

# Die Bodenvegetation im Wald und das Mosaik-Zyklus-Konzept

(einschließlich einiger Folgerungen für den Biotopschutz in Wäldern)

Wolfgang Schmidt

## 1. Einleitung: Die Rolle der Bodenvegetation im Ökosystem(-Zyklus) „Wald“

Im Ökosystem „Wald“ und seinen verschiedenen Entwicklungsstadien wird die Primärproduktion entscheidend von den Bäumen (Phanerophyten) bestimmt (Tab. 1). Die langlebigen Holzpflanzen üben damit auch einen wesentlichen Einfluß auf die Sekundärproduzenten (Konsumenten, Zersetzer) aus. Sie begrenzen die Struktur nach oben und unten und sind die wesentlichen biologischen Regulatoren im Energie-, Wasser- und Nährstoffhaushalt (ELLENBERG et al. 1986). Daher ist es nur mehr als selbstverständlich, daß von botanischer Seite die Struktur, Dynamik und Funktion des Baumbestandes im Mittelpunkt des Mosaik-Zyklus-Konzeptes von Klimax-Systemen stehen (AUBREVILLE 1938, REMMERT 1985, 1987; SWAINE u. HALL 1988). Ziel einer langfristig angelegten Ökosystemforschung und auch des Naturschutzes sollte aber die Berücksichtigung möglichst aller Kompartimente bzw. Funktionen im Ökosystem „Wald“ sein, - und dazu gehört auch die Bodenvegetation.

Zur Waldbodenvegetation (häufig spricht man auch von der „Krautschicht = herb layer“) werden hier im engeren Sinne die in Wäldern und ihren Sukzessionsstadien auftretenden Zwergsträucher, Kräuter, Gräser (Therophyten, Geophyten, Hemikryptophyten, Chamaephyten) sowie die erdbewohnenden Moose und Flechten, im weiteren Sinne auch Holzpflanzen bis 50 cm (2 m Höhe) gerechnet. Konzentriert man sich auf Mitteleuropa, so bilden diese Waldbodenpflanzen einen herausragenden Anteil an eigenständigen Elementen innerhalb der rund 4000 Taxa umfassenden Flora. Im Gegensatz zur Gehölzflora, die infolge der geographischen Verhältnisse in den wiederholten Vereisungen im Vergleich zu Nordamerika und Ostasien stark verarmt ist, wurde die mitteleuropäische Flora der Zwergsträucher, Kräuter und Gräser durch die Eiszeiten offensichtlich wenig beeinträchtigt. Die in Mitteleuropa heute zu findenden Waldgesellschaften sind verhältnismäßig jung; die auf vielen Standorten in der Optimal- und Terminalphase von Natur aus herrschende Rotbuche (*Fagus sylvatica*) ist erst vor 3000 – 4000 Jahren nach Mitteleuropa zurückgekehrt. Bereits vorher hatte der Mensch damit begonnen, die Wälder durch Brand, Rodung und Beweidung zu nutzen, um sich schließlich mit Beginn der modernen Forstwirtschaft auf den Anbau weniger Wirtschaftsbaumarten zu konzentrieren (ELLENBERG 1986).

Die Waldbodenvegetation war in diesem Prozeß der Waldvernichtung und Forsterneuerung selten direkter Gegenstand der menschlichen Nutzung, sieht man ein-

mal von der intensiven mittelalterlichen Beweidung und Streunutzung ab. Waldbodenpflanzen wurden kaum gezielt ausgepflanzt (eine Ausnahme stellt z. B. die Ansaat von Leguminosen bei der Aufforstung nährstoffarmer Böden dar) oder gar gepflegt, eher schon als lästige Konkurrenten der Baumverjüngung („Unkräuter“ wie *Calamagrostis epigejos*, *Pteridium aquilinum*) bekämpft. Im allgemeinen konnte sich die Waldbodenvegetation spontan entwickeln und Synusien (Vereine) mit z.T. scharfer Konkurrenz bilden, angepaßt an die Lebensbedingungen, die von den übermächtigen Bäumen vorgegeben werden:

1. Ein reduziertes Lichtangebot. Nach ELLENBERG (1939, 1986), EBER (1972), LARCHER (1984) u.a. wird am Waldboden von sommergrünen Laubwäldern der Optimal- und Terminalphase nur 1–10% des Strahlungsangebots oberhalb der Baumkronen gemessen. Die Waldbodenpflanzen sind diesen Bedingungen ökophysiologisch gut angepaßt, indem sie einen sehr niedrigen Lichtkompensationspunkt besitzen. Hohe Beleuchtungsstärken auch in kurzfristigen Sonnenflecken (CHAZDON 1988) - können sie dagegen nicht ausnutzen, ganz im Gegensatz zu Arten offener Standorte, früher Sukzessionsstadien oder auch der Frühjahrsgeophyten, die ihnen mit höheren maximalen Photosyntheseraten deutlich überlegen sind (Tab. 2, BAZZAZ 1979, KRIEBITZSCH 1989).

2. Anpassungen an ein gemindertes, standörtlich stark differenziertes Nährstoff- und Wasserangebot. Die von ELLENBERG (1986) in 30 Artengruppen zusammengefaßten 276 Waldbodenpflanzen (zumeist nur Arten der Optimal- und Terminalphase) unterscheiden sich vor allem in ihren Ansprüchen an den Basen- und Nährstoffgehalt sowie dem Wasserangebot der Böden. Gerade in Hinblick auf den unterschiedlichen Kalkgehalt, die Stickstoffversorgung und den Umgang mit toxisch wirkenden Elementen wie z.B. Aluminium haben die mitteleuropäischen Waldbodenpflanzen ein weites Spektrum ökophysiologischer Mechanismen entwickelt (ELLENBERG 1958, 1977; RUNGE 1981, 1983a, 1983b, 1984; KINZEL 1982, 1983). Nach den morphologisch-anatomischen Merkmalen überwiegen zwar die mesomorphgebauten Arten, aber auch skleromorphe auf trockenen Felsen und Sanden sowie hygro- und helomorphe Vertreter auf nassen und luftfeuchten Standorten kennzeichnen gut die jeweilige Wasserversorgung. Diese Differenzierung in den Nährstoff- und Wasseransprüchen, die natürlich auch für die Baumarten gilt, wird beim Mosaik-Zyklus-Konzept bisher zu wenig berücksichtigt. Einer der Gründe dürfte dabei sein, daß über Veränderungen des Wasser- und Nährstoffhaushalt im Sukzessionsverlauf von Klimax-Systemen zu-

verlässige Untersuchungen fehlen. Keinesfalls darf man die Ergebnisse aus Brachland-Sukzessionen, die Unterschiede in den Nährstoff- und Wasseransprüchen von krautigen Arten früher und später Sukzessionsstadien ergaben (PICKETT u. BAZZAZ 1978, PARRISH u. BAZZAZ 1982), direkt auf die Verjüngungs- und Zerfallsphase in Wäldern übertragen.

3. Anpassungen an den Verlust von oberirdischen Pflanzenteilen durch Herbivoren (Konsumentenfraß). Im Gegensatz zu den Waldbäumen, die in der Verjüngungsphase durch große Herbivoren (Säugetiere) und in der Altersphase durch Insektenkalamitäten stark gefährdet sind, treten bei Waldbodenpflanzen entsprechende Verluste seltener auf. Viele Arten reparieren einen Verbiß im Sproßbereich sofort durch ein verstärktes vegetatives Wachstum. Eine Reihe von Arten enthält Inhaltsstoffe, die auf Herbivoren abschreckend wirken (KLÖTZLI 1965, ROBBINS et al. 1987, Hermann ELLENBERG 1988, 1989). Die Vergleiche von gezäunten und ungezäunten Waldflächen sowie von heutigen und vor Jahrzehnten angefertigten Vegetationsaufnahmen (u.a. SCHMIDT 1978, 1990; JAUCH 1987, Hermann ELLENBERG 1988, 1989) zeigen dabei deutlich, daß durch die hohen Schalenwildichten in vielen mitteleuropäischen Wäldern sich inzwischen auch die Zusammensetzung der Waldbodenvegetation stärker vom natürlichen Zustand in der Optimal- und Terminalphase entfernt hat, als man gewöhnlich vermutet. Eine Zunahme von regenerationsfreudigen Gräsern und „Weideunkräutern“ bei gleichzeitiger Abnahme beliebter Futterpflanzen wie *Anemone nemorosa*, *Epilobium*-Arten oder verschiedenen Farnen ist durchgehend zu beobachten. Dies trifft sicher zum Teil auch für die Verjüngungs- und Zerfallsphase mit ihrem hohen Angebot an erreichbarer Nahrung für Reh und Hirsch zu, wie der starke Verbiß von *Epilobium angustifolium* auf vielen Kahlschlägen und kleineren Schlaglücken eindrucksvoll demonstriert.

Durch die große Artenzahl und ihre spezifischen Standortsansprüche an Licht, Wasser und Nährstoffe eignen sich die Waldbodenpflanzen sehr gut für die Charakterisierung von Veränderungen in Waldökosystemen. Hinzu kommt, daß sie relativ leicht zu erfassen sind: Sie lassen sich meist makroskopisch am Wuchsort bestimmen, ohne daß sie entfernt werden müssen. Sie sind nicht beweglich, anders als viele Tierarten. Es überwiegen ausdauernde Arten, die während einer längeren Phase des Jahres gezählt oder in ihren Mengenanteilen geschätzt werden können. Kurzlebige Therophyten oder Frühjahrsgeophyten spielen nur in bestimmten Waldgesellschaften oder Sukzessionsstadien eine wichtige Rolle, sind aber im Gegensatz etwa zu vielen Pilzen in jedem Jahr zu erfassen.

Mit diesen Merkmalen ist vorrangig die qualitative Rolle der Waldbodenpflanzen angesprochen worden. Sie bildet auch die Grundlage für die Beschreibung und Klassifikation der Wälder. In der Ökosystemforschung sollen aber auch Funktionen und Prozesse zwischen biotischen und abiotischen Kompartimenten quantifiziert werden (ELLENBERG et al. 1986). Im Vergleich zur Baumschicht ist der Beitrag der Waldbodenpflanzen in der Optimal- und Terminalphase meist bescheiden. Betrachtet man beispielsweise beide Primärproduzentengruppen in einem krautschichtarmen *Luzulo-Fagetum* und einem krautschichtreichen *Lathyro-Fagetum* (Tab. 1, SCHMIDT et al. 1989), so beträgt der Anteil der Krautschichtarten an der oberirdischen Nettoprimärproduktion nur zwischen 0.1 und 8.2%. REMMERT (1984) und ELLENBERG et al. (1986) weisen aber mit Recht darauf hin, daß in Ökosystemen auch Arten oder Artengruppen mit relativ geringer quantitativer Bedeutung große strukturelle und funktionelle Veränderungen im Energiefluß, in der Primär- und Sekundärproduktion sowie im Stoffkreislauf hervorrufen können, wenn es sich um Organismen mit hoher Schlüsselfunktion handelt.

Tabelle 1

Vergleich der oberirdischen Stoffproduktion im *Lathyro-Fagetum* (Göttinger Wald) und im *Luzulo-Fagetum* (Solling). Nach SCHMIDT et al. (1989).

|                                           | <i>Lathyro-Fagetum</i>               | <i>Luzulo-Fagetum</i>                |
|-------------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| Leistungsklasse der Buche                 | I. 3                                 | 1967: III, 2<br>1977: II, 8          |
| Blattflächenindex der Baumschicht         | 5.2 – 5.9                            | 5.8                                  |
| Nettoprimärproduktion der Baumschicht     | g TS m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> | g TS m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> |
| — δB Biomassenzuwachs (Derbholz, Reisig)  | 1072                                 | 668                                  |
| — V <sub>A</sub> Streufall                |                                      |                                      |
| — Blätter, Knospenschuppen                | 331                                  | 304                                  |
| — Blüten, Früchte                         | 31                                   | 58                                   |
| — Astholz (Grobstreu)                     | 47                                   | 33                                   |
| Summe (δB + V <sub>A</sub> )              | 1501<br>(= 100%)                     | 1063<br>(= 100%)                     |
| Nettoprimärproduktion der Krautschicht    |                                      | 1.3<br>(= 0.1%)                      |
| — <i>Allium ursinum</i> -Ausbildung       | 123<br>(= 8.2%)                      |                                      |
| — <i>Mercurialis perennis</i> -Ausbildung | 98<br>(= 6.5%)                       |                                      |
| — <i>Anemone nemorosa</i> -Ausbildung     | 25<br>(= 1.7%)                       |                                      |

2. Begriffe und Konzepte zur Vegetationsdynamik von Wäldern

Pflanzengemeinschaften sind niemals etwas Konstantes, sie verändern sich mit der Zeit („Changes is the most important attribute of any plant communities“, BECKING 1968). Nach dem Ausmaß, der Ausgangssituation, der räumlichen Ausdehnung und der Richtung der Veränderung kann man verschiedene Formen der Vegetationsdynamik unterscheiden. In Anlehnung an MAJOR (1974), ELLENBERG (1979), MILES (1979, 1987), WALKER u. CHAPIN (1987) und VAN DER MAAREL (1988) sind für Waldökosysteme und ihre Bodenvegetation vor allem Fluktuation und Sukzession von Bedeutung.

Fluktuationen sind kurzfristige Veränderungen von Jahr zu Jahr, die sich auf dem Niveau der Individuen oder Sprosse abspielen. Fluktuationen drücken sich vor allem in der Veränderung der relativen Dominanz von Arten (Populationsdichte) aus. Es gibt häufig keine klare Richtung in der Veränderung, dementsprechend sind auch die Ursachen für die Veränderungen nur schwer zu erfassen.

In einer Sukzession erfolgt ein zeitliches Nacheinander von verschiedenen zusammengesetzten Pflanzenbeständen an demselben Wuchsort. In der für eine Waldsukzession üblicherweise angenommenen Abfolge von Verjüngungsphase – Optimalphase – Terminalphase – Zerfallsphase (MAYER 1971, ELLENBERG 1986) wird immer auch ein Artenwechsel in der Krautschicht postuliert, indem in der Zerfalls- und Verjün-

gungsphase Arten mit höheren Licht-, z.T. auch höheren Nährstoffansprüchen konkurrenzfähig werden (Tab. 2, BAZZAZ 1979, REMMERT 1985, 1987; ELLENBERG 1986). Diese Veränderungen können durch den Ausfall von einzelnen Baumindividuen oder -populationen in größeren und kleineren Lücken im Bestand erfolgen (gap oder patch dynamics, SHUGART 1984, PICKETT u. WHITE 1985, PLATT u. STRONG 1989, WHITMORE 1989). In größeren räumlichen und zeitlichen Rahmen kann dies zur zyklischen Sukzession führen (Mosaik-Zyklus-Theorie, REMMERT 1985, 1987, 1990, Abb. 1): Verschiedene Vegetationsstrukturen mit unterschiedlicher Arten- und Populationszusammensetzung sind fleckenhaft in der Landschaft verteilt. Sie lassen sich einer zeitlichen Abfolge zuordnen, wobei immer wieder zu einem Ausgangszustand zurückgekehrt wird.

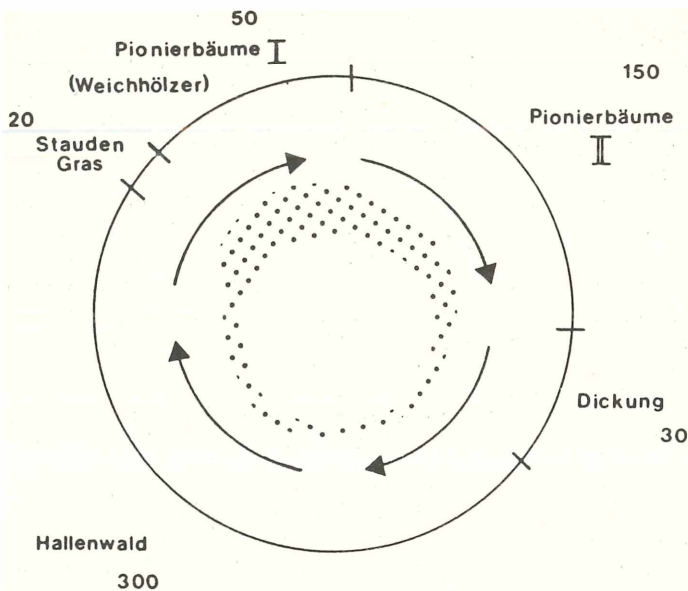
In den vom Menschen stark genutzten mitteleuropäischen Wäldern erfolgt nach dem Wegfall der Bewirtschaftung eine Regeneration. Bei den heute ausgewiesenen Naturschutzgebieten und Naturwaldreservaten handelt es sich meist um Wälder in der Optimal- und Terminalphase. Viele der sogenannten Urwälder (z. B. Neuenburger und Hasbrucher Urwald, Sababurg im Reinhardswald) sind ehemals stark bewirtschaftete Hutewälder in der Zerfallsphase (KOOP 1981, ELLENBERG 1986). Selbst im Urwald von Bialowieza (Polen) sind noch in diesem Jahrhundert erhebliche menschliche Eingriffe erfolgt, die die gesamte Waldentwicklung bis heute stark beeinflussen (FALINSKI

Tabelle 2

Einige repräsentative Höchstwerte der Photosynthese (mg CO<sub>2</sub> dm<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) von Arten verschiedener Sukzessionsstadien. Nach Daten von SCHULZE (1970), BAZZAZ (1979), TSEL'NIKER (1979), KRIEBITZSCH (1989), KÜPPERS (1989) und SCHULTE et al. (1989).

L: Lichtphase (vor der Belaubung), S: Schattenphase (während der Belaubung).

| Art                             | Rate | Art                             | Rate |
|---------------------------------|------|---------------------------------|------|
| Sommereinjährige (Brachen)      |      | Sträucher und                   |      |
| <i>Abutilon theophrasti</i>     | 24   | Bäume früher Sukzessionsstadien |      |
| <i>Amaranthus retroflexus</i>   | 26   | <i>Betula pendula</i>           | 24   |
| <i>Ambrosia artemisiifolia</i>  | 35   | <i>Crataegus macrocarpa</i>     | 19   |
| <i>Ambrosia trifida</i>         | 28   | <i>Diospyros virginiana</i>     | 17   |
| <i>Polygonum pensylvanicum</i>  | 18   | <i>Populus deltoides</i>        | 26   |
| <i>Setaria faberii</i>          | 38   | <i>Populus tremula</i>          | 14   |
| Wintereinjährige (Brachen)      |      | <i>Prunus spinosa</i>           | 19   |
| <i>Capsella bursa-pastoris</i>  | 22   | <i>Rubus corylifolius</i>       | 24   |
| <i>Erigeron annuus</i>          | 22   | <i>Sassafras albidum</i>        | 11   |
| <i>Erigeron canadensis</i>      | 20   | <i>Ulmus alata</i>              | 15   |
| <i>Lactuca scariola</i>         | 20   | Bäume später Sukzessionsstadien |      |
| Ausdauernde Kräuter (Brachen)   |      | <i>Acer campestre</i>           | 17   |
| <i>Aster pilosus</i>            | 20   | <i>Acer platanoides</i>         | 8    |
| Ausdauernde Kräuter (Wälder)    |      | <i>Acer saccharum</i>           | 6    |
| <i>Allium ursinum</i> (L)       | 14   | <i>Aesculus glabra</i>          | 8    |
| <i>Arum maculatum</i> (L)       | 17   | <i>Aesculus hippocastanum</i>   | 8    |
| <i>Asarum europaeum</i> (L)     | 6    | <i>Fagus grandiflora</i>        | 7    |
| <i>Asarum europaeum</i> (S)     | 3    | <i>Fagus sylvatica</i> (1968)   | 10   |
| <i>Hordelymus europaeus</i> (S) | 3    | <i>Fagus sylvatica</i> (1986)   | 16   |
| <i>Melica uniflora</i> (S)      | 4    | <i>Fagus sylvatica</i> (1987)   | 12   |
| <i>Mercurialis perennis</i> (L) | 5    | <i>Fraxinus americana</i>       | 9    |
| <i>Mercurialis perennis</i> (S) | 3    | <i>Fraxinus pennsylvanica</i>   | 8    |
|                                 |      | <i>Liriodendron tulipifera</i>  | 18   |
|                                 |      | <i>Quercus alba</i>             | 4    |
|                                 |      | <i>Quercus rubra</i>            | 7    |
|                                 |      | <i>Quercus velutina</i>         | 12   |

**Abbildung 1**

**Schematischer Ablauf eines Waldzyklus**, wie er nach REMMERT (1985, 1987) z. B. für viele Wälder Mitteleuropas und Nordamerikas angenommen werden kann. Die Zahlen stellen ungefähre Zeitangaben in Jahren dar. Die Dicke des inneren punktierten Kreises markiert die Veränderung der Diversität im Laufe eines solchen Zyklus und dürfte entscheidend durch die Waldbodenvegetation bestimmt sein.

1986, 1988). Unbeeinflusste Verjüngungsphasen fehlen in Mitteleuropa weitgehend (HAARMANN u. PRETSCHER 1988, BOHN u. WOLF 1989). Daher ist hier das Wissen am geringsten, während man über Veränderungen in der Optimal- und Terminalphase besser Bescheid weiß. Aber auch hier klaffen viele Lücken (ERZ et al. 1985, GRIESE 1989), wie die nachfolgenden Untersuchungsergebnisse aus dem Kalkbuchenwald belegen. Allgemein ist vor allem unklar, ob sich die in Mitteleuropa vorherrschenden Laubwälder vorrangig über kleinere Lücken oder großflächig verjüngen. Forstlich ist bei *Fagus sylvatica* beides möglich (RÖHRIG 1982, LEIBUNDGUT 1984).

Während bei der Regeneration bereits ein relativ naturnahes, reifes Ökosystem der Ausgangspunkt der weiteren Entwicklung ist, beginnt eine sekundäre Sukzession in einer stark vom Menschen abgewandelten Vegetationsformation, die keine Waldarten mehr enthält. Hierzu zählen im engeren Sinne die ungestörten Brachland-Sukzessionen auf ehemaligen Acker-, Grünland- oder Heideflächen, die ihren ursprünglichen Charakter nur behalten, wenn sie regelmäßig gepflügt, gemäht oder beweidet werden (SCHMIDT 1981). Teilweise zur Regeneration, teilweise zur sekundären Sukzession (ELLENBERG 1979, DIERSCHKE 1988, FALINSKI 1986, 1988, SCHMIDT 1990) werden die Fälle gerechnet, wo sich der Wald nach einer radikalen Entfernung durch den Menschen oder nach Naturkatastrophen (Kahlschlag, Brand, Sturm, Insektenkalamitäten usw.) wieder neu aufbaut. Entsprechende Ereignisse können dafür sorgen, daß Ökosystementwicklungen räumlich/zeitlich sowohl synchron als auch asynchron nebeneinander ablaufen (MUELLER-DOMBOIS 1990). Eine primäre Sukzession, d.h. die Erstbesiedlung eines vorher von Pflanzen unbesiedelten Rohbodens (z.B. Erdbeben, Gletschervorfeld) wird in Mitteleuropa immer nur ausnahmsweise zu studieren sein und spielt für zyklische Prozesse keine Rolle.

### 3. Konstanz und Dynamik der Waldbodenvegetation auf Kalkgestein – ein Beitrag zur Mosaik-Zyklus-Theorie?

#### 3.1. Waldbodenvegetation auf Kalkstandorten

Die Forderung nach ökologischen Langzeituntersuchungen ist so alt wie die Entwicklung ökologischer Konzepte und Theorien (LIKENS 1989). Nach TILMAN (1989) betrug der Anteil an Geländearbeiten, die sich über mindestens fünf Jahre erstreckten, an den in den letzten zehn Jahren in *Ecology* erschienenen Publikation nur 1.7%. Für Wälder und ihre Bodenvegetation sind jedoch fünf Jahre ein lächerlich kurzer Zeitabschnitt, wenn man die bei zyklischen Sukzessionen ins Auge gefaßten Zeiträume betrachtet (Abb. 1, REMMERT 1987). Die bisherigen Untersuchungen konzentrieren sich – zumindest in Mitteleuropa – auf Wälder der Optimal- und Terminalphase. Auch in so bekannten Ökosystem-Projekten wie z.B. dem Solling-Projekt (ELLENBERG et al. 1986) wurde die Verjüngungs- und Zerfallsphase bisher nicht untersucht. Meist schränkten finanzielle und zeitliche Grenzen die Forschungskapazität ein. Außerdem sind auf Grund der mitteleuropäischen Waldgeschichte Wälder in der Zerfallsphase kaum vorhanden.

Exakte Angaben (Dauerflächenuntersuchungen) über die Veränderungen der Waldbodenvegetation über einen Zeitraum, der eine ganze Baumgeneration oder sogar mehr umfaßt, fehlen bisher. Selbst dort, wo über Jahrzehnte die Vegetation verfolgt werden konnte, wie seit 1952 im Urwald von Bialowieza (FALINSKI 1977, 1986, 1988), behilft man sich bei der Aufstellung von Sukzessionsreihen, die die Waldbodenvegetation mit einschließen, überwiegend mit der indirekten Methode und schließt aus dem Vergleich des räumlichen Nebeneinanders verschiedener Vegetationsausbildungen auf ein zeitliches Nacheinander. Auf die großen Fehlermöglichkeiten bei diesem Vorgehen haben bereits ELLENBERG (1956) und BRAUN-BLANQUET (1964) nachdrücklich hingewiesen. Auf Grund der starken menschlichen Beeinflussung der mitteleuropäischen Wälder, die nur in sehr seltenen Fällen ausreichend genau dokumentiert ist, sind falsche Schlüsse hier besonders leicht möglich. Dies gilt aber auch für alle bisherigen Schemata aus Untersuchungen in ursprünglich anmutenden,

häufig sehr kleinen Waldgebieten, wie z.B. dem Buchen-Naturwaldreservat Dobra-Kamplaiten im niederösterreichischen Waldviertel (MAYER 1971). Im Rahmen eines Ökosystemforschungprojektes werden seit 1980 in Göttingen mit unterschiedlicher Intensität und Fragestellung Vegetationsveränderungen in einem Kalkbuchenwald untersucht, der in 420 m über N.N. am östlichen Rand des Göttinger Waldes liegt. Klimatisch ist das Gebiet dem subatlantischen Mittelgebirgsklima zuzuordnen, für die Untersuchungsfläche darf nach den bisherigen Messungen eine Jahresmitteltemperatur (2 m Höhe) von 7° C und ein Jahresniederschlag (Freiflächenwert) von etwa 700 mm angenommen werden (EHRHARDT 1988). Der 100–120 Jahre alte Buchenhochwald in der Optimal- bis Terminalphase wurde seit etwa 30 Jahren nicht mehr durchforstet. DIERSCHKE u. SONG (1982) und DIERSCHKE (1985, 1989) stellen den subozeanisch-submontanen, frischen Kalkbuchenwald pflanzensoziologisch zur Subassoziationsgruppe von *Lathyrus vernus* des *Melico-Fagetums*. Die dafür charakteristischen Fazies-Bildungen sind auch auf der ca. 11 ha großen Versuchsfläche zu beobachten (Abb. 2). Typisches fleckenhaftes Auftreten zeigen Arten wie *Aconitum vulparia*, *Allium ursinum* und *Mercurialis perennis*, ohne daß sich auf den ersten Blick ein direkter Bezug zu bodenkundlichen oder topographischen Gegebenheiten erkennen läßt. Arten wie *Anemone nemorosa* und *Galium odoratum* fallen dagegen bevorzugt in Mulden oder flachen Hangfüßen mit relativ tiefgründigen braunerdeähnlichen Böden ins Auge, wobei dann die typischen Kalkbuchenwaldarten fehlen oder nur vereinzelt vorkommen (Tab. 3). Die fleckenhafte Verteilung der Waldbodenvegetation, die im deutlichen Gegensatz zur homogenen Baumdecke steht, zeigt ein Mosaik, welches stark an die räumlichen Vorstellungen erinnert, die mit dem Mosaik-Zyklus-Konzept entwickelt wurden (REMERT 1985, 1987, 1990). Die Frage ist allerdings, ob hier nicht doch Standortunterschiede (Tab. 3) langfri-

stig entscheidend sind und in welchem Zeitabstand sich die einzelnen Vegetationseinheiten (Mosaiksteine) verändern. Daraus stellt sich auch die allgemeine Frage nach der Größe der Einheiten in einer zyklischen Sukzession: Genügt es, den Kalkbuchenwald von 11 ha Größe als einen Baustein zu betrachten oder muß man sich auch mit den Fazies-Bildungen auseinandersetzen? Was ändert sich beim Ausfall einzelner Bäume, Baumgruppen oder der gesamten Baum-schicht? Welches sind die treibenden Kräfte bei den zu beobachtenden Veränderungen? Nur unvollständig können wir auf diese Fragen bisher antworten.

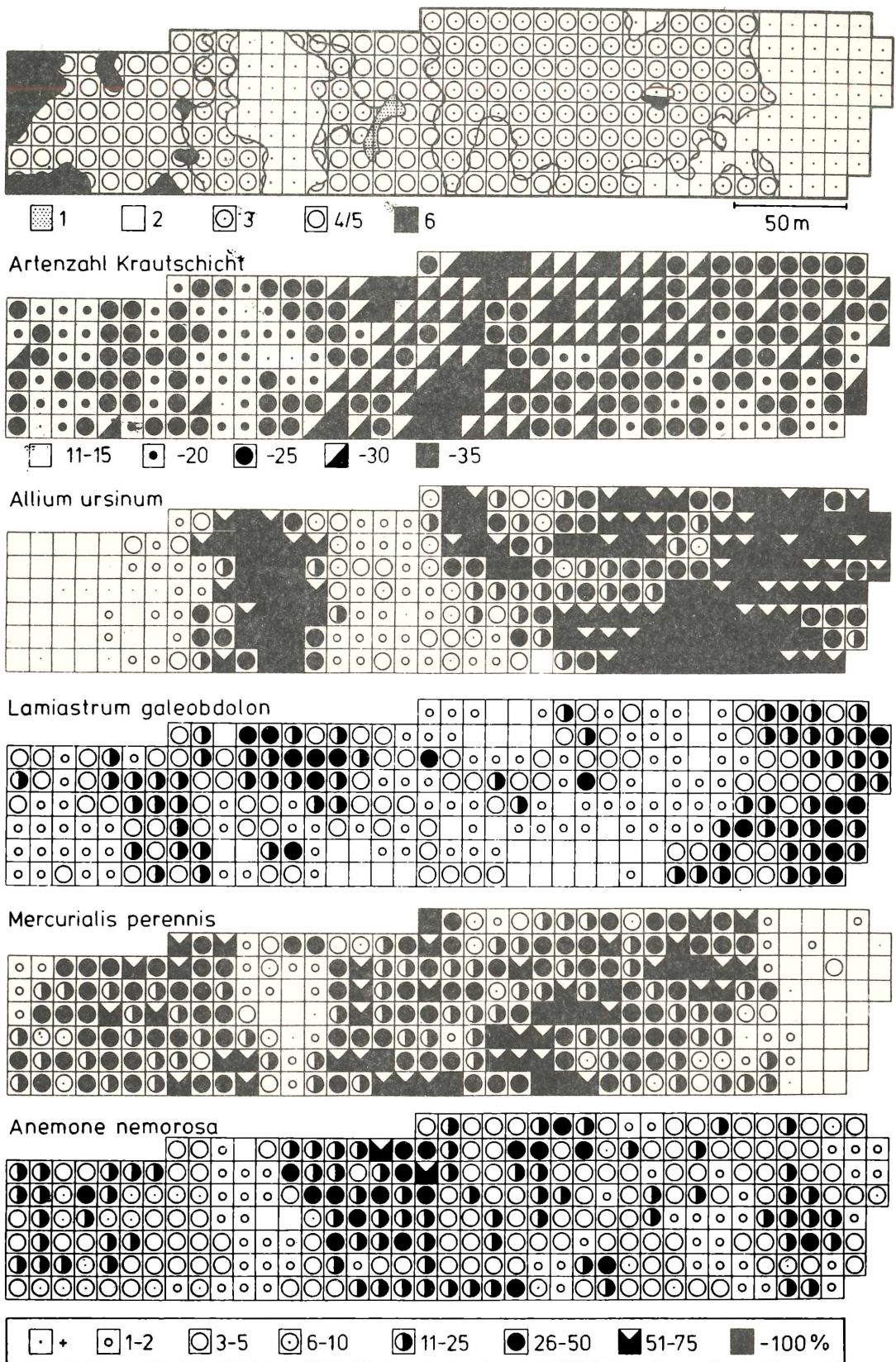
3.2. Veränderungen der Waldbodenvegetation 1981–1988

Um die Veränderungen der Waldbodenvegetation in der jetzigen Optimal- bis Terminalphase zu erfassen, wurden 1981 im Kalkbuchenwald 16 Dauerprobestflächen von je 1 m² Fläche mit Kunststoffpfählen markiert, so daß sie bei jeder vegetationskundlichen Aufnahme zentimetergenau wiedergefunden werden konnten. Ausführliche Angaben zur Aufnahmemethodik, über die Standortverhältnisse und die Entwicklung der Vegetation finden sich bei SCHMIDT (1988, 1990). Die Ergebnisse für 12 Dauerprobestflächen (Abb. 3) von 1981 bis 1988 zeigen, daß sich der Deckungsgrad in der *Allium ursinum*-Ausbildung auf typischer Mullrendzina kaum veränderte. Starke Veränderungen in der Zahl der Blütenstände von *Allium ursinum* treten vermutlich infolge von Unterschieden in der Nettoprimärproduktion des vorangegangenen Jahres auf. *Mercurialis perennis* mit Schwerpunkt auf flachgründigen Mullrendzinen schwankte sowohl im Deckungsgrad als auch in der Zahl der fertilen und sterilen Sprosse sehr stark. Nach einem trockenen und heißen Sommer (z.B. 1982) sowie nach starker Pilzinfektion reduziert sich zunächst der Deckungsgrad, später auch die Zahl der Sprosse. Langfristig angestiegen ist der Deckungsgrad von *Anemone nemorosa* auf tiefgründiger Terra fusca-Braunerde bzw. Terra fusca-

Tabelle 3

Einige bodenkundliche Merkmale von drei wichtigen Vegetationseinheiten im Göttinger Kalkbuchenwald. Nach einer Zusammenstellung bei SCHMIDT et al. (1989).

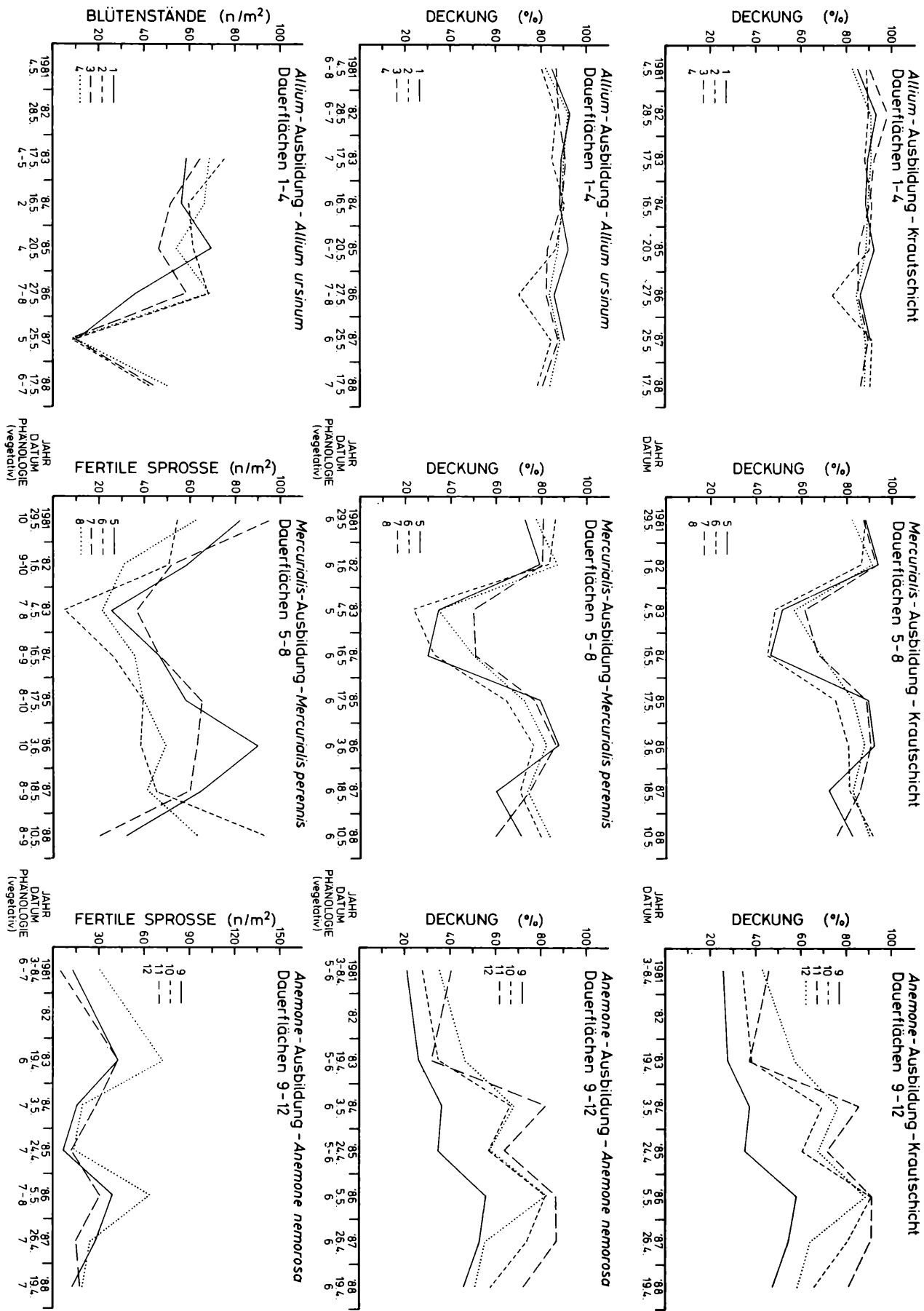
| Vegetationseinheit                                                            | <i>Allium</i> -Ausbildung | <i>Mercurialis</i> -Ausbildung | <i>Anemone</i> -Ausbildung |
|-------------------------------------------------------------------------------|---------------------------|--------------------------------|----------------------------|
| Gründigkeit in cm bis zum C <sub>v</sub>                                      | 31.2 ± 0.9                | 18.0 ± 2.0                     | 40.8 ± 0.5                 |
| pH(H <sub>2</sub> O) 0 – 5 cm                                                 | 7.34 ± 0.03               | 6.36 ± 0.18                    | 5.57 ± 0.06                |
| pH(KCl) 0 – 5 cm                                                              | 6.67 ± 0.05               | 5.77 ± 0.23                    | 4.89 ± 0.28                |
| Streuauflage im Frühjahr g m <sup>-2</sup>                                    | 392 ± 24                  | 321 ± 23                       | 464 ± 23                   |
| Trockenraumdichte g cm <sup>-3</sup> , 0 – 5 cm                               | 0.46 ± 0.01               | 0.61 ± 0.02                    | 0.69 ± 0.03                |
| Stickstoffvorrat g N m <sup>-2</sup> , 0 – 5 cm                               | 175 ± 10                  | 202 ± 15                       | 155 ± 5                    |
| Stickstoffvorrat g N m <sup>-2</sup> , bis C <sub>v</sub>                     | 753                       | 629                            | 1042                       |
| Stickstoffnettomineralisation g N m <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> , 0 – 20 cm | 19.6                      | 19.2                           | ?                          |
| Vorherrschender Bodentyp                                                      | Terra fusca-Rendzina      | Mullrendzina                   | Terra fusca                |

**Abbildung 2**

**Vereinfachte Vegetationskarte, Artenzahl der Krautschicht und Verteilungsmuster von *Allium ursinum*, *Lamiastrum galeobdolon*, *Mercurialis perennis* und *Anemone nemorosa* in einem Transekt (10 x 10 m Raster) eines Kalkbuchenwaldes bei Göttingen (aus DIERSCHKE 1989).**

**Vegetationseinheiten der Vegetationskarte (oben):**

- 1 – *Aconitum vulparia*-Ausbildung
- 2 – *Allium ursinum*-Ausbildung
- 3 – *Allium-Mercurialis*-Ausbildung
- 4/5 – *Mercurialis perennis*-Ausbildung
- 6 – *Anemone nemorosa*-Ausbildung



**Abbildung 3**  
**Veränderungen im Deckungsgrad der Krautschicht (obere Reihe), im Deckungsgrad der jeweils dominierenden Arten *Allium ursinum*, *Mercurialis perennis* und *Anemone nemorosa* (mittlere Reihe) und in der Zahl von Blütenständen bzw. fertilen Sprossen (untere Reihe) von 1981 bis 1988 auf Dauerprobestellen in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1989).**

Parabraunerde. Als Ursache wird die verminderte Beweidung durch Rehe in dem gezäunten Untersuchungsgebiet angenommen. Die Zahl der blühenden *Anemone nemorosa*-Pflanzen schwankte vermutlich auf Grund der unterschiedlichen Licht- und Nährstoffverhältnisse sehr stark sowohl von Dauerfläche als auch von Jahr zu Jahr.

Diese Ergebnisse bestätigen die langjährigen Dauerflächenuntersuchungen von PERSSON (1980), RUNGE (1981), INGHE u. TAMM (1985, 1987), FALINSKI (1986) u.a., daß auch unter den scheinbar so ausgeglichenen Standortverhältnissen am Boden von Wäldern in der Terminalphase von Jahr zu Jahr starke Unterschiede in der Populationsstruktur und Stoffproduktion auftreten können. Die kurzfristigen Schwankungen können dabei durch langjährige, gerichtete Veränderungen verstärkt, ausgeglichen oder ins Gegenteil gekehrt werden. Dies macht eine detaillierte Analyse der Veränderungen nicht einfach. Im Beispiel des Kalkbuchenwaldes dürfte es sich bisher meist um Fluktuationen handeln. Sie verlaufen zum Teil zyklisch, führen aber nicht zu einer geänderten Verteilung des Vegetationsmosaik am Waldboden. Nur auf einer einzigen Dauerfläche nahm *Allium ursinum* von 1981 bis 1988 leicht ab, während *Mercurialis perennis* zunahm (SCHMIDT 1988).

### 3.3. Änderung der Bodenvegetation beim Ausfall einzelner Bäume oder Baumgruppen

Seit Beginn der intensiven Untersuchungen 1981 sind im Kalkbuchenwald immer wieder einzelne Bäume abgestorben, vom Wind geworfen worden oder haben – wie bei einem katastrophalen Eisregen im November 1988 – große Äste verloren. Dadurch sind kleinere Lücken im Bestand entstanden, in denen die sonst sehr gleichmäßigen, im Sommer sehr niedrigen Beleuchtungsverhältnisse (1.3 – 3.3% der Freilandhelligkeit, EHRHARDT 1988) auf über 15% der Freilandhelligkeit ansteigen (WEITEMEIER mündl.). In Gruppen oder gar großflächig sind bisher keine Bäume abgestorben und es sieht auch nicht so aus, daß dies in nächster Zukunft passieren könnte. Eine Vergrößerung der Schlaglücken durch Sonnenbrand der Buchenstämme (NICOLAI 1986, REMMERT 1987) konnte im nicht vom Menschen großflächig aufgelichteten Kalkbuchenwald bisher nicht beobachtet werden und ist auch aus der waldbaulichen Literatur (RÖHRIG 1982, LEIBUNDGUT 1984) nicht bekannt. Ein Artenwechsel – das typische Merkmal jeder Sukzession – findet in diesen kleinen Lücken in der Krautschicht nicht statt. Falls vereinzelt neue Arten auftauchen, so handelt es sich um typische Waldarten. Therophyten, die frühe Sukzessionsstadien auf offenen Böden kennzeichnen, sind in diesen Lücken mit Ausnahme von vereinzelt *Impatiens noli-tangere* und *Impatiens parviflora* nicht anzutreffen. Unter den Auflichtungen verändert sich die Bodenvegetation vor allem durch die kleinräumige Ausbreitung von Arten mit vegetativem Wachstum wie *Lamium galeobdolon*, *Galium odoratum* und *Mercurialis perennis*. Gräser wie *Hordelymus europaeus* und *Melica uniflora* mit einem höheren Lichtbedürfnis als die Kräuter gedeihen üppiger und kommen reichlicher zur Blüte. *Allium ursinum* wird wegen seiner Empfindlichkeit gegenüber niedriger Luftfeuchte bei größeren Auflichtungen zurückgedrängt (BÜCKING 1982, KRIEBITZSCH 1989).

Der auffälligste Wechsel in den Auflichtungen des

Kalkbuchenwaldes betrifft den Baumjungwuchs. Vor allem *Fraxinus excelsior*, aber auch *Acer platanoides* und *Acer pseudo-platanus*, selten jedoch *Fagus sylvatica*, die vorher jahrelang in Höhen von 20 – 30 cm verharreten, erreichen innerhalb von drei bis fünf Jahren Höhen von ein bis zwei Metern, bei etwas größerer Auflichtung und bei fehlendem Wildverbiß im Zaun sogar drei bis fünf Meter. Danach kommt das „Oskar-Syndrom“ (SILVERTOWN 1982) – benannt nach Oskar Matzerat, der Titelfigur aus der „Blech-trommel“ von G. GRASS. Genauso wie Oskar Matzerat im Alter von drei Jahren beschloß, nicht weiter zu wachsen, so zeigt auch der Jungwuchs keinerlei nennenswerten Höhenzuwachs mehr (z.T. vergleichbar mit der „Backmanschen Wachstumsfunktion“, RÖHRIG 1982). Vom Rand der Auflichtung haben die Zweige der meist vorherrschenden Buchen die Lücken wieder geschlossen und die Beleuchtungsstärke am Waldboden so herabgesetzt, daß ein nennenswertes Höhenwachstum nicht mehr erfolgen kann. Wie lange die Eschen in den meist 10 – 15 m im Durchmesser großen Aufwuchshorsten in dieser niedrigen Höhe verharren können, ist unbekannt. Jahrringanalysen von WEITEMEIER (mündl.) weisen auf mindestens 15 – 20 Jahre hin. Normalerweise fördert der Forstmann durch Vergrößerung der Schlaglücken die Verjüngung, in denen auf den Kalkstandorten nach den Untersuchungen von BÜCKING (1982) und ZÜGE (1986) *Fraxinus excelsior* die Pionierbaumart ist. Bis zum Alter von 70 – 80 Jahren ist sie *Fagus sylvatica* überlegen. Danach dominiert die schattenverträglichere Buche und verdrängt die Esche, sofern diese nicht vom Forstmann gefördert wird. In der Bodenvegetation zeichnen sich die Eschen-Baumhölzer durch einen hohen Grasunterwuchs aus *Hordelymus europaeus*, *Melica uniflora* oder *Brachypodium sylvaticum* aus, Ausdruck des höheren Lichtgenusses im Vergleich zu einem Buchenbestand.

Über eine ähnlich konstante Zusammensetzung der Krautschicht von Laubwäldern, wenn nur einzelne Bäume oder kleinere Baumgruppen ausfallen, berichten FALINSKI (1977, 1986, 1986) für den Bialowieza-Urwald und KOOP u. HILGEN (1987) für die seit 1853 unter vollständigem Schutz stehenden Buchenwälder in Fontainebleau. Im *Tilio-Carpinetum* von Bialowieza nehmen nach dem Ausfall einzelner Bäume heliophile Arten (vor allem *Urtica dioica*) im ersten Jahrzehnt nach Entstehen der Lücke stark zu, gehen danach aber wieder rasch zurück (FALINSKI 1986). Ein Sturm, der 1967 in Fontainebleau zahlreiche Bäume warf, erzeugte in einem *Melico-Fagetum* auf kalkreicher Braunerde ein heterogenes Regenerationsmosaik, in dem Pionierarten jedoch fast vollständig fehlten. In den Bestandeslücken konnten die bereits vorhandenen Lichtungsarten *Calamagrostis epigejos*, *Brachypodium pinnatum* und *Rubus fruticosus* agg. das rasche Aufkommen des Buchenjungwuchses nicht hemmen. In einem benachbarten *Fago-Quercetum* auf Podsol waren die Sturmlücken zahlreicher und größer. Unter diesen Bedingungen verhinderten dichte *Pteridium aquilinum*-Bestände bisher die rasche Waldregeneration. Diese beiden von KOOP u. HILGEN (1987) beschriebenen Beispiele zeigen ebenfalls deutlich, daß Mosaikstrukturen in der Waldvegetation auch zeitlich stark von den Standortverhältnissen beeinflusst werden können.

Eine Veränderung der augenblicklichen Mosaikstruktur mit verschiedenen Vegetationseinheiten (Fazies) ist im Kalkbuchenwald nach den bisherigen Unter-

suchungen und Beobachtungen nicht zu erkennen. Ob sich dies ändert, wenn die Schlaglücken größer werden, soll in den nächsten Jahren durch künstliche Auflichtungen mit der Entnahme von acht bis zehn Altbüchen geklärt werden. Dabei werden auch Fragen nach den treibenden Kräften möglicher Veränderungen zu beantworten sein, indem experimentell die Konkurrenzverhältnisse geändert oder durch Umgraben die wühlende Tätigkeit der Wildschweine simuliert werden sollen (FALINSKI 1986).

### 3.4. Regeneration nach Kahlschlag

Im Göttinger Wald erreichte der Kalkbuchenwald bisher niemals die Zerfallsphase. Wie überall in Mitteleuropa verhindert dies die forstliche Bewirtschaftung, die auch in der Verjüngungsphase mit Unkrautbekämpfung, Zäunung, Läuterung usw. die natürlichen Prozesse lenkt. Daher ist es schwierig, Aussagen über das Verhalten der Bodenvegetation in diesen Sukzessionsabschnitten zu treffen. Einen gewissen Hinweis liefert die Regeneration auf Kahlschlägen des *Melico-Fagetums* im Göttinger Wald, die auf zwei Dauerflächen von DIERSCHKE (1988) seit 1971 untersucht wird. Ursprünglich sollte hier eine Straße durch den Wald gebaut werden. Der Straßenbau wurde durch den Einspruch von Naturschützern gestoppt und unterblieb schließlich ganz. Die Vegetation konnte sich auf den bereits kahlgeschlagenen Flächen ungestört entwickeln, da nach Absprache mit der Forstverwaltung forstliche Maßnahmen unterblieben. Bis 1987 ließen sich drei Sukzessionsstadien unterscheiden (Abb. 4):

1. Krautiges Pionierstadium (vier bis fünf Jahre): rascher Wechsel verschiedener Arten mit hohem Anteil lichtbedürftiger Pflanzen der Gruppen *Epilobietea angustifolii*, *Artemisietea vulgaris/Stellarietea mediae* und *Mcclinio-Arrhenatheretea*.
2. Rubus-Gebüschstadium (drei bis vier Jahre): dichte, schwer durchdringbare Dickichte von *Rubus idaeus*, *R. rubis* et spec. bedingen den Rückgang vieler krautiger Pflanzen. Allmähliche Zunahme und Aufwachsen langlebiger Gehölze.
3. Vorwald-Stadium: seit 1978 beherrschen hochwüchsige Gehölze das Bild. Die *Rubus*-Populationen sind rasch zusammengebrochen. Im Unterwuchs nehmen die Waldpflanzen zu. Eine Mooschicht beginnt sich zu entwickeln.

Die Ergebnisse, dargestellt in Vegetationstabellen und Spektren der Lebensformen und soziologisch gefähter Artengruppen, zeigen, daß die Pflanzenarten am Waldboden gerade bei rasch ablaufenden Sukzessionen die Vegetationsdynamik hervorragend kennzeichnen. Zur Charakterisierung des Artenwechsels an demselben Wuchsort - dem wichtigsten Merkmal jeder Sukzession - eignet sich dabei besonders gut die Berechnung von Gemeinschaftskoeffizienten, die auch Hinweise auf die Veränderungsgeschwindigkeit bieten (BORNKAMM 1981, SCHMIDT 1981).

Abb. 4 verdeutlicht anschaulich den Unterschied zwischen Regeneration und Sekundärsukzession i.e.S.: Auf dem Buchenkahlschlag bilden die Arten des Buchenaltholzbestandes auch während der Regeneration etwa die Hälfte des Artenbestandes. Die meisten Waldbodenarten können die Auflichtungsphase in Konkurrenz mit den neuauftretenden Arten gut überstehen und sind nicht unbedingt auf eine Neueinwanderung aus älteren Beständen angewiesen. Im Gegen-

satz dazu ist der Artenwechsel bei der Sekundärsukzession einer ehemaligen Ackerfläche sehr viel ausgeprägter. Nach mehr als 20 Jahren ungestörter Entwicklung sind nur noch 20 – 25% der im ersten Jahr beobachteten Arten vertreten.

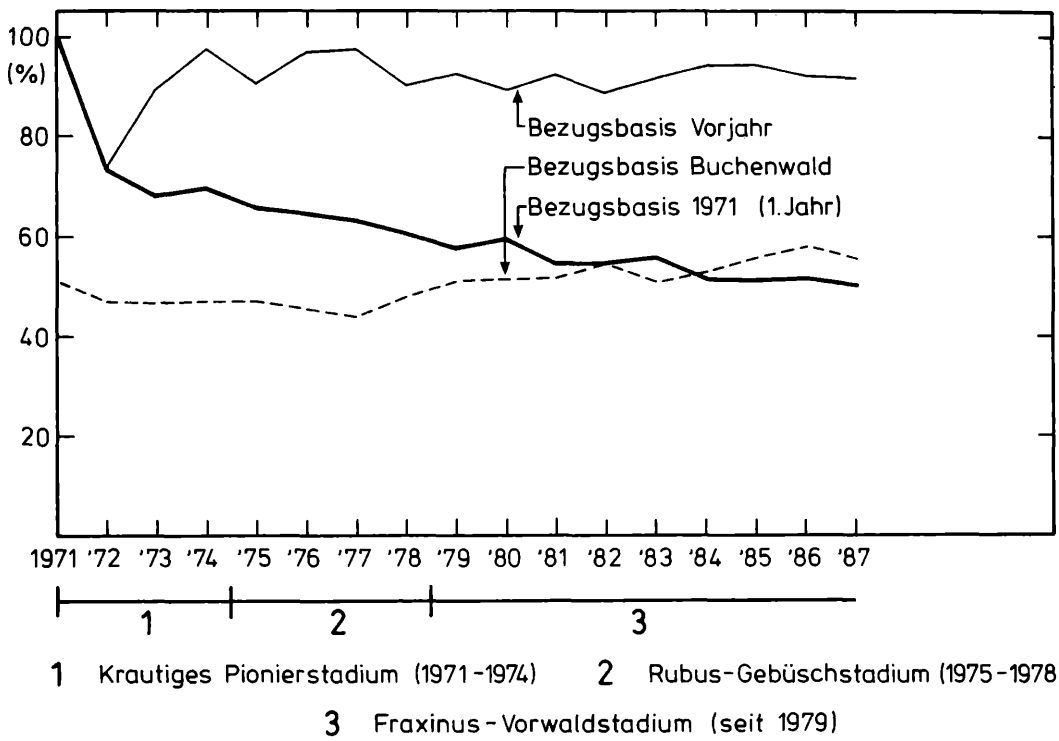
Nach den Untersuchungen von DIERSCHKE (1988) und vergleichbaren Studien von SCHMIDT (1978), BÜCKING (1982), FALINSKI (1986), WERNER u. HERWEG (1988) und WERNER et al. (1989) kann man davon ausgehen, daß zumindest auf nährstoffreichen Waldböden in Mitteleuropa trotz hohen Wildbestandes (Hermann ELLENBERG 1988, 1989) ein stauden- oder gar wiesenähnliches Stadium selbst auf Kahlschlägen mit z.T. starker Bodenverwundung nur wenige Jahre dauert. Der von REMMERT (1987) aufgezeigte Zeitraum von 20 Jahren (Abb. 1) kennzeichnet vermutlich mehr Buchenwälder auf basenarmen Böden: Sowohl im Solling (STICKAN mündl.) als auch in Fontainebleau (KOOP u. HILGEN 1987) verhindern in Sturmflücken dichte Herden des Adlerfarns (*Pteridium aquilinum*) das Aufkommen von *Fagus sylvatica*, aber auch von Pioniergehölzen, über Jahrzehnte. Die bisherigen Studien von Kahlschlägen lassen auch nicht erkennen, daß der Buchenwald auf seiner Entwicklung zum Hallenwald nochmals eine Dickungsphase mit einer weiteren Gruppe von Pionierbaumarten durchläuft. Vielmehr sind die Klimaxbaumarten (u.a. *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*) bereits von Anfang an im krautigen Pionierstadium mit vertreten (SCHMIDT 1978, DIERSCHKE 1988, WERNER u. HERWEG 1988, WERNER et al. 1989). Bei Sekundärsukzession i.e.S. gilt dies dagegen nur eingeschränkt: Die Gehölzentwicklung auf Ackerbrachen wird auch auf kalkreichen Böden in den ersten Jahrzehnten durch typische Pionierbaumarten wie *Salix caprea*, *Betula pendula*, *Populus tremula* geprägt (SCHMIDT 1984, FALINSKI 1986). Klimaxbaumarten sind bereits frühzeitig vertreten, allerdings in deutlich geringerer Individuenzahl und mit großen Schwierigkeiten in der Konkurrenz gegenüber den übrigen Arten.

Unsere bisherigen Verallgemeinerungen über die Sukzession im Klimax-System „Buchenwälder in Mitteleuropa“ bauen alle auf Untersuchungen und Beobachtungen aus vom Menschen beeinflussten Ökosystemen auf. Übertragungen aus der Regeneration von Wäldern nach intensiver Nutzung bis hin zum Kahlschlag oder gar der Sukzession von Brachflächen dürften hier leicht zu Fehlschlüssen führen. Hier hilft nur das langjährige Studium in großflächigen Waldschutzgebieten weiter, in denen keine menschliche Nutzung mehr erfolgt.

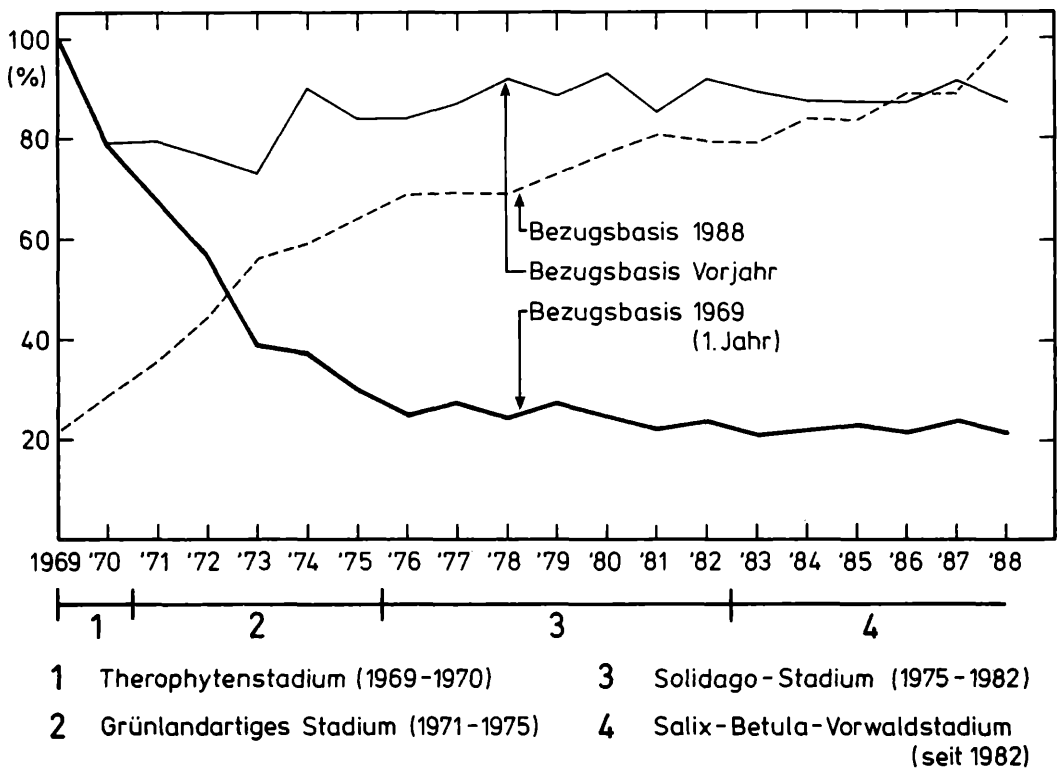
### 4. Folgerungen für den Biotopschutz – Forderungen zur Einrichtung und Erforschung von Naturwaldreservaten

Aus der Unsicherheit über die Kenntnis von Sukzessionsabläufen in Wäldern ergeben sich auch Unsicherheiten in Hinblick auf die Konsequenzen für den Naturschutz. Grundsätzlich können sich zyklische Sukzessionen im Sinne der Mosaik-Zyklus-Theorie nur dort entwickeln, wo keine Forstwirtschaft stattfindet. Damit scheidet der überwiegende Teil der heute in der Bundesrepublik Deutschland ausgewiesenen Wald-Naturschutzgebiete (HAARMANN u. PRETSCHER 1988) aus. Sie könnten als Pufferzonen in ein zukünftiges Schutzsystem einbezogen werden. Vom Konzept her eignen sich die Naturwaldreservate

## REGENERATION NACH BUCHEN-KAHLSCHLAG



## SEKUNDÄRSUKZESSION AUF BRACHACKER



**Abbildung 4**

**Veränderung der Bestandesstruktur** auf einem Buchenwald-Kahlschlag von 1971 bis 1987 (nach Daten aus DIERSCHKE 1988) und eines ehemaligen Ackers (Sukzessionsversuch im Neuen Botanischen Garten der Universität Göttingen, SCHMIDT 1981), dargestellt mit Hilfe des Gemeinschaftskoeffizienten nach SØRENSEN (SCHMIDT 1981).

(je nach Bundesland auch als Bannwälder, Naturwälder, Naturwaldzellen, Naturwaldparzellen bezeichnet) und Kernzonen der Nationalparke hervorragend für die ungestörte biologische Entwicklung von Ökosystemen. Naturwaldreservate sind inzwischen in allen Flächenstaaten der Bundesrepublik Deutschland eingerichtet worden. Während eines Kolloquiums über die Naturwaldreservate in der Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie im April 1989 (BOHN u. WOLF 1989) zeigte sich, daß aber hier nur begrenzte Antworten auf die offenen Fragen der Waldsukzession zu erwarten sind. Aus wissenschaftlicher Sicht sind die wesentlichen Einschränkungen in folgenden Punkten zu sehen:

1. Fast alle Naturwaldreservate sind zu klein bemessen. Von den bisher in der Bundesrepublik Deutschland ausgewiesenen 420 Naturwaldreservaten sind die Hälfte kleiner als 20 ha, nur 11 größer als 100 ha. Nach RUNKLE (1985) und BARDEN (1989) beträgt die Turnover-Rate bei Baumlückenverjüngung in ungestörten Wäldern der gemäßigten Zone 0,5 – 1%, d.h. erst in Reservaten von 100 – 200 ha Größe finden sich Flächen eines Baumjahrgangs, die zusammen 1 ha groß sind. Zum langjährigen Studium der Waldbodenvegetation in allen Sukzessionsstadien eines Waldes kann unter einheitlichen Standortbedingungen durchaus eine Fläche von 20 bis 30 ha ausreichen. Viele der im Wald lebenden Wirbeltierpopulationen sind dagegen bei nur 200 ha nicht in ihrer Existenz zu sichern (HEYDEMANN 1981).
2. Bei der Auswahl vieler Naturwaldreservate ließ man sich häufig von dem Gedanken leiten, bestimmte Waldgesellschaften der mitteleuropäischen Kulturlandschaft in ihrem jetzigen Zustand zu erhalten. Eichen-Hainbuchenwälder und Eichenniederwälder z. B. benötigen jedoch eine bestimmte Bewirtschaftung, sonst ändert sich ihr charakteristisches Bild mehr oder weniger rasch. Eine klare Formulierung des Schutzziels für jedes einzelne Reservat hilft hier Mißverständnisse auf allen Seiten zu verhindern. Die notwendige Regenerationsphase in bisher vom Menschen genutzten Wäldern kann nach den Beobachtungen in Białowieża (FALINSKI 1986, 1988) und in Bannwäldern Baden-Württembergs (BÜCKING 1982) viele Jahrzehnte dauern.
3. Eine ausreichende wissenschaftliche Erforschung der Naturwaldreservate fehlt bisher. Auf die Diskrepanz zwischen den Ansprüchen und den Möglichkeiten in der Naturwaldforschung hat zuletzt GRIESE (1989) nachdrücklich hingewiesen. Solange es hierfür keine eigene, arbeitsfähige, dauerhafte Infrastruktur gibt, wird man auch keine aussagekräftigen Forschungsergebnisse zum Für und Wider des Mosaik-Zyklus-Konzeptes erwarten dürfen.
4. In den Fällen, in denen die Naturwaldreservate gleichzeitig als Naturschutzgebiete ausgewiesen sind und der Naturschutzverwaltung unterstehen, ergeben sich zunehmend Schwierigkeiten bei der Durchführung von Forschungsvorhaben. Selbst das Betreten der Wälder, die Markierung von Dauerflächen, das Sammeln von Pflanzen und Tieren zur sicheren Bestimmung erfordern dann einen erheblichen bürokratischen Aufwand oder werden sogar ganz unmöglich gemacht.

Sukzessionsforschung in Wäldern, die einen Beitrag zur ökologischen Grundlagenforschung und ihrer Anwendung im Naturschutz liefern will, benötigt große, sich selbst überlassene Flächen und eine langfristige

Unterstützung, die über den üblichen Dreijahresrahmen hinausgeht (BOHN et al. 1989). Da es daran in der Vergangenheit gefehlt hat, ist auch die Beantwortung der Frage, ob das Mosaik-Zyklus-Konzept in der von REMMERT (1985, 1987, 1990) beschriebenen Form auf alle Wälder anwendbar ist, zumindest in Mitteleuropa noch offen.

## 5. Zusammenfassung

Die Waldbodenvegetation eignet sich durch die große Artenzahl, ihre spezifischen Standortsansprüche an Licht, Wasser und Nährstoffe sowie ihre einfache Erfassung im Gelände sehr gut für eine Kennzeichnung der im Wald ablaufenden Veränderungen. An Hand von Untersuchungen auf Kalkstandorten wird gezeigt, daß es auf Grund der Veränderungen der Standortfaktoren auf kleinem Raum und der starken menschlichen Überformung der mitteleuropäischen Wälder z. Zt. unmöglich ist, aus einem augenblicklichen räumlichen Nebeneinander auf ein zeitliches Nacheinander im Sinne des Mosaik-Zyklus-Konzeptes zu schließen. Übertragungen aus der Regeneration von Wäldern nach intensiver Nutzung oder aus der Sekundärsukzession von Brachflächen sind nur stark eingeschränkt möglich. Die aufgezeigten Kenntnislücken sind nur durch die Einrichtung und langjährige Erforschung von großen Waldschutzgebieten zu schließen, in denen auf jedes direktes menschliches Eingreifen verzichtet wird.

## Literatur

- AUBREVILLE, A. (1938):  
La forêt coloniale: Les forêts de l'Afrique occidentale française. – Ann. Ac. Sci. colon. Paris 9: 1 – 245.
- BARDEN, L.S. (1989):  
Repeatability in forest gap research: Studies in the Great Smoky Mountains. – Ecology 70: 558 – 559.
- BAZZAZ, F.A. (1979):  
The physiological ecology of plant succession. – Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 351 – 371.
- BECKING, R.W. (1968):  
Vegetational response to change in environment and change in species tolerance with time. – Vegetatio 16: 135 – 158.
- BOHN, U., BÜRGER, K., MADER, H.-J. (1989):  
Leitlinien des Naturschutzes und der Landschaftspflege. – Natur u. Landschaft 64: 379 – 381.
- BOHN, U., WOLF, G. (1989):  
Ergebnisse des Kolloquiums über Naturwaldreservate 1989. – Natur u. Landschaft 64: 587 – 591.
- BORNKAMM, R. (1981):  
Rates of change in vegetation during secondary succession. – Vegetatio 47: 213 – 220.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964):  
Pflanzensoziologie. 3. Aufl. Springer, Wien, New York. 865 S.
- BÜCKING, W. (1982):  
Zur Vegetationsentwicklung in Waldschutzgebieten am Beispiel einiger der älteren Bannwälder Baden-Württembergs. In: MAYER H. (Hrsg.): Urwald-Symposium Wien 1982: 101 – 120.
- CHAZDON, R.L. (1988):  
Sunflecks and their importance to forest understorey plants. – Adv. Ecol. Res. 18: 1 – 63.

DIERSCHKE, H. (1985):

Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in den Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. – *Tuexenia* 5: 491 – 521.

—— (1988):

Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in den Wäldern Süd-Niedersachsens. IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. – *Tuexenia* 8: 307 – 326.

—— (1989):

Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – *Verh. Ges. Ökol.* 17: 131 – 143.

DIERSCHKE, H., SONG, Y. (1982):

Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. In: DIERSCHKE, H. (Red.): *Struktur und Dynamik von Wäldern*. – *Ber. Int. Symp. Int. Ver. Vegetationskde* (Rinteln 1981): 513 – 539.

EBER, W. (1972):

Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluß auf die Bodenvegetation. – *Scripta Geobot.* 3: 150 S.

EHRHARDT, O. (1988):

Der Strahlungshaushalt eines Buchenwaldes und dessen Abwandlung während der verschiedenen phänologischen Entwicklungsphasen. – *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme* A45: 170 S.

ELLENBERG, H. (1939):

Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchenmischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. – *Mitt. Florist. Soziol. Arb.gem. Niedersachsen* 3: 3 – 135.

—— (1956):

Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart. 156 S.

—— (1958):

Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). – *Handb. Pflanzenphysiol.* 4: 638 – 708.

—— (1977):

Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. – *Oecol. Plant.* 12: 1 – 22.

—— (1979):

Ökologische Sukzessionsforschung – Beobachtungen und Theorien. – *Jahrb. Akad. Wissenschaften Göttingen* 1979: 75 – 80.

—— (1986):

Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 989 S.

ELLENBERG, H., MAYER, R., SCHAUERMANN, J. (1986):

Ökosystemforschung. Ergebnisse des Sollingprojekts 1966–1986. Ulmer, Stuttgart. 507 S.

ELLENBERG, Hermann (1988):

Eutrophierung – Veränderungen der Waldvegetation – Folgen für Reh-Wildverbiß und dessen Rückwirkungen auf die Vegetation. – *Schweiz. Z. Forstwes.* 139: 261 – 282.

—— (1989):

Eutrophierungsveränderungen der Waldvegetation: Folgen für und Rückwirkungen durch Rehwildverbiß. – *Verh. Ges. Ökol.* 17: 425 – 435.

ERZ, W., FLÜECK, R., SCHIERBAUM, B. (1985):

Waldreservate – Waldnaturschutzgebiete. Bibliographie Nr. 50, Dokum. f. Umweltschutz u. Landschaftspf. Sonderh. 6: 26 – 62.

FALINSKI, J. B. (1977):

Research on vegetation and plant population dynamics conducted by Bialowieza Geobotanical Station of the Warsaw University in the Bialowieza Primeval Forest 1952 – 1977. *Phytocoenosis* 6: 1 – 148.

—— (1986):

Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forests. *Ecological studies in Bialowieza forest*. – *Geobotany* 8: 1 – 537.

—— (1988):

Succession, regeneration and fluctuation in the Bialowieza Forest (NE Poland). – *Vegetatio* 77: 115 – 128.

GRIESE, F. (1989):

Diskussionsbeitrag zum Verhältnis von Ansprüchen zu Möglichkeiten in der Naturwaldforschung. – *Natur u. Landschaft* 64: 582 – 583.

HAARMANN, K., PRETSCHER, P. (1988):

Naturschutzgebiete in der Bundesrepublik Deutschland. Kilda, Greven. 182 S.

HEYDEMANN, B. (1981):

Zur Frage der Flächengröße von Biotopbeständen für den Arten- und Biotopschutz. – *Jb. Natursch. Landschaftspf.* 31: 21 – 51.

INGHE, O., TAMM, C. O. (1985):

Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943 – 1981. – *Oikos* 45: 400 – 420.

—— (1987):

Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. – *Oikos* 51: 203 – 219.

JAUCH, E. (1987):

Der Einfluß des Rehwildes auf die Waldvegetation in verschiedenen Forstrevieren Baden-Württembergs. – *Diss. Univ. Hohenheim*. 187 S.

KINZEL, H. (Hrsg.) (1982):

Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 534 S.

—— (1983):

Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation. – *Encycl. Plant Physiol.* 12C: 201 – 244.

KLÖTZLI, F. (1965):

Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich* 38: 128 S.

KOOP, H. (1981):

Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. – *Versl. Landbouwk. Onderz.* 904: 112 S.

KOOP, H., HILGEN, P. (1987):

Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). – *Forest Ecology a. Management* 20: 135 – 150.

KRIEBITZSCH, W.-U. (1989):

CO<sub>2</sub> und H<sub>2</sub>O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen. – *Verh. Ges. Ökol.* 17: 189 – 202.

KÜPPERS, M. (1989):

Hecken und Flurgehölze – Paradeobjekte für produktions- und populationsbiologische Untersuchungen an Holzgewächsen. – *Verh. Ges. Ökol.* 18: 689 – 700.

LARCHER, W. (1984):

Ökologie der Pflanzen. 4. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 403 S.

LEIBUNDGUT, H. (1984):

Die natürliche Waldverjüngung. 2. Aufl. Haupt, Bern, Stuttgart. 115 S.

LIKENS, G. E. (Ed.) (1989):

Long-term studies in ecology – Approaches and alternatives. – Springer, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo. 214 S.

MAYER, H. (1971):

Das Buchen-Naturwaldreservat Dobra Kampeiten im niederösterreichischen Waldviertel. – *Schweiz. Z. Forstwes.* 122: 45 – 66.

- MAJOR, J. (1974):  
Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. In: KNAPP, R. (Ed.): Vegetation dynamics. – Handb. Veg. Science 8: 7 – 18.
- MILES, J. (1979):  
Vegetation dynamics. Chapman and Hall, London. 80 S.
- (1987):  
Vegetation succession: past and present perceptions. In: GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J., EDWARDS, P. J. (Eds.): Colonization, succession and stability: 1 – 29.
- MUELLER-DOMBOIS, D. (1990):  
The mosaic theory and the spatial dynamics of natural dieback and regeneration in pacific forests. – Ecol. Studies: (in press).
- NICOLAI, V. (1986):  
The bark of trees: thermal properties, microclimate and fauna. – Oecologia 69: 148 – 160.
- PARRISH, J. A. D., BAZZAZ, F. A. (1982):  
Responses of plants from three successional communities to a nutrient gradient. – J. Ecol. 70: 233 – 248.
- PERSSON, S. (1980):  
Succession in a South Swedish deciduous wood: a numerical approach. – Vegetatio 43: 103 – 122.
- PICKETT, S. T. A., BAZZAZ, F. A. (1978):  
Organization of an assemblage of early successional species on a soil moisture gradient. – Ecology 59: 1248 – 1255.
- PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S. (Eds.) (1985):  
The ecology of natural disturbance and patch dynamics. – Academic Press, Orlando FL. 472 S.
- PLATT, W. J., STRONG, D. R. (1989):  
Gaps in forest ecology. – Ecology 70: 535.
- REMMERT, H. (1984):  
Ökologie. 3. Aufl. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 334 S.
- (1985):  
Was geschieht im Klimax-Stadium? Naturwiss. 72: 505 – 512.
- (1987):  
Sukzessionen im Klimax-System. – Verh. Ges. Ökol. 16: 27 – 34.
- (1990):  
The mosaic-cycle concept of ecosystems. – Ecol. Studies: (in press).
- ROBBINS, C. T., HANLEY, T. A., HAGERMAN, A. E., HJELJORD, O., BAKER, D. L., SCHWARTZ, C. C., MAUTZ, W. W. (1987):  
Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. – Ecology 68: 98 – 107.
- RÖHRIG, E. (1982):  
Der Wald als Vegetationstyp und seine Bedeutung für den Menschen. Waldbau auf ökologischer Grundlage, Band 1.; 5. Aufl. Parey, Hamburg, Berlin. 283 S.
- RUNGE, F. (1981):  
Änderungen der Krautschicht in einem Eichen-Hainbuchenwald im Laufe von 21 Jahren. – Natur u. Heimat 41: 89 – 93.
- RUNGE, M. (1981):  
Zur Bedeutung des Aluminiums für die Ausbildung der natürlichen und naturnahen Vegetation. – Mittlg. Erg. Stud. Ökol. Umweltschutz 7: 16 – 38.
- (1983a):  
Physiology and ecology of nitrogen nutrition. – Encycl. Plant Physiol. 12C: 163 – 200.
- (1983b):  
Zum Einfluß des Aluminiums auf die floristische Zusammensetzung von Waldgesellschaften des Münsterlandes. – Verh. Ges. Ökol. 11: 339 – 350.
- (1984):  
Bedeutung und Wirkung von Aluminium als Standortfaktor. – Düsseldorfer Geobot. Kolloq. 1: 3 – 10.
- RUNKLE, J. R. (1985):  
Disturbance regimes in temperate forests. In: PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S. (Eds.): The ecology of natural disturbance and patch dynamics: 17 – 33.
- SCHMIDT, W. (1978):  
Einfluß einer Rehpopulation auf die Waldvegetation – Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972 – 1976. Phytocoenosis 7: 43 – 59.
- (1981):  
Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. – Scripta Geobot. 15: 199 S.
- (1984):  
Experimentelle Syndynamik – Neuere Wege zu einer exakten Sukzessionsforschung, dargestellt am Beispiel der Gehölzentwicklung auf Ackerbrachen. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 96: 511 – 533.
- (1988):  
Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). Tuexenia 8: 327 – 338.
- (1990):  
Die Veränderung der Krautschicht in Wäldern und ihre Eignung als pflanzlicher Bioindikator. – Schriftenr. Vegetationskde: (im Druck)
- SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE-HEINRICH, G., SCHULTZ, R. (1989):  
Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. – Verh. Ges. Ökol. 17: 145 – 157.
- SCHULTE, H., WAHLE, E., STICKAN, W., RUNGE, M., (1989):  
Der CO<sub>2</sub>- und H<sub>2</sub>O-Gaswechsel von Buchen im Solling als Indikator für latente Schadstoffwirkungen. – Ber. Forsch. Waldökosysteme A 49: 67 – 78.
- SCHULZE, E.-D. (1970):  
Der CO<sub>2</sub>-Gaswechsel der Buche (*Fagus sylvatica* [L.]) in Abhängigkeit von den Klimafaktoren im Freiland. – Flora 159: 177 – 232.
- SHUGART, H. H. (1984):  
A theory of forest dynamics; Springer, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. 278 S.
- SILVERTOWN, J. W. (1987):  
Introduction to plant population ecology. 2nd. ed. Longman, London. 222 S.
- SWAINE, M. D., HALL, J. B. (1988):  
The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. – J. Trop. Ecol. 4: 253 – 269.
- TILMAN, D. (1989):  
Ecological experimentation: strengths and conceptual problems. In: LIKENS, G. E. (Ed.): Long-term studies in ecology - Approaches and alternatives: 136 – 157.
- TSEL'NIKER, Y. L. (1979):  
Resistances to CO<sub>2</sub> uptake at light saturation in forest tree seedlings of different adaptation to shade. – Photosynthetica 13: 124 – 129.
- VAN DER MAAREL, E. (1988):  
Vegetation dynamics: patterns in time and space. – Vegetatio 77: 7 – 19.
- WALKER, L. R., CHAPIN, F. S. (1987):  
Interactions among processes controlling successional change. – Oikos 50: 131 – 135.
- WERNER, D. J., DRATHS, M., WALLOSSEK, C., WÜRZ, A. (1989):  
Dauerquadratuntersuchungen über vier Vegetationsperioden auf einer Kalkbuchenwaldschlagfläche im Strundetäl (Bergisch Gladbach). – Verh. Ges. Ökol. 17: 341 – 346.

WERNER, D. J., HERWEG, U. (1988):

Abhängigkeit der Krautschicht in einem Vorwald der Vulkaneifel. In: BARKMAN, J. J., SYKORA, K. V. (Eds.): Dependent plant communities: 59 – 77.

WHITMORE, T. C. (1989):

Canopy gaps and the two major groups of forest trees. – Ecology 70: 536 – 538.

ZÜGE, J. (1986):

Wachstumsdynamik eines Buchenwaldes auf Kalkgestein – mit besonderer Berücksichtigung der interspezifischen Konkurrenzverhältnisse. Diss. Univ. Göttingen. 213 S.

**Anschrift des Verfassers:**

Prof. Dr. Wolfgang Schmidt  
Systematisch-Geobotanisches Institut  
Universität Göttingen  
Untere Karspüle 2  
D-3400 Göttingen

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Laufener Spezialbeiträge und Laufener Seminarbeiträge \(LSB\)](#)

Jahr/Year: 1991

Band/Volume: [5\\_1991](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wolfgang

Artikel/Article: [Die Bodenvegetation im Wald und das Mosaik-Zyklus-Konzept \(einschließlich einiger Folgerungen für den Biotopschutz in Wäldern\) 16-29](#)