## Horizontal- und Vertikalstruktur des Grob- und Feinwurzelsystems von konkurrierenden Buchen und Eichen in einem Mischbestand

Heinz Coners, Dietrich Hertel und Christoph Leuschner

### **Synopsis**

Horizontal and vertical distribution of coarse and fine roots in a mixed oak-beech stand

The horizontal and vertical distribution of fine (d < 2 mm), coarse (2 < d < 5 mm) and large roots (d > 5 mm) in the soil of a mixed stand of beech (Fagus sylvatica L.) and oak (Quercus petraea (Matt.) Liebl.) of 100 to 200 years was investigated in the Lüneburger Heide area in NW Germany. In the nutrient-poor sandy soil, most of the fine roots were located in the 10 cm deep ectorganic profile. Here, beech fine roots were 4.5 times more abundant than oak fine roots in plots between each a beech and an oak stem. Finest roots (d < 1 mm) of oak were found concentrated in the superficial organic Ofhorizon but less abundant in the lower (less drought-affected) O<sub>b</sub>layer where beech dominance was more pronounced. Fine roots of oak were more abundant than those of beech at a depth of 50 to 70 cm in the mineral soil. Moreover, lower down in the profile (50 to 100 cm depth), oak coarse roots were much more abundant than beech coarse roots. Thus, a more superficial rooting pattern of the finest roots is combined with a deeper rooting of the larger diameter roots in oak. Horizontally, fine roots of the two species extend far beyond the neighbouring stem with no stem-centered distribution patterns visible.

Fagus sylvatica, Quercus petraea, fine roots, coarse roots, root system, root competition

Buche, Traubeneiche, Feinwurzeln, Grobwurzeln, Wurzelkonkurrenz, Wurzelsystem

#### Einleitung

Pflanzen konkurrieren vor allem um Licht, Wasser und Nährstoffe, also um Ressourcen, die sowohl oberhalb als auch unterhalb der Erdoberfläche zur Verfügung stehen. Überlegenheit in Ressourcenkonkurrenz ist dabei sowohl von der Größe der aufnehmenden Pflanzenoberfläche (Blattfläche, Oberfläche von Feinwurzeln und Rhizomorphen) als auch von der spezifischen Aufnahmeleistung dieser Organe abhängig.

Vor allem aufgrund methodischer Probleme ist bisher erst wenig über die Bedeutung von Wurzelkonkurrenz zwischen Bäumen bekannt, obwohl Mischbestände in Naturwäldern die Regel sind und diese auch in der Forstwirtschaft Mitteleuropas immer bedeutsamer werden. Zahlreiche Experimente mit abgetrennten Baumwurzeln haben gezeigt, daß zwischen Baum- und Krautschichtwurzeln in Wäldern intensive Konkurrenz herrschen kann (WATT & FRASER 1933, BURSCHEL & SCHMALZ 1965). Experimentelle Untersuchungen zur Wurzelkonkurrenz zwischen Altbäumen sind dagegen aufgrund des weit ausstreichenden Wurzelwerkes erheblich schwieriger durchzuführen und fehlen daher bisher weitgehend (KÖSTLER & al. 1968).

In älteren Publikationen wurde die Durchwurzelung des Bodens in Mischbeständen z.B. von Kiefer und Birke (LAITAKARI 1935, DIMBLEBY 1953, RACHTEJENKO in KÖSTLER & al. 1968), von Kiefer und Fichte (MIKOLA & al. 1966) und von Kiefer und Buche (McQUEEN 1968) untersucht und in der Mehrzahl der Fälle eine artspezifisch unterschiedliche Schichtung der Wurzeln der beteiligten Baumarten gefunden. Diese Untersuchungen unterscheiden jedoch häufig nicht zwischen Fein-, Schwach- und Grobwurzeln und lassen meist die Frage nach den Ursachen der Wurzelverteilungsmuster in Mischbeständen und damit nach der Bedeutung von interspezifischen Konkurrenzprozessen im Wurzelraum von Wäldern offen.

In der vorliegenden Untersuchung wurden aufbauend auf kronenmorphologischen und -physiologischen Messungen die Verteilungsmuster der Wurzeln in einem 100- bis 200jährigen Rotbuchen-Traubeneichen-Mischbestand in der Lüneburger Heide untersucht. Dabei wurde die Methode der Handausschachtung des Wurzelsystems gewählt, um quantitativ alle Wurzeldurchmesserklassen in ihrer dreidimensionalen Verteilung im Boden des Zwischenstammbereiches benachbarter Eichen und Buchen zu erfassen.

Ziel der Arbeit war (1) die Erhebung der Gesamtwurzelmassen der beiden Baumarten, (2) die Erfassung der Horizontalerstreckung des Wurzelwerkes und (3) die Erfassung artspezifischer Unterschiede in der Tiefenerschließung des Wurzelsystems. Diese Erhebungen sind in Verbindung mit Untersuchungen zur Wurzelproduktion und Experimenten zum Wurzelwachstum *in situ* im Mischbestand (HERTEL & LEUSCHNER, dieser Band) zu sehen, mit denen die Konkurrenzverhältnisse im Boden dieses Mischwaldes aus verschiedenen Blickwinkeln beleuchtet werden sollen.

#### Methoden

Die Untersuchungen wurden in einem Traubeneichen-Rotbuchen-Mischbestand in der Lüneburger Heide bei Unterlüß (Fläche OB5, Nordwestdeutschland, 52°45' N, 10°30' E) durchgeführt. Der Bestand liegt in 115 m Meereshöhe und weist ein subozeanisches Regionalklima mit 8.0 °C Jahresmitteltemperatur und einer jährlichen Niederschlagssumme von durchschnittlich 775 mm auf. Der 100-200 Jahre alte Mischwald wird von Buchen dominiert (90% der Stämme), eine Krautschicht fehlt fast vollständig. Der Bestand stockt auf nährstoffarmen saaleeiszeitlichen Schmelzwassersanden, die mit Geschiebedecksand überlagert sind. Als Bodenart hat sich auf dem tonund silikatarmen Ausgangsmaterial eine podsolige Braunerde mit einer ca. 10 cm mächtigen organischen Auflage (rohhumusartiger Moder) entwickelt. Der obere Mineralboden ist mit einer Basensättigung von 6.1% äußerst nährstoffarm und weist pH(KCl)-Werte von 2.6-2.8 auf.

Die horizontale und vertikale Verteilung der Grobwurzeln i.w.S. von Buche und Eiche wurde durch Handausschachtung im Sommer 1995 untersucht. Dabei wurde ein Transekt (1 m x 6 m) bis in eine Tiefe von 1.6 m über den Wurzelstock je einer bestandesrepräsentativen Buche und einer Eiche angelegt, deren oberirdische Biomasse zuvor vollständig geerntet worden war. Die Grobwurzeln (d > 2 mm) wurden vor Ort auf einem Sieb (1 x 1 m, Maschenweite 3.5 mm) vom Boden getrennt und anschließend im Labor nach Arten und Durchmesserklassen sortiert.

Zur Erhebung der Vertikalverteilung der Feinwurzeln ( $d < 2 \, \text{mm}$ ) wurden im August 1995 eigens zwei Profilwände im Abstand von 1.50 m von je einer Buche und einer Eiche angelegt, an denen mit einem Bohrstock ( $d = 33 \, \text{mm}$ ) Bodenproben genommen wurden. Die in Tiefenstufen von 10 cm genommenen Proben (jeweils drei Parallelen je Tiefenstufe und je Profil) wurden im Labor auf einem Sieb mit 0.25 mm Maschenweite gespült. Aus dem Rückstand wurden sämtliche Wurzelfragmente über 5 mm Länge herausgelesen und unter dem Stereomikroskop nach Arten sowie den Durchmesserklassen  $d < 1 \, \text{mm}$  (Feinstwurzeln) und  $d = 1 - 2 \, \text{mm}$  (Feinwurzeln i.e.S.) getrennt und in lebende und tote Fraktion unterschieden.

Die horizontale Verteilung der Feinwurzeln im intensiv durchwurzelten Oberboden (organische Auflage und  $A_h$ -Horizont) wurde in hoher Auflösung durch Probenahme in vier Versuchsfeldern von 3 x 4 m Größe im Zwischenstammbereich je einer Buche und einer Eiche untersucht. Jeweils 21 Proben wurden im Zeitraum April bis November 1995 in Abständen von vier Wochen mit einem Bohrstock (d = 33 mm) genommen, wobei die Entnahmestellen nach dem Zufallsprinzip ausgewählt wurden, jedoch im Versuchsfeld räumlich zugeordnet werden konnten (s. HERTEL & LEUSCHNER, dieser Band).

Im Labor wurden die Proben in die Horizonte  $O_f$ ,  $O_h$  und  $A_h$  (0–5 cm) aufgeteilt, auf einem Sieb (0.25 mm Maschenweite) gereinigt und danach unter dem Stereomikroskop quantitativ, also unter Berücksichtigung auch feiner lebender und toter Wurzelfragmente, nach den o.g. Kriterien aufgetrennt.

#### Ergebnisse

Die Wurzelsysteme beider Baumarten überlappen in diesem Mischbestand vollständig, so daß selbst unter einem Buchen- oder Eichenstamm noch Wurzeln der jeweils anderen Art zu finden sind (Abb. 1). Betrachtet man die Anteile von Buche und Eiche im Bodenvolumen des Stammzwischenraumes, so ist eine asymmetrische Verteilung zu erkennen: Die Schwachwurzeln (d = 2-5 mm) der untersuchten Buche dominieren das gesamte Profil (bis in 160 cm Tiefe) lediglich bis in 1 m Entfernung vom Buchenstamm. Weiterhin haben Buchen-Schwachwurzeln oberhalb von 50 cm Bodentiefe bis weit an den Eichenstamm heran einen großen Anteil an der gefundenen Gesamtwurzelmasse beider Arten zusammen. Die Eichenschwachwurzeln sind dagegen in den tieferen Bodenschichten von der Masse her dominant und dringen dabei weit unter das Schwachwurzelsystem der Buche vor.

Die horizontale Verteilung der Feinwurzeln  $(d < 2\,\mathrm{mm})$  läßt in diesem Mischbestand in der organischen Auflage kein stammzentriertes Verteilungsmuster erkennen. Im Gegenteil ist gerade in der Nähe von Eichenstämmen eine Dominanz der Buchenfeinwurzeln deutlich sichtbar (Abb. 2). Diese hängt offenbar ursächlich mit der größeren Mächtigkeit der organischen Auflage in der Nähe der Eichenstämme zusammen (s. BÜTTNER & LEUSCHNER 1994, HERTEL & LEUSCHNER, dieser Band).

In vertikaler Richtung ist im Bodenprofil eine deutliche räumliche Trennung der Feinwurzeln (d < 2 mm) und der Schwach-/Grobwurzeln (2 < d < 20 mm) beider Arten zu erkennen (Abb. 4): Die Feinwurzeln beider Arten sind stark auf die organische Auflage konzentriert (s. auch Abb. 2). Insbesondere lebende Feinwurzeln sind im Mineralboden kaum zu

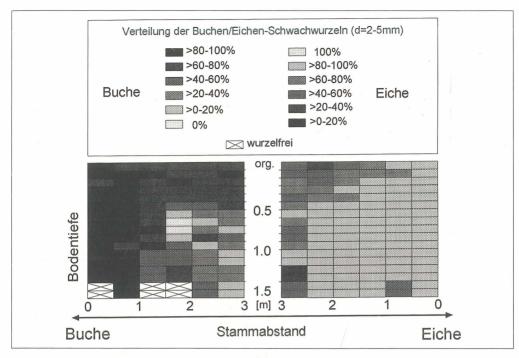


Abb. 1

Vertikale Verteilung der Buchen- und Eichenschwachwurzeln (d = 2–5 mm) in Profiltransekten (Länge: 3 m, Tiefe: 1.60 m) vom Stamm je einer bestandesrepräsentativen Buche und Eiche ausgehend (Fläche OB5 in der Lüneburger Heide im Sommer 1995; Werte in Prozent der Gesamtbiomasse der Schwachwurzeln beider Arten).

Fig. 1
Proportion of beech or oak roots in total coarse root biomass along transects of 1.6 m depth and 3 m length in the vicinity of a beech (left) or an oak stem (right) at site OB5 in the Lüneburger Heide area in summer 1995 (given in percent of the total biomass of coarse roots).

finden; in allen Horizonten dominieren tote gegenüber lebenden Feinwurzeln. Die Buche besitzt in fast allen Horizonten eine deutlich höhere Feinwurzeldichte als die Eiche. Allein die tieferen Mineralbodenschichten unter der Eiche werden von Eichenfeinwurzeln dominiert. Diese reichen auch deutlich tiefer als diejenigen der Buche.

Während sich bei den Schwachwurzeln eine Orientierung der Eiche in tiefere Bodenschichten zeigt, ist bei den Feinstwurzeln (d < 1 mm) die Tendenz gegenläufig: Fast zwei Drittel der lebenden Eichenfeinstwurzeln wurden in der  $O_f$ Schicht, also dem obersten durchwurzelten Bodenhorizont, gefunden (Abb. 3).

#### Diskussion

Beide in Mitteleuropa verbreiteten Eichenarten werden von den meisten Autoren im Vergleich zu anderen Baumarten als tiefwurzelnd charakterisiert (z.B. KÖSTLER & al. 1968). Den tiefreichenden pleistozänen Sand der Untersuchungsfläche in der Lüneburger

Heide erschließt die Traubeneiche mit ihrem Grobwurzelsystem deutlich tiefer als die Buche. Andererseits findet sich der Großteil der Eichenfeinstwurzeln in der Of-Schicht der organischen Auflage; die Traubeneiche erweist sich in dieser Hinsicht mithin als Flachwurzler gegenüber der Buche, deren Feinwurzeln zumindest im Oberboden weniger oberflächennah streichen. Aus diesem scheinbar widersprüchlichen Befund wird deutlich, daß die verschiedenen Wurzelstärken-Klassen eines Baumes, die ja vermutlich unterschiedliche Funktionen besitzen, gegensätzliche Tiefenverteilungsmuster aufweisen können. Viele Angaben älterer Publikationen zum Wurzelwerk von Waldbäumen (z.B. RÖHRIG 1966, KÖSTLER & al. 1968) beziehen sich vorwiegend auf das Grobund Schwachwurzelsystem. Auch zu Erntezwecken aus dem Boden herausgerissene Wurzelstöcke von Bäumen betreffen überwiegend stärkere Wurzeldurchmesser und nicht die Feinwurzeln. Über die Tiefenverteilung des Fein- und Feinstwurzelsystems von Baumarten besteht auch heute noch erhebliche Ungewißheit.

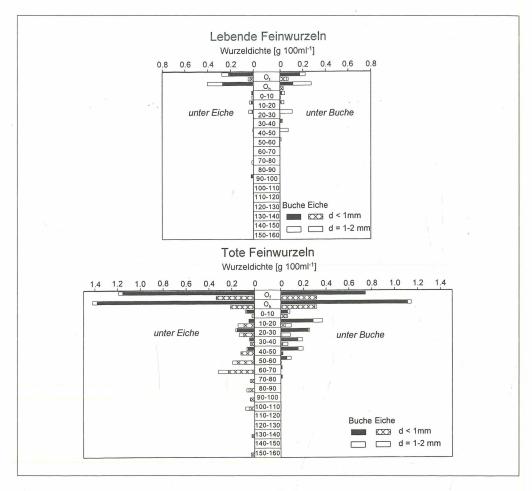


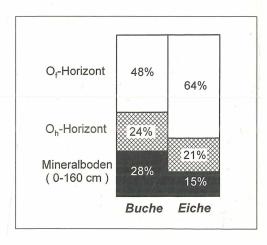
Abb. 2
Vertikale Verteilung der Buchen- und Eichenfeinwurzeln
(d < 2 mm) in zwei Tiefenprofilen im Abstand von 1.50 m von
je einer bestandesrepräsentativen Buche und Eiche der
Fläche OB5 in der Lüneburger Heide im August 1995.

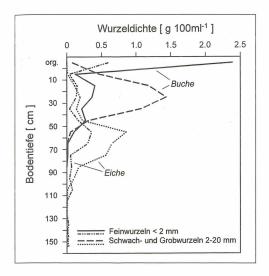
Fig. 2

Density of beech and oak fine roots (d < 2 mm) in soil profiles 1.50 m apart from either a beech or an oak stem at site OB5 in the Lüneburger Heide area (August 1995).

Abb. 3
Vertikale Verteilung der lebenden Feinstwurzel-Biomasse von Buche und Eiche auf die untersuchten Bodenhorizonte des Mischbestandes OB5 in der Lüneburger Heide im Sommer 1995 (angegeben in Prozent der Gesamttrockenmasse der lebenden Feinstwurzeln).

Fig. 3 Relative contribution of two organic horizons ( $\mathbf{O_f}$  and  $\mathbf{O_h}$ ) and the mineral soil to the profile totals of finest root biomass of beech and oak in the mixed stand OB5 in the Lüneburger Heide area in summer 1995 (given in percent of the total dry mass of living finest roots).





Da Ausgrabungen von Grobwurzelsystemen immer sehr zeit- und damit kostenintensiv sind, beruhen ebenfalls viele Literaturangaben zur horizontalen Ausdehnung von Wurzelsystemen auf Beobachtungen an leicht zugänglichen Objekten, wie z.B. den Wurzelballen windgeworfener Bäume. So weist EICHHORN (1992) darauf hin, daß bei einer 130jährigen Buche auf Basalt der Großteil der Wurzeln über 2 mm Durchmesser auf den Wurzelteller (bis 2.5 m Stammabstand) beschränkt blieb. Unsere Befunde an Bodengruben zeigen dagegen, daß die Grobwurzelsysteme der Buchen und Eichen im untersuchten Altbestand in der Lüneburger Heide vollständig überlappen: Selbst in einem Stammabstand von 6 m wurden in Nähe eines Nachbarbaumes mancherorts noch 10% Wurzelmassenanteil der betreffenden Baumart festgestellt. Gegenseitiger Ausschluß der Wurzelsysteme, wie ihn MOU & al. 1995 fanden, ist in diesem Altbestand zumindest für die Feinwurzeln nicht gegeben.

Die große horizontale Ausdehnung des Feinwurzelsystems kann als Indiz für Nährstoffmangel (und Wassermangel?) an diesem Standort gewertet werden. Weil im silikatarmen Mineralboden nur geringe Nährstoffmengen an den Austauschern gebunden vorliegen (RODE & al. 1993) und zudem die Nachlieferung durch Silikatverwitterung gering sein dürfte, werden sowohl Stickstoff und Phosphor als auch Ca, K und Mg überwiegend durch Streumineralisierung aus den Auflagehorizonten freigesetzt. Sehr hohe Fein- und Feinstwurzelkonzentrationen sind hier sicherlich vor allem durch Nährstoffattraktion bedingt und könnten bei Dichten > 200 mg Biomasse pro 100 ml Bodenvolumen intensive Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser bedeuten. HERTEL & LEUSCHNER (dieser Band) fanden sowohl direkte als auch indirekte Hinweise auf interspezifische Wurzel-

Abb. 4

Vergleich der Vertikalverteilung der Fein- (d < 2 mm) und

Grobwurzelmasse (d = 2–20 mm) von Buche und Eiche im

Mischbestand OB5 in der Lüneburger Heide im Sommer 1995
(angegeben ist jeweils die Gesamttrockenmasse toter und
lebender Wurzeln).

Fig. 4

Density of fine (d < 2 mm) and coarse roots (d = 2-20 mm) of beech and oak in soil profiles under the mixed stand OB5 in the Lüneburger Heide area in summer 1995 (given is the sum of living and dead root dry mass).

konkurrenz zwischen Eichen und Buchen in diesem Bestand. Neben der offenbar bedeutungsvollen zwischenartlichen Konkurrenz können jedoch auch unterschiedliche physiologische Ansprüche der Feinwurzeln beider Baumarten an Faktoren wie Wasserverfügbarkeit oder Temperatur für die unterschiedliche vertikale Schichtung der Feinwurzeln verantwortlich sein (LEUSCHNER & al. 1997). Auch für die starke räumliche Trennung der Schwachwurzeln beider Arten im Vertikalprofil erscheinen artspezifische physiologische Ansprüche etwa an Temperatur, Sauerstoffgehalt und Dichte des Mineralbodens als plausible Erklärungsmöglichkeiten.

Wurzelverteilungsmuster im Boden von Mischbeständen können zwar wichtige Hinweise auf das Wirken von Konkurrenz geben, tiefergehendes Verständnis ist jedoch eher von Wachstums-Experimenten in situ (s. HERTEL & LEUSCHNER, dieser Band) und direkten Messungen zur Leistungsfähigkeit von Wurzeln verschiedener Baumarten bei der Wasser- und Nährstoffaufnahme zu erwarten.

#### Danksagung

Herzlich danken wir Mechthild Stange, die mit ihrer tatkräftigen Hilfe einen wichtigen Beitrag zur Erhebung der Daten leistete. Dem Bundesminister für Bildung, Wissenschaft, Forschung und Technologie (BMBF) danken wir für die Unterstützung im Rahmen des Vorhabens A7-k, Forschungszentrum Waldökosysteme der Universität Göttingen (Vorhaben: »Veränderungsdynamik von Waldökosystemen«).

#### Literatur

- BÜTTNER, V. & LEUSCHNER, CH., 1994: Spatial and temporal patterns of fine root abundance in a mixed oak-beech forest. Forest Ecology and Management 70: 11-21.
- BURSCHEL, P. & SCHMALZ, J., 1965: Untersuchungen über die Bedeutung von Unkräutern und Wurzelkonkurrenz für junge Buchen. Forstwiss. Cbl. 84: 201–264.
- EICHHORN, J., 1992: Wurzeluntersuchungen an sturmgeworfenen Bäumen in Hessen. Forst und Holz 18: 555–559.
- DIMBLEBY, G.W., 1953: Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of northeast Yorkshire. Forestry 26: 41–52.
- HERTEL, D. & LEUSCHNER, CH., (dieser Band): Die Rhizosphäre in einem Eichen-Buchenmischwald: Feinwurzelproduktion und die Bedeutung von Wurzelkonkurrenz. – Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 28.
- KÖSTLER, J.N., BRÜCKNER, E. & BIBELRIETHER, H., 1968: Die Wurzeln der Waldbäume. – Verlag P. Parey, Hamburg und Berlin.
- LAITAKARI, E., 1935: The root system of birch (*Betula verrucosa* and *odorata*). Acta For. Fenn. 41: 1–126.
- LEUSCHNER, CH., BACKES, K., HERTEL, D., SCHMITT, U., SCHIPKA, F. & TERBORG, O., 1997: Wasserstreß-Antwort auf Blatt-, Wurzelund Stammebene von Rotbuchen und Traubeneichen in einem Altholz-Mischbestand in NW-Deutschland. EcoSys Suppl.-Bd. 20: 11–27.
- McQUEEN, D.R., 1968: The quantitative distribution of absorbing roots of *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica* in a forest succession. Oecol. Plant. 3: 83–89.
- MIKOLA, P., HAHL, S. & TORNIAINEN, E., 1966: Vertical distribution of mycorrhizae in pine forests with spruce undergrowth. Ann. Bot. Fenn. 3: 406–409.
- MOU, P., JONES, R. H. MITCHELL, R. J. & ZUTTER, B., 1995: Spatial distribution of roots in Sweetgum and Loblolly Pine monocultures and relations with above-ground biomass and soil nutrients. Functional Ecology 9: 689–699.
- RODE, M.W., LEUSCHNER, CH., CLAUß, C., DANNER, E., GERDELMANN, V., MARGRAF, S. & RUNGE, M., 1993: Changes in nutrient availability and nutrient turnover during heathland-forest succession in NW Germany. Scripta Geobot. 21: 85–96.
- RÖHRIG, E., 1966: Die Wurzelentwicklung der Waldbäume in Abhängigkeit von den ökologischen Verhältnissen. – 1. Teil. – Forstarchiv 37, 217–229.
- WATT, A.J. & FRASER, G.K., 1933: Tree roots and the field layer. J. Ecol. 21: 404–414.

#### Adressen

Heinz Coners
Dietrich Hertel
Prof. Dr. Christoph Leuschner
Pflanzenökologie und Ökosystemforschung
Fachbereich 19
Universität Kassel
Heinrich-Plett-Str. 40
D-34132 Kassel

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1997

Band/Volume: 28 1997

Autor(en)/Author(s): Hertel Dietrich, Leuschner Christoph, Coners

Heinz

Artikel/Article: Horizontal- und Vertikalstruktur des Grob- und Feinwurzelsystems von konkurrierenden Buchen und Eichen in einem

Mischbestand 435-440