

Die Rhizosphäre in einem Eichen-Buchenmischwald: Feinwurzelproduktion und die Bedeutung von Wurzelkonkurrenz

Dietrich Hertel und Christoph Leuschner

Synopsis

The rhizosphere in a mixed oak-beech stand: fine root productivity and the role of root competition

In a 100–200-years-old *Fagus sylvatica*-*Quercus petraea* mixed stand on poor sandy soil in NW Germany fine root abundance and density (mass per soil volume) were investigated for the two coexisting tree species in 1995–1997. Fine root productivity as determined with the sequential coring technique was in 1995 2.5 times higher for beech than for oak in the mixed stand. Beech finest roots ($d < 1$ mm) showed an increased mortality during summer drought and a compensatory increase in finest root production resulting in a stable standing crop of live finest roots over the summer. Oak finest roots, in contrast, were more or less unaffected by this summer drought. Greater root densities and higher productivities were judged as indicators of competitive superiority of beech in the rhizosphere. Growth experiments with beech and oak fine roots placed in chambers that were exposed in the forest *in situ* showed a higher growth rate of beech roots with oak presence (i.e. interspecific interaction) than with beech presence (i.e. intraspecific interaction) in the chambers. Thus, interaction between beech and oak fine roots seems to be markedly asymmetric in favour of beech.

Fagus sylvatica, Quercus petraea, sandy soil, fine roots, root biomass, root production, competition

Buche, Traubeneiche, Feinwurzelproduktion, Wurzelkonkurrenz, Mischbestand

1 Einleitung

Mischbestände erlangen in der mitteleuropäischen Forstwirtschaft eine zunehmende Bedeutung. Im nordwestdeutschen pleistozänen Tiefland sind Mischbestände aus Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) und Traubeneichen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) verbreitet. Diese Mischbestände lassen an den meisten Standorten eine Konkurrenzüberlegenheit der Buche erkennen, die an einer dominierenden Kronenausdehnung und dem fortschreitenden Absterben der unteren Eichenkronen sichtbar wird.

Im Rahmen eines umfassenden Forschungsvorhabens über Walddynamik in der Lüneburger Heide (LEUSCHNER 1994, LEUSCHNER & al. 1997) werden Mechanismen der interspezifischen Konkurrenz zwischen der Buche und der Traubeneiche mit öko-physiologischen und ökosystemaren Methoden untersucht. Ein Schwerpunkt der Forschungsarbeiten liegt dabei auf Untersuchungen zur Struktur und Funktion des Wurzelsystems von Altbäumen der beiden Arten im Mischbestand. Wurzeluntersuchungen in Mischwäldern wurden bisher vergleichsweise selten durchgeführt (z.B. LAITAKARI 1935, DIMBLEBY 1953 McQUEEN 1968) und beschränken sich vielfach auf stärkere Durchmesserklassen, weil die Artbestimmung von Feinwurzeln oft schwierig und mühsam ist. Konkurrenzvorgänge dürften aber vor allem zwischen den aufnahmeaktiven Feinwurzeln und Mykorrhizen stattfinden, über deren Interaktionen bisher in Altbeständen fast nichts bekannt ist. Diese Untersuchung in einem 100- bis 200jährigen Traubeneichen-Buchenmischwald auf armen Sandböden der Lüneburger Heide zielt auf die Beantwortung folgender Fragen: (1) Besitzen Buchen und Eichen unterschiedliche Wurzelmassen und Verteilungsmuster bei Vorkommen entweder im Rein- oder im Mischbestand? (2) Lassen sich aus der Wurzelverteilung im Mischbestand Hinweise auf interspezifische Konkurrenzprozesse ableiten? (3) Sind Wurzel-Wachstumsexperimente geeignet, die Intensität von Konkurrenz im Wurzelbereich von Waldbeständen aufzuzeigen?

2 Methoden

Untersuchungsfläche

Die Untersuchungen wurden in den Jahren 1995 bis 1997 in einem Mischbestand (Fläche OB5) aus Rotbuche und Traubeneiche in der südlichen Lüneburger Heide westlich von Unterlüß (52°45' N, 10°30' E) durchgeführt. Der Bestand liegt in 115 m Meereshöhe auf grundwasserfernen saaleeiszeitlichen Schmelzwassersanden, die von Geschiebedecksand überlagert sind. Auf dem ton- und silikatarmen Ausgangsmaterial hat sich eine podsolige Braunerde mit einer ca. 10 cm mächtigen organischen Auflage (rohhumusartiger Moder) gebildet. Der obere Mineralboden ist äußerst nährstoffarm (Basensättigung: 6.1%) und sehr sauer

(pH(KCl): 2.6–2.8). Der Bestand wird zu 90% von etwa 100jährigen Buchen und zu 10% von etwa 200jährigen Eichen gebildet; eine Krautschicht fehlt fast vollständig. Das Regionalklima ist mit einer mittleren Jahrestemperatur von 8.0 °C und 775 mm Jahresniederschlag als subozeanisch einzustufen.

Bestimmung der Feinwurzelmasse und -produktion

Die Probenahme erfolgte mit einem Bohrstock (33 mm Durchmesser) im Oberboden, der an diesem Standort den überwiegenden Teil der Feinwurzeln enthält (CONERS & al., dieser Band). Im Zeitraum April bis November 1995 wurden vierwöchentlich 20 zufallsverteilte Proben auf vier jeweils 12 m² großen Versuchsfeldern (Plots) im Zwischenstammbereich von Buchen und Eichen entnommen, um nach der sequential coring-Methode die Produktion an Feinwurzeln abzuschätzen (PERSSON 1980, VAN PRAAG & al. 1988). Im März 1997 wurden jeweils 21 Bohrstockproben im Zwischenstammbereich (Buchen-Eichen-Mischplots) und in Teilbereichen mit reiner Buchen- und Eichenbestockung (Buchen- bzw. Eichenplots) entnommen, um Unterschiede in der Feinwurzelverteilung von Rein- und Mischbestand zu erkennen. Die reinen Buchen- und Eichenplots grenzten unmittelbar an den Baumstamm einer Buche bzw. Eiche, die Buchen-Eichen-Mischplots lagen unmittelbar zwischen Baumstämmen der beiden Arten. Alle Plots befanden sich in weiterer Umgebung zu vier anderen Buchen bzw. Eichen in einer Entfernung von mindestens 6 m. Die Bohrstockproben wurden jeweils in die Horizonte O_F, O_h und A_h (0–5 cm Tiefe) getrennt und nach Baumarten, Durchmesserklassen (1–2 mm und <1 mm) sowie nach lebender (Biomasse) und toter Wurzelmasse (Nekromasse) unter dem Stereomikroskop quantitativ sortiert, wobei auch feinste Bestandteile der Nekromasse berücksichtigt wurden (BÜTTNER & LEUSCHNER 1994, HERTEL, in Vorber.). An den lebenden Feinwurzeln wurde die Häufigkeit von Wurzelspitzen (Anzahl pro Feinwurzel-Trockenmasse) sowie deren Mykorrhizierungsgrad bestimmt. Die Produktion an Feinwurzeln wurde in der Vegetationsperiode 1995 im Mischbestand nach zwei Verfahren berechnet: (a) als saisonale Produktionswerte durch Addition positiver Differenzen in der Feinwurzel-Gesamtmasse (Bio- und Nekromasse) zwischen jeweils zwei aufeinanderfolgenden Probenahmeterminen, (b) nach der »Minimum-Maximum-Methode«, bei der die Differenzen zwischen Jahreshöchst- und Jahrestiefstwert der Feinwurzel-Gesamtmasse als »minimale Jahresproduktion« gewertet wird (McCLAUGHERTY & al. 1982). Diese Berechnungen wurden für Buchen- und Eichenfeinwurzeln getrennt durchgeführt. Die saisonalen Teilproduktionen werden hier jedoch nur für den O_F-Horizont, den Bodenhorizont mit der höchsten Feinwurzel-dichte (d < 1 mm), präsentiert.

In situ-Experimente zur interspezifischen Wurzelkonkurrenz

1996 wurden insgesamt 120 Kammern von 183 cm³ Volumen in der organischen Auflage des Mischbestandes ausgebracht und mit Material der Auflage gefüllt. Von je einer Buchen- und einer Eichenfeinwurzel wurden freipräparierte Wurzelnenden durch gegenüberliegende Öffnungen in diese Kammern eingesetzt (= Misch-Kammern). Nach 180 Tagen Expositionszeit wurden 40 der Kammern geerntet und der Zuwachs der Wurzeln bestimmt. Kontrollversuche wurden durch Einsetzen von jeweils zwei Buchen- oder Eichenwurzeln (nur intraspezifische Konkurrenz) durchgeführt (= 1-Art-Kammern). Wachstumsunterschiede zwischen 1-Art-Kammern und Misch-Kammern wurden als Hinweis auf interspezifische Wurzelkonkurrenz gewertet.

3 Ergebnisse

Horizontale Verteilung der Feinstwurzeln

Im Oberboden der Buchen-Eichen-Mischplots stellen Buchenwurzeln den bei weitem größten Anteil der Feinstwurzelmasse (d < 1 mm) dar. Dabei ist kein stammzentriertes Verteilungsmuster zu erkennen, sondern in der Nähe der Eichenstämme sind besonders hohe Anteile von Buchenfeinstwurzeln zu finden (Abb. 1). Dies steht offenbar in Zusammenhang mit der räumlich heterogenen Mächtigkeit der organischen Auflage im Mischbestand: Diese nimmt im Zwischenstammbereich um etwa 0.5 cm m⁻¹ Entfernung in Richtung auf Eichenstämme zu (BÜTTNER & LEUSCHNER 1994). Während für die Feinstwurzelbiomasse der Eichen keine gerichtete Veränderung in horizontaler Richtung nachgewiesen werden konnte, steigt die Feinstwurzelbiomasse der Buche also parallel zur Zunahme der Mächtigkeit der organischen Auflage signifikant an (p < 0.01).

Feinstwurzelbiomasse in Rein- und Mischbestandsplots

Um festzustellen, ob Traubeneichen auch ohne interspezifische Konkurrenz weniger Feinstwurzelmasse im Vergleich zu Buchen bilden, wurden im März 1997 die Feinstwurzelmassen von reinen Buchen- und Eichenplots und von Eichen-Buchen-Mischplots verglichen (Abb. 2). Hier ist im reinen Eichenplot eine deutlich größere Eichen-Feinstwurzelbiomasse als in den Eichen-Buchen-Mischplots zu erkennen. Daraus resultiert, daß im Rein- und Mischbestand die Gesamt-Feinstwurzelbiomasse (also beider Arten zusammen) zumindest im beprobten Oberboden (Auflage und A_h-Horizont) annähernd gleich groß ist.

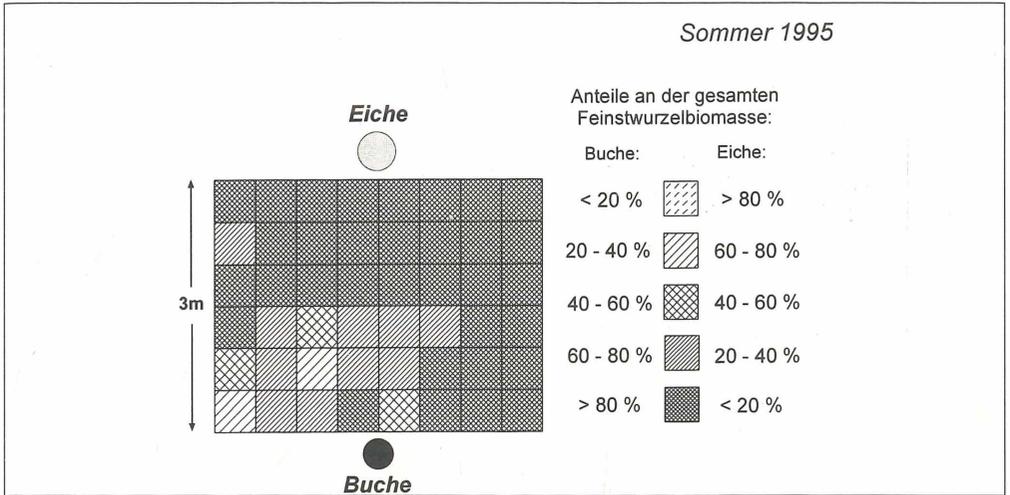


Abb. 1
Horizontale Verteilung der Feinstwurzelbiomasse ($d < 1 \text{ mm}$) in Plots im Zwischenstammbereich von Buche und Eiche (organische Auflage und 0–5 cm Mineralboden) im Sommer 1995 (Mittel über drei Probenahmetermine und vier Plots).

Fig. 1
Horizontal distribution of finest root biomass ($d < 1 \text{ mm}$) in plots located between each an oak and a beech trunk (ectorganic profile and upper 5 cm of mineral soil) during summer 1995 (means of three sampling dates and four plots each per occasion).

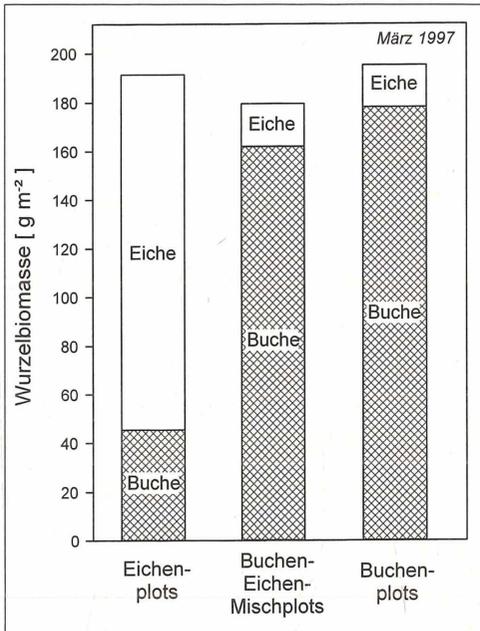


Abb. 2
Feinstwurzel-Biomasse ($d < 1 \text{ mm}$) von Buche und Eiche in Rein- und Mischbestandsplots des Mischbestandes OB5 in der Lüneburger Heide im März 1997 (organische Auflage und 0–5 cm Mineralboden); 21 Parallelproben je Plot. Die reinen Buchen- und Eichenplots grenzten unmittelbar an den Baumstamm einer Buche bzw. Eiche, die Buchen-Eichen-Mischplots lagen unmittelbar zwischen Baumstämmen der beiden Arten. Alle Plots befanden sich in weiterer Umgebung zu vier anderen Buchen bzw. Eichen in einer Entfernung von mindestens 6 m.

Abb. 2
Finest root biomass ($d < 1 \text{ mm}$) of beech and oak in single-species plots and mixed plots of the mixed stand OB5 in the Lüneburger Heide area in March 1997 (ectorganic profile and upper 5 cm of mineral soil); 21 samples each per plot. Single-species plots were located next to a single beech or oak stem, mixed plots were located next to both a beech and an oak stem. The distance of a plot to another four stems of beech or oak in the vicinity was more than 6 m.

Wurzelspitzenhäufigkeit und Mykorrhizierunggrad
Beide Baumarten zeigen im Oberboden mit zunehmender Bodentiefe eine Abnahme der Wurzelspitzenhäufigkeit und des Mykorrhizierunggrades (Tab. 1). Die Feinstwurzeln beider Baumarten verhalten sich in dieser Hinsicht sehr ähnlich.

Feinwurzelproduktion

Im Verlauf der Vegetationsperiode 1995 traten deutliche Veränderungen in der Bio- und Nekromasse der Feinstwurzeln in der organischen Auflage auf; besonders stark waren die saisonalen Schwankungen der Feinstwurzelfraktion ($d < 1 \text{ mm}$) in der O_f -Schicht

Tab. 1

Häufigkeit von Wurzelspitzen und Mykorrhizierungsgrad der Wurzelspitzen von Buche und Eiche in den drei untersuchten Horizonten im Mischbestand OB5 in der Lüneburger Heide 1996; angegeben sind jeweils Jahresmittelwert und Standardabweichung sowie die Ergebnisse des statistischen Tests nach Scheffé auf signifikante Mittelwertsunterschiede zwischen Buche und Eiche ($p < 0.05$).

	Wurzelspitzenhäufigkeit (Anzahl pro mg Feinstwurzeltrockenmasse):					Mykorrhizierungsgrad der Wurzelspitzen (%)				
	Buche	n	Eiche	n	Signifikanz	Buche	n	Eiche	n	Signifikanz
O_F -Horizont	7.6 (± 3.9)	22	7.2 (± 2.2)	18	n. s.	81.0 (± 13.4)	18	81.9 (± 7.3)	18	n. s.
O_H -Horizont	6.3 (± 4.1)	23	5.6 (± 3.6)	7	n. s.	80.3 (± 10.6)	21	85.5 (± 13.9)	7	n. s.
A_H -Horizont	5.6 (± 4.5)	22	4.9 (± 4.4)	11	n. s.	74.4 (± 10.5)	21	75.6 (± 19.4)	10	n. s.

Table 1

Frequency of root tips and infection rate with mycorrhizae of beech and oak finest roots in the three horizons investigated in the mixed stand OB5 in the Lüneburger Heide area in 1996; given are annual means and standard deviations; means were tested for significant differences between beech and oak by Scheffé's test ($p < 0.05$).

(Abb. 3, oben). Während die Feinstwurzels-Biomasse von Buche und Eiche und auch die Nekromasse der Eiche in der O_F -Schicht nur geringe saisonale Schwankungen zeigte, ist eine starke Zunahme der toten Fraktion der Buchenfeinstwurzeln im Jahresverlauf zu erkennen. Diese verläuft gegensinnig zum

Jahresgang des Wassergehaltes in der organischen Auflage und ist besonders ausgeprägt während einer länger andauernden Trockenperiode im Juli und August. Die starke Zunahme der Nekromasse wird durch eine erhöhte Mortalität der Buchenfeinstwurzeln in dieser Zeit erklärt (HERTEL, in Vorber.); durch gesteigerte Feinstwurzels-Neubildung konnte die Absterberate kompensiert und eine konstante Biomasse an Buchen-Feinstwurzeln gewährleistet werden (Abb. 3, unten).

Auch in der »minimalen Jahresproduktion« kommt die deutlich höhere Produktionsleistung der Buchen-Feinstwurzeln ($d < 2$ mm) gegenüber jener der Eiche zum Ausdruck: Über 65% der berechneten Gesamtproduktion von 1115.8 g m^{-2} an Feinstwurzeln entfallen in den drei untersuchten Bodenhorizonten auf die Buche (Tab. 2); dies gilt auch dann, wenn nur signifikante Produktionswerte berücksichtigt werden.

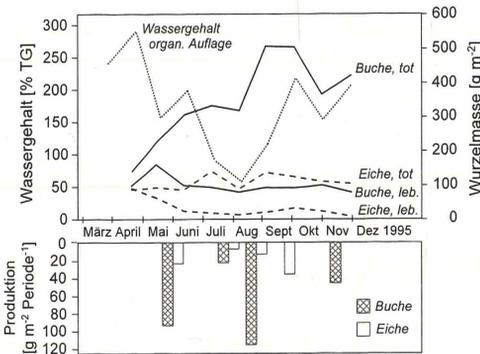


Abb. 3

(oben) Veränderungen der Biomasse (= leb.) und Nekromasse (= tot) der Feinstwurzeln ($d < 1$ mm) von Buche und Eiche in der O_F -Schicht der organischen Auflage sowie des Wassergehaltes der organischen Auflage im Sommer 1995 im Mischbestand OB5. (unten) Berechnete Produktion an Feinstwurzeln der beiden Arten in der O_F -Schicht in den entsprechenden Meßintervallen.

Abb. 3

(upper panel) Seasonal course of biomass (= leb.) and necromass (= tot) of beech and oak finest roots ($d < 1$ mm) within the O_F -layer of the ectorganic profile, and of forest floor moisture content during summer 1995 (mixed stand OB5). (lower panel) Calculated growth rate of finest roots of the two species within the O_F -layer of the ectorganic profile for the sampled intervals.

Wachstumsexperiment *in situ*

Das im Sommer 1996 durchgeführte Wurzelwachstums-Experiment mit *in situ*-Wurzelkammern ließ deutliche Unterschiede in der Zuwachsrate der Feinstwurzeln zwischen 1-Art-Kammern und Misch-Kammern (interspezifische Konkurrenz möglich) erkennen (Abb. 4). Während sich der Zuwachs der eingebrachten Buchen- und Eichenfeinstwurzeln in den 1-Art-Kammern (also bei intraspezifischer Konkurrenzsituation) kaum unterschied, ist in den Misch-Kammern ein deutlich gesteigertes Wachstum der Buchenwurzeln bei gleichzeitigem Wachstumsrückgang der Eichenfeinstwurzeln zu erkennen. Dieses Ergebnis läßt annehmen, daß Buchenfeinstwurzeln einer starken intraspezifischen Konkurrenz ausgesetzt sind, die in den Misch-Kammern fehlt. Interspezifische Wechselwirkungen zwischen Buchen- und Eichen-Feinstwurzeln scheinen demgegenüber deutlich asymmetrisch zugunsten der Buche zu wirken und fördern offenbar deren Feinstwurzelswachstum auf Kosten der Eiche.

Tab. 2

»Minimale Jahresproduktion« an Feinwurzelbiomasse in Plots im Zwischenstambereich von Buche und Eiche in der Vegetationsperiode 1995 (April bis November), berechnet nach der Minimum-Maximum-Methode (in g Trockenmasse pro m²); * = signifikante Minimum-Maximum-Differenzen, getestet mit U-Test nach Mann & Whitney ($p < 0.05$); die Profilsomme schließt auch nicht-signifikante Werte ein.

Table 2

»Minimum annual production« of fine root biomass in plots located between each an oak and a beech trunk during the vegetation period 1995 (April–November) calculated with the minimum-maximum method (g dry mass per m² ground surface area); * = significant minimum-maximum differences, tested by Mann & Whitney's U-test ($p < 0.05$); profile totals include also non-significant differences.

	Buche	Signi- fikanz	Eiche	Signi- fikanz
O_f -Horizont	413.1	*	74.0	n. s.
O_h -Horizont	235.6	n. s.	153.0	*
A_h -Horizont	168.0	n. s.	72.1	*
Profilsomme	816.7		299.1	

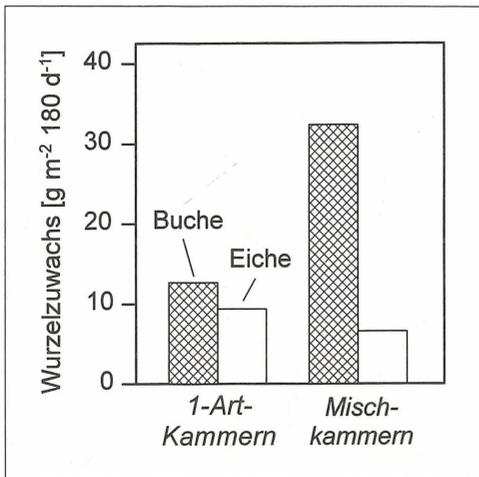


Abb. 4

Wurzelzuwachs von Buchen- und Eichenfeinwurzeln in Wurzelkammern während eines 180 Tage dauernden *in situ*-Experimentes im Sommer 1996 im Mischbestand OB5 in der Lüneburger Heide.

Abb. 4

Growth of beech and oak fine roots during 180-day-long exposure in *in situ*-growth chambers in the mixed stand OB5 in the Lüneburger Heide area in summer 1996 (left columns: single-species-chambers, right columns: two-species-chambers).

4 Diskussion

Bisher liegen erst wenige Messungen zur Wurzelproduktion in Waldbeständen vor (z.B. PERSSON 1980, GRIER & al. 1981, McCLAUGHERTY & al. 1982, VAN PRAAG & al. 1988), die jedoch ausschließlich in Reinbeständen durchgeführt wurden. Unsere Untersuchung liefert unseres Wissens zum ersten Mal Zahlen zur Wurzelproduktion in einem Mischbestand. Die Ergebnisse ($> 1100 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) bestätigen frühere Resultate über eine Wurzelproduktion, die der oberirdischen Produktion von Wäldern entspricht oder diese gar übertrifft (KEYES & GRIER 1981). Darüberhinaus wird aber auch deutlich, daß konkurrierende Baumarten in Mischbeständen offenbar deutliche Unterschiede in der Masse und Produktivität ihrer Feinwurzeln aufweisen können: Obwohl nach ihren Stammzahlen und Kronenprojektionsflächen Buchen und Eichen in den Mischplots dieser Untersuchung in ähnlichem Maße vertreten waren, wurden für die Buche 4.5mal höhere Feinwurzelmassen und eine rund 2.5mal höhere Feinwurzelproduktion bestimmt als für die Eiche. Dies ist bemerkenswert, weil die Blattflächenindizes der beiden Baumarten auf diesen Plots ähnlich waren (SCHMITT, unveröff.).

Nicht nur die Feinwurzelmassen und die Produktivitätszahlen, sondern auch die horizontale Verteilung der Feinwurzeln im Boden können als Indizien für eine überlegene Erschließung des gemeinsamen Bodenvolumens durch die Buche gedeutet werden: Größere Mächtigkeiten der organischen Auflage in der Nähe von Eichenstämmen werden vor allem von Buchenfeinwurzeln erschlossen und nicht von Eichenwurzeln.

Buchen- und Eichenwurzeln ähneln sich zwar in der Häufigkeit von Wurzelspitzen und ihrem Mykorrhizierungsgrad, unterscheiden sich aber wahrscheinlich in ihrer Empfindlichkeit auf Trockenstress: Die sequential coring-Ergebnisse des Sommers 1995 lassen erkennen, daß starke Bodentrockenheit die Mortalität der Buchen-Feinwurzeln deutlich steigert, nicht jedoch die der Eichen-Feinwurzeln. Dies wird durch den Befund bestätigt, daß Eichen-Feinwurzeln in der organischen Auflage oberflächennäher wurzeln als Buchen-Feinwurzeln (CONERS & al., dieser Band), ohne eine erhöhte Mortalität zu erleiden. Offenbar ist die Buche jedoch in der Lage, diese Biomassenverluste durch eine kompensatorische Steigerung der Wurzelproduktion weitgehend auszugleichen; ihr Feinwurzelsystem muß daher relativ anpassungsfähig im Hinblick auf räumliche und zeitliche Heterogenitäten des Standortes sein und damit als plastisch gelten.

In Übereinstimmung mit GOLDBERG (1996) sehen wir Wurzelkonkurrenz als Interaktion, die zur Reduktion des Wurzelwachstums in Gegenwart von Wurzeln der gleichen Art (intraspezifisch) oder in

Gegenwart von Wurzeln einer anderen Art (interspezifisch) führt. Eindeutige Hinweise auf das Wirken solcher interspezifischer Konkurrenz im Wurzelraum des untersuchten Mischbestandes konnten aus *in situ*-Wachstumsexperimenten mit neu entwickelten Wurzelkammern gewonnen werden: Der größere Zuwachs von Buchen-Feinwurzeln in Misch-Kammern gegenüber 1-Art-Kammern mit vermuteter ausschließlicher intraspezifischer Konkurrenz läßt zwar den Mechanismus der Wechselwirkungen zwischen Buchen- und Eichen-Feinwurzeln (asymmetrische Ressourcenkonkurrenz, chemische Interaktionen, indirekte Konkurrenz über Fauna-Interaktionen u.a.) offen, das Resultat stützt aber die vorliegenden Befunde, daß Eichen in Reinbestandsplots ähnlich hohe Feinwurzeldichten erreichen können wie Buchen, jedoch in Konkurrenz zur Buche weit geringere Wurzeldichten aufweisen. Wir schließen aus diesen Ergebnissen, daß im Falle der Buche interspezifische Konkurrenz mit Eichenwurzeln zu geringerer Wachstumsreduktion führt als intraspezifische Konkurrenz (Reinbestand), bei der Eiche dagegen interspezifische Konkurrenz mit der Buche das Wachstum weit stärker behindert als intraspezifische Konkurrenz.

Unsere Ergebnisse lassen in Übereinstimmung mit Literaturangaben (CALDWELL & RICHARDS 1986) erkennen, daß Konkurrenzprozesse im Wurzelraum ähnlich bedeutsam sein können wie im Kronenraum von Wäldern. Kroneninteraktionen sind jedoch u.a. im Rahmen von Modellstudien bereits erheblich weiter erforscht als solche im Wurzelraum (z.B. CANNELL & al. 1984, SORRENSEN-COTHERN & al. 1993). Interspezifische Wurzelkonkurrenz wird überwiegend an krautigen Pflanzen, getopften Jungbäumen oder – im Rahmen von Konkurrenzausschluß-Experimenten – an der Krautschicht des Waldbodens untersucht (z.B. D'ANTONIO & MAHALL 1991, GRUBB 1994). Erkenntnisse zur Richtung und Intensität von Wurzelkonkurrenz zwischen Altbäumen sind aber unverzichtbar, wenn Prognosen zur Entwicklung von Mischwäldern gemacht werden sollen.

Danksagung

Unser herzlicher Dank gilt Mechthild Stange, deren tatkräftige und unermüdliche Mitarbeit bei der Erhebung der Daten eine große Hilfe war. 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.
- CALDWELL, M.M. & RICHARDS, J.H., 1986: Competing root systems: morphology and models of absorption. – In: GIVNISH, T. (ed.): *On the economy of plant form and function*, 251–273. – Cambridge University Press.
- CANNELL, M.G.R., ROTHERY, P. & FORD, E.D., 1984: Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. – *Annals of Botany* 53: 349–362.
- CONERS, H., HERTEL, D. & LEUSCHNER, CH., (dieser Band): Horizontal- und Vertikalstruktur des Grob- und Feinwurzelsystems konkurrierender Buchen und Eichen in einem Mischbestand. – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 28.
- D'ANTONIO, C.M. & MAHALL, B.E., 1991: Root profiles and competition between the invasive, exotic perennial, *Carpobrotus edulis*, and two native shrub species in California coastal shrub. – *American Journal of Botany* 78(8): 885–894.
- DIMBLEBY, G.W., 1953: Natural regeneration of pine and birch on the heather moors of northeast Yorkshire. – *Forestry* 26: 41–52.
- GOLDBERG, D.E., 1996: Competitive ability: definitions, contingency and correlated traits. – *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 1377–1385.
- GRIER, C.C., VOGT, K.A., KEYES, M.R., EDMONDS, R.L., 1981: Biomass distribution and above – and below-ground production in young and mature *Abies amabilis* zone ecosystems of the Washington Cascades. – *Can. J. For. Res.* 11: 155–167.
- GRUBB, P.J., 1994: Root competition in soils of different fertility: a paradox resolved? – *Phytocoenologia* 24: 495–505.
- KEYES, M.R. & GRIER, C.C., 1981: Above- and below-ground net production in 40-years-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. – *Can. J. For. Res.* 11: 595–605.
- LAITAKARI, E., 1935: The root system of birch (*Betula verrucosa* and *odorata*). – *Acta For. Fenn.* 41: 1–126.
- LEUSCHNER, CH., 1994: Walddynamik auf Sandböden in der Lüneburger Heide, NW Deutschland. – *Phytocoenologia* 22: 289–324.
- LEUSCHNER, CH., BACKES, K., HERTEL, D., SCHMITT, U., SCHIPKA, F. & TERBORG, O., 1997: Wasserstreß-Antwort auf Blatt-, Wurzel- und Stammebene von Rotbuchen und Traubeneichen in einem Altholz-Mischbestand in NW-Deutschland. – *EcoSys Suppl.-Bd.* 20: 11–27.

- McCLAUGHERTY, C. A., ABER, J.D. & MELILLO, J.M., 1982: The role of fine roots in the organic matter and nitrogen budgets of two forested ecosystems. – *Ecology* 65(5): 1481–1490.
- 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.
- PERSSON, H., 1980: Spatial distribution of fine-root growth, mortality and decomposition in a young Scots pine stand in Central Sweden. – *Oikos* 34: 77–87.
- SORRENSEN-COTHERN, K.A., FORD, E.D. & SPRUGEL, D. G., 1993: A model of competition incorporating plasticity through modular foliage and crown development. – *Ecological Monographs* 63(3): 277–304.
- VAN PRAAG, H.J., SOUGNEZ-REMY, S., WEISSEN, F. & CARLETTI, G., 1988: Root turnover in a beech and a spruce stand of the Belgian Ardennes. – *Plant and Soil* 105: 87–103.

Adresse

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

Artikel/Article: [Die Rhizosphäre in einem Eichen-Buchenmischwald: Feinwurzelproduktion und die Bedeutung von Wurzelkonkurrenz 441-447](#)