkaliunlöslichen Humine und alkalilöslichen Humin- und Fulvosäuren auch mit den pH-Unterschieden zwischen dem stark sauren Buchenstandort und dem weniger sauren Erlenstandort erklären.

Im Rahmen von Bewertungen der Bodenzustände für angewandte Fragestellungen werden zunehmend flächenhafte bodenökologische Aussagen verlangt, die sich für planerische Belange verwerten lassen. Daher werden generalisierende, vereinfachende Methoden benötigt, die mit Hilfe von bioindikatorischen Parametern ökologische Funktionen der Böden kennzeichnen. Von Belotti (1993) wird ein System von Lebensformtypen als Indikatoren vorgeschlagen. Allerdings wird nicht ausgeführt, wie die Zusammenhänge zwischen dem Auftreten dieser Lebensformtypen und den Bodenzuständen gewonnen werden sollen. Graefe (1993) will entsprechend der vegetationskundlichen Vorgehensweise Zersetzergesellschaften definieren, um Veränderungen in der Humusbildung anhand von Oligochaeten-Gesellschaften zu erkennen.

In der vorliegenden Studie wird ein Weg eingeschlagen, der mit Hilfe von Zusammenhängen zwischen Standorteigenschaften und Vorkommen von Bodenorganismen eine flächenhafte Aussage über Bodenzustände machen soll. Erste Möglichkeiten einer Verifi-

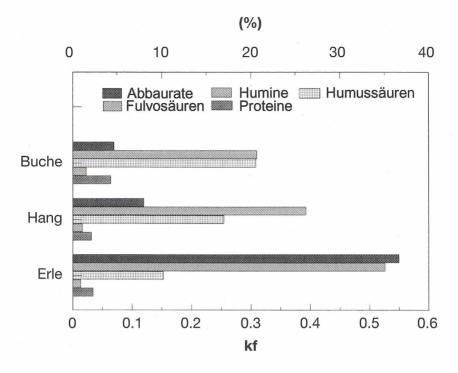


Abb. 72: Vergleich der kf-Werte (Abbaurate durch die Bodenfauna) mit einigen Bestandteilen des Humuskörpers im Oberboden der untersuchten Wälder bei Bornhöved.

zierung ergeben sich für einen Erlenwald bei Bornhöved, der in direkter Nachbarschaft des untersuchten Erlenwaldgebietes liegt. Hier wurde von Schleuss (mündlich) ein Netz von Probenpunkten unter anderem auf den pH und die Humusform untersucht. Durch den Zusammenhang zwischen pH-Wert und kf-Wert (siehe Abb. 45) als Aussage über die Abbauaktivität der Bodentiere kann die Humusform und Abbaurate kf verglichen werden. Die Ergebnisse sind in Abb. 73 dargestellt. Im Wesentlichen lassen sich relativ gute Übereinstimmungen zwischen der Abbaurate kf (Faunabedingte Abbaurate) und der Humusform erkennen. Insgesammt sind aber die hohen Abbauraten auf schmälere Flächen bzw. die geringen Abbauraten auf größere Flächen ausgedehnt als sich durch die Humusform vermuten ließe. Dies kann auf die unterschiedlichen pH-Meßverfahren zurückgeführt werden. Dem Zusammenhang zwischen kf-Wert und pH-Wert liegt die pH-Messung mit dest. Wasser zugrunde, während die flächenhafte pH-Messung in CaCl, durchgeführt wurde. Wahrscheinlicher ist aber, daß die zum Teil sehr geringen pH-Werte der flächenhaften Messung auf die einmalige Probennahme zurückzuführen sind. Langfristige pH-Messungen an wenigen Probenstellen ergeben für die sauren Standorte des Gebietes höhere Durchschnittswerte. Auch für die Korrelation zwischen pH- und kf-Wert wurden langfristige Durchschnittswerte benutzt.

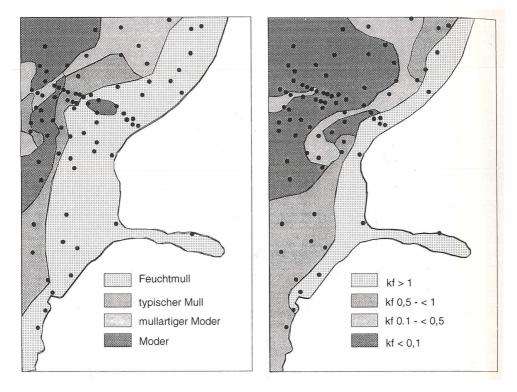


Abb. 73: Vergleich der Humusformen in einem Erlenwald bei Bornhöved mit den Abbauraten kf, die durch die Beziehung kf=0,5 pH- 1,67 errechnet wurden (Punkte: Probenstellen).

Leider sind für eine abschließende Beurteilung der komplexen Beziehungen in der Bodenfauna verschiedener Wälder unter unterschiedlichen mikroklimatischen und pedologischen Bedingungen immer noch nicht genügend Daten vorhanden. Nach dem bisher Bekannten ergeben sich für Schleswig-Holstein wahrscheinlich folgende Zusammenhänge: Die klimatischen Verhältnisse zwischen den Jahren sind durch starke Unterschiede geprägt und damit für die Etablierung einer stabilen Bodenzönose aus Makro- und Mesofauna nicht besonders günstig. Hauptsächlich in grundwassernahen Wäldern kann sich demzufolge eine Bodenfauna erhalten, die bei genügender Kalkversorgung die Elemente der Mullhumusfauna wie Lumbricidae, Isopoda, Diplopoda und Gastropoda enthält. Auch die ostholsteinischen Wälder mit tonigen Parabraunerden leiden bei geringen Niederschlägen dieser Region unter Wassermangel und dürften nur in feuchten Senken eine reiche Makrofauna aufweisen. Zusätzliche Protoneneinträge aus der Luft können daher ehemalige basenreiche Mullstandorte, die aber von der Bodenfeuchte an der Grenze zu Moderhumus liegen, durch Nährstoffauswaschung zu Moderstandorten umwandeln. An der Grenze zwischen Ostholsteinischem Hügelland und Geest ist auf den verbreiteten basenarmen Böden die Lage zum Grundwasser entscheidendes Kriterium für die Entwicklung einer reichen detritophagen Makrofauna. Selbst bei mittleren Bodenfeuchten wird sich hier schon eine Reduktion der Makrofauna und ein Anwachsen der Mikroorganismen bemerkbar machen. Extrem basenarme Geeststandorte werden kaum noch detritophage Makrofauna besitzen.

Hier werden Pilze, Bakterien und Mikrofauna hauptsächlich am Umsatz beteiligt sein. Es kann vermutet werden, daß in den verschiedenen Waldstandorten eine in langen Jahren etablierte Biozönose vorhanden ist, die sich für den Standort als charakteristisch darstellt. Die Diversitäten einzelner Bodentiergruppen deuten jedenfalls daraufhin, daß die Bodentiersynusien relativ ausgeglichen sind. Auch die Abbauvorgänge zeigen, daß auf den basenarmen Standorten der Geest die Bodenzönose in der Lage ist, die Streu relativ rasch abzubauen. Störungen durch saure Niederschläge sowohl in der Bodenbiozönose als auch in den durch sie hervorgerufenen Abbauprozessen sind daher besonders auf Grenzstandorten zu erwarten. In natürlicherweise sauren Waldstandorten wird die acidophile Bodenzönose nur bedingt durch zusätzliche Protoneneinträge beeinträchtigt. Dagegen sind ehemals basenreiche Standorte durch Nährstoffausträge gefährdet. Teilweise sind die Abbauvorgänge durch die Beeinträchtigung der Bodenzönose anscheinend so geschädigt, daß die Abbaurate unter derjenigen auf natürlich sauren Böden liegt.

8.3 Stellung der Bodenorganismen im Ca- und Mg-Kreislauf

Schimming (1991) hat für zwei der untersuchten Wälder, den Buchenwald bei Siggen und den Fichtenwald des Segeberger Forstes, den atmosphärischen Eintrag, den Entzug durch das Holzwachstum und den Austrag abgeschätzt (siehe Kapitel 2.2.3). Für diese beiden Wälder kann daher die quantitative Stellung des internen Kreislaufes in der Biozönose unter Beteiligung der Bodenfauna im Ca- und Mg-Kreislauf und ihre Veränderung durch die Kalkmergeldüngung dargestellt werden. Eine Bilanzierung der Ca- und Mg-Umsätze in der Biozönose läßt sich allerdings nicht verwirklichen, da sowohl wichtige Bodentiergruppen wie die Protozoa als auch die Produktion der unterirdischen Vegetationsbiomasse nicht bearbeitet wurden. Außerdem liegen keine Daten über die durch die Kalkmergeldüngung erhöhten Entzüge durch das Holzwachstum und Austräge vor. Trotzdem bilden die vorhandenen Werte wichtige Relationen im Stoffkreislauf ab, die die Bedeutung der Bodentiere in dem Kreislauf von Ca und Mg unter einer Kalkmergeldüngung widerspiegeln.

Im Buchenwald bei Bornhöved steht einem Austrag von 14,8 g Ca/m²•a und einem Entzug von 0,8 g Ca/m²•a ein atmosphärischer Eintrag von nur 0,4 g Ca/m²•a gegenüber. Der interne Umsatz an Ca in den obersten Bodenschichten ist gegenüber dem Austrag relativ gering (Abb. 74). Durch Streufall und Bodenvegetation werden ca. 3,2 g Ca/m²•a dem Boden zugeführt. Weitere 0,2 g Ca/m²•a bis 0,3 g Ca/m²•a werden durch die Bodentiere produziert. Danach wären im internen Kreislauf nur ca. 1/4 der Austragsmenge beteiligt. Durch die Kalkmergeldüngung kann die im internen Kreislauf zirkulierende Ca-Menge nur auf ca. 3,9 g Ca/m²•a bis 4,0 g Ca/m²•a gesteigert werden. Auch diese Menge ist nur unwesentlich höher als in dem ungedüngten Waldbereich. Eine Ca-Retention durch Speicherung in der Biozönose ist daher durch die Kalkmergeldüngung kaum zu erreichen. Wahrscheinlich wird ein geringer Anteil durch das Holzwachstum festgelegt. Günstiger sehen die Verhältnisse für Mg aus. Der Austrag von 0,6 g Mg/m²•a ist in der ungedüngten Parzelle etwa ebenso hoch wie die im internen Kreislauf zirkulierende Menge. Unter Berücksichtigung der nicht bestimmten Bodenorganismen und der unterirdischen Vegetation kann davon ausgegangen werden, daß der intern zirkulierende Mg-Anteil den Austrag sogar übersteigt. Durch die Kalkmergeldüngung ist zusätzlich eine Steigerung der zirkulierenden Menge zu erreichen. Eine mittelfristige Mg-Retention ist daher zu vermuten.

Im Fichtenwald wurde von SCHIMMING (1991) aufgrund der armen Standortverhältnisse nur ein geringer Austrag von ca. 1,3 g Ca/m²•a festgestellt (Abb. 75). Im Ca-Kreislauf der

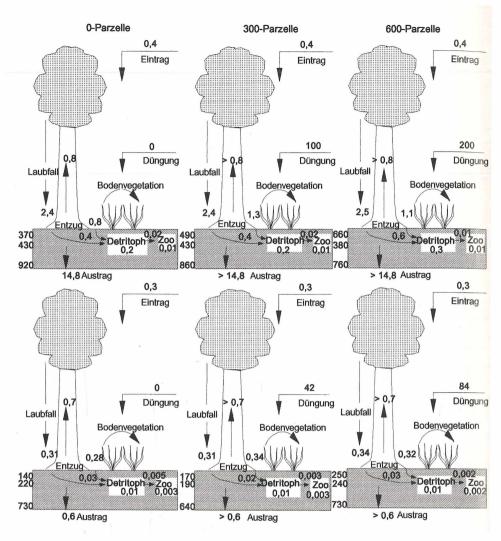


Abb. 74: Ca- (oben) und Mg-Flüsse (unten) im Buchenwald bei Siggen (Werte als g/m²•a; Detritoph.=detritophage Tiere, zoo.=Zoophage Tiere) (Daten z.T. aus SCHIMMING 1991).

Biozönose sind dagegen mindestens 2,5 g Ca/m²•a vorhanden. Außerdem wird durch die Düngung eine erhebliche Steigerung der im internen Kreislauf zirkulierenen Ca-Menge auf ca. 3,0 bis 3,5 g Ca/m²•a erreicht. Es ist daher damit zu rechnen, daß die Düngung zu einer deutlichen Speicherung des Ca in der organischen Masse führt. Demgegenüber ist der Mg-Austrag im Vergleich zur biozönotische zirkulierenden Mg-Menge relativ groß. Einem Austrag von 0,5 g Mg/m²•a stehen 0,3 g Mg/m²•a im internen Kreislauf gegenüber. Durch die Düngung ist außerdem nur eine geringe Steigerung der biozönotisch zirkulierenden Mg-Menge zu erreichen. Erst durch eine 600 g Kalkmergel/m² Applikation wird die intern zirkulierende Mg-Menge auf 0,4 g Mg/m²•a gesteigert.

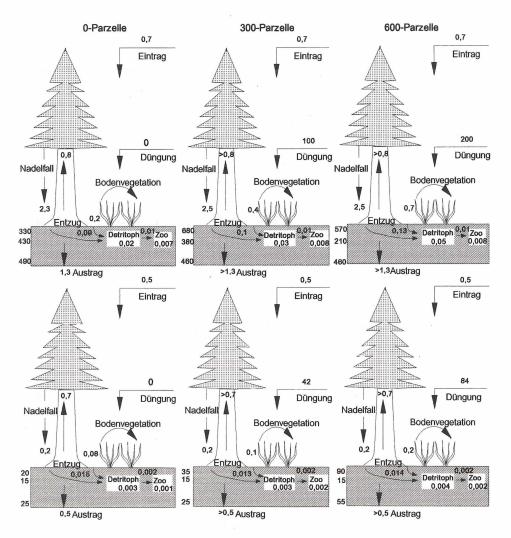


Abb. 75: Ca- (oben) und Mg-Flüsse (unten) im Fichtenwald des Segeberger Forstes Werte als g/m²•a; Detritoph.=detritophage Tiere, zoo.=Zoophage Tiere) (Daten z.T. aus SCHIMMING 1991).

Die Bodenfauna spielt als Ca- oder Mg-Speicher im biozönotischen Kreislauf in beiden Wäldern eine untergeordnete Rolle. Allenfalls im Buchenwald bei Siggen ist eine geringe Speicherwirkung für das Ca zu erkennen, die auf den großen Anteil der Gehäuseschnecken zurückgeführt werden kann. Demgegenüber entspricht die Umsatzleistung der Bodentiere in beiden Wäldern etwa der Hälfte der oberirdischen Masse der Bodenvegetation und ist somit von deutlicher Auswirkung auf die Elementflüsse.

Um den Einfluß der Kalkmergeldüngung auf die Bodenfauna der Wälder zu verstehen, muß einerseits die pysiologische Reaktion der einzelnen Arten auf die chemischen Veränderungen, andererseits der produktionsbiologische Einfluß der Arten auf den Ca- und Mg-

Umsatz bekannt sein. Die pH-Abhängigkeit der Bodentierarten ist seit langem bekannt Insbesondere der hohe Kalkbedarf wichtiger streuzersetzender Arten der Lumbricidae Diplopoda und Isopoda deutet auf einen Einfluß der Bodenversauerung auf die detritophage Bodenfauna hin. Diese Gruppen sorgen außerdem für eine Mobilisierung der beiden Elemente Ca und Mg (ANDERSON et al. 1983). Umstritten ist bisher, wie die Biozönose insgesamt auf die Versauerung oder die kompensative Kalkmergeldüngung reagiert. Unter den Collembolen gibt es z.B. sowohl säureliebende Arten, die bei Kalkung des Bodens verschwinden (HAGVAR 1984) als auch säureempfindliche Arten, die durch die Bodenversauerung beeinträchtigt werden (KOPESZKI 1991). HEUNGENS & VAN DAELE (1984) vermuten, daß insgesamt eine größere Anzahl an Collembolenarten auf Bodenversauerung empfindlich reagiert. Die biozönotische Zusammensetzung der Wälder ist außerdem sehr unterschiedlich. Mullhumus-Wälder auf Kalkböden besitzen einen großen Anteil an Makrofauna, Moderhumus-Wälder auf basenarmen Böden einen großen Anteil an Mesofauna (Schaefer & Schauermann 1990). Erste Untersuchungen geben zu der Vermutung Anlaß, daß sich Moderhumus-Wälder unter dem Einfluß der Kalkdüngung in Richtung auf Mullhumus-Wälder entwicklen (WEIGMANN et al. 1989, HARTMANN et al. 1989). Allerdings bewirken diese biozönotischen Veränderungen zusätzliche, negative Effekte, indem sie zu Disbalancen im Nährstoffhaushalt führen (Wolters & Schauermann 1989, KRATZ et al. 1991).

Solche Disbalancen sind auch in den gekalkten Wäldern Schleswig-Holsteins zu erkennen. Die Netzbeutelversuche belegen, daß die unterschiedliche biozönotische Zusammensetzung der Bodenorganismen in dem Buchenwald auf Parabraunerde einerseits und den Geestwäldern auf Sandböden andererseits relativ ähnliche Abbauraten liefern. Dies bedeutet, daß sich standortspezifisch unterschiedliche Bodenbiozönosen gebildet haben, die zu relativ hohen Umsatzleistungen fähig sind. Eine Biozönose basenarmer Standorte kann durch die Kalkmergeldüngung daher kurzfristig nicht zu einer erhöhten Umsatzleistung gebracht werden, da die Einwanderung aller Arten basenreicher Standorte, die zu einer Umsatzerhöhung notwenig wären, nur in relativ langen Zeiträumen vonstatten geht. Daher ist auch die insgesamt erhöhte Biomasse der Bodentiere nur von geringer Bedeutung für den gesamten Stoffumsatz, wie dies auch Wolters & Schauermann (1989) für die Regenwurmsynusie bewiesen haben. Im Gegenteil kann sogar durch die Förderung bestimmter mikrophager Arten auf nährstoffarmen Standorten der Stoffumsatz der Laubstreu verringert werden (WEIGMANN et al. 1989). Dagegen kann auf natürlicherweise basenreichen Standorten wie in dem Buchenwald bei Siggen durch eine Kalkung insgesamt eine Förderung der standortspezifischen Bodenbiozönose erreicht werden, da hier noch ein großes Artenpotential der ursprünglichen calciphilen Biozönose vorhanden ist. Trotzdem ist auch in diesem Wald die Grenze der Kalkdüngung sichtbar. Die Ca- und Mg-Umsätze beim Streuabbau sind prozentual in der 600 g/m² -Parzelle niedriger als in der Kontrollfläche oder der 300 g/m² -Parzelle. Der relativ geringere Umsatz in den Düngungsparzellen im Vergleich zur Kontrollfläche wird auch in den beiden Geestwäldern des Segerberger Forstes deutlich. Es ist daher zu vermuten, daß sich in den Geestwäldern eine Bodenzönose gebildet hat, die unter den standörtlichen Bedingungen maximale Leistungen vollbringt, die durch eine Kalkmergeldüngung nicht mehr gesteigert werden können. Im Buchenwald auf Parabraunerde könnte dagegen die Bodenversauerung eine standortspezifische Bodenbiozönose zerstören, so daß eine Kalkmergeldüngung diesen Prozeß aufhalten oder verzögern kann.

Als Folge für den Waldbau in Schleswig-Holstein läßt sich daher folgendes feststellen:

Als Folge für den Waldbau in Schleswig-Holstein läßt sich daher folgendes feststellen: Eine artenreiche Baumschicht, die neben Buche auch Bäume mit leicht abbaubaren Blättern enthält, verspricht günstige Umsetzungsraten. Differenzierte Feuchteverhältnisse des

Bodens erleichtern in dem wechselfeuchten Klima Schleswig-Holsteins der hygrophilen Bodenfauna in trockenen Jahren das Ausweichen an feuchte Standorte bzw. der xerophilen Fauna das Ausweichen in feuchten Jahren. Kompensative Kalkungen oder N-Düngungen auf Geeststandorten können zwar kurzfristige Zuwachserfolge bei Bäumen erlangen, sind jedoch als schädlich anzusehen, da sie die etablierten Stoffwechselprozesse des Waldes stören. Nur auf natürlicherweise basenreichen Standorten, die zur Zeit durch Protoneneinträge an Basen verarmen, ist eine leichte kompensative Kalkmergeldüngung zu befürworten.

9. Danksagung

Die vorliegende Arbeit wurde hauptsächlich aus Daten zusammengestellt, die im Rahmen von zwei Forschungsprojekten des Bundesministers für Forschung und Technologie (BMFT) finanziert wurden. Es waren dies das Projekt "Aufbau und Dynamik von Bodentier-Zönosen von Waldbiotopen Schleswig-Holsteins und ihre Abhängigkeit von Bodentypen sowie der kompensativen Düngung (Calcium und Magnesium)" im Rahmen des Förderschwerpunktprogramms "Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen" und die Untersuchungen des Teilprojektes "Systemelemente der Fauna: Wirbellose" im Projekt "Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette". Dem Finanzgeber möchte ich ganz herzlich für die Ermöglichung der Untersuchungen danken. Weitere Daten wurden aus Forschungsprojekten des Landes Schleswig-Holstein und Diplomarbeiten der Forschungsstelle für Ökosystemforschung und Ökotechnik verarbeitet. Dem Leiter der Forschungsstelle Prof. Dr. B. Heydemann gilt mein besonderer Dank, da er die Beschaffung der Forschungsgelder unterstützte und Freiraum für die Ausarbeitung der Daten gewährt hat. Allen Mitarbeitern der Forschungsstelle oder des Projektzentrums für Ökosystemforschung und den wissenschaftlichen Hilfskräften, die mir Daten zur Verarbeitung überlassen, mich in Diskussionen oder durch manuelle Hilfe unterstützt haben, möchte ich herzlich danken. Zu guter Letzt gilt mein größter Dank meiner Familie, die an vielen Wochenenden den Mann oder Vater nur vor dem Computer gefunden hat, wo Daten verrechnet oder der Text geschrieben wurde.

10. Zusammenfassung

Seit 1985 werden in verschiedenen Wäldern Schleswig-Holsteins Untersuchungen zur Struktur und Dynamik der Bodenfauna und ihrer Stellung im Stoffhaushalt der Waldökosysteme betrieben. Insgesamt liegen Daten aus 6 geographischen Regionen vor, die Untersuchungen aus maximal 15 verschiedenen Wäldern enthalten. Entsprechend der Waldverteilung liegen die Untersuchungsstandorte im südöstlichen Teil Schleswig-Holsteins. In drei Regionen, Ostholstein (Siggen), Grenze Ostholstein-Geest (Bornhöved) und Geest (Segeberger Forst), wurden intensive Untersuchungen zur Stoffbilanzierung der Bodenfauna und ihrer Leistung beim Streuabbau unternommen. Diese Arbeiten umfassen 7 verschiedene Waldtypen.

Es wurden verschiedene Erfassungsmethoden angewandt. Neben der Bodenfallen- und der Photoeklektormethode wurde das hauptsächliche Gewicht der Untersuchung auf die Erfassung der Bodenfauna mit der Trocken-Extraktionsmethode gelegt. Die Streu eines 1/10 m² wurde zunächst mit einer Saugfalle abgesaugt, dann eingesammelt und nach einer Handauslese der Makrofauna in einem Extraktionsapparat die restliche Fauna bis 0,2 mm Länge ausgetrieben. Zusätzlich wurde eine Bodenprobe von 1/400 m² und einer Tiefe von 4 cm entnommen und die Mesofauna ebenfalls extrahiert. Biomassen wurde durch direkte Wägung oder durch Umrechnung bestimmt. Gruppenspezifische Stoffgehalte wurden aus Durchschnittswerten verschiedener Tierarten einer Tiergruppe bestimmt, Produktivitätsberechnungen durch Verwendung von bekannten Indices angestellt. Die Leistung der Bodenfauna wurde mit Hilfe von Netzbeuteln verschiedener Maschenweite gemessen. Die Maschenweite zum Ausschluß der Gesamtfauna betrug 0,02 mm, die zum Ausschluß der Makrofauna 0,2 mm. Der Streuabbau unter Beteiligung aller Bodenorganismen wurde mit Netzbeuteln von 5 mm Maschenweite bestimmt.

Ergebnisse aus folgenden Tiergruppen werden detailliert dargestellt: Testacea, Collembola, Oribatida, Gastropoda, Isopoda, Diplopoda, Araneida, Coleoptera, Diptera, Chilopoda, Opilionida, Dermaptera und verschiedene Vertreter kleinerer Ordnungen in der Bodenfauna. Als übergeordneter Faktor, der die Verteilung der meisten Bodentierarten bestimmt, kann der Bodenwassergehalt angesehen werden. Die untersuchten Waldtypen lassen sich daher in einer Reihe abnehmenden Bodenwassergehaltes und zunehmenden Sandanteils anordnen. Als artenreichster Biotop kann der feuchte Erlenwald angesehen werden. Sowohl in nässeren Wäldern als auch in den trockenen Wäldern auf Sandboden fällt die Artenzahl ab. Insgesamt muß mit einer Artenzahl der Bodenfauna von ca. 1000 Arten in artenreichen Wäldern gerechnet werden. Die Artendichte schwankt zwischen 100 Arten/0,1 m² in artenreichen Wäldern und ca. 50 Arten/0,1 m² in artenarmen Nadelwäldern. Die Artdiversität liegt dagegen in allen Wäldern bei durchschnittlich 2,5 (Shannon-Weaver-Index), die Evenness bei 0,5 ohne auffällige Abweichungen vom Mittelwert.

Für 7 Waldtypen wurden Mengenberechnungen für die Bodenfauna angestellt. Die Dynamik der Bodenfaunabiomasse ist durch Sommertrockenheit und Winterfrost geprägt. In trockenen Wäldern mit Moder- oder Rohhumus befindet sich der größte Teil der Bodenfauna in der Streu, in feuchten Wäldern in dem darunter befindlichen Bodenhorizont. Mit zunehmender Nährstoffarmut in den Wäldern steigt der Anteil der Prädatoren bis nahezu 50 % der Gesamtfauna, während in den feuchten nährstoffreichen Wäldern die detritophage Makrofauna dominiert. Die Energie- und Kohlenstoffumsätze der untersuchten Bodentiergruppen und ihr Anteil am Verzehr der eingetragenen Streu bzw. bei Räubern an der Gesamtbodenfauna werden dargestellt. Ebenso werden für Stickstoff, Calcium und Magnesium die Mengen in der Bodenfauna, ihre Produktion und Konsumtion abgeschätzt.

Der Streuabbau in 6 Laubwäldern zeigt, daß in den feuchten Erlenwäldern mit hohem Anteil an Makrofauna der Streuabbau am schnellsten verläuft. In diesen Wäldern ist jedoch der mikrobielle Anteil am Streuabbau nur gering. Dieser vergrößert sich mit zunehmender Trockenheit und Nährstoffarmut der Wälder. Wassergehalt und pH des Bodens lassen sich sowohl mit der Abbaurate k als auch mit der Biomasse der Bodenfauna positiv korrelieren. Auch der Kohlenstoff- und Stickstoffabbau verläuft in den feuchten, nährstoffreichen Wäldern schneller als in den trockenen, nährstoffarmen Wäldern. In diesen Wäldern kann jedoch die Mikrofauna einen Teil der Stoffumsätze übernehmen, während in den feuchten Wäldern die Mikrofauna dazu nur begrenzt in der Lage ist. Auch die N-Mineralisation ist in trockenen, nährstoffarmen Wäldern äußerst gering. Nach drei Jahren sind erst ca. 20 % des ursprünglich durch die Streu eingebrachten Stickstoffs mineralisiert. Dagegen ist im Erlenwald bereits nach 1 bis 3 Jahren die gesamte N-Menge mineralisiert. Die N-Retention hängt sowohl vom Wassergehalt des Bodens als auch von den am Abbau beteiligten Bodenorganismen ab.

Die Ca- und Mg- Umsätze der Bodenfauna unter dem Einfluß einer kompensativen Kalkmergeldüngung wurden in drei verschiedenen Waldtypen untersucht. Es wurden die Stoffeinträge durch Streu und Bodenvegetation als auch die Ca- und Mg-Vorräte im Boden gemessen. Die Ca- und Mg-Konzentrationen steigen durch die kompensative Kalkung in der Bodenvegetation erheblich stärker als in der Streu. Die Biomasse der Bodenfauna wird durch die Kalkung in allen Wäldern deutlich erhöht. Ein Einfluß auf den Streuabbau ist jedoch nur auf einem ehemals basenreichen, im Laufe der letzten 20 Jahre basenveramten Waldstandort zu messen. Natürlicherweise basenarme Standorte lassen im Falle einer Kalkung keine Umsatzaktivierung durch die Bodenfauna erkennen.

11. Summary

Since 1985 investigations on structure and dynamics of the soil fauna and its role in forest ecosystem matter cycling have been executed in different forest types in Schleswig-Holstein. Data are available from six geographic regions, including a maximum of 15 different forest sites. Concerning the overall distribution of forests in Schleswig-Holstein, the investigation sites are situated in the south-eastern part of the country. Intensive research on the matter balance of the soil fauna and its effects on the litter disappearance occurred within three regions. These regions are in East-Holstein (Siggen), on the border between East-Holstein and the 'Geest' (Bornhöved) and on the 'Geest' (Segeberger Forst). Seven sites were selected in these three regions.

Different sampling methods were applied. Pitfall trapping and emergence trapping of the soil fauna and particularly the heat extraction method were carried out. The soil fauna was collected from litter of 0.1 sqm by means of a suction trap. After that the macrofauna was sampled by hand collection from the litter and the remaining fauna, up to 0.2 mm in length, was extracted by means of heat extraction. Additionally the mesofauna was extracted from a soil sample of 1/400 sqm and a depth of 4 cm. Biomass was estimated by direct weighing or by calculating from mean weights. Mean matter concentration of animal groups are averages of specific data of several species. Known indices were applied to estimate productivities. The effect of the soil fauna on litter disappearance is measured with litter bags of different mesh sizes. To exclude both total fauna and mesofauna, net bags of mesh size 0.02 mm and 0.2 mm are used respectively. The litter beakdown by all soil organisms is estimated using litter bags of 5 mm mesh size.

Results of the following animal groups are described: Testacea, Collembola, Oribatida, Gastropoda, Isopoda, Diplopoda, Araneida, Coleoptera, Diptera, Chilopoda, Opilionida, Dermaptera and a few species from several ranks of the soil fauna. The soil water content can be regarded as a superior factor regulating the distribution of the species. The investigated forest types are listed by their decreasing water content and their increasing sand content in the soil. Alder forest is found to be the ecosystem with the highest number of species. The number of species can be estimated for species rich forests. The species density amounts to about 100 species/0.1 sqm in species rich forests and about 50 species/0.1 sqm in species poor forests. However, species diversity is 2.5 on average (Shannon-Weaver-Index) and the eveness is 0.5. No conspicuous differences in the averages were noticed.

Measurements on densities and biomass of the soil fauna were executed whithin seven forest sites. The dynamics of the soil fauna biomass is affected mainly by summer dryness and winter frost. The highest amount of soil fauna is found in the litter of dry forests with mor or raw humus and in the layers beneath the litter in fresh forests. As nutrients decrease in the forests, the relative mass of predators increases by up to 50 % of the total, whereas in fresh nutrient rich forests the detritus feeding macrofauna dominates. Both the energy and carbon turnover of the investigated soil fauna is described as well as the consumption of the litter input. For predators, feeding on the total soil fauna is estimated, just as the amount, production and consumption of nitrogen, calcium, and magnesium in the soil fauna are estimated.

A comparison of six deciduous forests shows that the most rapid litter breakdown is in the wet alder forest with high amounts of macrofauna in the soil. In these forests the microbial part of the litter decomposition is low. The microbial part of decomposition increases as both dryness increases and nutrient content decreases. Water content and pH of the soil is positively correlated with the decomposition rate k as well as with the biomass of the soil fauna. Carbon and nitrogen mineralisation is more rapid in fresh and nutrient rich forests

than in dry and nutrient poor forests. In dry and sandy forests a high part of the mineralisation is caused by microbial activity, whereas the microorganisms are limited in their effect on mineralisation in the fresh forests. After three years only about 20 % of the originally introduced nitrogen of the litter is mineralized. In contrast to the dry forests, nitrogen is mineralized already after one or two years in the alder forest. N-retention is correlated with both the water content of the soil and the composition of the soil fauna.

The influence of the soil fauna on the calcium and magnesium turnover was investigated in three forest types under the condition of a compensative liming. Matter input from litter, soil vegetation and calcium and magnesium content of the soil was measured. The calcium and magnesium concentrations increase more conspicuously in the soil vegetation than in the litter. The biomass of the soil fauna is distinctly higher in the limed areas. Its influence on litter decomposition, however, can be proved only in a formerly nutrient rich forest, which has become poorer in the last 20 years. Naturally nutrient poor sites show no increasing intensities of turnover by the soil fauna.

12. Literatur

- ABER, J. D. & MELILLO, J. M. (1982): Nitrogen immobilization in decaying hardwood leaf litter as a function of initial nitrogen and lignin content. Can.J.Bot. 60, 2263-2269.
- Albert, A. M. (1975): Bodenfallenfänge von Diplopoden und Isopoden in Wuppertaler Wäldern (MB 4708/09). Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal 31, 46-49.
- Albert, R. (1976): Zusammensetzung und Vertikalverteilung der Spinnenfauna in Buchenwäldern des Solling. Faun.ökol.Mitt. 5, 65-80.
- Albert, R. (1982): Untersuchungen zur Struktur und Dynamik von Spinnengesellschaften verschiedener Vegetationstypen im Hoch-Solling. HochschulSammlung Naturwissenschaft Biologie 16, 1-147.
- ALBERT, R. & KOLBE, W. (1979): Araneae und Opiliones in Bodenfallen des Staatswaldes Burgholz in Wuppertal. Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal, 131-139.
- ALDERWEIRELDT, M., HUBLE, J. &. POLLET, M. (1989): The araneofauna of different woodland habitats of the "Lippensgoed-Bulskampveld" area (Beernem, Western-Flanders, Belgium). Biol.Jb.Dodonaea 57, 87-102.
- ALTMÜLLER, R. (1976): Zum Energieumsatz von Dipteren-Populationen im Buchenwald (Luzulo-Fagetum). Göttingen: Diss.
- AMELSVOORT, v. P. A. M., VAN DONGEN, M. & VAN DER WERFF, P. A. (1988): The impact of Collembola on humification and mineralization of soil organic matter. Pedobiologia 31, 103-111.
- Anderson, J. M. (1973): The breakdown and decomposition of sweet chestnut (Castanea sativa Mill) and beech (*Fagus sylvatica L.*) leaf litter in two deciduous woodland soils. II. Changes in the carbon, hydrogen, nitrogen and polyphenol content. Oecologia 12, 275-288.
- ANDERSON, J. M. (1978): Inter- and intrahabitat relationships between woodland Cryptostigmata species diversity and the diversity of soil and litter microhabitats. Oecologia 32, 341-348.
- ANDERSON, J. M. (1989): Forest soils as short, dry rivers: effects of invertebrates on transport processes. Verh.Ges.Ökol. 17, 33-46.
- ANDERSON, J. M., HUISH, S. A., INESON, P., LEONARD, M. A. & SPLATT, P. R. (1985): Interactions of inverte-brates, microorganisms and tree roots in nitrogen and mineral element fluxes in deciduous woodland soils. In: FITTER A.H. (Hg.) Ecological interactions in soil, Oxford: Blackwell, 377-392.
- Anderson, J. M. & Ineson, P. (1984): Interactions between microorganisms and soil invertebrates in nutrient flux pathways of forest ecosystems. In: Anderson, J. M., Rayner, A. D. M. & Walton, D. W. H. (Hg.)., Invertebrate-microbial interactions, Cambridge: Cambridge University Press, 59-88.
- ANDERSON, J. M., INESON, P. & HUISH, S. A. (1983): Nitrogen and cation release by macrofauna feeding on leaf litter and soil organic matter from decidous woodlands. Soil Biol.Biochem. 15, 463-467.
- Anderson, R. V., Coleman, D. C. & Cole, C. V. (1981): Effects of saprotrophic grazing on net mineralization. In: Clark, F. E. & Rosswall, T. (Hg.) Terrestrial nitrogen cycles. Processes, ecosystem strategies and management impacts. Stockholm, Ecol.Bull. 201-217.
- ANT, H. (1963): Faunistisch, ökologische und tiergeographische Untersuchungen zur Verbreitung der Landschnecken in Nordwestdeutschland. Abhandlungen Landesmuseum Naturkunde Münster/Westf. 25, 1-125.
- ANT, H. (1969): Die malakologische Gliederung in Nordwest- Deutschland. Vegetatio 8, 374-386.
- ATTIWILL, P. M. (1968): The loss of elements from decomposing litter. Ecology 49, 142-145.
- Bååth, E., Lohm, U., Lundgren, B., Rosswell, T., Söderström, B. & Sohlenius, B. (1981): Impact of microbial-feeding animals on total soil activity and nitrogen dynamic: a soil microcosm experiment. Oikos 37, 257-264.
- BÄÄTH, E., LOHM, U., LUNDGREN, B., ROSSWALL, T., SÖDERSTRÖM, B., SOHLENIUS, B. & WIRÉN, A. (1978): The effect of nitrogen and carbon supply on the development of soil organism populations and pine seedlings: a microcosm experiment. Oikos 31, 153-163.
- BABEL, U. & VOGEL, H.J. (1989): Zur Beurteilung der Enchyträen- und Collembolen-Aktivität mit Hilfe von Bodendünnschliffen. Pedobiologia 33, 167-172
- BAEHR, B. (1986): Untersuchungen zur Habitatbindung von Spinnen (Araneae) im Schönbuch bei Tübingen. In: EINSELE, G. (Hg.) Das landschaftsökologische Forschungsprojekt Naturpark Schönbuch. Weinheim, VCH Verlagsgesellschaft, 507 534.
- BAL, L. (1970): Morphological investigation in two moder-humus profiles and the role of the soil fauna in their genesis. Geoderma 4, 5-36.

- BAUCHHENSS, J. & DANCAU, B. (1977): Die Collembolen- und Oribatiden- Taxozönosen einiger Böden in Süddeutschland. In: Tüxen, R. (Hg.) Vegetation und Fauna, Vaduz: Gantner, 49-61.
- BAUER, T. (1975): Zur Biologie und Autökologie von Notiophilus biguttatus F. und Bembidion foraminosum Strm. (Col.Carab.) als Bewohner ökologisch extremer Standorte. Zum Lebensformtyp des visuell jagenden Räubers unter den Laufkäfern (II). Zool.Anz. 194, 305-318.
- BECK, L. (1983): Zur Biologie des Laubwaldes. Verh.dtsch.Zool.Ges. 1983, 37-54.
- BECK, L. (1987a): Hinweise zur ökotoxikologischen Bewertung von Chemikalien am Beispiel des BMFT-Vorhabens "Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. Mitt. Biol. Bundesanst. Land- & Forstwirtschaft 234, 47-63.
- BECK, L. (1987b): Untersuchungen zu Struktur und Funktion der Bodenfauna eines Buchenwaldes. Abhandl. u. Ber. Naturk. Mus. Görlitz 60, 19-27.
- BECK, L. (1989): Lebensraum Buchenwald. 1. Bodenfauna und Streuabbau eine Übersicht. Verh. Ges. Ökol. 17, 47 - 54.
- BECK, L. & Brestowsky, E. (1980): Auswahl und Verwertung verschiedener Fallaubarten durch *Oniscus asellus* (Isopoda). Pedobiologia 20, 428-441.
- BECK, L., DUMPERT, K., FRANKE, U., MITTMANN, H. W., RÖMBKE, J. & SCHÖNBORN, W. (1988): Vergleichende ökologische Untersuchungen in einem Buchenwald nach Einwirkung von Umweltchemikalien. In: SCHEELE, B. & VERFONDERN, M. (Hg.) Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen. Jülich, KFA, 548-701.
- BECK, L. & FRIEBE, B. (1981): Verwertung von Kohlenhydraten bei Oniscus asellus (Isopoda) und Polydesmus angustus (Diplopoda). Pedobiologia 21, 19-29.
- BECKER, K.W. (1984): Düngung, N-Umsatz und Pflanzenwachstum in ihrer Wirkung auf die langfristige Protonenbilanz von Böden. Zeitschr.Pflanzenernähr.Bodenk. 144, 181-196.
- BEESE, F. (1989): Wirkungen von Kalkungs- und Düngungsmaßnahmen auf die chemische Zusammensetzung der Bodenlösung. Ber.Forschzent.Waldökosys. A 49, 27-48.
- BELOTTI, E. (1993): Ein generalisiertes Konzept der Lebensformtypen wirbelloser Bodentiere als Hilfsmittel für den Bodenschutz. Mitt. dtsch. bodenk. Gesell. 72, 491-494.
- BEYER, L. (1989): Nutzungseinfluß auf die Stoffdynamik schleswig- holsteinischer Böden. Humusdynamik und mikrobielle Aktivität -. Schriftenr. Inst. Pflanzenernähr. Bodenk. 6, 1-197.
- BEYER, L., BLUME, H. P. & IRMLER, U. (1991): The humus of a "parabraunerde" (orthic luvisol) under Fagus sylvatica L. and *Quercus robur* L. and its modification in 25 years. Ann.Sci.For. 48, 267-278.
- BEYER, L., BLUME, H. P., IRMLER, U. & HENSS, B. (1991): Veränderung des Humuskörpers einer Parabraunerde unter Wald in 25 Jahren. Forstw.Cbl. 110, 34-46.
- BEYER, L. & IRMLER, U. (1991): The structure of humus and dynamic of litter decomposition on a luvisol and a podzol under forest. Pedobiologia 35, 368-380.
- BEYER, L., SCHULTEN, H.R. & FRÜND, R. (1992): Properties and composition of soil organic matter in forest and arable soils of Schleswig-Holstein: 1. Comparison of morphology and results of wet chemistry, CPMAS- 13C-NMR spectroscopy and pyrolysis-field inoization mass spectrometry. Z. Pflanzenernähr. Bodenk. 155, 345-354.
- BLISS, P. (1991): Epedaphische Arthropoden eines Pappelgehölzes bei Halle (Saale). II. Opiliones. In: MAHN, E. G. & TIETZE, F. (Hg.) Agro-Ökosysteme und Habitatinseln in der Agrarlandschaft. Halle, Martin- Luther-Universität, 283-288.
- Blume, H. P., Fränzle, O., Kappen, L., Nellen, W., Widmoser, P. & Heydemann, B. (1992): Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Arbeitsbericht 1988-1991. Kiel: Abschlußbericht f. BMFT.
- BLUME, H. P., LAMP, J., SCHIMMING, C. G., WIESE, D. & ZINGK, M. (1985): Bodenbelastung aus der Luft? Schriftenr. Agrarwiss.Fak. Uni. Kiel 67, 44-51.
- BONNET, L. (1964): Le peuplement thecamoebien des sols. Revue d' Ecologie et Biologie de sol 1, 123-408.
- BOSATTA, E. & STAAF, H. (1982): The control of nitrogen turn-over in forest litter. Oikos 39, 143-151.
- Braun, M. & Beck, L. (1986): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 9. Die Pseudoskorpione. Carolinea 44, 139-148.
- Brauns, A. (1954): Terricole Dipterenlarven. Eine Einführung in die Kenntnis und Ökologie der häufigsten bodenlebenden Zweiflüglerlarven der Waldbiozönose auf systematischer Grundlage. Göttingen, Wissenschaftlicher Verlag.

- BRINKMANN, R. (1991): Zur Habitatpräferenz und Phänologie der Limoniidae, Tipulidae und Cylindrotomidae (Diptera) im Bereich eines norddeutschen Tieflandbaches. Faun.ökol.Mitt.Suppl. 11, 1-155.
- Briones, M.J.I., Mascato, R. & Mato, S. (1992): Relationships of earthworms with environmental factors studied by means of detrended canonical correspondence analysis. Acta Ökologia 13, 617-626.
- BROEN, v. B. & MORITZ, M. (1964): Beiträge zur Kenntnis der Spinnentierfauna Norddeutschlands. II. Zur Ökologie der terrestrischen Spinnen im Kiefernmischwald des Greifswalder Gebietes. Dtsch. Entom. Zeitschr. N.F. 11, 353-373.
- Burrough, PA. (1987): Spatial aspects of ecological data. In: Jongmann, R.H.G., ter Braak, C.J.F., van Tongeren (eds.). Data analysis in Community and landscape ecology. O.F.R. Podoc, Wageningen, 213-251
- CLARHOLM, M. (1981): Protozoan grazing of Bacteria in soil Impact and Importance. Microb. Ecol. 7, 343-356.
- COLEMAN, D. C. (1985): Through a ped darkly: an ecological assessment of root-soil-microbial-faunal interactions. In: FITTER, A. H. (Hg.) Ecological interactions in soil. Oxford, Blackwell, 1-21.
- CONNELL, J. H. (1980): Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of compatition past. Oikos 35, 131-138.
- CONRAD, M. (1972): Stability of foodwebs and its relation to species diversity. J.theoret.Biol. 34, 325-335. CORSMANN, M. (1989a): Die Schneckengemeinschaft (Gastropoda) eines Laubwaldes: Populations-
- dynamik, Verteilungsmuster und Nahrungsbiologie. Ber. Forschungszent. Waldökosys. A 58, 1-208. CORSMANN, M. (1989b): Buchenstämme als wichtige Habitatstrukturen für Schnecken (Gastropoda).
- CORSMANN, M. (1989b): Buchenstämme als wichtige Habitatstrukturen für Schnecken (Gastropoda). (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 8). Verh.Ges.Ökol. 17, 257-262.
- David, J. F. (1987): Consommation annuelle d'une litière de chene par une population adulte du diplopode Cylindroiulus nitidus. Pedobiologia 30, 299-310.
- David, J.F., Ponge, J.F. & Delecour, F. (1993): The saprophagous macrofauna of different types of humus in beech forests of the Ardenne (Belgium). Pedobiologia 37, 49-56
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1967): Klimaatlas von Schleswig-Holstein, Hamburg und Bremen. Offenbach.
- DE VITA, J. (1979): Niche separation and the broken stick model. American Naturalist 114, 171-178.
- DIELMANN, H. J. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden. 10. Die Collembolen. Verh. Ges.Ökol. 17, 103-107.
- DIERSSEN, K. (1988): Rote Liste der Pflanzengesellschaften Schleswig-Holsteins. Schriftenr. Landesamt Natursch. u. Landschaftspfl. Schl. Holst. 6, 1-157.
- DORN, K. & JAHNKE, V. (1985): Die Nematoceren-Familien (Diptera, Nematocera) eines Buchenwaldes und Fichtenforstes im Burgholz (Solingen) 1978-1982. Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal 38, 72-74.
- Draaijers, G. P. J., Ivens, W. P. M. F., Bos, M. M. & Bleuten, W. (1989): The contribution of ammonia emission from agriculture to the deposition of acidifying eutrophic compounds onto forests. Environ. Pollut. 60, 55-66.
- Drift, J. v. d. & Witkamp, M. (1960): The significance of the breakdown of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. Arch. Neerland Zool. 13, 486-492.
- DUMPERT, K. & PLATEN, R. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 4. Die Spinnenfauna. Carolinea 42, 75-106.
- DUNGER, W. (1958): Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Bodenmakrofauna im Auenwald. Zool. Jb. Syst. 86, 139-180.
- DUNGER, W. (1958): Über die Veränderung des Fallaubes im Darm von Bodentieren. Z.Pflanzenern. Düngung Bodenkd. 82, 174-193.
- DUNGER, W. (1960): Zu einigen Fragen der Leistung der Bodentiere bei der Umsetzung organischer Substanz. Zbl. II Abt. 113, 345-355.
- DUNGER, W. (1974): Tiere im Boden. Wittenberg, Ziemsen.
- DUNGER, W. (1982): Die Tiere des Bodens als Leitformen für anthropogene Umweltveränderungen. Decheniana Beihefte 26, 151-157.
- DUVIGNEAUD, P. & DENAEYER-DE SMET, S. (1970): Biological Cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: REICHLE, D. E. (Hg.) Analysis of temperate forest ecosystems. Berlin, Springer, 199-225.
- EDWARDS, C. A. (1974): Macroarthropods. In: DICKINSON, C. H. & PUGH, G. J. F. (Hg.) Biology of plant

- litter decomposition. London, Academic Press, 533-554.
- EDWARDS, C. A. & HEATH, G. W. (1963): The role of soil animals in breakdown of leaf material. In: DOEKSEN; J.; DRIFT, J.van der (Hg.) Soil organisms. Amsterdam, North Holland, 76-84.
- EDWARDS, C. A. & HEATH, G. W. (1975): Studies in leaf litter breakdown. III. The influence of leave age. Pedobiologia 15, 348-354.
- EDWARDS, C. A., REICHLE, D. E. & CROSSLEY, D. A. (1970): The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. In: REICHLE, D. E. (Hg.) Analysis of temperate forest ecosystem. Berlin, Springer, 147-172.
- EINSENBEIS, G. (1993): Zersetzung im Boden. Inf. Natursch. Landschaftspfl. 6, 53-76
- EISENBEIS, G. & WICHARD, W. (1985): Atlas zur Biologie der Bodenarthropoden. Stuttgart: Fischer.
- ELLENBERG, H. (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. Stuttgart: Ulmer. ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (1986): Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojektes 1966-1986. Stuttgart, Ulmer.
- EMEIS, W., HOOP, M., SICK, D., SICK, F. & SICK, H. (1967): Die Dipteren des Reher Kratts. Faun.Ökol.Mitt. 3, 191-202.
- FISCHER, H. (1991): "Draußen vom Walde…" Die Einstellung zum Wald im Wandel der Geschichte. NNA Berichte 4, 92-100.
- FJELLBERG, A. (1980): Norwegian Collembola. As, Entomol. Forening.
- FOG, K. (1978): Studies on decomposing wooden stumps; III. Different relations among some gastropod species and species groups to the stump microflora, weather changes and pH. Pedobiologia 19, 200-212.
- FOISSNER, W. & ADAM, H. (1980): Abundanz, Vertikalverteilung und Artenzahl der terrestrischen Ciliaten und Testaceen einer Almweide und einer Schipiste auf der Schloßalm Bad Hofgastein (Österreich). Zoolog. Anz. 205, 181-187.
- Fränzle, O., Kuhnt, D., Kuhnt, G. & Zölitz, R. (1987): Auswahl der Hauptforschungsräume für das Ökosystemforschungsprogramm der Bundesrepublik Deutschland (Abschlußbericht). BMUNR.
- Franke, U. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 7. Der Waldohrwurm Chelidurella acanthopygia. Carolinea 43, 105-112.
- Franke, U. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 5. Die Weberknechte. Carolinea 42, 107-114. Franke, U. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden. 5. Die Makrofauna. Verh. Ges. Ökol. 17, 71-75.
- FRANKE, U. & BECK, L. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden. 2. Streueintrag und Streuabbau. Verh. Ges. Ökol. 17, 55 59.
- Freude, H., Harde, K. W. & Lohse, G. A. (1964-1991): Die Käfer Mitteleuropas. Krefeld: Goecke & Evers.
- FRIEBE, B. (1982): Die Makroarthropodenfauna eines Buchenwaldbodens unter besonderer Berücksichtigung der Coleoptera. Karlsruhe, Diss.
- FRIEBE, B. (1983): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens 3. Die Käferfauna. Carolinea 41, 45-80.
- FRIEBE, B. (1988): Netzubeutelversuche in landwirtschaftlich genutzten Flächen Methodische und praktische Probleme. Protokoll des 5. Plenums der AG. Bodenmeosofauna, Bonn, 3-12
- Funke, W., Bernhard, M., Höfer, H., Jans, W., Lehle, E., Roth- Holzapfel, M., Schmitt, G., Stumpp, J., Vogel, J. & Wanner, M. (1986): Bodentiere als sensitive Indikatoren in Waldökosystemen (Projekt Europ. Forsch. Maßnahmen Luftreinhaltung). (Manuskript)
- Gerdsmeier, J. & Greven, H. (1991): Collembolengemeinschaften eines Fichten- und eines Buchenwaldes im Sauerland. Decheniana 144, 129-140.
- Gere, G. (1962): Nahrungsverbrauch der Diplopoden und Isopoden in Freilanduntersuchungen. Acta Zool. Acad.Sci.Hung. 8, 385-415.
- GOODMAN, D. (1975): The theory of diversity-stability relationships in ecology. Quart.Rev.Biol. 237-266.
- Gosz, J. R., Likens, G. E. & Bormann, F. H. (1973): Nutrient release from decomposing leaf and branch litter in the Hubbard brook forest, New Hampshire. Ecol.Monograph 43, 173-191.
- Graffe, U. (1984): Eine einfache Methode der Extraktion von Enchytraeiden aus Bodenproben. Bremen: Protokoll Workshop Mesofauna.
- Graffe, U. (1989): Der Einfluß von sauren Niederschlägen und Bestandeskalkungen auf die Enchytraeidenfauna in Waldböden. Verh. Ges. Ökol. 17, 597-603.
- Graffe, U. (1993): Die Gliederung von Zersetzergesellschaften für die standortsökologische Ansprache. Mitt. dtsch. bodenk. Gesell. 69, 95-98.

- Grimm, R. & Funke, W. (1986): Energieflüsse durch die Populationen der Tiere. In: Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J (Hgs.) Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solling-Projektes Stuttgart, Ulmer, 337-354.
- GRÜM, L. (1976): An attempt to characterize matter transfer by carabid communities inhabiting forests. Ekol.polsk. 24, 365-376.
- GRÜNWALD, M. (1988): Adaptation und Dekompositionsleistung von Landasseln (Isopoda, Oniscidea) an Standorten der Großen Brennessel (*Urtica dioica* L.). Hochschul Sammlung Naturwissenschaft Biologie 20, 1- 273.
- HABERSAAT, U. (1991): Stadienspezifischer Sauerstoffverbrauch, Respirationsquotient und Beobachtungen zur Trockenheitsresistenz der Bodenmilbe *Hyoaspis angusta* (Acarina; Gamasina). Pedobiologia 35, 101-107.
- Härdtle, W. (1989): Potentielle natürliche Vegetation. Ein Beitrag zur Kartierungsmethode am Beispiel der Topographischen Karte 1623 Owschlag. Mitt. A.G. Geobotanik Schl. Holst. und Hamburg 40, 1-72.
- Härdtle, W. (1991): Naturwaldreservate ein notwendiger Beitrag zum Waldschutz in Schleswig-Holstein. Grüne Mappe, 14-19.
- Härdtle, W. (1995): Vegetation und Standort der Laubwaldgesellschaften (Querco-Fagetea) im nördlichen Schleswig-Holstein. Mitt. A.G. Geobotanik Schl.-Holst. Hamb. 48, 441 S.
- HAGVAR, S. (1982): Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. relations to plant communities and soil fertility. Pedobiologia 24, 255-296.
- HAGVAR, S. (1984): Effects of liming and artificial acid rain on Collembola and Protura in coniferous forest. Pedobiologia 27, 341-354.
- HAIMI, J. & BOULHAM, M. (1991): Influence of a litter feeding earthworm, *Lumbricus rubellus*, on soil processes in a simulated coniferous forest floor. Pedobiologia 35, 247-256.
- Hanlon, R. D. G. & Anderson, J. M. (1979): The effects of collembola grazing on microbial activity in decomposing leaf litter. Oecologia 38, 93-99.
- Hartmann, P. (1976): Struktur und Dynamik von Staphyliniden-Populationen in Buchenwäldern des Solling. Verh.Ges.Ökol. 5, 75-81.
- HARTMANN, P., FISCHER, R. & SCHEIDLER, M. (1989): Auswirkungen der Kalkdüngung auf die Bodenfauna in Fichtenforsten. Verh.Ges.Ökol. 17, 585-589.
- HASSELL, M. P. (1980): Some consequences of habitat heterogeneity for population dynamics. Oikos 35, 150-160.
- HEGAR, K. (1985): Der deutsche Wald. Ein statistischer Überblick. Informationen zur Raumentwicklung 10, 951-1002.
- HEIMER, S. & NENTWIG, W. (1991): Spinnen Mitteleuropas. Hamburg, Parey.
- Heller, H. & Göttsche, D. (1986): Biomasse-Messungen an Buche und Fichte. In: Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J (Hgs.) Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solling-Projektes Stuttgart, Ulmer, 109-127.
- HELLER, K. (1990): Vergleichend ökologische Untersuchungen an terricol-detritophagen Nematocera zur biozönotischen Struktur und zum Stoff- und Energiefluß in einem Wald-Agrar-Ökosystemkomplex. Kiel, Diplomarb.
- HERLITZIUS, R. (1977): Untersuchungen zum Streuabbau in Kalk- und Sauerhumus Buchenwäldern. Verh.Ges.Ökol. 161-170.
- Heungens, A. & van Daele, E. (1984): The influence of some acids, bases and salts on the mite and Collembola population of a pine litter substrate. Pedobiologia 27, 299-311.
- HEUSER, J. & TOPP, W. (1989): Verteilungsmuster der Boden-Makrofauna in den Rekultivierungsflächen des Staatsforstes Ville und ihr Einfluß auf die Zersetzung der Laubstreu. Natur und Landschaft 64, 441-445.
- HEYDEMANN, B. (1982): Waldwirtschaft Gefahren und Chancen für die Biotoperhaltung. Grüne Mappe 1982/83, 15-21.
- HEYDEMANN, B. & MÜLLER-KARCH, J. (1980): Biologischer Atlas Schleswig- Holstein. Neumünster, Wachholtz.
- HEYNEN, C. (1988): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 11. Die Dipterenlarven. Carolinea 46, 115-130.
- HÖVEMEYER, K. (1984): Die Dipterengemeinschaft eines Buchenwaldes auf Kalkgestein: Produktion an

- Imagines, Abundanz und räumliche Verteilung. Pedobiologia 26, 1-15.
- HÖVEMEYER, K. (1985): Die Zweiflügler (Diptera) eines Kalkbuchenwaldes: Lebenszyklen, Raum-Zeit-Muster und Nahrungsbiologie. Göttingen, Diss.
- HÖVEMEYER, K. (1992): Response of Diptera populations to experimentally modified leaf litter input in a beech forest on limestone. Pedobiologia 36, 35-49.
- HOWARD, D. M. & HOWARD, P. J. A. (1980): Effect of species, source of litter, type of soil, and climate on litter decomposition. Microbial decomposition of tree and shrub leaf litter 3. Oikos 34, 115-124.
- HOWARD, P. J. A. & HOWARD D. M. (1979): Respiration of decomposing litter in relation to temperature and moisture microbial decomposition of tree and shrub leaf litter. Oikos 33, 457-465.
- HOTTEL, R. F. & ZÖTTLE, H. W. (1985): Ernährungszustand von Tannenbeständen in Süddeutschland ein historischer Vergleich. Allg. Forst. Zeitschr. 38, 1011-1013.
- Huhta, V. & Koskennieni, A. (1975): Numbers, biomass and community respiration of soil invertebrates in spruce forests at two latitudes in Finland. Ann. Zool. Fennici 12, 164-182.
- Huish, S., Leonard, M. A. & Anderson, J. M. (1985): Wetting and drying effects on animal/microbial mediated nitrogen mineralization and mineral element losses from deciduous forest litter and raw humus. Pedobiologia 28, 177-183.
- IBROM, A. & RUNGE, M. (1989): Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes unter dem Einfluß von Kalkung oder Stickstoffdüngung. Ber. Forschungszent. Waldökosys. A 49, 129-140.
- IRMLER, U. & HEYDEMANN, B. (1985): Populationsdynamik und Produktion von *Erigone longipalpis* (Araneae, Micryphantidae) auf einer Salzwiese Nordwestdeutschlands. Faun.ökol.Mitt. 5, 443-454.
- IRMLER, U. & HEYDEMANN, B. (1988): Die Spinnenfauna des Bodens schleswig-holsteinischer Waldökosysteme. Faun.ökol.Mitt. 6, 61-85.
- IRMLER, U. & HEYDEMANN, B. (1989): Der Einfluß einer Kalkmergeldüngung auf die Bodenfauna dreier schleswig-holsteinischer Waldtypen. Verh.Ges.Ökol. 17, 591-596.
- IRMLER, U. & HINGST, R. (1993): Zur Ökologie des Waldohrwurms (Chelidurella acanthopygia) in Schleswig-Holstein (Dermaptera). Faun.ökol.Mitt. 6, 377-390
- IRMLER, U. & RITTER, D. (1991): Ökosystemforschung im Bereich der Bornhöveder Seenkette: Dynamik der Bodenfauna und ihr Einfluß auf die Streuzersetzung in einem Waldtransekt (Schleswig-Holstein). Verh.Ges.Ökol. 20, 201-206.
- IRMLER, U., TISCHLER, T. & HEYDEMANN, B. (1989): Aufbau und Dynamik von Bodentier-Zönosen von Waldbiotopen Schleswig-Holsteins und ihre Abhängigkeit von Bodentypen sowie der kompensativen Düngung (Calcium und Magnesium). In: Scheele, B. & Verfordern, M. (Hg.) Auffindung von Indikatoren zu prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen. Jülich, KFA, C1-C134.
- IRMLER, U., TISCHLER, T. & HEYDEMANN, B. (1989): Der Einfluß von *Adela reaumurella* L. (Lepidoptera: Adelidae) auf den Abbau der Laubstreu. Verh.Ges.Ökol. 17, 401-405.
- JACCARD, P. (1912): The distribution of the flora in the alpine zone. New Phytol. 11, 37-50.
- JAX, K. & ZAUKE, G.-P. (1992): Maßstäbe in der Ökologie ein vernachlässigter Konzeptbereich. Verh. Ges. Ökol. 21, 23-30.
- JENSEN- Hus, K. (1990): Raumzeitliche Analyse atmosphärischer Stoffeinträge in Schleswig-Holstein und deren ökologische Bewertung. Kiel, Diss.
- JENSEN- HUS, K. & KUHNT, G. (1988): Untersuchungen zum Stoffbestand schleswig-holsteinischer Waldböden. Schr. Naturwiss. Ver. Schlesw.- Holst. 57, 19.46.
- JOCQUE, R. (1973): The Spider-Fauna of adjacent Woodland Areas with different Humus Types. Biol. Jb. Dodonaea 41, 153 178.
- Jongman, R. H. G., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. F. R. (1987): Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen: Pudoc.
- JUDAS, M. (1989): Populationsökologie der Regenwürmer (Lumbricidae) in einem Kalkbuchenwald: Abundanzdynamik und Bedeutung von Nahrungsressourcen. Ber. Forschungsz. Waldökosys. A 53, 1-140.
- Kaczmarek, M. (1975): An analysis of collembola communities in different pine forest environments. Ekol. Pol. 23, 265-293.
- Kempson, D., Lloyd, M & Ghelardi, R. (1963): A new extractor for woodland-litter. Pedobiologia 3, 1-21.

- Kerney, M. P., Cameron, R. A. D. & Jungbluth, J. H. (1979): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. Hamburg, Parey.
- KNABE, W. (1983): Immissionsökologische Waldzustandserfassung. Ergebnisse und ihre Bedeutung für die Forstwirtschaft in Nordrhein- Westfalen. Mitt. Landesanstalt f. Ökologie, Landschaftsentw. und Forstplanung Nordrh/Westf. 43-57.
- Koch, D. (1985): Morphologische und öko-physiologische Differenzierung, Speziation und Verbreitung der Arten des *Pterostichus nigrita* Komplexes (Coleoptera, Carabidae). Köln: Diss.
- Косн, К. (1989): Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Krefeld, Göcke & Evers.
- KOEHLER, H. (1984): Zum Nahrungsspektrum und Nahrungsumsatz von *Pterostichus oblongopunctatus* und *Pterostichus metallicus* (Coleoptera, Carabidae) im Ökosystem "Buchenwald". Pedobiologia 27, 171-183.
- Koglin, J. (1979): Besiedlung eines Buchenwaldbodens durch Collembolen. Karslruhe: Staatsexamensarbeit.
- KOLBE, W. (1978): Die Coleopterenfauna der Bodenstreu in ausgewählten Wäldern im Gebiet der Gelpe in Wuppertal (MB 4709). Jahresber. naturwiss. Ver. Wuppertal 31, 49-57.
- KOLBE, W. (1984): Die Coleopteren-Faunen aus zwei Forstbiotopen des Staatswaldes Burgholz, ermittelt mit Boden- und Baum-Photoeklektoren (Minimalprogramm zur Ökosystemanalyse): das 2. Fangjahr. Decheniana 137, 66-78.
- Kolbe, W., Dorn, K. & Schleuter, M. (1988): Prüfung ausgewählter Insektentaxa aus zwei Forstbiotopen auf ihre Indikatoreignung. In: Scheele, B. & Verfondern, M. (Hg.) Auffindung von Indikatoren zur prospektiven Bewertung der Belastbarkeit von Ökosystemen. Jülich, KFA, 369-547.
- KOPESZKI, H. (1991): Abundanz und Abbauleistung der Mesofauna (Collembolen) als Kriterien für die Bodenzustandsdiagnose im Wiener Buchenwald. Zool. Anz. 227, 136-159.
- Kratz, W. (1991): Dekompositionsprozesse in ballungsraumnahen Waldökosystemen unter Berücksichtigung der Elementflüsse in der Streuschicht. Verh. Ges. Ökol. 19, 363-373.
- Kratz, W., Brose, A. & Rose, M. (1991): Der Einfluß von Kalkungsmaßnahmen auf bodenchemische und bodenbiologische Prozesse in einem geschädigten Kiefern-Eichenforst in Berlin (Grunewald). Verh. Ges. Ökol. 20, 441-450.
- Krost, J. (1986): Der unterschiedliche Aufbau von Ökosystemen in Waldbeständen mit verschiedener Ausbildung der Krautschicht. Kiel, Diplomarb.
- LAMINGER, H. & BUCHER, M. (1984): Freßverhalten einiger terrestrischer Testaceen. Pedobiologia 27, 313-322.
- LAMP, J. & WIESE, D. (1986): Characteristic soils of the Segeberg Forst area. Mitt. Dtsch.Bodenkundl. Gesell. 51, 34-42.
- LEBRUN, P. (1971): Ecologie et biocoenotique de quelques peuplement d'arthropodes édaphices. Inst.royal des Sciences Naturelles de Belgique Mémoire 165, 1-201.
- LEONARD, M. J. & ANDERSON, J. M. (1991): Grazing interactions between a collembolan and a fungi in a leaf litter matrix. Pedobiologia 35, 239-246.
- LEWIS, R. A., PAULUS, M., HORRAS, C. & KLEIN, B. (1989): Auswahl und Empfehlung von ökologischen Umweltbeobachtungsgebieten in der Bundesrepublik Deutschland. MAB Mitt. 29, 1-167.
- LOHSE, G. A. (1954): Die Laufkäfer des Niederelbegebietes und Schleswig-Holsteins. Verh. Ver. Naturwiss. Heimatforsch. Hamburg 31, 1-162.
- LOREAU, M. (1984): Population density and biomass of Carabidae (Coleoptera) in a forest community. Pedobiologia 27, 269-278.
- Luczak, J. (1980): Spider communities in crop fields and forests of different landscapes of Poland. Polish Ecol. Stud. 6, 735-762.
- LUXTON, M. (1981): Studies on the oribatid mites of a Danish beech wood soil. VII. Energy budgets. Pedobiologia 22, 77-111.
- MACARTHUR, R. H. (1957): On the relative abundance of bird species. Proc.Nat. Acad. Sci. Wash. 43, 293-295.
- MARSCHNER, B. (1990): Elementumsätze in einem Kiefernökosystem auf Rostbraunerde unter dem Einfluß einer Kalkung/Düngung. Ber.Forschungsz.Waldökosys. A 60, 1-192.
- MARTENS, J. (1978): Spinnentiere, Arachnida. Weberknechte, Opiliones. Jena: Fischer.
- MATZNER, E., ULRICH, B., MURACH, D. & ROST-SIEBERT, K. (1984): Zur Beteiligung des Bodens am Waldsterben. Ber. Forschungszent. Waldökosys. 2, 1-21.

- MCCLAUGHERTY, C. & BERG, B. (1987): Cellulose, Lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. Pedobiologia 30, 101-112.
- MEENTEMEYER, V. (1978): Macroclimate and lignin control of litter decomposition rates. Ecology 59, 465-472.
- Meentemeyer, V. (1989): Geopraphic perspectives of space, time and scale. Landscape Ecology 3, 163-173
- MEIJERE, J. C. H. D. (1916): Beiträge zur Kenntnis der Dipteren- Larven und -Puppen. Zool.Jahrb.Syst. 40, 177-322.
- MEISTERFELD, R. (1980): Die Struktur von Testaceenzönosen (Rhizopoda, Testacea) in Böden des Sollings. Verhandlg. GfÖ (Freising- Weihenstephan) VIII, 435-447.
- Melf (1985): Forstbericht der Landesregierung Schleswig-Holstein. 1-74.
- MELF (1988): Waldschadensinventur, 1-20.
- MEYER, H. & HEYDEMANN, B. (1990): Faunistisch-ökologische Untersuchungen an Dolichopodiden und Empididen (Diptera- Dolichopodidae u. Empididae, Hybotidae) in Küsten- und Binnenlandbiotopen Schleswig-Holsteins. Faun.ökol.Mitt. 6, 147-172.
- MITTMANN, H. W. (1980): Zum Abbau der Laubstreu und zur Rolle der Oribatiden (Acari) in einem Buchenwaldboden. Karlsruhe, Diss.
- MITTMANN, H. W. (1989a): Lebensraum Buchenwaldboden. 11. Die Milben. Verh.Ges.Ökol. 17, 109-115. MITTMANN, H. W. (1989b): Lebensraum Buchenwaldboden. 3. Änderung des Elementgehaltes beim Streuabbau. Verh.Ges.Ökol. 17, 61-66.
- MIYAWAKI, A., AOKI, J. (1977): Biozönotische Beziehungen zwischen den Pflanzengesellschaften und ihrer Bodenfauna, besonders Oribatiden-Gesellschaften. In: TÜXEN, R. (Hg.) Vegetation und Fauna. Vaduz, Gantner, 87-104.
- MLETZKO, G. (1972): Ökologische Valenzen von Carabidenpopulationen im Fraxino-Ulmetum (Tx52, Oberst 53). Beitr. Ent. 22, 471-485.
- MORK, E. (1946): On the dwarf shrub vegetation on forest ground. Medd. norske Skogforts.-Ves. 33, 269-356.
- MÜLLER, F. (1992): Hierarchical approaches to ecosystem theory. Ecol. Modell. 63, 215-242.
- MÜLLER-USING, B. (1991): Über den Wert von Naturwaldreservaten für die waldbauliche Forschung. NNA Berichte 4, 105-112.
- NETTMANN, H. K. (1976): Karyotyp-Analysen bei Carabiden (Coleoptera). Mitt. dtsch. Ent. Ges. 35, 113-117.
- Nihlgård, B. & Lindgren, L. (1977): Plant biomass, primary production and bioelements of three mature beech forests in South Sweden. Oikos 28, 95-104.
- NUORTEVA, P. (1990): Metal distribution patterns and forest decline. Seeking Achilles'heels for metals in finish forest biocoenoses. Publ.Dept.Environ.Conserv.Univ.Helsinki 11, 5-77.
- Nyffeler, M. (1982): Die ökologische Bedeutung der Spinnen in Forst-Ökosystemen, eine Literaturzusammenstellung. Anz. Schädlingskde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 55, 134-137.
- ODUM, E. P. (1975): Diversity as a function of energy flow. In: W. H. VAN DOBBEN & LOWE-MCCONNEL, R.H. (Hg.) Unifying concepts in Ecology. The Hague, Junk, 11-14.
- OLECHOWICZ, E. (1988): The structure of community of Diptera imagines of different forest ecosystems in the Kampinos forest. Ekol.Pol. 36, 509-529.
- Olson, J. S. (1963): Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44, 322-331.
- O'NEILL, R.V., JOHNSON, A.R. & KING, A.W. (1989): A hierarchical framework for the analysis of scale. Landscape Ecology 3, 193-205
- Oostenbrink, M. (1960): Estimating nematode populations by some selected methods. In: Sasser, J. N. & Jenkins, W. R. (Hg.) Nematology. 85-102.
- Openshaw, S. & Taylor, P.J. (1979): A million or so correlation coefficients: three experiments on the modifiable areal unit problem. In: N. Wrigley (ed.) Statistical applications in the spatial sciences. London, Pion, 127-144
- ORIANS, G. H. (1975): Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. In: DOBBEN, W. H. v. & LOWE-McCONNELL, R. H. (Hg.) Unifying Concepts in Ecology. The Hague, Junk, 139-150.
- Palmgren, B. & Bistrom, O. (1979): Populations of Araneae (Arachnoidea) and Staphylinidae (Coleoptera) on the floor of a primeval forest in Mantyharju, Southern Finland. Ann. Zoo. Fenn. 16,

177-182.

- Persson, H. (1975): Deciduous woodland at Andersby, eastern Sweden: field-layer and below-ground production. Acta Phytogeogr. Suecica 62, 1-71.
- Persson, T. & Lohm, U. (1977): Energetical significance of the annelids and arthropods in a swedish grassland soil. Ecol.Bull. 23, 1-211.
- PETERSEN, H. & LUXTON, M. (1982): Quantitative ecology of microfungi and animals in soil and litter. Oikos 39, 287-388.
- Petrusewicz, K. & Macfadyen, A. (1970): Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. Oxford, Blackwell.
- PHILLIPSON, J. (1989): Biological processes in forest ecosystems (Enigmas of European beech). Verh.Ges.Ökol. 17, 21-32.
- PIELOU, E. C. (1975): Ecological diversity. Toronto, Wiley.
- PIMM, S. L. & LAWTON, J. H. (1978): On feeding on more than one trophic level. Nature 275, 542-544.
- PLATEN, R. (1985): Die Spinnentierfauna aus Boden- und Baumeklektoren des Staatswaldes Burgholz. Jahresber.naturwiss. Ver. Wuppertal 38, 75-86.
- PONGE, J. F. (1983): Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Resultats obtenus au Sud de Paris. Acta Oecologia Gener. 4, 359-374.
- POSER, G. (1990): Die Hundertfüßer (Myriapoda, Chilopoda) eines Kalkbuchenwaldes: Populationsökologie, Nahrungsbiologie und Gemeinschaftsstruktur. Ber. Forschungszent. Waldökosys. A 71, 1-211.
- POTT, R. (1990): Veränderungen von Waldlandschaften unter dem Einfluß des Menschen. NNA-Berichte 3, 117-131.
- Prasad Sah (1990): Vergleich des Stoffhaushaltes zweier Buchenwaldökosysteme auf Kalkgestein und auf Buntsandstein. Ber. Forschungszent. Waldökosys. A 59, 1-140.
- RAABE, E. W., DIERSSEN, K. & MIERWALD, U. (1987): Atlas der Flora Schleswig-Holsteins und Hamburgs. Neumünster, Wachholtz.
- RAT FÜR SACHVERSTÄNDIGEN FÜR UMWELTFRAGEN (1983): Waldschäden und Luftverunreinigungen. Stuttgart, Mainz: Kohlhammer.
- RENKONEN, O. (1938): Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. Ann. Zool. Soc.-Bot. Fenn. 6, 1-231.
- REMEZOV, N. P. (1961): Decomposition of forest litter and the cycle of elements in an oak forest. Soviet Soil Science 7, 703-711.
- REMMERT, H. (1987): Sukzessionen im Klimax-System. Verh. Gesell. Ökol. 16, 27-34.
- REMMERT, H. (1990): Das Mosaik-Zyklus-Konzept der Ökosysteme Eine Übersicht. NNA-Berichte 3, 110-117.
- Rief, S. (1991): Einfluß der Bewirtschaftung auf ausgewählte Diptera verschiedener Feucht-Ökosysteme im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Dipl.Arbeit: Kiel pp 97.
- RITTER, D. (1989): Untersuchungen zu der terricolen Testacea Fauna im Bereich der Bornhöveder Seenkette. Kiel: Diplomarb.
- RÖMBKE, J. (1985): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 6. Die Regenwürmer. Carolinea 43, 93-104.
- RÖMBKE, J. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden. 9. Die Enchytraeen und Regenwürmer. Verh.Ges. Ökol. 17, 97-101.
- ROGGENKAMP, M. (1990): Die ökologische Verteilung flugaktiver Diptera entlang eines Knick-Acker-Transektes. Kiel: Diplomarb.
- RUNGE, M. (1986): Energiebindung durch die Photosynthese. In: ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (Hg.) Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solling-Projektes. Stuttgart, Ulmer, 330-336.
- RYSZKOWSKI, L. (1975): Energy and matter economy of ecosystems. In: DOBBEN, W. H. V. & LOWE-MCCONNEL, R. H. (Hg.) Unifying concepts in ecology, The Hague, Junk.
- SATCHELL, J. E. (1983): Earthworm ecology in forest soil. In: SATCHELL, J. E. (Hg.) Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. London, Chapman & Hall, 161-170.
- SCHAEFER, M. (1980): Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kiefernforsten. II. Spinnen (Araneida) und Weberknechte (Opilionida). Forstw. Centralblatt 99, 341-356.
- SCHAEFER, M. (1983): Kurzflügler (Coleoptera: Staphylinidae) als Teil des Ökosystems "Kalkbuchenwald". Verh.Ges.Ökol. 11, 361-372.

- SCHAEFER, M. (1989): Die Bodentiere eines Kalkbuchenwaldes: ein Ökosystemforschungsprojekt (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 1). Verh.Ges.Ökol. 17, 203-212.
- SCHAEFER, M. (1990): The soil fauna of beech forest on limestone: trophic structure and energy budget. Oecologia 82, 128-136.
- SCHAEFER, M. & SCHAERMANN, J. (1990): The soil fauna of beech forests: comparison between a mull and a moder soil. Pedobiologia 34, 299-314.
- SCHALLNASS, H.-J. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden. 6. Die Diplopoda. Verh. Ges. Ökol. 17, 77-81.
- SCHALLNASS, H.-J., RÖMBKE, J. & BECK, L. (1992): Zur Biologie eines Buchenwaldbodens. 15. Die Doppelfüßer (Diplopoda). Carolinea 50, 145-170.
- SCHAUERMANN, J. (1977): Zur Abundanz- und Biomassedynamik der Tiere in Buchenwäldern des Solling. Verh.Ges.Ökol. 5, 113-124.
- SCHEU, S. (1987): The role of substrate feeding earthworms (Lumbricidae) for bioturbation in a beechwood soil. Oecologia 72, 192-196.
- SCHEU, S. (1987): The influence of earthworms (Lumbricidae) on the nitrogen dynamics in the soil litter system of a deciduous forest. Oecologia 72, 197-201.
- SCHEU, S. (1993): Cellulose and lignin decomposition in soils from different ecosystems on limestone as effected by earthworm processing. Pedobiologia 37, 167-177.
- SCHIMMING, C. G. (1991): Wasser-, Luft-, Nähr- und Schadstoffdynamik charakteristischer Böden Schleswig-Holsteins. Nährstoff-, Säure- und Schwermetalldynamik -. Schiftenr. Inst.Pflanzenern. Bodenk. Uni.Kiel, 1-163.
- SCHIMMING, C. G., WIESE, M., ZINGK, M., BLUME, H. P. & LAMP, J. (1985): Wasser- und Stickstoffdynamik charakteristischer Böden Schleswig-Holsteins. Mittlgn. dtsch. Bodenkundl. Gesell. 43, 459-464.
- SCHLEUSS, U. (1992): Böden und Bodengesellschaften einer Norddeutschen Moränenlandschaft Ökologische Eigenschaften, Vergesellschaftung und Funktionen der Böden im Bereich der Bornhöveder Seenkette. EcoSys Suppl. 2.
- SCHLEUTER, M. (1984): Untersuchung der Collembolenfauna verschiedener Waldstandorte des Naturparkes Kottenforst-Ville. Bonn, Diss.
- SCHLICHTING, E. (1960): Typische Böden Schleswig-Holsteins. Hamburg, Parey.
- SCHNEIDER, E.D. & KAY, J. (1994): Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. Math. Comp. Modell. 19, 25-48
- SCHROEDER, S. & ZHANG, H. (1993): Earthworm effects on selected physical and chemical properties of soil aggregates. Biol. Fertil. Soils 15, 229-334.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. (1973): Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classifications. San Francisco, Freeman, 573 S.
- SCHOCH-BÖSKEN, J. & GREVEN, H. (1989): Veränderung der Enchytraeidenfauna in einem Sauerhumus-Buchenwald nach Bestandeskalkung. Verh.Ges.Ökol. 17, 605-609.
- SCHÖNBORN, W. (1986): Populationdynamics and production biology of testate Amoebae in Raw Humus of two coniferous forest soils. Arch. Protistenkde. 132, 325-342.
- SCHRAUTZER, J., HÄRDTLE, W., HEMPRICH, G. & WIEBE, C. (1991): Zur Synökologie und Synsystematik gestörter Erlenwälder im Gebiet der Bornhöveder Seenkette (Schleswig-Holstein). Tuexenia 11, 293-307.
- Schwelger, H. (1985): Ökologische Stabilität. Verh. Ges. Ökol. 13, 263-270.
- SEASTEDT, T. R. (1984): The role of microarthropods in decomposition and mineralization processes. Ann.Rev.Entomol. 29, 25-46.
- SEASTEDT, T. R. & CRODDLEY, D. A. (1980): Effects of microarthropods on the seasonal dynamics of nutrients in forest litter. Soil Biol. Biochem. 12, 337-342.
- SEGERS, R. & BOSMANS, R. (1982): Diversity and similarity between 7 sampling sites at the "Moer", Bornem (Belgium) based on pitfall trapping of Staphylinidae, Carabidae (Coleoptera) and Araneae. Biol.Jb.Dodonaea 50, 202-216.
- Setälä, H. & Hutha, V. (1990): Evaluation of the soil fauna impact on decomposition in a simulated coniferous soil. Biol.Fertil.Soils 10, 163-169.
- SETĂLÄ, H. & HUTHA, V. (1991): Soil fauna increase *Betula pendula* growth: Laboratory experiments with coniferous forest floor. Ecology 72, 665-671.
- SETÄLÄ, H., MARTIKAINEN, M, TYYNISMAA, M. & HUTHA, V. (1990): Effects of soil fauna on leaching of nitrogen and phosphorus from experimental systems simulating coniferous forest floor. Biol. Fertil.

- Soils 10, 170-177.
- SHANNON, C. E. & WEAVER, W. (1963): The mathematical theory of communication. Urbana, Univ.Illinois Press.
- SIMS, R. W. & GERARD, B. M. (1985): Earthworms. Keys and notes for the identification and study of the species. London, Brill.
- SINGH, J. S. & GUPTA, S. R. (1977): Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. The botanical Review 43, 449-518.
- SPÄH, H. (1974): Faunistisch-ökologische Untersuchung der Carabiden, Gastropoden, Isopoden, Diplopoden und Chilopoden an zwei Auwäldern der Rhein-Erft-Niederung. Bonn, Diplomarbeit.
- SPÄH, H. (1978): *Enoicyla pusilla* Burm. aus einem Erlenbruch Ostwestfalens (Insecta: Trichoptera). Decheniana 131, 262-265.
- STOUT, J. D. (1983): Organic matter turnover by earthworms. In: SATCHELL, J. e. (Hg.) Earthworm ecology from Darwin to vermiculture, New York, Chapman & Hall, London, 35-48.
- STEINMETZGER, K. & TIETZE, F. (1982): Ein Beitrag zur Faunistik und Habitatbindung der Staphylinidae in Kiefernforstgesellschaften der Dübener Heide. Faunistische Abhandlungen des staatlichen Museums für Tierkunde in Dresden 9, 61-77.
- STIPPICH, G. (1989): Die Bedeutung von natürlichen und künstlichen Strukturelementen für die Besiedlung des Waldbodens durch Spinnen. (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 14). Verh.Ges.Ökol. 17, 293-298.
- STRENZKE, K. (1952): Untersuchungen über die Tiergemeinschaften des Bodens: Die Oribatiden und ihre Synusien in den Böden Norddeutschlands. Zoologica 104, 1-173.
- STRÜVE-KRUSENBERG, R. (1989): Zur Nahrungsbiologie der Asseln (Isopoda) eines Kalkbuchenwaldes. (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 10). Verh. Ges. Ökol. 17, 267-272.
- STUMPP, J. (1990): Zur Ökologie einheimischer Proturen (Arthropoda: Insecta) in Fichtenforsten. Zool.Beitr.N.F. 33, 345-432.
- SZYSKO, J. (1974): Relationship between the occurrence of epigeic carabids (Coleopt. Carab.) certain soil properties and species composition of a forest stand. Ekologia Polska 22, 237-274.
- TER Braak, C. J. F. & Looman, C. W. N. (1986): Weighted averaging, logistic regression and the Gaussian response model. Vegetatio 65, 3- 11.
- THIELE, A. (1990): Nahrungswahlversuche mit farbmarkierten Bodenpilzen bei Collembolen. Braunschw. naturkdl. Schr. 3, 637-653.
- THIELE, A. (1977): Carabid beetles in their environments. Berlin:Springer.
- THIELEMANN, U. (1987): Elektrischer Regenwurmfang mit der Oktett- Methode. Pedobiologia 26, 15-19. THIENEMANN, A. (1918): Lebensgemeinschaft und Lebensraum. Naturwiss. Wochenschrift N.F. 17, 282-290,297-303.
- TIBURTIUS, T. & IRMLER, U. (1991): Der Einfluß der Hochmoorregeneration auf die Fauna am Beispiel des Dosenmoores (Norddeutschland: Schleswig-Holstein). Naturschutzforum 5, 157-176
- TIBURTIUS, T. & IRMLER, U. (1989): Analyse der Fauna des Naturschutzgebietes Dosenmoor; ökologische Begleituntersuchungen zur Regeneration eines Hochmoor-Ökosystems. (Abschlußbericht). MNUL.
- TOPP, W. (1982): Vorkommen und Diversität von Laufkäfer- Gemeinschaften in verschiedenen Ökosystemen (Col.Carabidae). Drosera 1, 109-116.
- Tooze, M.J. (1976): Regional elasticities of substitution of the United Kingdom in 1968. Urban Studies 13, 35-44
- TRISKA, F. J. & SEDELL, R. (1976): Decomposition of four species of leaf litter in response to nitrate manipulation. Ecology 57, 783-792.
- ULLRICH, B., STORCH, V. & SCHAIRER, H. U. (1991): Bacteria on the food, in the intestine and on the faeces of the woodlouse *Oniscus asellus* (Crustacea, Isopoda). Species composition and nutritive value. Pedobiologia 35, 41-52.
- ULRICH, B., MAYER, R. & MATZNER, E. (1986): Vorräte und Flüsse der chemischen Elemente In: ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (Hg.) Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solling-Projektes. Stuttgart, Ulmer, 375-417.
- Urban, D.L., O'Neill, R.V. & Shugart, H.H. (1987): A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. BioScience 37, 119-127
- VEGTER, J. J., DE BRIE, P. & DOP, H. (1988): Distributional ecology of forest floor Collembola

- (Entomobryidae) in the Netherlands. Pedobiologia 31, 65-73.
- VEGTER, J. J. & HUYER-BRUGMAN, F. A. (1983): Comparative water relations in Collembola: transpiration, desiccation tolerance and effects of bodysize. Proc. 8th Int.Coll.Zool. Louvain-La-Neuve.
- Verhoef, H. A. & Witteveen, J. (1980): Water balance in collembola and its relation to habitat selection; cuticular water loss and water uptake. I.Insect.Physiol. 26, 201-208.
- VISSER, S. (1985): Role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In: FITTER, A. H. (Hg.) Ecological interactions in soil. Oxford, Blackwell, 297-317.
- Vogel, J. (1985): Unterschiede in der Zusammensetzung der Bodenfauna in verschiedenen Waldbiotopen in Ost- und Mittelholstein. Kiel, Diplomarb.
- Vogel, J. (1988): Zur Collembolenfauna unterschiedlicher Waldbiotope in Schleswig-Holstein. Faun.ökol.Mitt. 6, 53-60.
- Vogel, J. & Krost, P. (1990): Zur Carabidenfauna pedologisch und floristisch unterschiedener Waldbiotope in Schleswig-Holstein. Faun.ökol.Mitt. 6, 87-94.
- Volz, P. (1983): Zur Populationsökologie der mitteleuropäischen Walddipteren. Carolinea 41, 105-126. Wachendorf, Ch., Beyer, L. & Blume, H. P. (im Druck): Composition and distribution of organic mat-
- WACHENDORF, CH., BEYER, L. & BLUME, H. P. (im Druck): Composition and distribution of organic mat ter of two cambic arenosols under cultivation and a 100 year old beech forest. IHSS.
- WALSH, M., I. & BOLGER, T. (1990): Effects of diet on the growth and reproduction of some Collembola in laboratory cultures. Pedobiologia 34, 161-172.
- WAUTHY, G., MUNDON-IZAY, N. & DUFRENE, M. (1989): Geographic ecology of soil oribatid mites in deciduous forest. Pedobiologia 33, 399-416.
- Webb, D. P. (1977): Regulation of decidous forest litter decomposition by soil arthropod feces. In: Mattson, W. J. (Hg.) The role of arthropods in forest ecosystems. Berlin, Springer, 57-69.
- WEIDEMANN, G. (1977): Struktur der Zoozönose im Buchenwald-Ökosystem des Solling. Verh.Ges.Ökol. 5. 59-74.
- Weidemann, G. & Schauermann, J. (1986): Die Tierwelt, ihre Nahrungsbeziehungen und ihre Rolle. In: Ellenberg, H., Mayer, R. & Schauermann, J. (Hg.) Ökosystemforschung. Ergebnisse des Solling-Projektes. Stuttgart, Ulmer, 179-266.
- WEIGMANN, G. & KRATZ, W. (1982): Die deutschen Hornmilbenarten und ihre ökologische Charakteristik. Zoologische Beiträge 27, 459-489.
- WEIGMANN, G., KRATZ, W., HECK, M., JAEGER-VOLMER, J., KIELHORN, U., KRONSHAGE, J. & RINK, U.(1989): Ballungsraumnahe Waldökosysteme. Teilprojekt 1.5 Bodenbiologische Dynamik immissionsbelasteter Forsten. Berlin, UBA.
- WEINREICH, E. (1968): Über den Klebfangapparat der Imagines von Stenus Latr. (Coleopt., Staphylinidae) mit einem Beitrag zur Kenntnis der Jugendstadien dieser Gattung. Zeitschr. Morph.Tiere 62, 162-210.
- Weiss, P.A. (1971): The basic concept of hierarchic systems. In: Weiss, P.A. (Hg.) Hierarchically organized systems in theory and practice. New York, 1-44
- WIENS, J. A. (1989): Spatial scaling in ecology. Funcional Ecology 3, 385-397
- Wiese, V. (1989): Rote Liste der in Schleswig-Holstein gefährdeten Land- und Süßwassermollusken. Kiel, Landesamt f. Naturschutz u. Landschaftspflege.
- Wiese, V. (1991): Atlas der Land- und Süßwassermollusken in Schleswig- Holstein. Kiel, Landesamt f. Naturschutz u. Landschaftspflege.
- Wieser, W. & Oberhauser, C. (1984): Ammonia production and oxygen consumption during the life cycle of Procellio scaber (Isopoda, Crustacea). Pedobiologia 26, 415-419.
- Wieser, W. v. (1965): Untersuchungen über die Ernährung und den Gesamtstoffwechsel von Porcellio scaber (Crustacea: Isopoda). Pedobiologia 5, 304-331.
- WITKAMP, M. & DRIFT, V. D. J. (1961): Breakdown of forest litter in relation to environmental factors. Plant & Soil 15, 295-311.
- WITKAMP, M. & FRANK, M. L. (1970): Effects of temperature, rainfall, and fauna on transfer of Cs, K, Mg, and mass in consumer-decomposer microcosms. Ecology 51, 465-474.
- WITTICH (1933): Untersuchungen in Nordwestdeutschland über den Einfluß der Holzart auf den biologischen Zustand des Bodens. Mitt.Forstwirtsch.Forstwiss. 4, 115-158.
- WOAS, S., WUNDERLE, I. & BECK, L. (1989): Lebensraum Buchenwaldboden. 12. Die Oribatiden. Verh.Ges.Ökol. 17, 117-123.
- WÖHLER, I. & BEESE, F. (1989): Die Verteilung von Magnesium und Calzium in Buchenblättern nach ei-

- ner Oberflächenkalkung mit Dolomit. Ber. Forschungszent. Waldökosys. A 49, 103-112.
- WOLDA, H. (1981): Similarity indices, sample size, and diversity. Oecologia 50, 296-302.
- WOLF, G. & BOHN, U. (1991): Naturwaldreservate in der Bundesrepublick Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. Schriftenreihe f. Vegetationskunde 21, 9-19.
- WOLTERS, V. (1985): Untersuchungen zur Habitatbindung und Nahrungsbiologie der Springschwänze (Collembola) eines Laubwaldes unter besonderer Berücksichtigung ihrer Funktion in der Zersetzerkette. Göttingen, Diss.
- WOLTERS, V. (1989a): The influence of omnivorous elaterid larvae on the microbial carbon cycle in different forest soils. Oecologia 80, 405-413.
- WOLTERS, V. (1989b): Die Zersetzernahrungskette von Buchenwäldern: Untersuchungen zur ökosystemaren Bedeutung der Interaktionen zwischen Bodentieren und Mikroflora. (Zur Funktion der Fauna in einem Mullbuchenwald 2). Verh.Ges.Ökol. 17, 213-219.
- WOLTERS, V. & SCHAUERMANN, J. (1989): Die Wirkung von Meliorationskalkung auf die ökologische Funktion von Lumbriciden. Ber.Forschungsz.Waldökosys. A 49, 141-151.
- WUNDERLE, I. (1992): Die Oribatiden-Gemeinschaften (Acari) der verschiedenen Habitate eines Buchenwaldes. Carolinea 50, 79-144.
- ZELINSKI, J. (1980): The effect of nitrogen content on the rate of organic matter decomposition. Pol.ecol.Stud. 6, 167-182.
- ZERLING, L. (1990): Zur Sukzession von Kleinarthropoden, insbesondere Collembolen, im Bodenbildungsprozeß auf einer landwirtschaftlich genutzten Braunkohlenkippe bei Leipzig. Pedobiologia 34, 315-336.
- ZICSI, A. (1983): Earthworm ecology in deciduous forests in central and southeast Europe. In: SATCHELL, J. E. (Hg.) Earthworm ecology from Darwin to vermiculture. London, Chapmann & Hall, 171-177.
- ZIEGLER, F. (1990): Zum Einfluß von Regenwürmern (Eisenia fetida; Lumbricidae) und mineralischer Substanz auf die Zersetzung von Buchenstreu (Fagus sylvatica) und Gerstenstroh (Hordeum vulgare) im Modellversuch. Bayreuth. Bodenkund. Ber. 13, 1-164.
- ZIEGLER, F. & ZECH, W. (1992): Formation of water stable aggregates through the action of earthworms. Implications from laboratory experiments. Pedobiologia 36, 91-96.
- ZINGK, M. (1988): Wasser-,Nähr- und Schadstoffdynamik charakteristischer Bodentypen Schleswig-Holsteins. - Wasser- und Luftdynamik - Schriftr.Inst.Pflanzenern. und Bodenkunde Uni. Kiel 3, 1-171.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Ulrich Irmler Forschungsstelle für Ökosystemforschung Universität Olshausenstraße 40 D-24098 Kiel F. R. Germany