

Martin Weckesser

Die Bodenvegetation

von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling

- Struktur, Diversität und Stoffhaushalt



Cuvillier Verlag Göttingen

**Die Bodenvegetation
von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling
– Struktur, Diversität und Stoffhaushalt**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Martin Weckesser
aus Lauda

Göttingen 2002

Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

1. Aufl. - Göttingen : Cuvillier, 2003
Zugl.: Göttingen, Univ., Diss., 2003
ISBN 3-89873-737-3

D 7

Referent: Prof. Dr. W. Schmidt
Korreferent: Prof. Dr. H. Dierschke
Tag der mündlichen Prüfung: 29. Januar 2003

© CUVILLIER VERLAG, Göttingen 2003
Nonnenstieg 8, 37075 Göttingen
Telefon: 0551-54724-0
Telefax: 0551-54724-21
www.cuvillier.de

Alle Rechte vorbehalten. Ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages ist es nicht gestattet, das Buch oder Teile daraus auf fotomechanischem Weg (Fotokopie, Mikrokopie) zu vervielfältigen.

1. Auflage, 2003
Gedruckt auf säurefreiem Papier

ISBN 3-89873-737-3

Danksagung

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1999 bis 2002 am Waldbau-Institut der Georg-August-Universität Göttingen.

Für die Betreuung und vertrauensvolle Unterstützung möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Wolfgang Schmidt bedanken. Indem er mir große Handlungsfreiräume gewährte, aber auch stets für Fragen offen war, wurde mir ein selbständiges wissenschaftlichen Arbeiten ermöglicht. Herrn Prof. Dr. Hartmut Dierschke danke ich für die Übernahme des Korreferats.

Mein besonderer Dank gilt Andrea Bauer (Laborarbeiten), Andreas Parth (Computer, Labor) und Heiko Rubbert (Geländearbeiten, Erfinder des faltbaren Schätzrahmens). Außerdem danke ich Katja Overbeck und Tina Meyer, die für mich kompetent geschuftet haben. Ohne sie alle wäre ein reibungsloses Gelingen vieler Arbeiten nicht möglich gewesen und hätte weit weniger Spaß gemacht.

Mein herzlicher Dank gilt den fleißigen Lektorinnen Ingrid Woda und Dipl. Forstw. Christine R. D. Woda.

Meinen Eltern Anni und Edgar danke ich für den Rückhalt während des Studiums und der gesamten Promotionszeit. Herrn Werner Nitschke und Frau Lore Nitschke gilt mein Dank für das Überlassen der Computer, wodurch mir ein konzentriertes Arbeiten möglich wurde.

Inhalt

1 Einführung	1
1.1 Gegenstand und Ziel der Untersuchungen	1
1.2 Buchen-Fichten-Mischbestände im Solling – eine künstliche Vegetationseinheit	2
1.3 Bedeutung von Mischbeständen in der Forstwirtschaft: Historischer Überblick	3
1.4 Argumente für die Förderung von Mischbeständen	4
1.5 Bisherige vegetations- und standortsökologische Arbeiten zum Thema Buchen-Fichten-Mischbestände	6
2 Untersuchungsgebiet Solling	7
2.1 Geologie und Klima.....	7
2.2 Entstehung des heutigen Waldbildes	8
2.3 Der Wald von morgen: Das LÖWE-Programm im Solling.....	9
3 Untersuchungsflächen.....	11
3.1 Lage und Altersstufen der Bestände	11
3.2 Standortverhältnisse	11
3.3 Aufbau der Probeflächen	15
3.4 Untersuchungsprogramm.....	16
4 Untersuchungsmethoden	17
4.1 Vegetationsaufnahmen.....	17
4.2 Artenzahl-Areal-Kurven	17
4.3 Bestimmung von Biomasse- und Elementvorräten.....	18
4.4 Messung von Bodenparametern.....	19
4.5 Lichtmessungen	20
4.6 Bestimmung der Stickstoff-Nettomineralisation	21

5	Auswertungsmethoden.....	23
5.1	Diversitäts- und Dominanzindices.....	23
5.2	Artengruppenspektren.....	24
5.3	Statistik.....	24
5.3.1	Statistische Prüfverfahren.....	24
5.3.2	Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA).....	25
6	Ergebnisse	27
6.1	Vorbemerkung	27
6.2	Struktur und Diversität der Bodenvegetation	27
6.2.1	Die Vegetationsverhältnisse im Überblick	27
	a) Syntaxonomische Zuordnung der Reinbestände.....	27
	b) Artenzusammensetzung der Misch- und Reinbestände	28
6.2.2	α -Diversität.....	32
	a) Artenzahlen der 100 m ² -Flächen.....	32
	b) Artenzahl-Areal-Kurven.....	34
6.2.3	Vertikalstruktur.....	36
6.2.4	Dominanzstruktur	39
	a) Evenness-Werte und Berger-Parker-Indices.....	39
	b) Dominanz-Diversitäts-Kurven.....	40
6.2.5	Soziologische Artengruppen der Krautschicht	42
	a) Pflanzensoziologische Gruppenspektren	42
	b) Wald- und Nichtwaldarten.....	43
6.2.6	Hemerobie-Zeigerwertspektren	44
6.2.7	Ausbreitungstypen der Samenpflanzen.....	47
6.2.8	Lebensformtypen der Gefäßpflanzen.....	48
	a) Verteilung	48
	b) Diversität	48
6.2.9	Zusammenfassung.....	49
6.3	Standortsbedingungen.....	51
6.3.1	Lichtverhältnisse	51
	a) Bedingungen im Sommer	51
	b) Lichtverhältnisse im Spätwinter	54
6.3.2	Bodenparameter	55
	a) Mächtigkeit der Humusauflage.....	55
	b) pH-Werte	56
	c) C/N-Verhältnisse	58
	d) Effektive Kationen-Austauschkapazität (A_k).....	58
6.3.3	Zusammenfassung.....	60

6.4	Die Bodenvegetation in Beziehung zu Umweltparametern.....	61
6.4.1	Multivariate Analyse der Vegetation	61
	a) Kraut- und Strauchschicht	62
	b) Mooschicht.....	68
6.4.2	Ökologische Artengruppen	70
6.4.3	Struktur- und Diversitätsindices der Krautschicht und Lichtgenuss.....	74
6.4.4	Deckungsgrade und Präsenz einzelner Arten.....	76
	a) <i>Deschampsia flexuosa</i>	76
	b) <i>Oxalis acetosella</i>	77
	c) <i>Luzula luzuloides</i>	78
	d) <i>Fagus sylvatica</i>	79
	e) <i>Polytrichum formosum</i>	80
6.4.5	Zusammenfassung.....	81
6.5	Biomassevorräte und -produktion der Bodenvegetation.....	83
6.5.1	Biomassevorräte der Vegetationsschichten	83
6.5.2	Biomassevorräte von Arten und Artengruppen	85
6.5.3	Evenness und Shannon-Indices der Biomasseverteilung.....	87
6.5.4	Nettoprimärproduktion	88
6.5.5	Artenzahlen und Evenness in Beziehung zu Biomassevorräten	91
6.6	Biomasse und Produktivität in Beziehung zu Standortsfaktoren.....	93
6.6.1	Multivariate Auswertung	93
6.6.2	Biomassevorräte einzelner Artengruppen.....	95
	a) Kraut- und Strauchschicht	95
	b) Gehölze.....	95
	c) Grasartige Pflanzen.....	97
	d) Krautige Arten	97
6.6.3	Zusammenfassung.....	98
6.7	Kenngrößen des Nährelementhaushaltes	99
6.7.1	Elementvorräte und -gehalte der Bodenvegetation.....	99
6.7.2	C/N-Verhältnisse in der Bodenvegetation	101
6.7.3	Anteil der Bodenvegetation am Stickstoffhaushalt der Waldbestände	102
6.7.4	Nährelementaufnahme durch die Pflanzen	103
6.7.5	Zusammenfassung.....	104
6.8	Stickstoff-Nettomineralisation.....	105
6.8.1	Mineralisationsraten.....	105
6.8.2	Form des nachgelieferten Stickstoffs.....	108
6.8.3	Mineralisationsverlauf während der Vegetationsperiode.....	110
6.8.4	Zusammenfassung.....	113

7	Diskussion	114
7.1	Vorbemerkung	114
7.2	Diversität und Zusammensetzung der Bodenvegetation.....	115
7.2.1	Moosschicht	115
7.2.2	Gefäßpflanzen.....	116
	a) Ökologische Artengruppen	116
	b) Sonstige Arten und Baumverjüngung.....	118
7.2.3	Änderung der Bodenvegetation – Baumarteneffekt oder Auflichtungseffekt?.....	119
7.2.4	Vergleich mit anderen Standorten	121
7.3	Hemerobiegrad der Bestände.....	123
7.3.1	Bewertungsgrundlagen	123
7.3.2	Einstufung.....	124
7.4	Bedeutung der Bodenvegetation im Stoffhaushalt	125
7.5	Stickstoff-Nettomineralisation.....	129
7.6	Zusammenfassende Diskussion	131
7.6.1	Diversität der Bodenvegetation – ein Bewertungskriterium für Wälder?.....	131
7.6.2	Mögliche Auswirkungen der geplanten Waldumbaumaßnahmen	134
8	Zusammenfassung.....	136
9	Literaturverzeichnis.....	139
10	Anhang	158

Häufig gebrauchte Abkürzungen

Bu Buchenbestand/ -bestände

Mi Mischbestand/ -bestände

Fi Fichtenbestand/ -bestände

J. Jahre

Kap. Kapitel

n Stichprobengröße

1 Einführung

1.1 Gegenstand und Ziel der Untersuchungen

Die in dieser Arbeit vorgestellten Untersuchungen zur Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen wurden im Rahmen der interdisziplinären Fallstudie „Waldlandschaft Solling“ des Forschungszentrums Waldökosysteme (Universität Göttingen) durchgeführt (vgl. BEESE 2001). Übergeordnetes Ziel dieser Fallstudie ist die Erarbeitung wissenschaftlich fundierter Grundlagen für eine multifunktional ausgerichtete Waldnutzung, die ganz der Nachhaltigkeit verpflichtet ist.

Die Förderung und Ausweitung strukturierter Mischbestände bei gleichzeitiger Reduktion der Nadelholz-Monokulturen nehmen in der modernen Forstwirtschaft eine zentrale Rolle ein, auf deren Gründe in den folgenden Kapiteln genauer eingegangen werden soll. Im Untersuchungsgebiet Solling (Niedersächsisches Bergland) sollen die Flächenanteile reiner Fichtenbestände vermindert und langfristig durch laubholzreiche Mischbestände ersetzt werden. Dies soll vor allem durch einen „Umbau“ der Nadelholz-Reinbestände erreicht werden. Dabei werden die Fichtenforste durch gezieltes Einbringen von Laubhölzern vor allem durch Pflanzung nach und nach in Mischbestände umgewandelt.

Heute bereits bestehende, nahezu gleichaltrig strukturierte Mischbestände aus Buche und Fichte bilden den zentralen Untersuchungsgegenstand der vorliegenden Arbeit. Diese Bestände werden in zwei Altersstufen mit Buchenwäldern (*Luzulo-Fagetum*) und Fichtenbeständen (*Galio hircynici-Culto-Piceetum*) verglichen. Die Artengemeinschaft der Bodenvegetation wird hierbei von drei Seiten beleuchtet:

1. Im Mittelpunkt der Untersuchungen steht eine umfassende vergleichende Beschreibung der Struktur und Diversität der Bodenvegetation (Strauch-, Kraut- und Moosschicht). Unter dem Begriff Struktur sind hierbei Merkmale wie Artenzusammensetzung, Vegetationsschichtung (Vertikalstruktur) und Dominanzstruktur (Verteilung von Artmächtigkeiten und Biomassevorräten) einzuordnen. Der Begriff der Diversität, der letztlich einen Teilaspekt der Struktur von Artengemeinschaften bildet (DIERSSEN & KIEHL 2000), fasst alle Aspekte der Häufigkeit und Vielfalt von Arten und Artengruppen zusammen.
2. Wichtige Indices des Stoffhaushalts der Waldbodenpflanzen wie Biomasse-, Elementvorräte und Nettoprimärproduktion werden eingehend untersucht. Dabei soll die Frage geklärt werden, ob sich in den Mischbeständen eine von den Reinbeständen abweichende Rolle der Bodenvegetation im Stoffhaushalt ergibt.
3. Zusätzliche Untersuchungen erstrecken sich auf wichtige Standortsfaktoren wie Lichtgenuss, Bodenparameter und Stickstoffnachlieferung. Zum einen wird hierdurch ermöglicht, Wechselwirkungen zwischen der Zusammensetzung der Bestände und den Standortbedingungen am Waldboden zu ermitteln. Zum anderen können Beziehungen zwischen Struktur, Diversität und Stoffhaushaltskenngrößen der Bodenvegetation und den Bedingungen am Standort herausgearbeitet werden.

Die Ergebnisse erlauben eine umfassende vergleichende Charakterisierung und Beurteilung der Buchen-Fichten-Mischbestände im Solling aus vegetationsökologischer Sicht. Auf der Grundlage dieser Charakterisierung können Aussagen über mögliche Auswirkungen des geplanten Waldumbaus auf Struktur, Diversität und Stoffhaushalt der Waldvegetation im Solling abgeleitet werden.

1.2 Buchen-Fichten-Mischbestände im Solling – eine künstliche Vegetationseinheit

Mitteleuropa ist von Natur aus ein Laubwaldland. Das potenzielle Areal von Buchenwäldern erstreckt sich über weite Flächen des Gebietes (ELLENBERG 1996). Von *Fagus sylvatica* dominierte Bestände würden ohne menschliches Zutun rund 75 % der Waldfläche der westlichen Bundesrepublik Deutschland einnehmen. LEUSCHNER (1998) hat die Buche aus diesem Grund als die erfolgreichste Baumart dieser Region bezeichnet.

Die Fichte hingegen besitzt nur in den höheren Lagen der Mittelgebirge und der Alpen disjunkte autochthone Vorkommen (SCHMIDT-VOGT 1977, PARFENOV 1980). Außerhalb ihrer geschlossenen Teilareale kommt *Picea abies* von Natur aus nur an einigen Vorposten an grundwasser- und staunässebeeinflussten Standorten vor, auf denen die Konkurrenzkraft der Buche geschwächt ist (GROßER 1956, MATUSKIEWICZ 1963, HESMER & SCHROEDER 1966, SCHROEDER 1973). In den Mittelgebirgen finden sich Fichtenvorkommen darüberhinaus in tieferen Lagen in Bachtälern (GRÜNEBERG & SCHLÜTER 1957).

Natürliche Buchen-Fichten-Mischwälder spielen in der Vegetation des außeralpinen Mitteleuropas demzufolge nur eine untergeordnete Rolle. Solche Bestände, die sich in den Mittelgebirgen im Übergangs- bzw. Verzahnungsbereich zwischen montanen Buchenwäldern und hochmontanen Fichtenwäldern finden, wurden von HARTMANN (1953) als *Fago-Piceetum* beschrieben. OBERDORFER (1992) fasst derartige Wälder basenarmer Standorte in der Assoziation des *Calamagrostio villosae-Fagetum* zusammen.

Alle heute in der planaren bis montanen Höhenstufe Mitteleuropas existierenden Buchen-Fichten-Mischbestände verdanken ihre Entstehung somit direkt oder indirekt dem Eingreifen des Menschen. Dies gilt auch für die in dieser Arbeit untersuchten Bestände im Solling. Für dieses Gebiet sind für die Zeit vor dem Beginn stärkeren menschlichen Eingreifens in die Wälder keine Fichtenvorkommen nachweisbar (FIRBAS 1952). Das Auftreten der Fichte außerhalb ihres natürlichen Verbreitungsgebietes und besonders in tieferen Lagen stellt letztlich das Resultat einer künstlichen Expansion des Fichtenareals dar, die bereits im 17. Jahrhundert einsetzte und im 19. und 20. Jahrhundert ihren Höhepunkt erreichte (SCHMIDT-VOGT 1977).

1.3 Bedeutung von Mischbeständen in der Forstwirtschaft: Historischer Überblick

Vom Mittelalter bis in das 18. Jahrhundert wurden die Wälder Mitteleuropas vielfältig genutzt (Waldweide, Streurechen, Brennholzgewinnung), was zur Devastierung ganzer Waldgebiete führte. Weite Waldflächen wurden gerodet und in landwirtschaftliche Flächen umgewandelt. Von der Mitte des 18. Jahrhunderts an wurden diese verwüsteten Waldbestände sowie waldfreie Flächen (Weiden, Ödland und landwirtschaftlich unrentable Flächen) in vielen Gebieten in Fichtenkulturen umgewandelt (KNAPP 1963, SCHMIDT-VOGT 1977).

Das Verhältnis von Nadel- und Laubholzbeständen im westlichen Mitteleuropa kehrte sich bis zum Ende des 19. Jahrhunderts um und beträgt auch heute noch etwa 30:70 (HUSS 1987). Großflächige Fichten-Monokulturen haben mit Ausnahme der kalkreichen Standorte auf weiten Flächen die Laubwälder und besonders die Buche verdrängt. So nehmen Fichtenforste rund 40 % der Waldfläche der ehemaligen Bundesrepublik Deutschland ein (KENK 1992).

Die wirtschaftlichen Vorzüge gemischter Waldbestände jeglicher Art gegenüber den weit verbreiteten Nadelholz-Monokulturen wurden bereits von forstwissenschaftlichen Autoren des 19. Jahrhunderts anerkannt und beschrieben (z.B. BURCKHARDT 1870 und 1881). Im Harz war der Ruf nach gemischten Beständen unter dem Eindruck verheerender Sturm-, Schneebruch- und Borkenkäferschäden in Fichten-Monokulturen bereits um die Mitte des 19. Jahrhunderts laut geworden (OTTO 1985a). Die erste eindringliche und auch heute noch häufig zitierte Forderung zur allgemeinen Abwendung von Fichtenmonokulturen und zur Förderung von Mischbeständen stellte GAYER (1886). Ausschlaggebend für diese Forderung waren zum einen die genannten negativen Erfahrungen der Forstwirtschaft mit Fichten-Reinbeständen und zum anderen die Annahme einer höheren Elastizität gemischter Bestände gegenüber den wechselnden Marktanforderungen.

Ebenfalls durch GAYER (1898) wurde der Begriff der „naturgemäßen Waldwirtschaft“ geprägt. Ausgehend von diesem Begriff entstand in den 20er Jahren in Deutschland die sogenannte Dauerwaldbewegung (MOELLER 1922), in deren Mittelpunkt der „naturgemäße Wirtschaftswald“ als gemischter, reich strukturierter Wald stand (SCHOEPFFER 1991, DUCHIRON 2000). Auch unmittelbar nach dem Zweiten Weltkrieg wurden vermehrt Stimmen laut, die eine Förderung von Mischbeständen verlangten (z.B. LINCKE 1946, MÜNKER 1958). Ein ausformuliertes Konzept für „naturgemäße Wirtschaftswälder“, das die Notwendigkeit der Ausdehnung von Mischbeständen betont, erstellte die Arbeitsgemeinschaft Naturgemäße Waldwirtschaft (vgl. HEHN 1990, STRAUBINGER 1994, DUCHIRON 2000, THOMASIVS 2001), die 1950 in der Bundesrepublik Deutschland gegründet wurde und bis heute besteht.

Diese Bestrebungen zur Förderung von Mischbeständen scheiterten jedoch weitestgehend (HUSS 1987, BODE & v. HOHNHORST 1994). Durch die rasche Aufforstung von Kahlfeldern, die aus Reparationshieben entstanden waren, wurden z.B. in Niedersachsen nach dem Zweiten Weltkrieg weitere großflächige Fichten- und auch Kiefern-Reinbestände geschaffen (OTTO 1994a). Auf dem Gebiet der DDR entstanden ab 1970 im Zuge einer zunehmenden Mechanisierung und Industrialisierung der Forstwirtschaft neue Nadelholz-Reinbestände (LANG 1994, THOMASIVS 2001).

Eine ganze Baumgeneration benötigte die Forstwirtschaft in Deutschland, bis die Gedanken von GAYER (1886) allgemeinen Eingang in die Praxis fanden. Denn erst etwa seit den

70er Jahren des 20. Jahrhunderts werden die Förderung und Ausweitung gemischter Bestände von forstwirtschaftlicher Seite nicht nur erneut eindringlich propagiert, sondern sind mittlerweile auch Teil der Waldbau-Planungen der Landesforstverwaltungen (vgl. ROSIN 2000 sowie für einzelne Länder OTTO 1991, WICKEL & BUTTER 1998, SCHUFFENHAUSER & TESCH 1999, MILLER 2000).

Auf Bundesebene enthält das im April 2002 in Kraft getretene neue Naturschutzgesetz erstmalig ein Gebot für eine naturnahe Bewirtschaftung von Wäldern. Die Ausdehnung von Mischbeständen jeder Art ist eines der wichtigsten Ziele einer solchen naturnahen Bewirtschaftung. So empfiehlt der Rat der Sachverständigen für Umweltfragen einen naturnahen Waldbau mit dem „Leitbild eines horizontal und vertikal strukturreichen Waldes“ (v. BARATTA et al. 2002). Diese Ausdehnung von Mischbestandsflächen soll heute jedoch weniger durch die Neubegründung von Beständen als vielmehr durch die Umwandlung vorhandener Nadelholzmonokulturen in laubholzreiche Mischwälder zustande kommen. Dieser „Waldumbau“ (zur Definition des Begriffes vgl. MATTHES 1997) bildet ein Hauptthema der modernen Forstwirtschaft.

1.4 Argumente für die Förderung von Mischbeständen

Mehrere an einem Standort vorkommende Arten konkurrieren um die vorhandenen Nährstoffe, um Wasser, Licht und Raum. Trotz dieser interspezifischen Konkurrenz sind viele Pflanzenbestände dauerhaft aus mehreren Arten aufgebaut. Diese Koexistenz konkurrierender Arten wird in der Populationsbiologie unter anderem dadurch begründet, dass eine Nischenaufteilung und demzufolge unterschiedliche Ressourcennutzung durch die beteiligten Arten angenommen wird (SCHOENER 1986, SILVERTOWN & CHARLESWORTH 2001). Grundlage für diese Nischen-Theorie bilden letztlich die klassischen Modelle von LOTKA (1932) und VOLTERRA (1925), die mittlerweile vielfältig abgewandelt und ergänzt wurden.

Aus der Annahme dieser Nischenaufteilung und effektiveren Ressourcennutzung in gemischten Pflanzenbeständen wird die Feststellung abgeleitet, dass diese häufig produktiver seien als Monokulturen (EWEL 1986, VANDERMEER 1989, KELTY 1992). Entsprechend wird für die Ausweitung von Mischwäldern teilweise das Argument vorgebracht, dass für die Fichte, den „Brodbaum der deutschen Forstwirtschaft“, im gemischten Wirtschaftswald eine höhere Ertragsleistung zu erwarten sei (z.B. OTTO 1985b, ROTHE 1997). Die Untersuchungen von BERISH & EWEL (1988), BROWN (1992) und KELTY (1992) zeigen jedoch, dass derartige in Mischwäldern beobachtete Synergie- oder Förderungseffekte durch effektivere Ressourcennutzung nicht in den Rang einer biologischen Grundregel erhoben werden können.

Wenn für die Förderung von Mischwäldern geworben wird, bildet die Erhöhung der Stabilität der Bestände durch Artenmischungen bis heute ein Hauptargument (z.B. MLINŠEK 1980, HANSTEIN 1984, OTTO 1985b, OTTO 1990, ROTENHAN 1988, NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG 1991, RIPKEN 1998, DUCHIRON 2000, NMELF 1996a und 2000, SCHÜTZ 2001). Hierbei wird sich meist auf die physikalische Stabilität der Bestände (Widerstand, Resistenz, vgl. SCHERZINGER 1996) gegenüber Windwurf und Schneebruch bezogen. Dies entspricht der Erwartung, dass komplexere Artengemeinschaften a priori stabiler seien,

da äußere Störungen durch höheren Struktur- und Artenreichtum abgedämpft würden (KIKKAWA 1986).

Einhellig werden für die Notwendigkeit einer weiteren Ausdehnung von Mischbeständen auch boden- bzw. standortsökologische Argumente vorgebracht. Der Einfluss der Nadelhölzer im Allgemeinen und insbesondere der Fichte auf den Bodenzustand wird als sehr negativ angesehen. Phänomene wie pH-Absenkungen, Humusanreicherung und Podsolierungserscheinungen im Boden sind vielfach belegt worden (ausführliche Literaturzusammenstellungen bei REHFUESS 1986 und ZERBE 1993). Durch das Einbringen der Buche in Nadelholzbestände sollen die vorhandenen ungünstigen Bodenverhältnisse nicht zuletzt auch für ein günstigeres Wachstum der Fichte verbessert werden (z.B. WITTICH 1972, OTTO 1985b, METTIN 1986, HEHN 1990).

Neben diesen Begründungen für die Ausweitung von Mischbestandsflächen, die der Forstwirtschaft seit Gayers Zeiten angestammt sind, haben in den letzten Jahrzehnten auch zunehmend Forderungen des Natur- und Artenschutzes Einfluss auf die Waldbewirtschaftung gewonnen. Zwar ist die gegenüber den landwirtschaftlichen Nutzflächen relativ hohe Naturnähe von Wäldern unbestritten, aber dennoch wird die Forstwirtschaft für den in Mitteleuropa allgemein feststellbaren Artenrückgang mit verantwortlich gemacht. Als einer der Hauptgründe dafür wird die immer noch große Rolle eintöniger Altersklassenforste in der Waldlandschaft genannt (z.B. PLACHTER 1991, HEINRICH 1993, BODE & v. HOHNHORST 1994, BUND & MISEREOR 1995, REIF 1998, VOLK 1998, RENNWALD 2000). TRAUTMANN (1976) betont dagegen, dass bei der Bewertung des intensiven Nadelholzanbaues weniger der Artenverlust als der Verlust bestimmter Laubwaldgesellschaften hervorzuheben ist.

Seit Mitte der 80er Jahre boomt der Begriff „Biodiversität“ (SCHMIDT 1998, HOBOHM 2000) und hat spätestens seit der UNCED-Konferenz in Rio de Janeiro im Jahre 1992 (Rahmenkonvention über die Bewahrung der Biodiversität, vgl. LUST 1995) Eingang in den Wortschatz von Wissenschaft und Politik gefunden (DIERSSEN & KIEHL 2000). Seit diesem verstärkten Auftreten in der öffentlichen Diskussion haben Begriffe wie „Biodiversität“ oder „Artenvielfalt“ eine durchgehend positive Konnotation und werden vielfach als ein Maß für den ökologischen Wert eines Lebensraumes angesehen (z.B. HANSTEIN 1984, SCHÜTZ 2001). Als Ziel eines naturnahen Waldbaus gilt es seither nicht nur, die Diversität der Wälder zu bewahren (z.B. OTTO 1990, OTTO 1991, RIPKEN 1998, BIERMAYER 1999), sondern auch, sie zu „verbessern“ bzw. zu „bereichern“ (z.B. MOSANDL 1993, MATTHES 1997, SCHÜTZ 2001). Hierbei wird sowohl von forstwirtschaftlicher als auch von naturschützerischer Seite davon ausgegangen, dass die Vielfalt an Arten und Genotypen um so höher sei, je abwechslungsreicher Struktur und Zusammensetzung des Baumbestandes sind (OTTO 1990, NMELF 1996a, 1997 und 2000, DUCHIRON 2000).

Die auf globaler bzw. internationaler Ebene formulierten Konventionen machen die Förderung von Mischbeständen jeglicher Art somit auch auf regionaler Ebene zu einem wichtigen aktuellen Thema. Hierbei erfolgt nur selten eine differenzierte Betrachtung der einzelnen Mischwaldtypen. Vielmehr ist „der naturgemäße strukturreiche Mischwald“ zum Idealbild der in Zukunft anzustrebenden Form des Wirtschaftswaldes schlechthin geworden und hat dabei häufig den Charakter eines Allheilmittels zur Behebung waldbaulicher Verfehlungen vorangegangener Generationen.

1.5 Bisherige vegetations- und standortsökologische Arbeiten zum Thema Buchen-Fichten-Mischbestände

So groß das Interesse von forstlicher Seite heute für Buchen-Fichten-Mischbestände ist, so gering ist immer noch jenes aus vegetationskundlicher und pflanzensoziologischer Sicht. Die pflanzensoziologische bzw. syntaxonomische Forschung beschränkte sich bisher nahezu gänzlich auf natürliche oder naturnahe Buchen-Fichten-Mischbestände in höheren Lagen (vgl. HARTMANN 1953, HARTMANN & JAHN 1967, OBERDORFER 1992). ELLENBERG (1996) befasst sich zwar ausführlich mit „Forstgesellschaften“, lässt hierbei jedoch die Mischbestände unbehandelt. Dabei geht er von der Annahme aus, dass sich in diesen eine „Mischvegetation“ der jeweiligen Reinbestandstypen ausbilde.

Zur Bodenvegetation in künstlichen Buchen-Fichten-Mischbeständen existieren nur wenige und zerstreut vorliegende Arbeiten, die auf unterschiedlichen Standorten und mit differierender Fragestellung durchgeführt wurden. An Arbeiten, welche die Vegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen als Ersatzgesellschaften für Laubholzbestände behandeln, sind jene von PASSARGE (1967) und LÜCKE & SCHMIDT (1997) zu nennen. Die von LÜCKE (1997) in einem eng begrenzten Bereich des Sollings durchgeführten Untersuchungen zu Vegetations- und Standortsverhältnissen in Buchen-Fichten-Mischbeständen können als Vorstudie zur vorliegenden Arbeit angesehen werden. Die Standortsverhältnisse in naturnahen Buchen-Fichten-Mischbeständen und ihre Auswirkungen auf die Waldbodenpflanzen wurden von EWALD (2000) untersucht. Weitere Arbeiten behandeln die Bodenvegetation in Mischbeständen aus Buche und Fichte als Teilaspekt umfassenderer Fragestellungen. TEUSCHER (1985) hat die Bodenvegetation und Standortsbedingungen in Buchen- und Fichtenbeständen untersucht und am Rande auch Mischbestände beider Baumarten behandelt. Die Artengruppenspektren in Auflichtungsstufen verschiedener Wald- und Forstgesellschaften hat BÜRGER (1991) analysiert und dabei ebenfalls Buchen-Fichten-Mischbestände mit Buchen- und Fichten-Reinbeständen verglichen. DETSCH (1999) bezieht in seinen Vergleich der Struktur und Artenvielfalt bewirtschafteter und unbewirtschafteter Wälder auch gemischte Bestände aus Buche und Fichte mit ein.

Die Auswirkungen des Anbaus von Fichten-Reinbeständen als Ersatzgesellschaften für Laubwälder auf die Bodenbedingungen der Waldbestände wurden vielfach analysiert und dokumentiert. Eine umfassende Zusammenstellung der zu diesem Thema existierenden Literatur geben REHFUESS (1986) und ZERBE (1993). Die Bodenbedingungen unter Mischbeständen aus Buche und Fichte hingegen haben bereits in den zwanziger Jahren KVAPIĆ & NĚMEC (1925) im Solling in minutiöser Form studiert und mit den Verhältnissen in Reinbeständen verglichen. Eine weitere Studie älteren Datums über Buchen-Fichten-Mischbestände liegt von WIEDEMANN (1942) vor. MACKENTHUN (1990), HEITZ (1998) und ROTHE (1997) haben solche Mischwaldstandorte im Zusammenhang mit waldbaulichen Fragestellungen wie Waldumbau, Bestandesstabilität und Zuwachsleistungen der Baumarten untersucht. BERGER et al. (2002) haben Fichten-Buchen-Mischbestände mit Reinbeständen im Hinblick auf C- und N-Vorräte im Boden verglichen. Umfassende Untersuchungen zu den Nährstoffverhältnissen im Boden haben CHODAK et al. (2002) im Rahmen der Fallstudie „Waldlandschaft Solling“ durchgeführt, in die auch die vorliegende Untersuchung eingegliedert war.

2 Untersuchungsgebiet Solling

2.1 Geologie und Klima

Der Solling liegt als Teil des Weserberglandes am Nordrand der deutschen Mittelgebirgsschwelle etwa 80 km südlich von Hannover. Mit einer Flächenausdehnung von rund 600 km² bildet das Gebiet ein bedeutendes Element der waldreichen Buntsandstein-Gebirge, die sich vom südwestlichen Deutschland bis ins südliche Niedersachsen erstrecken (HENNINGSEN & KAUTZUNG 1992). Die heutige Form dieser Landschaft ist das Resultat tektonischer Vorgänge im Tertiär. Mit dem Einsinken des Leinetalgrabens kam es zur Hebung des westlich vorgelagerten Buntsandsteinmassivs, aus dem Solling, Bramwald, Reinhardswald und Kaufunger Wald aufgebaut sind (NMELF 1996a). Die im Gebiet anstehenden Schichten setzen sich aus vier Wechselfolgen fein- bis mittelkörniger Sandsteine mit dazwischen liegenden Ton- und Schluffsteinschichten zusammen (LEPPER & MENGELING 1990). Im Pleistozän wurde das gesamte Gebiet von Lössdecken überlagert. Aus diesen Ausgangssubstraten haben sich in weiten Bereichen schluffig-lehmige Braunerden mit moderartigen Humusformen entwickelt (ELLENBERG et al. 1986).

Der Solling erhebt sich als flach gewölbter Schild aus dem durch Muschelkalk und oberen Buntsandstein aufgebauten Vorland und fällt nur im Westen steil zum Wesertal ab. Die auffälligsten landschaftlichen Gliederungselemente im Gebiet sind der Derentaler- und Helmlentaler Graben, die ein in nordöstlicher Richtung streichendes Scheitelgrabensystem bilden, sowie das in Nord-West-Richtung verlaufende Ahletal. Der Hauptteil des Sollings erstreckt sich in Höhenlagen von 300 - 450 m. Die höchste Erhebung im Gebiet stellt die Große Blöße mit 528 m ü. NN dar.

Das Gebirge ist dem forstlichen Wuchsgebiet „Süd-niedersächsisches Bergland“ zuzuordnen und wird weiterhin in zwei forstliche Wuchsbezirke unterteilt, die klimatischen Höhenstufen entsprechen (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1985). Hohe Jahresniederschläge (um 1000 mm), hohe Luftfeuchtigkeit (Jahresmittel bei 83 %), niedrige mittlere Jahrestemperaturen (um 7 °C) und geringe Schwankungen der Temperaturextreme kennzeichnen den gesamten Solling (DEUTSCHER WETTERDIENST 1964). Der Wuchsbezirk Unterer Solling umfaßt Höhenlagen von 200 - 400 m ü. NN mit kleinräumig wechselnden Tälern und Hängen, während der Hohe Solling die Höhenlagen ab 400 m mit ihren ausgedehnten plateauartigen Hochflächen einschließt. Ist der Untere Solling der kollinen bis submontanen Höhenstufe zuzuordnen, so weist das Klima im Hohen Solling bereits ausgesprochen montane Züge auf (NMELF 1996a).

2.2 Entstehung des heutigen Waldbildes

Im kühl-feuchten Klima des Sollings bildet auf den vorherrschenden armen Buntsandstein-Standorten das *Luzulo-Fagetum* die potenziell natürliche Vegetation (GERLACH 1970, ELLENBERG et al. 1986). Buchenwälder stellten seit dem Subatlantikum (ca. 800 v. Chr.) die im Gebiet dominierende Vegetationsform dar. Bis ins 9. Jahrhundert blieb der Solling ein geschlossenes Buchenwaldgebiet, das lediglich im Bereich stärkerer Vermoorung bzw. Vernässung durch Birken-Bruchwälder oder durch offene Moorflächen unterbrochen wurde (GERLACH 1970).

Aufgrund der ungünstigen geologischen und klimatischen Bedingungen erfolgte die Besiedlung relativ spät (ca. 800 n. Chr.). Im 11. und 12. Jahrhundert existierten in den zentralen Teilen des Gebietes Waldsiedlungen, die jedoch nicht von Dauer waren. In der folgenden Zeit kam es ausschließlich von den Randsiedlungen aus zur Nutzung der Wälder, die ab etwa 1400 auch die Lagen über 300 m ü. NN mit einbezog. Die Wälder des Sollings unterlagen dann bis ins 19. Jahrhundert einer intensiven und vielfältigen Ausbeutung. Außer zur Nachlieferung von Bau- und Brennholz dienten sie zur Waldweide, Streunutzung, Köhlerei (Eisenhütten im Umland) und zur Gewinnung von Pottasche für Glashütten. Dies hatte die Förderung der Eiche bei gleichzeitiger Zurückdrängung der Buche zur Folge. In einigen Bereichen führte die intensive Beweidung der Flächen mit Schweinen, Rindern und Pferden zum völligen Verschwinden des Waldes und zur Ausbildung von Magerweiden (SOLLINGVEREIN USLAR 1999). Erst mit der gänzlichen Trennung von Wald und Weide zwischen 1830 und 1880 erfolgte der vollständige Übergang zur Hochwaldwirtschaft und mit ihm eine Ausdehnung und Regeneration der Waldbestände (GERLACH 1970, NMELF 1996a).

Die Fichte hat im Solling keine natürlichen Vorkommen (FIRBAS 1952, SCHMIDT-VOGT 1977). Vielmehr wurde sie zu Beginn des 18. Jahrhunderts eingeführt und diente zunächst besonders zur schnellen Aufforstung der entwaldeten Flächen. Die Forstbereitungsprotokolle aus den Jahren 1735/36 enthalten zahlreiche Empfehlungen zur Ansaat von Fichten (SOLLINGVEREIN USLAR 1999). Seit dem Ende des 19. Jahrhunderts wurden auch Laubholzbestände in Fichtenforste umgewandelt. Nach dem Zweiten Weltkrieg wurden schließlich weiträumige Kahlschlagsflächen (Reparationshiebe) mit Fichten aufgeforstet. In den vergangenen 200 Jahren dehnte sich der Anteil der Fichte an der Waldfläche im gesamten Solling auf 40 % aus (NMELF 1996a). Damit erfolgte eine grundlegende Veränderung des Landschaftsbildes.

Die heutige Waldfläche im Solling umfaßt rund 40000 ha, davon sind 86 % Eigentum des Landes Niedersachsen. Unter allen Bestandestypen bilden Fichten-Reinbestände im Landeswald mit 31 % den Hauptanteil an der Waldfläche (Stand 1993). Auf etwa 24 % der landeseigenen Flächen stocken Buchen-Nadelbaum-Mischbestände und lediglich 17 % sind mit Buchen-Reinbeständen bewachsen (NMELF 1996a).

2.3 Der Wald von morgen: Das LÖWE-Programm im Solling

Die Herausgabe der „Langfristigen regionalen Waldbauplanung“ für Niedersachsen im Jahr 1974 leitete eine Wende im Waldbau ein. Hatte die wirtschaftliche Funktion des Waldes bis in die 70er Jahre des 20. Jahrhunderts im Mittelpunkt gestanden und war der Fichtenanbau noch bis in diese Zeit auf Kosten der Buche ausgeweitet worden, so wurde nun die Förderung laubholzreicher Mischbestände vor allem zu Lasten der Fichtenreinbestände angestrebt. Das Programm der Niedersächsischen Landesregierung zur „Langfristigen ökologischen Waldentwicklung in den Landesforsten“ (kurz „LÖWE“) aus dem Jahr 1991 führt diese Planungsgrundsätze in erweiterter Form fort unter der besonderen Berücksichtigung waldbaulicher Aspekte wie standortsgemäßer Baumartenwahl, Bevorzugung von Naturverjüngung sowie Laubwald- und Mischwaldvermehrung. Gleichzeitig sollen Gesichtspunkte des Natur- und Artenschutzes stärker als zuvor berücksichtigt werden (NIEDERSÄCHSISCHE LANDESREGIERUNG 1992, NMELF 1996a, 1996b und 2000).

Im Rahmen des LÖWE-Programms wurden sogenannte Waldentwicklungstypen (WET) definiert, die einen auf Dauerwald ausgerichteten und den Grundlagen einer naturnahen Waldentwicklung entsprechenden Zielzustand festlegen (NMELF 1996a, PERPEET 2000). Im Folgenden soll kurz darauf eingegangen werden, welche Rolle die drei in der vorliegenden Arbeit untersuchten Bestandestypen für die zukünftige Waldentwicklung im Untersuchungsgebiet Solling spielen bzw. welche Waldentwicklungstypen ihnen entsprechen. Die Zusammenstellung stützt sich auf die Angaben von NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG (1991) und NMELF (1996a und 1996b).

- Buchen-Fichten-Mischbestände (WET 25 und 52)

Leitbild für diesen Waldentwicklungstyp sind Mischwälder, die sich femel- bis plenterartig verjüngen. Bei hohen Buchenanteilen soll die Fichte einzelstamm-, gruppen- bis horstweise beigemischt sein. Dominiert dagegen die Fichte, soll die Buche gruppen- bis horstweise eingemischt sein. Der Naturschutzwert dieses Waldtyps wird bei hohen Buchenanteilen vor allem durch die Nähe zu natürlichen Buchenwaldgesellschaften begründet. Bei hohen Fichtenanteilen dienen „ökologisch wirksame Anteile“ der heimischen Baumart Buche als Argument.

- Buchen-Reinbestände (WET 20)

Das Leitbild für Buchen-Reinbestände sind Wälder, die sich femelartig, plenterartig oder flächig verjüngen. Der Naturschutzwert dieses Bestandestyps besteht vor allem in seiner hohen Naturnähe. Die Vermehrung von Mischbeständen im Solling stellt jedoch auch bei den Buchen-Reinbeständen ein konsequent zu verfolgendes Ziel dar (NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG 1991). Als taugliche Mischbaumart gilt dabei besonders die Fichte, deren Anteile relativ hoch gehalten werden sollen.

- Fichten-Reinbestände (WET 50)

Dieser Bestandestyp stellt derzeit nur noch für die Hochlagen des Harzes (natürliche Fichtenwälder) einen anzustrebenden Bestockungszustand dar. Die heute noch im Solling

vorhandenen Fichten-Reinbestände sollen langfristig in Mischbestände überführt werden. Auch in Zukunft soll jedoch die Fichte dabei einen hohen Anteil beibehalten.

Insgesamt zeigt sich, dass Mischbestände aus Buche und Fichte in Zukunft im Solling eine bedeutende Rolle einnehmen sollen. Dabei wird nicht das Ziel angestrebt, die Fichte zu verdrängen. Vielmehr soll diese Baumart auch weiterhin zur Nutzholzproduktion in großem Umfange beitragen und sogar in bestehende Buchen-Reinbestände eingebracht werden (NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG 1991).

3 Untersuchungsflächen

3.1 Lage und Altersstufen der Bestände

In der vorliegenden Arbeit werden Buchen-Fichten-Mischbestände mit den entsprechenden Reinbeständen aus Buche oder Fichte verglichen. Es werden sieben Bereiche im Solling untersucht, in denen diese Bestandestypen in derselben Altersstufe als Dreierblock in enger räumlicher Nachbarschaft vorkommen (Abb. 1). Diese Bereiche bilden gleichzeitig die Untersuchungsflächen der Fallstudie „Waldlandschaft Solling“ (vgl. BEESE 2001). Da Mischbestände das Hauptthema der Untersuchungen bilden, wurden zur Erhöhung der Stichprobenzahl weitere Flächen dieses Bestandestyps außerhalb der blockartigen Anordnung einbezogen. Die Charakteristika der untersuchten Waldbestände sind in den Tabellen 1 und 2 zusammengestellt.

Die untersuchten Bestände wurden in zwei Altersstufen unterteilt:

- Bestände älter als 90 Jahre: „Altbestände“
- Bestände jünger als 90 Jahre: „Jungbestände“

In den untersuchten Mischbeständen erweisen sich Buche und Fichte nie als gleichaltrig. Während die Buchen in der Regel aus Naturverjüngung hervorgegangen sind, haben die Fichten ihren Ursprung in Pflanzungen und sind meist 15 bis 25 Jahre jünger als die Buchen (Tab. 1 und 2). Die Alterseinstufung der Bestände erfolgte für die Mischwälder stets nach der älteren der beiden Baumarten.

3.2 Standortverhältnisse

Nach der im Rahmen der Fallstudie „Waldlandschaft Solling“ durchgeführten forstlichen Standortkartierung (vgl. JANSEN et al. 2001) repräsentieren sämtliche Untersuchungsflächen Bereiche mit günstiger Wasserversorgung (frische bis vorratsfrische Standorte). Die untersuchten Bestände befinden sich in Plateaulagen oder an schwach bis mäßig geneigten Hängen und somit in Geländesituationen, wie sie für weite Teile des Sollings charakteristisch sind. Die Bodenverhältnisse auf den Untersuchungsflächen sind mit den in Abschnitt 2.1 geschilderten Grundlagen für das Gesamtgebiet ausreichend beschrieben. Als Bodentyp finden sich auf allen Flächen saure Braunerden. Bei der Standortkartierung wurde die Nährstoffversorgung für alle in dieser Arbeit untersuchten Standorte als „ziemlich günstig“ bewertet. Diese einheitliche Bewertung resultiert aus der auf nahezu allen Flächen vorhandenen mehrere Dezimeter mächtigen Lössauflage und erlaubt keine Aussage über die Verhältnisse im Oberboden bzw. in der Humusaufgabe. Besonders in den obersten Bodenschichten werden die Bedingungen in einigen Beständen durch Kompensationskalkungen überlagert, die zu verschiedenen Zeitpunkten und in unterschiedlichem Ausmaß durchgeführt wurden (vgl. Tab. 1 und 2).

Abb. 1:
Lage der untersuchten
Bestände im Solling

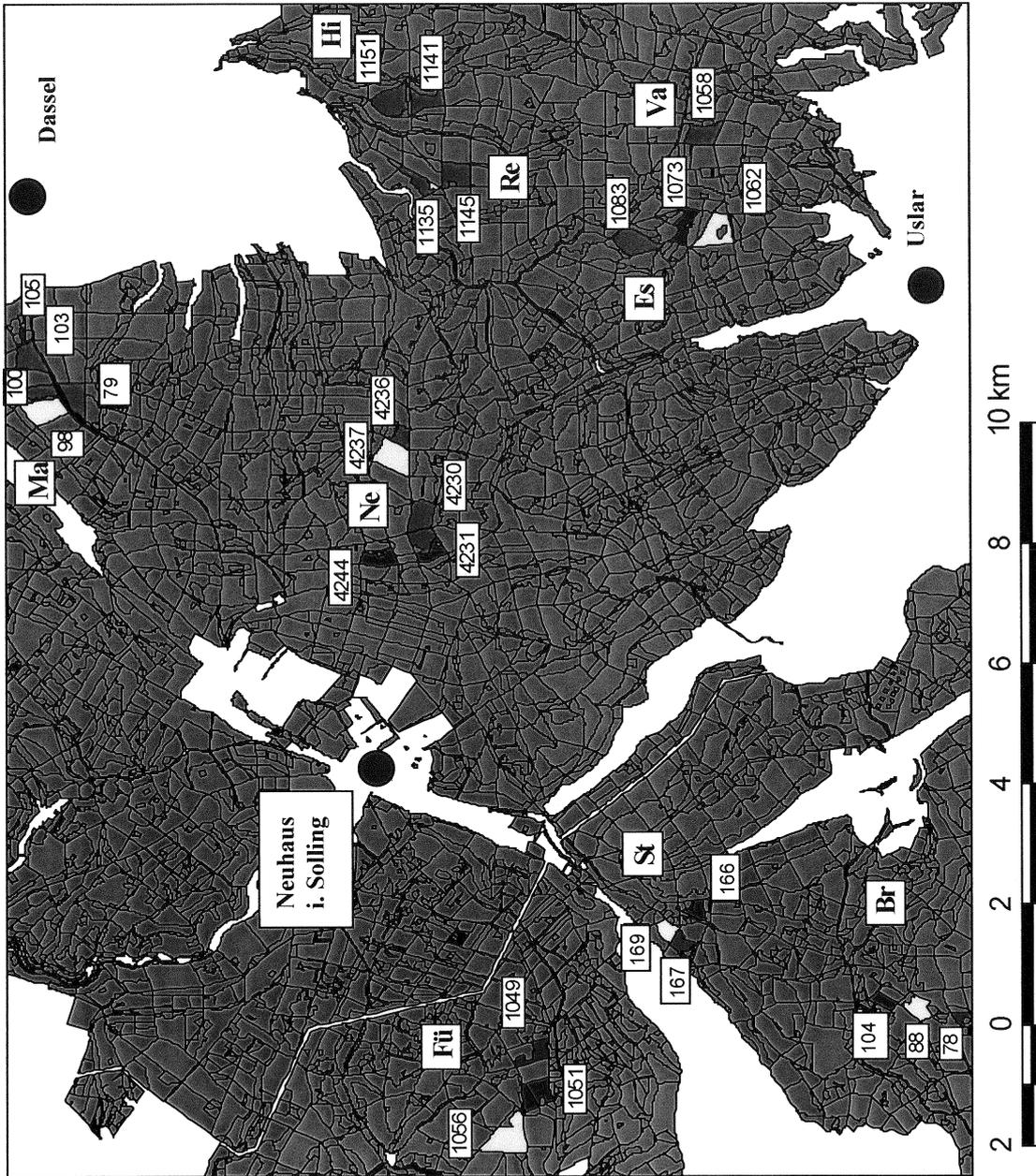
Legende

-  Buchenbestände
-  Mischbestände
-  Fichtenbestände
-  Waldfläche

**Bezeichnung
der Flächen:**

- Brüggefeld (Br)
- Eschershausen (Es)
- Fürstenberg (Fü)
- Hilwartshausen (Hi)
- Mackensen (Ma)
- Neuhaus (Ne)
- Rellichhausen (Re)
- Steinhoff (St)
- Vahle (Va)

Zahlen = Abteilungsnummern



Tab. 1: Daten zu den Untersuchungsflächen in den über 90-jährigen Beständen. Grundlage: Daten der Forsteinrichtung aus dem Jahr 1993, Kalkungsdaten nach Mitteilungen durch die Forstämter, Daten zur Nährstoffversorgung nach unveröffentlichten Ergebnissen der aktuellen Standortskartierung (vgl. JANSEN et al. 2001). Altersangaben beziehen sich auf das Jahr 1999. NV = Naturverjüngung, Pfl = Pflanzung, „z.gut“ = ziemlich gut, „z.gut -“ = Tendenz zur ungünstigeren Stufe.

Forstamt	Bezeichnung der Fläche	Abteilung		Unterabteilung	Unterfläche	Bestandestyp	Alter Buche	Alter Fichte	Entstehung		Anzahl der Intensiv- 100 m ² -Flächen	Anzahl der Flächen der Untersuchungsflächen	Biomassebepröbung	Höhenlage (m ü. NN)	Nährstoffversorgung	letzte Kalkung vor 1999
		Buche	Fichte													
Uslar	Eschershausen	1062	A	0	Bu	150	-	NV+Pfl	-	28	20	5	430	z.gut	-	
		1083	-	-	Mi	130	123-145	NV	Pfl	52	32	5	390	mäßig-z.gut	1984	
		1073	A	2	Fi	-	91	-	Pfl	20	20	5	420	z.gut	1987	
Neuhaus	Fürstenberg	1056	B	0	Bu	112-121	-	?	-	36	20	5	390	z.gut	1997	
		1049	A	0	Mi	149	132	?	?	14	12	4	420	z.gut	1986	
		1051	A	1	Fi	-	108	-	Pfl	20	16	5	390	z.gut	1989	
Dassel	Hilwartshausen	1141	B	0	Mi	110-133	115	NV	Pfl	44	20	-	330	z.gut	-	
		1151	B	1	Mi	93	72	NV	Pfl	44	-	-	310	z.gut	-	
Dassel	Mackensen	79	A	0	Mi	118	106	NV	Pfl	12	-	-	450	z.gut -	-	
		98	-	-	Bu	146	-	NV	-	24	8	-	460	z.gut	-	
		100	A	1	Mi	131	126	NV	Pfl	8	-	-	460	z.gut	-	
		103	A	1	Mi	132	126	NV	Pfl	16	16	-	420	z.gut	-	
		103	A	1	Fi	-	126	NV	Pfl	4	4	4	420	z.gut -	-	
		105	A	2	Fi	-	121	-	Pfl	6	6	2	400	mäßig	-	

Tab. 2: Daten zu den Untersuchungsflächen in den unter 90-jährigen Beständen. Grundlage: Daten der Forsteinrichtung aus dem Jahr 1993, Kalkungsdaten nach Mitteilungen durch die Forstämter, Daten zur Nährstoffversorgung nach unveröffentlichten Ergebnissen der aktuellen Standortskartierung (vgl. JANSEN et al. 2001). Altersangaben beziehen sich auf das Jahr 1999. NV = Naturverjüngung, Pfl = Pflanzung, „z.gut“ = ziemlich gut, „z.gut -“ = Tendenz zur ungünstigeren Stufe.

Forstamt	Bezeichnung der Fläche (Name des Forstrevieres)	Abteilung		Unterabteilung	Unterfläche	Bestandstyp	Alter Buche	Alter Fichte	Entstehung Buche	Entstehung Fichte	Anzahl der 100 m ² -Flächen	Anzahl der Intensiv- Untersuchungsflächen	Anzahl der Flächen der Biomassebeprobung	Höhenlage (m ü. NN)	Nährstoffversorgung	letzte Kalkung vor 1999
		88	78													
Winnefeld	Brüggefeld	88	D	1	Bu	89	-	-	NV	-	12	12	3	310	z.gut	1993
		78	A	1	Mi	69	62	-	NV	Pfl	16	16	3	330	mäßig - z.gut	1993
		104	A	0	Fi	-	67	-	-	Pfl	12	12	3	290	z.gut	-
Neuhaus Dassel	Fürstenberg Neuhaus	1051	B	0	Fi	-	80	-	-	Pfl	16	-	-	390	z.gut	1989
		4230		0	Bu	75	-	-	NV	-	4	4	3	470	z.gut -	1992
		4237	A	0	Bu	78	-	-	NV	-	16	16	2	440	z.gut	-
		4236	A	1	Mi	89	73	-	NV	Pfl	24	-	-	420	z.gut	-
		4230		0	Mi	75	58	-	NV	Pfl	36	36	4	470	z.gut -	1992
		4231	A	0	Mi	75	67	-	NV	Pfl	8	8	2	470	z.gut -	1992
		4230		0	Fi	-	58	-	-	Pfl	8	8	3	470	z.gut -	1992
4231	B	1	Fi	-	54	-	-	-	Pfl	16	16	2	470	z.gut -	1992	
4244	C	1	Fi	-	54	-	-	-	Pfl	16	-	-	460	z.gut	1992	
Dassel	Rellehausen	1135	A	1	Bu	52	42	-	NV	NV+Pfl	12	-	-	320	z.gut	-
		1135	A	1	Mi	52	42	-	NV	NV+Pfl	16	-	-	320	z.gut	-
		1145	A	1	Mi	48	35	-	NV+Pfl	Pfl+NV	16	-	-	350	z.gut	-
Winnefeld	Steinhoff	169	A	0	Bu	81-88	-	-	NV	-	16	16	4	380	z.gut	-
		167	C	1	Mi	69	64	-	NV	Pfl	32	32	5	380	z.gut	1994
		166	B	1	Fi	-	63	-	-	Pfl	16	16	5	410	mäßig - z.gut	1994
Uslar	Vahle	1058	A	1	Mi	80	78	-	NV	Saat+Pfl	48	-	-	480	z.gut	1990
		1058	A	1	Fi	-	78	-	-	Saat+Pfl	12	-	-	480	z.gut	1990

3.3 Aufbau der Probeflächen

Die eigentlichen Untersuchungsflächen setzen sich aus rasterartig angeordneten 100 m² umfassenden Flächen zusammen (Abb. 2), die zu höheren Flächeneinheiten (400 m², 800 m² usw.) zusammengelegt werden können. Diese 100 m²-Flächen bilden das Orientierungsraster für sämtliche Untersuchungen.

In den untersuchten Mischbeständen wechseln die Anteile der beiden Hauptbaumarten Buche und Fichte bereits auf einer sehr niedrigen Skalenebene sehr stark (Abb. 2). Die rasterartige Zusammensetzung der Untersuchungsflächen ermöglicht eine genaue Erfassung dieser heterogenen Verhältnisse.

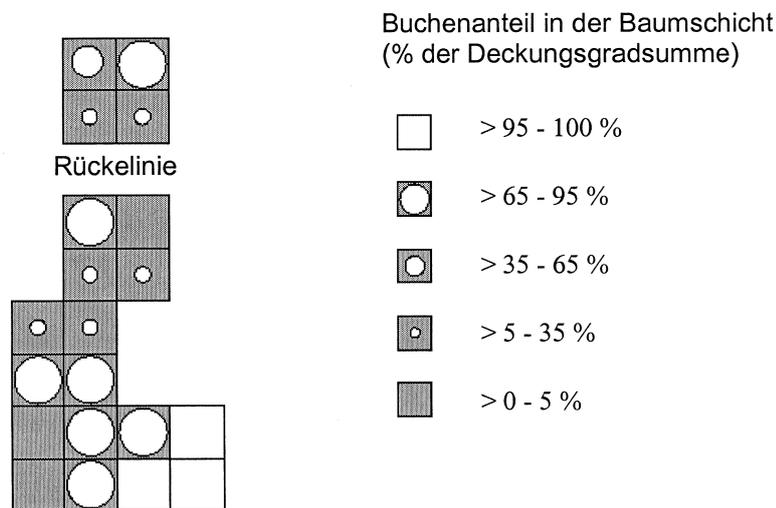


Abb. 2: Rasterartiger Aufbau der Untersuchungsflächen am Beispiel der Fläche Nr.1 im Mischbestand Eschershausen, Abt. 1083.

Je Abteilung bzw. Unterabteilung wurden – sofern es deren räumliche Ausdehnung zuließ – mindestens zwölf 100 m²-Flächen (drei Flächen zu 400 m²) nach folgenden Kriterien angelegt:

- mindestens zwei Baumlängen Distanz von Bestandesgrenzen, Waldwegen und Rückegassen
- Ausschluss von Windwurflicken, Meilerplätzen, Flächen mit Schlagabraum sowie von sonstigen gestörten Stellen (alte Rückegassen, Wildschweinsuhlen, Bodenfallen zoologischer Untersuchungen)
- Innerhalb der Mischbestände wurden nur solche Bereiche untersucht, in denen eine Durchmischung von Buche und Fichte tatsächlich gegeben war. Die untersuchten Mischbestände zeigen meist horst- bis truppweise Durchmischung beider Hauptbaumarten. Eine vollkommen gleichmäßige einzelstammweise Mischung von Buche und Fichte fehlt. Der Übergang von kleinen Fichtengruppen zu größeren Fichtenhorsten ist fließend. Ebenso existieren größere Teilflächen, in denen allein eine der beiden Baumarten vorkommt. Der-

artige Flächen wurden bei einer Ausdehnung von über drei Baumlängen als Reinbestände angesehen, so dass innerhalb einzelner als Mischbestände ausgewiesener Forstabteilungen bestimmte Teilbereiche als Reinbestandsflächen in die Auswertungen mit gingen.

3.4 Untersuchungsprogramm

Das Minimalprogramm für sämtliche rund 680 100 m²-Flächen bestand aus der Dokumentation der Artenzusammensetzung und Artmächtigkeit (Vegetationsaufnahmen) sowie aus der Messung des relativen Lichtgenusses in Höhe der Krautschicht. Auf etwa der Hälfte der 100 m²-Flächen wurden darüberhinaus Messungen zu wichtigen Bodenkennwerten vorgenommen (Humusmächtigkeit, pH-Wert, effektive Kationenaustauschkapazität, sowie C- und N-Gehalt). Diese Flächen, für die ein umfassendes Set an Standortparametern erhoben wurde, werden im Folgenden als Intensiv-Untersuchungsflächen bezeichnet. Die Untersuchungen zu Stoffhaushaltskennwerten, wie Biomasse- und Elementvorräte bzw. Elementgehalte, erfolgten ebenfalls auf diesen Flächen. Eine Übersicht zur Verteilung der Intensiv-Untersuchungsflächen in den Beständen geben Tabelle 1 und 2.

4 Untersuchungsmethoden

4.1 Vegetationsaufnahmen

Die grundlegende Vegetationsbeschreibung erfolgte auf den 100 m²-Flächen (vgl. Kap. 3). Die Bodenvegetation wurde hierbei nach Schichten und Arten getrennt erfasst. Daneben wurden Deckung und Art der Streuschicht (Buchen-/Fichtenstreu) aufgenommen. Nicht in die Untersuchungen mit einbezogen wurden Arten auf Totholz und Steinen sowie Epiphyten. Die Vegetationsschichten wurden wie folgt definiert:

Baumschicht:	Gehölze über 5 m Wuchshöhe
Strauchschicht:	Gehölze von 0,5 - 5 m Wuchshöhe
Krautschicht:	alle nicht verholzten Gefäßpflanzen sowie Gehölze bis 0,5 m Wuchshöhe
Moosschicht:	alle Moose und Flechten

Die Deckungsgradschätzung erfolgte für Deckungsgrade von ≥ 1 % in einer Prozentskala:

r, +, 1, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 50, 60, 65, 70, 75, 80, 85, 90, 95, 100

Deckungswerte für höhere Flächeneinheiten (z.B. 400 m²) ergeben sich als mittlere Deckungsgrade der 100 m²-Flächen, aus denen sich diese Flächen zusammensetzen. Die Klassen „r“ (1 - 5 Exemplare der Art) und „+“ (mehr als 5 Exemplare) wurden zur Mittelwertbildung sowie für weitere Auswertungen in Prozentwerte von 0,01 und 0,2 transformiert.

Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen folgt WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), die der Moose FRAHM & FREY (1992). Die Benennung der Flechten orientiert sich an WIRTH (1995).

4.2 Artenzahl-Areal-Kurven

Artenzahl-Areal-Kurven wurden erstellt, indem aneinanderschließende 100 m²-Flächen zu größeren Flächeneinheiten zusammengefügt wurden. Für Flächeneinheiten von 0,5 und 1 ha wurden eigene Flächen getrennt erfasst. Ähnlich wie die bei DIERSCHKE (1994) beschriebene Vielflächenmethode hat das angewendete Verfahren den Vorteil, dass die Aufnahme des Artenbestandes für jede Teilfläche neu erfolgt. Im Gegensatz zur gängigen Einflächen-Methode sind die Ergebnisse der Einzelflächen voneinander unabhängig und die Summierung von Aufnahme Fehlern wird weitgehend vermieden.

4.3 Bestimmung von Biomasse- und Elementvorräten

Die Arten der Bodenvegetation zeigten in den meisten Fällen eine sehr unregelmäßige und stark wechselnde Verteilung. Um diese große Variabilität in Kraut- und Moosschicht ausreichend zu erfassen, wurden ober- und unterirdische Biomassevorräte daher an Mischproben aus drei 1 m² großen Unterflächen der 100 m²-Flächen bestimmt (Abb. 3). Die bei der Biomassebeprobung erfassten Bestände gehen aus Tabelle 1 und 2 hervor.

Die Beprobung erfolgte je einmal zur Zeit des winterlichen Minimums der oberirdischen Biomassevorräte (Mitte Februar bis Mitte März) und in der Periode des Biomassemaximums im Sommer (August). Auf jeder der 1 m² umfassenden Probeflächen wurden die Deckungsgrade der einzelnen Arten, Artengruppen und Schichten nach der in Abschnitt 4.1 angegebenen Skala geschätzt. Aufgrund des destruktiven Charakters dieses Verfahrens konnten die Flächen der Winter- und der Sommerbeprobung nicht identisch sein.

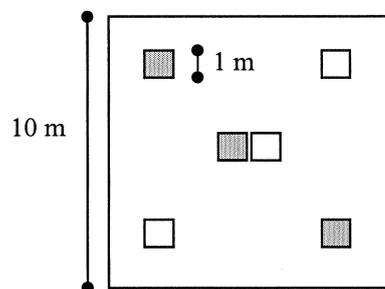


Abb. 3: Anordnung der Flächen der Biomassebeprobung in den 100 m²-Flächen.
Grau: Probeflächen Sommer, weiß: Probeflächen Winter.

Zur Bestimmung der oberirdischen Biomassevorräte wurden folgende Wuchsformengruppen und Arten getrennt untersucht:

- Gehölze:
 - *Fagus sylvatica* (Verjüngung)
 - *Picea abies* (Verjüngung)
 - *Vaccinium myrtillus*
 - andere Kleinsträucher (vor allem *Rubus idaeus* und *Rubus fruticosus*) inclusive Verjüngung sonstiger Baumarten (vor allem *Sorbus aucuparia*)
- Krautige Pflanzen
 - *Oxalis acetosella*
 - Farne
 - sonstige Kräuter
- Grasartige Pflanzen
 - *Deschampsia flexuosa*
 - *Luzula luzuloides*
 - sonstige „Gräser“ (Poaceae, Cyperaceae und Juncaceae)
- Moose
 - *Polytrichum formosum*
 - sonstige Moose

Die Pflanzen wurden direkt an der Bodenoberfläche abgeschnitten und von anhaftenden Nadelstreu-, Feinerde oder Humusteilchen gesäubert. Tote anhaftende Biomasse oder abgestorbene Sprosstteile wurden nicht berücksichtigt, da sie nach den Beobachtungen im Gelände nur einen geringen Anteil am sommerlichen Maximum der Biomassevorräte der Bodenpflanzen in den untersuchten Beständen ausmachen.

Die Entnahme der Proben für die unterirdische Biomasse erfolgte mit einem Bohrstock (Durchmesser 5 cm) bis in 10 cm Bodentiefe (von der Oberfläche der Humusaufgabe aus gemessen). Pro Teilfläche zu 1 m² wurde eine Probe entnommen. Die unterirdischen Pflanzenorgane wurden mit destilliertem Wasser aus den Mischproben ausgewaschen. Die Wurzeln von Buche und Fichte wurden von den unterirdischen Organen aller anderen Arten der Bodenvegetation getrennt. Da die Wurzeln der Buchen- und Fichtenverjüngung nicht von jenen der Altbäume unterschieden werden können, wurden die unterirdischen Organe der beiden Baumarten nicht in die Auswertungen der Biomassevorräte der Krautschicht einbezogen.

Die Mischproben aus den drei Unterflächen wurden bei 60 °C bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Bestimmung des Trockensubstanzgewichtes erfolgte mit 0,1 g Genauigkeit. Zur weiteren Analyse wurden die Proben staubfein gemahlen. Gehölzproben wurden zuvor fein gehäckselt und homogenisiert. Bei großem Probenumfang pro Einzelfläche und Fraktion wurden aus dem Pflanzenmaterial homogene Teilproben entnommen und verarbeitet. Bei sehr geringen Materialmengen pro Teilfläche, die für eine chemische Analyse nicht ausreichten, wurden Mischproben gebildet.

Die Bestimmung der Mineralstoffgehalte erfolgte nach Aufschluss in HNO₃ (65 %) für K, Mg, Ca und K mittels Atom-Absorptions-Spektrometer. Die Phosphorgehalte wurden ebenfalls nach Salpetersäure-Aufschluss auf colorimetrischem Wege ermittelt. Genaue Angaben zur Methodik und zu den ablaufenden Reaktionen der genannten Verfahren geben (KÖNIG & FORTMANN 1996a und 1996b). Zur Bestimmung der C- und N-Gehalte wurden die Proben durch Verbrennung bei circa 1700 °C aufgeschlossen (Nitrogen-Analyzer, Firma Carlo Erba). Die Verbrennungsprodukte werden durch das inerte Trägergas Helium in einen Oxidationskatalysator (Cr₂O₃) geführt. Im weiteren Verlauf des Verfahrens werden Stickstoffverbindungen (N_xO_y) zu Stickstoff reduziert, während die Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes anhand der entstandenen Menge an CO₂ erfolgt.

4.4 Messung von Bodenparametern

Bodenkundliche Untersuchungen erfolgten ausschließlich auf den Intensiv-Untersuchungsflächen (Kap. 3.4). Die Entnahme von Bodenproben erfolgte an drei gleichmäßig über die 100 m²-Flächen verteilten Punkten, an denen mit dem Spaten ein Bodenmonolith ausgestochen wurde. An diesem wurde zunächst die Gesamtmächtigkeit der Humusdecke bestimmt. Zur Bestimmung weiterer Bodenparameter im Labor wurde die Humusaufgabe der drei Beprobungspunkte als Ganzes ohne weitere Auftrennung zu einer Mischprobe vereinigt. Ebenso wurde mit den Mineralbodenproben verfahren, indem die oberen 10 cm des Mineralbodens zusammengefasst wurden, ohne eine morphologische Trennung nach Ah- und Bv-

Horizont vorzunehmen. Die Proben wurden homogenisiert, auf 2 mm gesiebt und zur Aufbewahrung bei 60 °C getrocknet. Genaue Darstellungen zur Durchführung der im Folgenden kurz beschriebenen Analysen und Messungen sowie zu den zugrunde liegenden chemischen Reaktionen finden sich bei KÖNIG & FORTMANN (1996a und 1996b). Es wurden folgende Bodenkenngrößen bestimmt:

a) pH-Werte (Auflage und Mineralboden)

pH-Werte wurden auf den 100 m²-Flächen ermittelt. Die Bestimmung erfolgte in H₂O und KCl-Lösung an Frischproben, indem zu circa 5 g Mineralboden bzw. zu etwa 1 g Auflage-material 10 ml H₂O gegeben wurden.

b) C und N-Gehalte (Auflage und Mineralboden)

Die Kohlenstoff- und Stickstoff-Konzentrationen wurden für 400 m²-Flächen ermittelt, indem die Bodenproben aus vier 100 m²-Flächen zu einer Mischprobe vereinigt wurden. Die Bestimmung erfolgte an Trockenboden nach dem in Abschnitt 4.3 beschriebenen Verfahren. Die ermittelten Kohlenstoffgehalte entsprechen den Gesamtgehalten der untersuchten Böden an Kohlenstoff, da die untersuchten Standorte frei von Carbonaten sind. Ein Einfluss von Bestandeskalkungen auf den C-Gehalt der Böden wurde auf keiner der Flächen festgestellt. Die Kalkungen liegen einerseits meist um rund ein Jahrzehnt zurück (vgl. Tab. 1 und 2) und andererseits zeigte ein HCl-Test für jüngst gekalkte Flächen keine Reaktion.

c) Effektive Kationen-Austauschkapazität (nur Mineralboden)

Die Werte der effektiven Kationen-Austauschkapazität wurden ebenfalls für 400 m²-Flächen ermittelt. Die Bestimmung erfolgte, indem 2,5 g Trockenboden über 2 Stunden mit 1-normaler NH₄Cl-Lösung perkoliert wurden. Die Elementbestimmung (Al, Fe, Ca, Mg, K, Mn) wurde mittels Atomabsorptions-Spektrometer durchgeführt. Die Menge der am Austauscher gebundenen H⁺-Ionen ergibt sich aus der Differenz der pH-Werte der Probelösung vor und nach der Perkolation.

4.5 Lichtmessungen

Der relative Lichtgenuss wurde in Höhe der Krautschicht bestimmt. Die Messungen erfolgten an je einem Termin im Sommer (Vollbelaubung: Juni bis August) und im Winter (unbelaubter Zustand) mit PAR-Sensoren (Typ Licor S190) jeweils bei homogen bedecktem Himmel. An zehn gleichmäßig über die 100 m²-Flächen verteilten Messpunkten wurde für eine Dauer von jeweils 2 s die absolute Beleuchtungsstärke gemessen (Abb. 4). Diese Einzelmessungen erfolgten innerhalb von zwei Minuten. Ein auf einer nahegelegenen Freifläche abgestelltes zeitlich abgeglichenes Messgerät bestimmte die mittlere Freilandhelligkeit in den Minutenintervallen. Der relative Lichtgenuss pro Fläche ergibt sich aus dem Verhältnis der absoluten Beleuchtungsstärke im Bestand (Mittelwerte der Messpunkte in den 100 m²-Flächen) und der mittleren Freilandhelligkeit im entsprechenden Minutenintervall. Messwerte für Zeitintervalle, in denen Minimal- und Maximalwerte der Freilandhelligkeit um mehr als 15 % schwankten, flossen nicht in die Auswertungen ein.

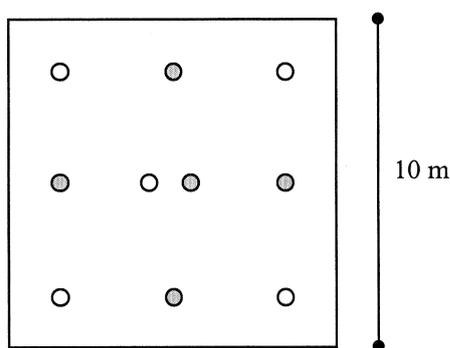


Abb. 4: Anordnung der 10 Messpunkte zur Bestimmung des relativen Lichtgenusses in den 100 m²-Flächen. 5 Messungen in jeweils einer Minute: weiß = erste Minute, grau = zweite Minute.

4.6 Bestimmung der Stickstoff-Nettomineralisation

Die Untersuchungsflächen zur Stickstoff-Nettomineralisation befinden sich im Forstrevier Eschershausen (vgl. Abb. 1). Verglichen wurden ein Buchenbestand (Abt. 62), ein Buchen-Fichten-Mischbestand (Abt. 83) und ein Fichtenbestand (Abt. 73), die in unmittelbarer Nachbarschaft zueinander liegen. Der Mischbestand und der Fichten-Reinbestand wurden in den 80er Jahren gekalkt, während der Buchenbestand noch keine Kalkung erfahren hat. Weitere Bestandesdaten enthält Tabelle 1. Als Untersuchungsflächen diente ein Teil der 100 m² umfassenden Aufnahmeflächen in diesen Beständen. Im Mischbestand wurden drei Flächentypen unterschieden, um die Variabilität in der Verteilung der beiden Hauptbaumarten zu erfassen:

- Flächen mit einem Buchenanteil > 65 % (bezogen auf die Deckungsgradsumme der Baumschicht), Laubstreu dominierend
- Flächen mit einem Fichtenanteil > 65 %, Nadelstreu dominierend
- Flächen mit gleicher Verteilung der Hauptbaumarten und gleichen Anteilen von Laub- und Nadelstreu am Waldboden

Die insgesamt fünf Flächentypen wurden in jeweils dreifacher Wiederholung untersucht, so dass sich 15 Untersuchungsflächen ergaben.

Die Stickstoff-Nettomineralisationsrate wurde anhand der Freiland-Inkubationsmethode an ungestörten Bodensäulen bestimmt (BLANCK 1995). Um diesen Wert über einen bestimmten Zeitraum im Boden ermitteln zu können, müssen die Stickstoffaufnahme über die Pflanzenwurzeln, der Einfluss atmosphärischer Stickstoffeinträge sowie die Auswaschung von Nitrat ausgeschlossen werden. Dazu wurden Stahlrohre von 40 cm Länge in den Boden eingeschlagen und mit Plastikfolie abgedeckt über 6 bis 11 Wochen im Freiland inkubiert. Um die Wurzel Aufnahme in den inkubierten Stahlzylindern vollkommen zu unterbinden, wurden alle lebenden Pflanzen der Kraut- und Moosschicht entfernt, die sich in den Zylindern befanden.

Unmittelbar neben jedem der inkubierten Zylinder wurde zu Beginn jedes Inkubationszeitraums eine Bodenprobe entnommen, anhand derer der aktuelle Gehalt an NH_4 - und NO_3 -Stickstoff bestimmt wurde. Aus der Differenz zwischen den Mineralstickstoffgehalten in den inkubierten Bodenproben am Ende eines Inkubationszeitraumes und den zu dessen Beginn bestimmten Stickstoffgehalten lässt sich die Stickstoff-Nettomineralisationsrate errechnen. Durch mehrere aufeinanderfolgende Inkubationen kann diese für einen längeren Zeitabschnitt ermittelt werden.

Die Untersuchungen wurden Ende März 2000 vier Wochen vor dem Laubaustrieb begonnen und Ende Oktober unmittelbar nach Ende des Laubfalls abgeschlossen und umfassen damit die gesamte Vegetationsperiode. Um der hohen räumlichen und zeitlichen Heterogenität der Bodenaktivität gerecht zu werden, wurde mit zwei zeitversetzten Inkubationsreihen gearbeitet (Reihe 1 vom 28. März bis zum 17. Oktober, Reihe 2 vom 29. Mai bis zum 30. Oktober). Pro 100 m^2 -Fläche wurden drei gleichmäßig verteilte Stahlrohre inkubiert. Es wurden drei Tiefenstufen untersucht:

- gesamte organische Auflage
- Mineralboden 0 - 10 cm
- Mineralboden 10 - 20 cm

Zur Analyse wurden die drei Zylinderproben pro Fläche und Horizont zu einer Mischprobe vereint, homogenisiert und gesiebt (4 mm-Sieb), wobei Skelett und Wurzeln entfernt wurden. Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes erfolgte nach der Kjeldahl-Methode (vgl. GERLACH 1973). Hierzu werden 10 g (Humusaufgabe) bzw. 60 g (Mineralboden) Frischboden in 100 ml 2-molarer KCl-Lösung geschüttelt und abfiltriert. Zu 20 ml des Filtrats werden circa 0,2 g MgO zugegeben. Die Bestimmung des Mineralstickstoffes in dieser Lösung erfolgt durch fraktionierte Wasserdampfdestillation, indem zunächst unter leicht alkalischen Bedingungen NH_3 abdestilliert wird. Das in der Lösung vorhandene Nitrat wird durch Zugabe von Devardas Reagenz in Ammonium überführt und ebenfalls abdestilliert. Der Stickstoffgehalt in den Destillaten wird über Titration mit 0,01 N Schwefelsäure ermittelt. Über die für alle Mischproben ermittelten Wassergehalte kann die Mineralstickstoffkonzentration auf den Trockenboden bezogen werden. Unter Einbeziehung der Trockenraumdicke des Bodens können schließlich volumen- bzw. flächenbezogene Werte berechnet werden.

Die Trockenraumdicke je Mineralbodenhorizont wurde an 5 Stellen pro 100 m^2 -Fläche mit Stechzylindern (250 cm^3) bestimmt. Um den mittleren Skelett- und Grobwurzelanteil besser zu bestimmen, wurde dieser zusätzlich zweimal anhand der Proben aus den Inkubationszylindern ermittelt. Die Dichte der Humusaufgabe wurde an 20 Stellen pro Fläche ebenfalls mit Stechzylindern (150 cm^3) gemessen.

Probleme bei diesen Untersuchungen bereitete die artenreiche Fauna der Sollingwälder. Wildschweine gruben einige Stahlzylinder aus oder entfernten deren Abdeckung. Im Herbst dienten einige der inkubierten Rohre nicht nur zahlreichen Käfern der Gattung *Geotrupes*, sondern auch einer Erdkröte (*Bufo bufo*) als Unterschlupf. Dies führte in den betroffenen Stahlzylindern zu starken Störungen, so dass diese nicht in die Auswertung mit einbezogen wurden.

5 Auswertungsmethoden

5.1 Diversitäts- und Dominanzindices

Die Anzahl und die Verteilung von Pflanzenarten bilden die beiden Hauptkomponenten der Diversität eines Pflanzenbestandes (DIERSSEN & KIEHL 2000). In den letzten drei Jahrzehnten hat die Entwicklung mathematischer Diversitätskonzepte, die diese beiden Hauptkomponenten vereinigen, eine starke Zunahme erfahren. Die „Diversität der Diversitätsindices“ ist heute sprichwörtlich (z.B. MAGURRAN 1988, HOBOHM & HÄRDTLE 1997, KAENNÉL 1998, DIERSSEN & KIEHL 2000). HAEUPLER (1982) stellt die grundsätzliche Ähnlichkeit vieler dieser Indices dar und hebt unter ihnen den **Shannon-Index** als ein in der Vegetationsforschung weit verbreitetes Diversitätsmaß hervor :

$$H' = -\sum_{i=1}^n \frac{n_i}{N} \log \frac{n_i}{N} \quad \begin{array}{l} n_i = \text{Deckungsgrad der Art } i \\ N = \text{Deckungsgradsumme} \end{array}$$

Bei vollkommener struktureller Eintönigkeit im Sinne von gänzlich gleichmäßiger Verteilung der Arten ohne hierarchische Strukturierung erreicht H' seinen Maximalwert:

$$H_{\max} = \ln z; \quad z = \text{Gesamtartenzahl}$$

Die Anzahl von Arten in einem homogenen Bestand als einer der beiden Hauptaspekte von Diversität wird nach WHITTAKER (1972) als **α -Diversität** bezeichnet. Ein einfaches Maß für diese Artendiversität bildet die Artenzahl pro konstanter Flächeneinheit. Die Verteilung der Arten hingegen kann durch die Dominanzanteile der Pflanzen beschrieben werden (Deckungsgrade, Biomasse). Die Gesamtheit der Dominanzanteile ergibt die Dominanzstruktur des Bestandes (STÖCKER & BERGMANN 1977). Ein Index zum Vergleich zwischen den Dominanzstrukturen unterschiedlicher Bestände ist die **Evenness**, die in Prozentanteilen angibt, bis zu welchem Grad die maximal mögliche Gleichverteilung der Arten erreicht wird. Dieser Wert resultiert aus dem Shannon-Index, indem dessen Werte auf H_{\max} bezogen und somit normiert werden (HAEUPLER 1982).

Die alleinige Darstellung der Bestandesdiversität durch den Shannon-Index geht bei Beständen mit unterschiedlicher Artenzahl auf Kosten der Vergleichbarkeit, da H_{\max} mit der Erhöhung der Artenzahl zunimmt (HAEUPLER 1982). Außerdem wird die Durchschaubarkeit der Daten reduziert, da aus dem Shannon-Wert nicht ersichtlich wird, welchen Anteil die Artenzahl und welchen die Artenverteilung zum resultierenden Index beitragen. HAEUPLER (1982) kritisiert diese Zusammenfassung der beiden unabhängig voneinander variierenden Elemente der Bestandesdiversität in einem einzigen Parameter und schlägt vor, beide Komponenten getrennt durch Artenzahl und Evenness darzustellen. Bei der Auswertung der Vegetationsdaten wurde diesem Vorschlag weitestgehend gefolgt.

Als weitere Maßzahl zur Beschreibung der Dominanzverhältnisse wird der Berger-Parker-Index verwendet (BERGER & PARKER 1970). Dieser Index gibt bezogen auf die Vegetation den Anteil der Art mit dem höchsten Deckungsgrad an der Deckungsgradsumme aller Arten einer Aufnahme an.

5.2 Artengruppenspektren

Zur Charakterisierung der Waldbodenvegetation nach soziologischer Zuordnung, Hemerobie-stufen, Ausbreitungs- und Bestäubungstypen sowie Lebensformen wurden Artengruppenspektren erstellt. Die qualitative Berechnung erfolgte hierbei durch Auswertung der Gruppenstetigkeit. Diese stellt den Prozentanteil der Einzelvorkommen von Arten einer Gruppe an allen Artvorkommen des Aufnahmekollektivs dar (DIERSCHKE 1994). Rein qualitative Auswertungen anhand der Gesamtartenzahl haben den Nachteil, dass es zur Überbewertung vereinzelt und zufällig vorkommender Species kommen kann. Bei quantitativer Auswertung (Deckungsgrade) werden dagegen einzelne hochstete Arten mit geringen Deckungsanteilen unterbewertet (ELLENBERG et al. 1992). Die Untersuchung von Gruppenstetigkeiten bildet einen Mittelweg zwischen beiden Verfahren. Analog wurde die quantitative Berechnung von Gruppenanteilen durchgeführt, indem der prozentuale Anteil der Deckungsgradsumme der jeweiligen Gruppe an der Gesamtsumme der Deckungsgrade des Aufnahmekollektivs gebildet wurde.

Bei der Berechnung von Artengruppenspektren nach Lebensform, Bestäubungstyp und Ausbreitungsart können einige Arten mehreren Gruppen zugeordnet werden. Es bestehen Mischkategorien wie z.B. Arten, die sich sowohl als Hemikryptophyt als auch als Geophyt verhalten können. Die Prozentanteile dieser Mischkategorien wurden durch die Anzahl der in ihnen vertretenen „reinen“ Gruppen dividiert (im Beispiel halbiert). Der resultierende Prozentwert wurde zu den Anteilen dieser Gruppen addiert. Die Berechnung der Artengruppenspektren erfolgte mit dem Computerprogramm SORT 4.0 (ACKERMANN & DURKA 1995).

5.3 Statistik

5.3.1 Statistische Prüfverfahren

Statistik dient in der vorliegenden Arbeit als Hilfsmittel zur Festigung bzw. Objektivierung von Aussagen und ist nicht der Hauptgegenstand der Untersuchungen. Bei geringen Stichprobengrößen wurde auf statistische Tests verzichtet (Untersuchung zur Stickstoff-Nettomineralisation mit $n = 3$).

Die Verteilungsform der Stichprobenwerte wurde durch den Kolmogorov-Smirnov-Test geprüft. Durch die Vielfältigkeit und Heterogenität der untersuchten Pflanzenbestände weisen viele der erhobenen und errechneten Daten wie Biomassevorräte, Diversitätsindices und Bodenfaktoren keine Normalverteilung auf. Vergleiche von Einzelstichproben erfolgten durch den U-Test nach Mann-Whitney bzw. bei nachgewiesener Normalverteilung durch den t-Test (SACHS 1984). Diese Verfahren sind im strengen Sinne nur für Paarvergleiche geeignet. Beim Vergleich von mehr als zwei Stichproben ergibt sich der Effekt der Fehlerkumulierung

(BORTZ 1999). Dieser kann jedoch als gering angesehen werden, da nie mehr als drei verschiedene Stichproben (die drei verschiedenen Bestandestypen) verglichen wurden.

Als grundlegendes nicht-parametrische Verfahren zur Überprüfung von Zusammenhangshypothesen wurde der Rangkorrelationstest nach Spearman verwendet (BORTZ 1999). Zur Überprüfung und Darstellung von Korrelationen kamen die gängigen Verfahren der Regressionsanalyse (z.B. SACHS 1984) zur Anwendung. Die grafisch dargestellten Regressionskurven sind hierbei als veranschaulichende Tendenzlinien zu sehen und weniger als Visualisierung statistischer Modelle. Als Signifikanzniveau wurde, sofern nicht anders angegeben, für alle statistischen Verfahren ein Wert von $p \leq 1\%$ akzeptiert.

5.3.2 Kanonische Korrespondenzanalyse (CCA)

Um Korrelationen zwischen erhobenen Umweltvariablen und der Variation in der Struktur der Vegetation aufzudecken, wurde das Verfahren der Kanonischen Korrespondenzanalyse (Canonical Correspondence Analysis = CCA) angewendet. Diese Methode einer multivariaten direkten Gradientenanalyse verbindet Aspekte der indirekten Ordination in Form einer Korrespondenzanalyse mit jenen der Regression. Bei diesem Verfahren werden aus einer durch Arten und Aufnahmen gebildeten Datenmatrix Achsen errechnet, entlang derer die Variation der Zusammensetzung der Pflanzenbestände maximiert wird. Die sich ergebenden Achsenwerte der Aufnahmen stellen einerseits gewichtete Mittel der Artenwerte und andererseits Linearkombinationen der gemessenen Umweltvariablen dar. Die resultierenden Ordinationsachsen beschreiben daher denjenigen Anteil an Variation innerhalb der Pflanzenbestände, der am besten durch die erfassten Umweltfaktoren erklärt werden kann. Die genaueren theoretischen Hintergründe zu diesen Verfahren geben TER BRAAK (1986 und 1987) und JONGMAN et al. (1995).

Voraussetzung für die Anwendbarkeit einer CCA ist die unimodale Verteilung der Arten entlang von Gradienten (JONGMAN et al. 1995). Es ist fraglich, ob diese für alle untersuchten Pflanzenarten der Waldbodenvegetation und in Bezug auf alle erhobenen Umweltparameter angenommen werden kann. TER BRAAK (1986) hat jedoch gezeigt, dass das Verfahren der CCA gegenüber solchen Verletzungen unempfindlich ist.

Die Ergebnisse einer CCA werden in zweidimensionalen Ordinationsdiagrammen dargestellt, in denen Arten und Aufnahmen durch Punkte, Umweltfaktoren durch vom Diagrammursprung ausgehende Vektorpfeile abgebildet werden. Aufnahmepunkte mit hohen Dominanzwerten einer Art liegen in Nachbarschaft zu deren Ordinationspunkt. Das Verhalten der einzelnen Pflanzenarten entlang der einzelnen Umweltgradienten wird durch die Konstellation der Artenpunkte und der Vektoren deutlich. Jeder Vektor stellt eine eigene Achse dar. Die Artenpunkte müssen auf diese Achsen projiziert werden. Liegt der Projektionspunkt in der Nähe der Vektorspitze, so weist die Art eine positive Korrelation zu diesem Faktor auf. Durch lange Vektorpfeile repräsentierte Umweltvariablen weisen höhere Korrelation zu den Ordinationsachsen auf und sind daher auch stärker mit den im Diagramm dargestellten Variationsmustern korreliert. Eine Maßzahl für die Bedeutung einer Ordinationsachse ist deren Eigenwert. Der prozentuale Anteil der Summe der Eigenwerte der ersten beiden im Dia-

gramm dargestellten Ordinationsachsen an der Gesamtsumme aller Eigenwerte drückt den Anteil der Varianz der Pflanzenbestände aus, der durch diese Achsen „erklärt“ wird. Die Stärke der Korrelation der Umweltvariablen mit den Ordinationsachsen wird anhand der Koeffizienten der Intraset-Korrelation verdeutlicht (JONGMAN et al. 1995).

Zur Durchführung der Kanonischen Korrespondenzanalysen wurden die Umweltparameter, die in verschiedenen Messskalen erhoben wurden (Prozentanteile, Konzentrationen, Längenmaße), durch z-Transformation standardisiert. Die Deckungsgrade der Arten gingen ohne Transformation in die Berechnung ein. Die Analyse wurde zunächst mit allen verfügbaren Umweltvariablen durchgeführt. Die Variablen wurden anhand des Varianzinflationsfaktors auf Kollinearität geprüft. Für die endgültige Analyse wurden stark interkorrelierende Umweltfaktoren aus der Analyse herausgenommen. Als Plausibilitätstest der Resultate der CCA wurde nach ØKLAND (1990) mit dem Datensatz eine einfache Korrespondenzanalyse durchgeführt. Bei Vergleichbarkeit der Ergebnisse des direkten und indirekten Ordinationsverfahrens kann davon ausgegangen werden, dass die wichtigsten varianzverursachenden Faktoren bzw. Umweltparameter ermittelt wurden. Die multivariaten Berechnungen erfolgten mit dem Computerprogramm MVSP 3.1 (Multivariate Statistical Package, Kovach Computing Service).

6 Ergebnisse

6.1 Vorbemerkung

Die Untersuchungen zur Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling behandeln das Studienobjekt von drei Seiten. Gleichrangig neben einer deskriptiven Erfassung der Vegetationsstruktur und -diversität wurden Umweltvariablen (Licht, Bodenparameter) gemessen sowie wichtige Kennwerte des Stoffhaushalts der Pflanzen (Biomasse- und Elementvorräte) erfasst. Im Mittelpunkt der Ergebnisdarstellung steht zum einen der Vergleich der Vegetationsverhältnisse und Standortbedingungen in Buchen-Fichten-Mischbeständen mit jenen in Reinbeständen aus Buche und Fichte. Darüberhinaus werden innerhalb der Mischbestände die Auswirkungen unterschiedlicher Anteile der beiden Hauptbaumarten auf Bodenvegetation und Standort untersucht.

Die untersuchten Merkmale der Vegetation sind vielfältig untereinander und mit den Bedingungen am Standort korreliert. Zu Beginn soll jedoch eine vergleichende Beschreibung der Artenzusammensetzung sowie der Struktur- und Diversitätsindices der Bodenvegetation in den drei Bestandestypen vorgenommen werden, ohne diese Unterschiede in Beziehung zu standörtlichen Faktoren zu setzen. Anschließend werden die Differenzen von Umweltfaktoren und Stoffhaushaltskennwerten im Gradienten von Buchenbeständen über Misch- zu Fichtenbeständen als eigene abgeschlossene Themen dargestellt. In synthetischen Kapiteln, an deren Beginn jeweils eine multivariate Auswertung von Vegetationsstruktur und Umweltvariablen steht, werden die verschiedenen Aspekte aufeinander bezogen und Korrelationen zwischen Artenverteilung, Stoffhaushaltsparametern und Standortfaktoren herausgearbeitet. Ein eigenes Kapitel ist den Untersuchungen zur Stickstoff-Nettomineralisation gewidmet.

6.2 Struktur und Diversität der Bodenvegetation

6.2.1 Die Vegetationsverhältnisse im Überblick

a) Syntaxonomische Zuordnung der Reinbestände

Alle untersuchten Buchen-Reinbestände lassen sich zum *Luzulo-Fagetum typicum* stellen. Die Bestände weisen eine Altersklassenstruktur auf, wobei die Altbestände (über 90-jährig) Hallenwaldcharakter besitzen. Die untersuchten Buchenbestände zeigen das für Hainsimsen-Buchenwälder typische Vegetationsbild. Der Aspekt des Waldbodens wird ganzjährig durch die dichte rotbraune Decke von Buchenstreu bestimmt. Neben der meist spärlichen Buchenverjüngung treten nur wenige andere Arten wie die Assoziationskennart *Luzula luzuloides* sowie *Oxalis acetosella* und *Polytrichum formosum* regelmäßig auf, kommen aber niemals flächendeckend vor (Tab. 4 und 5).

Die vorhandene Artenkombination erlaubt aufgrund des Fehlens weiterer Trennarten sowie durch das hochstete Auftreten des Sauerklee für die untersuchten Buchen-Altbestände eine Zuordnung zur Sauerklee-Variante des *Luzulo-Fagetum* (GERLACH 1970). In den jünge-

ren Beständen fehlt der Sauerklee weitgehend, so dass diese im Wesentlichen der Typischen Variante des *Luzulo-Fagetum typicum* entsprechen.

Die untersuchten Fichtenbestände können nach ZERBE (1993) als *Galio harcynici-Culto-Piceetum* beschrieben werden und zeigen das typische Bild gleichaltrig strukturierter Nadelholzforste. Im Gegensatz zu den Buchenbeständen dominieren Grüntöne das Bild des Waldbodens. Neben *Deschampsia flexuosa* bildet besonders *Polytrichum formosum* weitläufigere Teppiche aus. Sowohl in den über als auch in den unter 90-jährigen Untersuchungsbeständen tritt *Galium saxatile* (= *Galium harcynicum*) mit hoher Stetigkeit auf. Daneben finden sich *Dryopteris dilatata* und die Moose *Lophocolea heterophylla*, *Dicranum scoparium* und *Plagiothecium curvifolium* als weitere diagnostisch wichtige Arten (Tab. 4 und 5). Als einzige Charakterart natürlicher Fichtenwälder (OBERDORFER 2001) kommt *Vaccinium myrtillus* häufiger vor. Sämtliche untersuchten Fichtenbestände stellen Ersatzgesellschaften von Hainsimsen-Buchenwäldern dar. Die Altbestände, die wie die über 90-jährigen Buchenbestände durch das stete Vorkommen des Sauerklees gekennzeichnet sind, entsprechen der Subassoziation *Galio harcynici-Culto-Piceetum oxalidetosum*. Die jüngeren Fichtenforste sind der Typischen Subassoziation zu subsumieren.

b) Artenzusammensetzung der Misch- und Reinbestände

Die Zusammensetzung der Bodenvegetation in den Mischbeständen aus Buche und Fichte zeigt kein vollkommen einheitliches Bild. Vielmehr nimmt die Stetigkeit einiger Arten innerhalb dieses Bestandestyps parallel zum Fichtenanteil zu. Zur Analyse der Artenzusammensetzung bei steigendem Fichtenanteil bzw. sinkendem Buchenanteil in den Mischbeständen wurden die Aufnahmen in fünf Klassen unterteilt. Diese ergeben sich aus dem Prozentanteil von Fichte bzw. Buche an der Deckungsgradsumme der Baumschicht. In den Übersichtstabellen ist die Abgrenzung dieser Klassen anhand des Fichtenanteils dargestellt (Tab. 4 und 5).

Nur wenige Pflanzen des gesamten Artenspektrums treten mit hoher Stetigkeit sowohl in Buchen- und Fichten-Reinbeständen als auch in Buchen-Fichten-Mischbeständen auf. So zeigt *Luzula luzuloides*, die einzige echte Kennart des *Luzulo-Fagetum*, in ihrer Präsenz keine Bindung an buchenreiche Flächen in Mischbeständen bzw. an Buchen-Reinbestände. Ebenso sind *Polytrichum formosum* und *Hypnum cupressiforme* als Säurezeiger in allen drei Bestandestypen unabhängig von der Altersstufe verbreitet. In den Altbeständen kommen darüberhinaus *Carex pilulifera*, *Oxalis acetosella* und *Rubus idaeus* zu den genannten indifferenten Arten hinzu.

Alle anderen häufigeren Arten weisen in ihrer Präsenz eine Beziehung zu der Baumartenzusammensetzung in den Altbeständen auf (Tab. 4). Dies äußert sich bei den Arten der Gruppe mit *Deschampsia flexuosa* und *Sorbus aucuparia* durch eine stetige Zunahme der prozentualen Häufigkeit mit steigendem Fichtenanteil. Alle Arten dieser Gruppe sind in Buchen-Altbeständen zwar vorhanden, aber besonders die Gefäßpflanzen sind dort lediglich durch wenig vitale Exemplare vertreten. Arten wie *Sorbus aucuparia*, *Deschampsia flexuosa* und *Epilobium angustifolium* besitzen ihr Optimum in den über 90-jährigen Bestände in fichtenreichen Flächen in Mischbeständen sowie in Fichten-Reinbeständen. Alle weiteren Arten

sind in den Altbeständen des *Luzulo-Fagetum* selten oder fehlen ganz. Deutlich abgegrenzt von Buchen-Altbeständen werden die älteren Mischbestände und Fichten-Reinbestände besonders durch Farne wie *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata* und *Athyrium filix-femina*.

Ebenso kommt in den Altbeständen die Artengruppe mit *Plagiothecium curvifolium* ausschließlich in den untersuchten Mischbeständen und Fichtenforsten vor (Tab. 4). Die Stetigkeiten von *Plagiothecium curvifolium* und *Galium saxatile* als Trennarten des *Culto-Piceetum* gegen das *Luzulo-Fagetum* (ZERBE 1993) und von *Vaccinium myrtillus* als Charakterart der *Piceetalia* (OBERDORFER 2001) steigen aber in den über 90-jährigen Mischbeständen mit steigendem Fichtenanteil an. Ihre maximalen relativen Häufigkeiten erreichen diese Arten auf Flächen mit stärkerer Beteiligung der Fichte. Weitere typische *Piceetalia*-Arten wie *Trientalis europaea* und *Plagiothecium undulatum* sind in den untersuchten Misch- und Fichtenbeständen nur mit geringer Stetigkeit anzutreffen. Die Altbestände des *Galio harcynici-Culto-Piceetum* werden von gleichaltrigen Buchen-Fichten-Mischbeständen lediglich durch Arten wie *Digitalis purpurea*, *Agrostis capillaris*, *Mycelis muralis*, *Moehringia trinervia* und *Impatiens parviflora* abgegrenzt. *Agrostis capillaris* zeigt hierbei eine mehr oder weniger schrittweise Zunahme mit steigendem Fichtenanteil in der Baumschicht. Die Zuordnung dieses Grases zu den Arten mit Schwerpunkt in den Fichtenforsten ist durch die höheren Deckungsgrade der Art in diesen Beständen begründet.

In den jüngeren Beständen ergeben sich insgesamt ähnliche Tendenzen wie in den Altbeständen (Tab. 5). Arten wie *Oxalis acetosella* und *Carex pilulifera* zeigen aber im Gegensatz zu ihrem indifferenten Verhalten in den über 90-jährigen Beständen eine deutliche Beziehung zum Fichtenanteil. Fichten- und Mischbestände sind in dieser Altersstufe durch ihre Artenzusammensetzung insgesamt schärfer gegen Buchenbestände abgegrenzt. Arten wie *Deschampsia flexuosa* und *Rubus idaeus* fehlen in den jüngeren Buchenbeständen gänzlich.

Nahezu alle häufigeren Arten außerhalb der indifferenten Artengruppe zeigen in den jüngeren Beständen eine deutliche Stetigkeitszunahme mit steigendem Fichtenanteil. Dabei existiert keine Artengruppe, die durch gleichbleibende Stetigkeiten in Misch- und Fichtenbeständen gekennzeichnet ist und somit der Artengruppe mit *Dryopteris dilatata* in den Altbeständen entsprechen würde. Vielmehr tritt innerhalb der Mischbestände eine stärkere Trennung zwischen buchen- und fichtenreichen Flächen auf. Arten wie *Deschampsia flexuosa*, *Plagiothecium undulatum* und *Vaccinium myrtillus* sind deutlicher als in den Altbeständen auf fichtenreiche Flächen beschränkt.

Die jüngeren Fichten-Reinbestände weisen im Gegensatz zu den Altbeständen keine eigene Trennartengruppe auf. *Agrostis capillaris* erreicht insgesamt geringere Stetigkeiten als in den Altbeständen. *Digitalis purpurea*, *Impatiens parviflora* und andere Arten, durch die die Fichten-Altbestände positiv charakterisiert werden können, sowie *Rubus fruticosus* spielen in den unter 90-jährigen Beständen keine Rolle.

In beiden Altersstufen führt der sukzessive Ersatz der Buche durch die Fichte somit insgesamt nicht zu einer vollständigen Umstrukturierung der Artenkombination der Bodenvegetation. Die wenigen Arten des *Luzulo-Fagetum* und insbesondere *Luzula luzuloides* bleiben in Misch- und Fichtenbeständen erhalten und erreichen dort ähnliche Stetigkeiten wie im Hainsimsen-Buchenwald, der auf allen Untersuchungsflächen die potenziell natürliche Vegetation darstellt. Mit Beteiligung der Fichte und mit steigendem Anteil dieser

Baumart in Mischbeständen treten zahlreiche weitere Arten zur Artenzusammensetzung des Hainsimsen-Buchenwaldes hinzu. Es existiert keine Art, die ausschließlich auf Buchenwälder oder buchenreiche Flächen in Mischbeständen beschränkt bleibt, oder von Buchen- zu Misch- und Fichtenbeständen eine auffällige Stetigkeitsabnahme zeigt. Nahezu die Hälfte aller Pflanzenarten, die auf Fichten- und Mischbestände beschränkt bleiben bzw. deren Häufigkeit in buchenreichen Flächen stark herabgesetzt ist, stellen die Moose. Die Artenkombination der Mooschicht in Misch- und Fichtenbeständen weist dabei nur sehr geringe Unterschiede auf.

6.2.2 α -Diversität

a) Artenzahlen der 100 m²-Flächen

Nach WHITTAKER (1972) kann die α -Diversität allgemein als die Artenzahl innerhalb eines Pflanzenbestandes oder einer Pflanzengesellschaft definiert werden. HAEUPLER (1982) und WILMANN (1993) engen diesen Begriff auf die leicht zu bestimmende Artenzahl pro standardisierter Flächengröße ein. Die α -Diversität in den untersuchten Waldbeständen soll zunächst auf Niveau der 100 m²-Flächen verglichen werden.

Aufgrund der im vorigen Abschnitt beschriebenen qualitativen Veränderung des Artenspektrums der Bodenvegetation ergibt sich in Misch- und Fichtenbeständen eine Erhöhung der Artenzahlen im Vergleich zu Buchenwäldern. Die Artenzahlen der Krautschicht pro konstanter Flächengröße (100 m²) steigen in beiden untersuchten Altersstufen von Buchenbeständen über Misch- zu Fichtenbeständen tendenziell an (Abb. 5). In den Fichten-Reinbeständen ist jedoch eine sehr hohe Streuung der Artenzahlen zu verzeichnen, die auf

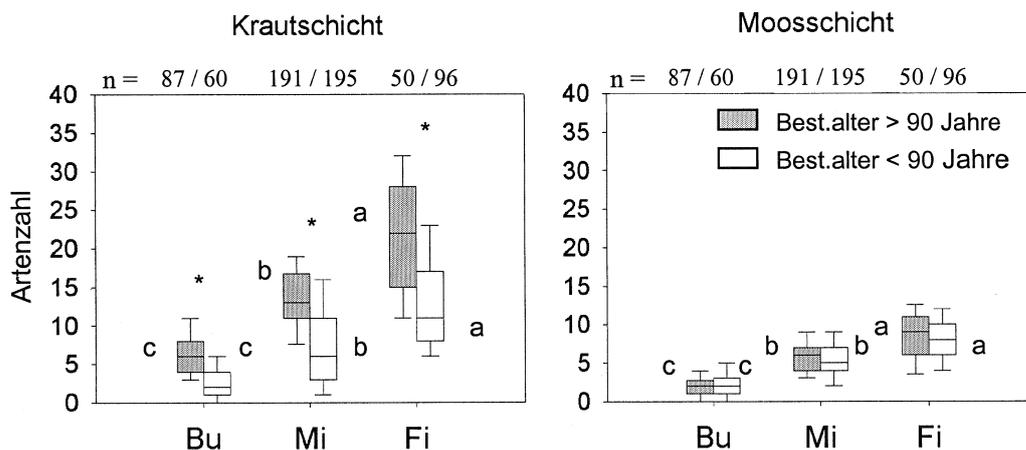


Abb. 5: Artenzahlen der Bodenvegetation (Flächengröße = 100 m²) in über und unter 90-jährigen Buchenwäldern (Bu), Buchen-Fichten-Mischbeständen (Mi) und Fichtenbeständen (Fi). Median, Interdezil- und Interquartilbereich. Buchstaben kennzeichnen Unterschiede zwischen den Bestandestypen innerhalb einer Altersstufe, Sterne markieren signifikante Unterschiede zwischen den Altersstufen eines Bestandestyps.

standörtliche Unterschiede zurückgeführt werden kann (Kap. 6.4). In der Mooschicht zeigt sich in beiden Altersstufen ebenfalls eine Zunahme der Artenzahlen in Misch- und Fichtenbeständen im Vergleich zu Buchenbeständen, wobei zwischen den beiden Altersstufen keine Unterschiede bestehen.

Für die über 90-jährigen Mischbestände lässt sich für die Artenzahl der Krautschicht keine Korrelation mit der jeweiligen Baumartenzusammensetzung nachweisen (Abb. 6). Sowohl auf buchen- als auch auf fichtendominierten Flächen kommen in Mischbeständen gleich hohe Artenzahlen vor (im Mittel ca. 14 Arten pro Fläche). Die α -Diversität ist damit auf buchenreichen Mischbestandsflächen höher als in Buchen-Reinbeständen, während sie auf Flächen mit Fichtendominanz im Mittel niedriger ausfällt als in Fichten-Reinbeständen (Abb. 5).

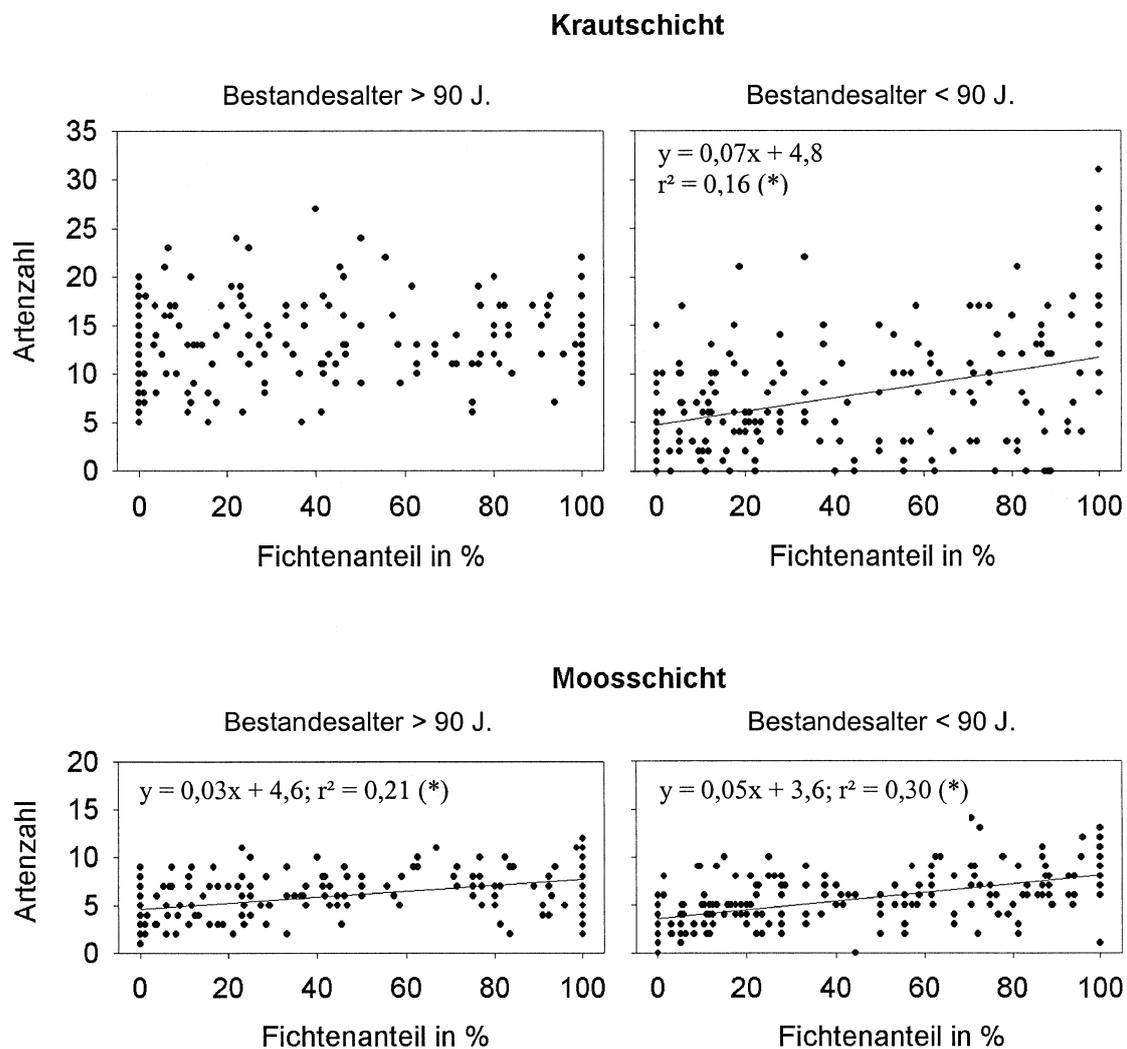


Abb. 6: Fichtenanteil und Artenzahlen in den über und unter 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbeständen (Flächengröße = 100 m²), Fichtenanteil = prozentualer Anteil des Deckungsgrades der Fichte am Gesamtdeckungsgrad der Baumschicht, J. = Jahre.

In der jüngeren Altersstufe der Mischbestände dagegen nimmt die Anzahl krautiger Arten mit steigendem Fichtenanteil schwach aber signifikant zu. Fichtenreiche Flächen in Mischbeständen haben damit in dieser Altersstufe eine gleich hohe α -Diversität wie die Fichten-Reinbestände. Ebenso entsprechen die geringen Artenzahlen in buchenreichen Flächen in Mischbeständen jenen in Buchenwäldern. In der Moosschicht steigen innerhalb der Mischbestände die Artenzahlen parallel mit der Zunahme des Fichtenanteils in der Baumschicht in beiden Altersstufen schwach an.

b) Artenzahl-Areal-Kurven

Aus den Artenzahlen der 100 m²-Flächen kann nicht zwingend auf Diversitätsunterschiede auf höherem Skalenniveau bzw. auf der Ebene der gesamten Bestände geschlossen werden (PEET 1974, WILSON et al. 1998). Um die Ergebnisse des Vergleichs der α -Diversitäten auch für größere Flächen absichern zu können, werden im Folgenden die Artenzahl-Areal-Kurven von 18 Rein- und Mischbeständen verglichen, wobei Strauch-, Kraut- und Moosschicht zusammengefasst werden.

Abbildung 7 macht zunächst deutlich, dass ein Vergleich von Einzelflächen auf verschiedenen Skalenebenen zu unterschiedlichen Ergebnissen führen kann. So wurde im Fichten-Altbestand in Eschershausen auf dem 100 m²-Niveau eine niedrigere Artenzahl beobachtet als im benachbarten Mischbestand. Diese Fläche im Fichtenbestand erweist sich damit als fast ebenso „artenarm“ wie die 100 m²-Flächen in den Buchen-Altbeständen. Beim Vergleich derselben Bestände auf dem Niveau von Hektarflächen wird die Artenzahl der Buchenbestände jedoch weit durch jene im Fichtenbestand übertroffen. Ebenso werden im Fichtenbestand höhere Artenzahlen erreicht als im Mischbestand.

Die Artenzahl-Areal-Kurven zeigen jedoch auch, dass die Ergebnisse des vorigen Abschnitts, die auf den 100 m²-Flächen mit größerer Stichprobenzahl ermittelt und statistisch abgesichert wurden, durchaus auf höhere Skalenebenen übertragbar sind. Die Abnahme der Artenzahlen der Bodenvegetation von Fichten- über Misch- zu Buchenbeständen lässt sich auf allen Ebenen feststellen und kann somit für das Niveau ganzer Bestände als gesichert gelten.

Anhand der ermittelten Artenzahl-Areal-Kurven werden ferner auch die Unterschiede innerhalb ein und desselben Bestandestyps deutlich. So ist der Fichten-Altbestand in Eschershausen als artenarm anzusehen. Hier kommen Artenzahlen vor, die nur wenig über jenen in den Mischbestandsflächen liegen. Innerhalb der Buchen-Altbestände fällt der Bestand im Revier Fürstenberg durch seine stark erhöhten Artenzahlen auf. Die α -Diversität erreicht hier Ausmaße wie sie in den über 90-jährigen Mischbeständen herrschen. Diese Unterschiede stehen in Zusammenhang mit Kompensationskalkungen, die im Fürstenberger Buchenbestand im Jahr 1997 durchgeführt wurden. Auf die Auswirkungen der Kalkungsmaßnahmen wird in den Kapiteln 6.3 und 6.4 ausführlich eingegangen.

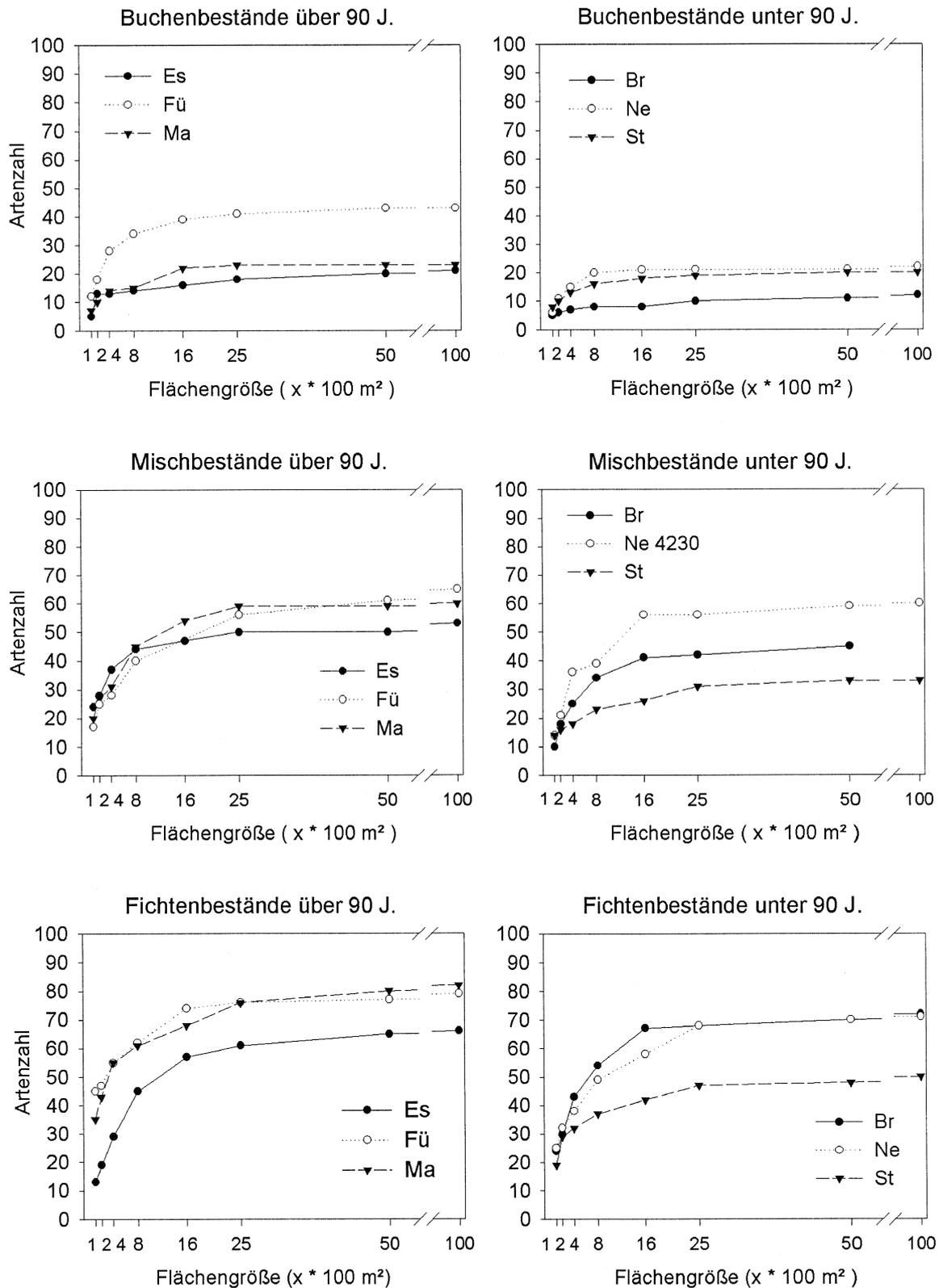


Abb. 7: Artenzahl-Areal-Kurven (Gefäßpflanzen und Moose zusammengefasst) in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Abkürzungen: Br = Brüggefeld, Es = Eschershausen, FÜ = Fürstenberg, Ma = Mackensen, Ne = Neuhaus, St = Steinhoff. Daten zu den Beständen vgl. Tab. 1 und 2.

6.2.3 Vertikalstruktur

Beide Altersstufen weisen deutliche Unterschiede in der Ausprägung der Vegetationsschichten auf (Abb. 8). In allen drei Bestandestypen sind die Deckungsgrade der Baumschicht in den über 90-jährigen Beständen geringer als in den Jungbeständen. Die Krautschicht erreicht dagegen in den älteren Beständen stets höhere Deckungsgrade als in den jüngeren. Eine Strauchschicht ist nur in älteren Misch- und Fichtenbeständen teilweise ausgeprägt. Lediglich für die Moosschicht sind keine Unterschiede zwischen den beiden Altersstufen nachzuweisen.

Die höchsten Deckungsgrade der Baumschicht finden sich in beiden Altersstufen in den Buchenbeständen. In diesem Bestandestyp erreicht die Bodenvegetation insgesamt minimale Deckungsgrade und fehlt in vielen jüngeren Beständen nahezu ganz. In den Fichtenbeständen werden bei niedriger Deckung der Baumschicht die höchsten Deckungswerte der Krautschicht erreicht. Mischbestände stehen, was die Deckung der Baumschicht und Krautschicht betrifft, zwischen diesen Extremen.

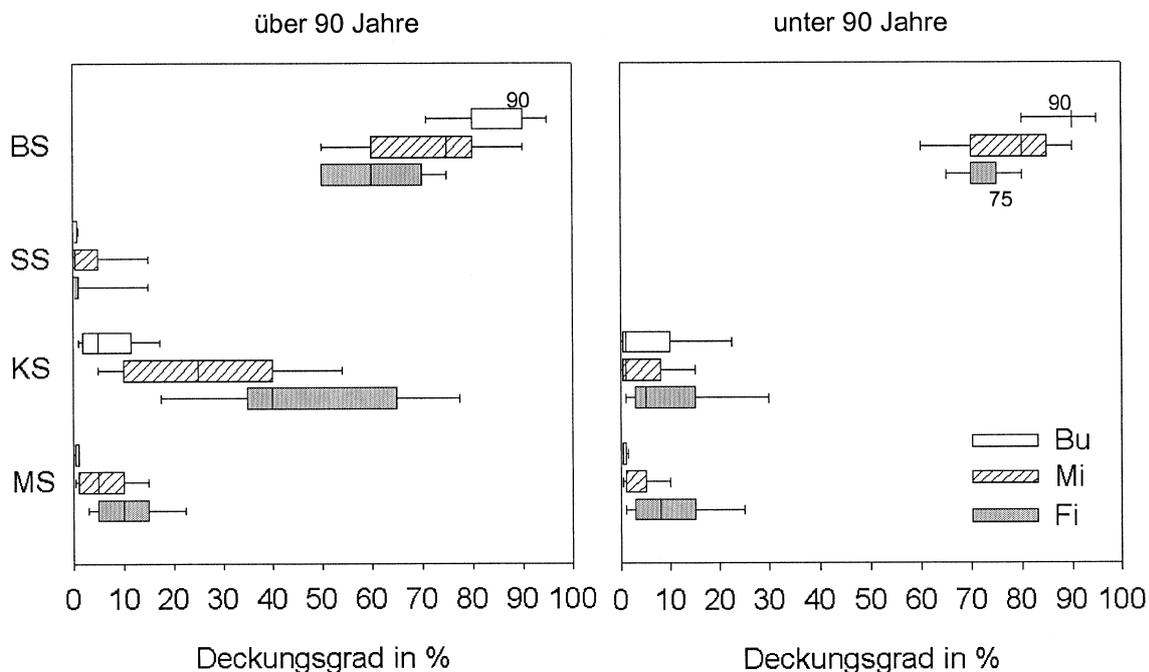


Abb. 8: Deckungsgrade der Vegetationsschichten in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (BS = Baumschicht, SS = Strauchschicht, KS = Krautschicht, MS = Moosschicht). Dargestellt sind Median, Dezil- und Quartilabstände. Sofern Median und Quartile zusammenfallen (Deckungsgrade der Baumschicht), ist der Medianwert als Zahl angegeben.

In allen drei Bestandestypen sind es lediglich sechs Arten, die in größerem Umfang und mit höherer Regelmäßigkeit am Aufbau der Vegetationsdecke beteiligt sind. Die Verjüngung von Buche und Fichte, sowie *Luzula luzuloides*, *Oxalis acetosella*, *Deschampsia flexuosa* und *Polytrichum formosum* als häufigste Moosart stellen im Mittel mehr als die Hälfte der Deckungsgradsumme aller Arten (Abb. 9), wobei die Anteile dieser Arten von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen in beiden Altersstufen abnehmen.

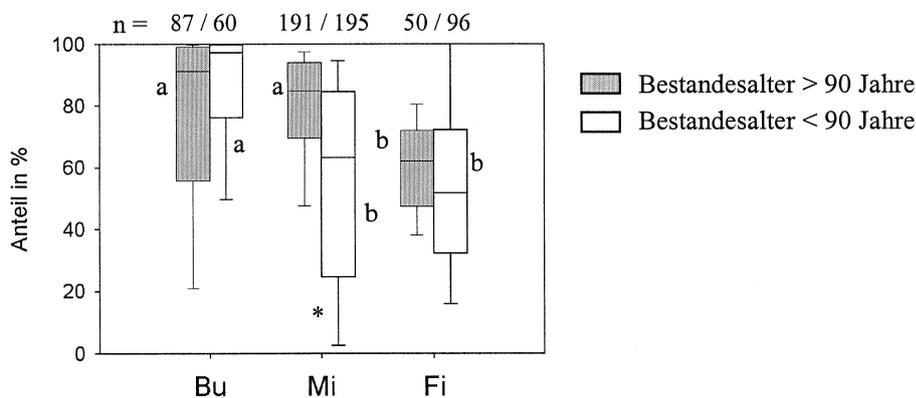


Abb. 9: Anteile von *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula luzuloides*, *Oxalis acetosella* und *Polytrichum formosum* an der Deckungsgradsumme aller vorhandenen Arten der Bodenvegetation in Misch- und Reinbeständen (Flächengröße = 100 m²). Dargestellt sind Median, Quartil- und Dezilabstände. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede innerhalb einer Altersstufe, Sterne markieren Unterschiede zwischen den Altersstufen eines Bestandestyps.

In den Mischbeständen zeigen die Deckungsgrade der Vegetationsschichten teilweise Beziehungen zum Fichtenanteil (Abb. 10). Sowohl in den Alt- als auch in den Jungbeständen steigen die Deckungsgrade der Baumschicht mit zunehmender Präsenz der Buche. Im Gegensatz zu Buchen-Reinbeständen kann die Baumschicht in Mischbestandsflächen mit vollkommener Buchendominanz jedoch auch verhältnismäßig geringe Deckungswerte von unter 70 % aufweisen. Anhand von Abbildung 10 wird, wie auch durch die hohen Spannen der Werte in Abbildung 8, der zum Teil sehr lückige Aufbau der älteren Mischbestände deutlich. Auf einigen 100 m²-Flächen beträgt der Deckungsgrad der Baumschicht unter 50 %.

Während in der Mooschicht in beiden Altersstufen eine positive Korrelation zwischen Deckungsgraden und Fichtenanteil besteht, konnte für die Krautschicht nur innerhalb der unter 90-jährigen Bestände eine signifikante Beziehung zum Fichtenanteil nachgewiesen werden (Abb. 10). Die Bodenvegetation der älteren Mischbestände weist unabhängig vom Fichtenanteil hohe Deckungsgrade auf. Auch hier grenzt sich das Bild der Bodenvegetation von kleinflächig durch die Buchen dominierten Bereichen in Mischbeständen (mittlerer Deckungsgrad bei 25 %) auffällig von großflächigen Buchenwäldern mit ihren geringen Deckungsgraden (vgl. Abb. 8) ab.

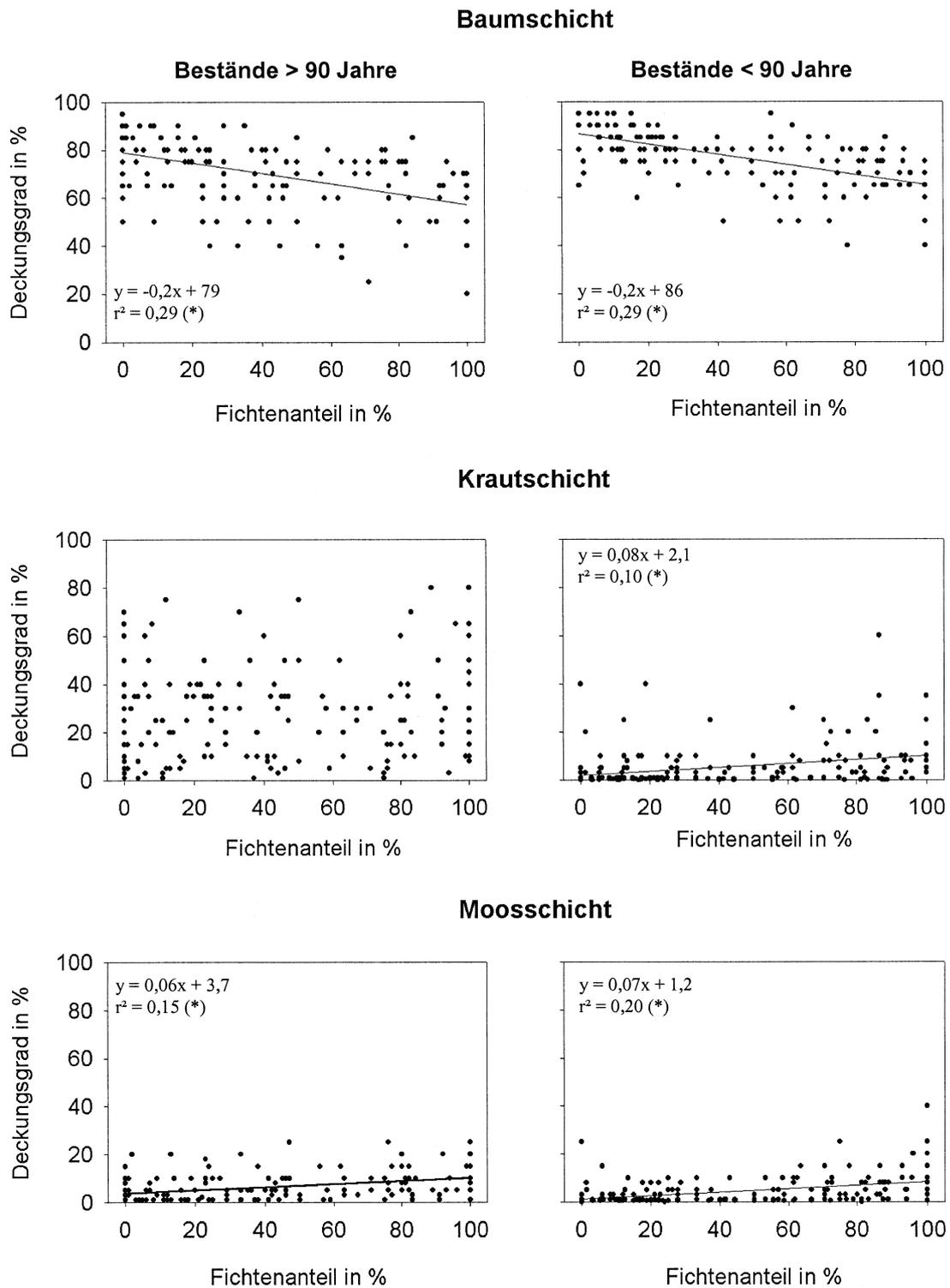


Abb. 10: Prozentuale Deckungsgrade von Baum-, Kraut- und Moosschicht in Buchen-Fichten-Mischbeständen bei zunehmendem Fichtenanteil (= prozentualer Anteil des Deckungsgrades der Fichte am Gesamtdeckungsgrad der Baumschicht), Flächengröße = 100 m².

6.2.4 Dominanzstruktur

a) Evenness-Werte und Berger-Parker-Indices

Die Dominanzstruktur eines Pflanzenbestandes ergibt sich aus der Gesamtheit der Dominanzanteile der Arten (STÖCKER & BERGMANN 1977). Für die Dominanzanteile der Arten können die jeweiligen Deckungsgrade als Maßzahlen dienen. Um einen Überblick über die Dominanzstruktur der untersuchten Bestände zu geben, werden in Tabelle 5 Evenness und Berger-Parker-Index verglichen. Diese Indices für die Artenverteilung wurden für die gesamte Bodenvegetation (Strauch-, Kraut- und Moosschicht) berechnet.

Die Evenness der Bodenvegetation weist für die Altbestände Unterschiede auf, die trotz statistischer Signifikanz als gering anzusehen sind. Die mittlere Evenness ist in Buchen-Altbeständen höher als in Fichtenbeständen, was eine stärkere Gleichverteilung der Arten auf dem Waldboden bedeutet. Die Dominanzstruktur in Mischbeständen steht zwischen diesen Extremen. Diese leichte Abnahme der Evenness von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen ist mit einem Rückgang der Streuung der Einzelwerte verbunden, der sich durch die Abnahme der Variationskoeffizienten verdeutlichen lässt. Die Dominanzstruktur der Bodenvegetation weist für die Untersuchungsflächen in Fichtenbeständen somit eine höhere Konstanz auf, während sie in Misch- und besonders in Buchenbeständen von Fläche zu Fläche stärker wechselt.

In den unter 90-jährigen Beständen ist dagegen die mittlere Evenness in Buchenbeständen am geringsten (Tab. 5). Dies erklärt sich vor allem durch die dort herrschende Artenarmut (Kap. 6.2.2). Auf zahlreichen Flächen kommt lediglich eine einzige Art vor, so dass die Evenness häufig Null beträgt. Umgekehrt können in den unter 90-jährigen Buchenbeständen sehr hohe Evenness-Werte erreicht werden, sobald eine weitere Art hinzutritt. Aufgrund der für alle Arten sehr niedrigen Deckungsgrade (keine Art erlangt Dominanz) ergeben sich in diesen Fällen Evenness-Werte nahe 100 %. Dies erklärt auch die hohen Streuungen der Einzelwerte in den jüngeren Buchen- und Mischbeständen.

Die Berger-Parker-Indices zeigen für Altbestände ein ähnliches Bild wie die Werte der Evenness und nehmen im Mittel signifikant von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen ab (Tab. 5). Die Indices für die jüngere Altersstufe lassen eine ähnliche Abstufung erkennen. Im Gegensatz zu den Variationskoeffizienten der Evenness-Werte bleiben die Berger-Parker-Indices im Vergleich der Bestandestypen und Altersstufen nahezu konstant und weisen lediglich für die jüngeren Mischbestände höhere Variation auf.

Tab. 5: Evenness-Werte und Berger-Parker-Indices der Bodenvegetation (Strauch-, Kraut- und Mooschicht) in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte, Buchstaben kennzeichnen signifikante Differenzen zwischen den Bestandestypen innerhalb einer Altersstufe, Sterne kennzeichnen Unterschiede zwischen den Altersstufen der Bestandestypen.

	Bestandesalter über 90 Jahre			Bestandesalter unter 90 Jahre		
	Bu	Mi	Fi	Bu	Mi	Fi
Mittlere Evenness (%)	63,5 a *	58,7 ab	55,4 b *	49,9 a *	63,1 a	65,4 b *
± Standardabweichung	25,4	15,4	11,2	39,4	30,7	14,6
Variationskoeffizient (%)	40,0	26,3	20,2	78,9	48,6	22,4
Mittlerer Berger-Parker-Index (%)	64,0 a	54,4 b	49,7 c	74,0 a	52,0 b	44,2 b
± Standardabweichung	19,8	18,0	16,1	26,9	24,9	15,5
Variationskoeffizient (%)	31,0	33,0	32,5	36,4	47,9	35,0

b) Dominanz-Diversitäts-Kurven

Maßzahlen wie Evenness- und Berger-Parker-Index bilden als Verhältniswerte lediglich die Relationen zwischen den Artdominanzen in den Pflanzengemeinschaften ab. Die Verteilung der absoluten Artmächtigkeiten innerhalb von Artengemeinschaften kann dagegen durch Dominanz-Diversitäts-Kurven grafisch veranschaulicht werden (MAGURRAN 1988, WILSON 1991). Für vegetationskundliche Untersuchungen bietet sich der prozentuale Deckungsgrad als einfach erfassbares Maß für die Häufigkeit bzw. die Dominanz einer Art an. Abbildung 11 gibt anhand von Rang-Dominanzkurven der Arten einen Einblick in die Dominanzstruktur von 19 als typisch anzusehenden Untersuchungsflächen, die sich jeweils aus 8 Flächen zu 100 m² zusammensetzen.

Wie bereits in Abschnitt 6.2.3 gezeigt, erreichen in allen Beständen nur sehr wenige Arten hohe Deckungswerte und bestimmen somit den Aspekt der Bodenvegetation. Vielmehr erreicht der Hauptteil aller Species auf sämtlichen Flächen lediglich Deckungsgrade von unter 1 %. Fichten-Altbestände und über 90-jährige Mischbestände zeigen vergleichbare Dominanz-Diversitäts-Kurven, die sich deutlich von jenen der Buchenbestände unterscheiden. In beiden Bestandestypen kommt eine höhere Artenzahl mit relativ hoher bis mittlerer Dominanz vor, was den im vorigen Abschnitt dargestellten Werten der Berger-Parker-Indices entspricht. Unter den Jungbeständen zeigen die Mischbestände wie schon beim Vergleich der Deckungsgrade (Kap. 6.2.3) und Artenzahlen (Kap. 6.2.2) größere Ähnlichkeit zu Buchen- als zu Fichtenbeständen. Fichten-Jungbestände weisen eine den Altbeständen ähnliche Verteilung der Dominanzwerte auf, die jedoch im einzelnen niedriger bleiben.

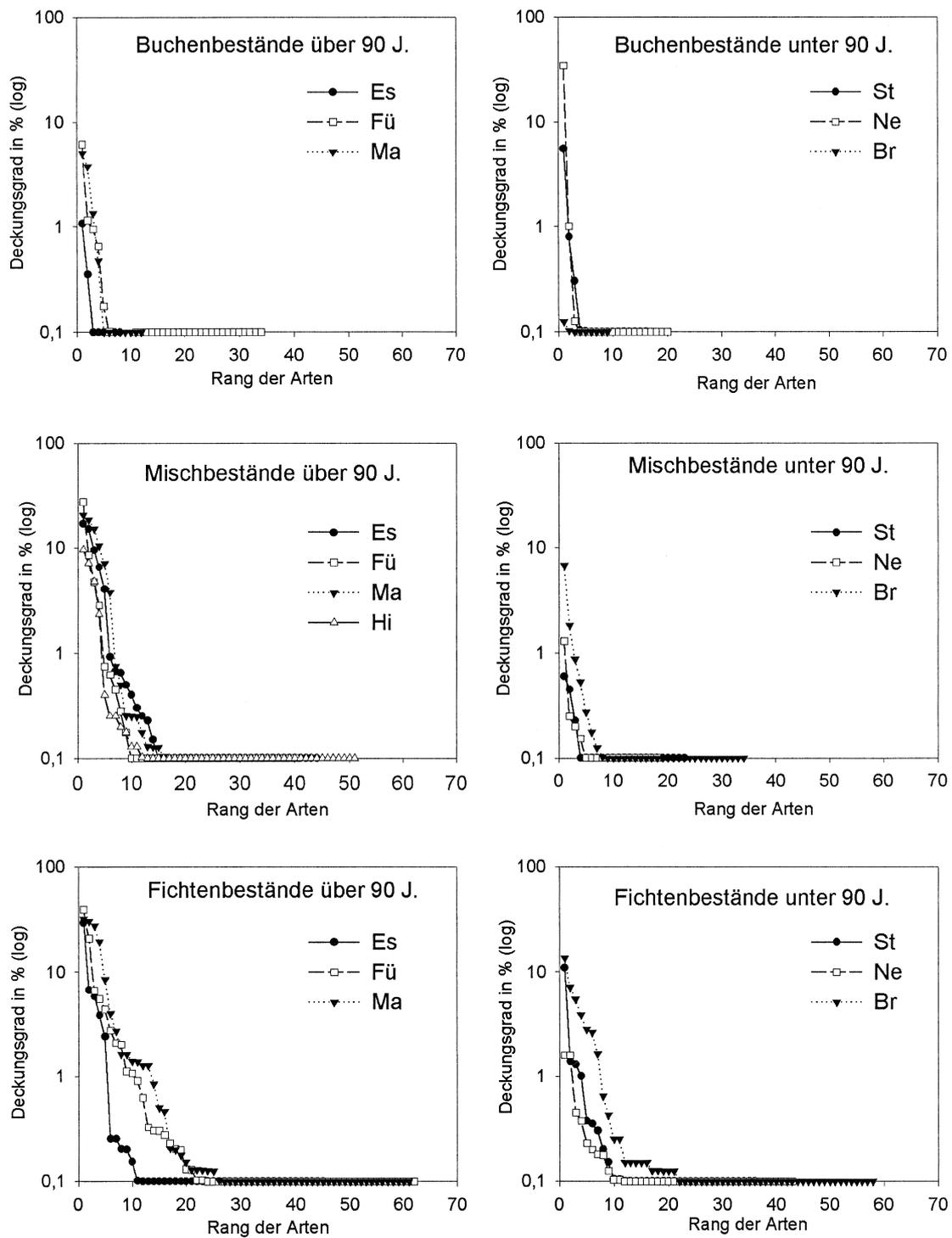


Abb. 11: Dominanz-Diversitäts-Kurven von 19 über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Bezugsflächen für jede Kurve stellen 800 m² umfassende Aufnahmeflächen dar, die sich durch Zusammenlegung von acht Teilflächen zu je 100 m² ergeben. Zu den Flächenabkürzungen vergleiche Abbildung 1.

6.2.5 Soziologische Artengruppen der Krautschicht

a) Pflanzensoziologische Gruppenspektren

Die Zuordnung der Arten der Krautschicht zu pflanzensoziologischen Gruppen wurde der Exkursionsflora von OBERDORFER (2001) entnommen. Diese Einstufung der Arten hat den Vorteil, dass eine Artengruppe abgegrenzt werden kann, die ihren Schwerpunkt allgemein in Wäldern (Laub- und Nadelwäldern) und waldähnlichen Vegetationseinheiten (z.B. Gebüsch) besitzt. Die soziologische Zuordnung nach ELLENBERG et al. (1992) stuft diese Arten, unter denen sich die häufigen Arten *Oxalis acetosella*, *Dryopteris dilatata* und *D. carthusiana* finden, größtenteils als indifferent ein. Diese Pflanzen bleiben aber weitgehend auf Wälder beschränkt und sind lediglich in Bezug auf die Waldgesellschaft als indifferent zu betrachten. Zusammen mit Laubwaldarten, Nadelwaldarten und Arten der Waldverlichtungen können diese Pflanzen zu einer Gruppe der „Waldarten“ im weitesten Sinn zusammengefasst werden.

Diese weit gefasste Gruppe der Waldarten zeigt in beiden Altersstufen der untersuchten Bestände einen anteilmäßigen Rückgang vom Hainsimsen-Buchenwald zu Misch- und Fichtenbeständen (Abb. 12). Dies kommt vor allem durch die relative Abnahme der Laubwaldarten zustande. Arten mit Schwerpunkt in Nadelwäldern dagegen, die fast ausschließlich

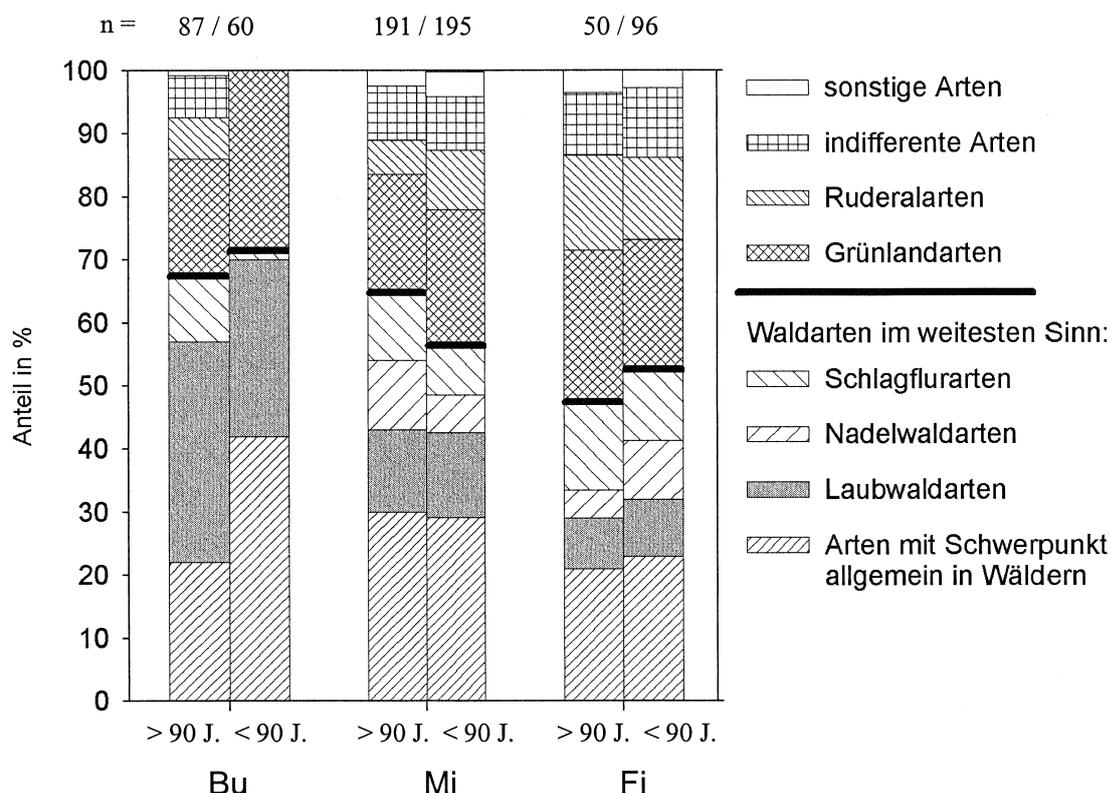


Abb. 12: Qualitative pflanzensoziologische Gruppenspektren der Gefäßpflanzen (ohne Jungwuchs von Buche und Fichte) in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (Flächengröße = 100 m²); Zuordnung der Arten nach OBERDORFER (2001).

durch *Trientalis europaea* oder *Vaccinium myrtillus* vertreten sind, fehlen in den Buchenbeständen ganz und treten nur bei Fichtenbeteiligung auf (vgl. Abschnitt 6.2.1). Ebenso zeigen die Arten der Waldverlichtungen wie z.B. *Epilobium angustifolium*, *Digitalis purpurea* und *Rubus idaeus* eine anteilmäßige Zunahme mit steigendem Fichtenanteil, die besonders innerhalb der jüngeren Altersstufe auffällig wird.

Dem relativen Rückgang der Waldarten in Fichten- und Mischbeständen steht die prozentuale Zunahme von Ruderalarten gegenüber, die besonders durch Arten wie *Stellaria media*, *Galeopsis bifida*, *Moehringia trinervia* oder *Impatiens parviflora* repräsentiert werden. Diese Zunahme ist in der jüngeren Altersstufe deutlicher ausgeprägt, wobei Ruderalarten in Buchenbeständen vollkommen fehlen.

b) Wald- und Nichtwaldarten

Der im vorigen Abschnitt beschriebene relative Rückgang der Waldarten in Misch- und Fichtenbeständen im Vergleich zu den Beständen des *Luzulo-Fagetum* ist nicht mit einer absoluten Abnahme walddtypischer Pflanzen verbunden. Dies verdeutlicht die Analyse der Artenzahlen von Waldarten und Arten mit Schwerpunkt außerhalb von Wäldern (Abb. 13), die hier kurz als „Nichtwaldarten“ bezeichnet werden. Der in Abschnitt 6.2.2 beschriebene Anstieg der α -Diversität von Buchenwäldern über Mischbestände zu Fichtenforsten kommt in beiden Altersstufen gleichermaßen durch eine Zunahme sowohl der Wald- als auch der Nichtwaldarten zustande. In fast allen Bestandestypen sind dabei mehr walddtypische Arten vertreten als Nichtwaldarten. Der in den Artengruppenspektren zu erkennende Rückgang der Waldarten wird somit ausschließlich durch eine Verschiebung der Gruppenstetigkeiten (vgl. Kap. 4.2) bewirkt. Allein in den Fichten-Altbeständen erreichen beide Großgruppen gleich hohe Artenzahlen.

Im Hinblick auf die Deckungsgradsumme dominieren in den Altbeständen die Waldarten deutlich über die Nichtwaldarten, die überhaupt nur in den Beständen des *Galio harcynici-Culto-Piceetum* höhere Deckungsgrade erreichen. In den jüngeren Beständen mit insgesamt sehr geringen Deckungsgraden in der Bodenvegetation sind Unterschiede zwischen den beiden Gruppen bedeutungslos.

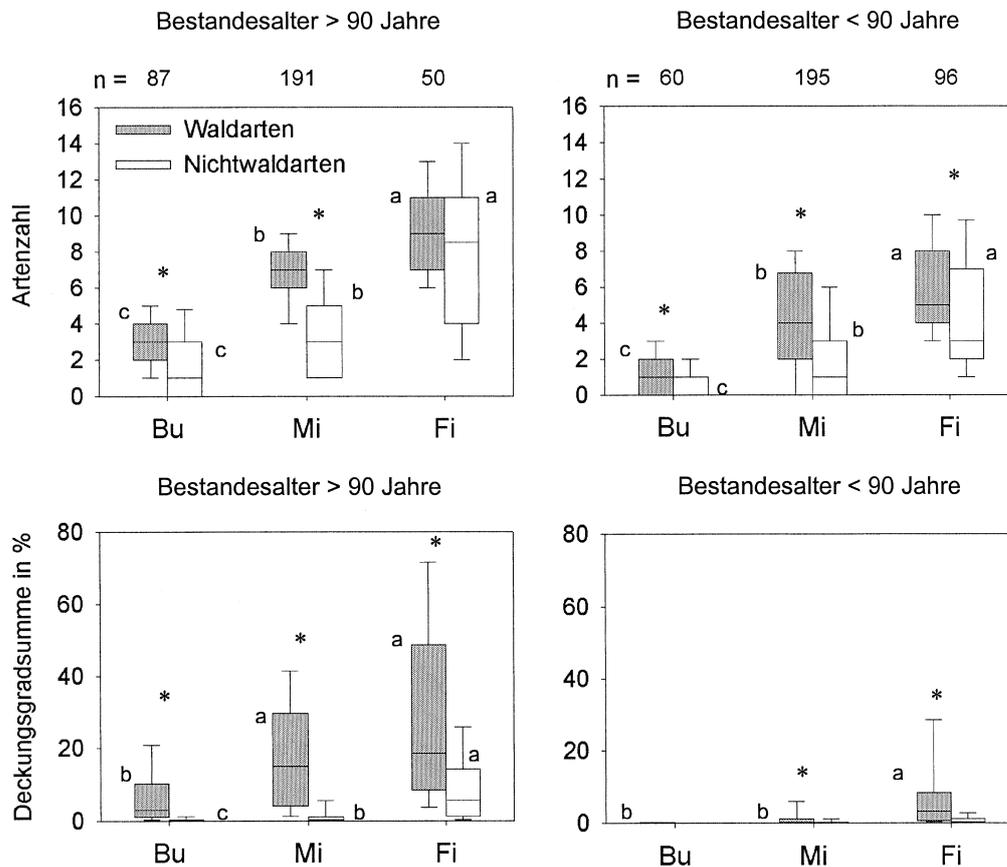


Abb. 13: Artenzahlen und Deckungsgradsummen von Wald- und Nichtwaldarten (Gefäßpflanzen ohne Jungwuchs von Buche und Fichte) in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (Flächengröße = 100 m²); dargestellt sind Median, Quartile und Dezile. Einstufung der Arten nach OBERDORFER (2001). Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Bestandestypen, Sterne markieren Signifikanzen zwischen den Artengruppen in einem Bestandestyp.

6.2.6 Hemerobie-Zeigerwertspektren

Der Terminus „Hemerobie“ wird von BLUME & SUKOPP (1976) als die Gesamtheit aller menschlichen Eingriffe in Ökosysteme bestimmt. KOWARIK (1988) entwickelt diesen Begriff weiter, indem er die Bewertung des Hemerobiegrades von denjenigen Kultureinflüssen abhängig macht, die der Entwicklung des Ökosystems auf einen Endzustand hin entgegenstehen. Je nach Stärke des anthropogenen Einflusses können mehrere Hemerobiestufen der Vegetation unterschieden werden (vgl. BLUME & SUKOPP 1976). Mit Hemerobie-Zeigerwertspektren lässt sich dieser Einfluss auf die Zusammensetzung der Vegetation quantifizieren. Für die Auswertung der Gefäßpflanzenflora der untersuchten Bestände im Solling wurden die Hemerobie-Zeigerwerte von KOWARIK (1988) verwendet, die dieser in Form einer

neunstufigen Skala für Berlin entwickelt hat. Für die Moose wurden die Zeigerwerte nach SCHAEPE (1986) benutzt, die ebenfalls für den Berliner Raum aufgestellt wurden.

Die quantitativen Hemerobie-Zeigerwertspektren der Kraut- und Strauchschicht grenzen die Misch- und Fichtenbestände in beiden Altersstufen durch hohe prozentuale Anteile von Arten meso- bis β -euhemerober Standorte (mäßiger bis stärkerer Kultureinfluss) deutlich von den Buchenbeständen ab (Abb. 14). Beispiele für solche Arten, die zudem hohe Deckungsgrade erreichen können, sind *Deschampsia flexuosa*, *Rubus idaeus*, *Impatiens parviflora* und *Agrostis capillaris*. Arten, die oligo- bis mesohemerobe Standorte kennzeichnen (schwacher bis mäßiger menschlicher Einfluss), sind lediglich durch die Niedermoorarten *Stellaria alsine* und *Carex canescens* sowie durch die Auwaldart *Impatiens noli-tangere* vertreten.

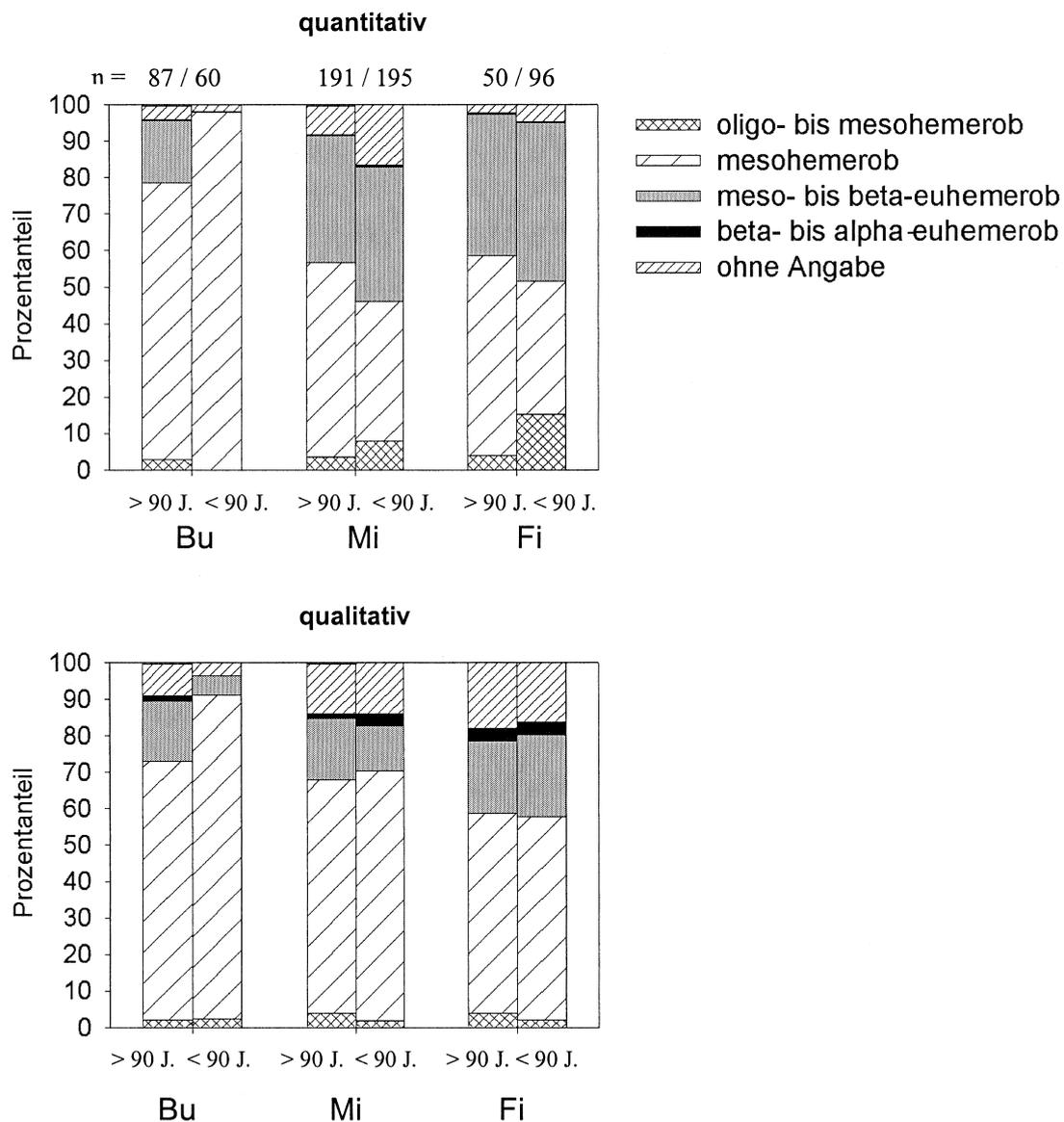


Abb. 14: Hemerobie-Zeigerwertspektren der Gefäßpflanzen (ohne Verjüngung von Buche und Fichte) in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Zuordnung der Arten nach KOWARIK (1988).

In den untersuchten Fichtenbeständen im Solling können diese Arten jedoch ebenfalls als Störungszeiger angesehen werden, wobei besonders *Stellaria alsine* und *Impatiens noli-tangere* kleinflächig Standorte mit gestörter Humusauflage bzw. mit freiliegendem Mineralboden besiedeln.

In den qualitativen Hemerobie-Zeigerwertspektren sind die genannten Unterschiede kaum erkennbar. Lediglich innerhalb der jüngeren Altersstufe zeigt sich eine Zunahme meso- bis α -euhemerober Arten parallel zum Fichtenanteil. Im Gegensatz zur quantitativen Auswertung werden aber höhere Anteile von Arten β - bis α -euhemerober Standorte (starker bis sehr starker anthropogener Einfluss) in den Fichtenforsten deutlich.

Die Analyse der Hemerobie-Zeigerwertspektren der Moose zeigt für die drei Bestandstypen und die beiden Altersstufen nur sehr geringe Unterschiede (Abb. 15). Die Artenspektren werden im Allgemeinen durch Arten dominiert, die meso- bis euhemerobe Standorte kennzeichnen. Bei den Arten mit Weiserwert für mesohemerobe Standorte handelt es sich um so häufige Moose wie *Polytrichum formosum*, *Dicranella heteromalla* und *Plagiothecium curvifolium*. Charakteristische Arten euhemerober Vegetationseinheiten (Ruderalgesellschaften, Wegböschungen, Nadelholzforsten) in den untersuchten Beständen sind nach SCHAEPE (1986) besonders *Brachythecium rutabulum* und *Eurhynchium praelongum*. Geringe Anteile von Arten oligo- bis ahemerober Standorte in Fichten- und Mischbeständen kommen durch das Auftreten einiger Moose zustande, die in den untersuchten Beständen selten sind (*Pellia epiphylla*, *Thuidium tamariscinum* u.a.). Höhere Anteile von Arten, denen SCHAEPE (1986) keinen Wert zuordnet, finden sich vor allem in Fichtenbeständen und sind größtenteils durch das Auftreten von *Plagiothecium undulatum* bedingt.

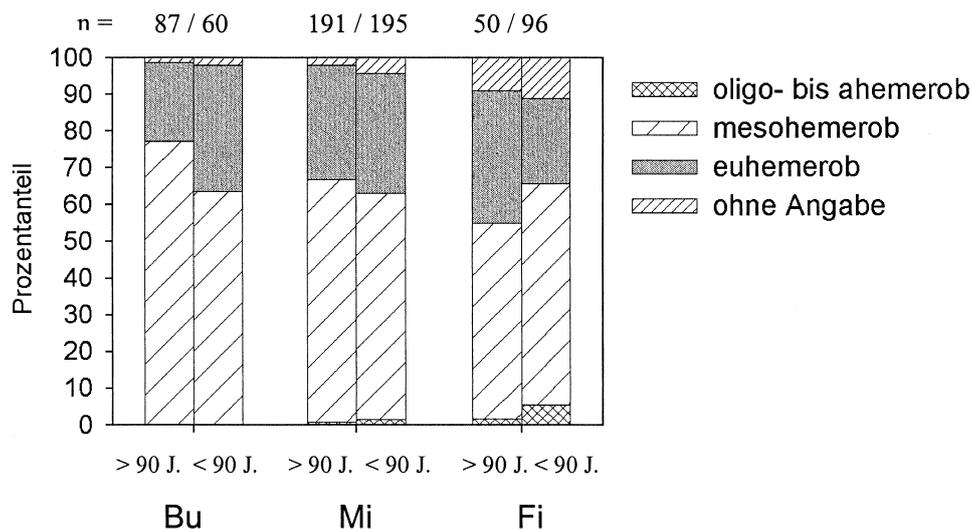


Abb. 15: Qualitative Hemerobie-Zeigerwertspektren der Moose in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Zuordnung der Arten nach SCHAEPE (1986).

6.2.7 Ausbreitungstypen der Samenpflanzen

Die qualitativen Spektren der Ausbreitungstypen der Samenpflanzen zeigen für Misch- und Fichtenbestände gegenüber Buchen-Reinbeständen eine Zunahme der Anteile von Arten, die ausschließlich durch den Wind verbreitet werden (Abb. 16). In allen drei Bestandestypen ergibt sich außerdem eine anteilmäßige Zunahme dieser Arten mit dem Bestandesalter. In der jüngeren Altersstufe fehlen Arten mit ausschließlich anemochorer Verbreitung in Misch- und Buchenbeständen nahezu gänzlich und sind nur in Fichtenbeständen mit leicht erhöhten Anteilen vorhanden.

Werden die fakultativ anemochoren Arten hinzugenommen, so bildet die Gruppe der windverbreiteten Pflanzen in Misch- und Fichtenbeständen beider Altersstufen die stärkste Artengruppe. Die Gruppe ausschließlich anemochorer Arten ist besonders durch Weidenröschen-Arten wie *Epilobium angustifolium*, *E. montanum* und *E. ciliatum* vertreten. Daneben sind viele in den untersuchten Beständen seltene und fast ausschließlich in Fichtenbeständen auftretende Arten windverbreitet. Diese Arten breiten sich besonders von Waldwegen her in die Bestände aus. Zu dieser Gruppe gehören *Cirsium palustre*, *Cirsium arvense*, *Senecio sylvaticus*, *Senecio ovatus*, *Sonchus spec.* und *Taraxacum officinale*, deren Auftreten in den untersuchten Waldbeständen als mehr oder weniger zufällig zu erachten ist.

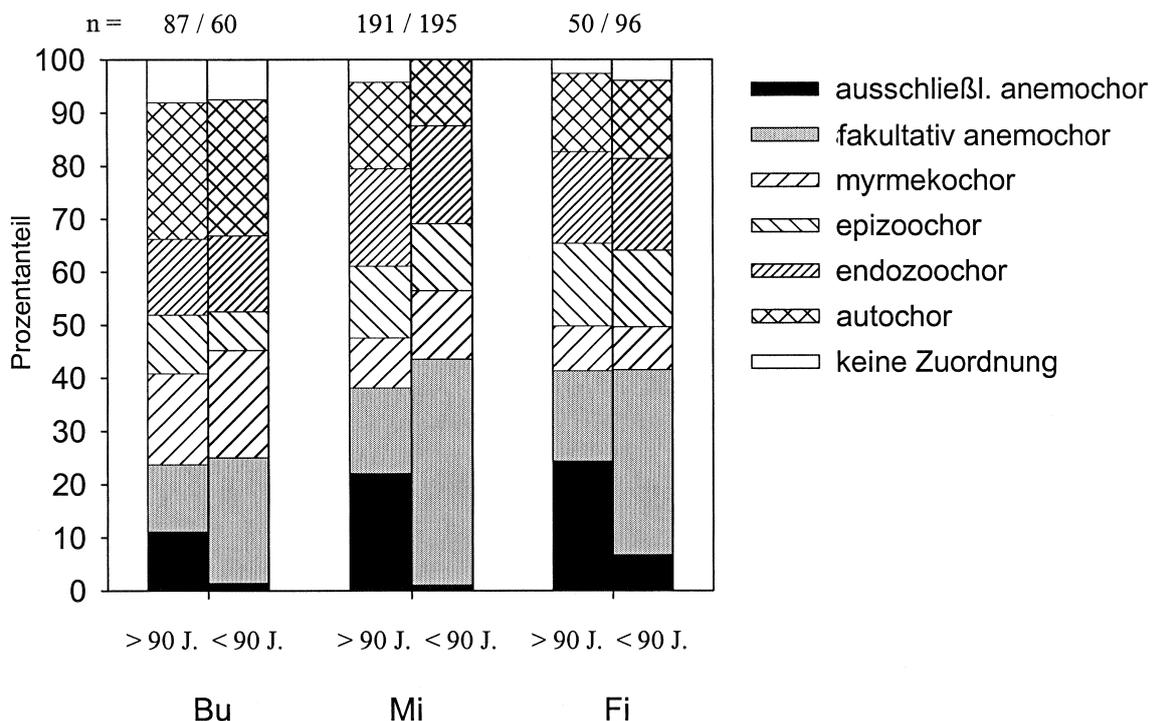


Abb. 16: Qualitative Spektren der Ausbreitungstypen der Samenpflanzen (ohne Verjüngung von Buche und Fichte) in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Zuordnung der Arten nach FRANK & KLOTZ (1990).

6.2.8 Lebensformtypen der Gefäßpflanzen

a) Verteilung

Die qualitativen Lebensformspektren der Gefäßpflanzen (Kraut- und Strauchschicht) verdeutlichen die Dominanz von Hemikryptophyten in der Bodenvegetation der Waldbestände im Solling (Abb. 18). Die Vorherrschaft dieser Lebensform entspricht den für Mitteleuropa typischen Verhältnissen (ELLENBERG 1996). Die Phanerophyten dagegen werden vor allem durch die Baumverjüngung repräsentiert. Fichten- und Mischbestände zeichnen sich gegenüber den Beständen des *Luzulo-Fagetum* durch eine Zunahme von Zwergsträuchern (holzigen Chamaephyten) aus, die fast ausschließlich durch *Vaccinium myrtillus* vertreten sind. Daneben wird der Anteil der Chamaephyten weiterhin durch krautige Arten wie besonders *Galium saxatile* erhöht, das sich gleichzeitig aber auch wie eine Staude verhalten kann (vgl. ELLENBERG et al. 1992). Therophyten erreichen in den Fichtenbeständen ihre höchsten Anteile am Artenspektrum und sind z.B. durch *Stellaria media* und *Impatiens parviflora* vertreten.

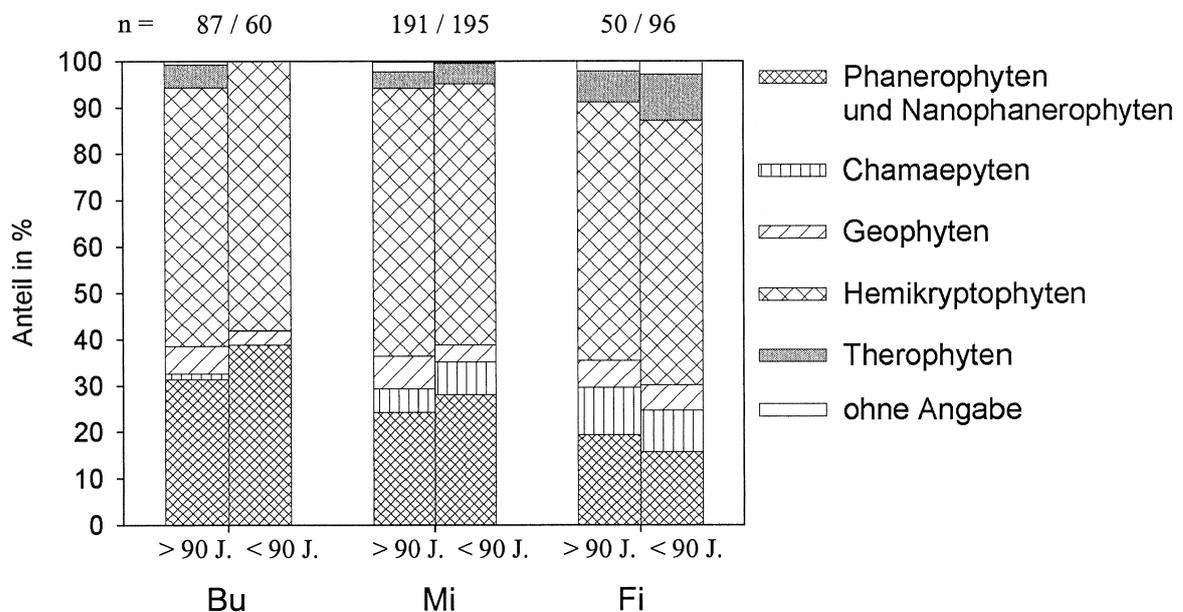


Abb. 17: Qualitative Anteile von Lebensformtypen nach Raunkiaer in der Kraut- und Strauchschicht von Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (100 m²-Flächen). Zuordnung der Arten nach ELLENBERG et al. (1992).

b) Diversität

Diversitätsindices auf dem Niveau der Pflanzenarten wie z.B. die α -Diversität beschreiben nur einen Teilaspekt der Gesamtdiversität des Pflanzenbestandes, der als „taxonomische Diversität“ aufgefasst werden kann (HOBÖHM 2001). Angaben über diese Diversität auf Art-niveau erlauben jedoch keine Aussage über die Vielfalt der Attribute der Arten wie z.B.

Lebensform und Produktivität, welche die funktionalen Abläufe im Pflanzenbestand bestimmen (WALKER et al. 1999, MAYER & JAEDTKE 2001). Die Diversität der Lebensformtypen wird im Folgenden anhand des Shannon-Index' beschrieben. Die Berechnung erfolgt, indem die Deckungsgrade der Arten eines Lebensformtyps (Kraut- und Strauchschicht) aufsummiert werden und mit der Anzahl der Lebensformtypen als Gruppendeckungsgrad in den Index einfließen.

Die Diversität der Lebensformtypen zeigt ähnliche Verhältnisse wie die in Abschnitt 6.2.2 dargestellte Artendiversität der Bestände. In beiden Altersstufen nehmen die Werte von Buchen- zu Misch- und Fichtenbeständen zu, was in der jüngeren Altersstufe weitaus deutlicher ausfällt als bei der älteren (Abb. 18). Die maximale Diversität der Lebensformtypen tritt in den Fichtenforsten beider Altersstufen und in älteren Mischbeständen auf. Die höheren Shannon-Indices der Bodenvegetation dieser Bestände sind weniger durch eine stärkere Gleichverteilung der Lebensformtypen bedingt, als vielmehr durch die höhere Zahl von Lebensformen. In beiden Altersstufen weist die Bodenvegetation der Buchenbestände die geringste funktionale Diversität auf und erreicht in Jungbeständen ihren Minimalwert. Sowohl für die Buchen- als auch für die Mischbestände wird eine Zunahme der Lebensformdiversität mit zunehmendem Bestandesalter deutlich.

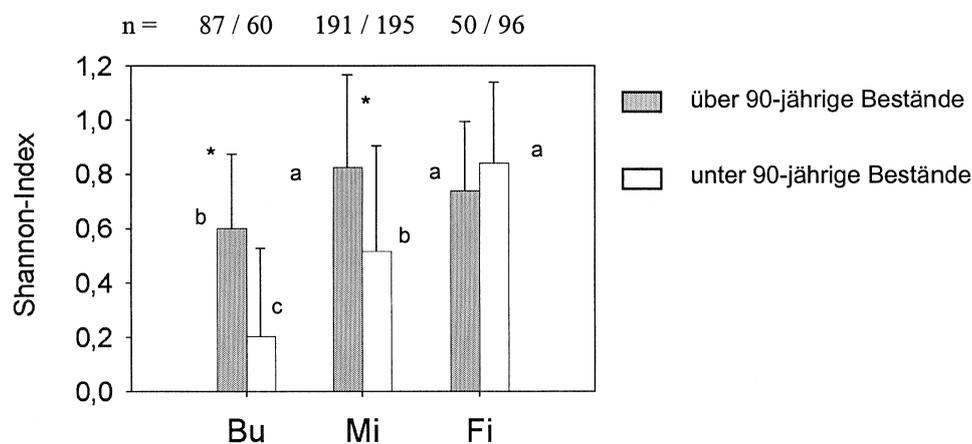


Abb. 18: Diversität der Lebensformgruppen (Gefäßpflanzen) in der Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen und Reinbeständen; mittlere Shannon-Indices und Standardabweichungen für 100 m²-Flächen. Buchstaben kennzeichnen Unterschiede innerhalb der Altersstufen, Sterne markieren signifikante Unterschiede zwischen den Altersstufen eines Bestandestyps.

6.2.9 Zusammenfassung

Der Baumartenwechsel von Beständen des Hainsimsen-Buchenwaldes über Flächen aus Buchen-Fichten-Mischbeständen zu Fichten-Reinbeständen ist in beiden Altersstufen mit einer deutlichen Veränderung des Artenspektrums der Waldbodenvegetation verknüpft. Dabei wird die Artengarnitur des Hainsimsen-Buchenwaldes jedoch nicht durch eine andere Artenkombination ersetzt, sondern durch das Auftreten neuer Arten in Buchen-Fichten-Mischbeständen

und Fichten-Reinbeständen lediglich erweitert bzw. verschoben. An dieser Erweiterung haben besonders die Moose hohen Anteil.

Diese Erweiterung ist gleichbedeutend mit einem Anstieg der α -Diversität in Misch- und Fichtenbeständen im Vergleich zu Buchen-Reinbeständen. Dabei bleiben in allen drei Bestandestypen die Artenzahlen der Gefäßpflanzen in den Jungbeständen niedriger als in den Altbeständen, während für die Mooschicht keine Unterschiede zwischen den Altersstufen bestehen. Die Verschiebung des Artenspektrums äußert sich in beiden Altersstufen besonders durch eine relative Abnahme von Waldarten (Gefäßpflanzen) bei gleichzeitiger Zunahme von Ruderalarten in Misch- und Fichtenbeständen sowie durch die Zunahme anemochorer Arten. Parallel zur Erhöhung der Artenvielfalt steigt auch die Diversität der Lebensformen. An der absoluten Erhöhung der α -Diversität der Gefäßpflanzen in Misch- und Fichtenbeständen sind jedoch waldbundene Arten und Nichtwaldarten gleichermaßen beteiligt.

In beiden Altersstufen sinkt mit zunehmender Beteiligung der Fichte der Deckungsgrad der Baumschicht. Während der Deckungsgrad der Krautschicht in den Altbeständen von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen deutlich zunimmt, bleibt er in den jüngeren Beständen unabhängig vom Bestandestyp gering. Bei den Moosen hingegen nimmt der Deckungsgrad im Gradienten zu, was sich auch innerhalb der Mischbestände bei steigendem Fichtenanteil nachweisen lässt.

Die Zusammensetzung der Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen ähnelt insgesamt stärker der Bodenvegetation in Fichten-Reinbeständen als der des Hainsimsen-Buchenwaldes:

- Misch- und Fichtenbestände haben eine große Zahl an Arten gemeinsam, die im Hainsimsen-Buchenwald nur selten vorkommen oder gänzlich fehlen. In Buchen-Fichten-Mischbeständen tritt aber keine einzige Art auf, die allein auf diesen Bestandestyp begrenzt bleibt. Mischbestände grenzen sich somit zwar deutlich von Buchenbeständen ab, weisen aber keine Trennarten gegen Fichtenbestände auf.
- Im qualitativen Artenspektrum von Fichten- und Mischbeständen sind Nadelwald- und Laubwaldarten nahezu gleich stark vertreten, während das Artenspektrum der Buchenbestände durch Laubwaldarten dominiert wird und Nadelwaldarten fehlen.
- In Fichten- und Mischbeständen wird die quantitative Zusammensetzung der Bodenvegetation stärker durch Arten meso- bis β -euhemerober Standorte geprägt als in Buchenbeständen. Das Auftreten dieser Artengruppe unterstreicht den anthropogenen Charakter dieser Bestandestypen.

Diese Tendenzen sind in den über 90-jährigen Beständen deutlicher ausgeprägt als bei den jüngeren Beständen. In den unter 90-jährigen Beständen bestehen im quantitativen Aufbau der Bodenvegetation in den Buchen-Fichten-Mischbeständen teilweise Gemeinsamkeiten mit Buchenbeständen. So bleibt der Deckungsgrad der Krautschicht in den Mischbeständen dieser Altersstufe ähnlich gering wie in den Beständen des *Luzulo-Fagetum*.

6.3 Standortsbedingungen

6.3.1 Lichtverhältnisse

Der phänologische Höhepunkt der Bodenvegetation in den untersuchten Beständen liegt in den Sommermonaten. Durch Messungen des relativen Lichtgenusses zur Zeit der Vollblaubung der Buche von Mitte Juni bis Ende August werden die lichtklimatischen Bedingungen für die Waldbodenpflanzen daher ausreichend beschrieben. Um ein vollständigeres Bild der Lichtverhältnisse am Waldboden zu geben, wurden in Buchen- und Mischbeständen zusätzliche Messungen im Spätwinter (unbelaubter Zustand der Buche) durchgeführt.

a) Bedingungen im Sommer

Für alle drei verglichenen Bestandestypen bestehen positive Korrelationen zwischen dem Alter der Bestände und dem relativen Lichtgenuss am Waldboden (Abb. 19). Die mittleren Lichtverhältnisse weisen daher in allen drei Bestandestypen erhebliche Unterschiede zwischen den beiden verglichenen Altersstufen auf (Abb. 20). In den unter 90-jährigen Beständen herrschen insgesamt deutlich ungünstigere Strahlungsbedingungen als in den Altbeständen. Diese Differenzen zwischen Alt- und Jungbeständen sind bei den Mischbeständen am stärksten und bei den Buchenbeständen am geringsten.

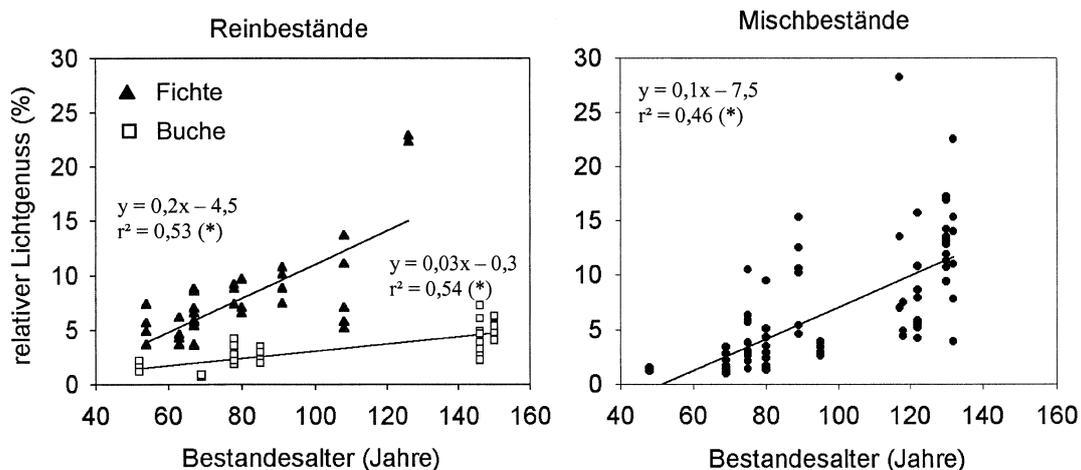


Abb. 19: Relativer Lichtgenuss in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte in Abhängigkeit vom Bestandesalter (400 m²-Flächen).

In beiden Altersstufen weisen die Buchen-Reinbestände die ungünstigsten lichtklimatischen Bedingungen auf und unterscheiden sich signifikant sowohl von Fichten- als auch von Mischbeständen (Abb. 20). Insbesondere in jungen Buchenbeständen können sehr geringe relative Beleuchtungsstärken von bis zu 1 % erreicht werden. Bei den Altbeständen unterscheiden sich Buchen-Fichten-Mischbestände und Fichtenbestände im Mittelwertvergleich der 100 m²-Flächen nicht. In der jüngeren Altersstufe ergibt sich dagegen eine sukzessive Zunahme der Werte von Buchen-Reinbeständen über Misch- zu Fichtenbeständen.

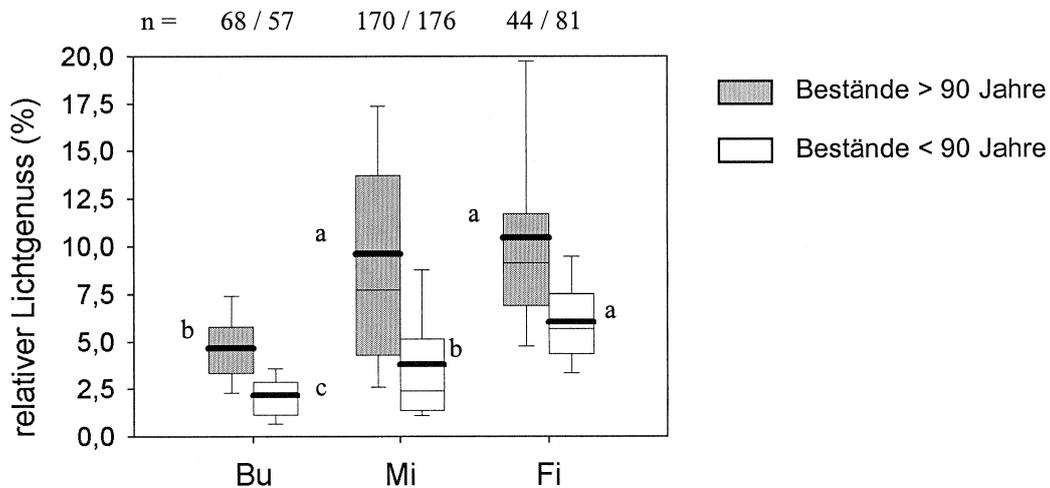


Abb. 20: Relativer Lichtgenuss in Höhe der Krautschicht (100 m²-Flächen) in Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte. Vergleich der Bestandestypen und Altersstufen. Dargestellt sind Mittelwert (fett), Median, Interquartil und Interdezilbereich. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Beständen einer Altersstufe.

Die untersuchten Buchen-Fichten-Mischbestände und die Bestände des *Galio harcynici-Culto-Piceetum* zeigen zwar mit höherem Alter keine Unterschiede in Bezug auf den mittleren relativen Lichtgenuss (Abb. 20), aber es bestehen auffällige Unterschiede in der Streuung der Einzelwerte. Die untersuchten Mischbestände zeichnen sich im Vergleich zu Reinbeständen durch eine höhere Spannbreite der Lichtverhältnisse am Waldboden aus (Tab. 6).

Tab. 6: Daten zur Variation der Lichtverhältnisse am Waldboden in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Grundlage bilden die Messungen auf den 100 m²-Flächen.

	Bestände über 90 Jahre			Bestände unter 90 Jahre		
	Bu	Mi	Fi	Bu	Mi	Fi
Variationskoeffizient (%)	38	74	63	56	90	38
Durchschnittliche betragsmäßige Abweichung vom Mittelwert	1,5 c	5,4 a	4,1 b	1,0 b	2,6 a	1,9 a

Die hohe Variabilität des relativen Lichtgenusses in Mischbeständen kann zum einen durch die breite Spanne der Deckungsgrade der Baumschicht (vgl. Kap. 6.2.3) erklärt werden, zu denen der relative Lichtgenuss am Waldboden eine enge Beziehung aufweist (Abb. 21). Darüberhinaus besteht in beiden Altersstufen eine schwache, aber signifikante positive Korrelation zwischen dem Fichtenanteil in der Baumschicht und dem relativen Lichtgenuss am Waldboden (Abb. 22). Für fichten- wie für buchenreiche Flächen in Mischbeständen zeigen die Lichtverhältnisse am Waldboden hierbei Ähnlichkeiten zu den entsprechenden großflächigen Reinbeständen. Dennoch werden besonders für einige buchenreiche Flächen innerhalb der Altbestände große Unterschiede zu den untersuchten Reinbeständen deutlich. Diese Differenzen sind durch Randeffekte (benachbarte fichtenreiche oder lückigere Bestandesteile) sowie durch eine im Vergleich zu den Reinbeständen geringere Deckung der Baumschicht zu erklären (vgl. Kap. 6.2.3).

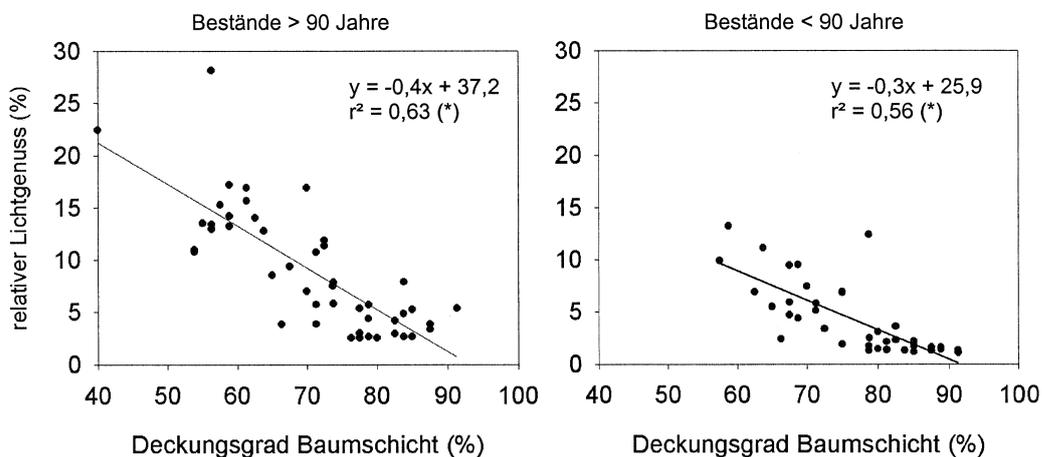


Abb. 21: Korrelationen zwischen prozentualem Deckungsgrad der Baumschicht und relativem Lichtgenuss am Waldboden von über und unter 90-jährigen Mischbeständen aus Buche und Fichte (Flächengröße = 400 m²).

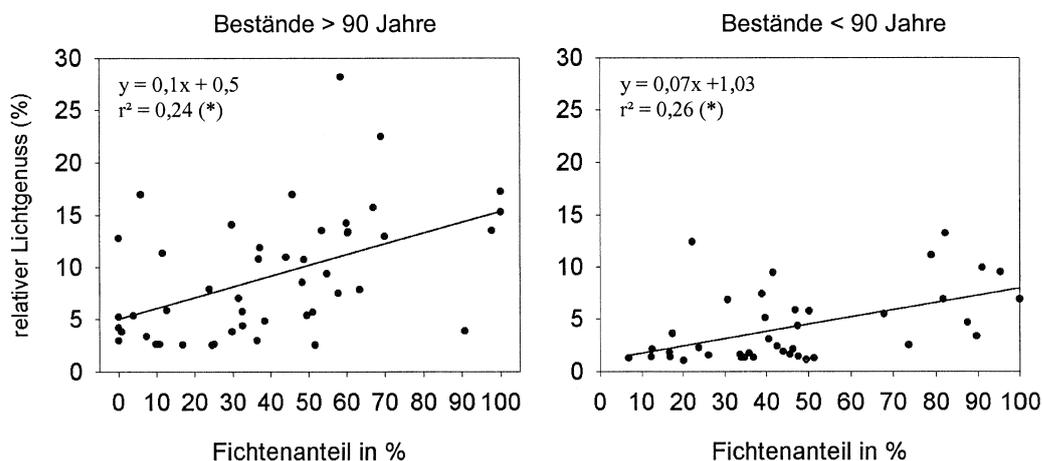


Abb. 22: Beziehungen zwischen relativem Lichtgenuss am Waldboden und Fichtenanteil (Anteil an der Deckungsgradsumme der Baumschicht) in Buchen-Fichten-Mischbeständen (Flächengröße = 400 m²).

b) Lichtverhältnisse im Spätwinter

Da in Fichtenbeständen sowohl im Winter als auch im Sommer nahezu gleichbleibende relative Beleuchtungsstärken herrschen (ELLENBERG 1996), werden im Folgenden ausschließlich die Verhältnisse in Buchen- und Buchen-Fichten-Mischbeständen dargestellt.

Im unbelaubten Zustand der Buche kehren sich die im vorigen Abschnitt beschriebenen Verhältnisse um. Der relative Lichtgenuss ist dabei im Mittel in Mischbeständen geringer als in Buchenbeständen (Abb. 23). Das Lichtklima in Mischbeständen zeigt sich im unbelaubten Zustand der Buche durch die Beteiligung der immergrünen Fichte insgesamt stärker abgemildert als in den Beständen des *Luzulo-Fagetum*. Mit steigendem Fichtenanteil nehmen die Differenzen zwischen den im Spätwinter ermittelten Maxima und den im Hochsommer gemessenen Werten in Mischbeständen ab (Abb. 24).

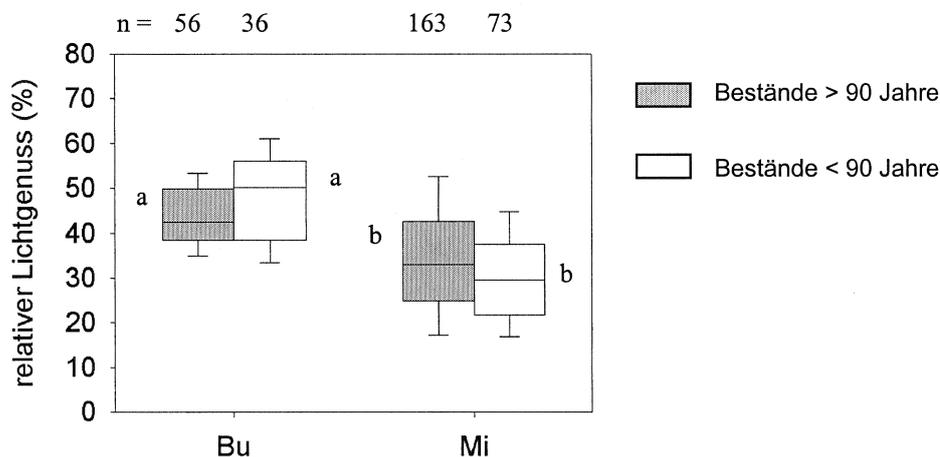


Abb. 23: Relativer Lichtgenuss in Buchen und Buchen-Fichten-Mischbeständen im Spätwinter (Flächengröße = 100 m²); Dargestellt sind Mediane, Quartile und Dezile.

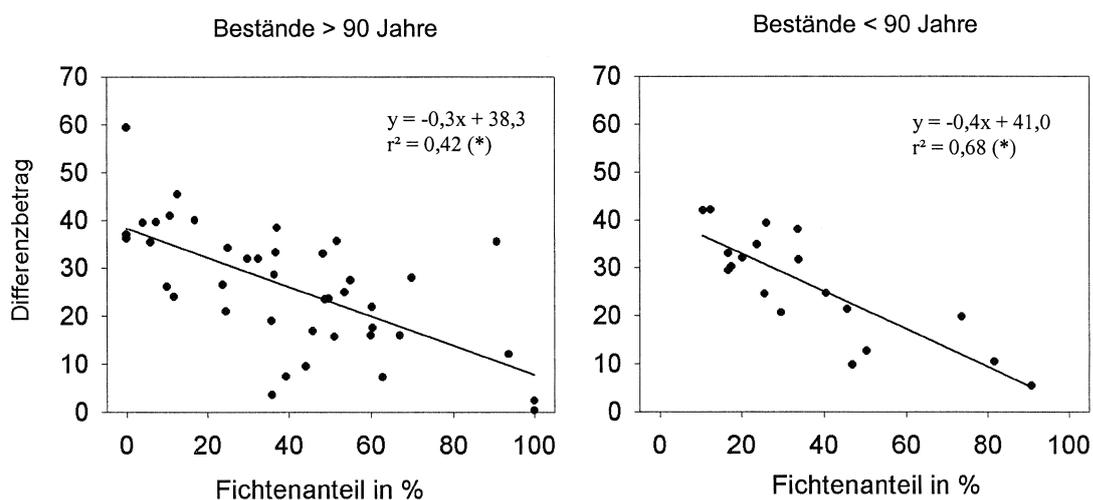


Abb. 24: Spannen (betragsmäßige Differenzen) zwischen relativem Lichtgenuss im Winter und Sommer in Beziehung zum Fichtenanteil in der Baumschicht der Buchen-Fichten-Mischbeständen (Flächengröße = 400 m²). Der Fichtenanteil ergibt sich als Anteil an der Deckungsgradsumme der Baumschicht bei voller Belaubung.

6.3.2 Bodenparameter

Messungen zu bodenchemischen Kenngrößen und zur Humusmächtigkeit wurden auf den Intensiv-Untersuchungsflächen durchgeführt (vgl. 4.4). Die Daten dienen vorrangig als Ausgangsmatrix für die multivariate Analyse der erfassten Pflanzenbestände. Im Folgenden wird eine kurze Übersicht zu den Tendenzen und zur Variabilität der Bodenbedingungen in den verglichenen Beständen und Altersstufen gegeben.

a) Mächtigkeit der Humusauflage

In den untersuchten Fichtenbeständen und Buchen-Fichten-Mischbeständen ist die Humusmächtigkeit im Mittel deutlich größer als in den Buchenbeständen, wobei sich die beiden Altersstufen nicht unterscheiden (Abb. 25). Für die Mischbestände zeigen sich weite Spannbreiten der Werte, die durch die kleinräumige Variabilität der Streuzusammensetzung zustande kommen. In beiden Altersstufen lässt sich in diesem Bestandestyp ein Einfluss des Fichtenanteils auf die Mächtigkeit der Humusauflage nachweisen (Abb. 26). Bestandespartien, in denen die Fichte dominiert und die daher hohe Anteile von Fichtenstreu am Waldboden aufweisen, zeigen ähnlich hohe Humusmächtigkeiten wie Fichten-Reinbestände. Die Bedingungen in buchenreichen Mischbestandsflächen hingegen sind mit jenen in Buchen-Reinbeständen zu vergleichen.

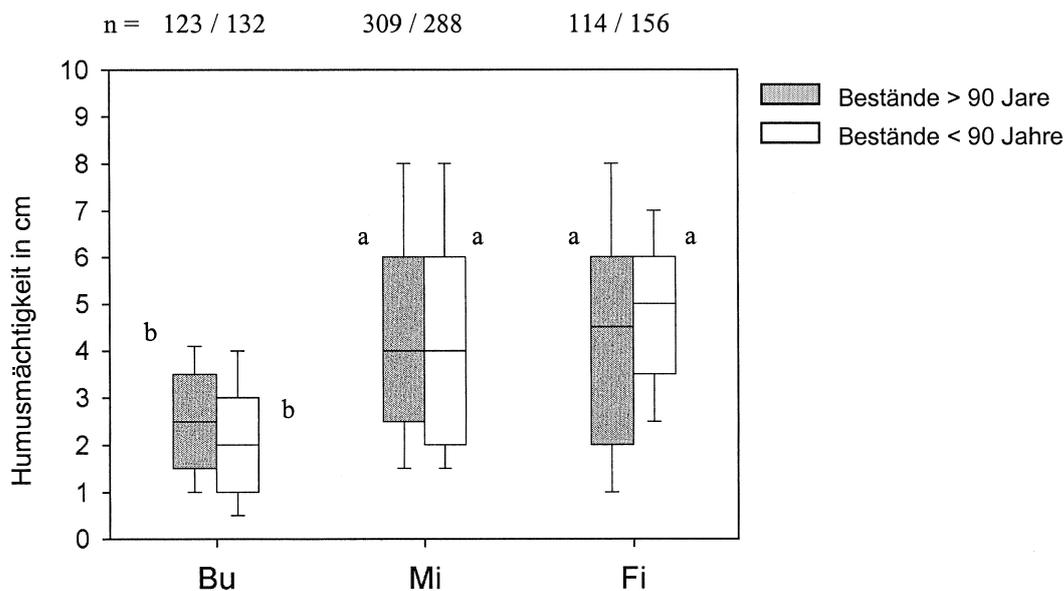


Abb. 25: Mächtigkeit der Humusauflage in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Dargestellt sind Median, Quartil- und Dezilabstände. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Beständen einer Altersstufe.

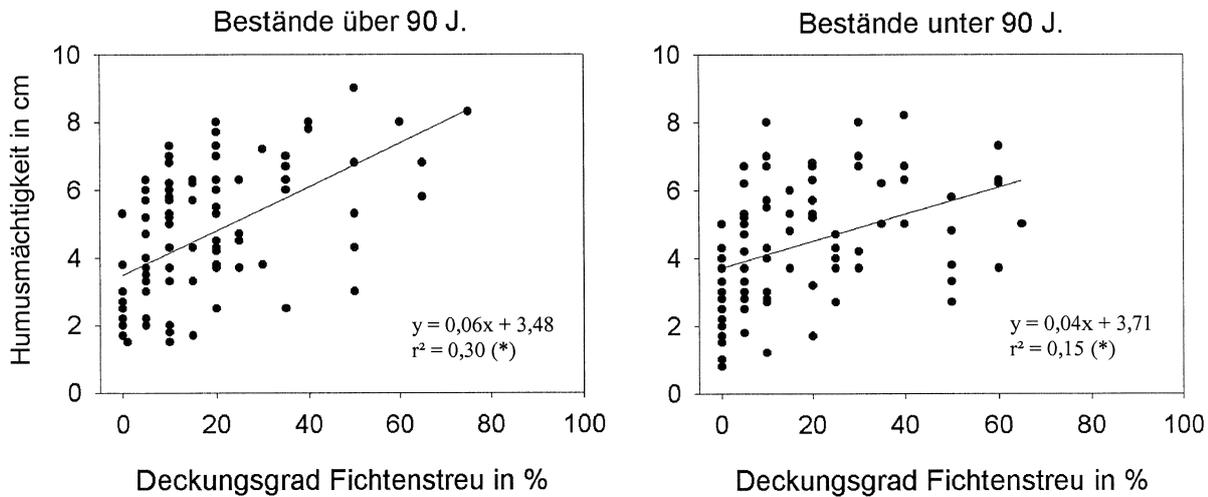


Abb. 26: Mächtigkeit der Humusauflage in den Mischbeständen aus Buche und Fichte: Beziehung zum prozentualen Deckungsgrad der Fichtenstreu (100 m²-Flächen).

b) pH-Werte

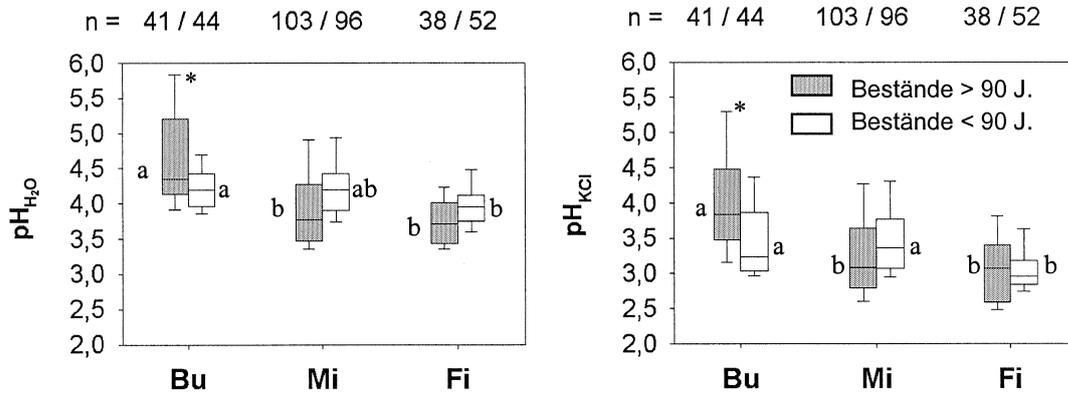
Für die Böden der untersuchten Bestände wurden pH-Werte ermittelt, die im Wesentlichen dem Aluminium- sowie dem Austauscher-Pufferbereich entsprechen. In Bezug auf die Bodenreaktion sind die untersuchten Waldstandorte nach ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG (1996) als stark bis sehr stark sauer einzustufen.

Die pH-Werte der Humusauflage in den drei Bestandestypen zeigen für die beiden Altersstufen unterschiedliche Tendenzen (Abb. 27). Innerhalb der Altbestände sind Misch- und Fichtenbestände durch gleichermaßen niedrige pH-Werte ausgezeichnet, die sich signifikant von jenen in Buchenbeständen unterscheiden. In den jüngeren Beständen hingegen ähneln die pH-Werte in Mischbeständen stärker jenen in Buchenwäldern. Im oberen Mineralboden hingegen sind diese Tendenzen nicht ausgeprägt. Die pH-Werte zeigen hier in Bezug auf ihren Medianwert über alle Bestände und Altersstufen ein nahezu einheitliches Bild.

Starke Schwankungen um den Medianwert treten vor allem in den älteren Buchen- und Mischbeständen auf. Starke positive Abweichungen wie sie besonders für die Buchenbestände gemessen wurden, sind als Auswirkung von Bestandeskalkungen zu betrachten. So wurden in einem Buchen-Altbestand im Revier Fürstenberg (vgl. Tab. 1) in der Auflage pH_{H2O}-Werte von über 5,5 gemessen. Der Bestand wurde wenige Jahre vor Durchführung der Bodenuntersuchungen gekalkt.

Innerhalb der Mischbestände bildet neben dem unterschiedlichen Ausmaß von Bestandeskalkungen wiederum die Heterogenität der Streuzusammensetzung eine bedeutsame Komponente, die zur Variation der Werte beiträgt. Mit zunehmendem Anteil von Fichtenstreu nehmen die pH-Werte der Humusauflage tendenziell ab (Abb. 28).

Humusauflage



Mineralboden (0 - 10 cm)

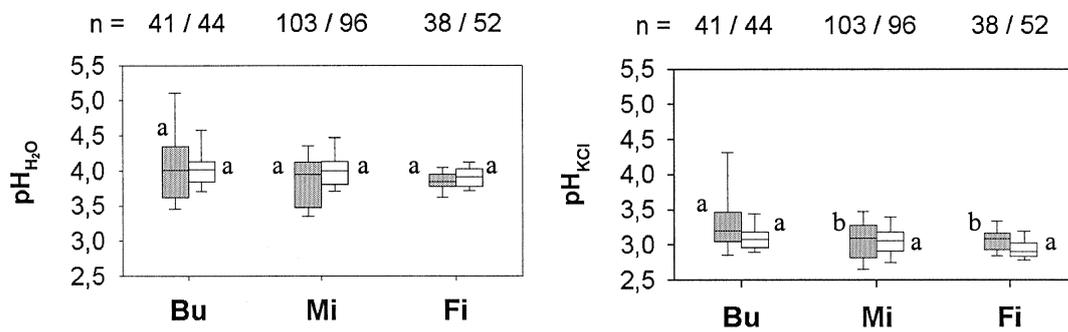


Abb. 27: pH-Werte in der Humusauflage und im oberen Mineralboden in über und unter 90-jährigen Rein- und Mischbeständen. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen Bestandestypen innerhalb einer Altersstufe, Sterne markieren Signifikanzen zwischen den Altersstufen.

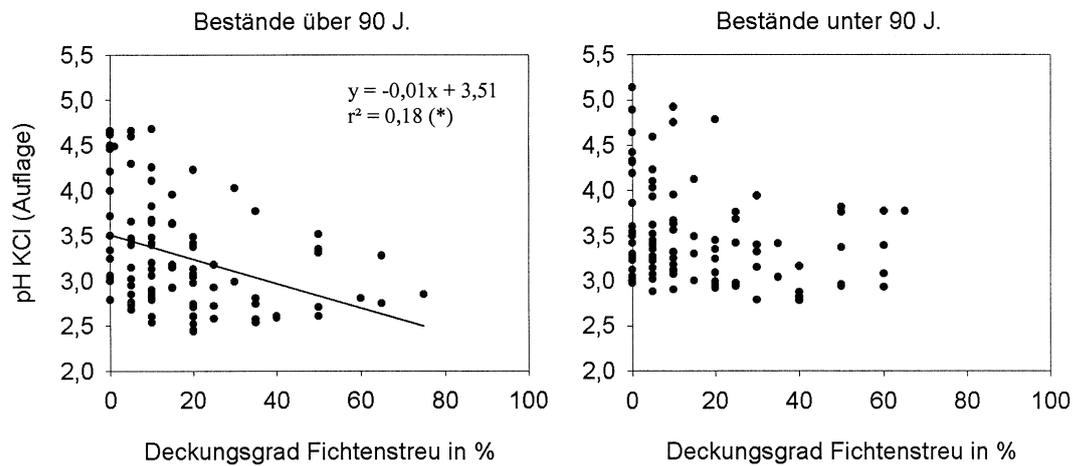


Abb. 28: Streuzusammensetzung (gemessen am prozentualen Deckungsgrad der Fichtenstreu) und pH-Werte in der Humusauflage in über und unter 90-jährigen Mischbeständen aus Buche und Fichte.

c) C/N-Verhältnisse

Die C/N-Verhältnisse der organischen Substanz in Humus und oberem Mineralboden (Tab. 7) sind in allen untersuchten Bestandestypen als mittel bis mäßig weit einzustufen (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1996) und bewegen sich in Bereichen, wie sie für Moderhumusformen typisch sind (SCHACHTSCHABEL et al. 1992).

Die Tendenz im Vergleich der Bestandestypen verläuft für die Humusauflage im Wesentlichen gleichsinnig zu jener der Bodenreaktion (Abb. 27). Die Böden in den über 90-jährigen Mischbeständen weisen im Mittel höhere C/N-Verhältnisse in der Humusauflage und im oberen Mineralboden auf als die Böden unter reiner Buche, wobei keine Unterschiede zu den Fichtenbeständen bestehen. In den jüngeren Beständen zeigt sich in der Humusauflage eine tendenzielle Abnahme der C/N-Verhältnisse mit zunehmendem Buchenanteil, während für den Mineralboden keine Unterschiede nachweisbar sind. Indem die untersuchten Jungbestände signifikant niedrigere Werte aufweisen als die Altbestände, ergeben sich auffällige Unterschiede im Vergleich der Altersstufen.

Tab. 7: Mittelwerte und Spannen der C/N-Verhältnisse in Humusauflage und oberem Mineralboden der Intensiv-Untersuchungsflächen in Buchen-, Misch- und Fichtenbeständen. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Bestandestypen in einer Altersstufe.

Bestände über 90 Jahre		Bu	Mi	Fi
Anzahl der Flächen		9	22	8
Humusauflage	Mittelw.	23,3 b	24,7 ab	25,4 a
	Min.-Max.	21,9 - 25,0	22,6 - 27,1	23,7 - 27,4
Mineralboden (0 - 10 cm)	Mittelw.	23,2 b	26,9 a	25,7 a
	Min.-Max.	21,7 - 24,2	23,7 - 31,9	23,2 - 39,6
Bestände unter 90 Jahre				
Anzahl der Flächen		10	23	12
Humusauflage	Mittelw.	19,9 c	21,2 b	23,6 a
	Min.-Max.	18,5 - 21,2	19,7 - 22,8	21,8 - 26,9
Mineralboden (0 - 10 cm)	Mittelw.	18,0 a	19,6 a	21,3 a
	Min.-Max.	16,6 - 20,8	17,4 - 21,8	17,3 - 25,7

d) Effektive Kationen-Austauschkapazität (Ak_e)

Die oberen Mineralbodenhorizonte (0 - 10 cm) in den untersuchten Waldbeständen weisen effektive Kationen-Austauschkapazitäten von rund 85 - 115 mmol_c/kg auf (Tab. 8), die nach ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (1996) als mittelmäßig einzuschätzen sind. Die Einzelwerte der untersuchten Flächen schwanken dabei sehr stark.

Zwischen dem Bestandestyp und der Austauschkapazität sind keine Beziehungen nachweisbar. Für die untersuchten Böden kann vielmehr davon ausgegangen werden, dass deren Austauschkapazität hauptsächlich durch den Tongehalt beeinflusst wird, der je nach geologischen Gegebenheiten (z.B. Tongehalt des anstehenden Gesteins) kleinräumig variieren kann. Bestandeskalkungen haben dagegen keinen Einfluss auf die Austauschkapazität der Böden

(LEHNARDT 1998). Aufgrund der niedrigen pH-Werte im oberen Mineralboden ist außerdem anzunehmen, dass die vorhandene organische Substanz nur einen geringen Anteil zur A_{k_e} beiträgt (SCHACHTSCHABEL et al. 1992).

Tab. 8: Mittlere effektive Kationen-Austauschkapazität (mmol_e/kg) im oberen Mineralboden der Intensiv-Untersuchungsflächen (400 m^2) in Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte.

	Bestände über 90 Jahre			Bestände unter 90 Jahre		
	Bu	Mi	Fi	Bu	Mi	Fi
Anzahl der Flächen	9	22	8	10	23	12
Median	92,8	108,6	107,3	87,9	85,4	109,7
Min. - Max.	83,8 - 171,4	83,7 - 130,8	96,2 - 122,5	43,7 - 158,0	39,0 - 132,9	72,3 - 163,8

Die Zusammensetzung des Kationenbelages im oberen Mineralboden der untersuchten Bestände ist teilweise durch Kalkungsmaßnahmen beeinflusst. Besonders in den Buchenbeständen und älteren Mischbeständen erreicht die Basensättigung (Summe der Anteile von Ca, Mg, K und Na an der Austauscherbelegung) sehr hohe Maximalwerte (Tab. 9). Die Medianwerte der Basensättigung von über 30 % in den Altbeständen sind in allen drei Bestandestypen gegenüber Werten in ungekalkten sauren Braunerden (vgl. ELLENBERG et al. 1986, ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1996 und LEHNARDT 1998) deutlich erhöht. Der Anteil der basenbildenden Kationen wird hierbei ausschließlich durch Ca- und Mg-Ionen bestimmt.

Tab. 9: Relative Austauscherbelegung (%) im oberen Mineralboden der Intensiv-Untersuchungsflächen in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. BS = Basensättigung = Summe der Anteile von Ca, Mg, K, und Na.

Bestände über 90 Jahre									
	H	Al	Fe	Mn	K	Na	Mg	Ca	BS
Bu									
Median	21,6	6,2	20,7	1,8	1,6	1,1	14,7	28,5	44,3
Min. - Max.	0,0 - 34,5	0,3 - 15,2	0,3 - 29,7	0,4 - 3,2	0,7 - 1,7	0,5 - 2,0	6,7 - 39,3	16,9 - 66,5	29,2 - 96,1
Mi									
Median	26,3	8,0	25,8	1,4	1,3	1,05	9,5	20,2	33,1
Min. - Max.	5,2 - 41,1	1,2 - 17,8	13,8 - 34,2	0,3 - 12,4	1,0 - 2,3	0,6 - 2,3	5,6 - 24,2	11,0 - 54,8	20,4 - 71,3
Fi									
Median	25,4	12,1	26,5	0,5	1,0	1,0	9,8	21,4	33,9
Min. - Max.	12,3 - 39,8	8,5 - 55,3	4,2 - 34,9	0,1 - 4,3	0,8 - 1,3	0,5 - 1,5	2,3 - 12,7	7,5 - 41,8	13,2 - 54,5
Bestände unter 90 Jahre									
	H	Al	Fe	Mn	K	Na	Mg	Ca	BS
Bu									
Median	24,4	43,9	3,1	1,8	1,2	0,4	3,3	8,7	14,8
Min. - Max.	2,8 - 60,4	4,7 - 72,8	0,0 - 11,5	0,5 - 4,9	0,9 - 2,7	0,2 - 0,5	1,6 - 36,9	4,4 - 48,7	7,5 - 86,9
Mi									
Median	31,5	42,5	3,0	0,5	1,3	0,4	8,2	17,7	26,7
Min. - Max.	10,3 - 70,2	0,0 - 59,4	0,0 - 8,8	0,1 - 3,5	0,6 - 2,7	0,2 - 0,9	1,5 - 25,2	5,6 - 33,4	9,0 - 58,9
Fi									
Median	30,7	43,5	0,2	0,6	1,2	0,4	3,6	14,5	18,2
Min. - Max.	11,7 - 43,1	4,9 - 62,5	0,0 - 7,2	0,0 - 2,2	0,9 - 1,7	0,3 - 0,6	1,8 - 5,1	6,1 - 79,3	10,9 - 35,6

Die Standorte der unter 90-jährigen Bestände dagegen müssen nach den in Tabelle 9 dargestellten Daten größtenteils als basenarm bis mäßig basenversorgt eingestuft werden (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG 1996). Zwar wurde ein Großteil dieser Bestände nach Angabe der Forstämter ebenfalls gekalkt (vgl. Tab. 1), dies wird allerdings anhand der Mediane der Basensättigungswerte kaum deutlich. Al- und H-Ionen stellen auf diesen Flächen die bestimmende Fraktion am Austauscher dar. Im Vergleich mit den Standorten der Altbestände fallen dabei besonders die durchgehend höheren Anteile von Al-Ionen auf, die mit niedrigeren Anteilen von Fe-Kationen korrelieren.

6.3.3 Zusammenfassung

Die Lichtverhältnisse in den über 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbeständen entsprechen mit mittleren Lichtgenusswerten von circa 10 % den Bedingungen in den Fichten-Altbeständen, wogegen die Buchen-Altbestände nur einen mittleren Lichtgenuss von circa 5 % aufweisen. In der jüngeren Altersstufe zeigen alle drei Bestandestypen weitaus niedrigere Lichtgenusswerte als die Altbestände. Die unter 90-jährigen Mischbestände stehen dabei zwischen den durch die Reinbestände gebildeten Extremen. Kennzeichen der älteren Mischbestände im Vergleich zu Fichtenbeständen ist die hohe Variabilität des relativen Lichtgenusses am Waldboden, was durch die vielfältig wechselnden Deckungsgrade der Baumschicht bzw. durch die wechselnde Beteiligung der Hauptbaumarten erklärt werden kann.

Die Bedingungen im Oberboden der untersuchten Standorte werden deutlich durch die Gegenwart der Fichte beeinflusst. Alle Standorte mit Fichtenbeteiligung zeigen im Vergleich zu Buchenbeständen eine verstärkte Akkumulation organischer Substanz in der Humusauflage. Für die Mischbestände lässt sich eine signifikante Korrelation zwischen Fichtenanteil und der Humusmächtigkeit am Waldboden nachweisen.

Die untersuchten Standorte sind aufgrund der festgestellten pH-Werte als sauer bis stark sauer einzustufen. Ältere Mischbestände weisen in der Humusauflage pH-Werte auf, die jenen in Fichtenbeständen entsprechen (Median für $\text{pH}_{\text{KCl}} = 3,2$) und niedriger sind als die Werte in Buchenbeständen. In den unter 90-jährigen Beständen hingegen unterscheiden sich die pH-Werte der Humusauflage in Misch- und Buchenbeständen nicht (Median für $\text{pH}_{\text{KCl}} = 3,3$). Innerhalb der Mischbestände beider Altersstufen besteht die Tendenz der Abnahme der pH-Werte mit zunehmendem Anteil an Fichtenstreu am Waldboden. In beiden Altersstufen nimmt außerdem das C/N-Verhältnis in der Humusauflage von Buchenbeständen über Misch- zu Fichtenbeständen zu.

Die Werte der effektiven Kationen-Austauschkapazität zeigen keine Beziehung zum Fichtenanteil. Die ermittelten Werte indizieren für die untersuchten Standorte mäßig bis schwach basenversorgte Bedingungen. Einige Standorte sind hierbei stark durch Kalkungen beeinflusst und weisen hohe Anteile basischer Kationen auf.

6.4 Die Bodenvegetation in Beziehung zu Umweltparametern

6.4.1 Multivariate Analyse der Vegetation

Beim Vergleich der Bodenvegetation in den untersuchten Waldbeständen in Kapitel 6.2 standen die qualitativen und quantitativen Merkmale der Pflanzenbestände im Mittelpunkt, ohne dass diese in direkte Beziehung zu den herrschenden Standortbedingungen gesetzt wurden. In den folgenden Abschnitten sollen nun diejenigen Faktoren aufgedeckt und analysiert werden, die mit den beschriebenen Unterschieden der Vegetationszusammensetzung in den drei Bestandestypen korrelieren. Als Basis dieser Untersuchungen dient die multivariate Auswertung der Vegetation auf den Intensiv-Untersuchungsflächen (400 m²) mittels kanonischer Korrespondenzanalyse (CCA, methodische Grundlagen vgl. 5.3). Für diese Flächen existiert neben Vegetationsaufnahmen (Tab. A1 und A2 im Anhang) ein umfassendes Set an Standortvariablen (Bodenkenngrößen, Lichtgenuss), über die in Kapitel 6.3 ein Überblick gegeben wurde. Zusammen mit Bestandesmerkmalen (Alter, Fichtenanteil) bilden diese Werte den Datensatz der „Umweltvariablen“ im weitesten Sinne (Tab. A3, A4 und A5 im Anhang), der insgesamt folgende Parameter enthält:

- pH-Werte in Humusauflage und oberem Mineralboden,
- C/N-Verhältnisse in Humusauflage und oberem Mineralboden,
- gesamte effektive Kationen-Austauschkapazität (mmol_c/kg) im oberen Mineralboden
- Prozentanteile von H-, Al-, Fe-, Mn-, Na-, K-, Mg- und Ca-Ionen an der effektiven Kationen-Austauschkapazität
- Basensättigung in Prozent (Summe der Prozentanteile von Na-, K-, Mg- und Ca-Ionen an der effektiven Kationen-Austauschkapazität)
- Relativer Lichtgenuss am Waldboden in Prozent
- Mächtigkeit der Humusauflage in cm
- Bestandesalter
- Fichtenanteil in der Baumschicht (prozentualer Anteil des Deckungsgrades der Fichte an der Deckungsgradsumme der Baumschicht)
- Deckungsgrad der Laubstreu in Prozent
- Deckungsgrad der Krautschicht in Prozent (nur bei Auswertung der Mooschicht verwendet)

Gefäßpflanzen (Kraut- und Strauchschicht) und Arten der Mooschicht wurden getrennt ausgewertet. Bei der CCA der Mooschicht wurden die Buchenbestände aufgrund der verschwindend geringen Rolle dieser Artengruppe nicht berücksichtigt. In die Auswertungen gingen ferner lediglich diejenigen Arten ein, die im analysierten Aufnahmekollektiv in mindestens fünf Aufnahmen auftraten (55 Gefäßpflanzen- und 25 Moosarten).

Die multivariate Analyse der beiden Vegetationsschichten erfolgte zunächst für das gesamte Set der Umweltvariablen. In mehreren weiteren Schritten wurden stark interkorrelierende Faktoren aus der Analyse herausgenommen. Die endgültige Darstellung umfasst Umweltvariablen, deren Varianzinflationsfaktor auf einen Wert unter 20 abgesenkt wurde (Tab. A6 im Anhang). Zwecks besserer Übersicht sind Aufnahmeflächen und Arten in

zwei verschiedenen Diagrammen dargestellt, die jedoch zusammen interpretiert werden können.

a) Kraut- und Strauchschicht

Die ersten beiden Achsen der kanonischen Korrespondenzanalyse der Gefäßpflanzen auf den Intensiv-Untersuchungsflächen besitzen Eigenwerte von $\geq 0,30$ (Tab. 10). Dies weist nach TER BRAAK & VERDONSCROT (1995) auf die Existenz starker Gradienten im Datensatz hin. Am stärksten ist der Faktor „Fichtenanteil in der Baumschicht“ mit der ersten Ordinationsachse korreliert (vgl. Abb. 29 und Tab. A6 im Anhang). Im Ordinationsdiagramm der Probeflächen (Abb. 30) nimmt der Fichtenanteil von rechts nach links zu, wobei parallel das C/N-Verhältnis in der Humusaufgabe ansteigt.

Tab. 10: Daten zur kanonischen Korrespondenzanalyse der Krautschicht.

	Achse 1	Achse 2	Achse 3
Eigenwert λ	0,36	0,30	0,20
Anteil von λ an der Eigenwertsumme (%)	31,3	57,0	74,0
Kumulierte prozentuale Varianz (Species-Daten)	13,9	25,2	32,8
Arten-Umwelt-Korrelation	0,88	0,79	0,82

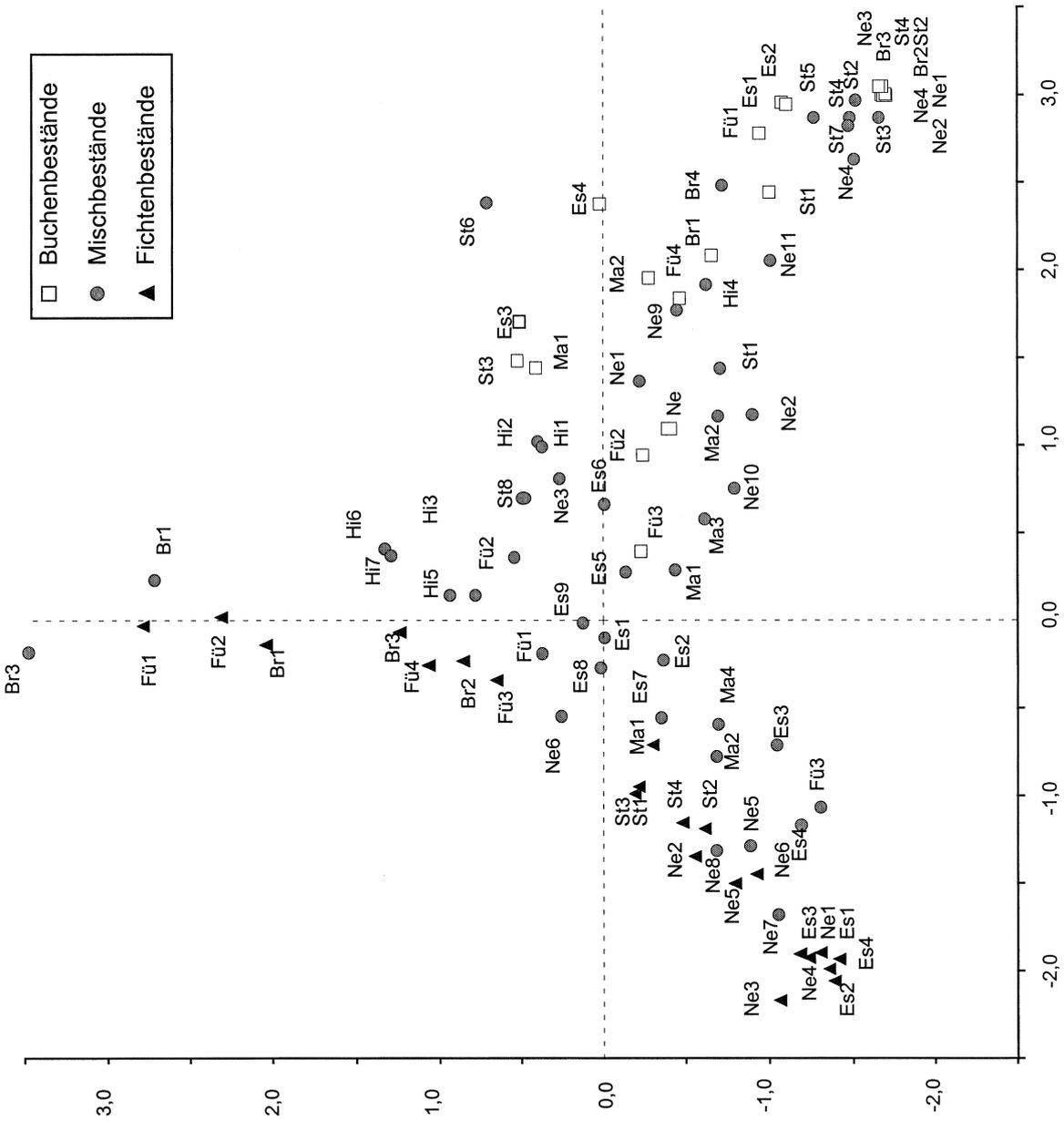
Die bedeutendsten bodenchemischen Gradienten im untersuchten Aufnahmekollektiv bilden der pH-Wert in der Humusaufgabe und die Basensättigung im oberen Mineralboden dar (Abb. 29). Die Basensättigung besitzt unter allen Umweltvariablen die engste Korrelation mit der zweiten Ordinationsachse (Tab. A6 im Anhang). Für Buchenbestände und buchenreiche Mischbestandsflächen belegt die Ordination analog zum direkten Vergleich dieser Flächen (Abschnitt 6.3.2) überdurchschnittlich hohe pH-Werte. Der Faktor „Humusmächtigkeit“ ist mit dem pH-Wert in der Auflage deutlich negativ korreliert.

Besonders innerhalb der Fichtenbestände ergibt sich eine auffällige Zweiteilung in Flächen mit hoher Basensättigung und hohen pH-Werten sowie in Flächen, auf denen diese Parameter niedrig sind. Besonders die Fichtenbestände in Fürstenberg und Brüggefeld sind von den anderen Flächen stark durch hohe Basensättigungswerte abgegrenzt. Ebenso zeichnet sich ein Teil der Mischbestandsflächen (Brüggefeld und Hilwartshausen) durch überdurchschnittlich hohe Basensättigung im Oberboden aus, während die Flächen in Eschershausen und Neuhaus besonders niedrige Basensättigungs- und pH-Werte aufweisen.

Als Grund für diese Zweiteilung ist zunächst der unterschiedliche Kalkungseinfluss zu sehen. Der Fichtenbestand in Fürstenberg und der Mischbestand in Brüggefeld wurden 1987 bzw. 1993 gekalkt. Für die Flächen in Hilwartshausen sowie den Fichtenbestand in Brüggefeld trifft dies nicht zu, jedoch dürfte die Fichtenfläche in Brüggefeld unter dem Einfluss von Kalkstäuben stehen, die von einer am Bestand vorbeiführenden Forststraße eingeweht

Abb. 30: CCA-Ordinationsdiagramm der Intensiv-Untersuchungsflächen (400 m²). Im rechten Bereich des Diagrammes (Koordinaten 3,0/ -1,7) sind einige sehr artenarme Flächen in Buchenwäldern deckungsgleich angeordnet.

Abkürzungen:
 Br = Brüggefeld
 Es = Eschershausen
 Fü = Fürstenberg
 Hi = Hilwartshausen
 Ma = Mackensen
 Ne = Neuhaus
 St = Steinhoff



werden. Nach Mitteilung der Forstämter finden sich allerdings auch gekalkte Fläche unter denjenigen Beständen, die geringe Basensättigung und pH-Werte im Boden aufweisen.

Hohe relative Beleuchtungsstärken sind ein Merkmal der meisten Flächen in Fichtenbeständen sowie der Flächen in fichtenreichen Mischbeständen. Niedrige relative Lichtgenusswerte treten in Buchenbeständen und in Mischbestandsflächen mit hohen Buchenanteilen auf. Die beiden Faktoren „relativer Lichtgenuss“ und „pH-Wert der Humusauflage“ stehen zwar in keinem direkten Zusammenhang, der Licht- und der pH-Gradient verlaufen im untersuchten Aufnahmekollektiv aber nahezu diametrisch entgegengesetzt (vgl. auch die Intraset-Korrelationen in Tab. A4). Flächen mit hohen pH-Werten sind somit durch geringen Lichtgenuss am Waldboden charakterisiert, während Flächen mit niedrigeren pH-Werten, stärkerer Humusakkumulation und höheren C/N-Verhältnissen durch ein günstigeres Lichtklima am Waldboden gekennzeichnet sind.

Die Variable „Bestandesalter“ zeigt keine enge Korrelation zu den ersten beiden Hauptachsen der CCA und wird daher im Diagramm als „kurzer Vektor“ nicht dargestellt. Diese Variable wird erst auf der dritten Hauptachse bedeutend.

Ein Großteil der untersuchten Arten (Abb. 29) ist in Flächen mit höheren Fichtenanteilen im linken Diagrammbereich konzentriert (Fichtenbestände und fichtenreiche Mischbestandsflächen). Allerdings kann für keine der untersuchten Arten ein einziger Umweltfaktor als ausschlaggebend für deren Verbreitung auf den untersuchten Flächen angesehen werden. Im Aufnahmekollektiv lassen sich nach dem Verhalten entlang der beschriebenen ökologischen Gradienten drei Haupt-Gruppen abgrenzen (Tab. 11 und 12).

Die Artengruppe von *Deschampsia flexuosa* (Tab. 11) kommt schwerpunktmäßig in fichtenreichen Beständen vor. Die Arten dieser Gruppe zeigen besonders zum relativen Lichtgenuss und zur Humusmächtigkeit eine positive Korrelation. Eine starke negative Beziehung weist diese Artengruppe zum pH-Wert (Humus und oberer Mineralboden) und zur Basensättigung auf. Die *Deschampsia flexuosa*-Gruppe setzt sich zum einen aus Grünlandarten zusammen (z.B. *Galium saxatile*, *Agrostis capillaris*), zum anderen bauen Arten der Nadelwälder (*Trientalis europaea* und *Vaccinium myrtillus*) sowie der Schlagflurgesellschaften (*Digitalis purpurea*, *Epilobium angustifolium* u.a.) diese Artengruppe auf. Die namensgebende Art, die besonders in Fichtenbeständen faziell bestimmend werden kann, ist nach OBERDORFER (2001) als gesellschaftsvag anzusehen. Der durch die multivariate Analyse nachgewiesene ökologische Schwerpunkt dieser Artengruppe wird auch bei der Betrachtung der Licht-, Reaktions-, und Stickstoffzeigerwerte sehr deutlich (Tab. 11). Die Arten der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe entsprechen im Wesentlichen denjenigen Gefäßpflanzen, die in Abschnitt 6.2.1 zur Abgrenzung von Misch- und Fichtenbeständen gegenüber Buchen-Reinbeständen herangezogen wurden und dabei große Anteile am Anstieg der Artenzahlen in diesen beiden Bestandestypen haben.

Die Artengruppe von *Oxalis acetosella* (Tab. 12) besitzt ihr schwerpunktmäßiges Vorkommen ebenfalls auf fichtenreichen Flächen und stellt in Bezug auf die Standortansprüche die komplementäre Artengruppe zur *Deschampsia flexuosa*-Gruppe dar. Die Arten der *Oxalis acetosella*-Gruppe sind in ihrem Auftreten negativ mit dem relativen Lichtgenuss und positiv mit Basensättigung und Boden-pH korreliert. Im Hinblick auf die soziologischen Schwerpunkte der Arten ist diese Artengruppe insgesamt heterogener zusammengesetzt als

Tab. 11: Die anhand der CCA der Intensiv-Untersuchungsflächen abgegrenzte Artengruppe von *Deschampsia flexuosa*. Kennzeichnung der Arten nach Zeigerwerten und soziologischem Schwerpunkt. L = Lichtzahl, R = Reaktionszahl, N = Stickstoffzahl; KC = Klassencharakterart, OC = Ordnungsscharakterart, x = indifferent.

	Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992)			Soziologischer Schwerpunkt nach OBERDORFER (2001)
	L	R	N	
<i>Deschampsia flexuosa</i>	6	2	3	indifferent
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	2	3	OC Piceetalia
<i>Trientalis europaea</i>	5	3	2	OC Piceetalia
<i>Galium saxatile</i>	7	2	3	OC Nardetalia
<i>Rumex acetosella</i>	8	2	2	Grünlandgesellschaften
<i>Molinia caerulea</i>	7	x	2	OC Molinetalia
<i>Cerastium holosteoides</i>	6	x	5	KC Molinio-Arrhenateretea
<i>Agrostis capillaris</i>	7	4	4	vor allem Arrhenatheretalia-Gesellschaften
<i>Poa annua</i>	7	x	8	OC Plantaginetalia
<i>Galeopsis bifida</i>	7	6	6	Alliarion, Arction, Aegopodion
<i>Salix caprea</i>	7	7	7	Sambuco-Salicion
<i>Digitalis purpurea</i>	7	3	6	Epilobion angustifolii
<i>Epilobium angustifolium</i>	8	5	8	KC Epilobietea angustifolii
<i>Galeopsis tetrahit</i>	7	x	6	vor allem Epilobietea
<i>Quercus robur</i>	7	x	x	KC Querco-Fagetea
<i>Sorbus aucuparia</i>	6	4	x	Wälder und Vorwälder
<i>Stellaria alsine</i>	5	4	4	Cardamino-Montion
<i>Carex canescens</i>	7	4	2	Caricetum fuscae
<i>Calamagrostis epigeios</i>	7	x	6	indifferent
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6	x	3	indifferent
Mittelwert	6,6	3,7	4,4	

die *Deschampsia flexuosa*-Gruppe. Während der Sauerklee allgemein in Wäldern verbreitet ist, ist ein großer Teil *Oxalis acetosella*-Gruppe durch seinen soziologischen Schwerpunkt in Ruderalgesellschaften ausgewiesen, wie besonders *Impatiens parviflora*, *Mycelis muralis* und *Ranunculus repens*. Das Auftreten dieser Arten steht in Zusammenhang mit Kalkungseinflüssen (Kap. 7.2.2). Ein Teil der durch die *Oxalis acetosella*-Artengruppe gekennzeichneten Flächen (Hilwartshausen) wurde jedoch nach Angabe des Forstamtes nicht gekalkt (Tab. 1). Waldarten wie die Farne *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris filix-mas* (selten) und *Gymnocarpium dryopteris* weisen auf diesen ungekalkten Flächen möglicherweise auf eine a priori bessere Standortsausstattung hin.

Die im Vergleich zur *Deschampsia flexuosa*-Artengruppe in vielen Fällen geringeren Lichtansprüche der Arten der *Oxalis acetosella*-Gruppe, sowie deren teilweise höhere Ansprüche an die Stickstoffversorgung werden durch die niedrigere mittlere Lichtzahl und die erhöhte mittlere N-Zahl unterstrichen (Tab. 12). Besonders mit *Carex pilulifera*, *C. ovalis* und *Veronica officinalis* wurden aufgrund der CCA-Ordination auch Arten in diese Gruppe gestellt, die aufgrund ihrer Zeigerwerte stark zur *Deschampsia flexuosa*-Gruppe vermitteln, was sich auch durch die Position dieser Arten im „Berührungsbereich“ der beiden Artengruppen im Diagramm zeigt (Abb. 29).

Im Gegensatz zur „klassischen Auswertung“ der Vegetationsdaten in Abschnitt 6.2.1 können durch das multivariate Verfahren mit der *Luzula luzuloides*-Gruppe (Tab. 12) mehrere Arten ausfindig gemacht werden, die schwerpunktmäßig in buchenreichen Flächen auftreten, allen voran *Luzula luzuloides*. Die Artengruppe von *Luzula luzuloides* weist in Bezug auf die Bodenparameter einen ähnlichen ökologischen Schwerpunkt auf wie die *Oxalis-acetosella*-Gruppe, korreliert stärker mit dem pH als mit der Basensättigung.

Tab. 12: Die anhand der CCA der Intensiv-Untersuchungsflächen abgegrenzte Artengruppen von *Oxalis acetosella* und *Luzula luzuloides*. Kennzeichnung der Arten nach Zeigerwerten und soziologischem Schwerpunkt. L = Lichtzahl, R = Reaktionszahl, N = Stickstoffzahl, KC = Klassencharakterart, OC = Ordnungscharakterart, VC = Verbandscharakterart, AC = Assoziationscharakterart.

	Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (1992)			Soziologischer Schwerpunkt nach OBERDORFER (2001)
	L	R	N	
Oxalis acetosella-Gruppe				
<i>Oxalis acetosella</i>	1	4	6	Wälder
<i>Athyrium filix-femina</i>	3	x	6	vor allem in Wäldern
<i>Dryopteris filix-mas</i>	3	5	6	OC Fagetalia
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3	4	5	Wälder
<i>Epilobium montanum</i>	4	6	6	Alliarion
<i>Impatiens parviflora</i>	4	x	6	VC Alliarion
<i>Mycelis muralis</i>	4	x	6	VC Alliarion
<i>Moehringia trinervia</i>	4	6	7	AC Epilobio-Geranieta (Alliarion)
<i>Galium aparine</i>	7	6	8	KC Artemisietea
<i>Ranunculus repens</i>	6	x	7	Agropyro-Rumicion
<i>Stellaria media</i>	6	7	8	OC Polygono-Chenopodietea
<i>Cardamine flexuosa</i>	6	4	5	Cardamino-Montion
<i>Impatiens noli-tangere</i>	4	7	6	VC Alno-Ulmion
<i>Festuca gigantea</i>	4	6	6	VC Alno-Ulmion
<i>Poa trivialis</i>	6	x	7	KC Arrhenatheretea
<i>Taraxacum officinale</i>	7	x	8	Grünland- und Ruderalgesellschaften
<i>Carex ovalis</i>	7	3	3	v.a. in Nardetalia-Gesellschaften
<i>Carex pilulifera</i>	5	3	3	Nardo-Callunetea u. bodensaure Wälder
<i>Veronica officinalis</i>	6	3	4	indifferent
Mittelwert	4,7	4,9	5,9	
Luzula luzuloides-Gruppe				
<i>Luzula luzuloides</i>	4	3	4	CA Luzulo Fagenion
<i>Luzula pilosa</i>	2	5	4	vor allem Fagetalia
<i>Carex pallescens</i>	7	4	3	Nardetalia (schwach)
<i>Scrophularia nodosa</i>	4	6	7	Fagetalia (schwach)
<i>Carex remota</i>	3	x	x	Alno-Ulmion
Mittelwert	4	4,5	4,5	

Um den Mittelpunkt des Ordinationsdiagrammes wurden *Dryopteris dilatata*, *Dryopteris carthusiana*, *Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus*, *Holcus mollis* und *Juncus effusus* gruppiert. Nach GLAVAC (1996) erweist es sich als Nachteil der Darstellung der CCA, dass sowohl Arten ohne Zusammenhang zu den Ordinationsachsen im Zentrum des Diagrammes plaziert werden, als auch solche, die hier tatsächlich ihr Optimum haben. Werden die Aufnahmetabellen der Gefäßpflanzen in Tabelle A1 und A2 nach der ersten Hauptachse der Ordination

sortiert, zeigt sich, dass alle Arten dieser Gruppe außer für *Juncus effusus* in diesem Bereich ihr Optimum haben. Diese Pflanzen können damit zu keiner der untersuchten Umweltvariablen in Beziehung gebracht werden und wurden daher keiner der genannten Artengruppen zugeordnet. Anzumerken bleibt jedoch, dass das Auftreten dieser Arten aber deutlich auf Misch- und Fichtenbestände beschränkt ist.

b) Moosschicht

Die kanonische Korrespondenzanalyse der Moosschicht in Fichten- und Mischbeständen liefert für die erste Ordinationsachse einen Eigenwert von 0,5 mit einer hohen Varianzaufklärung von rund 50 % (Tab. 13). Der ausschlaggebende Faktor zur Erklärung der Variation in dieser Vegetationsschicht ist der Deckungsgrad der Laubstreu am Waldboden (Abb. 31). Die zweite Hauptachse der Ordination ist am stärksten mit dem Alter der Bestände korreliert.

Der Großteil der Arten besitzt seinen Schwerpunkt in Fichtenbeständen und in Mischbestandsflächen mit hohem Fichtenanteil. Bereits in den Abschnitten 6.2.2 und 6.2.3 wurde diese enge Korrelation zwischen Deckungsgrad und Artenzahl der Moosschicht und dem Fichtenanteil in Mischbeständen verdeutlicht. Die einzige häufigere Art, die nicht mit dem Fichtenanteil korreliert, ist *Polytrichum formosum*. Diese Art kommt in vielen buchenreicheren Flächen in Mischbeständen, aber auch in manchen Fichtenbeständen als einzige Art mit höheren Deckungsgraden vor. Daher wird im Ordinationsdiagramm eine große Zahl von Aufnahmeflächen um diese Art gruppiert.

Die weiteren Arten der Moosschicht lassen sich in zwei Hauptgruppen auftrennen. Die *Atrichum undulatum*-Gruppe zeigt vor allem positive Korrelationen mit dem pH-Wert in der Humusaufgabe sowie mit der Basensättigung im Oberboden und enthält die folgenden Arten, die außer *Brachythecium rutabulum* in den untersuchten Beständen allesamt als selten anzusehen sind:

<i>Atrichum undulatum</i> ,	<i>Isopterygium elegans</i>
<i>Eurhynchium praelongum</i>	<i>Brachythecium velutinum</i>
<i>Brachythecium rutabulum</i>	<i>Brachythecium salebrosum</i>

Diesem Artenkollektiv steht die Artengruppe mit *Plagiothecium undulatum* gegenüber, die vor allem in jüngeren Fichtenbeständen mit relativ geringem Lichtgenuss und niedriger Deckung der konkurrierenden Gefäßpflanzen auftritt:

<i>Plagiothecium undulatum</i>	<i>Hypnum cupressiforme</i>
<i>Campylopus flexuosus</i> (selten)	<i>Dicranella heteromalla</i>
<i>Tetraphis pellucida</i>	<i>Lophocolea bidentata</i>
<i>Dicranum scoparium</i>	<i>Lepidozia reptans</i>

Tab. 13: Daten zur kanonischen Korrespondenzanalyse der Moosschicht.

	Achse 1	Achse 2
Eigenwert λ	0,51	0,25
Anteil von λ	49,5	74,1
Kumulierte prozentuale Varianz	26,4	39,5
Arten-Umwelt-Korrelation	0,89	0,82

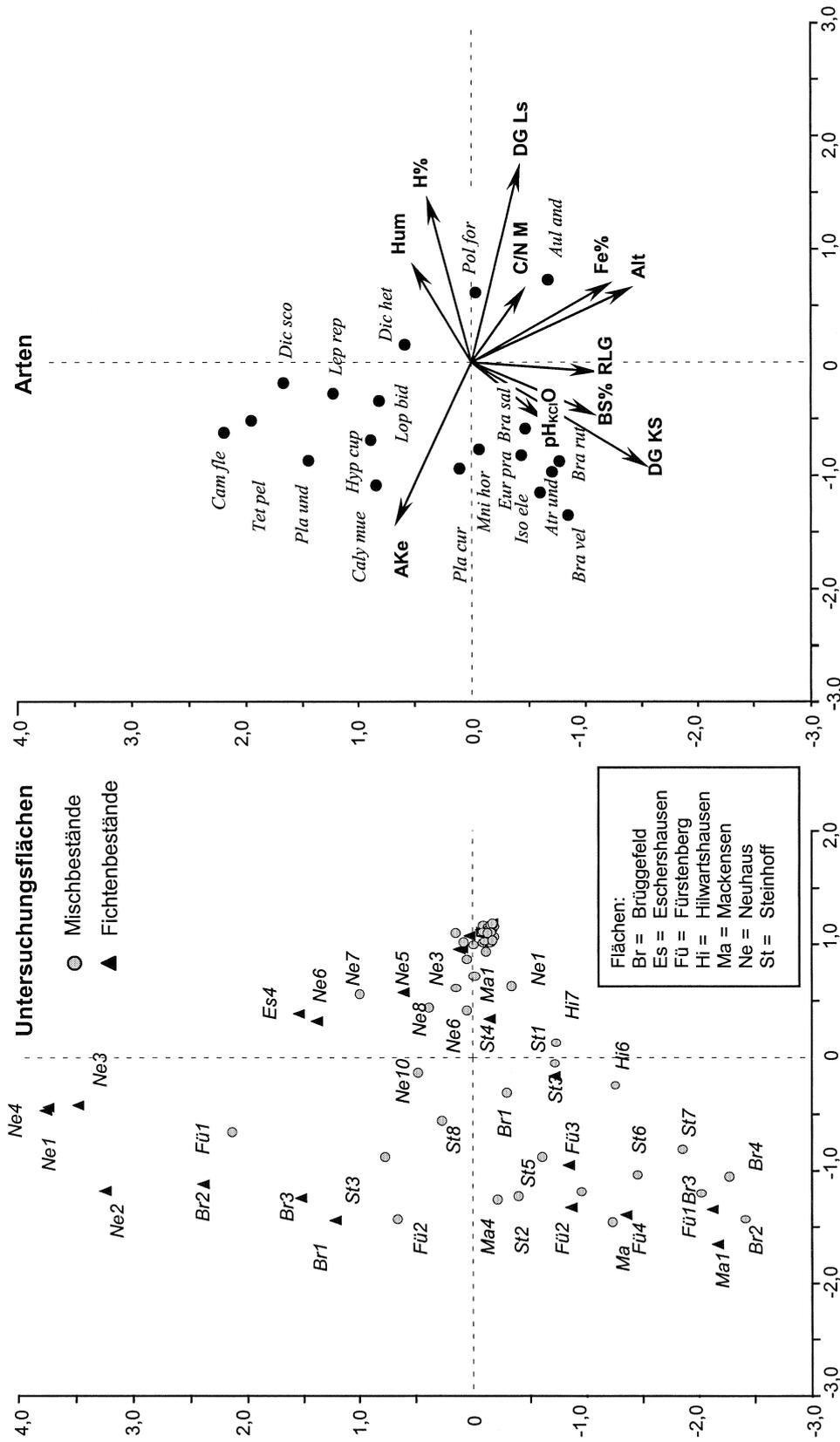


Abb. 31: CCA-Ordinationsdiagramme der Moosschicht auf den Intensiv-Untersuchungsflächen (400 m²). Dargestellte Umweltvariablen (Vektoren): **Ake** = effektive Kationen-Austauschkapazität, **Alt** = Bestandesalter, **DG Ls/ Ks** = Deckungsgrad Laubstreu/ Krautschicht, **BS%** = Basensättigung, **C/N M** = C/N-Verhältnis im Mineralboden; **Fe%**, **H%** = Anteil von Fe und H an der Austauschbelegung, **Hum** = Humusmächtigkeit; **pH O** = pH-Werte (KCl) in der Auflage, **RLG** = prozentualer relativer Lichtgenuss.

Im rechten Bereich des Diagramms der Untersuchungsflächen sind Flächen, auf denen *Polytrichum formosum* dominiert, deckungsgleich angeordnet. Fichtenflächen Es 1-3, St1, Ma2; Mischbestandsflächen: Es1-9, Fü2, Hi1-5, Ma3, Ne2, Ne4, Ne5, Ne9, Ne11. Arten, die um den Diagrammursprung gruppiert wurden, sind nicht dargestellt (*Dicranum polysetum*, *Lophocolea heterophylla*, *Herzogiella seligeri*, *Pleurozium schreberi*, *Pohlia nutans*, *Orthodicranum montanum*).

6.4.2 Ökologische Artengruppen

Mit den Artengruppen von *Deschampsia flexuosa*, *Oxalis acetosella* und *Luzula luzuloides* wurden die Gefäßpflanzen in Abschnitt 6.4.1 in drei Gruppen untergliedert, die im Lichtgradienten sowie im Gradienten der pH-Werte bzw. der Basensättigung unterschiedliche Verteilungen zeigen. Anhand der Variation der Deckungsgradsummen und Artenzahlen wird das Verhalten der Gruppen innerhalb dieser Gradienten im Folgenden genauer untersucht. Die Darstellung beschränkt sich dabei auf die Altbestände, da in der jüngeren Altersstufe bei niedrigeren Artenzahlen und Deckungsgraden die Verhältnisse weitaus undeutlicher ausfallen als in den über 90-jährigen Beständen. Da sich die Arten der *Luzula luzuloides*-Artengruppe gegenüber den Standortsfaktoren Licht und pH ähnlich verhalten wie jene der *Oxalis*-Gruppe, werden die beiden Gruppen für die univariaten Analysen zusammengefasst.

Die Arten der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe (Kap. 6.4.1) bilden den Hauptanteil der Arten, die Misch- und Fichtenbestände von den Beständen des *Luzulo-Fagetum* differenzieren (Kap. 6.2.1). Artenzahlen und Deckungsgradsummen der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe stehen in positivem Zusammenhang mit dem relativen Lichtgenuss (Abb. 32).

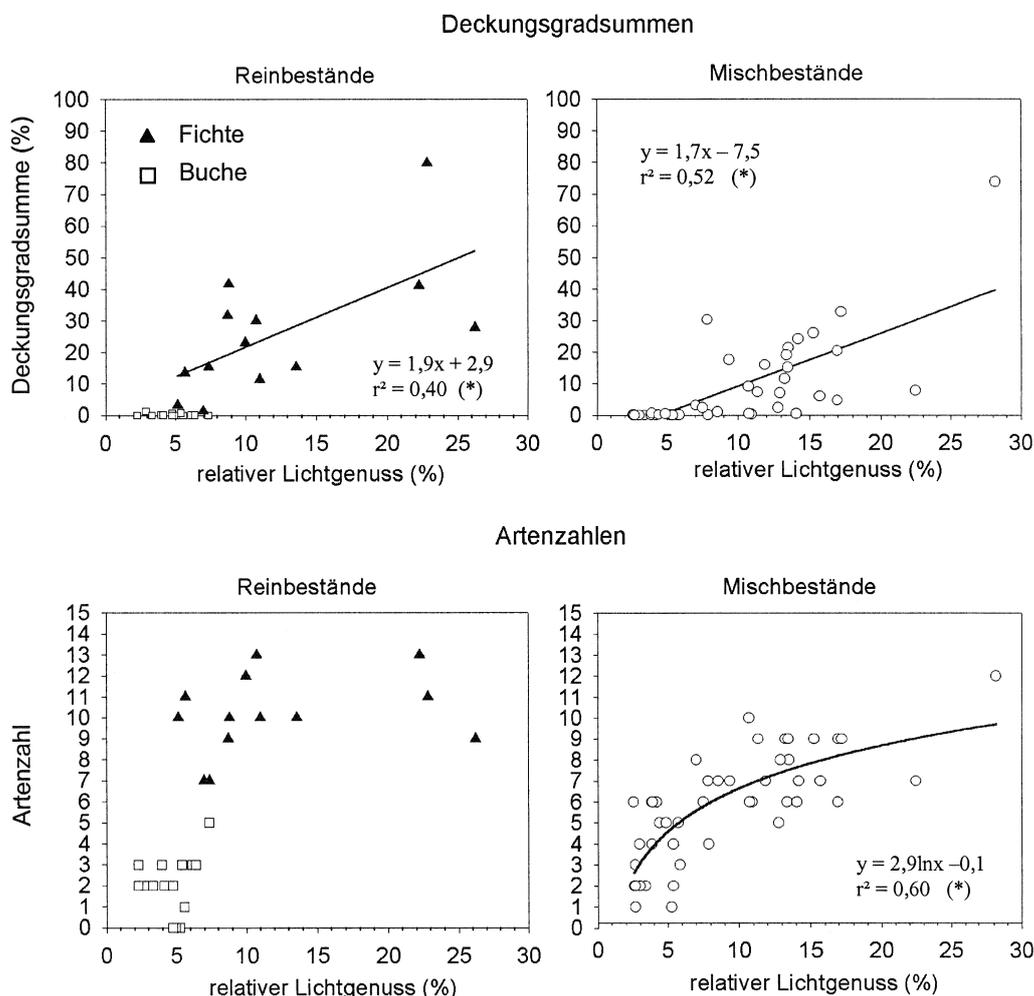


Abb. 32: Deckungsgradsummen und Artenzahlen der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe in Korrelation mit dem relativen Lichtgenuss in über 90-jährigen Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte.

Deckungsgradsummen der *Deschampsia flexuosa*-Artengruppe von über 10 % in Kombination mit hohen Artenzahlen treten ab einer relativen Beleuchtungsstärke von etwa 7,5 % auf (Abb. 32). Bei Beleuchtungsstärken am Waldboden unter 5 % ist diese Artengruppe stark eingeschränkt und ist in den dunklen Buchen-Reinbeständen kaum vertreten. In den Mischbeständen mit ihrem starken Lichtgradienten wird die Bindung dieser Arten an Standorte mit günstigem Lichtangebot besonders deutlich. In Fichtenbeständen schließlich kommt die Artengruppe von *Deschampsia flexuosa* mit durchgehend hohen Artenzahlen vor, wobei die Deckungsgradsummen mit zunehmendem relativen Lichtgenuss steigen.

Es zeigt sich somit auch, dass der Lichtgenuss zwar einen sehr bedeutenden, aber nicht den alleinigen Einflussfaktor für die Verteilung dieser Artengruppe darstellt. So weisen besonders in Buchen- und Fichten-Reinbeständen Flächen mit gleichen Lichtverhältnissen sehr unterschiedliche Artenzahlen und Deckungsgrade der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe auf.

Zum pH-Wert in der Humusaufgabe zeigen Artenzahlen und Deckungsgrade der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe darüberhinaus in Mischbeständen eine negative Beziehung (Abb. 33). In den Reinbeständen ergibt sich dagegen kein nachweisbarer Zusammenhang zwischen dem pH der Humusaufgabe und dem Auftreten der Artengruppe.

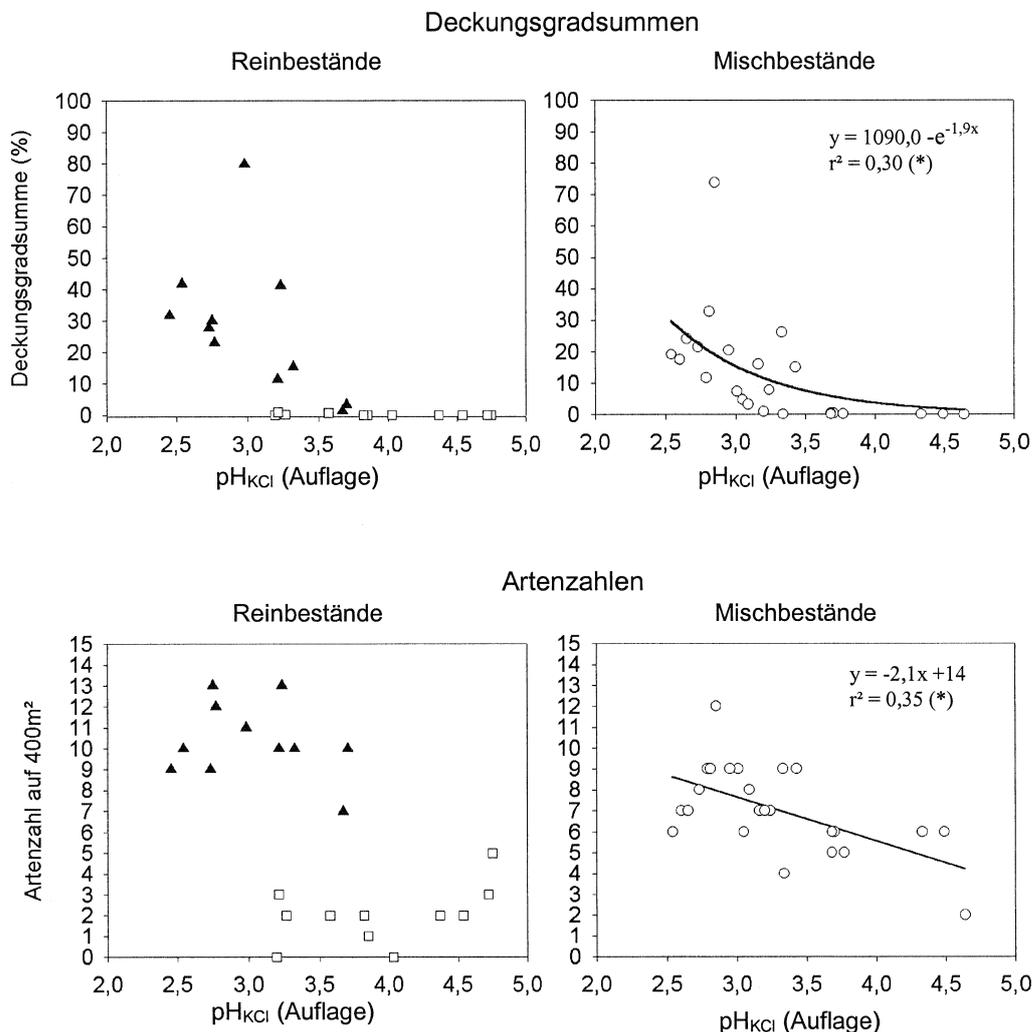


Abb. 33: Deckungsgradsummen und Artenzahlen der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe in über 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte in Korrelation mit dem pH-Wert der Humusaufgabe.

Die Artengruppen von *Oxalis acetosella* und *Luzula luzuloides* (vgl. Tab. 12) weisen im Licht- und pH-Gradienten ein der *Deschampsia*-Gruppe entgegengesetztes Verhalten auf. Die zusammengefassten Artenzahlen dieser Artengruppen nehmen in den über 90-jährigen Fichten- und Mischbeständen mit steigendem pH-Wert der Humusauflage zu (Abb. 34). In Buchenbeständen besteht hingegen keine signifikante Korrelation. Besonders in den Fichtenbeständen ist die Zweiteilung der untersuchten Bestände in Flächen mit hohen und solche mit niedrigen Werten auffällig, die sich stark in ihrem Artenbestand unterscheiden. Dies wurde bereits durch die multivariate Analyse der Intensivuntersuchungsflächen in Kapitel 6.4.1 deutlich.

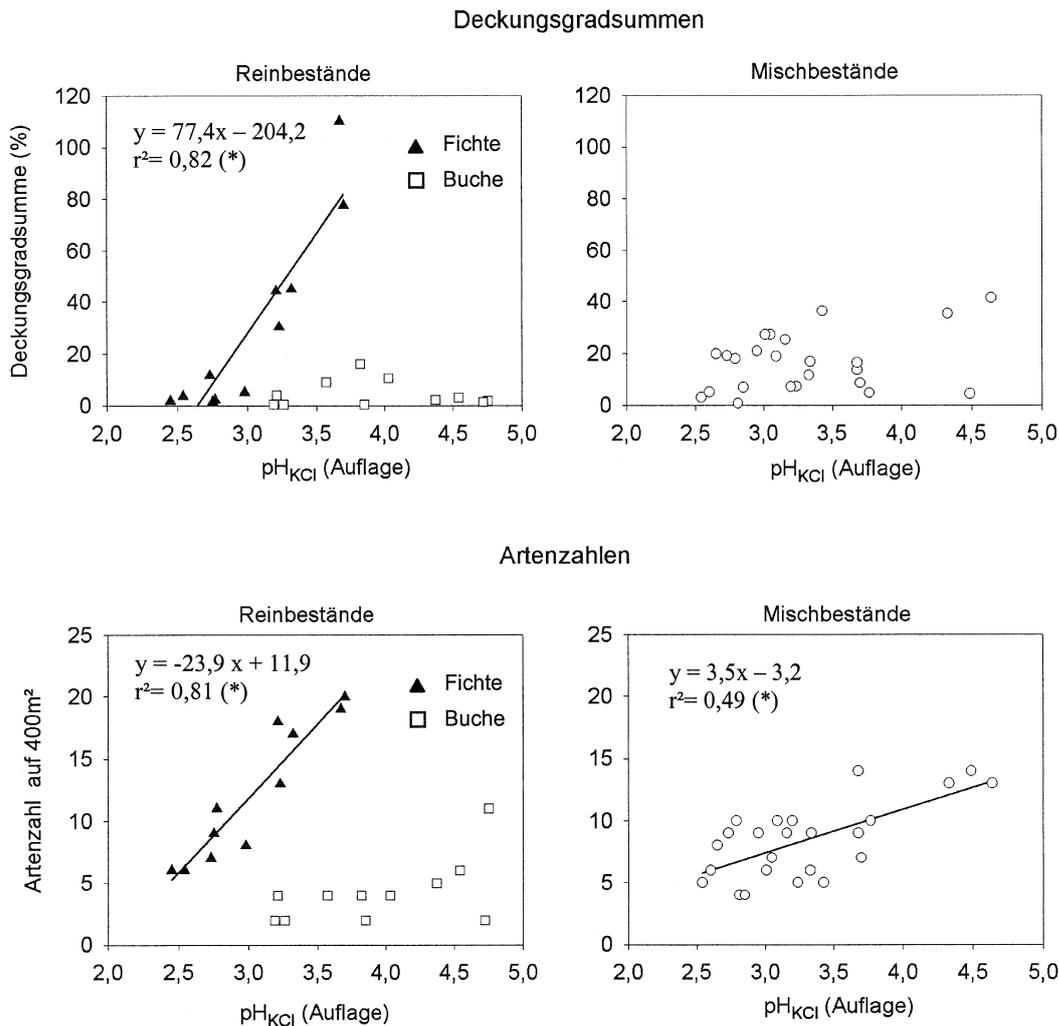


Abb. 34: Deckungsgradsummen und Artenzahlen der *Oxalis acetosella*-Gruppe in Korrelation mit dem pH-Wert der Humusauflage in den über 90-jährigen Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte.

Im Hinblick auf die Deckungsgradsummen erweisen sich die Arten der *Oxalis acetosella*- und der *Luzula luzuloides*-Gruppe im wesentlichen als indifferent gegenüber dem relativen Lichtgenuss am Waldboden. Die Anzahl der Arten sinkt lediglich in Mischbeständen mit zunehmender Beleuchtungsstärke signifikant ab (Abb. 35), wobei diese Tendenz allerdings sehr schwach ist.

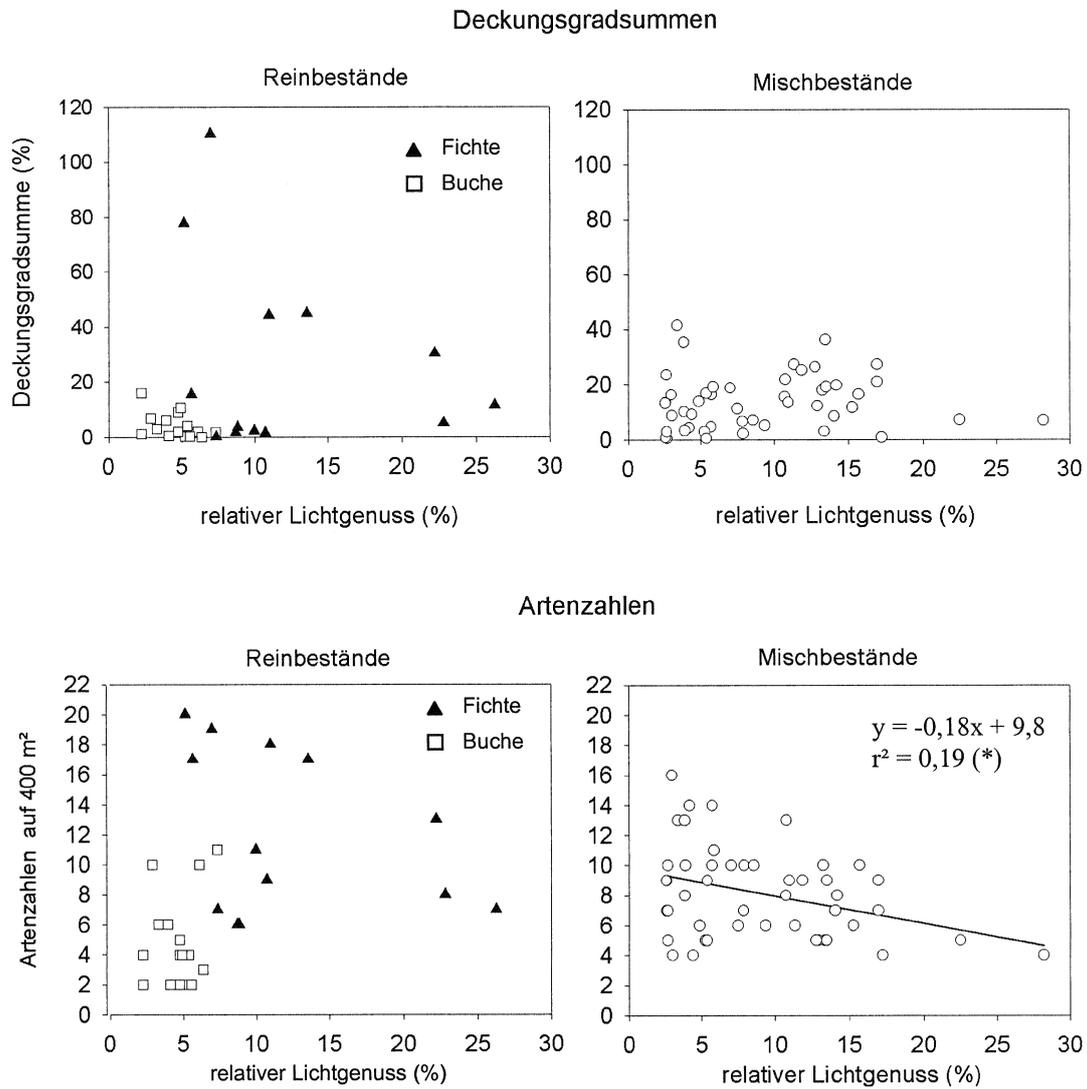


Abb. 35: Deckungsgradsummen und Artenzahlen der *Oxalis acetosella*-Gruppe in den über 90-jährigen Rein und Mischbeständen aus Buche und Fichte in Korrelation mit dem relativen Lichtgenuss.

6.4.3 Struktur- und Diversitätsindices der Krautschicht und Lichtgenuss

Die multivariaten Auswertungen in Abschnitt 6.4.1 sowie die univariaten Analysen in Abschnitt 6.4.2 haben gezeigt, dass nicht alle Arten der Bodenvegetation in den untersuchten Beständen positiv mit dem Lichtgenuss korrelieren. Dennoch weist unter allen analysierten Faktoren der relative Lichtgenuss die engste Beziehung zu den in Abschnitt 6.2 verglichenen Struktur- und Diversitätsindices der Kraut- und Strauchschicht auf.

Viele Arten verhalten sich gegenüber diesem Standortfaktor indifferent, wie für die *Oxalis acetosella*- und *Luzula luzuloides*-Gruppe nachgewiesen wurde (vgl. Kap. 6.4.2). Die positive Korrelation der Deckungsgradumme der Gefäßpflanzen mit dem relativen Lichtgenuss ist daher vor allem der Arten der *Deschampsia*-Gruppe bedingt (Abb. 36). Die Artenzahlen der Gefäßpflanzen in Misch- und Buchenbeständen weisen ebenso signifikante Korrelationen mit dem Lichtgenuss auf (Abb. 37). Für die Fichtenbestände hingegen lässt sich keine Beziehung zwischen α -Diversität und Lichtgenuss feststellen.

Für die Bodenvegetation der Buchenbestände wird insgesamt die limitierende Wirkung des Lichtfaktors deutlich. In allen drei Bestandestypen kann der Anstieg der Vegetationsdeckung von jüngeren zu älteren Beständen durch die stärkere Auflichtung der Wälder erklärt werden. Die hohe Streuung der Einzelwerte von Artenzahlen und Deckungsgradsummen in Fichten- und Mischbeständen weist aber darauf hin, dass das Licht zwar ein bestimmender, jedoch nicht der alleinige Faktor ist, der die Struktur und Diversität der Bodenvegetation maßgeblich beeinflusst.

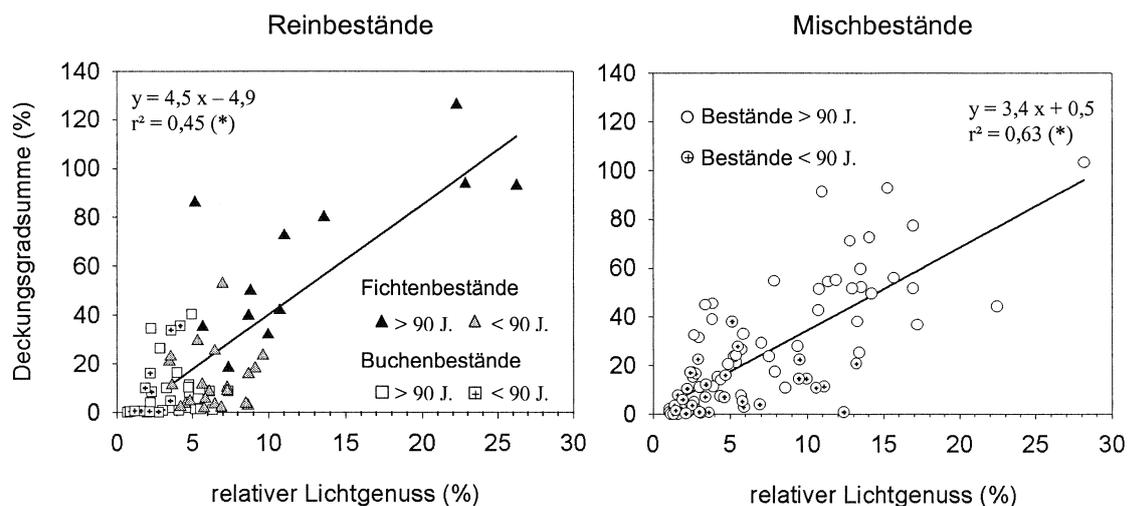


Abb. 36: Relativer Lichtgenuss am Waldboden und Deckungsgradsummen der Kraut- und Strauchschicht in älteren und jüngeren Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte, Flächengröße = 400 m².

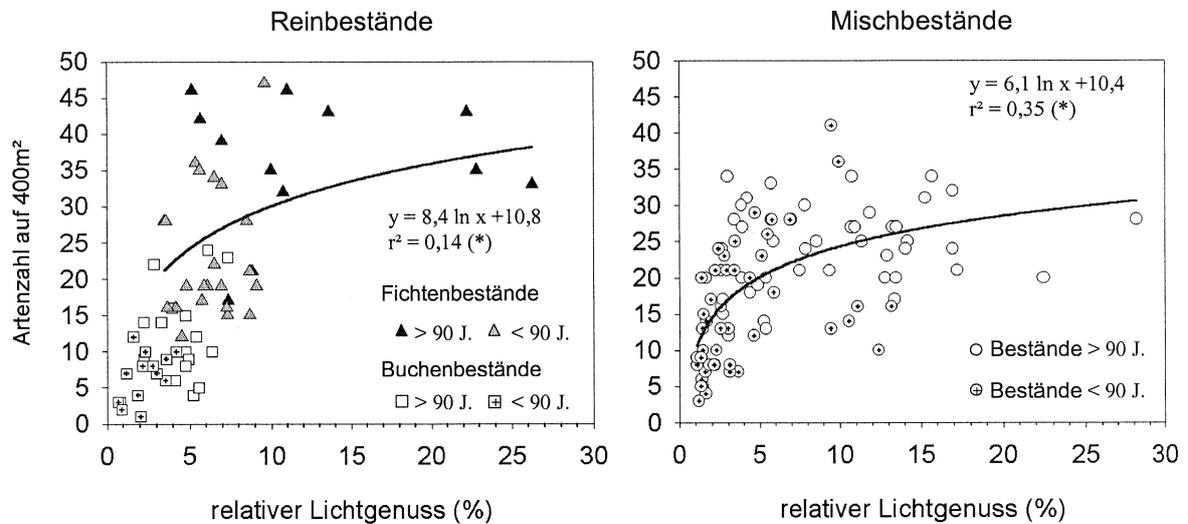


Abb. 37: Relativer Lichtgenuss und Artenzahlen der Kraut- und Strauchschicht in älteren (> 90 Jahre) und jüngeren (< 90 Jahre) Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte, Flächengröße = 400 m².

In den über 90-jährigen Buchen- und Mischbeständen besitzt der Lichtgenuss hohen Einfluss auf die Verteilung der Gefäßpflanzenarten, die durch den Evenness-Index ausgedrückt werden kann (Abb. 38). Für die unter 90-jährigen Bestände wurde keine Beziehung deutlich, da besonders in Buchen- und Mischbeständen die Werte für Evenness und Shannon-Index aufgrund der geringen Artenzahlen und Deckungsgrade starke Streuungen aufweisen (vgl. 6.2.4).

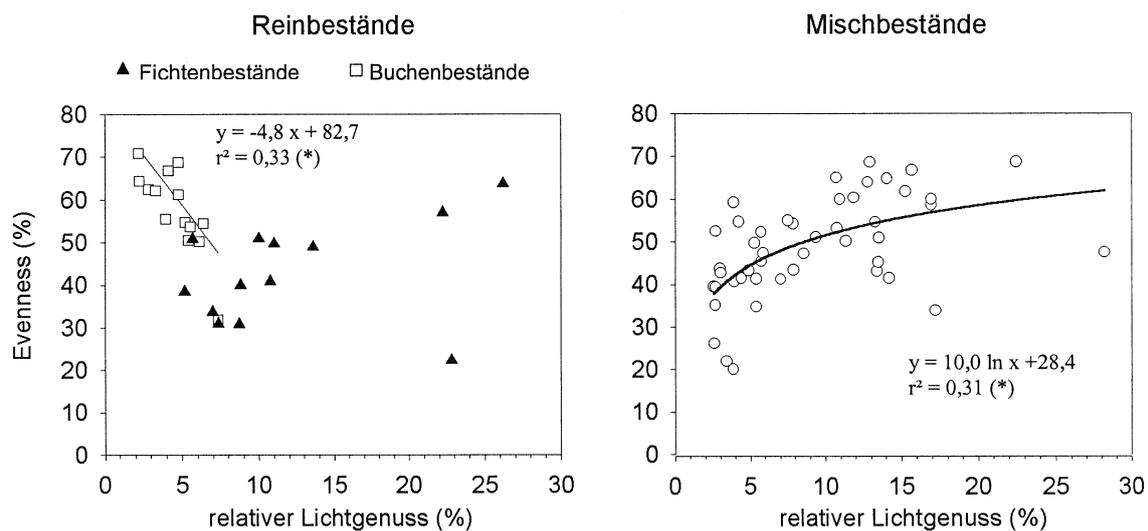


Abb. 38: Relativer Lichtgenuss am Waldboden und Evenness von Kraut- und Strauchschicht in den über 90-jährigen Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte, Flächengröße = 400 m².

In den über 90-jährigen Mischbeständen besteht eine Tendenz zur Zunahme des Evenness-Wertes mit höherem relativen Lichtgenuss (Abb. 38). Für diesen Bestandestyp kommt es bei günstigeren Lichtbedingungen am Waldboden also nicht zur vollkommenen Dominanz einer einzelnen Art. Es treten vielmehr weitere Arten mit mittleren Deckungsgraden hinzu, was zu einer insgesamt stärkeren Gleichverteilung der Arten der Bodenvegetation führt. In Buchenbeständen kann ein umgekehrter Trend beobachtet werden. Bereits eine geringe Zunahme des relativen Lichtgenusses hat hier eine Abnahme des Evenness-Wertes zur Folge. In Fichtenbeständen besteht kein signifikanter Zusammenhang zwischen den beiden Größen.

Der Shannon-Index, der die Verteilung und die Anzahl der Arten kombiniert, zeigt aufgrund der geschilderten Verhältnisse bei Artenzahlen und Evenness für die über 90-jährigen Misch- und Fichtenbestände eine tendenziell positive Beziehung zum Lichtgenuss (Abb. 39). In Buchen-Reinbeständen nimmt der Shannon-Index dagegen mit steigendem Lichtgenuss ab.

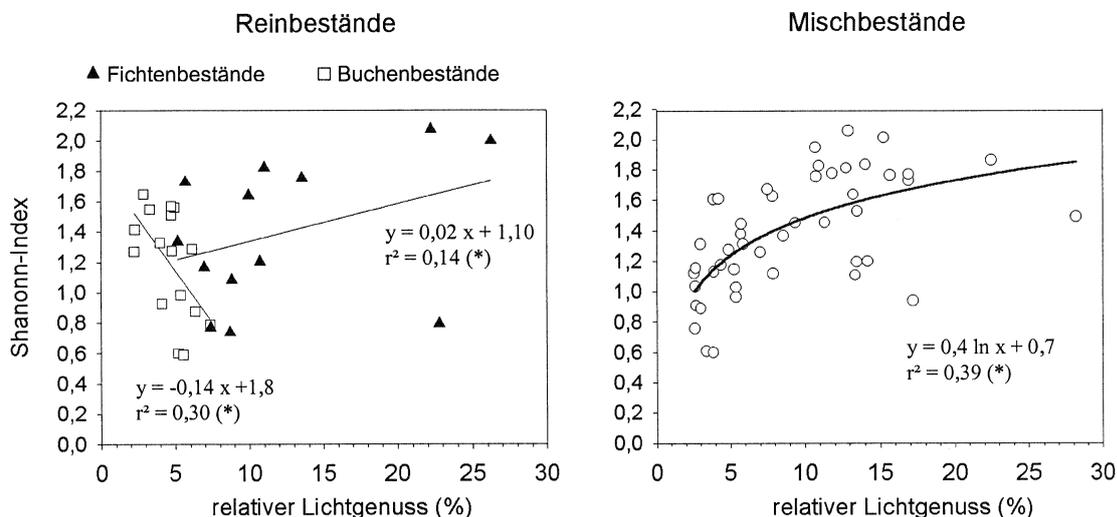


Abb. 39: Relativer Lichtgenuss und Shannon-Index der Kraut- und Strauchschicht in den über 90-jährigen Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte, Flächengröße = 400 m².

6.4.4 Deckungsgrade und Präsenz einzelner Arten

a) *Deschampsia flexuosa*

Die Drahtschmiele stellt hinsichtlich ihrer Häufigkeit und Deckungsgrade die bedeutendste grasartige Pflanze in den untersuchten Beständen dar. Als Hauptvertreterin der *Deschampsia flexuosa*-Artengruppe (6.4.1) erreicht sie auf Flächen mit niedrigem Lichtgenuss (Buchen-Reinbestände, Mischbestände der jüngeren Altersstufe) nur sehr geringe Deckungsgrade oder fehlt vollständig (Abb. 40). Die höchsten Dominanzwerte zeigt *Deschampsia flexuosa* in alten Fichten- und Mischbeständen bei hohem Lichtgenuss.

In Mischbeständen sind hohe Deckungsgrade der Art an Altbestände mit hohem Fichtenanteil in der Baumschicht gebunden. Diese fichtenreichen Mischbestandsflächen weisen einerseits einen erhöhten Lichtgenuss am Waldboden auf (Kap. 6.3.1). Zum anderen gilt die

Drahtschmiele als empfindlich gegenüber Bedeckung durch Laubstreu (ZERBE 1993), die bei hohen Fichtenanteilen im Vergleich zu buchenreichen Flächen nur geringe Ausmaße annimmt.

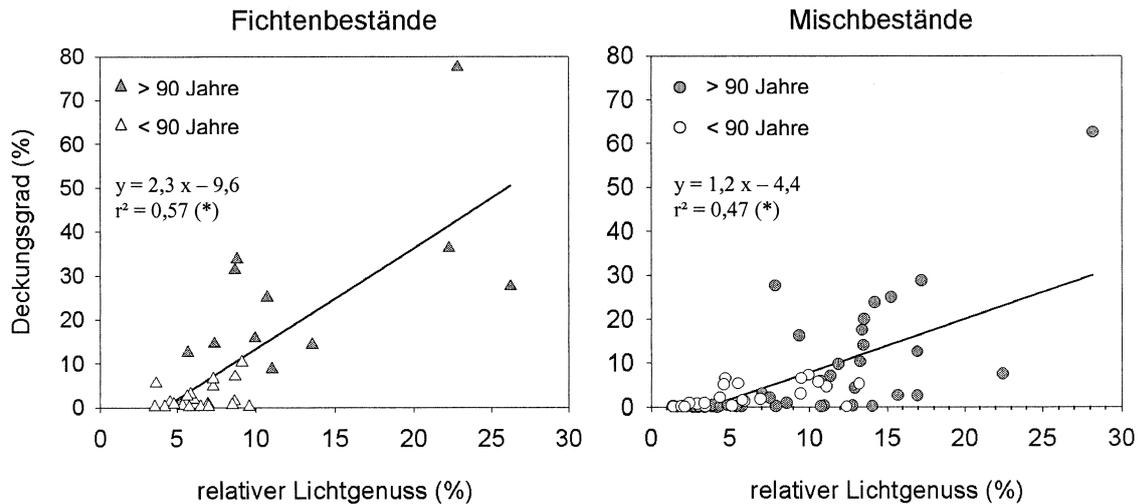


Abb. 40: Deckungsgrade von *Deschampsia flexuosa* in Buchen-Fichten-Mischbeständen und Fichtenbeständen in Beziehung zum relativen Lichtgenuss, Flächengröße = 400 m².

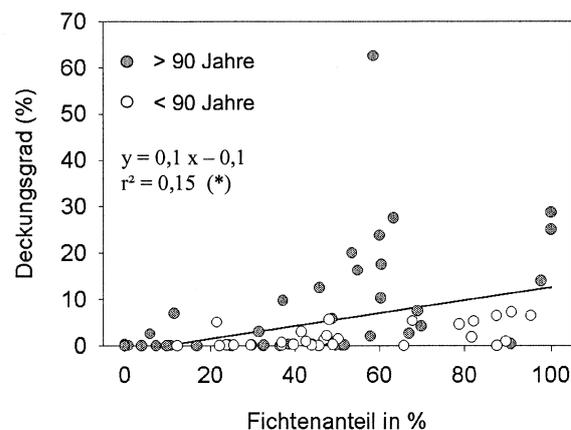


Abb. 41: Deckungsgrad der von *Deschampsia flexuosa* in Beziehung zum Fichtenanteil in den Mischbeständen (Flächengröße = 400 m²). Der Fichtenanteil ergibt sich als Anteil an der Deckungsgradsumme der Baumschicht bei voller Belaubung.

b) *Oxalis acetosella*

Der Sauerklee stellt den Hauptanteil an der Deckungsgradsumme der Arten der *Oxalis acetosella*-Gruppe (Abschnitt 6.4.1), so dass die in Abbildung 42 dargestellten Korrelationen zwischen dem Deckungsgrad dieser Art und dem pH-Wert jenen der gesamten Artengruppe (Abb. 34) sehr stark entsprechen. Innerhalb der Fichtenbestände zeigt der Sauerklee bei einer

Zunahme des pH-Wertes um etwas mehr als eine Einheit einen starken Anstieg der Deckungsgrade. Dies ist für die Buchenbestände nicht nachzuweisen. Innerhalb der Mischbestände zeichnet sich diese Tendenz nur schwach innerhalb der Altbestände ab und ist statistisch nicht nachweisbar.

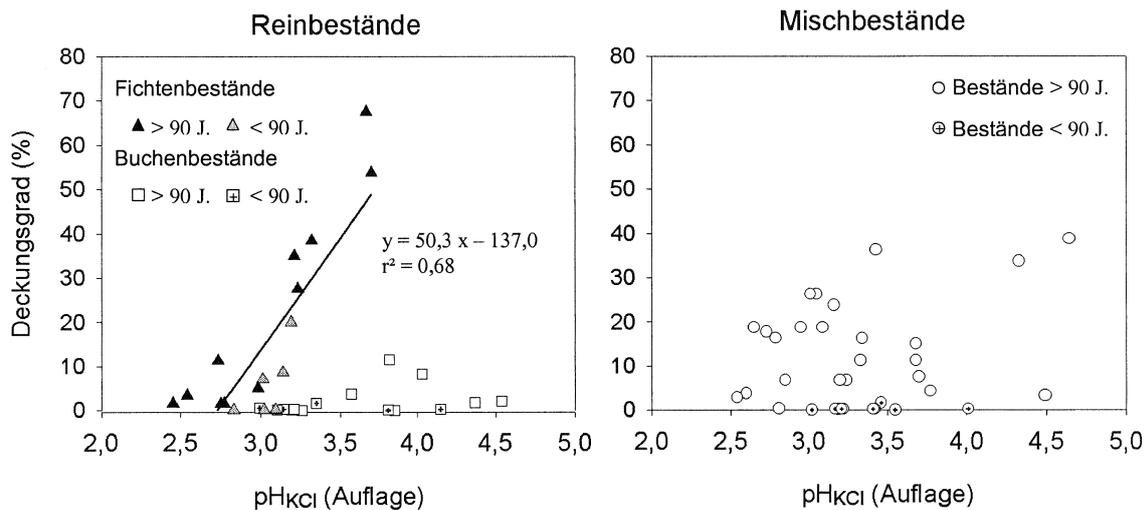


Abb. 42: Deckungsgrade von *Oxalis acetosella* in Abhängigkeit vom pH-Wert in der Humusauflage in älteren (< 90 Jahre) und jüngeren (< 90 Jahre) Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte, Flächengröße = 400 m².

c) *Luzula luzuloides*

Bei der Auswertung der Artenkombinationen von Buchen-, Misch- und Fichtenbeständen nach der Präsenz der Arten (Übersichtstabelle in Abschnitt 6.2.1) konnte für die Weiße Hainsimse als Charakterart des *Luzulo-Fagetum* kein Rückgang bei zunehmendem Ersatz der Buche durch Fichte nachgewiesen werden. Die multivariate Analyse, bei der neben der Präsenz der Art auch deren Deckungsgrade mit einberechnet werden, zeigt jedoch, dass diese Art schwerpunktmäßig in buchenreichen Flächen auftritt (6.4.2). Diese Flächen sind insgesamt durch günstigere Verhältnisse in der Humusauflage und niedrigeren Lichtgenuss gekennzeichnet als die meisten fichtenreichen Flächen.

Für die Weiße Hainsimse kann jedoch zu keinem dieser Umweltparameter eine direkte Beziehung nachgewiesen werden. Allerdings lässt sich für die Deckungsgrade der Art eine Korrelation mit dem Buchenanteil belegen (Abb. 43). Dabei zeigen die Deckungsgrade der Art auffällige Unterschiede zwischen Buchen- und Fichten-Altbeständen und belegen die höhere Affinität der Art zu Buchenbeständen. In den Buchenbeständen werden zum Teil Deckungsgrade von 5 % und mehr erreicht, was für die selten flächendeckend vorkommende Art als hoch anzusehen ist. In den über 90-jährigen Mischbeständen zeigt die Art auf Flächen mit einem Buchenanteil von über 50 % ihre maximalen Deckungswerte und tritt dort somit mit gleicher Artmächtigkeit auf wie in den Beständen des *Luzulo-Fagetum*.

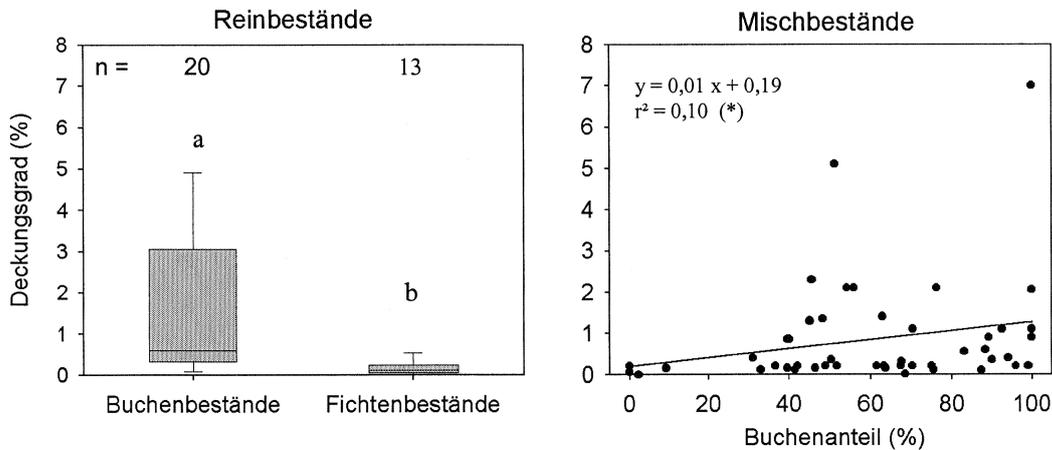


Abb. 43: Deckungsgrade von *Luzula luzuloides* in über 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte in Abhängigkeit vom Buchenanteil in der Baumschicht, Flächengröße = 400 m².

d) *Fagus sylvatica*

Von den beiden Hauptbaumarten erreicht lediglich die Buche in den Altbeständen höhere Anteile in der Naturverjüngung. Fichtenverjüngung kommt zwar in Fichten- und Mischbeständen häufig vor, findet sich jedoch meist in Gestalt sehr junger Pflanzen und erreicht selten höhere Deckungsanteile, so dass eine genauere Auswertung nur für die Buchenverjüngung vorgenommen wurde.

Die Buchenverjüngung weist ihre höchsten Deckungsanteile in den über 90-jährigen Mischbeständen auf (Abb. 44). Zwar ergibt sich in diesem Bestandestyp keine signifikante Korrelation zwischen dem Auftreten von Buchenverjüngung und dem Buchenanteil in der Baumschicht, jedoch treten die absoluten Deckungsgradmaxima auf Flächen mit hoher Buchenbeteiligung auf (Abb. 44).

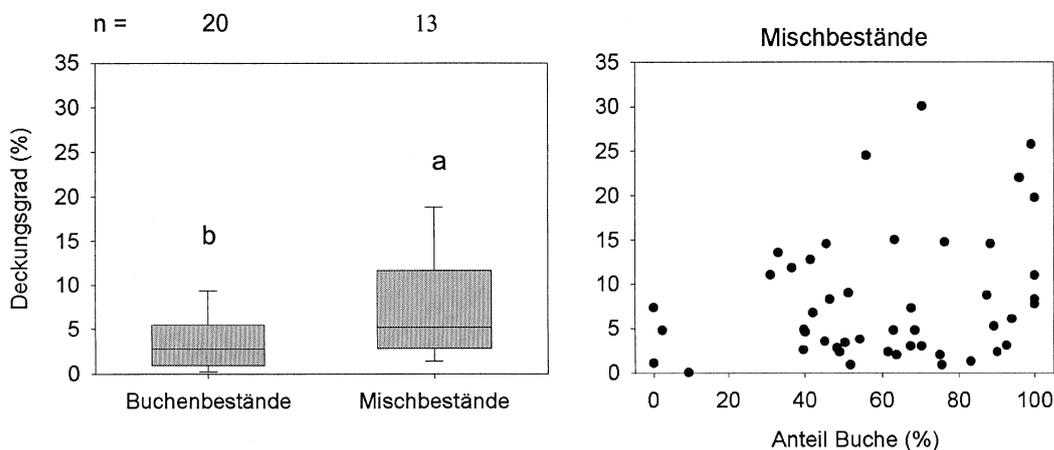


Abb. 44: Deckungsgrade von *Fagus sylvatica* in der Kraut- und Strauchschicht der über 90-jährigen Reinbestände und der über 90-jährigen Mischbestände in Beziehung zum Buchenanteil in der Baumschicht, Flächengröße = 400 m². Buchenanteil = prozentualer Anteil des Deckungsgrads der Buche am Gesamtdeckungsgrad der Baumschicht.

Zwischen den Deckungsgraden der Buchenverjüngung und dem relativen Lichtgenuss lässt sich ebenfalls keine deutliche Beziehung beobachten (Abb. 45). Allerdings können die teilweise hohen Deckungsgrade in den Mischbeständen als Folge der insgesamt stärkeren Auflichtung im Vergleich zu den Buchen-Reinbeständen angesehen werden. Mischbestandsflächen mit einem Lichtgenuss unter 5 % weisen Anteile von Buchenjungwuchs auf, die jenen in Buchen-Reinbeständen entsprechen.

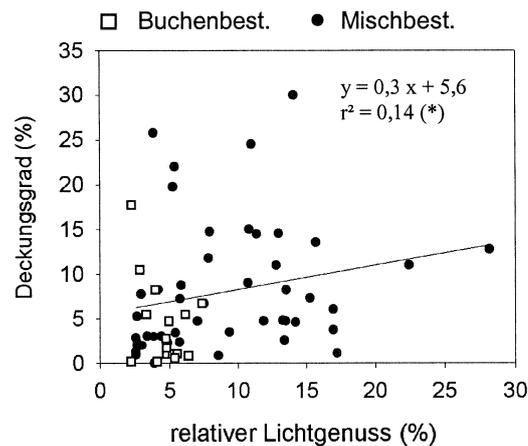


Abb. 45: Relativer Lichtgenuss in den über 90-jährigen Buchen- und Mischbeständen und Deckungsgrad der Buchenverjüngung, Flächengröße = 400 m².

e) *Polytrichum formosum*

Polytrichum formosum ist eine der häufigsten Pflanzenarten in den untersuchten Beständen. Das Moos kommt in sämtlichen Bestandestypen unabhängig vom Bestandesalter vor und fehlt nur in wenigen Vegetationsaufnahmen. Die Art tritt als einziges Moos auch regelmäßig in Buchenbeständen auf, ist dort jedoch mengenmäßig unbedeutend.

Für das Auftreten der Art innerhalb der Untersuchungsflächen in Fichten- und Mischbeständen zeigt sich vor allem der Lichtgradient bedeutungsvoll. Innerhalb der Mischbestände weist *Polytrichum formosum* eine Verteilung der Deckungsgrade auf, die einer Maximumkurve mit Optimum bei einem Lichtgenuss von rund 15 % entsprechen (Abb. 46). Die Deckungsgradminima bei hohem Lichtgenuss sind durch die Konkurrenz der Krautschicht zu erklären, die auf diesen Flächen maximale Deckungsgrade erreicht (Kap. 6.4.3). Für die Fichtenbestände deutet sich diese Tendenz ebenfalls an, lässt sich statistisch jedoch nicht nachweisen. Die Deckungsgrade der Art sind in Fichtenbeständen insgesamt niedriger. Die geringen Deckungswerte bei hohem Lichtgenuss erklären sich in diesem Bestandestyp besonders durch den starke Konkurrenzdruck durch *Deschampsia flexuosa*.

Im weiten pH-Gradienten der Humusaufgabe in den Mischbeständen erreicht *Polytrichum formosum* auf Flächen mit höherer Bodensäure tendenziell die stärkste Deckung. In Fichten-

beständen deutet sich dies ebenfalls an. In beiden Beständen lässt sich jedoch keine signifikante Korrelation zwischen pH und Deckungsgrad nachweisen.

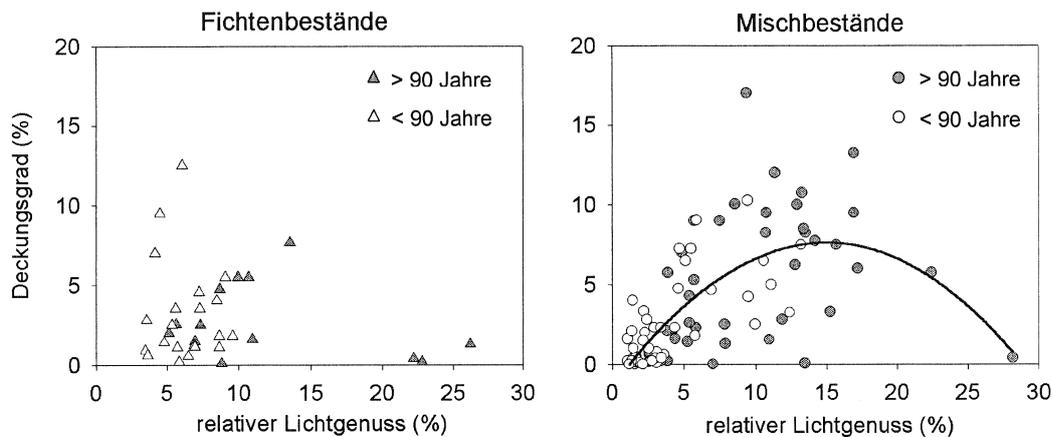


Abb. 46: Deckungsgrade von *Polytrichum formosum* in den Fichten- und Buchen-Fichten-Mischbeständen in Beziehung zu relativen Lichtgenuss.
Regressionsgleichung: $y = -0,04 x^2 + 1,20 x - 1,35$; $r^2 = 0,49$ (*).

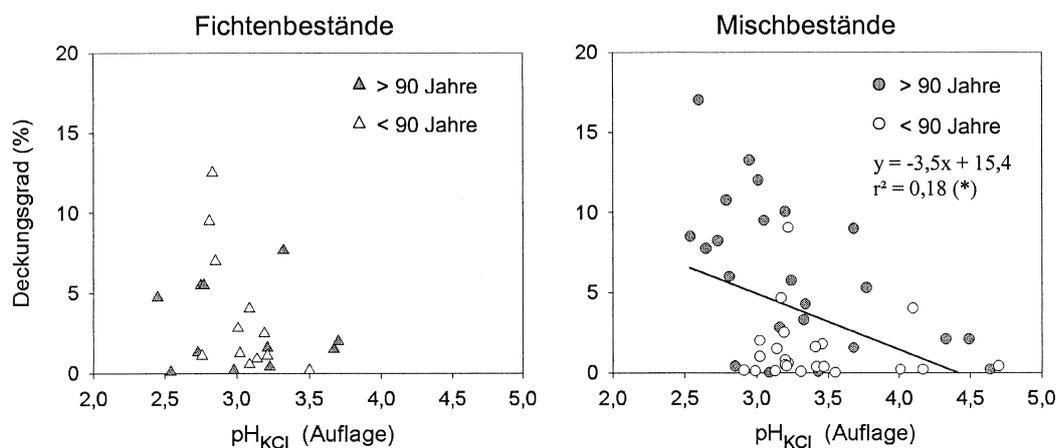


Abb. 47: Deckungsgrade von *Polytrichum formosum* in den Fichten- und Buchen-Fichten Mischbeständen in Beziehung zum pH-Wert in der Humusauflage, Flächengröße = 400 m².

6.4.5 Zusammenfassung

Die multivariate Auswertung (kanonische Korrespondenzanalyse) der Vegetation auf den Intensiv-Untersuchungsflächen setzt die in 6.2 beschriebene Artenverteilung in Bezug zu den gemessenen Standortfaktoren, so dass eine Abgrenzung ökologischer Artengruppen möglich wird.

Die *Deschampsia flexuosa*-Gruppe enthält vor allem Licht- und Säurezeiger. Die Artenzahlen dieser Gruppe sind signifikant mit dem Lichtgenuss korreliert. Die *Oxalis acetosella*-Gruppe enthält Schatten- bis Halbschattenpflanzen und tritt schwerpunktmäßig auf Flächen mit höherem pH und höherer Basensättigung auf. Haben die beiden genannten Artengruppen

ihr Optimum in Fichten- und Mischbeständen, so kommen die Arten der *Luzula luzuloides*-Gruppe schwerpunktmäßig in Beständen mit höheren Buchenanteilen vor. Für die Moose erweist sich der Deckungsgrad der Laubstreu als ausschlaggebend für die Verteilung der Arten. Einzig *Polytrichum formosum* erreicht in Beständen mit stärkerer Laubstreudeckung höhere Deckungsgrade.

Für die Flächen in Fichtenbeständen ergibt sich aufgrund dieser Gliederung eine deutliche Zweiteilung in Flächen mit höherer Basensättigung am Austauschschicht und höheren pH-Werten und solchen, für die diese Parameter niedriger ausfallen. In Misch- und Buchenbeständen ist diese Zweiteilung dagegen kaum vorhanden. In den Mischbeständen erklärt vor allem der Gradient von buchenreichen zu fichtenreichen Flächen die Unterschiede in der Artenzusammensetzung der Bodenvegetation. Standortfaktoren wie Lichtgenuss sowie pH-Werte und C/N-Verhältnisse stehen in direktem Zusammenhang mit den Anteilen der beiden Hauptbaumarten in der Baumschicht.

Für Struktur und Diversität der Kraut- und Strauchschicht zeigt sich die zentrale Rolle der Lichtverhältnisse am Waldboden. Deckungsgrade sowie Diversitäts- und Struktur-Indices der Gefäßpflanzen sind signifikant mit diesem Standortfaktor korreliert. Deckungsgrade, Artenzahlen und Shannon-Indices nehmen in Misch- und Fichtenbeständen mit steigendem Lichtangebot zu. Geringe Artenzahlen und Deckungsgrade der Krautschicht in Buchen-Reinbeständen stehen in direktem Zusammenhang mit dem geringen Lichtgenuss in diesen Beständen.

6.5 Biomassevorräte und -produktion der Bodenvegetation

Die oberirdischen Biomassevorräte stellen neben dem Deckungsgrad der Arten und Artengruppen eine geeignete Beschreibungsgröße für die Struktur der Bodenvegetation dar. Im Gegensatz zum Deckungsgrad als zweidimensionaler Projektion wird der Pflanzenkörper dabei in seiner gesamten Ausdehnung erfasst. Die Kohlenstoffassimilation und somit auch die Biomasseproduktion der Vegetation stehen in enger Wechselwirkung mit Umweltressourcen wie Licht und mineralischen Nährstoffen. Die Konkurrenzverhältnisse innerhalb der Bodenvegetation um diese Ressourcen werden durch Stoffhaushaltskenngrößen wie Biomasse- und Nährelementvorräte daher unmittelbar abgebildet. Die Biomassevorräte der Vegetation bilden hierbei nicht nur eine geeignete Strukturkenngröße, sondern werden vielfach in eine direkte Beziehung zur Diversität der Pflanzenbestände gestellt (GRIME 1979, BEGON et al. 1996).

Die Arten der Bodenvegetation in den untersuchten Beständen zeigen keine flächenmäßig homogene Verteilung, sondern weisen unregelmäßige Verteilungsmuster auf und sind selten flächendeckend vorhanden. Dies gilt besonders für die Vegetation der Buchenbestände und für die gesamten Jungbestände mit ihrer geringmächtigen und artenarmen Bodenvegetation (vgl. Kap. 6.2). Die stichprobenartige Anordnung der Flächen zur Erfassung der Biomassevorräte (Kap. 4.3) liefert daher Daten, die starke Streuungen aufweisen. Die ermittelten Werte können daher lediglich als Schätzwerte für die Stoffvorräte interpretiert werden.

Die Biomasse der unterirdischen Pflanzenorgane wird dabei in allen Beständen unterschätzt. Da keine Möglichkeit zur Unterscheidung der unterirdischen Organe von Altbäumen und Jungwuchs bestand, wurden Buchen- und Fichtenwurzeln nicht in die Bestimmung der Biomassevorräte der Krautschicht einbezogen. Diese Unterschätzung der Werte schlägt sich somit besonders bei Flächen mit reichlicher Baumverjüngung nieder, wie sie besonders in den älteren Mischbeständen auftreten.

Da eine Strauchschicht in allen Beständen nur spärlich vertreten ist (Kap. 6.2.3), werden Kraut- und Strauchschicht im Folgenden zusammengefasst. Genaue Daten zu den Probeflächen der stoffhaushaltlichen Untersuchungen sind den Tabellen 1 und 2 zu entnehmen.

6.5.1 Biomassevorräte der Vegetationsschichten

Die über 90-jährigen Fichtenforste und Buchen-Fichten-Mischbestände grenzen sich durch höhere Biomassevorräte der Kraut- und Strauchschicht deutlich von den Buchen-Altbeständen ab (Tab. 14). Dies gilt sowohl für die Biomasse der oberirdischen, als auch für diejenige der unterirdischen Pflanzenteile. Die oberirdischen Biomassevorräte der Gefäßpflanzen erreichen ihre Höchstwerte in Mischbeständen. Beim Vergleich der unterirdischen Biomassevorräte lässt sich jedoch kein Unterschied zwischen Misch- und Fichtenbeständen nachweisen. Zu beachten ist jedoch, dass die Wurzeln junger Buchen und Fichten nicht berücksichtigt wurden (s.o.). Die unterirdische Biomasse ist besonders in den älteren Mischbeständen mit reichlicher Baumverjüngung damit höher anzusiedeln als in Tabelle 14 dargestellt.

Die ober- und unterirdischen Biomassevorräte der Kraut- und Strauchschicht in der jüngeren Altersstufe unterscheiden sich in allen drei Bestandestypen deutlich von jenen in den Altbeständen (Tab. 14). Die Probeflächen in den jüngeren Beständen tragen nur eine sehr spärlich entwickelte Bodenvegetation, deren Vorräte an oberirdischer und unterirdischer Biomasse verschwindend gering sind. Einzig in den unter 90-jährigen Fichtenbeständen werden nennenswerte Biomassevorräte erreicht, die dennoch jene in den Altbeständen des *Luzulo-Fagetum* unterschreiten. Jüngere Mischbestände weisen mit ihren Biomassevorräten höhere Ähnlichkeit zu Buchen-Reinbeständen auf. Dies entspricht im Wesentlichen den in Abschnitt 6.2.3 dargestellten Verhältnissen der Deckungsgrade der Kraut- und Strauchschicht in den Jungbeständen.

Tab. 14: Biomasse der Gefäßpflanzen (maximale Trockensubstanzvorräte im Sommer in g/m²) in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Bestandestypen in einer Altersstufe.

	Zahl der Flächen	Kraut- und Strauchschicht oberirdisch			Kraut- und Strauchschicht unterirdisch		
		Median	Mittelw.	Min.-Max.	Median	Mittelw.	Min.-Max.
Bestände > 90 Jahre							
Bu	11	7,8 c	6,6	0,4 - 16,7	0,3 b	1,1	0,0 - 5,0
Mi	15	68,5 a	90,8	12,3 - 294,1	6,7 a	25,7	3,0 - 101,7
Fi	12	22,9 b	37,6	8,7 - 111,3	17,5 a	102,9	0,0 - 686,7
Bestände < 90 Jahre							
Bu	12	0,3 b	3,5	0,0 - 26,5	0,0 b	0,1	0,0 - 0,7
Mi	14	0,2 b	1,4	0,0 - 10,7	0,0 b	1,9	0,0 - 21,7
Fi	13	3,3 a	4,5	0,4 - 10,6	3,3 a	11,4	0,0 - 56,7

Die Arten der Mooschicht weisen die höchsten Biomassevorräte in Fichtenbeständen auf (Tab. 15). Die teilweise großen Unterschiede zwischen Median und Mittelwert zeigen die heterogene Verteilung dieser Arten am Waldboden. In den Fichten-Altbeständen bilden die Moose im Mittel mehr Biomasse als die gesamte Bodenvegetation in den Altbeständen des Hainsimsen-Buchenwaldes. In den jüngeren Beständen sind die Biomassevorräte der Mooschicht auch in Fichtenbeständen meist weitaus niedriger als in den Altbeständen. In Misch- und Buchenbeständen beider Altersstufen hat diese Gruppe unbedeutenden Anteil am Biomassevorrat der Bodenvegetation, jedoch führen einzelne Flächen mit hohen Biomassewerten in diesen Beständen zu hohen Mittelwerten.

Tab. 15: Sommerliche Trockensubstanzvorräte der Moose (g/m²) in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte. Buchstaben kennzeichnen signifikante Unterschiede zwischen den Bestandestypen einer Altersstufe.

		Moosschicht		
		Median	Mittelw.	Min.-Max.
Bestände > 90 Jahre				
Bu	11	0,0 c	0,1	0,0-5,0
Mi	15	1,9 b	7,1	0,0-37,9
Fi	12	12,3 a	16,3	2,5-34,9
Bestände < 90 Jahre				
Bu	12	0,1 b	0,4	0,0-10,6
Mi	14	0,3 b	2,9	0,0-35,2
Fi	13	1,8 a	33,5	0,0-402,7

6.5.2 Biomassevorräte von Arten und Artengruppen

Aufgrund der sehr geringen Biomassevorräte in der Bodenvegetation der unter 90-jährigen Bestände erfolgt eine genauere Aufschlüsselung der Verhältnisse im Folgenden ausschließlich für die Altbestände. Die oberirdischen Biomassevorräte der Krautschicht in den über 90-jährigen Beständen zeigen dabei auffällige Unterschiede in ihrer Zusammensetzung durch verschiedene Wuchsformengruppen und Arten.

In allen drei Bestandestypen stellen die Gehölze den Hauptanteil der oberirdischen Biomassevorräte der Bodenvegetation (Tab. 16). In Buchen- und Mischbeständen überwiegt die oberirdische Gehölzbiomasse die Biomassevorräte der Kräuter und Grasartigen bei weitem, wobei im Mittel die Buchenverjüngung dominiert (Abb. 48). In Mischbeständen treten außerdem Gehölzarten wie *Rubus idaeus* und *R. fruticosus* hinzu. In Fichtenbeständen wird der Großteil an Gehölzbiomasse der Bodenvegetation ebenfalls durch *Rubus*-Arten sowie durch *Vaccinium myrtillus* gestellt. Fichten-Jungwuchs spielt dagegen nur eine geringe Rolle und ist am stärksten in den Mischbeständen vertreten.

Tab. 16: Maximale oberirdische Trockensubstanzvorräte (g/m²) der wichtigsten Wuchsformtypen in der Kraut- und Strauchschicht der untersuchten über 90-jährigen Rein- und Mischbestände aus Buche und Fichte.

		Gehölze			Kräuter			Grasartige		
		Median	Mittelw.	Min.-Max.	Median	Mittelw.	Min.-Max.	Median	Mittelw.	Min.-Max.
Bu	11	3,6 c	5,3	0,3-15,9	0,0 c	0,2	0,0-1,0	0,8 c	1,2	0,0-5,6
Mi	15	36,6 a	75,4	3,6-287,7	5,8 a	10,9	0,2-33,0	4,0 b	4,7	0,0-11,3
Fi	12	12,2 b	13,9	1,5-32,2	3,1 b	5,0	1,0-15,1	7,4 a	18,8	0,5-83,6

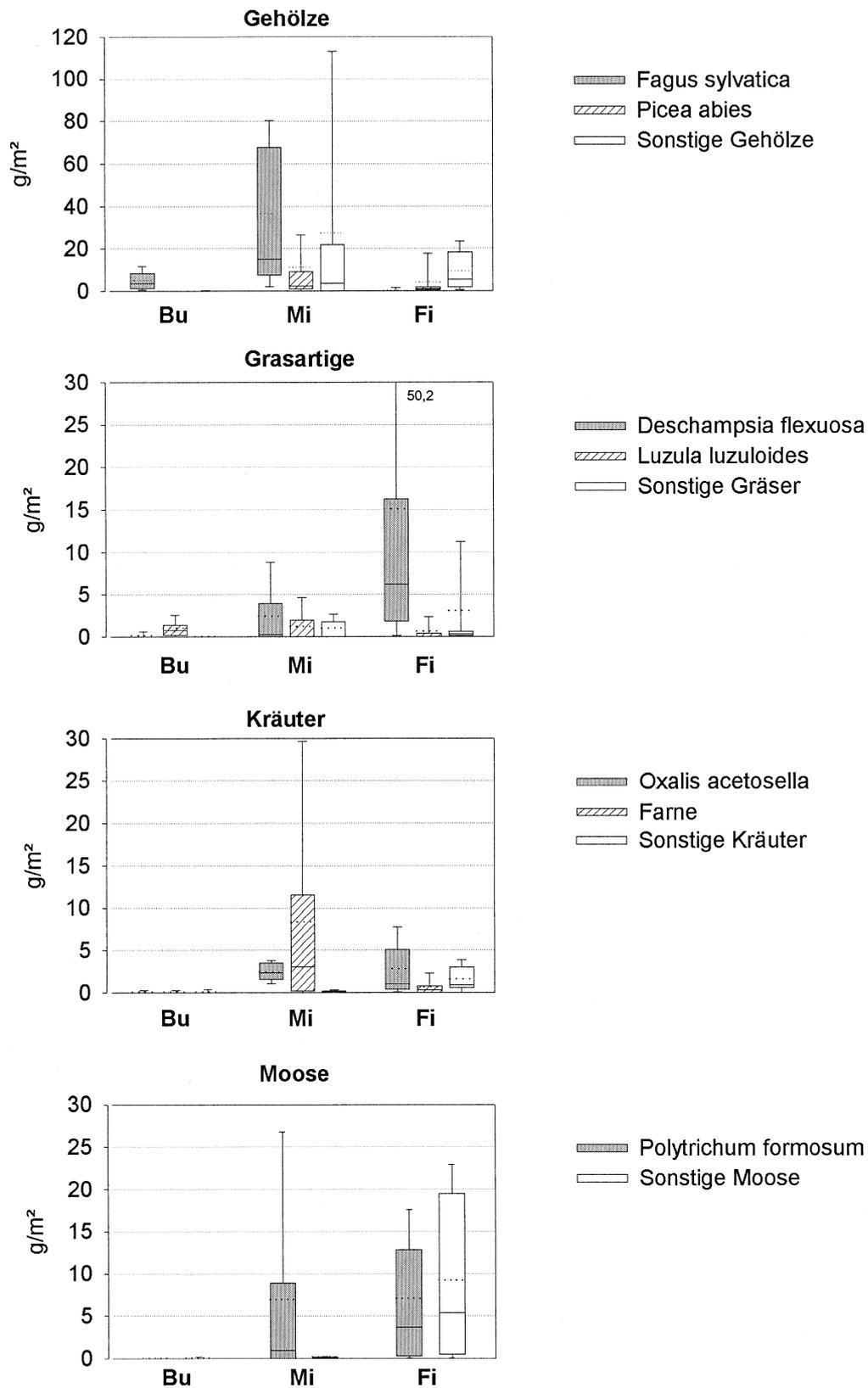


Abb. 48: Maximale oberirdische Biomassevorräte der wichtigsten Arten und Artengruppen der Bodenvegetation in den untersuchten Altbeständen. Dargestellt sind Median, Mittelwert (gepunktete Linie), Quartil- und Dezilabstände. Zu beachten ist die abweichende Skalierung der Ordinate bei den Gehölzen.

Als Charakteristikum der Bodenvegetation der Fichtenbestände zeigt sich der vergleichsweise hohe Anteil grasartiger Pflanzen (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*). Dabei dominiert *Deschampsia flexuosa*, die auch in den Mischbeständen den Hauptteil der oberirdischen Biomassevorräte der Gräser stellt (Abb. 48). Krautige Arten sind in Fichtenforsten und Buchen-Fichten-Mischbeständen nahezu gleich stark vertreten. In Mischbeständen bilden Farnarten wie *Dryopteris dilatata* und *D. carthusiana* neben der allgegenwärtigen *Oxalis acetosella* den Hauptteil der Biomassevorräte dieser Gruppe. In der Mooschicht ist *Polytrichum formosum* die Art mit dem höchsten Anteil an den Biomassevorräten und dominiert in den Mischbeständen vollkommen über alle anderen Moosarten. In den Fichtenbeständen bilden die übrigen Moose zusammengenommen ebenso hohe Biomasseanteile wie *Polytrichum formosum*.

Lediglich sechs Pflanzenarten stellen in den untersuchten Beständen somit den Hauptteil der oberirdischen Biomassevorräte der Bodenvegetation (Abb. 49). Dies sind *Deschampsia flexuosa*, *Oxalis acetosella*, *Luzula luzuloides* und *Polytrichum formosum* sowie die Jungpflanzen von Buche und Fichte. In Abschnitt 6.2.3 konnte gezeigt werden, dass diese Arten ebenfalls den Großteil der Deckungsgradsummen der Bodenvegetation bilden. Die Deckungs- und Biomasseanteile dieser Arten nehmen innerhalb der Altbestände von den Beständen des *Luzulo-Fagetum* über die Buchen-Fichten-Mischbestände zu Fichten-Reinbeständen deutlich ab. Für die Jungbestände bestehen aufgrund der hohen Streuungen der Einzelwerte dagegen nur sehr undeutliche Tendenzen.

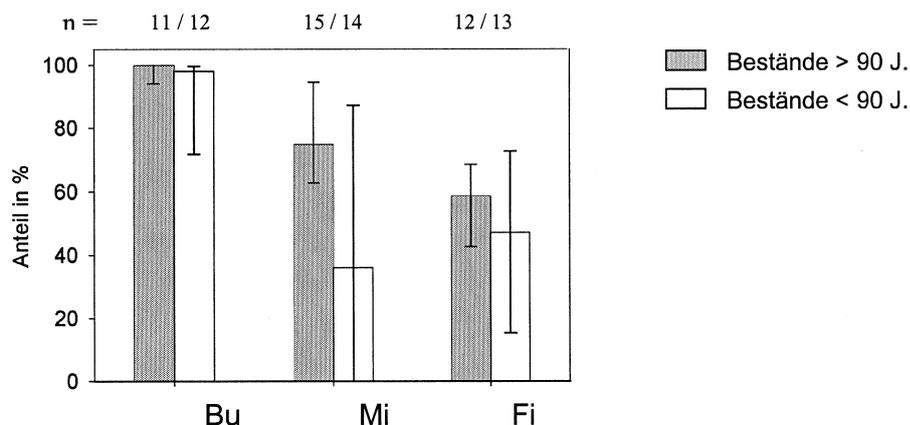


Abb. 49: Anteil der Summe der oberirdischen Biomassevorräte von *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Deschampsia flexuosa*, *Luzula luzuloides*, *Oxalis acetosella* und *Polytrichum formosum* am gesamten oberirdischen Biomassevorrat der Bodenvegetation in Alt- und Jungbeständen (Median und Quartile).

6.5.3 Evenness und Shannon-Indices der Biomasseverteilung

In Abschnitt 6.2.4 wurde bereits eine Beschreibung der Dominanzstruktur der Vegetation anhand des Evenness-Wertes vorgenommen. In Kapitel 6.2.8 erfolgte die Quantifizierung funktionaler Diversität durch den Shannon-Index. Bei beiden Auswertungen diente der Deckungsgrad als Maß für die Dominanz der Arten und Artengruppen. Die Dominanzstruktur und

ebenso die Diversität der Pflanzenbestände kann darüberhinaus durch die Verteilung der oberirdischen Biomassevorräte auf Arten und Artengruppen beschrieben werden. Von GUO & RUNDEL (1997) wird der Vorrat an oberirdischer Biomasse als die alleinige geeignete Messgröße zur Beschreibung der Dominanzverhältnisse in Pflanzenbeständen angesehen.

In Tabelle 17 werden Struktur und Diversität der Bodenvegetation in den Altbeständen anhand der Evenness- und Shannon-Indices verglichen, die sich aufgrund der Verteilung der Biomasse auf die vier Haupt-Wuchsformengruppen Gehölze, Kräuter, Grasartige und Moose ergeben. Die Werte für die Evenness belegen eine Zunahme der Gleichverteilung der Biomassevorräte von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen. Mischbestände stehen zwischen den Extremen und unterscheiden sich nicht von den Reinbestandstypen. In gleicher Richtung nehmen auch die Shannon-Indices zu. In Fichten-Altbeständen herrscht demnach in Bezug auf die Verteilung der oberirdischen Biomasse die höchste relative Gleichverteilung und Diversität.

Die Variationskoeffizienten nehmen im Gradienten von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen deutlich ab. Dies entspricht den bereits in Abschnitt 6.2.4 gewonnenen Ergebnissen. Die Dominanzstruktur der Bodenvegetation sowie die Verteilung der Biomassevorräte auf die Arten- und Artengruppen weisen demnach in Fichtenbeständen von Fläche zu Fläche eine höhere Konstanz auf als in Misch- und Buchenbeständen.

Tab. 17: Evenness-Werte und Shannon-Indices für die Verteilung der maximalen Biomassevorräte der Bodenvegetation in den untersuchten über 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte.

	Bu	Mi	Fi
Zahl der Flächen	11	15	12
Mittlere Evenness (%)	55,2 b	58,6 ab	67,1 a
± s	26,1	27,0	8,5
Variationskoeffizient (%)	47,2	46,0	10,9
Mittlerer Shannon-Index	0,5 b	0,8 ab	1,1 a
± s	0,2	0,4	0,1
Variationskoeffizient (%)	47,0	46,2	10,9

6.5.4 Nettoprimärproduktion

Die Stoffproduktion der Bodenvegetation kann für die untersuchten Bestände annähernd anhand der Differenz zwischen den Biomassevorräte im Sommer und Winter errechnet werden (vgl. Abschnitt 4.3). Der statistische Vergleich für die Werte der unterirdischen Biomasse lieferte keine absicherbaren Differenzen zwischen den beiden Beprobungsterminen im Februar und im Hochsommer, so dass die Stoffproduktion im Folgenden nur für die oberirdischen Pflanzenteile dargestellt wird. Der Differenzwert zwischen Biomassemaximum im Sommer und Biomasseminimum im Winter entspricht dem Nettozuwachs an Biomasse, der in

der untersuchten Vegetationsperiode bis zu deren Höhepunkt im Sommer erreicht wurde. Der Biomassezuwachs der Bodenvegetation stellt denjenigen Restbetrag dar, der sich aus der Nettoprimärproduktion durch Abzug von Biomasseverlusten ergibt wie sie z.B. durch Bildung von Streu und Früchten, sowie durch Tierfraß und Parasitenbefall zustande kommen (NEWBOULD 1967, LARCHER 1994).

Verluste von Biomasse durch äußere Einwirkungen (am stärksten durch Wild) sind für die Bodenvegetation der untersuchten Flächen sehr schwierig zu quantifizieren. Durch Ausschluss von unter deutlichem Wildeinfluss stehenden Flächen wurde dieser Faktor jedoch gering gehalten. Ebenso kann die während des untersuchten Vegetationszeitraums gebildete oberirdische Streu für die angestrebte Abschätzung vernachlässigt werden. Das Artenspektrum der Bodenvegetation in den untersuchten Beständen besteht größtenteils aus Hemikryptophyten und Gehölzen (6.2.8). Diese Lebensformen investieren den Großteil der Nettoprimärproduktion bis zum Sommer in Pflanzenteile, die bis zu diesem Zeitpunkt lebendig sind und erst gegen Ende der Vegetationsperiode mit dem Absterben sämtlicher oberirdischer Teile bzw. mit dem Blattfall in die Streufraktion übergehen. Der errechnete Biomassezuwachs stellt somit eine geeignete Schätzgröße zur Beschreibung der alljährlichen Nettoproduktion an pflanzlicher Biomasse dar. Dennoch kann mit NEWBOULD (1967) davon ausgegangen werden, dass dieses Verfahren die Stoffproduktion der Bodenvegetation leicht unterschätzt.

Aufgrund der großen Heterogenität der Biomasseverteilung und durch die Beprobung unterschiedlicher Flächen zu beiden Beprobungsterminen liefert die Differenzbildung zwischen Biomassemaxima und -minima für Einzelflächen in einigen Fällen negative Werte oder Null-Bilanzen. Die Abschätzung und der Vergleich der Biomasseproduktion erfolgt daher ausschließlich auf Ebene der Bestände, indem die Differenz zwischen den Mittelwerten der Biomassevorräte aller im Bestand erfassten Flächen gebildet wird.

Die geschätzte oberirdische Biomasseproduktion der Gefäßpflanzen steht in allen Bestandestypen in enger proportionaler Beziehung zu den in 6.5.1 dargestellten oberirdischen Biomassevorräten. Etwa die Hälfte der im Sommer vorhandenen oberirdischen Biomasse wird im Lauf der Vegetationsperiode neu produziert (Abb. 50).

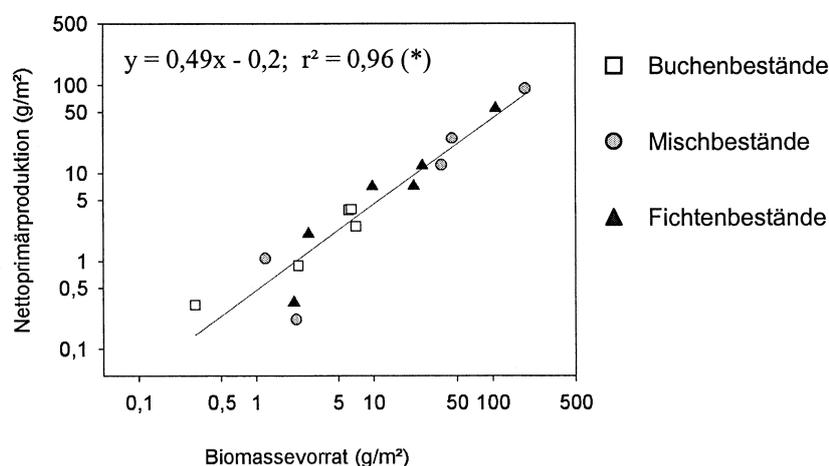


Abb. 50: Korrelation zwischen oberirdischer Nettoprimärproduktion und Biomassemaxima der Gefäßpflanzen (g Trockensubstanz/m²) in Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte.

Die Beträge der mittleren Stoffproduktion der drei Bestandestypen in den beiden Altersstufen verhalten sich folglich zueinander wie die Werte Biomassemaxima. Die höchste Produktivität erreicht die Kraut- und Strauchschicht in den älteren Mischbeständen, während Buchenbestände die geringste Biomasseproduktion aufweisen (Tab. 18). Die Beträge für die jüngere Altersstufe sind sehr niedrig. Die Werte der einzelnen beprobten Bestände machen für die Altbestände starke Schwankungen zwischen Flächen ein und desselben Typs deutlich. In enger räumlicher Nachbarschaft liegende Flächen (z.B. alle Flächen aus Eschershausen) offenbaren jedoch dieselben Abstufungen, wie sie durch die Mittelwerte ausgedrückt werden.

Tab. 18: Schätzwerte für die oberirdische Nettoprimärproduktion (g/m^2) der Bodenvegetation (Kraut- und Strauchschicht). Angegeben sind die Beträge für die einzelnen untersuchten Rein- und Mischbestände aus Buche und Fichte sowie die Mittelwerte, die sich aus den Bestandeswerten ergeben.

Bestände > 90 Jahre				Bestände < 90 Jahre			
	Bu	Mi	Fi		Bu	Mi	Fi
Mittelwert	3,2	43,2	24,7	Mittelwert	1,7	0,5	3,2
Einzelwerte der Bestände				Einzelwerte der Bestände			
Eschershausen	3,9	12,6	7,2	Brüggefeld	0,3	1,1	7,1
Fürstenberg	2,5	25,0	12,2	Steinhoff	0,9	0,3	2,1
Mackensen	-	92,0	54,8	Neuhaus	3,9	0,2	0,3

Die Verteilung der Biomasseproduktion auf die verschiedenen Wuchsformtypen (Abb. 51) entspricht den in Abschnitt 6.5.2 dargestellten Verhältnissen bei den Biomassevorräten. Aufgrund der geringen Werte in den Jungbeständen werden erneut nur die Altbestände verglichen. In den Buchenbeständen haben die Gehölze, die hier fast ausschließlich durch Buchen-Verjüngung repräsentiert sind, den Hauptanteil an der insgesamt niedrigen Biomasseproduktion. Die hohen Beträge in Mischbeständen kommen ebenfalls durch hohe

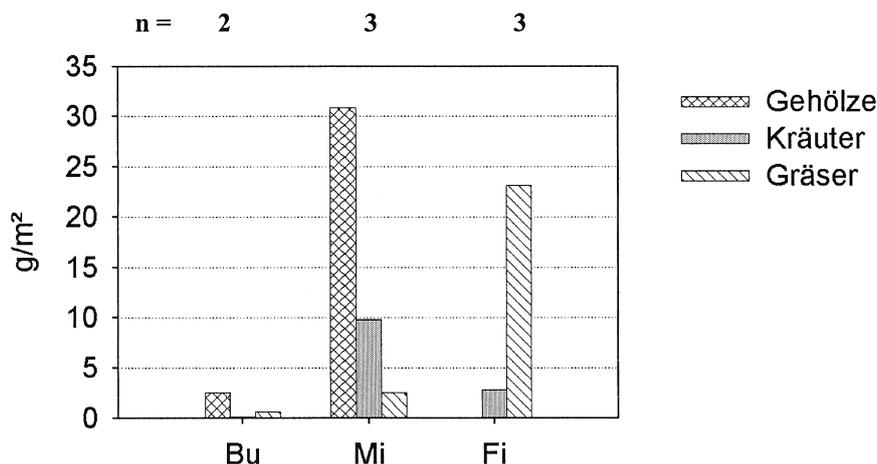


Abb. 51: Oberirdische Biomasseproduktion der wichtigsten Wuchsformengruppen in der Kraut- und Strauchschicht der über 90-jährigen Rein- und Mischbestände aus Buche und Fichte.

Produktionsraten der Gehölze zustande, deren Kreis hier vor allem um die Fichte und die beiden *Rubus*-Arten erweitert wird. In Fichtenbeständen wird der Großteil der Biomasse alljährlich durch grasartige Pflanzen produziert. Krautige Arten sind vor allem in Mischbeständen stark an der oberirdischen Biomasseproduktion beteiligt.

Die Arten der Mooschicht zeigen keinen den Gefäßpflanzen vergleichbaren Jahresrhythmus, der es erlauben würde, die Stoffproduktion dieser Artengruppe durch eine zweimalige Beprobung zu erfassen. Für diese Vegetationsschicht weisen die Biomassewerte der beiden Beprobungstermine im Winter und Sommer keine Unterschiede auf. Aufgrund dieser Tatsache und wegen der häufig sehr niedrigen Biomassevorräte der Moose kann davon ausgegangen werden, dass deren Biomasseproduktion als gering bzw. vernachlässigbar anzusehen ist (vgl. ELLENBERG et al. 1986). Für die Fichten-Altbestände kann allerdings aufgrund der bei TRACZYK (zitiert in ELLENBERG et al. 1986) ermittelten Werte angenommen werden, dass die Biomasseproduktion der Moose etwa 4 - 5 g/m² beträgt, was rund einem Drittel ihres Biomassevorrates entspricht.

6.5.5 Artenzahlen und Evenness in Beziehung zu Biomassevorräten

Die Produktivität von Pflanzenbeständen wird häufig als eine der Hauptdeterminanten für deren Artenvielfalt angesehen werden (AL-MUFTI et al. 1977, GRIME 1979, ROSENZWEIG & ABRAMSKY 1993). Diese Kenngröße steht in direktem Zusammenhang mit dem Spektrum der Umweltressourcen am Standort (BEGON et al. 1996). Wie in Abschnitt 6.5.4 gezeigt, stellt der oberirdische Biomassevorrat eine geeignete Maßzahl für die Produktivität der Bodenvegetation in den untersuchten Beständen dar.

Die höchsten Artenzahlen der Kraut- und Strauchschicht finden sich in Fichtenbeständen bei relativ geringen oberirdischen Biomassevorräten von 10 - 40 g/m² (Abb. 52). In diesem Bereich weisen die Artenzahlen jedoch sehr starke Schwankungen auf, die vor allem aufgrund der in Kapitel 6.3.2 und 6.4.1 beschriebenen bodenchemischen Gradienten erklärt werden können. Niedrige Artenzahlen und Biomassevorräte, wie sie in Buchenbeständen auftreten, sind vor allem in Zusammenhang mit dem ungünstigen Lichtgenuss am Waldboden zu sehen.

In allen drei Bestandestypen deutet sich die begrenzende Wirkung hoher Produktivität bzw. hoher oberirdischer Biomassevorräte auf die Artendiversität der Kraut- und Strauchschicht an. Die Artenvielfalt zeigt keine lineare Zunahme mit dem Biomassevorrat, sondern stagniert bei hohen Biomassewerten. Wird dies in Fichten- und Buchenbeständen, in denen nur wenige Probeflächen Biomassevorräte um 100 g/m² aufweisen, nur verschwommen deutlich, so lässt sich dies für die Mischbestände mit hoher Signifikanz nachweisen. Hohe Biomassevorräte kommen dort durch die Dominanz einer oder weniger Arten (*Fagus sylvatica*, *Rubus idaeus* und *R. fruticosus*) zustande, die auf alle anderen Arten einen starken Konkurrenzdruck ausüben.

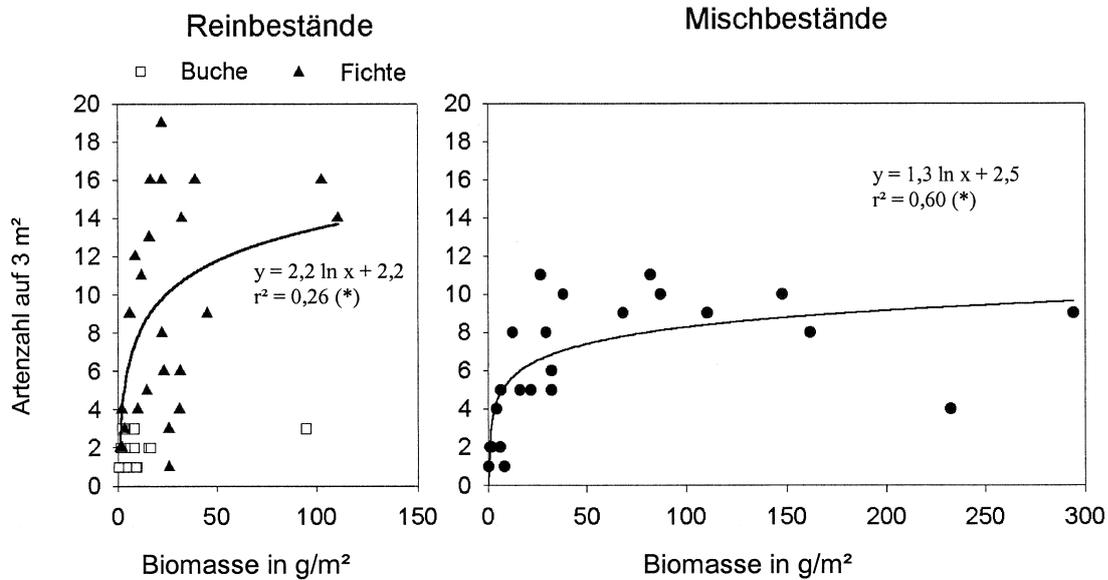


Abb. 52: Artenzahlen und oberirdische Biomassevorräte von Kraut- und Strauchschicht in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte, ältere und jüngere Bestände zusammengefasst. Die Bezugsfläche entspricht mit 3 m² der Flächengröße der Biomassebeprobung.

Die oberirdischen Biomassevorräte der Kraut- und Strauchschicht in Misch- und Fichtenbeständen lassen sich daher in Beziehung zur Evenness setzen (Abb. 53). Bei Betrachtung auf Niveau der Untersuchungsbestände wird eine log-lineare Korrelation zwischen diesen beiden Größen deutlich. Die Werte der Evenness und der Biomassevorräte ergeben sich hierbei als arithmetische Mittel der Einzelwerte der Stichprobenflächen. Hohe Biomassevorräte treten nur bei niedrigen Evenness-Werten auf, die durch Dominanz einzelner Arten besonders in den Altbeständen zustande kommen. Für Buchenbestände mit ihren geringen Biomassevorräten in der Bodenvegetation und geringen Artenzahlen zeigte sich kein Zusammenhang, so dass dieser Bestandestyp in Abbildung 53 nicht dargestellt wird.

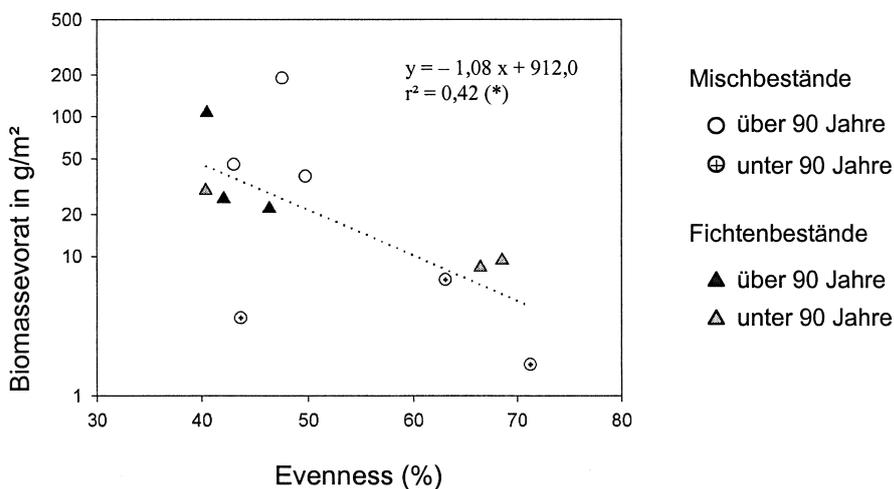


Abb. 53: Oberirdische Biomassevorräte und Evenness von Kraut- und Strauchschicht in den zwölf untersuchten Buchen-Fichten-Mischbeständen und Fichten-Reinbeständen.

6.6 Biomasse und Produktivität in Beziehung zu Standortfaktoren

6.6.1 Multivariate Auswertung

Ebenso wie die Arten- und Deckungsgradverteilung der Bodenvegetation kann die Verteilung der Biomassevorräte auf die verschiedenen untersuchten Arten- und Artengruppen durch ein multivariates Verfahren mittels kanonischer Korrespondenzanalyse untersucht werden. Grundlage der Berechnung bilden die maximalen Biomassevorräte für Strauch-, Kraut- und Mooschicht auf den Probestellen, wobei zum einen Daten für die wichtigsten Arten (*Oxalis acetosella*, *Polytrichum formosum*, *Luzula luzuloides*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Fagus sylvatica*, *Picea abies*) wie auch Daten für die nicht weiter aufgetrennten Artengruppen (Farne, sonstige Gehölze, Gräser, Kräuter und Moose) in die Berechnung einfließen. Das Set der Umweltvariablen entspricht dem der multivariaten Analysen in Abschnitt 6.4.1. Die Daten zu Biomassevorräten und Umweltvariablen enthalten die Tabellen A9 bis A12 im Anhang.

Die erste und zweite Hauptachse besitzen hohe Eigenwerte (Tab. 19) und tragen in hohem Maße zur Aufklärung der Varianz der Biomassevorräte in der Bodenvegetation bei. Die erste Hauptachse der Ordination ist eng mit dem Alter der erfassten Bestände korreliert, die zweite Hauptachse zeigt eine starke Korrelation mit dem relativen Lichtgenuss (Abb. 54).

Tab. 19: Daten zur kanonischen Korrespondenzanalyse der oberirdischen Biomassevorräte von Kraut-, Strauch- und Mooschicht.

	Achse 1	Achse 2
Eigenwert λ	0,66	0,36
Anteil von λ an der Eigenwertsumme (%)	40,1	62,2
Kumulierte prozentuale Varianz (Species-Daten)	22,2	34,5
Arten-Umwelt-Korrelation	0,96	0,88

Die oberirdischen Biomassevorräte von *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, der „sonstigen Gehölze“ (vor allem *Rubus fruticosus* und *R. idaeus*) und der „sonstigen Gräser“ und „sonstigen Kräuter“ sind positiv mit dem relativen Lichtgenuss am Waldboden korreliert (Abb. 54). Die Sträucher sowie die Verjüngung der Hauptbaumarten treten mit hohen Biomassevorräten besonders in älteren Mischbeständen auf (Mackensen, Fürstenberg) wie bereits in Abschnitt 6.5.2 gezeigt wurde. Gräser, Heidelbeere und die sonstigen Kräuter zeigen eine deutliche Bindung an Fichtenbestände. Negativen Bezug zum Lichtgenuss weisen besonders *Fagus sylvatica*, *Luzula luzuloides* sowie die Farnarten auf. Hohe Biomassevorräte der Buchenverjüngung, der Weißen Hainsimse und der Farne treten in Buchen- und Mischbeständen mit höherem Bestandesalter auf.

Der für die Erklärung der Varianz innerhalb der Vegetationsaufnahmen als bedeutsam nachgewiesene pH- bzw. Basengradient (Kap. 6.4.1) spielt für die Verteilung der Biomassevorräte eine geringere Rolle als für die deckungsgradmäßige Verteilung der Arten. Allerdings zeigt sich für die Moose und für *Vaccinium myrtillus*, dass hohe Biomassevorräte dieser Pflanzen an Bestände mit relativ sauren Bodenverhältnissen und hohen C/N-Verhältnissen in der Humusaufgabe gebunden sind.

6.6.2 Biomassevorräte einzelner Artengruppen

a) Kraut- und Strauchschicht

Bei der multivariaten Auswertung der Flächen der Biomasseuntersuchungen erwies sich der Lichtgenuss als wichtiger Faktor zur Erklärung der Unterschiede in der Biomasseverteilung auf den Untersuchungsflächen (Kap. 6.6.1). Niedrige Biomassevorräte und somit niedrige Produktivität der Bodenvegetation sind dabei stets mit ungünstigen Lichtverhältnissen korreliert. Die in Buchenbeständen auftretenden relativ niedrigen Biomassevorräte können somit vor allem auf die ungünstigen Beleuchtungsbedingungen in diesem Bestandestyp zurückgeführt werden. In den Fichtenbeständen zeigt sich ein deutlicher Zusammenhang zwischen oberirdischen Biomassevorräten der Kraut- und Strauchschicht und dem Lichtgenuss, der in dieser Form in Mischbeständen nicht nachweisbar ist (Abb. 55). In beiden Bestandestypen stehen die geringen Biomassevorräte in der jüngeren Altersstufe in direktem Zusammenhang mit den herrschenden Lichtbedingungen.

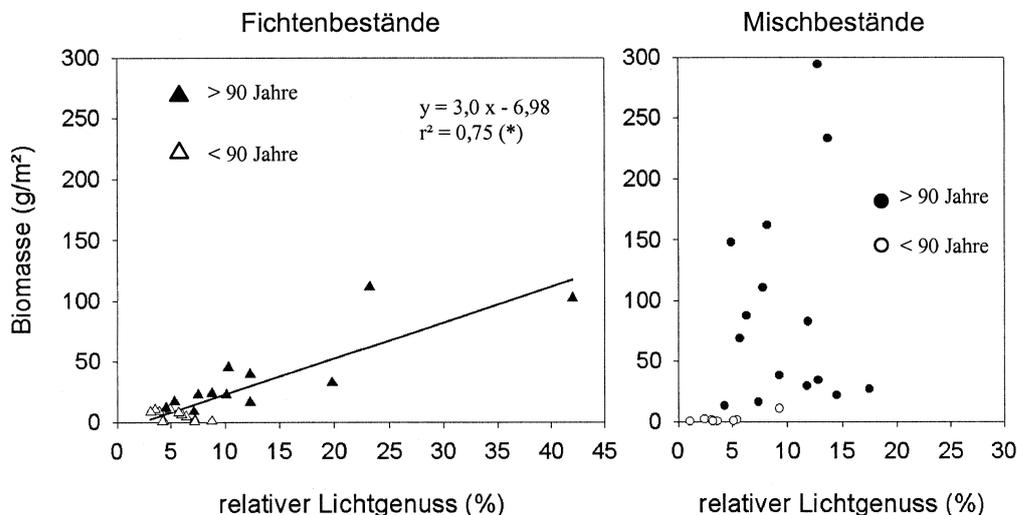


Abb. 55: Oberirdische Biomassevorräte der Kraut- und Strauchschicht in Fichtenbeständen und Buchen-Fichten-Mischbeständen in Beziehung zum Lichtgenuss am Waldboden.

b) Gehölze

Die Wuchsformengruppe der Gehölze enthält in der Bodenvegetation neben Jungpflanzen von Buche und Fichte die Arten *Vaccinium myrtillus*, *Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus* sowie sporadisch auftretende Jungpflanzen von *Salix caprea* und *Sorbus aucuparia*. Alle Gehölze kommen nahezu ausschließlich in Altbeständen vor, wobei sie in den lichtarmen Buchenbeständen jedoch ebenfalls selten sind. In Abschnitt 6.6.1 wurde für die Gehölzarten ohne die Verjüngung von Buche und Fichte bereits eine Beziehung zwischen Lichtgenuss und Biomassevorrat belegt, der durch die Einzelanalyse dieses Faktors bestätigt wird (Abb. 56). Für die Fichten-Altbestände kann eine Korrelation auf logarithmischem und linearem Niveau hergestellt werden, während sich für die Mischbestände lediglich eine log-lineare Beziehung nachweisen lässt.

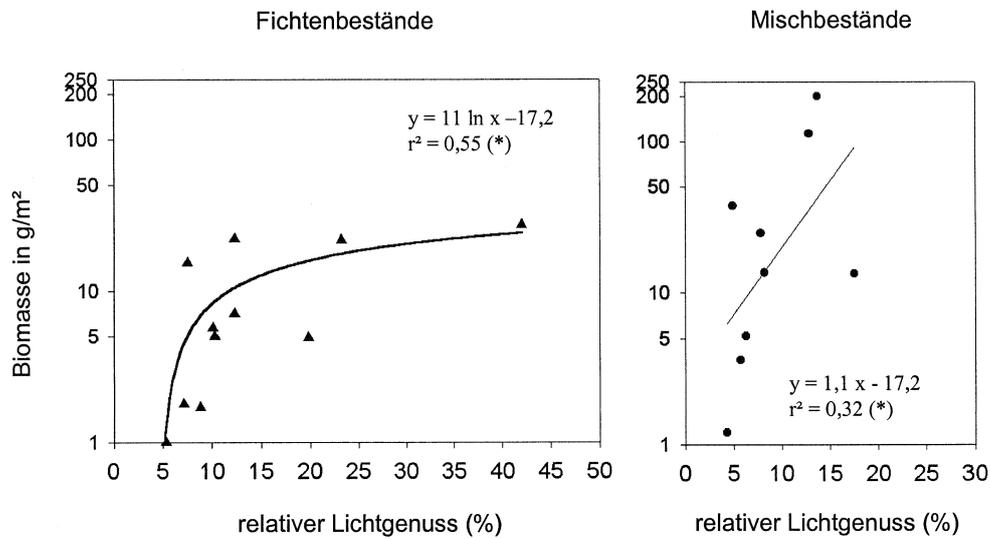


Abb. 56: Oberirdische Biomassevorräte der Gehölze in der Kraut- und Strauchschicht (außer Buchen- und Fichtenverjüngung) in über 90-jährigen Fichtenbeständen und Buchen-Fichten-Mischbeständen in Beziehung zum Lichtgenuss am Waldboden.

Die Biomassewerte der Buchenverjüngung zeigten bei der multivariaten Auswertung keine deutlichen Beziehungen zu Bodenfaktoren oder zum Lichtgenuss. Anhand der Einzelanalyse kann ebenfalls kein signifikanter Zusammenhang zwischen Buchenverjüngung und Lichtgenuss nachgewiesen werden (Abb. 57). Allerdings finden sich die höchsten Biomassevorräte der Buchenverjüngung auf Mischbestandsflächen mit Lichtgenusswerten, die höher sind als in Buchenbeständen.

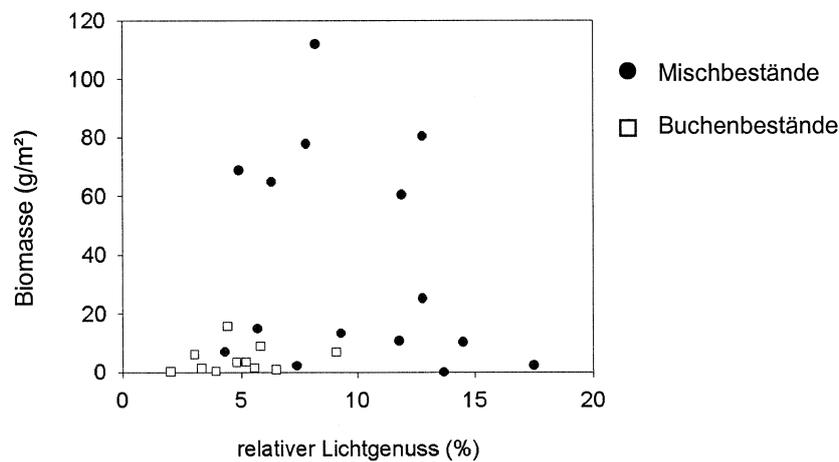


Abb. 57: Oberirdische Biomassevorräte der Buchenverjüngung in Buchenbeständen und Buchen-Fichten-Mischbeständen in Beziehung zum Lichtgenuss am Waldboden.

c) Grasartige Pflanzen

Die Summe der Biomassevorräte der Grasartigen (*Poaceae*, *Cyperaceae* und *Juncaceae*) steht in deutlichem Zusammenhang mit dem relativen Lichtgenuss und ist in Buchenbeständen und innerhalb der Jungbestände niedrig. In den Fichten-Altbeständen und den über 90-jährigen Mischbeständen lässt sich für diese Wuchsformengruppe ein Anstieg der Biomassevorräte mit zunehmendem Lichtgenuss nachweisen (Abb. 58). *Deschampsia flexuosa*, für deren Deckungsgrade bereits in Abschnitt 6.4.4 eine Korrelation mit dem Lichtgenuss aufgezeigt wurde, macht den Hauptanteil der Biomasse aller grasartigen Pflanzen aus. Für diese einzelne Art ergeben sich ähnliche Korrelationen wie für die dargestellten Biomassetotalen aller Arten dieser Gruppe.

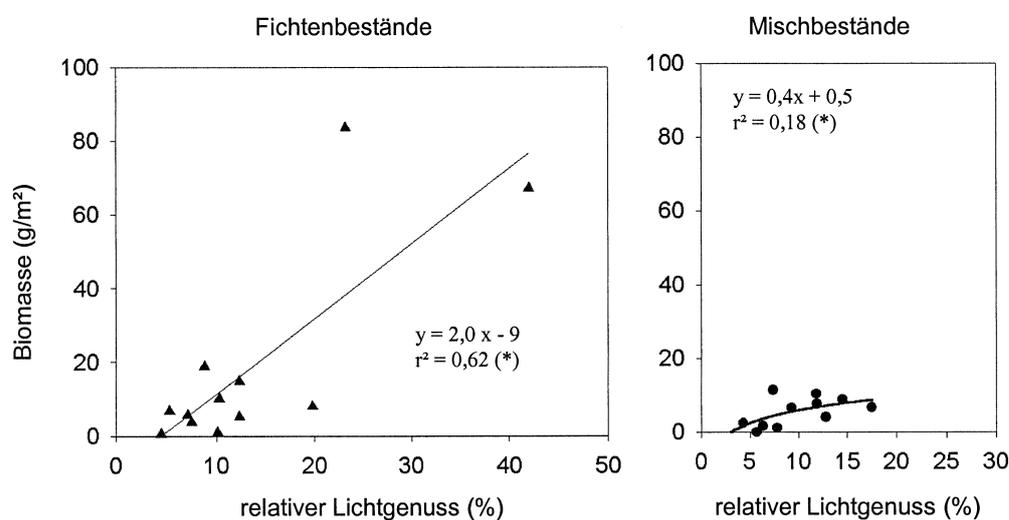


Abb. 58: Oberirdische Biomassevorräte grasartiger Pflanzen (*Poaceae*, *Cyperaceae* und *Juncaceae*) in Fichten-Altbeständen und in über 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbeständen in Beziehung zum Lichtgenuss.

d) Krautige Arten

Zur Gruppe der krautigen Arten wurden all diejenigen Arten der Kraut- und Strauchschicht gerechnet, die weder zu den Grasartigen noch zu den Gehölzen gestellt werden können. Hauptanteil an der Biomasse dieser heterogen zusammengesetzten Wuchsformengruppe haben *Oxalis acetosella* sowie Farnarten wie *Dryopteris dilatata* und *D. carthusiana*. Daneben sind viele Arten der *Oxalis acetosella*-Gruppe enthalten (Kap. 6.4.1.a). In den untersuchten Buchenbeständen sowie in allen Jungbeständen sind die Kräuter im Hinblick auf ihre Biomassevorräte unbedeutend (Kap. 6.5.2). In den älteren Fichtenbeständen besteht eine auffällige Korrelation der Biomassevorräte dieser Arten mit dem pH-Wert in der Humusaufgabe, die für Mischbestände jedoch nicht deutlich wird (Abb. 59).

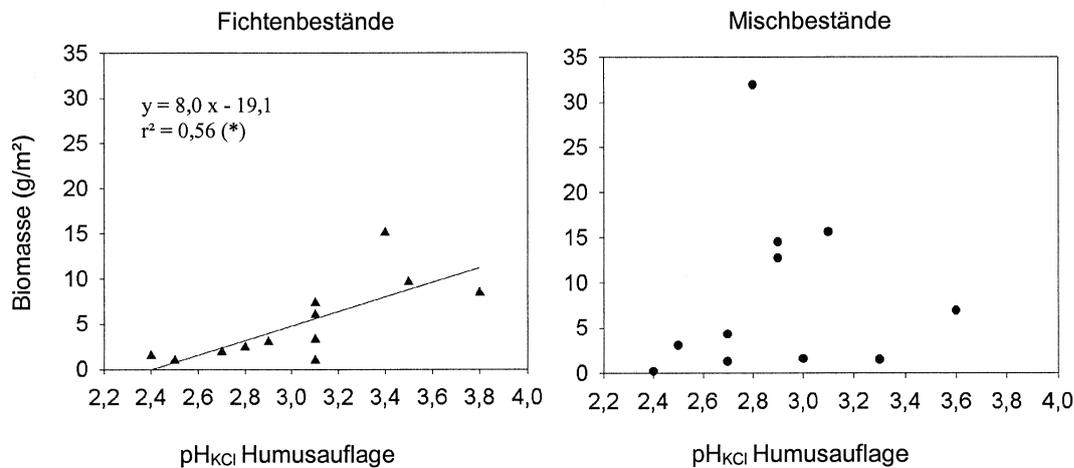


Abb. 59: Oberirdische Biomassevorräte krautiger Arten in Fichten-Altbeständen und in den über 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbeständen in Beziehung zum pH-Wert in der Humusauflage.

6.6.3 Zusammenfassung

Die Verteilung der oberirdischen Biomassevorräte in der Bodenvegetation ist durch starke Unterschiede zwischen den beiden Altersstufen der untersuchten Bestände geprägt. Werden in den Jungbeständen in allen drei Bestandestypen im Mittel sehr niedrige Werte in der Kraut- und Mooschicht erreicht, so fallen die Trockensubstanzvorräte in den Altbeständen weitaus höher aus. In den Altbeständen kommen die höchsten Vorräte der Moosbiomasse in den Fichtenbeständen vor (Median = 12,3 g/m²) und die höchsten Biomassevorräte der Krautschicht in den Mischbeständen (Median = 68,5 g/m²). Die unterirdischen Organe der Pflanzen (ohne Verjüngung) bilden in Fichten-Altbeständen die höchsten Biomassevorräte (Median = 17,5 g/m²). Die oberirdische Stoffproduktion der Krautschicht beträgt in allen Beständen etwa die Hälfte der maximalen Biomassevorräte.

Die Altbestände zeigen deutliche Unterschiede in der Verteilung der oberirdischen Biomassevorräte auf verschiedene Arten und Wuchsformengruppen. Hohe oberirdische Biomassevorräte koinzidieren mit niedrigen Evenness-Werten in der Bodenvegetation, kommen also durch die Dominanz einzelner Arten zustande. So resultieren die hohen oberirdischen Trockensubstanzvorräte in Mischbeständen aus hohen Anteilen an Gehölzen (vor allem Buchenverjüngung) in der Bodenvegetation, die sich limitierend auf die Artenzahl auswirken.

Die beschriebenen Unterschiede der Biomasseverteilung der Gefäßpflanzen können aufgrund von multi- und univariaten Analysen vor allem auf die unterschiedlichen Lichtverhältnisse in den Beständen zurückgeführt werden. Die Biomassevorräte der grasartigen Pflanzen und der Gehölze (ohne Verjüngung von Buche und Fichte) sind positiv mit dem Lichtangebot korreliert.

6.7 Kenngrößen des Nährelementhaushaltes

6.7.1 Elementvorräte und -gehalte der Bodenvegetation

Die Elementvorräte der Bodenvegetation entsprechen im Vergleich der Bestandestypen und Altersstufen (Tab. 20 und 21) nur teilweise den Verhältnissen der in Abschnitt 6.5.1 beschriebenen Trockensubstanzvorräte. Obwohl die höchsten oberirdischen Biomassevorräte der Bodenvegetation in den über 90-jährigen Mischbeständen vorkommen, wurden für die Fichten-Altbestände tendenziell höhere Stickstoffvorräte als in den Mischbeständen nachgewiesen. Ein Vergleich der mittleren Stickstoffgehalte der Bodenvegetation zeigt eine Zunahme von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen (Tab. 22). Die errechneten Nährelementgehalte ergeben sich hierbei aus den über die Biomassevorräte der einzelnen Arten und Artengruppen gewichteten Mittelwerten. Dabei können sich die in Abschnitt 6.5.2 dargestellten Unterschiede in der Verteilung der Biomasse auf die verschiedenen Fraktionen sehr stark auswirken. Höhere N-Gehalte in Fichten-Altbeständen sind vor allem die Folge höherer Anteile von Moosen, Kräutern und grasartigen Pflanzen in der Bodenvegetation. Diese Arten weisen im Mittel relativ hohe N-Gehalte auf (*Deschampsia flexuosa* 17,8 mg/g, *Oxalis acetosella* 21,4 mg/g, *Polytrichum formosum* 21,1 mg/g, sonstige Kräuter 23,9 mg/g und sonstige Moose 22,1 mg/g). Die in den Mischbeständen dominierenden Gehölze, allen voran *Fagus sylvatica*, zeichnen sich dagegen durch niedrigere mittlere Stickstoffgehalte aus (*Fagus sylvatica* 10,8 mg/g, *Picea abies* 11,3 mg/g, *Vaccinium myrtillus* 12,7 mg/g, sonstige Gehölze 14,7 mg/g).

Die ober- und unterirdischen Vorräte an Phosphor, Kalium, Calcium und Magnesium in der Bodenvegetation (Tab. 20 und 21) der untersuchten Bestände entsprechen den Verhältnissen der Biomassevorräte eher als die N-Vorräte. In den Altbeständen finden sich die höchsten oberirdischen Vorräte dieser Elemente in Mischbeständen, in den jüngeren Beständen in Fichtenforsten. Die maximalen unterirdischen Stoffvorräte kommen in den Fichtenbeständen vor. Bei den Altbeständen entsprechen allerdings die oberirdischen Vorräte an Kalium, Calcium und Magnesium in Misch- und Fichtenbeständen nicht exakt dem Verhältnis der mittleren Biomassevorräte dieser Bestandestypen von rund 2:1. Der Grund sind erneut die in der Vegetation der Fichtenbestände tendenziell höheren Gehalte dieser Nährelemente (Tab. 22). Diese auffälligen Differenzen sind ebenfalls durch die höheren Anteile an Gehölzen in den Mischbeständen sowie durch größere Mengen an Gräsern in der Bodenvegetation der Fichtenbestände erklärbar. Dies kann z.B. anhand der Kaliumvorräte gezeigt werden. Arten wie *Deschampsia flexuosa* sowie die Gruppe der „sonstigen Gräser“ weisen mit rund 17 mg/g im Vergleich zu den in Mischbeständen dominierenden Gehölzen (*Fagus sylvatica* 2,8 mg/g, *Vaccinium myrtillus* 4,4 mg/g, *Picea abies* 3,0 mg/g, Sträucher 7,1 mg/g) wesentlich höhere K-Gehalte auf.

Tab. 20: Maximale oberirdische N-, P-, K-, Ca- und Mg-Vorräte der Bodenvegetation in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (Strauch-, Kraut- und Moosschicht zusammengefasst).

	Anzahl der Probeflächen	N (g/m ²)		P (mg/m ²)		K (mg/m ²)		Ca (mg/m ²)		Mg (mg/m ²)	
		Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.
Bestände > 90 J.											
Bu	11	0,1	0,0 - 0,3	7	0 - 16	48	2 - 122	40	3 - 121	12	1 - 33
Mi	15	1,5	0,3 - 4,1	92	13 - 247	663	105 - 1983	448	2 - 1442	151	27 - 52
Fi	12	2,1	0,4 - 8,8	64	15 - 119	533	110 - 1584	353	40 - 1076	126	17 - 487
Bestände < 90 J.											
Bu	12	0,1	0 - 0,4	4	0 - 31	14	0 - 86	14	0 - 116	3	0 - 27
Mi	14	0,1	0,8	5	0 - 39	26	0 - 176	12	0 - 64	6	0 - 33
Fi	13	0,9	0 - 9,8	48	1 - 483	216	3 - 1888	74	1,5-691	31	1 - 295

Tab. 21: Maximale unterirdische N-, P-, K-, Ca- und Mg-Vorräte der Bodenvegetation in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (ohne Verjüngung von Buche und Fichte).

	Anzahl der Probeflächen	N (g/m ²)		P (mg/m ²)		K (mg/m ²)		Ca (mg/m ²)		Mg (mg/m ²)	
		Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.
Bestände > 90 J.											
Bu	11	0,1	0,0 - 0,5	7	0 - 33	8	0 - 40	19	0 - 90	5	0 - 21
Mi	15	0,1	0,0 - 0,7	6	0 - 38	8	0 - 49	28	0 - 152	6	0 - 36
Fi	12	1,2	0,0 - 6,7	64	0 - 357	77	0 - 389	223	0 - 806	56	0 - 282
Bestände < 90 J.											
Bu	12	0,0	0 - 0,1	0	0 - 4	0	0 - 2	0	0 - 4	0	0 - 2
Mi	14	0,0	0 - 0,3	10	0 - 123	4	0 - 49	10	0 - 123	4	0 - 49
Fi	13	0,2	0 - 0,8	10	0 - 32	9	0 - 33	24	0 - 90	5	0 - 21

Tab. 22: Maximale Elementgehalte (mg/g Trockenmasse) der oberirdischen Biomasse in den über 90-jährigen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte.

	Anzahl der Probestellen	N		P		K		Ca		Mg	
		Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.
Bu	11	12,5	10,0 - 16,7	1,0	0,8 - 1,6	7,6	3,1 - 15,2	5,5	3,6 - 6,6	1,8	1,2 - 2,5
Mi	15	13,7	9,2 - 17,5	1,0	0,7 - 1,6	8,3	4,5 - 14,5	3,7	2,3 - 6,1	1,4	1,0 - 2,7
Fi	12	16,7	12,9 - 21,6	1,2	0,8 - 1,5	10,4	6,2 - 15,9	4,4	1,9 - 7,7	1,9	1,1 - 3,1

6.7.2 C/N-Verhältnisse in der Bodenvegetation

Die C/N-Verhältnisse der gesamten oberirdischen Pflanzenteile nehmen innerhalb beider Altersstufen im Gradienten von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen deutlich ab (Tab. 23). Eine Auftrennung in Gefäßpflanzen und Moose macht deutlich, dass die Werte für die Mooschicht weitaus niedriger liegen als jene der Kraut- und Strauchschicht. Dies kann zum einen dadurch erklärt werden, dass die Bryophyten weder verholzte Pflanzenteile besitzen, noch echtes Festigungs- oder Leitgewebe bilden, deren C/N-Verhältnis aufgrund ihrer Funktion per se hoch ist.

Tab. 23: C/N-Verhältnisse der oberirdischen Teile der Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen, Buchenbeständen und Fichtenforsten, Krautschicht inklusive Sträucher.

	Anzahl der Flächen	gesamte Bodenvegetation		Kraut- und Strauchschicht		Mooschicht	
		Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.
Bestände > 90 J.							
Bu	11	37,8	31,0 - 46,0	37,8	31,1 - 46,0	21,8	21,8 - 21,9
Mi	15	36,9	29,8 - 47,7	38,5	32,5 - 49,5	21,1	19,2 - 23,8
Fi	12	31,6	21,0 - 51,7	35,3	24,7 - 66,0	20,9	18,4 - 22,6
Bestände < 90 J.							
Bu	12	27,8	18,6 - 33,6	29,4	17,8 - 33,9	19,4	18,9 - 20,5
Mi	14	27,2	9,8 - 42,0	24,6	9,6 - 42,3	18,9	17,1 - 20,5
Fi	13	22,6	17,8 - 40,1	24,9	19,6 - 41,0	19,0	16,8 - 20,9

Die beschriebene Abnahme der Werte im Gradienten ist bei getrennter Betrachtung der beiden Vegetationsschichten schwächer ausgeprägt und somit durch die Aufsummierung geringer Unterschiede zwischen den Bestandestypen bedingt. Die Abnahme des C/N-Verhältnisses von Buchen-Altbeständen über Mischbestände zu Fichten-Altbeständen kann durch die Zunahme des Anteils von Gräsern und Kräutern erklärt werden. Der Unterschied zwischen Misch- und Fichtenbeständen kommt darüberhinaus durch die höheren Anteile von Holzgewächsen in den Mischbeständen zustande. Dieser Sachverhalt führt, wie in Abschnitt 6.7.1 beschrieben, zu einer Erhöhung der N-Gehalte der Bodenvegetation in den Fichtenbeständen gegenüber den Mischbeständen. Die im Vergleich zu den Altbeständen niedrigeren C/N-Verhältnisse in den Jungbeständen dürften ebenfalls vor allem aus dem Fehlen größerer Gehölzpflanzen resultieren.

6.7.3 Anteil der Bodenvegetation am Stickstoffhaushalt der Waldbestände

Der Anteil der Bodenvegetation am Nährstoffhaushalt der gesamten Waldbestände kann abgeschätzt werden, indem die Nährelementvorräte der Waldbodenpflanzen auf die Gesamtvorräte der Bestände (Baumschicht und Bodenvegetation) bezogen werden. Die Rolle der Bodenvegetation im Stoffhaushalt der untersuchten Altbestände wird im Folgenden am Beispiel Stickstoff dargestellt.

Für die untersuchten Bestände lagen bei Niederschrift dieser Arbeit keine Elementvorratsschätzungen für die Altbäume vor. Für Buchen- und Fichtenbestände existiert durch die Zusammenstellungen von RODIN & BAZILEVICH (1967) und ELLENBERG et al. (1986) umfangreiches Datenmaterial. Anhand dieser Daten wurde der N-Vorrat in der Baumschicht der untersuchten Buchenbestände bei 600 kg/ha, derjenige der Fichtenbestände bei 800 kg/ha definiert. Für einen ungleichaltrigen Buchen-Fichten-Mischbestand hat HEITZ (1998) einen oberirdischen N-Vorrat von rund 550 kg/ha ermittelt. Für Mischbestände liegen weiterhin keine adäquaten Daten vor. Die Berechnung erfolgte daher für diesen Bestandestyp auf Basis der Daten für die Buchen- und Fichten-Reinbestände, wobei angenommen wurde, dass diese als Extreme den Wertebereich für die Mischbestände einschließen.

Der Anteil der Waldbodenpflanzen am Stickstoffvorrat ist in den untersuchten Beständen als gering zu erachten (Tab. 24). Nur in den Fichten-Altbeständen ist der hohe Anteil der Bodenvegetation am N-Vorrat auffällig, der im Extremfall bis zu 10 % des Vorrats im Baumbestand ausmachen kann. Dies erklärt sich aufgrund höherer Anteile von Moosen, grasartigen Pflanzen und Kräutern in Fichtenforsten, auf deren hohe N-Gehalte bereits in Abschnitt 6.4.1 eingegangen wurde. In Mischbeständen hat die Bodenvegetation trotz höherer Biomassevorräte keinen höheren Anteil am N-Haushalt als die Bodenvegetation in Fichtenbeständen. Dies ist erneut Folge der Dominanz von Gehölzen bzw. Baumverjüngung, die sich durch niedrige N-Gehalte auszeichnen (Kap. 6.7.1).

Tab. 24: Geschätzte Anteile der Bodenvegetation am Stickstoffhaushalt der Altbestände (maximale oberirdische Elementvorräte in Prozent der Vorratssumme von Baumschicht und Bodenvegetation).

	Buchen- bestände	Mischbestände		Fichten- bestände
Berechnungsbasis (N-Vorrat im Baumbestand in kg/ha)	600	600	800	800
Anzahl der Probeflächen	11	15	15	12
Mittlerer Anteil am N-Vorrat (%)	< 1	2	2	3
Minimum (%)	0	< 1	< 1	< 1
Maximum (%)	< 1	6	5	10

6.7.4 Nährelementaufnahme durch die Pflanzen

Die Nährelementaufnahme der Bodenvegetation kann ebenso wie die Nettoprimärproduktion durch Differenzbildung zwischen den Elementvorräten zu den beiden Beprobungsterminen im August und im Februar abgeschätzt werden. Es gelten somit die in Abschnitt 6.5.4 dargestellten Erörterungen zur Berechnung der Zahlenwerte bzw. zur Exaktheit der Abschätzung. Eine zusätzliche Unsicherheit bei der Bestimmung der Elementaufnahme durch die Pflanzen besteht bei mehrjährigen Arten, bei denen parallel zur externen Nährstoffaufnahme interne Nährstoffkreisläufe existieren (z.B. Speicherung und Resorption, vgl. MROTZEK 1998, BRÜNN 1999, VOR 1999). Um diesen Schätzfehler gering zu halten, wurde die Elementaufnahme auf die Summe der ober- und unterirdischen Pflanzenteile bezogen. Der Vergleich umfasst erneut ausschließlich die Altbestände.

Die höchsten Mengen an Mineralstoffen nehmen die Kraut- und Strauchschicht während der Vegetationsperiode in Fichtenbeständen auf (Tab. 25). Minimal ist die Stoffaufnahme hingegen in den Beständen des *Luzulo-Fagetum*. Die Verhältnisse zwischen den Bestandestypen entsprechen hierbei in etwa den Relationen der Mittelwertsummen aus oberirdischen und unterirdischen Biomassevorräten der Gefäßpflanzen (Kap. 6.5.1). Auffällig hoch sind die Unterschiede zwischen Fichten- und Mischbeständen, was nicht mit den Biomassevorräten in diesen Bestandestypen übereinstimmt. Dies kann erneut durch die in den Abschnitten 6.7.1 und 6.7.3 geschilderten Auswirkungen höherer Anteile von Gräsern bzw. durch geringeren Anteile von Gehölzen in Fichtenbeständen erklärt werden.

Tab. 25: Geschätzte Mineralstoffaufnahme der Kraut- und Strauchschicht während der Vegetationsperiode in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte (Altbestände).

		N (g/m ²)		P (mg/m ²)		K (mg/m ²)		Ca (mg/m ²)		Mg (mg/m ²)	
Anzahl der Probestellen		Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.	Mittelw.	Min.-Max.
gesamt											
Bu	11	0,1	0,0 - 0,1	6	3 - 9	30	25 - 35	19	18 - 19	4	2 - 6
Mi	15	0,7	0,0 - 1,8	47	0 - 143	493	201 - 1008	277	88 - 649	110	39 - 247
Fi	12	2,6	0,0 - 7,7	62	0 - 172	512	114 - 1247	384	91 - 945	153	19 - 397
oberirdisch											
Bu	12	0,1	0,1 - 0,1	3	2 - 4	29	22 - 36	23	19 - 26	8	6 - 9
Mi	14	1,1	0,4 - 2,4	61	19 - 144	532	261 - 1057	360	80 - 821	126	43 - 277
Fi	13	2,4	0,4 - 6,2	26	11 - 57	501	146 - 1164	359	94 - 839	135	33 - 329

6.7.5 Zusammenfassung

Die Nährelementvorräte in der Bodenvegetation der untersuchten Bestandestypen und Altersstufen verhalten sich nicht proportional zu den Biomassevorräten der Waldbodenpflanzen. Aufgrund unterschiedlicher Anteile von Arten und Wuchsformengruppen an der Zusammensetzung der Bodenvegetation ergeben sich vielmehr je nach Bestandestyp unterschiedliche Elementgehalte. So weisen unter den Altbeständen die Fichtenbestände trotz geringerer mittlerer Biomassevorräte höhere mittlere Gehalte an N, P, K, Ca und Mg auf als Mischbestände. Dies begründet sich durch höhere Anteile von Moosen und grasartigen Pflanzen an der Gesamtbiomasse der Bodenvegetation. In den Fichtenbeständen werden daher mit 2,1 g/m² trotz geringerer oberirdischer Biomassevorräte höhere Stickstoffvorräte als in den gleichaltrigen Mischbeständen mit hohen Anteilen nährstoffarmer Gehölzverjüngung erreicht. Der Anteil der Bodenvegetation am Nährelementhaushalt der Bestände nimmt zwar von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen tendenziell zu, bleibt aber in allen Bestandestypen im Mittel gering (unter 3 %).

6.8 Stickstoff-Nettomineralisation

6.8.1 Mineralisationsraten

Der Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf die Stickstoff-Nettomineralisation wurde anhand der Freiland-Inkubationsmethode an ungestörten Bodensäulen untersucht (BLANCK 1995, vgl. 4.6). Verglichen wurden ein Buchenbestand (*Luzulo-Fagetum*), ein Buchen-Fichten-Mischbestand und ein Fichten-Reinbestand (*Galio harcynici-Culto-Piceetum*), wobei der untersuchte Fichten-Reinbestand und der Mischbestand in den 80er Jahren gekalkt wurden. Artenzusammensetzung und Standortskenngrößen der Untersuchungsflächen zur Stickstoffmineralisation sind in Tabelle A13 im Anhang zusammengestellt. Aufgrund der geringen Stichprobengrößen ($n = 3$ pro Flächentyp) wird in den folgenden Ergebnisdarstellungen auf eine statistische Überprüfung verzichtet.

Die gewichtsbezogenen Werte der Mineralisationsraten (Abb. 60) ermöglichen Aussagen über die Größenordnung der Mineralisationsaktivität während der Vegetationsperiode. Die Mineralisationsaktivität zeigt mit zunehmendem Fichtenanteil eine sinkende Tendenz, die für die Humusauflage deutlicher in Erscheinung tritt als für den Mineralboden. In den Flächen im Mischbestand bestehen in der Humusauflage auf engem Raum große Unterschiede zwischen den buchendominierten Flächen und den Flächen mit mittlerer bis starker Fichtenbeteiligung.

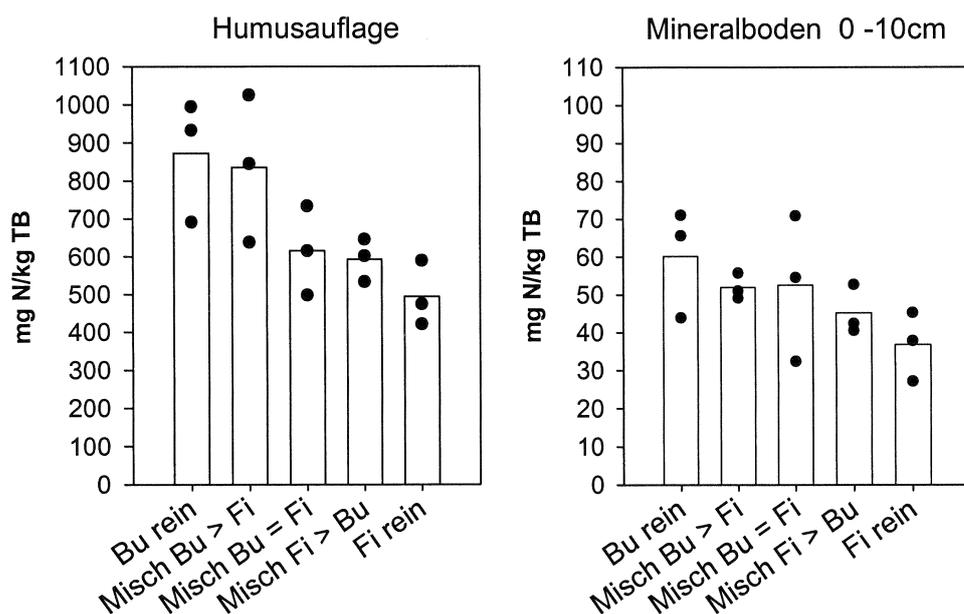


Abb. 60: Gewichtsbezogene Raten der Stickstoff-Nettomineralisation in Humusauflage und oberem Mineralboden in der Vegetationsperiode des Jahres 2000. Vergleich zwischen Buchen-Reinbestand (Bu rein), Fichten-Reinbestand (Fi rein) und Mischbestandsflächen (Misch) mit unterschiedlicher Verteilung der Hauptbaumarten. Balken: Mittelwerte; Punkte: Werte der Einzelflächen; TB = Trockenboden. Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der y-Achsen.

Differenzen der Mineralisationsraten, die auf die unterschiedliche Beeinflussung der Böden durch die länger zurückliegenden Kalkungsmaßnahmen zurückgeführt werden könnten, sind insgesamt nicht zu beobachten. Dies findet seine Entsprechung in der Tatsache, dass die Basensättigung im Oberboden der gekalkten Flächen (Tab. A13) lediglich Werte erreicht, die denen in ungekalkten Beständen entsprechen (vgl. ELLENBERG et al. 1986, LEHNARDT 1998). Da darüberhinaus der ungekalkte Buchenbestand die höchsten Werte der Basensättigung aufweist, wird sogar eine Tendenz deutlich, die sich gegenüber dem Kalkungseinfluss auf den Untersuchungsflächen konträr verhält.

Die über die Trockenraumdichte auf das Bodenvolumen bzw. auf die Fläche bezogenen Mineralisationsraten beschreiben das Ausmaß der im Boden mengenmäßig vorhandenen Stickstoff-Nachlieferung. Daher sind die volumenbezogenen Raten in ökologischer Hinsicht aussagekräftiger (ELLENBERG 1977) als die gewichtsbezogenen Werte (Konzentrationen). Die tendenziell geringere Mineralisationsaktivität in der Humusaufgabe der fichtenreichen Flächen wird bei Bezug auf das Bodenvolumen durch die höhere Dichte und Mächtigkeit der Auflage (vgl. 6.3.2 und Tab. A13) kompensiert (Tab. 26). Für die Raten der gesamten Stickstoffmineralisation der Flächen im Mischbestand wird in der Humusaufgabe ein umgekehrter Trend deutlich als beim Vergleich der gewichtsbezogenen Werte in Abbildung 60. Die mittleren Mineralisationsraten steigen mit zunehmendem Fichtenanteil an.

Tab. 26: Mittlere volumenbezogene Raten der Stickstoff-Nettomineralisation in der Vegetationsperiode des Jahres 2000 (Ende März bis Ende Oktober) in kg/ha. Vergleich zwischen Buchen-Reinbestand, Fichten-Reinbestand und Mischbestand. Stichprobengröße in allen Fällen $n = 3$.

	Buchen-Reinbestand	Mischbestand			Fichten-Reinbestand	
		Bu > Fi	Bu = Fi	Fi > Bu		
Humusaufgabe						
Gesamt-N	40,6	36,6	54,0	64,1	49,1	
Nitrat-N	16,2	17,7	20,6	17,0	14,4	
Ammonium-N	24,4	18,9	33,4	47,1	34,7	
0 - 10 cm Mineralboden						
Gesamt-N	63,3	46,1	51,7	38,1	34,0	
Nitrat-N	40,3	32,5	25,3	9,7	17,1	
Ammonium-N	23,0	13,6	26,4	28,4	16,9	
10 - 20 cm Mineralboden						
Gesamt-N	23,0	21,7	10,0	22,2	23,9	
Nitrat-N	10,4	9,5	1,7	1,0	8,5	
Ammonium-N	12,6	12,2	8,3	21,2	15,4	
gesamtes Profil						
Gesamt-N	Mittelwert	126,9	104,4	115,7	124,4	107,0
	Spanne	115,4 - 133,3	98,6 - 114,9	91,8 - 145,1	102,4 - 159,5	83,8 - 120,8
Nitrat-N		66,9	59,7	47,6	27,7	40,0
Ammonium-N		60,0	44,7	68,1	96,7	67,0

Die volumenbezogenen Raten für die Mineralbodenhorizonte zeigen hingegen die gleichen Relationen wie die gewichtsbezogenen Werte, da die Trockenraumdichte der untersuchten Mineralbodenhorizonte in allen Flächen bei gleich bleibender Horizontmächtigkeit um etwa 1 g/cm^3 schwankt. Im oberen Mineralboden nimmt daher die Stickstoff-Nettomineralisation mit zunehmendem Fichtenanteil tendenziell ab. Die mittleren Mineralisationsraten in der Bodenschicht von 10 bis 20 cm sind dagegen in nahezu allen Bestandestypen gleich hoch (Tab. 26).

Bei Betrachtung der Gesamtprofile findet sich der maximale Mittelwert der volumenbezogenen Raten im Buchenbestand. Die absoluten Höchststraten werden jedoch in den fichtenreichen Teilflächen im Mischbestand erreicht, die ebenso hohe mittlere Mineralisationsrate aufweisen wie der Hainsimsen-Buchenwald. Dies ist allein die Folge des herausragenden Anteiles der Humusauflage an der Stickstoff-Nachlieferung auf diesen Flächen. Die niedrigsten mittleren Raten werden für die buchenreichen Flächen im Mischbestand beobachtet und sind noch niedriger als jene im Fichtenforst, in dem sich jedoch die absoluten Minimalwerte finden.

In allen Flächen entfallen rund 90 % der gesamten Mineralisationsaktivität (gewichtsbezogene Werte) auf die Humusauflage. Bezogen auf die Trockenbodenvolumina sind die Anteile an der Nettomineralisation gleichmäßiger über die untersuchten Bodenschichten verteilt (Abb. 61). Der Anteil der Humusauflage an der Stickstoff-Nettomineralisation steigt mit zunehmendem Fichtenanteil allerdings stetig an, wobei sich das Verhältnis der Anteile von Auflage und oberem Mineralboden (0 - 10 cm) umkehrt.

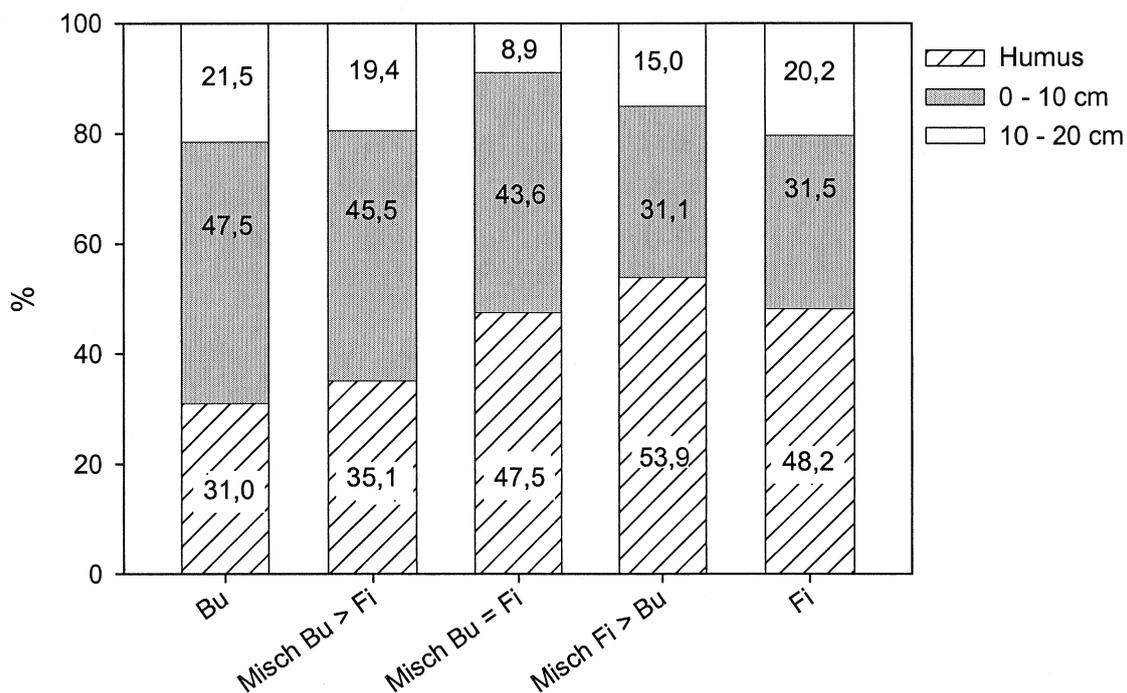


Abb. 61: Prozentuale Anteile der Bodenhorizonte an der volumenbezogenen Stickstoff-Nettomineralisation im Buchen-Reinbestand (Bu), Fichten-Reinbestand (Fi) und im Buchen-Fichten-Mischbestand (Misch) bei verschiedenen Anteilen von Buche und Fichte.

6.8.2 Form des nachgelieferten Stickstoffs

Zwischen den untersuchten Flächen und innerhalb der Bodenhorizonte bestehen große Unterschiede hinsichtlich der Form des mineralisierten Stickstoffs. Bezogen auf das Gesamtprofil wird im Buchen-Reinbestand und in den buchenreichen Flächen im Mischbestand über die Hälfte des mineralisierten Stickstoffs als Nitrat gebildet (Tab. 26), während in den anderen Flächen Ammonium den Hauptteil der Stickstoff-Nettomineralisation stellt. Der auf die Gesamtprofile bezogene Nitrifikationsgrad (Anteil des nitrifizierten Stickstoffs an der Gesamtmineralisation) zeigt Schwankungsbreiten zwischen 37 und 57 %, die nach ELLENBERG (1977) als gering einzustufen sind. Lediglich bei den Mischbestandsflächen mit dominierender Buche unterscheidet sich der Nitrifikationsgrad mit rund 22 % deutlich von den Werten der anderen Flächen.

Eine Auftrennung nach Horizonten hingegen zeigt besonders für den oberen Mineralboden stärkere Unterschiede zwischen den Flächen (Abb. 62). In der Humusauflage erreicht der mittlere Nitrifikationsgrad nur in den buchendominierten Mischbestandsflächen Werte über 50% (bedingt durch eine Einzelfläche mit besonders hoher Nitrifikation). Die Minima werden in den fichtenreichen Mischbestandsflächen und im Fichten-Reinbestand beobachtet. Die Nitrifikationsgrade liegen im oberen Mineralboden für fast alle Flächentypen deutlich über jenen des Auflagehorizontes. Bei den Flächentypen im Mischbestand sinkt der mittlere Nitrifikationsgrad in beiden Horizonten mit zunehmendem Fichtenanteil. Diese Abnahme fällt im oberen Mineralboden besonders stark aus.

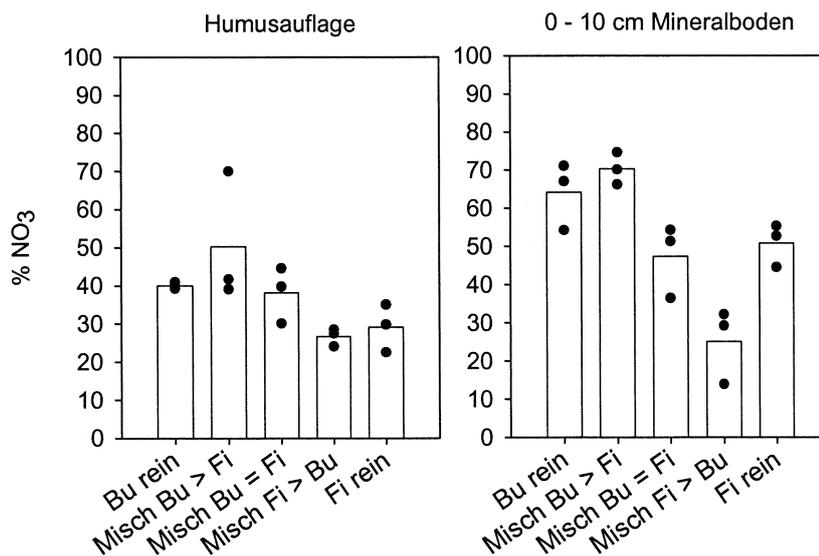


Abb. 62: Nitrifikationsgrade in Humusauflage und oberem Mineralboden. Vergleich zwischen Buchen-Reinbestand (Bu rein), Fichten-Reinbestand (Fi rein) und Mischbestandsflächen (Misch) mit unterschiedlicher Verteilung der Hauptbaumarten. Balken: Mittelwerte, Punkte: Werte der Einzelflächen.

Um mögliche Zusammenhänge zwischen den prozentualen Nitrifikationsgraden und der Gesamtheit der gemessenen Bodenfaktoren H^+ -Konzentration (delogarithmierte pH_{KCl} -Werte), C/N-Verhältnis, Wassergehalt und Basensättigung zu ermitteln, wurde eine multiple Korrelationsanalyse durchgeführt. Wassergehalte und H^+ -Konzentrationen der Böden gingen als Mittelwerte aus acht Einzelmessungen während der Vegetationsperiode in die Korrelationsanalyse ein.

In der Humusauflage wird der multiple Korrelationskoeffizient allein durch die H^+ -Konzentration beeinflusst (höchster Betrag des β -Koeffizienten), die negativ mit dem Nitrifikationsgrad korreliert ist (Tab. 27). Für die Gesamtheit der einbezogenen Variablen ergibt sich nur ein niedriger multipler Korrelationskoeffizient ($R^2 = 0,32$). Zusätzlich berechnete Spearman-Rang-Korrelationen zwischen Nitrifikationsgrad und Wassergehalt sowie C/N-Verhältnis zeigten keine signifikanten Ergebnisse.

Tab. 27: Korrelationen zwischen Nitrifikationsgraden und Standortparametern in Humusauflage und oberem Mineralboden: Daten zu den multiplen Regressionen.

Humusauflage			0 - 10 cm Mineralboden		
Multipl. R^2	0,32		Multipl. R^2	0,81	
	R^2 bei schrittweiser Regression	standardisierter β -Koeffizient		R^2 bei schrittweiser Regression	standardisierter β -Koeffizient
H^+ -Konzentration (delogarithmierte pH_{KCl} -Werte)	0,32	-0,59	C/N-Verhältnis	0,70	-0,89
Wassergehalt (%)	-	-0,4	Wassergehalt (%)	0,79	0,30
C/N-Verhältnis	-	0,2	pH_{KCl}	-	-0,11
			Basensättigung (% der effektiven Kationen-Austauschkapazität)	-	-0,21

Für den Mineralboden (0 - 10 cm) zeigt sich ein engerer Zusammenhang zwischen der Kombination der vier Bodenkennwerte und dem Nitrifikationsgrad (Tab. 27). Die höchste Bedeutung für die multiple Korrelation besitzt hierbei das C/N-Verhältnis, das negativ mit dem Nitratanteil korreliert ist. Von den übrigen Variablen erzielt die Hinzunahme der Wassergehalte die stärkste Erhöhung für den multiplen Korrelationskoeffizienten. Basensättigung und H^+ -Konzentration erhöhen den Koeffizienten dagegen nur noch geringfügig und sind redundant.

Abbildung 63 zeigt die Korrelationen zwischen den in statistischer Hinsicht bedeutungsvollsten Standortparametern und den Nitrifikationsgraden der Flächen. Die Grafiken können gleichzeitig als Ökogramme der untersuchten Bestände bzw. der Flächentypen aufgefasst werden. Die hohen Nitrifikationsgrade in der Auflage der buchenreichen Flächen sind mit niedrigen H^+ -Konzentrationen (hohen pH -Werten) korreliert. Umgekehrt finden sich die niedrigsten Nitratanteile bei höheren H^+ -Konzentrationen. Zudem werden die Untersuchungs-

flächen anhand der Nitrifikationsgrade und der C/N-Verhältnisse im oberen Mineralboden sehr deutlich gruppiert, wobei die Minima der Nitrifikationsgrade in den fichtenreichen Mischbestandsflächen mit den Maxima der C/N-Verhältnisse zusammenfallen. Die höchsten Nitrifikationsgrade finden sich in den buchenreichen Flächen bei geringen C/N-Verhältnissen. Die Mischbestandsflächen mit gleichen Anteilen der beiden Hauptbaumarten sowie der Fichten-Reinbestand stehen zwischen diesen Extremen.

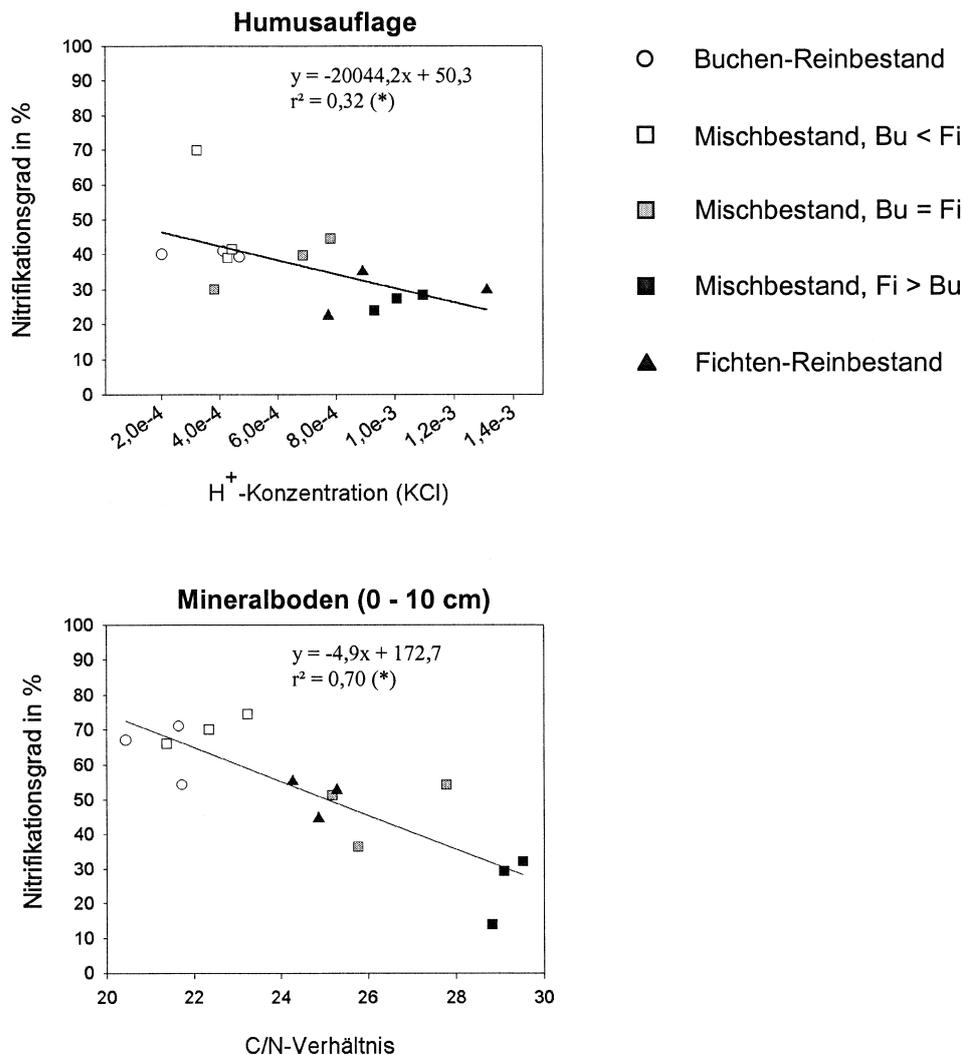


Abb. 63: Korrelationen zwischen Bodenparametern und Nitrifikationsgraden in Auflage und oberem Mineralboden (0 - 10 cm) der Untersuchungsflächen.

6.8.3 Mineralisationsverlauf während der Vegetationsperiode

Neben den chemischen Eigenschaften der Böden beeinflussen die klimatischen Bedingungen und der Wassergehalt die Stickstoffnachlieferung in Böden (ELLENBERG 1977, KRIEBITZSCH 1978, BEESE 1986, LANG 1986). Im Folgenden wird anhand der wöchentlichen volumenbezogenen Mineralisationsraten während des Untersuchungszeitraumes von März bis November 2000 auf den Verlauf der Stickstoffmineralisation und dessen Beziehung zu Temperaturbedingungen und Bodenwassergehalten eingegangen.

Der Verlauf der Stickstoff-Nettomineralisation auf den Untersuchungsflächen weist kein absolutes Maximum im Hochsommer auf, wie es z.B. RUNGE (1974), MROTZEK (1998) und BRÜNN (1999) auf anderen Flächen bestimmt haben (Abb. 64). Die Ammonium-Mineralisierung erreicht ihre Maximalwerte vielmehr im Frühjahr (Mai) sowie im Spätsommer und Herbst. Die Kurven für die Nitrifikation zeigen insgesamt geringere Schwankungen, wobei die Raten im Herbst ähnliche Dimensionen erreichen können wie jene im Frühling und Sommer. Lediglich die buchendominierte Fläche im Mischbestand zeigt einen deutlichen Maximumverlauf, wobei die höchsten Raten der Nitratmineralisierung im Juli auftreten.

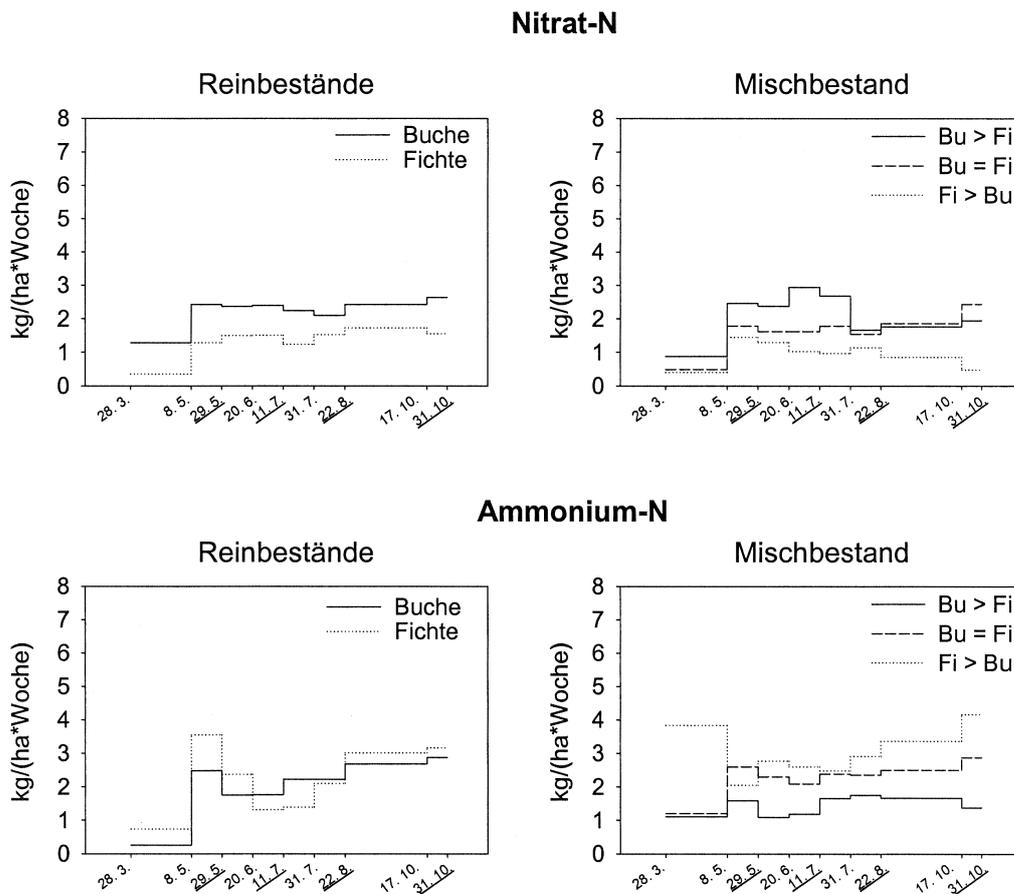


Abb. 64: Wöchentliche Raten der N-Nettomineralisation in Buchenbestand, Fichtenbestand und Mischbestand während der Vegetationsperiode des Jahres 2000: Volumenbezogene Werte für die Gesamtprofile. Die wöchentlichen Raten stellen Mittelwerte aus drei Einzelflächen und aus zwei zeitversetzten Inkubationsreihen dar. Die Abszisse bezieht sich auf die Anfangs- bzw. Endpunkte der Inkubationsintervalle. Probenahmedaten der zweiten Inkubationsreihe sind unterstrichen.

Das Fehlen von Hochsommer-Maxima der Stickstoff-Nettomineralisation tritt häufig in trocken-heißen Sommern bei mangelnder Wasserversorgung auf (z.B. GLAVAC & KOENIES 1978, KRIEBITZSCH & HASEMANN 1983) und ist auch die Regel, wenn diese Jahreszeit relativ kühl ausfällt (z.B. IBROM & RUNGE 1989). Der gleichmäßige Verlauf der Stickstoff-Nettomineralisation im Jahr 2000 im Untersuchungsgebiet entspricht den Temperaturkurven für diesen Untersuchungszeitraum, denen ebenso ein absolutes Maximum im Hochsommer fehlt (Abb. 65). Die Temperaturen im Oberboden schwanken von Ende Mai bis Ende Juli um

die 10 °C - Marke und besonders der Monat Juli kann insgesamt als kühl gelten. Eine Trockenperiode trat während des gesamten Untersuchungszeitraumes nicht auf (Abb. 66). Die hohen Werte der Stickstoffmineralisierung in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode können zum einen mit den Wassergehalten im Boden korreliert werden, die in dieser Phase Maximalwerte erreichen (Abb. 66), und zum anderen mit den bis weit in den September hinein erhöhten Tagesmitteltemperaturen (Abb. 65), deren Mittelwert für den Inkubationszeitraum vom 22. August bis zum 17. Oktober bei 10,8 °C liegt.

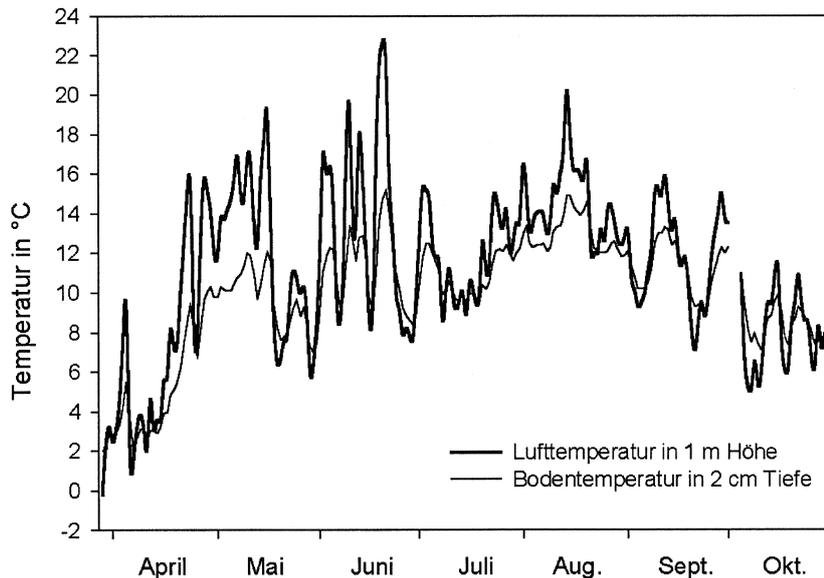


Abb. 65: Temperaturverlauf im Jahr 2000 im Hochsolling. Tagesmittel auf der sogenannten F1-Fläche (IBP-Fläche, vgl. ELLENBERG et al. 1986) in ca. 7 km Entfernung von den untersuchten Beständen (schriftliche Mitteilung durch das Institut für Bioklimatologie, Universität Göttingen).

Die wöchentlichen Mineralisationsraten in den Gesamtprofilen während der Vegetationsperiode (Abb. 64) verdeutlichen ferner, dass die Nitrifikationsrate im Buchenreinbestand über den gesamten Zeitraum höher liegt als in den übrigen Flächentypen, mit Ausnahme der buchenreichen Flächen im Mischbestand. In diesem wird von Ende Juni bis Ende Juli das absolute Maximum der Nitrifikation erreicht. Insgesamt sind im Mischbestand für die drei Flächentypen in der Zeit von Anfang Mai bis Ende Juli deutliche Unterschiede in der Nitrat-Nachlieferung zu erkennen, die dem in Abschnitt 6.8.2 beschriebenen Gradienten der Nitrifikationsgrade entsprechen. Die Nitrat-Nachlieferung im Fichten-Reinbestand liegt unter der des Buchenbestandes und erreicht Ausmaße, die den Werten aus den Mischbestandsflächen mit mittlerem bis hohem Fichtenanteil entsprechen.

Die Ammonium-Nachlieferung in den verglichenen Bestandestypen weist in den beiden Reinbeständen keine deutlichen Unterschiede auf (Abb. 64). Im Mischbestand ist die Rate der Ammonifikation in den buchenreichen Flächen nahezu über die gesamte Vegetationsperiode am niedrigsten, während die maximalen Raten in den fichtenreichen Teilflächen erreicht werden.

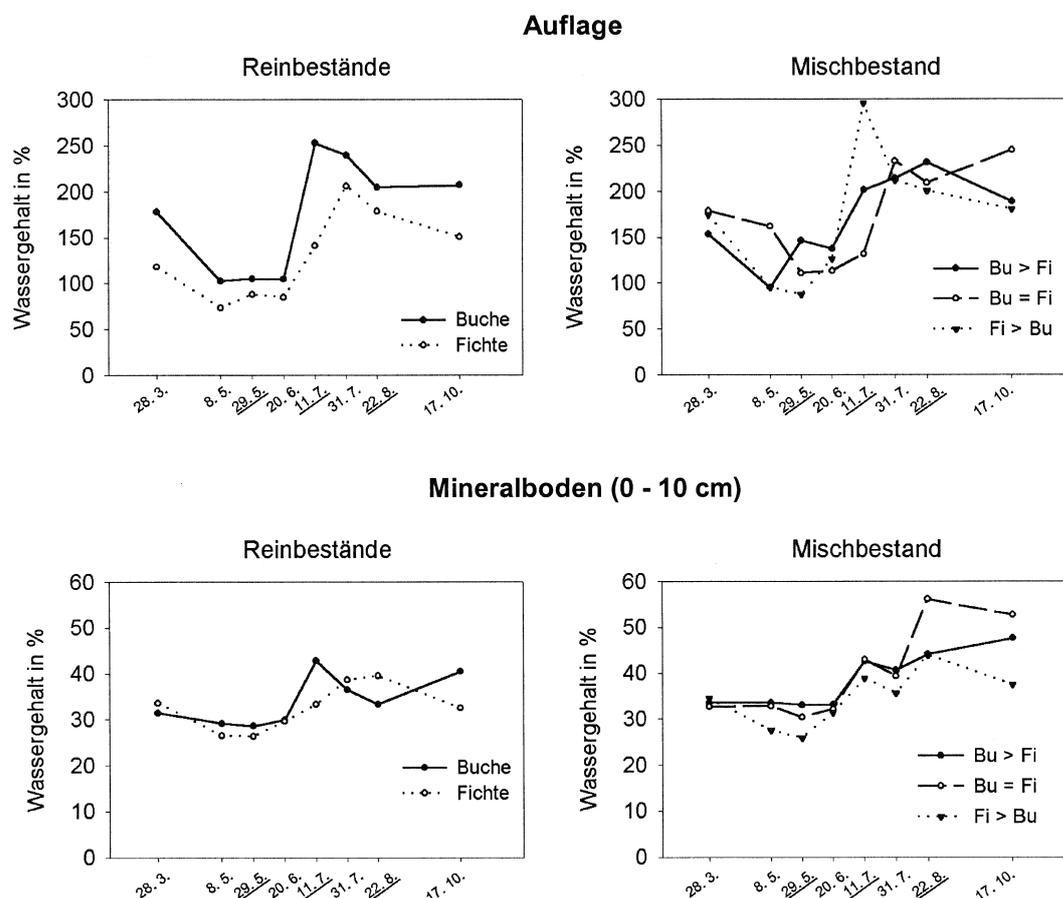


Abb. 66: Mittlere Wassergehalte (bezogen auf Trockenboden) in Buchenbestand, Fichtenbestand und Mischbestand während der Vegetationsperiode des Jahres 2000. Die Werte stellen Mittelwerte aus jeweils drei Einzelflächen dar. Die Abszisse bezieht sich auf das Datum der Probenahme (erste und zweite Messreihe).

6.8.4 Zusammenfassung

Die Mineralisationsaktivität (gewichtsbezogene Stickstoff-Nettomineralisation) sinkt in den drei untersuchten Beständen sowohl in der Humusauflage als auch im Mineralboden mit zunehmendem Fichtenanteil. Diese Tendenz wird teilweise durch die Akkumulation von organischer Substanz in der Humusauflage kompensiert, so dass sich die volumenbezogenen Raten der Stickstoff-Nettomineralisation in Fichtenbeständen nur wenig von jenen in buchenreichen Flächen unterscheiden.

Der Nitrifikationsgrad der Böden ist im oberen Mineralboden (0 - 10 cm) deutlich höher als in der Humusauflage. Im Mischbestand zeigt sich mit zunehmender Fichtenbeteiligung eine starke Abnahme des Nitratanteiles an der Netto-Mineralisation. Ebenso liegen im Buchenbestand die Werte stets höher als im Fichtenbestand. Diese auffälligen Unterschiede zwischen den Flächen sind eng mit dem Faktor Bodensäure und C/N-Verhältnis korreliert.

Der Verlauf der Nettomineralisationsraten während der Vegetationsperiode zeichnet sich durch das Fehlen eines deutlichen Maximums im Sommer aus. Dies kann in Zusammenhang mit den kühlen Temperaturverhältnissen im Untersuchungsjahr gebracht werden.

7 Diskussion

7.1 Vorbemerkung

Zentrales Ziel der Untersuchungen bildet eine umfassende Charakterisierung der Vegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling anhand struktureller, stoffhaushaltlicher und standortsökologischer Indices. Diese in Abschnitt 6 dargestellten Merkmale werden im Folgenden auf zwei Ebenen diskutiert. Zum einen sollen die Eigenheiten der Buchen-Fichten-Mischbestände im Untersuchungsgebiet mit Reinbeständen verglichen werden. Zum anderen wird diskutiert, ob die im Solling vorgefundenen Verhältnisse auf andere Regionen und Standorte übertragbar sind.

Bei der Behandlung des Themas „Mischbestände“ wird häufig nicht zwischen einzelnen Mischungstypen getrennt, seien diese standörtlich und strukturell auch noch so verschieden (z.B. HEITZ 1998, DUCHIRON 2000, SCHÜTZ 2001). Allein die Tatsache, dass sich Wälder und Forsten aus mehreren Baumarten zusammensetzen, kann ohne Rücksicht auf die standörtlichen Gegebenheiten und die jeweilige Artenkombination jedoch kein Hauptkriterium für die Vergleichbarkeit von Baumbeständen darstellen. Verschiedene Untersuchungen haben gezeigt, dass in gemischten Waldbeständen weder von allgemein gültigen Interaktionseffekten der Altbäume (BROWN 1992, KELTY 1992), noch von zu verallgemeinernden Auswirkungen auf die Bodenvegetation (SIMMONS & BUCKLEY 1992, ANDERS & HOFMANN 1997) auszugehen ist. Die Ergebnisdiskussion konzentriert sich daher vor allem auf Wälder, deren Baumartenzusammensetzung mit den im Solling untersuchten Beständen vergleichbar ist und dabei mindestens eine der beiden Baumarten Buche und Fichte aufweisen. Hierdurch werden zu stark verallgemeinernde Analogieschlüsse vermieden.

Neben Aufbau und Variation der Vegetation in den untersuchten Beständen wird im Folgenden erörtert, ob es sich bei den in Abschnitt 6 festgestellten Auswirkungen unterschiedlicher Baumartenzusammensetzung auf die Bodenvegetation um einen direkten Effekt der Baumarten auf die Waldbodenpflanzen handelt. Hiervon ausgehend wird die Frage untersucht, ob die in den untersuchten Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte vorgefundenen Diversitäts- und Standortgradienten auf andere Standorte übertragbar sind. Anhand der Bestimmung der Hemerobiegrade erfolgt weiterhin eine Einschätzung des Natürlichkeitsgrads der Bestände. Darüberhinaus wird die Rolle der Bodenvegetation im Stoffhaushalt der Wälder im Solling vergleichend definiert. Die Untersuchungen zur Stickstoffmineralisation werden in einem eigenen Kapitel erörtert.

In einem abschließenden zusammenfassenden Diskussionskapitel werden weiter gefasste ökologische und naturschutzfachliche Aspekte einbezogen. Dabei werden die möglichen Folgen der im Untersuchungsgebiet geplanten Waldumbaumaßnahmen aus vegetationsökologischer Sicht beurteilt, wobei am Rande auch Erkenntnisse aus weiteren Teilbereichen der Ökologie mit einbezogen werden.

7.2 Diversität und Zusammensetzung der Bodenvegetation

7.2.1 Moosschicht

Das Artenspektrum der Bodenvegetation ist sowohl in den untersuchten Fichtenforsten als auch in den Buchen-Fichten-Mischbeständen weiter als in den Hainsimsen-Buchenwäldern (Kap. 6.2.1). An diesem Anstieg der α -Diversität haben besonders die Moose hohen Anteil (Kap. 6.2.2). So gehört in den Altbeständen nahezu die Hälfte aller Pflanzenarten, die ganz auf Fichten- und Mischbestände beschränkt bleiben oder deren Häufigkeit in buchenreichen Flächen stark herabgesetzt ist, zu dieser Artengruppe.

EWALD (2000) geht davon aus, dass in fichtenreichen Beständen ein gleichmäßigeres Bestandesklima mit gleichbleibender Luftfeuchtigkeit herrscht, was die Moose möglicherweise begünstigt. In den untersuchten Fichten-Reinbeständen und Buchen-Fichten-Mischbeständen ist der Deckungsgrad der Baumschicht jedoch geringer als in den Buchenbeständen. Aufgrund dieser geringen Deckungsgrade wird die Einstrahlung in den untersuchten Fichtenbeständen verstärkt (Kap. 6.3.1), was zu stark wechselnden Feuchtigkeitsbedingungen am Waldboden führen dürfte. Ferner ist für die Fichtenbestände mit höheren Interzeptionsverlusten und geringeren Bestandesniederschlägen als in den Buchenbeständen zu rechnen (ELLENBERG et al. 1986).

Unter den in den Abschnitten 6.2.1 und 6.4.1 dargestellten häufigeren Moosarten, die Fichten- und Mischbestände gegen Buchenbestände abgrenzen, findet sich darüberhinaus auch kein einziger echter Feuchtezeiger. Vielmehr können die dort verbreiteten Arten *Dicranella heteromalla*, *Dicranum scoparium* und *Plagiothecium curvifolium* nach ELLENBERG et al. (1992) als Zeiger leichter oder zeitweiliger oberflächlicher Austrocknung gelten. Ebenso sind die beiden häufigsten Lebermoose *Lepidozia reptans* und *Lophocolea heterophylla* nach MÜLLER (1916) als trockenheitsresistent einzustufen. Demzufolge muss also ein anderer Faktor als der Wasserhaushalt und das Bestandesklima für die Verteilung der Moose in den untersuchten Beständen bestimmend sein.

Viele der in den untersuchten Beständen vorhandenen Moosarten konzentrieren sich in den von der Fichte dominierten Flächen, auf denen Buchenstreu nur niedrige Deckungsgrade erreicht oder fehlt (Kap. 6.4.1.b). Die negativen Auswirkungen der alljährlich neu gebildeten Laubstreudecke werden von HERZOG (1926), TRAUTMANN (1976) und ELLENBERG et al. (1986) als die Hauptursache für die geringe Bedeutung von Moosen in laubholzreichen Wäldern angesehen, was auch für die untersuchten buchenreichen Bestände zutrifft. Die ausdunkelnde und wachstumshemmende Wirkung der Blattstreu auf viele Moose ist auf Standorten des *Luzulo-Fagetum* besonders stark, da sich die Streu dort nur schwer zersetzt und lange Zeit erhalten bleibt. In Mischbeständen werden die beschriebenen Auswirkungen mit steigendem Fichtenanteil abgeschwächt, so dass die Artenzahl sowie der Deckungsgrad der Moosschicht zunehmen (Kap. 6.2.2 und 6.2.3).

Die häufigeren Arten der Moosschicht in Misch- und Fichtenbeständen zerfallen in zwei ökologische Artengruppen (Kap. 6.4.1.b). Die Arten der *Atrichum undulatum*-Gruppe, die besonders durch das ubiquitäre *Brachythecium rutabulum* und durch *Eurhynchium praelongum* vertreten sind, können als Kalkungs- und Eutrophierungszeiger angesehen werden. Nach SCHLÜTER (1966), DÜLL (1990), AHRENS (1995), MATTERN (1997) ist besonders *Brachythecium*

rutabulum als nitrophile Art einzustufen, die durch Bestandeskalkungen und Stickstoffeinträge gefördert wird. Alle anderen in diesen beiden Bestandestypen vorkommenden Moose wie insbesondere *Plagiothecium curvifolium*, *Lepidozia reptans*, *Dicranum scoparium* und *Lophocolea heterophylla* bilden eine weit verbreitete Artengruppe, die in natürlichen und künstlichen Fichtenbeständen auf saurem bis mäßig saurem Substrat häufig vorkommen (SCHLÜTER 1965, HARTMANN & JAHN 1967, STÖCKER 1967, OBERDORFER 1992, ZERBE 1993). Diese Arten bleiben nicht nur auf Fichtenbestände beschränkt, sondern treten z.B. auch in Kiefernbeständen als Begleiter auf (z.B. MEISEL-JAHN 1955, HOFMANN 1964, OBERDORFER 1992).

7.2.2 Gefäßpflanzen

a) Ökologische Artengruppen

In Kapitel 6.4.2 wurden innerhalb der Kraut- und Strauchschicht zwei umfangreiche Artengruppen abgegrenzt, die sich durch ein konträres ökologisches Verhalten auszeichnen. Beiden Gruppen ist ihr schwerpunktmäßiges Auftreten in Mischbeständen und Fichtenforsten gemeinsam. Die Arten der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe erreichen ihr Optimum auf Flächen, die durch hohen Lichtgenuss und hohe Bodensäure gekennzeichnet sind, während die *Oxalis acetosella*-Gruppe auf Flächen mit geringerem Lichtgenuss, günstigerer Basensättigung und höheren pH-Werten vorkommt. Ein Teil der letztgenannten Flächen ist nachweislich durch Kalkungen beeinflusst. Als dritte Gruppe konnte die *Luzula luzuloides*-Gruppe definiert werden, die schwerpunktmäßig in buchenreichen Flächen auftritt, die durch ähnliche Bedingungen gekennzeichnet sind wie die Standorte der *Oxalis acetosella*-Gruppe.

Nach ELLENBERG et al. (1986) setzt sich die Artenkombination der Gefäßpflanzen in Fichtenforsten auf bodensauren Standorten aus Arten des *Luzulo-Fagetum*, aus Kennarten natürlicher Nadelwälder und aus Grünlandarten zusammen. Für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Fichtenbestände lassen sich darüberhinaus zwei weitere Artengruppen feststellen, die das Artenspektrum sowohl in Fichten- als auch in Mischbeständen erweitern. So gewinnen die Schlagflurarten der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe wie besonders *Epilobium angustifolium* und *Digitalis purpurea* höheren Anteil am Artenspektrum. Daneben treten in den Fichtenforsten mit der *Oxalis acetosella*-Gruppe einige Ruderalarten auf (*Stellaria media*, *Urtica dioica*, *Galium aparine* u.a.).

Die Arten der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe zeigen wie die Moose eine sehr enge Beziehung zur Präsenz der Fichte in den Waldbeständen. Diese Artengruppe stellt sowohl in den Altals auch in den Jungbeständen mehr als die Hälfte der Gefäßpflanzen, die zur Abgrenzung von Misch- und Fichtenbeständen gegenüber Buchen-Reinbeständen herangezogen wurden (Kap. 6.2.1). Die weit verbreiteten Arten der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe bilden ebenso wie viele der festgestellten Moosarten allgemein den Grundstock der Artenkombination in Fichten- und auch in Kiefernbeständen auf saurem bis mäßig saurem Substrat (MEISEL-JAHN 1955, GENSSLER 1959, HOFMANN 1964, SCHLÜTER 1965, HARTMANN & JAHN 1967, STÖCKER 1967, OBERDORFER 1992, ZERBE 1993). Das Auftreten und die Deckungsgrade der Drahtschmiele wie auch der gesamten Artengruppe stehen darüberhinaus in positiver Beziehung zu den Lichtver-

hältnissen in den Beständen (6.4.2 und 6.4.4). Für *Deschampsia flexuosa* wurde eine Begünstigung durch ein erhöhtes Lichtangebot vielfach nachgewiesen (BREDEMEIER & DOHRENBUSCH 1984, FOGGO 1989, FOGGO & WARRINGTON 1989). Indem die Arten dieser Gruppe an Flächen mit niedrigen pH-Werten gebunden sind, wird andererseits ihr Charakter als Säurezeiger deutlich. Zudem scheint besonders *Deschampsia flexuosa* durch Kalkungen direkt negativ beeinflusst zu werden. (LEHMANN 1993, LEITGEB 1994, ASCHE & HALVERSCHEID 1997, WENDT & SCHMIDT 2000). Auch für *Vaccinium myrtillus* wurde ein Rückgang nach Kalkungen häufig beobachtet (BINDER 1994, LEITGEB 1994, SEIDLING 1994, MATTERN 1997).

Die *Oxalis acetosella*-Gruppe enthält viele Ruderalarten, die auf Standorten mit mittlerer bis guter Stickstoffversorgung vorkommen. Die Artengruppe umfasst mit *Epilobium montanum*, *Stellaria media*, *Mycelis muralis*, *Impatiens parviflora*, *Moehringia trinervia*, *Urtica dioica* und *Cardamine flexuosa* ubiquitär verbreitete Kalkungszeiger (SCHLÜTER 1966, BINDER 1994, LEITGEB 1994, SEIDLING 1994, MATTERN 1997, WERNER 1995, MROTZEK & SCHMIDT 1998, SCHMIDT 2002). *Oxalis acetosella* selbst ist zwar in allen Buchenbeständen präsent, zeigt aber in Fichten- und Mischbeständen mit günstiger Basensättigung seine beste Entwicklung. Die Untersuchungen von BRACH & RYNAL (1992) und RODENKIRCHEN (1995 und 1998) belegen den positiven Einfluss von Kalkdüngung auf die Art. Für die Arten der *Oxalis acetosella*-Gruppe ist insgesamt anzunehmen, dass sie sich erst in den letzten Jahrzehnten durch Kalkungsmaßnahmen sowie auch durch die Einflüsse von Stickstoffimmissionen in Waldbeständen ausgebreitet haben (BÜRGER 1991, FALKENGREN-GRERUP & ERIKSSON 1990, ZERBE 1993, BÜCKING 1993). Als gutes Beispiel hierfür kann *Oxalis acetosella* dienen. Die Art wurde von GERLACH (1970) für die bodensauren Buchen- und Fichten-Altbestände des Sollings noch als Differentialart von Untereinheiten, die auf relativ günstigen Standorten vorkommen, herangezogen. Dies ist anhand des in der vorliegenden Arbeit erhobenen Datenmaterials kaum noch möglich (vgl. 6.2.1.a). Daneben enthält die *Oxalis acetosella*-Gruppe mit *Athyrium filix-femina*, *Gymnocarpium dryopteris* und *Dryopteris filix-mas* allerdings auch Arten, die im Allgemeinen zur Abgrenzung einer Variante des *Luzulo-Fagetum* auf Standorten günstigerer Nährstoffversorgung herangezogen werden (GERLACH 1970). Eine entsprechende Untereinheit trennt ZERBE (1993) innerhalb der Fichtenforsten aufgrund höherer Deckungsgrade von *Athyrium filix-femina* ab. GERLACH (1970) weist darauf hin, dass sich der Frauenfarn ebenfalls nach Kalkungen stärker ausbreitet.

Der Übergang zwischen der *Oxalis acetosella*- und der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe ist allerdings als fließend anzusehen. Arten, die in der vorliegenden Arbeit zur *Deschampsia*-Gruppe mit ihren Licht- und Säurezeigern gestellt wurden, werden von anderen Autoren als Kalkungszeiger charakterisiert. Dies gilt für *Agrostis capillaris* (LINKE 1994), *Digitalis purpurea* (MATTERN 1997) und *Epilobium angustifolium* (BINDER 1994, LINKE 1994, WERNER 1995, MATTERN 1997, SCHMIDT 2002). Die beiden letztgenannte Arten stehen auch in den untersuchten Beständen im Übergangsbereich der beiden Gruppen, was sich bildhaft im Ordinationsdiagramm (CCA) in Abschnitt 6.4.1 ausdrückt.

Anhand der Auswertung der Stetigkeiten können keine Arten nachgewiesen werden, deren Häufigkeit mit dem Buchenanteil zunimmt und die sich somit konträr zu den Arten der Moosschicht und der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe verhalten. Dies entspricht den Befunden bei EWALD (2000) für naturnahe Buchen-Fichten-Mischwälder. Als Ergebnis einer kanonischen Korrespondenzanalyse der Untersuchungsflächen deutet sich jedoch für die Arten der *Luzula luzuloides*-Gruppe eine tendenzielle Bindung an buchendominierte Bestände an. Wie auch

ELLENBERG et al. (1986) und ZERBE (1993) feststellen, bleibt *Luzula luzuloides* bei Ersatz von Buchenbeständen durch Fichtenforste in der Bodenvegetation zwar durchgehend erhalten, doch ist die mit einer deutlichen Abnahme der Vitalität verbunden. Dies zeigt sich auch in den untersuchten Beständen im Solling. Die geminderte Vitalität von *Luzula luzuloides* in Fichtenforsten ergibt sich möglicherweise aus Konkurrenzeffekten durch die artenreiche Bodenvegetation, die dort hohe Deckungsgrade erreicht.

b) Sonstige Arten und Baumverjüngung

Neben den Arten der *Deschampsia flexuosa*- und der *Oxalis acetosella*-Gruppe treten insbesondere *Rubus idaeus* und *R. fruticosus* in Misch- und Fichtenbeständen gehäuft auf. Zahlreiche Autoren weisen die Arten als Kalkungszeiger aus (LINKE 1994, SEIDLING 1994, MATTERN 1997, SCHREINER 2000, WENDT & SCHMIDT 2000, SCHMIDT 2002). Daneben wird die Ausbreitung der Arten in Verbindung mit Stickstoffeinträgen gebracht (HACKER 1991, FALKENGREN-GRERUP & ERIKSSON 1994). Ebenso häufig werden die beiden Straucharten als Verlichtungszeiger charakterisiert (BÜRGER 1991, ZERBE 1993, OBERDORFER 2001). Dieser vielfältigen Charakterisierung der beiden Arten in der Vegetationsforschung entsprechen letztlich die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen (Kap. 6.4.1.a). So konnte keinem der untersuchten Standortsfaktoren ein hoher Erklärungswert für die Verbreitung der *Rubus*-Arten innerhalb der Bestände im Solling zugewiesen werden.

Das gehäufte Auftreten von Farnen hingegen, wie es sich für *Dryopteris dilatata* und *D. carthusiana* in den untersuchten Fichten- und Mischbeständen feststellen lässt, wird häufig in Zusammenhang mit erhöhter Luftfeuchtigkeit gebracht (z.B. ELLENBERG et al. 1986). Höhere Luftfeuchtigkeit dürfte aufgrund der stärkeren Auflichtung in den Misch- und Fichtenbeständen als bestimmender Standortfaktor auszuschließen sein (vgl. 7.2.1). Vielmehr könnte das Vorkommen dieser Arten einen ähnlichen Grund haben wie die Zunahme der Moose bei Anwesenheit der Fichte. Die Prothallien der Farne ähneln frondosen Lebermoosen morphologisch sehr stark. In fichtenreichen Beständen sind aufgrund der geringeren Deckung durch Laubstreu für diese Farne am Anfang ihrer Entwicklung bessere Etablierungsmöglichkeiten anzunehmen als in buchenreichen Flächen.

Die Verjüngung der Hauptbaumarten zeigt einen eindeutigen Schwerpunkt in den Mischbeständen. Für die Buchenverjüngung dürfte dies teilweise in Zusammenhang mit der dort im Vergleich zu den Buchen-Reinbeständen geringeren Kronendeckung und der höheren Bestandeshelligkeit stehen (Kap. 6.4.4 und 6.5.2). Buchenjüngwuchs ist in den über 90-jährigen Mischbeständen dabei in der Regel deutlich stärker vertreten als Fichtenverjüngung. UNKRIG (1997) hebt als Konkurrenzvorteil der Buchenverjüngung gegenüber Fichten-Jungpflanzen den überdurchschnittlichen Höhenzuwachs (Reservestoffe in den Bucheckern) und die hohe Reproduktionsrate hervor. Letzteres gilt allerdings nur dann, wenn genügend Samenbäume vorhanden sind. Dies ist jedoch in allen untersuchten Mischbeständen gegeben. In Mischbeständen mit massiver Buchenverjüngung, wie sie sich teilweise unter den untersuchten Beständen finden, kann nach AMMER (1998) davon ausgegangen werden, dass die Fichtenverjüngung der Buche konkurrenzmäßig unterliegt und ausgedunkelt wird.

7.2.3 Änderung der Bodenvegetation – Baumarteneffekt oder Auflichtungseffekt?

Die Erweiterung des Artenspektrums der Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling, wie sie in Kapitel 6.2 dargestellt wurde, zeigte zum einen Zusammenhänge mit dem Lichtgenuss und zum anderen direkte Beziehungen zum Fichtenanteil bzw. zur Zusammensetzung der Bestände. Im Folgenden soll die Frage geklärt werden, ob es sich bei dieser Veränderung der Artenzusammensetzung um einen direkten Effekt der Baumart Fichte auf die Vegetation handelt, oder ob es ein von den beteiligten Baumarten unabhängiger Auflichtungseffekt ist, der zu einer Abwandlung des Artenspektrums führt.

Die Auswirkungen unterschiedlicher Baumarten auf die Standortverhältnisse stellen ein vielbehandeltes Thema in der Waldökologie dar. Im Vordergrund solcher Untersuchungen stehen Fragen nach der Beeinflussung des Bodenzustandes, des Wasserhaushaltes und der Elementkreisläufe (z.B. KVAPIC & NĚMEC 1925, WIEDEMANN 1942, WITTICH 1961, KUNDLER 1963, CHALLINOR 1967, PAGE 1968, NIHLGÄHRD 1971, STONE 1975, TEUSCHER 1985, BOETTCHER & KALISZ 1990, SIMMONS & BUCKLEY 1992, ERIKSON & ROSEN 1994, RAULUND-RASMUSSEN & VEJRE 1995, ROTHE 1997, EMMER et al. 1998, HEITZ 1998, BERGER et al. 2002). Die verstärkte Humusakkumulation und pH-Absenkung im Boden in den fichtenreichen Beständen des Untersuchungsgebietes (Kap. 6.3.2) stellen vielfach nachgewiesene Auswirkungen des Fichtenanbaus auf sauren bis mäßig sauren Standorten dar (WIEDEMANN 1942, TEUSCHER 1985, LÜCKE 1997, ROTHE 1997 und weitere Literatur bei REHFUESS 1986). NIHLGÄHRD (1971) beschreibt für podsolierte Böden unter Fichte noch in 50 cm Tiefe eine Absenkung des pH-Wertes im Vergleich zu einem Buchenstandort. Dagegen weisen GENSSLER (1959), ROTHE (1997) und v. WILPERT & BUBERL (1998) eine signifikante pH-Depression in Fichtenbeständen lediglich für die organische Auflage nach, was den beschriebenen eigenen Ergebnissen entspricht (Kap. 6.3.2). Die Humusmächtigkeiten und pH-Werte im Oberboden der über 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbestände ähneln dabei stärker jenen in Fichten-Reinbeständen als jenen in Buchenwäldern. Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangt ROTHE (1997) und stellt in Übereinstimmung mit KVAPIC & NĚMEC (1925) und WIEDEMANN (1942) die Variabilität der Humusbedingungen als besonderes Standortmerkmal von Buchen-Fichten-Mischbeständen heraus. In Bezug auf die Veränderung der Bodenverhältnisse durch die Beteiligung der Fichte kann damit durchaus von einem Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf den Standort gesprochen werden.

Direkte Effekte dieser veränderten Standortverhältnisse auf die Bodenvegetation bestehen zunächst in der Begünstigung zahlreicher Moosarten aufgrund höherer Anteile von Nadelstreu am Waldboden (Kap. 6.4.1.b und 7.2.1). Die starke Abhängigkeit der Struktur und Zusammensetzung der Mooschicht von der Zusammensetzung der Baumschicht in Wäldern heben DURING & VERSCHUREN (1988) als charakteristisches Merkmal dieser Synusie hervor. Für die Gefäßpflanzen hingegen konnte in Abschnitt 6.4.2 gezeigt werden, dass Deckungsgradunterschiede und Artenzahlen der Kraut- und Strauchschicht in stärkerem Maße mit dem Lichtgenuss am Waldboden korreliert sind und zu den untersuchten Bodenfaktoren weniger enge Beziehungen bestehen. Es ist daher zunächst davon auszugehen, dass die Erweiterung des Artenspektrums der Gefäßpflanzen in Mischbeständen und in Fichtenforsten unabhängig von der Beteiligung der Fichte größtenteils auf die günstigeren Lichtverhältnisse in diesen Beständen zurückgeführt werden kann (Kap. 6.3.1). So treten *Agrostis capillaris*, *Epilobium*

angustifolium, *Poa annua*, *Galeopsis tetrahit* und *Digitalis purpurea* als Vertreter der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe (6.4.2) auch in aufgelichteten Buchen-Wirtschaftswäldern ohne Fichtenbeteiligung auf (HAPPE & SCHMIDT 1997, PFEIFFER 1998, BENNER 1999, SCHEUNERT 1999). In derartigen lichten Buchenbeständen können ähnliche Artenzahlen erreicht werden wie in den untersuchten über 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbeständen.

Dennoch kann für die untersuchten Bestände insgesamt nicht von einem reinen „Auflichtungseffekt“ für die Kraut- und Strauchschicht unabhängig von den vorhandenen Baumarten gesprochen werden, da diese größere Bestandeshelligkeit in fichtenreichen Beständen auch durch arttypische Eigenschaften der Fichte bestimmt wird wie die Kronenstruktur und die Astform (OTTO 1994b, HENDRICH 2000). Ebenso sind die geringeren Lichtgenusswerte in buchenreichen Flächen die Folge spezifischer Eigenschaften der Buche, zu denen die ausgeprägte Fähigkeit zur Ausbildung geschlossener Kronendächer mit starker Schattenwirkung bzw. geringer PAR-Transmission zählen (HEINKEN 1995, LEUSCHNER 1998, HAGEMEIERS & LEUSCHNER 2000).

Darüberhinaus zeigt sich, dass das Auftreten von keiner der behandelten Arten der Krautschicht gänzlich aufgrund der Lichtverhältnisse erklärbar ist. Für die Gefäßpflanzen spielt ebenso wie für die Moose die Abwandlung der Bodenverhältnisse durch Nadelholzbeteiligung eine Rolle. Die Artenzahlen der Kraut- und Strauchschicht liegen in Fichtenbeständen stets höher als jene in Buchenwäldern, auch wenn Flächen mit identischen Lichtverhältnissen verglichen werden (Kap. 6.4.2 und 6.4.3). Dasselbe lässt sich für die Artenzahlen der *Deschampsia flexuosa*-Gruppe nachweisen (Kap. 6.4.2). Besonders *Vaccinium myrtillus* und *Trientalis europaea* werden als Kennarten natürlicher Nadelwälder durch die verstärkte Humusakkumulation und Versauerung in Fichtenforsten gefördert (ELLENBERG et al. 1986). Für einige weitere Arten wie z.B. *Galium saxatile* oder *Deschampsia flexuosa*, die in den Kapiteln 6.4.1 und 6.4.2 als Lichtzeiger geführt wurden, ist die Zunahme mit steigendem Fichtenanteil ebenso wie bei den Moosen teilweise durch den schwindenden Einfluss der Laubstreu bedingt. So kann die Drahtschmiele auch in Buchenwäldern vorkommen, sofern ein Teil der Streudecke vom Wind verweht wird (ZERBE 1993). SCHEUNERT (1999) weist *Galium saxatile* in Beständen des *Luzulo-Fagetum* nach, deren Streudecke durch Bearbeitung gestört wurde.

Zusammenfassend zeigt sich in den untersuchten Beständen ein deutlicher Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf die Bodenverhältnisse, woraus auffällige Veränderungen der Vegetation resultieren. Die in Beständen mit Fichtenbeteiligung im Vergleich zu den Buchenbeständen feststellbare Auflichtung, aufgrund derer sich strukturelle Veränderungen der Bodenvegetation ergeben, ist gleichfalls nicht von arttypischen Merkmalen der beiden Hauptbaumarten trennbar. Insgesamt kann also durchaus von einem „Baumarteneffekt“ auf die Bodenvegetation gesprochen werden. Es ist allerdings fraglich, ob es sich um einen „Fichteneffekt“ handelt oder ob dieser Einfluss auch für andere Nadelhölzer, wie besonders für die Kiefer, in identischer Weise feststellbar ist. Die teilweise ähnliche Grundausstattung der Artenkombinationen in Fichten- und Kiefernforsten (z.B. MEISEL-JAHN 1955, HOFMANN 1964, ANDERS et al. 2002) deutet jedenfalls in diese Richtung.

7.2.4 Vergleich mit anderen Standorten

Bei den untersuchten Mischbeständen aus Buche und Fichte im Solling handelt es sich um eine anthropogene Vegetationseinheit (Kap. 1.2) anstelle von Buchen-Reinbeständen (*Luzulo-Fagetum*). Im Folgenden soll geprüft werden, ob sich die im Solling festgestellte Artenverteilung der Bodenvegetation in Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte auch auf anderen Standorten und in anderen Regionen feststellen lässt. Bei diesem Vergleich stehen Bestände auf Standorten im Vordergrund, auf denen die Fichtenausbreitung anthropogen erfolgte. Mit natürlichen oder naturnahen Buchen-Fichten-Beständen der hochmontanen Lagen haben die künstlichen Bestände zum einen zwar zahlreiche allgemein verbreitete Arten gemeinsam (*Deschampsia flexuosa*, *Dryopteris dilatata*, *D. carthusiana*, *Polytrichum formosum*, *Hypnum cupressiforme* u.a.), sie sind zum anderen aber durch das Fehlen zahlreicher montan bis hochmontan verbreiteter Kennarten natürlicher Fichtenbestände (z.B. *Calamagrostis villosa*, *Ptilidium ciliare*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Sphagnum girgensohnii*, *Ptilium crista-castrensis* u.a.) sehr stark von diesen abgegrenzt (OBERDORFER 1992, EMMERICH 1997). Besonders die Artenzahlen der Moose in den Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling stehen weit hinter denen in natürlichen Buchen-Fichten-Mischwäldern zurück (z.B. HARTMANN & JAHN 1967, OBERDORFER 2001).

Die Zunahme von Artenzahlen und Deckungsgraden der Moosschicht mit steigendem Fichtenanteil, wie sie auf den nährstoffarmen Standorten im Solling festgestellt wurde (6.2.1 und 6.2.2), ist auch für Buchen-Fichten-Mischbestände auf reicheren Standorten (PASSARGE 1967, TEUSCHER 1985, EWALD 2000) nachweisbar. Auf die zentrale Rolle der Streuzusammensetzung für die bodenbewohnenden Moose in Wäldern wurde bereits in Abschnitt 7.2.1 eingegangen. Die Ergebnisse aus dem Solling können aber nicht in qualitativer Hinsicht verallgemeinert werden. Innerhalb der Moosschicht lässt sich dort mit steigendem Fichtenanteil zwar eine Erweiterung des Artenspektrums, nicht jedoch eine Verschiebung der Artenkombination feststellen. Im Gegensatz dazu weist PASSARGE (1967) für die Moosschicht in Buchen-Fichten-Mischbeständen auf potenziellen Standorten des *Galio-Fagetum* einen deutlichen an den Fichtenanteil gebundenen Artenwechsel in der Moosvegetation nach. Mit zunehmendem Fichtenanteil gehen Artenzahl und Deckungsgrade von „Laubwaldmoosen“ zurück, während Moose der Nadelwälder qualitativ und quantitativ zunehmen, um schließlich im reinen Nadelholzforst gänzlich zu dominieren.

Für die Gefäßpflanzen wurde in Abschnitt 6.2.2 eine Erhöhung der Artenzahlen in Mischbeständen und Fichtenforsten im Vergleich zu Buchenbeständen beschrieben. Diese resultiert aus einer Erweiterung des Artenspektrums des *Luzulo-Fagetum* um lichtliebende Schlagflur- und Grünlandarten. Für ein eng begrenztes Gebiet im nördlichen Solling gelangt LÜCKE (1997) zu identischen Ergebnissen.

Ein Literaturvergleich ergibt für die Verteilung der Gefäßpflanzen im Gradienten von Buchenwäldern über Buchen-Fichten-Mischbestände zu Fichten-Reinbeständen eine deutliche Aufspaltung zwischen ärmeren und reicheren Standorten. Unter den von BÜRGER (1991) untersuchten „artenarmen“ Beständen (*Luzulo-Fagetum* und Ersatzgesellschaften im hochmontanen Bereich) weisen ebenfalls die Fichtenbestände die höchsten Artenzahlen in der Krautschicht auf, während sich die niedrigste α -Diversität in Buchenwäldern findet. Auch die

Untersuchungen von ZERBE (1993) zeigen, dass die Artenzahlen in Fichtenforsten auf nährstoffarmen Standorten in der Regel höher liegen als im *Luzulo-Fagetum*.

Auf Standorten mit besserer Nährstoffversorgung hingegen, wie sie PASSARGE (1967), TEUSCHER (1985) und DETSCH (1999) untersucht haben, weicht das Bild sowohl in quantitativer als auch in qualitativer Hinsicht stark von den Verhältnissen auf potenziellen Standorten des *Luzulo-Fagetum* ab. PASSARGE (1967) beobachtet in seinen Untersuchungen über Rein- und Mischbestände aus Buche und Fichte (teilweise auch Tanne) auf Standorten des *Galio-Fagetum* bereits bei geringer Beteiligung der Fichte im Buchenbestand eine sprunghafte Erhöhung der Artenzahlen der Krautschicht, wie sie sich auch im Solling beobachten lässt (6.2.2.a). Mit zunehmendem Fichtenanteil zeigt sich zum anderen aber ein deutlicher Rückgang anspruchsvollerer Laubwaldarten, so dass es im Gegensatz zu ärmeren Standorten zu einer einschneidenden Umschichtung des Arteninventars kommt. Als Folge dieser Vegetationsveränderungen liegt das Maximum der α -Diversität auf den von PASSARGE (1967) untersuchten Flächen in den Buchen-Fichten-Mischbeständen, während es sich im Solling in den Fichtenbeständen findet. DETSCH (1999) gelangt auf vergleichbaren Standorten mit relativ günstiger Nährstoffversorgung zu ähnlichen Ergebnissen wie PASSARGE (1967).

TEUSCHER (1985) weist im Schweizer Mittelland für zahlreiche Laubwaldarten in Fichtenbeständen geringere Stetigkeiten als in Buchenbeständen nach. Mischbestände siedelt die Autorin zwischen diesen Extremen an und beschreibt einen Artenrückgang von Buchenbeständen über Misch- zu Fichtenbeständen. Veränderungen im Artenspektrum ergeben sich nach TEUSCHER (1985) durch den Rückgang von Nährstoffzeigern bei gleichzeitiger Zunahme von Säure- und Verhagerungszeigern. Im Gegensatz zu den Befunden bei PASSARGE (1967), TEUSCHER (1985) und DETSCH (1999) in naturfernen Beständen, kann EWALD (2000) in naturnahen Wäldern des *Lonicero alpigenae-Fagetum* keine Veränderungen der Krautschicht in Beziehung zur Zusammensetzung der Baumschicht nachweisen.

Im Vergleich zu Beständen auf reicheren Standorten zeigt die Zusammensetzung der Krautschicht in Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte auf den relativ nährstoffarmen Standorten im Solling somit geringere Unterschiede. Dies betrifft vor allem die Tatsache, dass in den Beständen im Solling eine bestimmte grundlegende Artenkombination durchgehend erhalten bleibt (Kap. 6.2.2 und 6.2.9) und keine vollkommene Umschichtung des Artenbestandes erfolgt, wie in den genannten Untersuchungen auf besseren Standorten. Der Artenbestand der Bodenvegetation ist auf den armen Standorten im Solling natürlicherweise limitiert und umfasst als Artengrundstock die Arten des Hainsimsen-Buchenwaldes, die alleamt als azidotolerant bezeichnet werden können. Weitere Arten kommen in Misch- und Fichtenbeständen aufgrund günstigerer Streuverhältnisse und Lichtbedingungen bei nur gering abgewandelten Bodenverhältnissen hinzu. Diese Ausgangsverhältnisse werden allerdings teilweise durch die Auswirkungen von Kalkungsmaßnahmen überlagert, welche sich in Fichtenbeständen am stärksten auswirken und dort zu einem verstärkten Anstieg von Kalkungszeigern führen (Kap. 6.4.1.a).

Die vorangegangenen Vergleiche zeigen, dass die in Abschnitt 7.2.3 erläuterten Effekte der Baumartenzusammensetzung auf die Bodenvegetation stark von der standörtlichen Ausstattung eines Gebietes abhängen. Eine Verallgemeinerung der Befunde für Buchen-Fichten-Mischbestände im Solling ist somit allenfalls für potenzielle Standorte von Hainsimsen-Buchenwäldern möglich.

7.3 Hemerobiegrad der Bestände

7.3.1 Bewertungsgrundlagen

Die Bewertung der Natürlichkeit von Ökosystemen ist nach KOWARIK (1999) aus zwei Perspektiven möglich. Das Kriterium der „Naturnähe“ ist Teil historisch ausgerichteter Konzepte, die einen natürlichen Ausgangszustand vor Beginn aller anthropogenen Veränderungen als Bezugspunkt verwenden. Das Bewertungskriterium „Hemerobie“ hingegen betrachtet die anthropogene Abweichung eines Systems von einem Zustand vollkommener Selbstregulation (aktualistischer Ansatz). Hemerobie stellt somit ein reziprokes Maß für die Natürlichkeit von Ökosystemen dar.

Den „Nullpunkt“ der Hemerobie-Bewertung legt KOWARIK (1999) als einen Zustand der Vegetation fest, der durch Sukzession erreicht wird und bei dem das aktuelle Standortpotenzial berücksichtigt wird. Diese Begriffsbestimmung hat Gemeinsamkeiten mit der Definition der potenziell natürlichen Vegetation (pnV) bei KOWARIK (1987). In beiden Fällen handelt es sich um Zustände der Vegetation, die unter Einbeziehung aktueller standörtlicher Bedingungen theoretisch konstruiert werden. Das Zulassen von Sukzessionen für die Konstruktion dieses Endzustandes stellt jedoch einen bedeutsamen Unterschied zum pnV-Konzept dar. Die Grundlage für die Hemerobie-Einschätzung entspricht somit eher dem Begriff der „potenziell standortgemäßen Vegetation“, der sekundäre Sukzessionsprozesse grundsätzlich mit einschließt (LEUSCHNER 1997).

Über die Dynamik anthropogener Nadelholzbestände unter Ausschluss menschlicher Einflüsse bestehen bisher allerdings nur geringe Kenntnisse (ZERBE 1994). ZERBE (1999) schlägt für weitere Untersuchungen daher die Ausweisung einzelner Nadelholzforste als Totalreservate vor. Für die untersuchten Waldbestände im Solling kann jedoch angenommen werden, dass auf den vorhandenen sauren bis mäßig sauren Standorten das *Luzulo-Fagetum* den Endzustand einer Sukzession nach Wegfallen des menschlichen Einflusses bildet. Diese Sukzession dürfte, wie die Untersuchungen von ZERBE (1993 und 1999) zeigen, über ein Stadium mit Pioniergehölzen wie *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula* und *Frangula alnus* führen. Ein Indiz hierfür stellt innerhalb der untersuchten Bestände die hohe Stetigkeit der Eberesche auf fichtenreichen Flächen dar (Kap. 6.2.1).

Im Solling befindet sich die Buche in ihrem standortsökologischen Optimalbereich und erreicht hohe Konkurrenzkraft (ELLENBERG et al. 1986). LEUSCHNER et al. (1993) und LEUSCHNER (1998) räumen der Buche selbst auf sehr armen und sauren Substraten gute Existenzmöglichkeiten ein, sofern eine nährstoffreiche organische Auflage vorhanden ist. Der geringe Ausbreitungsradius der Bucheckern stellt für eine schnelle Ausbreitung dieser Art jedoch einen Nachteil dar (UNKRIG 1997). Es kann aber dennoch angenommen werden, dass die Buche bei Ausfall jeglicher anthropogener Beeinflussung längerfristig auch in die Fichtenbestände im Solling eindringen würde, da im Gebiet ausreichend Samenbäume vorhanden sind. Hierauf weisen auch die Beobachtungen von TEUSCHER (1985) hin, die ein Vordringen der Buche in Fichtenforsten erwähnt. Ferner hat ZERBE (1993 und 1999) in Fichtenforsten spontane Buchenverjüngung beobachtet.

Schwer einzuschätzen ist der Einfluss von Bestandeskalkungen auf diesen theoretisch zu konstruierenden Endzustand der Vegetationsentwicklung. Die Hemerobie-Definition von

KOWARIK (1988 und 1999) schließt irreversible anthropogene Standortveränderungen in das Standortpotenzial ein. Bisher liegen jedoch keine sicheren Erkenntnisse zur Reversibilität oder Irreversibilität der Auswirkungen von Kalkungen vor (SCHMIDT 2002). Die Ergebnisse im Untersuchungsgebiet (Kap. 6.2.5 und 6.4.2) haben aber gezeigt, dass in gekalkten Beständen lediglich einige waldfremde Ruderalarten verstärkt auftreten. Die Artenkombination des *Luzulo-Fagetum* bleibt unabhängig von den Kalkungen durchgehend vorhanden und verändert sich keineswegs in Richtung auf eine andere Waldgesellschaft wie etwa ein *Galio-Fagetum*. Für eine solche Veränderung fehlen zudem die von KOWARIK (1999) verlangten biotischen Voraussetzungen in Gestalt eines vorhandenen Artenpools.

7.3.2 Einstufung

Aufgrund der vorangegangenen Definitionen besitzen von den untersuchten Beständen die Buchen-Reinbestände, die zum *Luzulo-Fagetum* gestellt werden können, die niedrigste Hemerobiestufe und sind nach KOWARIK (1988) als oligo- bis mesohemerob zu beurteilen. Fichtenbestände auf Laubwaldstandorten, wie sie im Solling untersucht wurden, sind nach KOWARIK (1996) dagegen als primäre bis sekundäre Wirtschaftsförste mit einer höheren Hemerobiestufe (meso- bis β -euhemerob) anzusehen. Dieser Abstufung entspricht die Zusammensetzung der Hemerobie-Zeigerwertspektren der Gefäßpflanzen in Abschnitt 6.2.6. Am quantitativen Aufbau der Bodenvegetation in Fichtenbeständen sind zu einem Drittel Zeiger der meso- bis β -euhemeroben Stufe beteiligt. Zusätzlich ist die Artenkombination der Kraut- und Strauchschicht in Fichtenforsten durch β - bis α -euhemerobe Arten gekennzeichnet, die zwar anteilmäßig eine geringe Rolle spielen, aber dennoch hohen Weiserwert besitzen.

Die Bodenvegetation in den untersuchten Buchen-Fichten-Mischbeständen ähnelt jener in Fichtenforsten in qualitativer Hinsicht sehr stark (Kap. 6.2.1). Die Spektren der Hemerobie-Zeigerwerte sind für beide Bestandestypen nahezu identisch (Kap. 6.2.6). Die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation in den Mischbeständen kann deshalb nicht als naturnäher angesehen werden als diejenige in Fichtenbeständen.

Dem kann entgegengestellt werden, dass die Hemerobie eines Systems nicht durch einen einzigen Parameter bewertet werden kann (KOWARIK 1999). GRABHERR et al. (1998) bezeichnen es zwar als unerlässlich, die Bodenvegetation bei der Berechnung von Hemerobiegraden von Wäldern einzubeziehen, verwenden aber daneben auch Merkmale wie die Baumartenzusammensetzung, die Art der Verjüngung und den Totholzanteil. Unter Einbeziehung von Baumartenzusammensetzung und Verjüngung ist der Hemerobiegrad der Buchen-Fichten-Mischbestände im Solling günstiger einzustufen als jener der Fichtenforste. Neben der Präsenz der natürlicherweise im Gebiet vorherrschenden Buche fällt für diese Einstufung besonders die zahlreich vorhandene Baumverjüngung ins Gewicht, die in dieser Form in Fichtenbeständen fehlt (Kap. 6.4.4.d und 6.5.2).

Als Argument gegen eine solche günstigere Beurteilung der Mischbestände kann wiederum angemerkt werden, dass die Verjüngung sehr ungleich auf die beiden Hauptbaumarten verteilt ist. Fichtenjungwuchs spielt in den untersuchten Mischbeständen keine oder eine viel

geringere Rolle als Buchenverjüngung (Kap. 6.4.4 und 6.5.2). Es hat somit aufgrund der aktuellen Situation den Anschein, als würden sich die untersuchten Mischbestände auf Dauer zu reinen Buchenwäldern entwickeln. Nach WEST et al. (1981), welche die Regenerationsfähigkeit als wichtiges Merkmal der Stabilität von Wäldern ansehen, können diese Mischbestände daher nicht als stabil gelten. Ohne stärkeres Zutun des Menschen würden sie sich auf einen Endzustand im Sinne von KOWARIK (1999) hin entwickeln, der sich deutlich vom heute vorhandenen Bild unterscheidet. Schließlich bleibt zu erwähnen, dass gemischte Waldbestände mit Fichtenbeteiligung in Lagen unterhalb der oberen Montanstufe in Mitteleuropa nur auf Sonderstandorten natürliches Vorkommen haben (Kap. 1.2). Der Mischbestandstyp aus Buche und Fichte erscheint aus vegetationskundlicher Sicht auf den untersuchten Standorten im Solling insgesamt als genauso naturfern wie ein Fichtenforst. Wird diese Tatsache neben der Artenkombination der Waldbodenpflanzen als Kriterium der Hemerobiebewertung herangezogen, müssen die Mischbestände im Solling somit wie die Fichtenforste als meso- bis β -euhemerob eingestuft werden.

7.4 Bedeutung der Bodenvegetation im Stoffhaushalt

Zum Stoffhaushalt der Bodenvegetation in künstlichen Buchen-Fichten-Mischbeständen liegen bisher keine ausführlichen Untersuchungen vor, wogegen die Verhältnisse in Buchenwäldern und in Fichten-Reinbeständen als vergleichsweise gut untersucht gelten können. Die Bedeutung der Bodenvegetation im Stoffhaushalt der im Solling untersuchten Bestände soll im Folgenden anhand eines Vergleichs mit Buchen- und Fichten-Reinbeständen sowie mit Mischbeständen auf verschiedenen europäischen Standorten erörtert werden (Tab. 28 und 29). Für diesen Vergleich wurden ausschließlich Mischbestände mit Buchen- oder Fichtenbeteiligung ausgewählt, die ein Bestandesalter von mindestens 70 Jahren aufweisen. Daneben wurden Kiefernwälder und -forste mit berücksichtigt, sofern deren Bodenvegetation durch die Vorherrschaft von *Deschampsia flexuosa* oder Kleinsträuchern eine ähnliche Zusammensetzung wie die Bodenvegetation der im Solling untersuchten Fichtenbestände aufweist.

Die Buchenbestände im Solling zeigen die für Hainsimsen-Buchenwälder typischen geringen Biomassevorräte der Bodenpflanzen, in denen sich die ungünstigen Standortverhältnisse in Kombination mit geringem Lichtangebot widerspiegeln (Kap. 6.5.1 und 6.6.2). Höhere Biomassevorräte, die jenen von Buchenwäldern auf günstigen Standorten entsprechen, kommen fast ausschließlich durch Buchenverjüngung zustande. Die Biomassevorräte der Krautschicht in den Fichtenbeständen im Solling liegen unter den in Tabelle 28 aufgeführten Nadelholzbeständen im unteren bis mittleren Bereich. Innerhalb der Fichtenbestände deutet sich im Literaturvergleich eine Zweiteilung zwischen natürlichen und naturfernen Fichtenbeständen an. Besonders die durch dominante Gräser wie *Calamagrostis villosa* geprägten natürlichen Fichtenwälder in höheren Lagen erreichen weitaus höhere Biomasseanteile der Bodenvegetation als künstliche Fichtenbestände. Nur in Fichtenforsten innerhalb des natürlichen Fichtenareals werden ähnlich hohe Biomassevorräte erreicht. Die Moose erreichen sowohl in künstlichen als auch in natürlichen Fichtenbeständen hohe

Tab. 28: Maximale Trockensubstanzvorräte (g/m²) und oberirdische Nettoprimärproduktion (NPP) der Bodenvegetation von Reinbeständen aus Buche und Fichte. Für Buchenwälder ist nur die Krautschicht dargestellt, da Moose hier bedeutungslos sind. Gesellschaftsbezeichnungen wurden von den Autoren übernommen. Sterne bezeichnen Schätzwerte.

Autoren	Waldgesellschaft	Untersuchungsgebiet	Biomasse-Maximum		NPP
			oberirdisch Krautschicht/ Moosschicht	unterirdisch Krautschicht	oberirdisch Krautschicht/ Moosschicht
± natürliche Fichtenwälder					
KOPPISCH (1994)	<i>Calamagrostio villosae-Piceetum</i>	Bayern (Fichtelgebirge)	150-308/ -	179-360	327-646/ -
KUBIČEK (1980)	<i>Calamagrostio villosae-Piceetum</i>	Slowakei	39-59/ -		
KÖLLING & REHFUESS (1987)	<i>Soldanello-Piceetum</i> , <i>Vaccinium-Fazies</i>	Bayern (Bay. Wald)	710/ -	-	160/ -
KUBIČEK (1980)	<i>Vaccinio myrtilli-Piceetum</i>	Slowakei	230 -	-	-
KUBIČEK et al. (1989)	<i>Vaccinio myrtilli-Piceetum</i>	Slowakei	24-60/ 2-100	44-88	67-224/ -
NORDIN et al. (1998)	Borealer Fichtenwald	Nord-Schweden	104/ 174	371	-
künstliche Fichten- und Kiefernbestände					
Vorliegende Untersuchung	<i>Galio harcynici-Culto-Piceetum</i>	Niedersachsen (Solling)	9-111/ 3-35	0-687	7-55/ -
FIEDLER & HÖHNE (1987)	<i>Calamagrostis villosa-Fichtenforst</i>	Sachsen (Tharandt)	70-396/ -	48-540	392/ -
LEHMANN (1993)	<i>Calamagrostis villosa-Fichtenforst</i>	Niedersachsen (Harz)	366/ -	-	-
KLIMO (1980)	Fichtenforst	Slowakei	<1/ 1		
KUBIČEK (1980)	Fichtenforst anstelle <i>Dentario-Fagetum</i>	Slowakei	7/ -	-	-/ -
ANDERS et al. (2002)	Kiefernforsten	Brandenburg	91-204/ 31-81	-	79-92/ 11-28
Buchenwälder					
Vorliegende Untersuchung	<i>Luzulo-Fagetum Oxalis-Variante</i>	Niedersachsen (Solling)	0-17	0-5	3/
ELLENBERG et al. (1986)	<i>Luzulo-Fagetum typicum</i>	Niedersachsen (Solling)	1	2	2
DUVIGNEAUD & KESTEMONT (1977)	<i>Luzulo-Fagetum typicum</i>	Belgien (Ardennen)	-	-	51
HÖHNE (1962)	<i>Luzulo-Fagetum</i>	Sachsen	120*	-	-
MOLDENHAUER (1998)	<i>Galio-Fagetum luzuletosum</i>	Hessen	25	48	-
HUGHES (1974)	<i>Galio-Fagetum</i>	Dänemark	169		111
LEIBUNDGUT (1977)	<i>Galio-Fagetum</i>	Schweiz	46/ -		-
MROTZEK (1998)	<i>Hordelymo-Fagetum</i>	Hessen	47		70
SCHMIDT et al. (1989)	<i>Hordelymo-Fagetum</i>	Niedersachsen	28	44	25
KUBIČEK (1980)	<i>Dentario-Fagetum</i>	Slowakei	16		

Tab. 29: Maximale Trockensubstanzvorräte (g/m²) und Nettoprimärproduktion (NPP) der Bodenvegetation von Mischbeständen aus Buche und Fichte sowie von Laubholz-Nadelholz-Mischbeständen, an denen eine dieser Arten beteiligt ist. Gesellschaftsbezeichnungen von Autoren übernommen. Sterne bezeichnen Schätzwerte. MS = Moosschicht, KS = Krautschicht.

Autoren	Waldgesellschaft	Untersuchungsgebiet	Biomasse-Maximum		NPP
			oberirdisch Krautschicht/ Moosschicht	unterirdisch Krautschicht	oberirdisch Krautschicht/ Moosschicht
Vorliegende Untersuchung	Buchen-Fichten-Mischbestände	Niedersachsen (Solling)	12-294/ 0-38	-	13-92/ -
HÖHNE (1962)	Buchenbestand mit Fichte (+Lärche u. Birke)	Sachsen	89*/ -	-	- -
BINDER (1994)	Fichten-Buchenwald	Bayern (Fichtelgebirge)	144-326/ -	-	-
KUBIČEK (1980)	<i>Fago-Piceetum</i>	Slowakei	109/ -	-	-/ -
HOFMANN et al. (2000)	Wollreitgras-Fichten-Buchenwald	Hercynische Gebirge	- -	-	60*/ -
UTENKOVA (zitiert in RODIN & BAZILEVICH 1967)	Fichten-Eichen-Mischwald	Weißrussland	15-135 (MS+KS)	-	-/ -
DYLIS (1971)	<i>Querceto-Piceetum pilosae caricosum</i>	Umgebung von Moskau	64/ 13	-	59/ 5
EHWALD et al. (1961)	Kiefern-Buchen-Mischbestand	Brandenburg	2-10/ -	-	-/ -

Biomassevorräte und können in natürlichen Nadelwäldern sogar höhere Werte aufweisen als die Gefäßpflanzen (RODIN & BAZILEVICH 1967, NORDIN et al. 1998).

Die Biomassevorräte der Bodenvegetation von Nadelholz-Laubholz-Mischbeständen mit Beteiligung von Buche und Fichte scheinen tendenziell niedriger zu liegen als jene in Nadelholz-Reinbeständen. Die sehr zerstreut vorliegenden Daten zu Laubholz-Nadelholz-Mischbeständen erlauben allerdings nur eine ungefähre Einordnung dieser Bestandestypen. Bemerkenswert erscheint hierbei, dass selbst auf nährstoffarmen Standorten wie im Solling in Misch- und Fichtenbeständen ähnlich hohe Biomassevorräte auftreten wie in Buchenbeständen auf vergleichsweise günstigen Standorten (*Galio-Fagetum* und *Hordelymo-Fagetum*). Ähnliches gilt für die Beträge der Nettoprimärproduktion.

Charakteristisch für die Fichtenforste und Buchen-Fichten-Mischbestände im Solling ist, dass sie im Vergleich zu Buchenbeständen und natürlichen Fichtenwäldern mit ähnlichen maximalen Biomassevorräten in der Bodenvegetation ein niedrigeres Verhältnis zwischen Primärproduktion und Biomassemaxima aufweisen (Kap. 6.5.4). So liegt in den von KOPPISCH (1994) und KUBIČEK et al. (1989) untersuchten natürlichen Fichtenbeständen die alljährliche Nettoprimärproduktion der Bodenvegetation über dem Biomassemaximum. Ebenso entspricht die Stoffproduktion der Krautschicht in Beständen des *Galio-Fagetum* und *Hordelymo-Fagetum* annähernd den Biomassemaxima. In den Beständen im Solling beträgt die Nettoprimärproduktion der Gefäßpflanzen im Mittel dagegen nur die Hälfte des maximalen Biomassevorrats (Hochsommer). Dies erklärt sich durch die hohen Anteile von Gehölzen

(Baumverjüngung, *Rubus*-Arten, *Vaccinium myrtillus*) am Biomassevorrat der Bodenvegetation (Kap. 6.5.2).

Infolge dieser starken Beteiligung von Gehölzen werden von der Bodenvegetation in den Buchen-Fichten-Mischbeständen und Fichtenforsten im Solling bei gleichen Biomassemaxima geringere Nährelementmengen aufgenommen als in Beständen mit höheren Anteilen von Kräutern und Gräsern. So liegt die oberirdische Stickstoffaufnahme der Bodenvegetation in Kalk- und Waldmeister-Buchenwäldern in Bereichen von 2 - 7 g/m² (MROTZEK 1998), während sie in den untersuchten Mischbeständen im Mittel nur circa 1 g/m² beträgt. In natürlichen Reitgras-Fichtenwäldern auf nährstoffarmen Standorten erreicht die jährliche Stickstoffaufnahme 3 - 6 g/m² (KOPPISCH 1994). In den Fichtenforsten im Solling beträgt sie im Mittel rund 2 g/m².

Aufgrund der Vorherrschaft der Gehölze sind darüberhinaus die Stickstoff- und Kaliumvorräte der Mischbestände im Solling verhältnismäßig gering. So werden in Waldmeister- und Waldgersten-Buchenwäldern bei teilweise geringeren oberirdischen Biomassevorräten regelmäßig Stickstoffvorrat-Maxima von etwa 2 - 4 g/m² nachgewiesen (EGGERT 1985, SCHMIDT et al. 1989, MROTZEK 1998). Derartige Werte werden in den untersuchten Mischbeständen nur in Extremfällen erreicht. Noch auffälliger sind die Unterschiede zwischen den im Solling untersuchten Beständen zu den erwähnten krautreichen Beständen bei den Kaliumvorräten. Diese können in den erwähnten Buchenbeständen mit Werten um 3 g/m² weitaus höher liegen als die Vorräte in Misch- und Fichtenbeständen im Solling. Ebenso liegen die für die untersuchten Fichtenforste nachgewiesenen N-Vorräte mit einem Mittelwert von rund 2 g/m² im unteren Bereich, der von HÖHNE et al. (1981), FIEDLER & HÖHNE (1987) und von KOPPISCH (1994) für Fichtenbestände nachgewiesenen Werte (2 - 7 g/m²).

ANDERS et al. (2002) beschreiben für nordostdeutsche Kiefernforste im Vergleich zu Buchen- und Eichenwäldern eine Verschiebung der Anteile am Stickstoffvorrat vom Baumbestand hin zur Bodenvegetation. Dies ist nach SCHMIDT (2002) im Hinblick auf die Regelungsfunktion der Waldbodenpflanzen als positiv zu bewerten, da besonders die durch Kalkungen und Stickstoffimmissionen möglichen Entkoppelungsprozesse im Stoffkreislauf reduziert werden. Die Nährstoffe bleiben damit im System, wobei besonders eine Auswaschung von Nitrat vermieden wird. Für die Bestände im Solling deutet sich ein derartiger Effekt nur schwach an. Der Anteil der Bodenvegetation am Stickstoffaushalt ist zwar in den Fichten-Altbeständen mit einem Mittelwert von 3 % am höchsten, ist aber im Vergleich zu den bei ANDERS et al. (2002) dargestellten Verhältniszahlen im Mittel gering. Die in Kapitel 6.7.2 angegebenen Prozentanteile der N-Vorräte der Bodenvegetation am Gesamtvorrat können jedoch nur grobe Schätzwerte darstellen, da für die untersuchten Waldbestände bei Niederschrift dieser Arbeit noch keine exakten Daten zu den Elementvorräten im Baumbestand vorlagen.

7.5 Stickstoff-Nettomineralisation

Die Raten der Stickstoff-Nettomineralisation von Waldböden können je nach Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnissen starken interannuellen Schwankungen unterliegen (RUNGE 1970, ELLENBERG 1977, RASHID & SCHAEFER 1988, IBROM & RUNGE 1989, BAUHUS 1994), so dass genaue Aussagen über das Ausmaß der Stickstoff-Mineralisation nur anhand mehrjähriger Versuchsreihen möglich sind. Die eigenen Untersuchungen umfassten nur eine einzige Vegetationsperiode und erlauben in erster Linie einen direkten Vergleich der drei untersuchten unmittelbar benachbarten Bestände. Darüberhinaus wird ein Vergleich der gewonnenen Ergebnisse mit anderen Untersuchungen durch die Vielfältigkeit der verwendeten Methoden zur Bestimmung der Stickstoff-Nettomineralisation erschwert (Laborbebrütungen unter standardisierten Bedingungen, Inkubation gestörter oder ungestörter Bodenproben im Freiland über unterschiedliche Zeiträume, unterschiedliche Extraktionsmethoden). ELLENBERG (1977) weist jedoch darauf hin, dass solche auf unterschiedlicher methodischer Grundlage ermittelten Ergebnisse zumindest ihrer Größenordnung nach verglichen werden können.

Die drei untersuchten Bestandestypen Fichten-Reinbestand, Buchen-Fichten-Mischbestand und Hainsimsen-Buchenwald zeigen bei den gewichtsbezogenen Stickstoff-Mineralisationsraten in Auflage und oberem Mineralboden auffällige Unterschiede (6.8.1). Die Mineralisationsraten fallen im Fichtenbestand sowie in den fichtenreichen Flächen im Mischbestand insgesamt niedriger aus als auf Flächen mit höheren Buchenanteilen. Die gewichtsbezogenen Werte können als eine direkte Maßzahl für die mikrobielle Aktivität in den untersuchten Böden angesehen werden. Die mikrobiellen Gesamtkeimzahlen sind nach MEYER (1960), FIEDLER & KÄSTNER (1970) und FIEDLER (1979) unter Fichte regelmäßig deutlich niedriger als unter Buche oder anderen Laubhölzern. Im Zusammenhang mit diesen verminderten Gesamtkeimzahlen in Fichtenbeständen weisen FIEDLER & KÄSTNER (1970) und FIEDLER (1979) ebenfalls eine verringerte Stickstoffmineralisation im Vergleich zu Laubwaldstandorten nach. Kompensiert wird diese geringere mikrobielle Aktivität auf den fichtenreichen Untersuchungsflächen im Solling durch eine stärkere Humusakkumulation. ELLENBERG (1996) weist auch in Zusammenhang mit dem Phosphor-Haushalt auf diese positive Auswirkung der Anhäufung organischer Substanz in Fichtenbeständen hin.

Die volumenbezogenen Raten der Stickstoff-Nettomineralisation für den Zeitraum von Ende März bis Anfang November 2000 weisen aufgrund des beschriebenen Kompensationseffektes durch die Humusschicht geringere Unterschiede auf als die gewichtsbezogenen Raten (Kap. 6.8.1). Mit Mittelwerten von 104 - 127 kg/ha liegen sie in der von ELLENBERG (1977) für mitteleuropäische Waldbestände auf grundwasserfernen Standorten angegebenen Größenordnung. Die volumenbezogene Stickstoff-Nettomineralisation erreicht ihren maximalen Mittelwert innerhalb der untersuchten Bestände im Hainsimsen-Buchenwald. Der Standort des Fichtenforstes erreicht zwar eine geringere Stickstoff-Mineralisationsrate, diese liegt aber noch im Bereich der von ELLENBERG (1977), KRIEBITZSCH & HASEMANN (1983), IBROM & RUNGE (1989) und VOR (1999) für Standorte des *Luzulo-Fagetum* angegebenen Werte. Dass die volumenbezogene Stickstoffmineralisation in Böden unter Fichtenforsten nicht sehr viel schlechter sein muss als unter Laubholzbeständen, zeigen auch die Untersuchungen von IBROM (1987), REICHHARDT (1981) und von WÖLFELSCHNEIDER (1994), die zu jährlichen

Raten von 75 - 114 kg/ha gelangen. Ebenso weisen PERSSON & WIRÉN (1995) auf podsolierten Standorten unter Fichte maximale jährliche Mineralisationsraten von 100 kg/ha nach.

Werden die für die untersuchten Bestände ermittelten Mineralisationsraten auf die gesamte Jahresperiode extrapoliert, so ergeben sich im Vergleich zu den meisten der oben genannten Untersuchungen verhältnismäßig hohe Jahresraten. Eine Erklärung für diese relativ hohen Mineralisationsraten während der Vegetationsperiode können neben möglichen standörtlichen oder methodischen Unterschieden auch die in Abschnitt 6.8.3 beschriebenen bis weit in den Herbst hinein günstigen Witterungsverhältnisse darstellen (hohe Tagesmitteltemperaturen von Ende August bis Anfang Oktober bei hohen Bodenwassergehalten). Die wöchentlichen Mineralisationsraten in diesem Zeitraum fallen im Vergleich zu den Untersuchungen von BAUHUS (1994) und VOR (1999) in standörtlich vergleichbaren Beständen des *Luzulo-Fagetum* teilweise relativ hoch aus. Im untersuchten Buchenbestand liegen die wöchentlichen Raten im Oktober mit 5 kg/ha sogar um etwa 1,5 kg/ha höher als die von MROTZEK (1998) in einem Buchenwald auf einem günstigeren Standort (*Galio-Fagetum*) festgestellten Werte.

Der auf die gesamten N-Mineralisationsraten bezogene Nitrifikationsgrad der untersuchten Waldstandorte liegt mit 25 - 60 % in dem Bereich, den ELLENBERG (1977) für bodensaure Buchenwälder anführt. Ähnliche Werte haben RODENKIRCHEN & FORSTER (1991) für den sauren Auflagehumus eines Fichtenbestandes ermittelt. Eine Differenzierung nach Auflage- und Mineralbodenhorizont zeigt jedoch stärkere Unterschiede zwischen den untersuchten Beständen. Im oberen Mineralboden ist eine Zunahme der Nitrifikationsgrade mit steigendem Buchenanteil auffällig. Im Mischbestand besteht dabei ein starkes Gefälle von rund 70 % Nitratanteil in den buchenreichen Flächen bis zu einem Nitrifikationsgrad von lediglich 25 % auf den fichtenreichen Flächen.

Als Haupt-Nitratbildner in den Böden bodensaurer Buchenwälder gelten heterotrophe Organismen wie Pilze, die auch den größten Anteil der mikrobiellen Biomasse stellen (ELLENBERG et al. 1986, WIRTH 1990). Autotrophe Bakterien dagegen haben nur einen relativ geringen Anteil an der Nitratbildung (BAUHUS 1994). Die Aktivität von heterotrophen Nitrifikanten wird stark durch die Zusammensetzung der Stickstoffquelle sowie durch deren C/N-Verhältnis beeinflusst (HIRSCH et al. 1961). Dies steht in Einklang mit der für den oberen Mineralbodenhorizont nachgewiesenen Korrelation zwischen dem C/N-Verhältnis der organischen Substanz und dem Nitrifikationsgrad der Böden. Ebenso gehen RICHARDS et al. (1983) davon aus, dass hohe C/N-Verhältnisse, wie sie auch unter Fichte vorherrschen, die Verfügbarkeit des Ausgangssubstrates für die Nitrifikanten hemmen. Die Autoren haben jedoch Standorte mit vergleichsweise günstigen pH-Bereichen untersucht, in denen autotrophe Nitrifikanten dominieren. Neben diesen Auswirkungen der unterschiedlichen Humusqualität spielen eventuell auch allelopathische Effekte durch die Wurzeln bei der Verminderung der Nitrifikationsrate in Fichtenbeständen eine Rolle. So haben PAAVOLAINEN et al. (1998) eine negative Beeinflussung der Nitrifikanten in Fichtenbeständen durch Monoterpene nachgewiesen.

7.6 Zusammenfassende Diskussion

Die auf globaler Ebene formulierten Ziele der Nachhaltigkeit und der Bewahrung der Biodiversität sind heute vielfach auch auf regionalem Niveau die erklärte Absicht bei der Bewirtschaftung von Wäldern. Von Seiten der Forstwissenschaft, der Forstwirtschaft und des Naturschutzes wird die Ansicht vertreten, dass diese Ziele besonders durch die Förderung gemischter Bestände erreicht werden können. Das Hauptmittel zur Vermehrung derartiger Wälder stellt die Umwandlung von Nadelholzbeständen in Laubholz-Nadelholz-Mischbestände dar (vgl. Kap.1). Im Folgenden soll geprüft werden, ob sich die Diversität der Bodenvegetation von Wäldern als Bewertungskriterium im Rahmen einer nachhaltigen Waldbehandlung eignet. Abschließend wird auf die möglichen Auswirkungen der im Untersuchungsgebiet geplanten Waldumbaumaßnahmen auf die Vegetation eingegangen.

7.6.1 Diversität der Bodenvegetation – ein Bewertungskriterium für Wälder?

Der Diversitätsbegriff, wie er in der vorliegenden Untersuchung verwendet wird, stellt eine vollkommen wertfreie Beschreibungsgröße von Organismengemeinschaften dar. Die durch Indices wie Artenzahlen, Evenness und Shannon-Wert beschriebene Diversität der Bodenvegetation ist dabei als ein reines Strukturmerkmal der Pflanzenbestände aufzufassen, ähnlich wie etwa der Deckungsgrad oder die Individuendichte.

Im Mittelpunkt der vorliegenden Beschreibung der Waldbestände im Solling steht die Diversität der Lebensgemeinschaft der Waldbodenpflanzen. Es wird also nur ein äußerst geringer Teil der mannigfaltigen Organismen in den verglichenen Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte erfasst. Eine solche Gruppen-Diversität lässt keine gültigen Rückschlüsse auf die Gesamtdiversität der Waldbestände zu (DIERSSEN & KIEHL 2000). Auch der Begriff der „Phytodiversität“ ist im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen unzutreffend, da weder epiphytische noch totholzbewohnende Arten aufgenommen wurden und weitere pflanzliche Artengruppen (z.B. Algen) ausgeschlossen wurden.

Die Gruppen-Diversität der Moose und Gefäßpflanzen nimmt in den untersuchten Beständen mit steigendem Fichtenanteil deutlich zu und erreicht ihr Maximum in Fichten-Altbeständen. Bei anderen Organismengruppen lassen sich besonders beim Vergleich von Buchenwäldern und Fichten-Reinbeständen Verhältnisse feststellen, die sich vollkommen gegenläufig zu diesem Diversitätsgradienten verhalten. Die Reaktionen der einzelnen Gruppen auf die unterschiedliche Baumartenzusammensetzung sind dabei so vielfältig wie diese Organismen selbst. So ist die Artendiversität von Großpilzen in künstlichen Fichtenbeständen bei hoher Individuenzahl regelmäßig gering (GILLI 1951, KOST 1992), während die Artenvielfalt dieser Gruppe in Buchenwäldern im allgemeinen sehr hoch liegt (BUJAKIEWICZ 1992). Schließlich finden sich auch Organismengruppen, für die sich kein direkter Effekt der Baumartenzusammensetzung auf die Diversität nachweisen lässt, sondern die unabhängig vom Bestandestyp ausschließlich auf bestimmte Habitatstrukturen angewiesen sind, wie z.B. die Webspinnen (PLATNER et al. 1997).

Ebenso wie die Diversität bildet der Natürlichkeitsgrad ein objektives und bewertungsfreies Merkmal von Pflanzenbeständen, das deren Abweichung von einem gedachten Zustand beschreibt (vgl. Kap. 7.3). Ein hoher Natürlichkeitsgrad bedingt dabei nicht zwangsläufig hohe Diversität. Für die untersuchten Bestände im Solling zeigt sich, dass sich sowohl die Artendiversität als auch die Diversität funktionaler Gruppen der Bodenvegetation konträr zum Natürlichkeitsgrad verhalten (Kap. 6.2.2 und 6.2.8). Diversität im Sinne von Artenvielfalt stellt in den untersuchten Beständen im Solling somit einen eindeutigen Indikator für eine verstärkte anthropogene Beeinflussung der natürlicherweise gegebenen Verhältnisse dar. Diese Beeinflussung steht ganz im Zeichen der Einbringung der Fichte in ein ehemaliges reines Laubwaldgebiet, was sich in einer Veränderung der Licht- und Bodenverhältnisse in den Beständen äußert.

ZERBE (1993) bezeichnet diese Beeinflussung potenzieller Buchenwaldstandorte durch die Einführung der Fichte als „Störung“, als deren Resultat er eine „permanente Ungunst der Umweltverhältnisse“ feststellt, die er unter dem Begriff „Stress“ zusammenfasst. GODRON & FORMAN (1983) vereinen unter dem Begriff der Störung sämtliche Einwirkungen, die zu einer Verstärkung oder Verminderung bestimmter Ökosystemcharakteristika wie z.B. der Diversität führen. Störung ist demnach zwar stets mit Veränderungen innerhalb der Systeme verknüpft, jedoch kann die Richtung dieser Veränderungen variieren. In den Beständen im Solling hat diese Störung eine Zunahme weit verbreiteter Ruderal-, Grünland- und Schlagflurarten in der Krautschicht von Fichten- und Mischbeständen zur Folge. In der Moosschicht erhöhen ubiquitäre Nadelwaldmoose die Artenvielfalt. Die Artenspektren der Bestände sind dabei insgesamt durch charakteristische Anteile von Hemerobiezeigern gekennzeichnet.

Solche Zusammenhänge zwischen höheren Artenzahlen der Bodenvegetation und anthropogener Beeinflussung von Waldbeständen werden häufig beobachtet. So weisen die Studien von DETSCH (1999), v. OHEIMB et al. (1999), SCHEUNERT (1999), SCHMIDT (1999) und WESTPHAL (2001) in Wirtschaftswäldern höhere Artenzahlen der Waldbodenpflanzen nach als in unbewirtschafteten Totalreservaten. Die Untersuchungen von PASSARGE (1967) und ANDERS & HOFMANN (1997) belegen darüberhinaus für den Vergleich naturferner Nadelholzbestände mit naturnäheren Laubwäldern eine Artenzunahme mit zunehmender Hemerobie. Die Erhöhung der Artenvielfalt in durch den Menschen beeinflussten Pflanzenbeständen im Vergleich zur naturnahen Vegetation ist weiterhin auch für viele andere Vegetationseinheiten beschrieben (ZOLLER & BISCHOF 1980). DIERSSEN & KIEHL (2000) weisen auf erhöhte Artenzahlen in entwässerten und degradierten Mooren hin. Allerdings stellt dieser positive Zusammenhang zwischen menschlicher Beeinflussung und Erhöhung der Artenzahlen in der Vegetation wiederum keine allgemeine Gesetzmäßigkeit dar. In Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte auf günstigeren Standorten sinken Artenzahlen mit abnehmender Naturnähe der Wälder (vgl. Kap. 7.2.4).

Im Kontext einer nachhaltigen Waldnutzung stellt die biologische Diversität im Gegensatz zu ihrem wertfreien Charakter im wissenschaftlichen Zusammenhang eine bewertende Größe dar (SPELLMANN et al. 2001, BEESE 2001). In Bezug auf die Bodenvegetation der untersuchten Bestände zeigt sich zusammenfassend, dass weder die Diversität einer einzigen Organismengruppe wie der Bodenvegetation, noch die zahlenmäßige Höhe dieser Diversität (z.B. die „Menge“ an Arten, Strukturen, Lebensformen) einen allgemein anwendbaren Bewertungsmaßstab für Waldbestände darstellen kann. Es gilt in Anlehnung an DIERSSEN &

KIEHL (2000) bei der Bewertung der Bodenvegetation vielmehr, die dem System natürlicherweise innewohnende Diversität zu betrachten und sie von einer künstlich importierten Vielfalt zu differenzieren. Bei einer Bewertung der Diversität von Wäldern muss demzufolge die Beeinflussung bzw. Beeinträchtigung der Systeme durch den Menschen mit einbezogen werden. Hierfür stellt der Hemerobiegrad als reziprokes Maß der Natürlichkeit ein geeignetes Mittel dar. Den Ausgangspunkt für die Bewertung der Hemerobie kann das Endstadium einer ungehinderten Sukzession ebenso wie die potenziell natürliche Waldgesellschaft bilden (vgl. Kap. 7.3). Dabei wird die Bodenvegetation als ein Teilkriterium neben der Bestandesstruktur, der Baumartenzusammensetzung, der Naturverjüngung und dem Totholzvorrat mit einbezogen (GRABHERR et al. 1998).

Weitere wichtige Bewertungskriterien der „Qualität“ von Pflanzengemeinschaften stellen aus naturschutzfachlicher Sicht zum einen die Bedeutung für den Habitatschutz und zum anderen die Seltenheit bzw. der Gefährdungsgrad einzelner vorkommender Arten dar. So können zum Beispiel in naturfernen Nadelholzforsten häufig Orchideen und mykotrophe Pyrolaceen (z.B. TRAUTMANN 1976, PHILIPPI et al. 1993) beobachtet werden, die in den Roten Listen geführt werden und die Bestände aus Sicht des Artenschutzes stark „aufwerten“. In den im Solling untersuchten Beständen spielen vergleichbare Arten jedoch keine Rolle. Im Hinblick auf den Habitatschutz stellen allerdings die bodensauren Buchenwälder im Untersuchungsgebiet einen Lebensraumtyp dar, den es nach der FFH-Richtlinie der Europäischen Union europaweit zu schützen gilt (SSYMANK et al. 1998, GELLERMANN 2001). Die Bundesrepublik Deutschland trägt eine besondere Verantwortung für diesen Waldtyp, da ein Großteil des natürlichen Areals dieser Wälder auf deutschem Staatsgebiet liegt. Hainsimsen-Buchenwälder werden schließlich auch in der Roten Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands als gefährdet aufgeführt, wobei die Einführung nicht bodenständiger Arten wie der Fichte als Hauptgefährdungsgrund angeführt wird (RENNWALD 2000).

In Bezug auf Natürlichkeitsgrad und Lebensraumschutz sind die artenarmen Hainsimsen-Buchenwälder im Solling damit insgesamt günstiger zu beurteilen als die Fichten-Reinbestände und die Buchen-Fichten-Mischbestände mit ihrer störungsbedingt höheren Diversität. Zwar bleibt die Artenkombination des Hainsimsen-Buchenwaldes auch bei vollständigem Ersatz der Buche durch die Fichte erhalten, jedoch wird die natürliche Artenzusammensetzung und damit die natürliche Diversität und Struktur dieser Vegetationseinheit nachhaltig abgewandelt.

7.6.2 Mögliche Auswirkungen der geplanten Waldumbaumaßnahmen

In der vorliegenden Arbeit wurden weder eigentliche „Umbaustände“ untersucht, noch über einen längeren Zeitraum beobachtet. Die in Abschnitt 6 dargestellten Ergebnisse zu Misch- und Reinbeständen aus Buche und Fichte im Solling wurden unter Ausklammerung der zeitlichen Dimension gewonnen. Die untersuchten älteren Mischbestände repräsentieren allerdings einen durch den Waldumbau angestrebten Zielzustand. Es gilt hier anzumerken, dass die untersuchten Mischbestände einen anderen Ursprung haben als die zukünftigen, die aus Fichtenforsten hervorgehen sollen (Kap. 2.3). Die heute bereits existierenden Mischbestände

sind durch Pflanzung von Fichten in Buchenbeständen entstanden (vgl. 3.1). Beim Umbau von Fichtenbeständen wird dagegen die Buche in diese Bestände eingebracht (MATTHES 1998). Es ist aber zu vermuten, dass Unterschiede zwischen den untersuchten Mischbeständen und tatsächlichen „Umbaubeständen“ vor allem in der frühen Entwicklung dieser Bestände bestehen und sich in höheren Altersstufen angleichen.

Der angestrebte Umbau der Fichtenbestände im Solling wird aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zu einer Absenkung der Diversität (Artenzahlen, Lebensformen) der Bodenvegetation führen. Im vorigen Kapitel wurde aber gezeigt, dass die Struktur und Diversität von Pflanzengemeinschaften nicht losgelöst von den qualitativen Merkmalen der Arten bzw. der Artenkombination betrachtet werden können, durch die sie zustande kommen. Der „Qualität“ der Artenzusammensetzung der untersuchten Pflanzengemeinschaften, die anhand des Natürlichkeitsgrads oder der Bedeutung für den Habitatschutz gemessen werden kann, ist bei der Beurteilung der untersuchten Bestände aus naturschutzfachlicher Sicht ein höherer Stellenwert einzuräumen als der Diversität.

ZERBE (1993) weist auf eine Nivellierung der Vegetationsstruktur in Fichtenforsten hin und begründet diese durch die erhöhte Gleichverteilung (Evenness) der Arten, wie sie in Kapitel 6.2.4 jedoch ausschließlich für unter 90-jährige Bestände festgestellt wurde. Aufgrund der Ausbreitung vieler ubiquitärer bzw. waldfremder Arten in Beständen mit Fichtenbeteiligung (vgl. Kap. 6.2.5) kann jedoch auch in qualitativer Hinsicht von einem Nivellierungseffekt in Fichtenbeständen gesprochen werden. Ein solcher Effekt würde auch bei einer flächenmäßigen Ausweitung der Buchen-Fichten-Mischbestände zu Lasten der Fichtenbestände im Solling bestehen bleiben, da die qualitative Artenzusammensetzung der Mischbestände jener in Fichtenbeständen stark ähnelt (Kap. 6.2.9).

Zur negativen Bewertung von Fichtenbeständen als Ersatzgesellschaften für Laubwälder hat darüberhinaus vor allem der Einfluss der Fichte auf die Bodeneigenschaften beigetragen. Durch den Aufbau gemischter Bestände erhofft man sich im Rahmen einer nachhaltigen Bewirtschaftung der Wälder eine „Standortsverbesserung“ im Vergleich zu Fichtenforsten (vgl. Kap. 1). ELLENBERG (1996) merkt aber an, dass sich die Auswirkungen von Fichtenbeständen auf den Boden bei kritischer Betrachtung nicht dermaßen negativ darstellen wie allgemein angenommen. Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung weisen in eine ähnliche Richtung. So erstrecken sich die Hauptunterschiede zwischen Fichtenforsten und Buchenbeständen vor allem auf die Verhältnisse in der Humusaufgabe und sind im oberen Mineralboden bereits nicht mehr oder nur noch schwach nachzuweisen. Für die häufig als „schlecht“ bewertete Humusanreicherung unter Fichte lässt sich sowohl in Rein- als auch in Mischbeständen ein positiver Effekt auf die Stickstoffmineralisation nachweisen (Kap. 6.8.1). Für die Mischbestände im Solling ist insgesamt keine wesentliche Veränderung der Bodenbedingungen gegenüber Fichtenbeständen feststellbar (Kap. 6.3.2).

Problematischer als die vielfach angenommene Degradation der Böden unter Fichte erscheint auch in Bezug auf die Bodenbedingungen die Nivellierung der Verhältnisse. Die für die untersuchten Bestände festgestellten geringen Unterschiede bodenkundlicher Parameter entsprechen im Wesentlichen den Ergebnissen der Bodenzustandserhebung (WOLFF & RIEK 1997, v. WILPERT & BUBERL 1998, RIEK et al. 2002), nach denen allgemein ein Angleich der Bodenbedingungen zwischen Laub- und Nadelwäldern zu verzeichnen ist. Diese Standortnivellierung kommt zum einen durch atmosphärische Immissionen (Stickstoffverbindungen) zustande

(BÜRGER 1991, BÜCKING 1993, FALKENGREN-GRERUP & ERIKSSON 1990, SIMON et al. 2000). Zum anderen trägt auch die Forstwirtschaft durch Kompensationskalkungen, die auf einem Teil der Untersuchungsflächen stattgefunden haben, zum Angleich der Bodenbedingungen bei (REIF 1998). Für einige der untersuchten Altbestände sind im oberen Mineralboden höhere Anteile basischer Kationen nachweisbar, die weit über dem Niveau liegen, das unter unbeeinflussten Bedingungen vorherrschen würde (Kap. 6.3.2.d). Diese großräumige Standortnivellierung durch Kalkung und Eutrophierung hat wiederum direkte Auswirkungen auf die beschriebene Nivellierung der Artenzusammensetzung der Bodenvegetation (SCHMIDT 2002).

Vor dem Hintergrund des geplanten Waldumbaus muss somit zusammenfassend festgestellt werden, dass sich die auf internationaler Ebene ausgegebenen Ziele zum Schutz der Biodiversität nicht uneingeschränkt auf ein regionales Niveau übertragen lassen. Auf globaler Ebene gilt es, der täglichen Artenvernichtung und der unwiederbringlichen Zerstörung ganzer Lebensräume entgegenzuwirken. Als Argument zur Begründung eines Waldumbaus wie im Solling kann das Schlagwort „Biodiversität“ jedoch nicht als alleiniges Kriterium herangezogen werden. Im Mittelpunkt einer modernen Waldwirtschaft im Solling muss vielmehr die Bewahrung der natürlicherweise gegebenen Arten- und Strukturvielfalt stehen, ohne dass diese nach ihrer zahlenmäßigen Höhe bewertet wird. Den höchsten Natürlichkeitsgrad unter den untersuchten Beständen im Solling besitzt der artenarme Hainsimsen-Buchenwald. Hainsimsen-Buchenwälder gehören zum typischen Vegetationsbild der durch basenarme Ausgangsgesteine gebildeten Mittelgebirge im westlichen Mitteleuropa. Nach LEUSCHNER (1998) würde die Buche in diesem Gebiet von der Ostsee bis zu den Alpen vorherrschen. Deutschland kommt auf internationaler Ebene ein eindeutiger Schutzauftrag für das Ökosystem Buchenwald zu (SSYMANK et al. 1998, GELLERMANN 2001). Die Ausdehnung des Buchenanteils im Solling ist von dieser Seite zu begrüßen. Gänzlich abzulehnen ist in diesem Zusammenhang aber ein Einbringen der Fichte in geschlossene Buchenbestände, wie es die NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG (1991) vorsieht. Wie PASSARGE (1967) in Übereinstimmung mit den Ergebnissen in Abschnitt 6.2 nachgewiesen hat, können in Gebieten, in denen die Fichte natürlicherweise nicht vorkommt, bereits geringe Anteile dieser Baumart die Artengemeinschaft der Bodenvegetation stark verändern.

8 Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Untersuchungen im Solling stellt die umfassende ökologische Charakterisierung der Bodenvegetation von Mischbeständen aus Buche und Fichte dar. Die zentralen Themen der Untersuchungen bilden die Struktur (Artenverteilung, Vegetationsschichtung, Dominanzstruktur) und Diversität (Häufigkeit von Arten- und Artengruppen) der Pflanzengemeinschaften am Waldboden. Darüberhinaus steht die Rolle der Bodenvegetation im Stoffhaushalt der Bestände im Mittelpunkt, die durch Parameter wie Biomasse- und Elementvorräte sowie durch die Nettoprimärproduktion beschrieben wird.

Mischbestände spielen in der derzeitigen Forstwirtschaft eine zentrale Rolle, wobei sie als Bestandestyp angesehen werden, durch den sich sowohl Interessen der Forstwirtschaft (Stabilität, Ertragssicherheit, Nachhaltigkeit) als auch Aspekte des Naturschutzes (Artenvielfalt, Struktureichtum, Naturnähe) vereinigen lassen. Das Programm für eine langfristige ökologische Waldentwicklung (LÖWE) der Niedersächsischen Landesregierung sieht im Solling große Bereiche für die Umwandlung von Fichtenforsten in Mischbestände vor.

Das Untersuchungsgebiet liegt im Niedersächsischen Bergland und ist durch mittlere Jahresniederschläge um 1000 mm und niedrige Jahresmitteltemperaturen um 7 °C gekennzeichnet. Auf den sauren, lößbeeinflussten Buntsandsteinböden bildet das *Luzulo-Fagetum* weithin die potenziell-natürliche Vegetation. In zwei Altersstufen (unter und über 90-jährige Bestände) wurden Buchen-Fichten-Mischwälder mit Beständen des *Luzulo-Fagetum* und des *Galio harcynici-Culto-Piceetum* verglichen. Die Grundlage dieser Untersuchungen bilden sieben Bereiche im Solling, in denen diese drei Bestandestypen in unmittelbarer räumlicher Nähe vorkommen. Grundeinheit der eigentlichen Untersuchungsflächen stellen in Rastern angeordnete 100 m²-Flächen dar. Auf allen Flächen wurde die Vegetation durch Aufnahmen beschrieben und der relative Lichtgenuss gemessen. Außerdem wurden auf einem Teil dieser rund 680 Untersuchungsflächen wichtige Bodenkennwerte ermittelt. Darüberhinaus wurde in drei ausgewählten Beständen die Stickstoff-Nettomineralisation untersucht.

Ergebnisse:

1. Für den untersuchten Durchmischungsgradienten von Buchen- über Misch- zu Fichtenbeständen ist in beiden Altersstufen eine auffällige Erweiterung des Artenspektrums der Bodenvegetation durch Moose sowie Schlagflur- und Ruderalarten nachweisbar. Die Arten des Hainsimsen-Buchenwaldes bleiben dabei auch bei zunehmendem Fichtenanteil erhalten. Diese Erweiterung ist gleichzusetzen mit einem Anstieg der **α -Diversität** in Misch- und Fichtenbeständen in Vergleich zu Buchen-Reinbeständen. Die Zusammensetzung der Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen hat dabei insgesamt größere Gemeinsamkeiten mit der Bodenvegetation der Fichten-Reinbestände als mit der des Hainsimsen-Buchenwaldes. In Misch- und Fichtenbeständen wird die quantitative Zusammensetzung der Bodenvegetation stärker durch Arten meso- bis **β -euhemerer** Standorte geprägt als in Buchenbeständen.
2. Sowohl die **Lichtverhältnisse** als auch die **Bodenbedingungen** der untersuchten Standorte werden deutlich durch die Baumartenzusammensetzung beeinflusst. Der mittlere relative Lichtgenuss in den über 90-jährigen Buchen-Fichten-Mischbeständen ist mit 10 % zwar gleich hoch wie in den untersuchten Fichten-Altbeständen, doch bestehen deutliche

Unterschiede zu den Buchen-Altbeständen (mittlerer Lichtgenuss rund 5 %). In jüngeren Beständen ist dieser Trend auf niedrigerem Niveau ebenfalls vorhanden. Darüberhinaus zeigen die Standorte mit Fichtenbeteiligung im Vergleich zu Buchenbeständen eine verstärkte Akkumulation organischer Substanz, eine Depression der pH-Werte und eine Erhöhung der C/N-Verhältnisse im Oberboden. Die Werte der effektiven Kationenaustauschkapazität zeigen sich hingegen durch den Fichtenanteil unbeeinflusst. Die Beziehungen zwischen diesen Standortgradienten und der Artenzusammensetzung der Vegetation werden anhand multivariater Verfahren untersucht, wodurch eine Abgrenzung ökologischer Artengruppen möglich wird. Die *Deschampsia flexuosa*-Gruppe umfasst vor allem Lichtzeiger und azidotolerante Arten, die hauptsächlich in fichtenreichen Flächen auftreten. Die *Oxalis acetosella*-Gruppe (Schwerpunkt in fichtenreichen Flächen) und die *Luzula luzuloides*-Gruppe (Schwerpunkt in buchenreichen Flächen) treten vor allem auf Flächen mit höherem pH und höherer Basensättigung auf. Die *Oxalis acetosella*-Gruppe enthält dabei einige Ruderalarten, die als Kalkungs- und Eutrophierungszeiger gelten können. Die Verteilung der Moose wird stark vom Deckungsgrad der Buchenstreu bestimmt.

3. Die Zusammensetzung der Bestände hat deutliche Auswirkungen auf die **Stickstoff-Nettomineralisation** im Boden während der Vegetationsperiode. Die gewichtsbezogene N-Nettomineralisation sinkt sowohl in der Humusaufgabe als auch im Mineralboden mit zunehmendem Fichtenanteil. Diese Abnahme wird teilweise durch die Akkumulation organischer Substanz in der Humusaufgabe kompensiert, so dass sich die volumenbezogenen Raten der Stickstoff-Nettomineralisation in Fichtenbeständen (circa 107 kg/ha während der Vegetationszeit) nur wenig von jenen in buchenreichen Flächen unterscheiden. Im Mischbestand zeigt sich mit zunehmender Fichtenbeteiligung eine starke Abnahme des Nitratanteiles an der Nettomineralisation, die mit den Faktoren Bodensäure und C/N-Verhältnis korreliert ist.
4. In den Fichten-Altbeständen finden sich die höchsten **Biomassevorräte** der Moosschicht (Median = 12,3 g/m²) und der unterirdischen Biomasse (Median = 17,5 g/m²), während die über 90-jährigen Mischbestände die höchsten Vorräte in der Kraut- und Strauchschicht aufweisen. Die oberirdische **Nettoprimärproduktion** der Krautschicht macht in allen Beständen etwa die Hälfte der maximalen Biomassevorräte aus. Die Unterschiede der Biomasseverteilung der Gefäßpflanzen in den untersuchten Altbeständen können aufgrund von multi- und univariaten Analysen vor allem auf die variierenden Lichtverhältnisse zurückgeführt werden.
5. Aufgrund unterschiedlicher Anteile von Arten und Wuchsformengruppen an der Zusammensetzung der Bodenvegetation ergeben sich je nach Bestandestyp **Elementgehalte**, die von den Verhältnissen der Biomassevorräte teilweise abweichen. So weisen unter den Altbeständen die Fichtenbestände aufgrund höherer Anteile von Moosen und grasartigen Pflanzen trotz geringerer mittlerer Biomassevorräte höhere mittlere Gehalte an N, P, K, Ca und Mg auf als Mischbestände. In den Fichtenbeständen finden sich dabei trotz geringerer oberirdischer Biomassevorräte höhere Stickstoffvorräte (2,1 g/m²) als in den gleichaltrigen Mischbeständen mit hohen Anteilen nährstoffarmer Gehölzverjüngung. Der Anteil der Bodenvegetation am Stickstoffhaushalt nimmt somit von Buchen- über Misch-

zu Fichtenbeständen tendenziell zu, ist aber dennoch in allen Bestandestypen in Bezug auf den Vorrat im gesamten Pflanzenbestand gering (im Mittel unter 3 %).

Ein Literaturvergleich zeigt, dass die im Solling vorgefundenen Verhältnisse nicht uneingeschränkt auf andere Standorte übertragbar sind. Vielmehr wird auf günstigeren Standorten häufig beobachtet, dass die Diversität der Krautschicht mit zunehmenden Fichtenanteilen im Vergleich zu Buchenbeständen sinkt. Für die untersuchten Bestände im Solling wird deutlich, dass weder die Diversität einer einzigen Organismengruppe wie der Bodenvegetation, noch die zahlenmäßige Höhe dieser Diversität (z.B. die „Menge“ an Arten, Strukturen, Lebensformen) einen allgemein anwendbaren Bewertungsmaßstab für Waldbestände darstellen kann. Hohe Artenzahlen der Waldbodenpflanzen sind in den untersuchten Beständen an starke menschliche Beeinflussung gebunden, die durch die Einbringung der nicht standortsheimischen Fichte bedingt ist. Bei einer Bewertung der Diversität der Wälder muss dieser anthropogene Einfluss mit einbezogen werden. Dies kann unter Berücksichtigung des Hemerobiegrades der Artengemeinschaft geschehen, der ein reziprokes Maß zum Natürlichkeitsgrad darstellt. Diese Bewertung des Natürlichkeitsgrades fällt für das artenarme *Luzulo-Fagetum* am günstigsten aus (oligo- bis mesohemerob), während die artenreicheren Misch- und Fichtenbestände als naturferner erscheinen. Ein Waldumbau, der ausschließlich auf gemischte Bestände abzielt und die Fichte auch in Buchenwäldern immer noch stark mit einbezieht, ist in diesem Zusammenhang abzulehnen.

9 Literaturverzeichnis

- ACKERMANN, W. & DURKA, W., 1995: SORT 3.2 – Programm zur Bearbeitung von Vegetationsaufnahmen und Artenlisten (Handbuch). – 127 S.
- AHRENS, M., 1995: Einfluss der Waldkalkung auf die Moosflora und die Moosvegetation des Nordschwarzwaldes. Veröffentlichungen f. Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg 70: 455-496.
- AL-MUFTI, M. M., SYDES, C. L., GRIME, J. P. & BAND, S. R., 1977: A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology* 65: 759-791.
- AMMER, C., 1998: Die Fichte in der natürlichen Verjüngung des Bergmischwaldes. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* 53: 396-399.
- ANDERS, S. & HOFMANN, G., 1997: Vielfalt in der Vegetation von Wäldern und Forsten. Schriftenreihe des BML „Angewandte Wissenschaft“, Heft 465 „Biologische Vielfalt in Ökosystemen“: 94-108.
- ANDERS, S., BECK, W., BOLTE, A., HOFMANN, G., JENSSEN, M., KRAKAU, U. & MÜLLER, J., 2002: Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. – 288 S.; Eberswalde.
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG, 1985: Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland. – 170 S.; Münster.
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG, 1996: Forstliche Standortsaufnahme: Begriffe, Definitionen, Einteilungen, Kennzeichnungen, Erläuterungen, 5. Aufl. – 352 S.; Eching.
- ASCHE, N. & HALVERSCHEID, U., 1997: Wirkung einer 1958 durchgeführten Waldkalkung auf Bodenvegetation, Humusform und Säure-Base-Status des Mineralbodens. Ergebnisse einer Rasterkartierung im Hochsauerland. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 85: 465-468.
- V. BARATTA (Hrsg.), M., ALBRECHT, B., ALTMANN, F., BAUMANN, W.-R., BRANDER, S., ESCHENHAGEN, W., HARTMANN, C., JUNG, W., PAESLER, R., REINDEL, T. & UNGER-KUNTZ, M., 2002: *Der Fischer Weltatlas 2003*. – 1407 S.; Neckargemünd.
- BAUHUS, J., 1994: Stoffumsätze in Lochhieben. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 113*. – 181 S.; Göttingen.
- BEESE, F., 1986: Parameter des Stickstoffumsatzes in Ökosystemen mit Böden unterschiedlicher Acidität. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 90. – 344 S.; Göttingen.

- BEESE, F. (Hrsg.), 2001: Indikatoren und Strategien für eine nachhaltige, multifunktionelle Waldnutzung – Fallstudie Waldlandschaft Solling. Zwischenbericht 1999/2000 zum BMBF-Verbundforschungsvorhaben, Teil 1: Gesamtbericht und Kurzfassungen. Forschungszentrum Waldökosysteme der Universität Göttingen (FZW), Reihe B, Nr. 63. – 65 S.; Göttingen.
- BEGON, M. E., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C. R., 1996: Ökologie. – 750 S.; Heidelberg, Berlin.
- BENNER, M., 1999: Flora und Vegetation der Buchennaturwaldzellen „Am Weißen Spring“, „Kluß“ und „Untere Kellberg“ im Forstamt Paderborn im Vergleich mit dem angrenzenden Wirtschaftswald. – Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 76 S.
- BERGER, T., NEUBAUER, C. & GLATZEL, G., 2002: Factors controlling soil carbon and nitrogen stores in pure stands of Norway spruce (*Picea abies*) and mixed species stands in Austria. *Forest Ecology and Management* 159: 3-14.
- BERGER, W. H. & PARKER, F. L., 1970: Diversity of planctonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science* 168: 1345-1347.
- BERISH, C. W. & EWEL, J. J., 1988: Root development in simple and complex tropical successional ecosystems. *Plant and Soil* 106: 73-84.
- BIERMAYER, G., 1999: Naturschutzgerechte Forsteinrichtung und Waldbewirtschaftung. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* 54: 162-164.
- BINDER, F., 1994: Bodenvegetation in Waldschadensgebieten – Wirkungen waldbaulicher Maßnahmen. *Forst u. Holz* 49: 27-31.
- BLANCK, K., 1995: Mittelfristige Auswirkungen von Kalkung, Bodenbearbeitung und Hilfspflanzenanbau auf den Boden und Bewuchs in Versuchsflächen im Forstamt Syke. *Berichte d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 122.* – 191 S.; Göttingen.
- BLUME, H.-P. & SUKOPP, H., 1976: Ökologische Bedeutung anthropogener Bodenveränderungen. *Schriftenreihe f. Vegetationskunde* 10: 75-89.
- BODE, W. & v. HOHNHORST, M., 1994: Waldwende – Vom Försterwald zum Naturwald. *Beck'sche Reihe* 1024. – 199 S.; München.
- BOETTCHE, S. E. & KALISZ, P. J., 1990: Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* 71: 1365-1372.
- BORTZ, J., 1999: *Statistik für Sozialwissenschaftler*, 5. Aufl. – 836 S.; Berlin u.a.
- TER BRAAK, C. J. F. 1986: Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1167-1179.
- TER BRAAK, C. J. F. 1987: The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio* 69: 69-77.

- TER BRAAK, C. J. F. & VERDONSCHOT, P. F. M., 1995: Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic sciences* 57: 255-289.
- BRACH, A. R. & RYNAL, D. J., 1992: Effects on liming on *Oxalis acetosella* and *Lycopodium lucidulum* in a northern hardwood forest. *Journal of Applied Ecology* 29: 492-500.
- BREDEMEIER, M. & DOHRENBUSCH, A., 1985: Ausbreitung der Drahtschmiele (*Avenella flexuosa* Parl.) in Fichtenaltbeständen. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 156: 41-47.
- BROWN, A. F. H., 1992: Functioning of mixed-species stands at Gisburn, N. W. England. – In: CANNELL, M. G. R., MALCOLM, D. C. & ROBERTSON, P. A.: *The ecology of mixed-species stands of trees*; London u.a.: 125-150.
- BRÜNN, S., 1999: Untersuchungen zum Mineralstoffhaushalt von *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth in stickstoffbelasteten Kiefernwäldern. *Berichte d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 160.* – 163 S.; Göttingen.
- BÜCKING, W., 1993: Stickstoff-Immissionen als neuer Standortfaktor in Waldgesellschaften – neue Entwicklungen am Beispiel südwestdeutscher Wälder. *Phytocoenologia* 23: 65-94.
- BUJAKIEWICZ, A., 1992: Macrofungi on soil in deciduous forests. – In: WINTERHOFF, W.: *Fungi in Vegetation science*; Dordrecht u.a.: 49-78.
- BUND & MISEREOR (Hrsg.), 1995: *Zukunftsfähiges Deutschland – ein Beitrag zu einer global nachhaltigen Entwicklung.* – 466 S.; Basel, Boston, Berlin.
- BURCKHARDT, H., 1870: *Säen und Pflanzen nach forstlicher Praxis – Handbuch der Holzerziehung.* – 527 S., Hannover.
- BURCKHARDT, H., 1881: Die Fichte als Nutzholzbaum im Buchenhochwalde. *Aus dem Walde* 10: 67-78.
- BÜRGER, R., 1991: Immissionen und Kronenverlichtung als Ursachen für Veränderungen der Waldbodenvegetation im Schwarzwald. *Tüxenia* 11: 407-424.
- CHALLINOR, D., 1968: Alteration of surface soil characteristics by four tree species. *Ecology* 49: 286-290.
- CHODAK, M., LUDWIG, B. & BEESE, F., 2002: An equation to describe vertical gradients of element concentration in soils under beech and spruce stands. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165: 602-608.
- DETSCH, R., 1999: *Der Beitrag von Wirtschaftswäldern zur Struktur- und Artenvielfalt – Ein Vergleich ausgewählter ökologischer Parameter aus Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern des Hienheimer Forstes (Kelheim, Niederbayern).* – 208 S.; Berlin.
- DEUTSCHER WETTERDIENST, 1964: *Klimaatlas von Niedersachsen.* – 38 S. + Karten; Offenbach.
- DIERSCHKE, H., 1994: *Pflanzensoziologie.* – 683 S.; Stuttgart.

- DIERSSEN, K. & KIEHL, K., 2000: Theoretische Grundlagen zur Definition, Messung und Bedeutung von Diversität. Schriftenreihe f. Vegetationskunde 32: 7-21.
- DUCHIRON, S.-M., 2000: Strukturierte Mischwälder – Eine Herausforderung für den Waldbau unserer Zeit. – 256 S.; Berlin.
- DÜLL, R., 1990: Exkursionstaschenbuch der Moose. – 335 S.; Bad Münstereifel.
- DURING, H. J. & VERSCHUREN, G. A. C. M., 1988: Influence of the tree canopy on terrestrial bryophyte communities: microclimate and chemistry of throughfall. – In: BARKMAN, J. J. & SYKORA, K. V.: Dependent plant communities; Den Haag: 99-117.
- DUVIGNEAUD, P. & KESTEMONT, P., 1977: Productivité biologique en Belgique. SCOPE, Trav. Sect. Belge Progr. Biol. Internat. – 617 S.; Paris.
- DYLIS, N., 1971: Primary production of mixed forests. – In: DUVIGNEAUD, P. (Hrsg.): Productivity of forest ecosystems. – Proceedings of the Brussels symposium organized by UNESCO and the International Biological Programme: 227-232.
- EGGERT, A., 1989: Zur saisonalen Kohlenstoff- und Stickstoffdynamik der Krautschichtvegetation eines submontanen Kalkbuchenwaldes. Verhandlungen d. Gesellschaft f. Ökologie 17: 167-176.
- EHWALD, E., GRUNERT, F., SCHULZ, W. & VETTERLEIN, E., 1961: Zur Ökologie von Kiefern-Buchen-Mischbeständen. Archiv f. Forstwesen 10: 397-416.
- ELLENBERG, H., 1977: Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für mitteleuropäische Pflanzengesellschaften. Oecologia Plantarum 12: 1-22.
- ELLENBERG, H., 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5. Aufl. – 1095 S.; Stuttgart.
- ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J., 1986: Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojekts. – 507 S.; Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D., 1992: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18, 2. Aufl. – 258 S.; Göttingen.
- EMMER, I. M., FANTA, J., KOBUS, A. H., KOOIJMAN, A. & SEVINK, J., 1998: Reversing borealisation as a means to restore biodiversity in Central-European mountain forests – an example from the Krkonoše Mountains, Czech Republic. Biodiversity and Conservation 7: 229-247.
- EMMERICH, A., 1997: Die Vegetation im Naturwaldreservat Sonnenkopf im Vergleich zu benachbarten Waldbeständen des Nationalparks Niedersächsischer Harz. Diplomarbeit an der Biologischen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 166 S.
- ERIKSSON, H. M. & ROSEN, K., 1994: Nutrient distribution in a swedish tree species experiment. Plant and Soil 164: 51-59.

- EWALD, J., 2000: The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Applied Vegetation Science* 3: 123-134.
- EWEL, J. J., 1986: Designing Agricultural Ecosystems for the Humid Tropics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 245-271.
- FALKENGREN-GRERUP, U. & ERIKSSON, H., 1990: Changes in soil, vegetation and forest yield between 1947 and 1988 in beech and oak sites of southern Sweden. *Forest Ecology and Management* 38: 37-53.
- FIEDLER, H.J., 1979: Relationship between soil types, forest stand and edaphon in ecosystems of spruce forest. – In: KLIMO, E. (ed.): *Proceedings Symposium „Stability of spruce ecosystems“*; Brno: 415-422.
- FIEDLER, H. J. & HÖHNE, H., 1987: Stoffproduktion und Nährelementgehalt von *Calamagrostis villosa* (CHAIX) J.F. GMELIN im Fichtenforst. *Flora* 179: 109-123.
- FIEDLER, H. J. & KÄSTNER, C., 1970: Mikrobiologische Eigenschaften einer Gneisbraunerde unter Laub- und Nadelwald. *Zentralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten u. Hygiene* 124: 292-300.
- FIRBAS, F., 1952: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen, Bd. II – Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. – 256 S.; Jena.
- FOGGO, M. N., 1989: Vegetative responses of *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. (Poaceae) seedlings to nitrogen supply and photosynthetically active radiation. *Functional Ecology* 3: 337-343.
- FOGGO, M. N. & WARRINGTON, I. J., 1989: Light and vegetative growth in the grasses *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. and *Festuca ovina* L. *Functional Ecology* 3: 439-445.
- FRAHM, J.-P. & FREY, W., 1992: *Moosflora* – 528 S., Stuttgart.
- FRANK, D. & KLOTZ, S., 1990: *Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR*, 2. Aufl. - Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg / *Wissenschaftliche Beiträge* 1990/32 (P41). – 167 S.; Halle (Saale).
- GAYER, K., 1886: *Der gemischte Wald – seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst- und Gruppenwirtschaft*. – 168 S.; Berlin.
- GAYER, K., 1898: *Der Waldbau*, 4. Aufl. – 626 S.; Berlin.
- GELLERMANN, M., 2001: *Natura 2000 – Europäisches Habitatschutzrecht und seine Durchführung in der Bundesrepublik Deutschland*, 2. Aufl. – *Schriftenreihe Natur und Recht* Bd. 4. – 293 S.; Berlin, Wien.
- GENSSLER, H., 1959: *Veränderungen von Boden und Vegetation nach generationsweisem Fichtenanbau*. – 159 S; Hannoversch Münden.
- GERLACH, A., 1970: *Wald- und Forstgesellschaften im Solling*. *Schriftenreihe f. Vegetationskunde* 5: 79-98.

- GERLACH, A., 1973: Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Stickstoffnettomineralisation. *Scripta Geobotanica* 5: – 115 S.; Göttingen.
- GILLI, A., 1951: Basidiomyzeten der Nadelwälder in einem Gebiet ohne spontane Nadelbäume. *Sydowia* 5: 129-134.
- GLAVAC, V., 1996: Vegetationsökologie. – 358 S.; Jena u.a.
- GLAVAC, V. & KOENIES, H., 1978: Vergleich der N-Nettomineralisation in einem Sauerhumus-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) und einem benachbarten Fichtenforst am gleichen Standort vor und nach dem Kahlschlag. *Oecologia Plantarum* 13: 219-226.
- GODRON, M. & FORMAN, R. T. T., 1983: Landscape modification and changing ecological characteristics. – In: MOONEY, H. A. & GODRON, M.: Disturbance in Ecosystems - components of response: 12-45; Berlin u.a.
- GRABHERR, G., KOCH, G., KIRCHMEIR, H. & REITER, K., 1998: Hemerobie österreichischer Waldökosysteme. Veröffentlichungen des österreichischen MaB-Programmes Bd. 17. – 493 S.; Innsbruck.
- GRIME, J. P., 1979: Plant strategies and vegetation processes. – 222 S.; London.
- GROßER, K. H., 1956: Die Vegetationsverhältnisse an den Arealvorposten der Fichte im Lausitzer Flachland. *Archiv f. Forstwesen* 5: 258-295.
- GRÜNEBERG, H. & SCHLÜTER, H., 1957: Waldgesellschaften im thüringischen Schiefergebirge. *Archiv f. Forstwesen* 6: 861-932.
- GUO, Q. & RUNDEL, P. W., 1997: Measuring dominance and diversity in ecological communities: choosing the right variables. *Journal of Vegetation Science* 8: 405-408.
- HACKER, E., 1991: Anthropogene Landschaftsveränderungen und ihre Auswirkungen auf die Vegetation – dargestellt am Vorland der Schneifel. – 125 S. + Anhang; Aachen.
- HAEUPLER, H., 1982: Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation – Untersuchungen zum Diversitäts-Begriff. *Dissertationes Botanicae* 65. – 268 S.; Vaduz.
- HAGEMEIERS, M. & LEUSCHNER, C., 2000: Empirische Analyse der Kronenstruktur von mitteleuropäischen Pionier- und Schlusswaldbaumarten und deren Bedeutung für die PAR-Transmissivität. *Verhandlungen d. Gesellschaft. f. Ökologie* 30: 143.
- HANSTEIN, U., 1984: Welche Wünsche hat der Naturschutz an die Forstwirtschaft und wie lassen sie sich erfüllen? *Der Forst- und Holzwirt* 22: 536-541.
- HAPPE, E. & SCHMIDT, W., 1997: Vegetation, Flora und Standortverhältnisse im Naturwald und Naturschutzgebiet „Totenberg“ (Bramwald, Landkreis Göttingen). – *Göttinger Naturkundliche Schriften* 4: 49-78.
- HARTMANN, F. K., 1953: Waldgesellschaften der deutschen Mittelgebirge und des Hügellandes. Umschaudienst des Forschungsausschusses „Landschaftspflege und Landschaftsgestaltung“ der Akademie für Raumforschung und Landesplanung 4-6: 153-176.

- HARTMANN, F. K. & JAHN, G., 1967: Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. – 1001 S. + Tabellenband; Stuttgart.
- HEHN, M., 1990: Naturgemäße Waldwirtschaft – was ist das eigentlich? – Grundgedanken der Arbeitsgemeinschaft Naturgemäße Waldwirtschaft. *Forst u. Holz* 7: 177-184.
- HEINKEN, T., 1995: Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortbedingungen, Dynamik. – 311 S.; Berlin, Stuttgart.
- HEINRICH, C., 1993: Leitlinie Naturschutz im Wald – ein Naturschutzkonzept für den Wald in Hessen. – 166 S., Wetzlar.
- HEITZ, R., 1998: Umbau von Fichtenreinbeständen in naturnahe Mischwälder – Auswirkungen auf bodenchemischen Zustand und Bioelementhaushalt. – 307 S.; Freising.
- HESMER, H. & SCHROEDER, F.-G., 1963: Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. *Decheniana Beihefte* 11. – 304 S.; Bonn.
- HENDRICH, C., 2000: Ein kybernetisches Licht-Biomasse-Modell für Fichten-Buchen-Mischbestände. – 187 S.; München.
- HENNINGSEN, D. & KAUTZUNG, K., 1992: Einführung in die Geologie Deutschlands, 4.Aufl. – 228 S.; Stuttgart.
- HERZOG, T., 1926: Geographie der Moose. – 439 S.; Jena.
- HIRSCH, P., OVERREIN, L. & ALEXANDER, M., 1961: Formation of nitrite and nitrate by actinomycetes and fungi. *Journal of Bacteriology* 82: 442-448.
- HOBOHM, C., 2000: Biodiversität. – 214 S.; Wiebelsheim.
- HOBOHM, C. & HÄRDTLE, W., 1997: Zur Bedeutung einiger ökologischer Parameter für die Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. *Tüxenia* 17: 19-52.
- HOFMANN, G., 1964: Kiefernforstgesellschaften und natürliche Kiefernwälder im östlichen Brandenburg. *Archiv f. Forstwesen* 13: 641-664 und 717-732.
- HOFMANN, G., ANDERS, S. & MATTHES, B., 2000: Das potentiell-natürliche und derzeitige Waldbild in den ostdeutschen Wäldern – Übersichtsinformation zur Verbreitung, Flächenanteil, Baumartenzusammensetzung, Ökologie und Nettoprimärproduktion der potentiell-natürlichen Waldvegetation und der derzeitigen Forsten. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt f. Forst- und Holzwirtschaft Hamburg* 196. – 92 S.
- HÖHNE, H., 1962: Vergleichende Untersuchungen über Mineralstoff- und Stickstoffgehalt sowie Trockensubstanzproduktion von Waldbodenpflanzen. *Archiv f. Forstwesen* 11: 1085-1141.

- HÖHNE, H., FIEDLER, H. J. & ILGEN, G., 1981: Untersuchungen über den Mineralstoffgehalt von *Deschampsia flexuosa* (L.) P. B. als Bestandteil von Fichtenforst-Ökosystemen. *Flora* 171: 199-215.
- HUGHES, M. K., 1974: Ground vegetation net production in a Danish beech wood. *Oecologia* 18: 251-258.
- HUSS, J., 1987: Mischwald zwischen Wunsch und Wirklichkeit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 106: 114-132.
- IBROM, A., 1987: Die Stickstoff-Mineralisation in unterschiedlich gedüngten Böden von Buchen- und Fichtenbeständen. Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). –139 S.
- IBROM, A. & RUNGE, M., 1989: Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes unter dem Einfluss von Kalkung und Stickstoffdüngung. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 49*: 129-140.
- JANSEN, M., SCHULZ, R., SLOBODA, B., MEIWES, K.-J., EBERL, C., WACHTER, H. & STÜBER, V., 2001: Stoffhaushaltliche und EDV-technische Erweiterungen des niedersächsischen Standortskartierungsverfahrens zur flächenhaften dynamischen Beschreibung der Regulationfunktion von Waldökosystemen. – In: BEESE, F. (Hrsg.): *Indikatoren und Strategien für eine nachhaltige, multifunktionelle Waldnutzung – Fallstudie Waldlandschaft Solling. Teil 2: Ausführliche Teilvorhabenberichte. Forschungszentrum Waldökosysteme der Universität Göttingen (FZW), Reihe B, Nr. 64*: 1-14.
- JONGMAN, R. H. G., TER BRAAK, C. J. F. & VAN TONGEREN, O. F. R., 1995: *Data analysis in community and landscape ecology*. – 299 S.; Cambridge.
- KAENNÉL, M., 1998: Biodiversity: a Diversity in Definition. – In: BACHMANN, P., KÖHL, M. & PÄIVINEN, R.: *Assessment of biodiversity for improved forest planning. European Forest Institute Proceedings 18*: 71-81; Dordrecht, Boston, London.
- KELTY, M. J., 1992. Comparative Productivity of monocultures and mixed-species stands. – In: KELTY, M. J., LARSON, B. C. & OLIVER, C. D. (ed.): *The ecology and silviculture of mixed-species forests*, Dordrecht, Boston, London: 125-142.
- KENK, G. K., 1992: Silviculture and mixed-species stands in Germany. – In: CANNELL, M. G., MALCOLM, D. C. & ROBERTSON, P. A.: *The ecology of mixed-species stands of trees*; London u.a.: 53-63.
- KIKKAWA, J., 1986: Complexity, Diversity and Stability. – In: KIKKAWA, J. & ANDERSON, D.: *Community Ecology – pattern and processes*; Melbourne u.a.: 41-62.
- KLIMO, E., 1980: Nutrient cycling within the ecosystem of man-made spruce forest. – In: KLIMO, E.: *Stability of spruce forest ecosystems – International symposium*: 363-386.
- KNAPP, R., 1963: *Die Vegetation des Odenwaldes*. – 150 S.; Darmstadt.

- KÖLLING, C. & REHFUESS, K. E., 1987: Bioelementgehalte in der Bodenvegetation und im Auflagehumus von Hochlagen-Fichtenwäldern im Inneren Bayerischen Wald. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 158: 195-199.
- KÖNIG, N. & FORTMANN, H., 1996a: Probenvorbereitungs-, Untersuchungs- und Elementbestimmungs-Methoden des Umweltanalytik-Labors der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt und des Zentrallabor II des Forschungszentrums Waldökosysteme – Teil 1 und 2: Elementbestimmungsmethoden. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, Bd. 46; Göttingen.
- KÖNIG, N. & FORTMANN, H., 1996b: Probenvorbereitungs-, Untersuchungs- und Elementbestimmungs-Methoden des Umweltanalytik-Labors der Niedersächsischen Forstlichen Versuchsanstalt und des Zentrallabor II des Forschungszentrums Waldökosysteme – Teil 3 Gerätekurzanleitung und Datenverarbeitung. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe B, Band 46; Göttingen.
- KOPPISCH, D., 1994: Nährstoffhaushalt und Populationsdynamik von *Calamagrostis villosa* (CHAIX) J. F. GMEL., einer Rhizompflanze des Unterwuchses von Fichtenwäldern. Bayreuther Forum Ökologie 12. – 187 S.
- KOST, G., 1992: Macrofungi on soil in coniferous forests. – In: WINTERHOFF, W.: Fungi in Vegetation science; Dordrecht u.a.: 49-78.
- KOWARIK, I., 1987: Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemäßen Modifikation. Tuexenia 7: 53-67.
- KOWARIK, I., 1988: Zum menschlichen Einfluss auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). Landschaftsentwicklung und Umweltforschung 56. – 280 S.; Berlin.
- KOWARIK, I., 1996: Primäre, sekundäre und tertiäre Wälder und Forsten. Mit einem Exkurs zu ruderalen Wäldern in Berlin. Landschaftsentwicklung und Umweltforschung 104: 1- 22.
- KOWARIK, I., 1999: Natürlichkeit, Naturnähe und Hemerobie als Bewertungskriterien. – In: KONOLD, W., BÖCKER, R. & HAMPICKE, U.: Handbuch für Naturschutz und Landschaftspflege: 1-18; Landsberg.
- KRIEBITZSCH, W.-U., 1978: Stickstoffnachlieferung in sauren Waldböden Nordwestdeutschlands. Scripta Geobotanica XIV. – 66 S.; Göttingen.
- KRIEBITZSCH, W.-U. & HASEMANN, A., 1983: Standortsverhältnisse von Waldgesellschaften auf Keuper im südlichen Leinetal. Verhandlungen d. Gesellschaft f. Ökologie 11: 221-237.
- KUBÍČEK, F., 1980: Productivity of herb layer in natural spruce ecosystems in Slovakia. – In: KLIMO, E. (Hrsg.): Stability of spruce forest ecosystems – International symposium: 495-504.

- KUBÍČEK, F., ŠIMONOVIC, V. & SZABO, J., 1989: Biomass of the herb and moss layer in several forest ecosystems influenced by air pollution, the Beskydy Mountains (Part Kysuce). *Ekologia (ČSSR)* 8: 23-34.
- KUNDLER, P., 1963: Einfluss verschiedenartiger Waldbestände auf die Bodenentwicklung. *Archiv für Forstwesen* 12: 659-675.
- KVAPIC, K. & NĚMEC, A., 1925: Beitrag zur Frage des Einflusses reiner Fichten- und Buchenbestände sowie durch beide Holzarten gebildeter Mischbestände auf einige Eigenschaften der Waldböden. *Zeitschrift. f. Forst- und Jagdwesen* LXVII/ 4: 193-231.
- LANG, E., 1986: Heterotrophe und autotrophe Nitrifikation untersucht an Bodenproben von drei Buchenstandorten. *Göttinger Bodenkundliche Berichte* 89. –199 S.; Göttingen.
- LANG, P., 1994: Streifzug durch die Forstgeschichte. – In: v. HATZFELDT, H. Graf, 1994: *Ökologische Waldwirtschaft – Grundlagen, Aspekte, Beispiele*; Heidelberg: 15-36
- LARCHER, W., 1994: *Ökophysiologie der Pflanzen*, 5. Aufl. – 394 S.; Stuttgart.
- LEHMANN, O., 1993: Auswirkungen des Standortes, der Lichtverhältnisse und Kalkung auf *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus* und *Calamagrostis villosa* in den Harzhochlagen. Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 64 S.
- LEHNARDT, F., 1998: Einfluß der Kalkung und Düngung auf den Ionenaustausch und die chemische Zusammensetzung der Bodenlösung am Beispiel von vier Waldstandorten im Hessischen Bergland. *Zeitschrift f. Pflanzenernährung u. Bodenkunde* 161: 41-50.
- LEIBUNDGUT, H., 1977: Über die Phytomasse der Bodenvegetation einiger Waldgesellschaften. *Schweizerische Zeitschrift f. Forstwesen* 128: 730-740.
- LEITGEB, E., 1994: Reaktion der Bodenvegetation auf Düngung und Kalkung in einem Fichtenbestand. *Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen* 111: 229-241.
- LEPPER, J. & MENGELING, H., 1990: Geologische Wanderkarte Mittleres Weserbergland mit Naturpark Solling-Vogler. Hrsg.: Zweckverband Naturpark Solling-Vogler in Zusammenarbeit mit dem Niedersächsischen Landesamt für Bodenforschung.
- LEUSCHNER, C., 1997: Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. *Flora* 192: 379-391.
- LEUSCHNER, C., 1998: Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Berichte d. Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 10: 15-18.
- LEUSCHNER, C., RODE, M. W. & HEINKEN, T., 1993: Gibt es eine Nährstoffmangel-Grenze der Buche im nordwestdeutschen Flachland? *Flora* 188: 239-249.
- LINCKE, M., 1946: Die Umwandlung der reinen Nadelholzbestände Nordwestdeutschlands in Mischwald. – 240 S.; Hannover.

- LINKE, J., 1994: Untersuchungen zu Vegetationsökologie und Stoffhaushalt der Sekundärsukzession auf einer Meliorationsfläche im Solling. *Dissertationes Botanicae* 224. – 224 S.; Göttingen.
- LOTKA, A. J., 1932: The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 22: 461-469.
- LÜCKE, K., 1997: Standörtlich-vegetationskundlicher Vergleich von Rein- und Mischbeständen aus Buche und Fichte im Solling. Diplomarbeit an der Biologischen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 97 S.
- LÜCKE, K. & SCHMIDT, W., 1997: Vegetation und Standortverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv* 68: 135-143.
- LUST, N., 1995: Nachhaltigkeit und Biodiversität von Strassburg über Rio nach Helsinki. *Silva Gandavensis* 60: 37-56.
- MACKENTHUN, G., 1990: Vergleichende ökologische Untersuchung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes und verschiedener Reinbestände in Westerhof, Harzvorland. Diplomarbeit, Systematisch-Geobotanisches Institut / Institut f. Waldbau d. Universität Göttingen. – 76 S.
- MAGURRAN, A. E., 1988: Ecological diversity and its measurement. – 179 S.; Princeton.
- MATTERN, G., 1997: Auswirkungen der vergleichenden Kompensationskalkulation auf Gefäßpflanzen, Moose und Pilze in rheinland-pfälzischen Forstökosystemen. Diss. Universität Mainz. – 387 S.
- MATTHES, U., 1997: Waldökologische Analyse und Bewertung von Umbaumaßnahmen im bayrischen Staatswald als Beitrag für eine naturnahe Forstwirtschaft. – 208 S.; München.
- MATUSKIEWICZ, W., 1963: Zur systematischen Auffassung der oligotrophen Bruchwaldgesellschaften im Osten der Pommerschen Seenplatte. *Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft*, N. F. 10: 149-155.
- MAYER, F. & JAEDTKE, U., 2001: Species diversity versus attribute diversity as an indicator for functional diversity. 44th IAVS Symposium, Freising-Weihenstephan – Abstracts: 103.
- MEISEL-JAHN, S., 1955: Die Kiefern-Forstgesellschaften des nordwestdeutschen Flachlandes: ihre Beziehungen zu den natürlichen Waldgesellschaften und zum Boden, ihre Genese und ihre Bedeutung für die Landschaftsgliederung. *Angewandte Pflanzensoziologie* 11. – 126 S.; Stolzenau/Weser.
- METTIN, C., 1986: Inwieweit ist Laubstreu eine ökologische und ökonomische Hilfe in Nadelholzbeständen. *Allgemeine Forstzeitschrift* 41: 918-922.
- MEYER, F. H., 1960: Vergleich des mikrobiellen Abbaus von Fichten- und Buchenstreu auf verschiedenen Bodentypen. *Archiv f. Mikrobiologie* 35: 340-360.
- MILLER, J., 2000: Die Zukunft des Waldes in Bayern – Leitlinien der Staatsregierung. *Forst u. Holz* 55: 339-341.

- MLINŠEK, D., 1980: Die Schutzfunktion und Stabilität von Waldökosystemen. In: KLIMO, E.: Stability of spruce forest ecosystems – International symposium: 89-97.
- MOLDENHAUER, H., 1998: Strukturbeschreibung der Vegetation in Buchenwäldern unterschiedlicher Altersstufen anhand der Artenzusammensetzung, der Biomasse und der Elementgehalte. Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 107 S.
- MOELLER, A., 1922: Der Dauerwaldgedanke – Sein Sinn und seine Bedeutung. – 108 S.; Heidelberg.
- MOSANDL, R., 1993: Zur Neuorientierung des Waldbaus. Allgemeine Forstzeitschrift 48: 1122-1127.
- MROTZEK, R., 1998: Wuchsdynamik und Mineralstoffhaushalt der Krautschicht in einem Buchenwald auf Basalt. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 152. – 197 S.; Göttingen.
- MROTZEK, R. & SCHMIDT, W., 1998: Zur Ausbreitung der Großen Brennessel (*Urtica dioica* L.) in Buchenwäldern und den möglichen Ursachen. Forst u. Holz 53: 237-240.
- MÜLLER, K., 1916: Die Lebermoose – Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, Bd. 6,2. – 947 S.; Leipzig.
- MÜNKER, W. (Hrsg.), 1958: Dem Mischwald gehört die Zukunft. – Über 200 fachmännische Stimmen für den Umschwung vom Nadelreinbestand zum naturgemäßen Wirtschaftswald, 3. Aufl. – 399 S.; Bielefeld.
- NEWBOULD, P. J., 1967: Methods for estimating the primary production of forests. IBP Handbook No. 2. – 60 S., Oxford.
- NIEDERSÄCHSISCHE LANDESFORSTVERWALTUNG, 1991: Langfristige, ökologische Waldbauplanung für die Niedersächsischen Landesforsten, Band 2. Aus dem Walde 43. – 527 S.; Wolfenbüttel.
- NIEDERSÄCHSISCHE LANDESREGIERUNG, 1992: Niedersächsisches Programm zur langfristigen ökologischen Waldentwicklung in den Landesforsten, 2. Aufl. – 527 S., Hannover.
- NIHLGÅHRD, B., 1971: Pedological influence of spruce planted on former beech forest soils in Scania, South Sweden. Oikos 22: 302-314.
- NMELF (NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN), 1996a: Waldentwicklung Solling – Fachgutachten, Schriftenreihe Waldentwicklung in Niedersachsen 5, – 150 S. + 4 Karten; Hannover.
- NMELF (NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN), 1996b: Waldentwicklungstypen für Planung und Vollzug des LÖWE-Programms. – Runderlass des ML vom 01.10.1996.

- NMELF (NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN), 1997: Vielfalt bewahren – Eine Aufgabe für Forstleute. Schriftenreihe Waldinformation 8. – 23 S.; Hannover.
- NMELF (NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN), 2000: Unser Land, unser Wald – Wald und Forstwirtschaft in Niedersachsen. Schriftenreihe Waldentwicklung in Niedersachsen 9. – 123 S.; Hannover.
- NORDIN, A., NÄSHOLM, T. & ERICSON, L., 1998: Effects of simulated N deposition on understorey vegetation of boreal coniferous forests. *Functional Ecology* 12: 691-699.
- OBERDORFER, E., 1992. Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche, 2. Aufl. – 282 S.; Jena.
- OBERDORFER, E., 2001: Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete, 8. Aufl. – 1051 S.; Stuttgart.
- V. OHEIMB, ELLENBERG, H., HEUVELDOP, J. & KRIEBITZSCH, W.-U., 1999: Einfluss der Nutzung unterschiedlicher Waldökosysteme auf die Artenvielfalt und -zusammensetzung der Gefäßpflanzen in der Baum-, Strauch-, und Krautschicht unter besonderer Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes und des Verbissdruckes durch Wild. – In: SCHOLZ, F. & DEGEN, B. (Hrsg.): Wichtige Einflussfaktoren auf die Biodiversität in Wäldern. Mitteilungen d. Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft Hamburg: 279-449.
- ØEKLAND, R. H., 1990: Vegetation ecology: theory, methods and applications with reference to Fennoscandia. *Sommerfeltia Supplement* 1: 1-233.
- OTTO, H.-J., 1985a: Standörtliche Voraussetzungen, Ziele und Waldbautechnik in Fichten-Buchen-Mischbeständen des Harzes. Teil I: Standorte, Leistungsstruktur und Geschichte der Mischbestände von Fichte und Buche im Harz. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 157: 188-196.
- OTTO, H.-J., 1985b: Standörtliche Voraussetzungen, Ziele und Waldbautechnik in Fichten-Buchen-Mischbeständen des Harzes. Teil II: Ziele, Möglichkeiten und Waldbautechnik von Mischbeständen von Fichte und Buche im Harz. *Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung* 157: 214-222.
- OTTO, H.-J., 1990: Die forstlichen Entwicklungen und Ziele einer naturnahen Waldpflege. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* 45: 723-726.
- OTTO, H.-J., 1991: Übereinstimmung und Konflikt – Forstökologie, Waldbau und Naturschutz. *Allgemeine Forstzeitschrift / Der Wald* 46: 9-14.
- OTTO, H.-J., 1994a: Ökologische Waldwirtschaft in Niedersachsen. – In: v. HATZFELDT, H. Graf, 1994: Ökologische Waldwirtschaft – Grundlagen, Aspekte, Beispiele; Heidelberg: 179-187.
- OTTO, H.-J., 1994b: Waldökologie. – 391 S.; Stuttgart.

- PAAVOLAINEN, L., KITUNEN, V. & SMOLANDER, A., 1998: Inhibition of nitrification in forest soil by monoterpenes. *Plant and Soil* 205: 147-154.
- PAGE, G., 1968: Some effects on conifer crops on soil properties. *Commonwealth forestry review*: 52-62.
- PARFENOV, V. I., 1980: Phytocoenotic and biological stability of spruce at the southern boundary of boreal area of its overall distribution in Europe. – In: KLIMO, E.: *Stability of spruce forest ecosystems – International symposium*: 187-193.
- PASSARGE, H., 1967: Zur Ansprache des natürlichen Nadelholzanteils. Ein Beitrag zur Frage Waldgesellschaft - Forstgesellschaft. *Archiv f. Forstwesen* 17: 17-31.
- PEET, R. K., 1974: The measurement of species diversity. *Annual Reviews of Ecological Systems* 5: 285-308.
- PERPEET, M., 2000: Zur Anwendung von Waldentwicklungstypen (WET). *Forstarchiv* 71: 151-152.
- PERSSON, T. & WIRÉN, A., 1995: Nitrogen Mineralisation and potential nitrification at different depths in acid forest soils. *Plant and Soil* 168-169: 55-65.
- PFEIFFER, H., 1998: Wald- und vegetationskundliche Untersuchungen eines Naturwaldreservates und eines Wirtschaftswaldes auf der Hunau (Sauerland). Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 73 S.
- PHILIPPI, G., QUINGER, B. & SEBALD, O., 1993: Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Bd. 2: Spezieller Teil (Spermatophyta, Unterklasse Dilleniidae) Hypericaceae bis Primulaceae, 2. Aufl. – 451 S.; Stuttgart.
- PLACHTER, H., 1991: *Naturschutz*. – 463 S.; Stuttgart.
- PLATNER, C., SCHEU, S., SCHAEFER, M. & SCHAUERMANN, J., 1997: Untersuchungen von Rein- und Mischbeständen von Buche und Fichte unterschiedlichen Alters auf Buntsandstein. *Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft* 85, II: 575-578.
- RASHID, G. H. & SCHAEFER, R., 1988: Seasonal variation in the nitrogen mineralization and mineral nitrogen accumulation in two temperate forest soils. *Pedobiologia* 31: 381-390.
- RAULUND-RASMUSSEN, K. & VEJRE, H., 1995: Effect of tree species and soil properties on nutrient immobilization in the forest floor. *Plant and Soil* 168-169: 345-352.
- REHFUESS, K. E., 1986: Wirkungen des Fichtenreinanbaues auf den Boden. – In: SCHMIDT-VOGT, H.: *Die Fichte*, Bd. II, 1: Wachstum, Züchtung, Boden, Umwelt, Holz: 250-279; Hamburg, Berlin.
- REICHARDT, C., 1981: Mikroklima, Lichtverteilung und Stickstoff-Mineralisation unter Buche, Eiche und Fichte auf vergleichbarem Standort im Solling. Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 63 S.

- REIF, A., 1998: Möglichkeiten zur Erhaltung der Artenvielfalt im Wald – Erfahrungen aus der forstlichen Nutzungs- und Pflegepraxis. Schriftenreihe f. Vegetationskunde 29: 151-161.
- RENNWALD, E. (Bearb.), 2000: Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. Schriftenreihe f. Vegetationskunde 35. – 800 S.; Bonn-Bad Godesberg.
- RICHARDS, B. N., SMITH, J. E. N., WHITE, G. J. & CHARLEY, J. L., 1985: Mineralization of soil nitrogen in three forest communities from New England region of New South Wales. Australian Journal of Ecology 10: 429-441.
- RIEK, W., WOLFF, B. & BOLTE, A., 2002: Angleichung der Standortseigenschaften und ihre Auswirkung auf die Waldvegetation. Beiträge zur Forstwirtschaft und Landschaftsökologie 36: 65-68.
- RIPKEN, H., 1998: Naturschutz als Bestandteil von Planung und controlling. Allgemeine Forstzeitschrift / Der Wald 53: 182-186.
- RODENKIRCHEN, H., 1995: Kausalanalyse der Wachstumslimitierung von *Oxalis acetosella* L. in einem bodensauren Fichtenbestand. Verhandlungen d. Gesellschaft f. Ökologie 24: 613-617.
- RODENKIRCHEN, H., 1998: Evidence for a nutrient disorder of *Oxalis acetosella* L. on acid forest soils. – I. Control situation and effects of dolomitic liming and acid irrigation. Plant and Soil 199: 141-152.
- RODENKIRCHEN, H. & FORSTER, E.-M., 1991: Untersuchungen zur potentiellen Stickstoffnettomineralisation und Nitrifikation in der organischen Auflage eines Fichtenbestandes nach Kalkung und künstlicher saurer Beregnung. Forstwiss. Forschungen 39: 103-110.
- RODIN, L. E. & BAZILEVICH, N. I., 1967: Production and Mineral cycling in terrestrial vegetation. – 288 S.; London.
- ROSENZWEIG, M. L. & ABRAMSKY, Z., 1993: How are diversity and production related? – In: RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., 1993: Species diversity in ecological communities – historical and geographical perspectives; Chicago: 52-65.
- ROSIN, A., 2000: Aktuelle Waldbaukonzepte Deutschlands im Vergleich untereinander sowie international. Diplomarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 125 S.
- ROTHER, A., 1997: Einfluss des Baumartenanteils auf Durchwurzelung, Wasserhaushalt, Stoffhaushalt und Zuwachsleistung eines Fichten-Buchen-Mischbestandes am Standort Höglwald. Forstliche Forschungsberichte München 163. – 174 S.
- v. ROTENHAN, S. Frhr., 1988: Stabiler Wald – stabile Forstwirtschaft. Allgemeine Forstzeitschrift 43: 749-751.
- RUNGE, M., 1970: Untersuchung zur Bestimmung der Mineralstickstoff-Nachlieferung am Standort. Flora, Abt. B, 159: 233-257.

- RUNGE, M., 1974: Die Stickstoff-Mineralisation im Boden eines Sauerhumus-Buchenwaldes. – I. Mineralstickstoff-Gehalt und Netto-Mineralisation. *Oecologia Plantarum* 9: 201-218.
- SACHS, L., 1984: *Angewandte Statistik*, 6. Aufl. – 552 S.; Berlin u.a.
- SCHACHTSCHABEL, P., BLUME, H.-P., BRÜMMER, G., HARTGE, K.-H. & SCHWERTMANN, U., 1992: *Lehrbuch der Bodenkunde*. – 491 S.; Stuttgart.
- SCHAEPE, A., 1986: Veränderungen der Moosflora von Berlin (West). – *Bryophytorum Bibliotheca* 33. – 392 S.; Berlin, Stuttgart.
- SCHERZINGER, W., 1996: *Naturschutz im Wald – Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*. – 447 S.; Stuttgart.
- SCHEUNERT, A., 1999: *Flora und Vegetation in den Naturwäldern Limker Strang und Dreyberg (Solling)*. Diplomarbeit an der Biologischen Fakultät der Georg-August-Universität Göttingen (unveröffentlicht). – 90 S.
- SCHLÜTER, H., 1965: Vegetationskundliche Untersuchungen an Fichtenforsten im Mittleren Thüringer Wald. *Die Kulturpflanze* 13: 55-99.
- SCHLÜTER, H., 1966: Untersuchungen über die Auswirkung von Bestandeskalkungen auf die Bodenvegetation in Fichtenforsten. *Die Kulturpflanze* 14: 47-60.
- SCHMIDT, W., 1998: Biotische Mannigfaltigkeit – Indikator für intakte Wälder? Beispiele aus Studien über die Bodenvegetation in Naturwaldreservaten. NUA Seminarbericht 4: 108-127.
- SCHMIDT, W., 1999: Die Bodenvegetation als Indikator für die biotische Mannigfaltigkeit von Wäldern – Beispiele aus Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern. *Verhandlungen d. Gesellschaft f. Ökologie* 29: 133-143.
- SCHMIDT, W., 2002: Einfluss der Bodenschutzkalkungen auf die Waldvegetation. *Forstarchiv* 73: 43-54.
- SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE-HEINRICH, G. & SCHULTZ, R., 1989: Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. *Verhandlungen d. Gesellschaft für Ökologie* 17: 145-157.
- SCHMIDT-VOGT, H., 1977: *Die Fichte – Bd. I: Taxonomie, Verbreitung, Morphologie, Ökologie, Waldgesellschaften*. – 647 S.; Hamburg, Berlin.
- SCHOEPFFER, H., 1991: 40 Jahre Arbeitsgemeinschaft Naturgemäße Waldwirtschaft (ANW) – Entwicklung und Chancen. *Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald* 46: 83-85.
- SCHOENER, T. W., 1986: Resource partitioning. – In: KIKKAWA, J. & ANDERSON, D. J.: *Community ecology – pattern and process*: 91-126; Melbourne u.a.
- SCHREINER, M., 2000: Vorkommen und Ausbreitung von Brombeeren sowie ihre Bedeutung für die Naturverjüngung von Tannen-Fichten-Wäldern – dargestellt am Beispiel der

- Region „Oberer Neckar“. Dissertationen der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwig-Universität Freiburg. – 199 S.
- SCHROEDER, F.-G., 1973: Westerhof, ein natürliches Fichtenvorkommen westlich des Harzes. *Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft* 66: 9-38.
- SCHUFFENHAUSER, F. & TESCH, U., 1999: Die waldbaulichen Verhältnisse und mittelfristigen Ziele in Sachsen-Anhalt. *Forst u. Holz* 54: 664-668.
- SCHÜTZ, J.-P., 2001: Der Plenterwald und weitere Formen strukturierter und gemischter Wälder. – 207 S.; Berlin.
- SEIDLING, W., 1994: Vegetationsdynamik bodensaurer Kiefern-Traubeneichenwälder und entsprechender Kiefernforstgesellschaften nach Kalkdüngungsmaßnahmen. *Tüxenia* 14: 53-71.
- SILVERTOWN, J. & CHARLESWORTH, D., 2001: *Plant population biology*, 4. Aufl. – 347 S.; Blackwell.
- SIMMONS, E. A. & BUCKLEY, G. P., 1992: Ground vegetation under planted mixtures of trees. – In: CANNELL, M. G. R., MALCOLM, D. C. & ROBERTSON, P. A.: *The ecology of mixed-species stands of trees*; London u.a.: 211-231.
- SIMON, L., HERMY, M. & HONNAY, O., 2000: Two decades of change in the ground vegetation of a mixed deciduous forest in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 11: 695-704.
- SOLLINGVEREIN USLAR e.V. (Hrsg.), 1999: *Das Sollingische Forstbereitungsprotokoll für die Ämter Uslar, Nienover, Lauenförde, Hardeggen und Erichsburg: 1735 - 1736* (Sollinger Heimatschriften). – 192 S.; Holzminden.
- SPELLMANN, H., HILLEBRAND, K. & CORNELIUS, P., 2001: Konzept zur Erfassung und Sicherung der Nachhaltigkeit in multifunktional genutzten Wäldern. *Forst u. Holz* 56: 469-473.
- SSYMANK, A., HAUKE, U., RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E., 1998: *Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000*. Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz 53. – 558 S.; Bonn-Bad Godesberg.
- STÖCKER, G., 1967: *Der Karpatenbirken-Fichtenwald des Hochharzes – Eine vegetationskundlich-ökologische Studie*. *Pflanzensoziologie* 15. – 123 S.; Jena.
- STÖCKER, G. & BERGMANN, A., 1977: Ein Modell der Dominanzstruktur und seine Anwendung. – 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen. *Archiv Naturschutz und Landschaftsforschung* 17: 1-26.
- STONE, E. L., 1975: Effects of species on nutrient cycles and soil change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 271: 149-162.
- STRAUBINGER, F., 1994: Naturgemäßer Waldbau. – In: v. HATZFELDT, H. Graf, 1994: *Ökologische Waldwirtschaft – Grundlagen, Aspekte, Beispiele*: 107-114; Heidelberg.

- TEUSCHER, F., 1985: Fichtenforste im Mittelland. Schweizerische Zeitschrift f. Forstwesen. 136: 755-761.
- THOMASIU, H., 2001: 50 Jahre ANW in Deutschland. Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald 56: 84-88.
- TRAUTMANN, W., 1976: Veränderungen der Gehölzflora und Waldvegetation in jüngerer Zeit. Schriftenreihe f. Vegetationskunde 10: 91-108.
- UNKRIG, W., 1997: Zur Verjüngung von Buche und Fichte im Naturwald Sonnenkopf. Forst u. Holz 52: 538-543.
- VANDERMEER, J., 1989: The ecology of intercropping. – 237 S.; Cambridge.
- VOLK, H., 1998: Bewertung des Waldes und der Forstwirtschaft durch die Roten Listen – Probleme und Chancen. – Schriftenreihe f. Vegetationskunde 29: 139-150.
- VOLTERRA, V., 1926: Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. Mem. R. Acad. Lincei Ser. 6, II.
- VOR, T., 1999: Stickstoffkreislauf eines Buchenaltbestandes nach Auflichtung und Kalkung. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 163. – 153 S.; Göttingen.
- WALKER, B., KINZIG, A. & LANGRIDGE, J., 1999: Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. Ecosystems 2: 95-113.
- WENDT, P. & SCHMIDT, W., 2000: Auswirkungen von Kalkungsmaßnahmen auf die Vegetation von Kiefernwäldern in der Lüneburger Heide (NW-Deutschland). Forst u. Holz 55: 9-14.
- WERNER, W., 1995: Auswirkungen der Waldkalkung auf die Krautschicht eines Fichtenforstes – Eine Fallstudie aus dem Hunsrück. Verhandlungen d. Gesellschaft f. Ökologie 24: 343-353.
- WEST, D. C., SHUGART, H. H. & BOTKIN, D. B., 1981: Forest succession – concepts and application. – 517 S.; New York u.a.
- WESTPHAL, C., 2001: Theoretische Gedanken und beispielhafte Untersuchungen zur Naturnähe von Wäldern im Staatlichen Forstamt Sellhorn (NSG Lüneburger Heide). Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 174. – 189 S.
- WHITTAKER, R. H., 1972: Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21 (2, 3): 213-251.
- WICKEL, A. & BUTTER, D., 1998: Ökologische Waldentwicklungsplanung in Sachsen. Allgemeine Forstzeitschrift/ Der Wald 53: 220-232.
- WIEDEMANN, E., 1942: Der gleichaltrige Fichten-Buchen-Mischbestand. – 88 S.; Hannover.
- WILMANS, O., 1993: Ökologische Pflanzensoziologie, 5. Aufl. – 386 S.; Wiesbaden.

- V. WILPERT, K. & BUBERL, G., 1998: In den Keupergebieten des Neckarlandes: Der chemische Bodenzustand in Laub- und Nadelholzbeständen: Allgemeine Forstzeitschrift / Der Wald 10: 517-519.
- WILSON, J.B., 1991: Methods for fitting dominance/diversity curves. *Journal of Vegetation Science* 2: 35-46.
- WILSON, J. B., GITAY, H., STEEL, J. B. & MC KING, W. G., 1998: Relative abundance distributions in plant communities: effects of species richness and of spatial scale. *Journal of Vegetation Science* 9: 213-220.
- WIRTH, S., 1990: Entwicklung und Anwendung neuer Methoden zur Bestimmung von Enzymaktivitäten und zum Nachweis mikrobieller Populationsdichten der Horizontabfolge einer sauren Braunerde unter Buche. *Berichte d. Forschungszentrums Waldökosysteme Göttingen, Reihe A, Bd. 66.* – 158 S.; Göttingen.
- WIRTH, V., 1995: Flechtenflora. – 661 S.; Stuttgart.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H., 1998: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – 765 S.; Stuttgart.
- WITTICH, W., 1961: Der Einfluss der Baumart auf den Bodenzustand. *Allgemeine Forstzeitschrift* 16: 41-45.
- WITTICH, W., 1972: Die Bodenpfleglichkeit der Buche. *Der Forst- und Holzwirt* 3: 52-54.
- WÖLFELSCHNEIDER, A., 1994: Einflußgrößen der Stickstoff- und Schwefel-Mineralisierung auf unterschiedlich behandelten Fichtenstandorten im Schwarzwald. *Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen* 34. – 191 S.; Freiburg i. Br.
- WOLFF, B. & RIEK, W., 1997: Deutscher Waldbodenbericht 1996. Ergebnisse der bundesweiten Bodenzustandserhebung im Wald von 1987 - 1993 (BZE), Bd. 1 und 2. Herausgegeben durch das Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten. – 144 S.
- ZERBE, S., 1993: Fichtenforste als Ersatzgesellschaften von Hainsimsen-Buchenwäldern – Vegetation, Struktur und Vegetationsveränderungen eines Forstökosystems. *Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 100.* – 173 S; Göttingen.
- ZERBE, S., 1994: Zur Umwandlung von Nadelholzreinbeständen in Laubmischwälder. *Forst u. Holz* 49: 482-484.
- ZERBE, S., 1999: Konzeptionelle Überlegungen zur zukünftigen Entwicklung von Nadelholzforsten aus vegetationsökologischer Sicht. *Archiv Naturschutz u. Landschaftsforschung* 37: 285-304.
- ZOLLER, H. & BISCHOF, N., 1980: Stufen der Kulturintensität und ihr Einfluss auf Artenzahl und Artengefüge der Vegetation. *Phytocoenologia* 7: 35-51.

Anhang

Inhalt

Tab. A1: Datengrundlage zur multivariaten Analyse der Bodenvegetation auf den Intensivuntersuchungsflächen (400 m²): Artentabelle der Gefäßpflanzen (Kraut- und Strauchschicht) für Buchen- und Fichtenbestände.

Tab. A2: Datengrundlage zur multivariaten Analyse der Bodenvegetation auf den Intensivuntersuchungsflächen: Artentabelle der Gefäßpflanzen (Kraut- und Strauchschicht) für die Mischbestände.

Tab. A3: Datengrundlage zur multivariaten Analyse von Kraut- und Moosschicht: Datensatz der Umweltvariablen für Buchenbestände.

Tab. A4: Datengrundlage zur multivariaten Analyse von Kraut- und Moosschicht: Datensatz der Umweltvariablen für Fichtenbestände.

Tab. A5: Datengrundlage zur multivariaten Analyse von Kraut- und Moosschicht: Datensatz der Umweltvariablen für Mischbestände.

Tab. A6: Ergebnisdaten zu den kanonischen Korrespondenzanalysen der Intensiv-Untersuchungsflächen und der Biomasseflächen.

Tab. A7: Artentabelle zur CCA der Moosschicht: Buchen- und Fichtenbestände.

Tab. A8: Artentabelle zur CCA der Moosschicht: Mischbestände.

Tab. A9: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Trockensubstanzvorräte (g/m²) der Arten und Artengruppen in den Altbeständen.

Tab. A10: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Trockensubstanzvorräte (g/m²) der Arten und Artengruppen in den unter 90-jährigen Beständen

Tab. A11: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Standortparameter der Flächen und Bestandesmerkmale in den Altbeständen.

Tab. A12: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Standortparameter der Flächen und Bestandesmerkmale in den Jungbeständen

Tab. A13: Flächen der Untersuchung zur Stickstoffmineralisation, Daten zu Standort und Vegetation.

A14: Abkürzungen der Untersuchungsflächen im Anhang.

Forsetzung Tab. A1

Typ	Fläche	Luz	Luz	Moe	Moe	Mol	Myc	Mur	Oxa	Pic	Poa	Poa	Que	Ran	Rub	Rub	Rum	Sal	Scr	Sen	Sor	Ste	Ste	Tar	Tri	Urt	Vac	Ver
		luz	pil	tri	cae	cae	mur	ace	ace	abi	ann	tri	rob	rep	fru	ida	acl	cap	nod	ova	auc	als	med	off	eur	dio	myr	off
Bu	Fü1	1,3	0,0	0,0	0,0	.	.	0,0	0,1	0,0	.	0,0	.	0,0	.	.	.
Bu	Fü2	1,3	1,8	0,0	2,5	0,0
Bu	Fü3	0,3	2,0	5,1	0,0
Bu	Fü4	0,4	0,0	1,5
Bu	Es1	0,4	0,0
Bu	Es2	0,4	0,0	0,0	.	.
Bu	Es3	5,3	3,8	0,0
Bu	Es4	0,6	0,0	0,1
Bu	Ma1	2,3	8,3
Bu	Ma2	4,6	11,5	0,0	0,8
Bu	St1	0,2	0,1	1,6	0,0	0,0
Bu	St2	0,1	0,3
Bu	St3	0,2	0,3	0,0
Bu	St4
Bu	Ne1	0,1	0,1	0,0
Bu	Ne2	0,2	0,0	0,0
Bu	Ne3	0,0
Bu	Ne4	0,1	0,0
Bu	Ne5	0,0	0,0	0,0
Bu	Br1	0,1
Bu	Br2
Bu	Br3
Fi	Fü1	0,4	.	0,2	0,0	0,1	67,5	0,2	.	0,0	0,0	0,0	.	0,0	0,0	0,8	.	.	.	0,0	0,0	.	0,1	.	0,6	.	0,0	
Fi	Fü2	0,9	0,0	0,2	.	0,2	53,8	0,2	0,0	0,1	.	.	0,1	0,1	0,4	0,0	0,0	.	0,1	.	0,2	.	0,3	
Fi	Fü3	0,5	.	0,1	.	0,1	38,3	0,2	0,0	.	.	0,0	0,1	3,1	12,0	0,0	0,0	0,0	0,0	.	0,1	.	0,3	
Fi	Fü4	0,2	.	0,0	.	0,1	35,0	0,4	0,9	.	.	.	0,1	2,8	9,5	0,0	0,1	0,1	0,0	.	0,0	0,0	0,3	
Fi	Es1	0,2	.	0,0	.	.	3,4	0,2	0,1	0,0	0,1	.	.	.	0,1	.	4,0	
Fi	Es2	0,1	.	0,0	.	.	1,5	0,2	0,0	0,0	.	0,2	0,1	.	.	.	0,2	0,0	.	.	0,1	0,0	9,5	
Fi	Es3	0,2	.	0,0	0,5	0,0	1,6	0,2	0,0	0,0	0,1	.	.	.	0,2	.	.	.	0,1	.	4,3	
Fi	Es4	0,1	.	0,0	0,0	0,1	27,5	0,2	.	0,1	16,3	31,4	0,2	0,0	.	.	0,1	.	5,8	
Fi	Ma1	0,0	11,3	5,3	.	0,0	18,8	22,8	0,1	0,0	0,3	.	0,1	.	0,1	
Fi	Ma2	0,1	0,0	0,2	0,1	0,0	.	.	0,0	0,2	.	
Fi	St1	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	.	0,1	0,0	.	0,2	.	
Fi	St2	0,0	0,0	.	.	.	0,0	0,0	0,2	0,0	.	.	.	0,1	.	0,2	
Fi	St3	.	0,0	.	.	.	0,0	0,1	0,0	.	.	.	0,0	.	0,1	
Fi	St4	0,0	0,0	.	.	.	0,1	8,6	0,2	0,2	0,0	.	.	.	0,1	.	0,2	.	
Fi	Br1	0,1	0,1	7,1	0,4	0,3	0,0	0,1	0,1	0,0	.	0,1	0,2	.	
Fi	Br2	0,1	20,0	0,9	.	.	.	0,1	0,2	.	0,2	0,1	0,2	0,1	.	0,1	0,1	.	
Fi	Br3	0,1	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	.	0,0	0,4	.	
Fi	Ne1	0,0	.	.	.	0,1	.	0,2	0,1	.	.	.	0,0	0,4	.	
Fi	Ne2	0,1	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,1	.	0,0	0,4	.	
Fi	Ne3	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,1	0,1	.	0,1	0,0	1,8	
Fi	Ne4	0,0	.	.	.	0,0	.	0,1	0,2	0,0	0,0	0,0	.	0,0	0,0	1,4	
Fi	Ne5	0,1	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	.	0,1	.	0,0	
Fi	Ne6	0,1	0,0	0,2	0,1	.	.	.	0,1	.	0,0	

Tab. A3: Datengrundlage zur multivariaten Analyse von Kraut- und Moosschicht: Datensatz der Umweltvariablen für Buchenbestände.

Fläche	Alter (Jahre)	rel. Lichtgenuss (%)	PH _{h2o} (Auflage)	PH _{h2o} (Auflage)	PH _{h2o} (Mineralboden)	PH _{h2o} (Mineralboden)	Humusdicke (cm)	DG Laubstreu (%)	AK _e H (%)	AK _e Al (%)	AK _e Fe (%)	AK _e Mn (%)	AK _e K (%)	AK _e Na (%)	AK _e Mg (%)	AK _e Ca (%)	AK _e Basensätt. (%)	AK _e gesamt (mmol/kg)	C/N Auflage	C/N Mineralboden	DG Krautschicht (%)	DG Moosschicht (%)
Fü1	116	7,3	5,3	4,7	5,0	3,8	1,7	88,8	0,0	0,3	1,3	2,4	0,9	0,5	39,1	55,5	96,0	175,0	24,7	23,1	9,5	0,3
Fü2	116	2,2	5,2	4,7	3,9	3,1	1,6	87,5	14,8	6,5	18,2	2,0	1,3	1,0	39,3	16,9	58,6	105,5	21,9	23,6	1,8	0,8
Fü3	116	4,8	5,0	4,4	3,7	3,0	2,0	92,5	23,8	10,5	21,6	1,7	1,7	0,9	21,1	18,7	42,4	83,8	23,3	23,6	3,5	0,9
Fü4	116	3,3	5,5	4,5	4,7	4,1	1,0	91,3	0,0	0,4	0,3	3,2	0,7	0,7	28,2	66,5	96,1	171,4	25,0	22,3	9,0	0,6
Es1	150	5,2	3,8	3,2	4,0	3,2	3,5	91,3	31,8	5,8	20,5	1,9	1,6	1,5	8,4	28,6	40,1	92,7	22,8	23,5	2,0	0,2
Es1	150	5,5	4,4	3,8	4,5	3,6	4,2	90,0	12,7	3,3	14,7	2,6	1,2	1,1	19,3	45,1	66,7	92,7	23,2	22,6	1,8	0,3
Es2	150	4,8	4,3	3,6	4,2	3,4	3,6	91,3	24,0	7,3	26,3	0,8	1,6	1,7	10,0	28,3	41,6	89,5	22,5	23,8	10,0	0,5
Es3	150	4,1	4,0	3,3	4,0	3,3	3,4	92,5	34,5	5,3	22,4	0,4	1,7	2,0	8,7	24,9	37,4	87,6	22,0	24,2	1,5	0,5
Ma1	146	4,9	4,4	4,0	3,6	3,1	2,5	93,8	19,4	13,0	20,8	0,5	1,5	1,6	7,5	35,6	46,2	102,8	23,0	23,3	10,8	0,6
Ma2	146	2,3	4,3	3,8	3,4	3,0	3,1	92,5	25,1	15,2	29,7	0,8	1,7	1,1	6,7	19,6	29,2	120,0	24,5	21,7	18,8	1,9
St1	84	2,3	4,1	3,4	3,8	3,0	2,3	92,5	19,3	43,9	2,3	1,7	1,1	0,3	4,0	27,3	32,8	104,3	21,2	19,1	8,8	1,0
St2	84	3,5	4,1	3,2	3,7	2,9	3,3	90,0	28,0	43,5	2,9	0,8	1,2	0,4	3,3	19,8	24,7	89,6	20,7	20,8	6,3	0,5
St3	84	3,0	3,8	3,0	3,7	2,9	3,3	86,3	29,1	54,2	3,5	0,5	1,1	0,4	2,6	8,7	12,8	86,2	20,8	17,6	1,0	0,5
St4	84	2,0	4,0	3,2	3,8	2,9	2,4	90,0	24,4	58,0	3,1	1,3	1,1	0,4	3,0	8,6	13,2	80,5	19,4	17,5	0,0	0,0
Ne1	78	4,2	4,0	3,1	4,1	3,0	2,6	93,8	17,4	72,8	0,0	2,3	0,9	0,3	1,6	4,8	7,5	158,0	20,3	21,8	35,0	1,0
Ne2	78	3,6	4,2	3,1	4,1	3,1	2,3	93,8	60,4	10,5	11,5	2,8	2,7	0,5	4,2	7,3	14,8	43,7	20,7	18,5	33,8	2,0
Ne3	78	1,9	4,2	3,1	4,0	3,1	2,4	92,5	28,3	59,0	3,7	1,1	1,4	0,2	1,8	4,4	7,9	107,3	20,8	18,0	10,0	3,0
Ne4	78	2,2	4,0	3,1	4,0	3,1	2,6	95,0	29,4	56,5	4,4	1,8	1,1	0,3	1,8	4,6	7,8	100,7	20,6	18,8	15,8	1,0
Ne5	75	2,8	4,6	3,8	4,1	3,1	2,8	93,8	32,4	42,4	3,8	0,6	1,6	0,2	3,6	15,4	20,9	73,7	19,8	20,8	1,0	0,5
Br1	88	0,8	4,6	4,1	4,3	3,3	1,0	92,5	16,4	24,6	2,4	3,1	1,5	0,5	22,3	29,1	53,4	76,9	19,7	17,4	0,0	0,0
Br2	88	0,7	4,5	4,2	4,3	3,4	3,3	91,3	2,8	4,7	0,6	4,9	0,9	0,4	36,9	48,7	86,9	102,9	19,3	16,6	0,0	0,0
Br3	88	0,9	4,4	4,0	4,3	3,3	3,3	90,0	15,9	25,6	3,5	3,2	1,4	0,4	20,6	29,4	51,7	73,5	18,5	17,2	0,0	0,0

Tab. A4: Datengrundlage zur multivariaten Analyse von Kraut- und Moosschicht: Datensatz der Umweltvariablen für Fichtenbestände.

Fläche	Alter (Jahre)	rel. Lichtgenuss (%)	pH _{H₂O} (Auflage)	pH _{KCl} (Auflage)	pH _{H₂O} (Mineralboden)	pH _{KCl} (Mineralboden)	Humusdicke (cm)	DG Laubstreu (%)	AK _e H (%)	AK _e Al (%)	AK _e Fe (%)	AK _e Mn (%)	AK _e K (%)	AK _e Na (%)	AK _e Mg (%)	AK _e Ca (%)	AK _e Basensätt. (%)	AK _e Gesamt (mmol/kg)	C/N Auflage	C/N Mineralboden	DG Krautschicht (%)	DG Moosschicht (%)
Fü1	108	7,0	4,2	3,7	3,8	3,1	3,0	0,0	15,1	12,2	17,1	1,1	0,9	0,8	11,0	41,8	54,5	135,7	26,8	23,9	78,8	11,3
Fü2	108	5,1	4,2	3,7	3,9	3,2	1,7	0,0	22,3	8,9	23,0	4,3	1,0	1,0	11,9	37,5	51,5	117,2	24,8	23,2	63,8	14,0
Fü3	108	13,6	3,8	3,3	3,7	3,0	2,1	0,0	22,9	13,3	25,3	1,0	1,0	1,0	7,8	27,5	37,4	103,2	24,8	25,1	53,3	28,3
Fü4	108	11,0	3,7	3,2	3,6	3,0	3,2	0,0	22,1	13,1	26,3	0,9	0,9	1,0	9,5	26,2	37,6	110,0	24,1	24,3	50,0	16,8
Ma1	126	22,2	3,9	3,2	4,0	3,1	6,7	0,0	24,1	11,9	26,6	0,5	1,3	1,0	10,2	24,4	37,0	122,5	25,2	25,0	62,5	14,5
Ma2	126	26,2	3,5	2,7	3,3	2,6	2,8	5,6	26,7	55,3	4,2	0,6	0,8	0,5	2,3	9,6	13,2	131,0	24,8	29,6	50,0	12,5
Es1	91	8,8	3,4	2,5	3,8	3,1	6,3	0,0	39,8	9,3	32,4	0,1	1,0	1,5	7,8	8,1	18,5	103,6	26,6	24,6	41,3	3,3
Es2	91	10,7	3,5	2,8	4,0	3,2	5,3	0,0	34,1	8,8	27,1	0,1	1,2	1,2	9,1	18,3	29,8	104,7	26,3	26,8	35,0	5,5
Es3	91	10,0	3,7	2,8	3,9	3,2	5,0	0,0	33,4	8,5	27,2	0,1	1,3	0,8	12,7	16,0	30,8	112,2	27,4	25,8	23,8	4,3
Es4	91	8,7	3,3	2,5	3,8	3,1	4,6	0,0	30,6	13,5	34,9	0,1	1,2	1,3	10,9	7,5	20,9	96,2	23,7	28,2	35,0	9,0
St1	63	6,1	3,8	2,8	3,8	2,8	5,6	0,0	37,6	43,4	5,6	0,6	1,3	0,6	4,0	6,9	12,8	80,9	23,0	18,5	5,3	21,3
St2	63	4,5	3,7	2,8	3,8	2,9	4,7	0,0	36,0	42,8	7,2	1,3	1,3	0,6	3,8	7,1	12,7	74,9	23,2	17,3	3,0	19,5
St3	63	3,6	3,7	2,8	3,8	2,8	4,8	0,0	29,5	53,1	5,9	0,6	1,1	0,4	3,2	6,1	10,9	100,6	24,7	19,1	2,0	9,3
St4	63	4,2	3,8	2,9	3,8	2,9	4,8	0,0	36,5	43,5	7,2	0,7	1,3	0,5	3,6	6,6	12,1	87,3	24,2	20,7	3,0	14,5
Br1	67	3,5	4,0	3,1	4,0	3,1	3,9	0,0	13,2	50,3	0,0	0,8	1,2	0,3	2,4	31,6	35,6	109,7	24,0	20,9	16,3	18,8
Br2	67	3,6	3,8	3,0	4,0	3,0	3,3	0,0	17,2	62,5	0,1	2,2	1,2	0,6	1,8	14,5	18,2	145,5	26,9	20,6	18,3	16,3
Br3	67	5,3	3,9	3,2	4,0	3,1	4,2	0,0	15,0	50,1	0,0	1,2	1,0	0,4	2,1	30,2	33,7	144,3	23,4	20,8	25,0	15,0
Ne1	54	8,7	3,8	2,8	3,8	2,8	5,6	0,0	30,7	52,7	0,2	0,0	0,9	0,4	3,8	11,4	16,5	151,8	23,1	23,9	3,0	5,5
Ne2	54	5,7	4,1	3,2	3,9	3,0	6,1	0,0	39,9	39,3	2,7	0,1	1,1	0,5	2,5	13,9	18,0	144,3	21,8	24,6	2,0	13,3
Ne3	54	6,5	4,1	3,1	3,9	3,0	6,0	0,0	32,8	41,1	0,1	0,6	1,5	0,5	5,1	18,4	25,4	109,6	23,3	25,7	3,5	4,3
Ne4	54	5,8	4,4	3,5	4,0	3,1	4,3	0,0	24,7	46,6	3,8	0,0	1,0	0,4	5,0	18,5	24,9	163,8	23,4	24,7	4,8	2,0
Ne5	58	8,5	4,0	3,1	3,9	2,9	3,7	0,0	43,1	32,9	0,1	0,2	1,7	0,4	5,0	16,6	23,7	72,3	22,3	20,1	3,4	6,8
Ne6	58	6,9	3,9	3,0	4,0	3,0	5,0	1,3	28,6	45,9	1,4	0,4	1,1	0,4	3,7	18,5	23,7	78,0	23,2	20,2	2,0	3,0

Tab. A5: Datengrundlage zur multivariaten Analyse von Kraut- und Moosschicht: Datensatz der Umweltvariablen für Mischbestände.

Fläche	Alter (Jahre)	rel. Lichgenuss (%)	pH _{hzo} (Auflage)	pH _{hzo} (Auflage)	pH _{hzo} (Min.boden)	pH _{hzo} (Min.boden)	Humustdicke (cm)	Dg Laubstreun (%)	Ak _e H (%)	Ak _e Al (%)	Ak _e Fe (%)	Ak _e Mn (%)	Ak _e K (%)	Ak _e Na (%)	Ak _e Mg (%)	Ak _e Ca (%)	Ak _e Basensätt (%)	Ak _e gesamt (mmol/kg)	C/N Auflage	C/N Min.boden	Dg Krautschicht (%)	Dg Moosschicht (%)	Anteil Fichte (%)
Es1	134	13,2	3,6	2,8	4,2	3,5	6,0	77,5	26,2	7,7	28,8	1,4	1,0	1,2	6,8	27,0	36,0	86,2	29,1	28,5	28,8	10,8	60,3
Es2	134	13,5	3,4	2,7	4,0	3,3	5,0	66,9	39,0	8,9	29,6	0,5	1,3	1,6	7,8	11,3	22,0	91,5	25,0	28,2	41,3	8,3	53,5
Es3	134	9,4	3,4	2,6	4,0	3,2	6,6	61,3	28,6	7,2	23,2	0,6	1,2	2,3	24,2	12,7	40,4	110,8	27,1	28,5	23,8	17,0	54,8
Es4	134	13,4	3,4	2,5	4,0	3,1	7,2	77,5	41,1	9,3	26,4	0,6	2,0	1,7	5,6	13,3	22,6	89,0	26,0	27,6	20,8	9,5	60,4
Es5	134	16,9	3,6	3,1	4,0	3,4	2,9	80,0	27,8	6,3	26,0	2,5	1,8	1,1	18,0	16,4	37,4	91,6	23,3	23,7	53,8	10,0	5,9
Es6	134	11,3	3,7	3,0	4,0	3,3	3,1	71,3	32,1	7,7	29,9	1,4	2,3	1,1	11,9	13,7	28,9	85,5	22,6	25,2	35,0	12,5	11,5
Es7	134	14,2	3,4	2,6	4,0	3,2	6,7	49,4	37,8	8,5	32,7	0,6	1,2	1,0	6,4	11,6	20,4	106,3	25,2	28,8	42,5	8,8	60,0
Es8	134	16,9	3,6	2,9	4,1	3,2	4,8	66,9	37,0	4,5	24,5	0,9	1,6	1,0	10,2	20,4	33,1	83,7	25,1	28,0	41,3	14,0	45,8
Es9	134	11,9	3,8	3,2	4,2	3,4	3,9	80,6	17,8	4,5	17,9	1,9	1,1	1,0	17,2	38,6	57,8	120,7	23,6	25,7	43,8	4,0	37,1
Fü1	149	13,5	4,0	3,4	3,7	3,0	6,9	50,0	20,8	14,9	20,7	0,3	1,3	1,1	15,5	25,5	43,3	119,8	23,4	25,4	46,3	0,8	97,7
Fü2	149	7,0	3,7	3,1	3,5	2,8	5,0	60,6	26,3	16,6	23,2	1,5	1,1	0,8	11,2	19,3	32,3	123,1	26,8	24,7	23,8	0,5	31,5
Fü3	149	28,2	3,4	2,8	3,3	2,6	4,8	21,3	34,7	17,8	25,8	0,6	1,0	0,9	8,3	11,0	21,1	127,5	26,6	25,5	75,0	3,5	58,5
Me1	132	22,5	3,9	3,2	3,4	2,7	6,2	52,5	32,2	15,4	20,1	0,5	1,0	1,2	14,5	15,0	31,7	130,8	25,2	31,9	31,3	7,0	69,0
Me2	132	14,0	4,2	3,7	3,4	2,8	3,6	78,1	23,4	16,0	27,2	1,2	1,3	0,6	9,5	20,9	32,3	123,1	24,7	27,5	41,3	7,0	29,7
Me3	132	11,0	4,2	3,7	3,3	2,7	4,1	81,3	13,5	34,2	34,2	1,6	1,4	1,1	6,2	20,2	28,9	103,7	23,7	26,8	56,3	1,8	44,0
Me4	132	15,3	4,0	3,3	3,5	2,9	4,8	8,1	18,3	16,6	31,7	0,5	1,1	0,9	8,0	22,8	32,9	117,6	22,8	24,8	56,3	18,8	100,0
Hi1	123	5,7	4,5	3,8	4,3	3,4	3,0	71,9	12,6	3,4	13,8	5,1	1,5	1,1	9,1	53,3	65,1	112,0	25,7	26,5	8,3	6,5	51,1
Hi2	123	5,7	4,5	3,7	4,1	3,1	4,0	75,0	23,9	6,2	13,8	3,5	1,7	1,0	12,3	19,9	34,8	111,8	24,1	26,9	20,8	10,0	32,5
Hi3	123	5,4	4,0	3,3	3,9	3,0	6,1	75,0	29,3	8,6	25,6	1,9	1,6	0,9	7,8	24,3	34,7	113,5	26,6	30,8	17,5	6,0	49,6
Hi4	123	4,2	5,1	4,5	4,5	3,5	2,1	89,4	8,2	1,2	21,1	12,4	2,0	1,5	12,1	41,5	57,1	89,6	23,0	24,2	12,5	2,4	0,0
Hi5	123	8,6	4,2	3,2	3,9	2,9	5,6	80,0	35,0	7,5	28,4	3,2	1,7	1,1	5,9	17,3	25,9	88,4	25,1	28,7	10,0	11,5	48,3
Hi6	93	3,4	5,1	4,6	4,7	3,8	1,9	79,4	5,2	2,2	17,1	4,2	1,3	0,7	14,6	54,8	71,3	85,2	22,8	24,7	42,5	0,5	7,3
Hi7	93	3,8	5,0	4,3	4,2	3,1	3,6	86,9	19,0	8,0	24,0	2,0	1,2	0,9	8,7	36,3	47,1	90,9	23,0	27,0	36,3	4,0	29,8
Ne1	75	3,6	4,2	3,2	3,9	3,1	4,3	91,3	70,2	1,9	0,3	3,5	2,7	0,5	3,8	17,2	24,1	39,4	21,9	21,3	0,8	0,9	17,4
Ne2	75	2,3	3,9	3,0	3,9	2,9	4,8	88,8	36,8	49,8	3,6	0,2	1,7	0,4	1,9	5,6	9,6	75,0	22,1	19,9	0,8	2,0	23,8
Ne3	75	3,1	3,8	3,0	3,8	3,1	5,3	65,0	30,5	59,4	0,2	0,8	1,3	0,3	1,6	5,9	9,1	94,8	21,7	19,2	0,8	1,0	40,5
Ne4	75	2,2	4,1	3,1	4,0	3,2	3,6	87,5	27,9	57,9	4,5	0,6	1,1	0,2	1,5	6,2	9,0	85,4	21,8	19,7	2,5	1,5	12,5
Ne5	75	5,9	4,1	3,2	4,0	3,1	5,4	65,0	35,8	45,3	3,0	0,2	1,4	0,3	2,4	11,6	15,7	91,2	21,6	20,7	3,0	9,3	46,9
Ne6	75	5,8	4,3	3,5	4,0	3,1	5,3	63,8	33,4	41,1	1,7	0,1	1,2	0,3	4,6	17,6	23,7	93,2	21,9	20,1	6,0	3,0	50,2
Ne7	75	9,9	4,2	3,2	4,1	3,1	4,2	18,0	36,1	27,0	0,0	0,1	1,9	0,5	8,5	25,9	36,8	69,6	22,1	21,5	10,8	4,8	90,9
Ne8	75	6,9	4,1	3,2	4,0	3,2	4,7	8,8	32,6	35,1	3,4	0,1	1,5	0,3	5,1	21,9	28,9	82,9	22,1	20,1	4,0	6,5	81,6
Ne9	75	3,1	4,2	3,2	4,1	2,9	3,3	92,5	38,7	45,3	0,0	0,4	1,7	0,2	3,0	10,6	15,6	76,8	21,5	19,1	0,7	0,9	10,7
Ne10	75	3,0	4,2	3,4	4,1	3,1	4,7	82,5	18,4	46,0	0,1	0,2	0,8	0,3	8,3	25,8	35,2	115,1	20,0	20,6	1,0	1,5	29,5
Ne11	75	1,4	4,7	4,1	4,3	3,2	5,8	90,0	53,8	0,0	5,6	0,2	1,2	0,4	9,2	29,6	40,4	47,9	20,8	21,6	1,0	5,7	25,6
Si1	69	1,7	3,8	3,2	3,8	2,8	4,3	92,5	21,7	46,1	3,4	0,4	1,0	0,5	9,1	17,7	28,4	112,5	20,4	20,0	2,3	1,0	33,6
Si2	69	1,3	3,7	3,1	3,8	2,9	6,0	93,8	52,0	0,0	8,8	0,4	1,7	0,9	14,9	21,4	38,9	40,9	21,1	20,2	3,0	1,0	33,9
Si3	69	1,6	4,2	3,5	3,8	3,0	3,4	90,0	15,6	55,3	3,1	0,9	1,1	0,4	8,2	15,4	25,0	122,6	21,7	18,0	2,5	1,0	26,1
Si4	69	1,1	4,1	3,4	3,8	2,9	4,5	87,5	43,7	37,7	3,8	0,7	0,6	0,2	5,0	8,2	14,1	39,0	20,3	18,7	3,8	1,0	20,1
Si5	69	1,8	4,0	3,3	4,0	3,0	4,0	88,8	13,3	51,0	2,6	0,7	0,7	0,3	13,3	18,1	32,4	132,9	19,7	18,7	2,3	0,0	16,7
Si6	69	2,5	3,7	3,0	3,7	2,7	6,5	58,8	25,4	49,8	2,9	0,3	0,9	0,4	7,8	12,5	21,6	122,6	22,7	20,0	3,0	5,5	73,5
Si7	69	1,4	4,3	3,5	4,0	2,9	3,5	90,0	13,8	46,4	2,5	0,8	0,8	0,4	15,6	19,6	36,5	119,5	21,1	19,0	3,0	2,3	16,8
Si8	69	1,6	3,6	2,9	3,7	2,7	6,7	83,8	35,9	36,8	4,6	0,3	1,2	0,6	8,1	12,4	22,3	93,2	22,8	20,2	3,0	1,0	45,6
Br1	69	1,6	5,3	4,7	4,7	3,6	1,4	88,8	10,3	29,0	2,1	1,3	1,1	0,3	25,2	30,7	57,3	68,7	20,3	18,3	4,3	1,0	15,1
Br2	69	2,8	4,7	4,0	4,3	3,3	3,0	77,5	11,6	25,3	2,1	2,2	1,4	0,6	23,6	33,4	58,9	75,9	20,9	18,0	14,0	4,0	30,8
Br3	69	3,4	4,0	3,2	4,0	3,1	4,3	65,0	13,4	42,7	2,7	1,5	1,4	0,5	12,7	25,1	39,7	111,3	21,6	18,6	7,0	4,3	65,8
Br4	69	1,0	4,6	4,2	4,4	3,3	2,0	83,8	12,4	36,4	4,5	2,2	2,2	0,5	15,9	26,0	44,5	86,9	20,0	17,4	1,0	1,0	15,4

Tab. A6: Ergebnisdaten zu den kanonischen Korrespondenzanalysen der Intensiv-Untersuchungsflächen und der Biomasseflächen. (A. = Achse)

Intensiv-Untersuchungsflächen

Variable	Inflationsfaktor	Kanonischer Koeffizient			Intraset-Korrelation		
		A. 1	A. 2	A. 3	A. 1	A. 2	A. 3
Kraut- u. Strauchschicht							
Bestandesalter	4,20	0,34	0,33	-0,55	0,03	-0,20	-0,61
rel. Lichtgenuss (%)	2,96	-0,28	-0,37	-0,50	-0,41	-0,50	-0,55
pH _{KCl} (Auflage)	5,98	0,43	0,13	-0,48	0,49	0,70	-0,18
pH _{KCl} (Mineralboden)	4,13	0,09	-0,13	-0,01	0,10	0,33	0,40
Humusmächtigkeit (cm)	1,87	-0,17	-0,22	0,05	-0,49	-0,52	-0,01
AK _e H (%)	5,93	0,30	-0,45	0,77	-0,14	-0,78	0,26
AK _e Fe (%)	2,39	-0,13	-0,31	-0,09	-0,28	-0,23	-0,34
AK _e Basensättigung (%)	7,83	-0,34	0,30	0,70	0,03	0,81	0,03
AK _e gesamt (mmol _e /kg)	3,29	0,38	-0,43	0,39	-0,07	0,11	-0,11
C/N Humusauflage	2,64	-0,34	0,30	0,26	-0,66	0,03	0,12
C/N Mineralboden	1,93	-0,04	-0,09	-0,08	-0,38	-0,32	-0,36
Fichtenanteil	3,65	-0,44	0,41	-0,36	-0,85	0,14	-0,10
Moosschicht							
Bestandesalter	19,50	0,07	-0,11	-0,23	0,30	-0,63	0,29
rel. Lichtgenuss (%)	6,42	0,06	-0,24	0,76	-0,04	-0,49	0,60
pH _{KCl} (Auflage)	3,59	-0,04	-0,10	0,06	-0,23	-0,28	0,01
pH _{KCl} (Mineralboden)	2,20	0,06	0,40	-0,02	0,27	-0,01	-0,20
Humusmächtigkeit (cm)	2,43	-0,19	-0,23	0,02	0,39	0,23	0,31
DG Laubstreu	5,53	0,51	-0,25	-0,22	0,77	-0,19	0,04
AK _e H (%)	4,61	0,40	0,19	0,81	0,65	0,17	0,38
AK _e Fe (%)	6,79	0,45	0,10	0,44	0,31	-0,54	0,27
AK _e Basensättigung (%)	5,56	-0,03	-0,31	0,61	-0,21	-0,48	-0,05
AK _e gesamt (mmol _e /kg)	3,76	-0,07	0,71	0,69	-0,64	0,30	0,14
C/N Humusauflage	2,23	0,28	-0,24	-0,59	0,04	-0,19	-0,26
C/N Mineralboden	5,80	-0,20	0,42	0,11	0,29	-0,21	0,45
DG Krautschicht	7,85	-0,58	-0,72	-0,44	-0,41	-0,69	0,18

Biomasse-Probeflächen

	Inflationsfaktor	Kanonischer Koeffizient		Intraset-Korrelation	
		A.1	A.2	A.1	A.2
Alter	7,606	-1,04	0,62	-0,84	-0,137
rel. Lichtgenuss (%)	1,685	-0,02	-0,55	-0,06	-0,80
C/N Auflage	2,992	0,24	-0,33	0,22	-0,30
C/N Mineralboden	6,754	-0,45	-0,15	-0,72	-0,37
AK _e H %	4,184	0,40	0,11	0,57	0,20
AK _e Fe %	8,743	0,613	-0,50	-0,58	-0,56
Basensättigung (%)	7,501	0,43	0,09	-0,33	-0,12
pH _{KCl} Auflage	3,085	-0,27	-0,15	-0,55	-0,09
pH _{KCl} Mineralboden	3,144	0,10	0,07	0,20	0,08
Anteil Fichte (%)	4,038	-0,15	-0,15	0,60	-0,52
Humusdicke (cm)	3,247	-0,12	0,29	0,42	0,36

Tab. A7: Datengrundlage zur multivariaten Analyse der Bodenvegetation auf den Intensiv-Untersuchungsflächen: Artentabelle der Moose für die Buchen- und Fichtenbestände mit gemittelten prozentualen Deckungsgraden. Der Zahlenwert „0,0“ steht für Werte < 0,1 %.

Typ	Flä- che	Atr und	Aul and	Bra rut	Bra sal	Bra vel	Cal mue	Cam fle	Dic het	Dic pol	Dic sco	Eur pra	Her sel	Hyp cup	Hyp ele	Iso	Lep rep	Lop bid	Lop het	Mni hor	Ort mon	Pla cur	Pla und	Ple sch	Poh nut	Pol for	Tet pel		
Bu	Fü1								0,0											0,0							0,0		
Bu	Fü2								0,2					0,1		0,1												0,0	
Bu	Fü3			0,0					0,2					0,1		0,0												0,0	
Bu	Fü4	0,1		0,0					0,1				0,0	0,0		0,0												0,0	
Bu	Es1			0,0					0,0																			0,0	
Bu	Es2			0,0																								0,0	
Bu	Es3			0,0					0,0					0,0														0,3	
Bu	Es4								0,0																			0,0	
Bu	Ma1																											0,6	
Bu	Ma2	0,0		0,0							0,0																	1,5	
Bu	St1	0,0							0,1					0,1														0,5	
Bu	St2	0,0		0,0					0,1					0,1														0,1	
Bu	St3	0,0							0,2					0,0		0,0												0,1	
Bu	St4									0,0																		0,0	
Bu	Ne1			0,0								0,0		0,0						0,0								0,0	
Bu	Ne2								0,0			0,0		0,0														2,0	
Bu	Ne3								0,0																			0,8	
Bu	Ne4	0,0							0,0					0,0														0,6	
Bu	Ne5			0,0									0,0							0,0								0,3	
Bu	Br1			0,1										0,0						0,1								0,1	
Bu	Br2	0,3		0,1												0,1												0,1	
Bu	Br3			0,0												0,1												0,4	
Fi	Fü1	0,4		8,3	0,0	0,2	0,0		0,1			0,2	0,2	0,1	0,2				0,0	1,6					0,0	1,5			
Fi	Fü2	0,6		2,3	0,0	0,7	0,0		0,2			0,3	0,1	0,2	0,8				0,1	2,8					0,0	2,0			
Fi	Fü3	0,3		8,5	0,0	0,0	0,0		0,2			0,1	0,2	0,0	0,0				0,1	1,8	0,0				0,0	7,7	0,0		
Fi	Fü4	0,0		7,6		0,1			0,2			0,1	0,2	0,0	0,0				1,6							1,6			
Fi	Es1			0,0					0,0			0,0		0,0													3,0		
Fi	Es2			0,0					0,0				0,0	0,0													4,8		
Fi	Es3	0,0							0,0										0,0								4,3		
Fi	Es4			0,1					0,1										0,0								4,8	0,0	
Fi	Ma1	0,1		11,3	0,0	0,0			0,0			0,3	0,0	0,4	0,0										0,0	0,4			
Fi	Ma2			5,8					0,0			0,2	0,0	0,1					0,1	0,2					0,0	1,3			
Fi	St1			0,0					0,0			0,1	0,0						0,1	0,6	0,1				0,0	12,5	0,1		
Fi	St2			0,2					0,0	0,3	0,0	0,1	0,0						0,2	0,0					0,0	9,5	0,1		
Fi	St3			0,8					0,0	0,1	0,1	0,0							0,1	0,2	0,0					1,1	0,1		
Fi	St4			1,3					0,1	0,1	0,1	0,0	0,1						1,6							7,0	0,1		
Fi	Br1	0,1		0,2					0,0	0,2		0,2	0,1	3,5					1,1	4,3						0,9	0,1		
Fi	Br2	0,0							0,0	0,2	0,1	0,1	0,1	4,8					1,5							2,8			
Fi	Br3	0,1							0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,9					1,8							2,5			
Fi	Ne1								0,2		0,9	0,1	0,2	0,0													1,1	0,2	
Fi	Ne2	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0		0,2	0,2		2,5	0,0	0,2	0,5					0,0	0,0	0,0	4,6	3,4		0,0	1,1	0,2		
Fi	Ne3			0,0		0,0		0,1	0,8		0,3		0,1	0,1					0,0	0,0		0,1	0,4			0,6	0,1		
Fi	Ne4					0,0		0,0	0,1		0,1		0,1	0,0					0,1	0,0		0,1	0,1		0,0	0,2	0,2		
Fi	Ne5			0,1		0,0		0,0	0,1		0,4	0,1	0,2	0,4					0,1	0,0	0,0	0,4	0,1			4,1			
Fi	Ne6			0,1		0,0		0,0	0,4		0,4		0,1	0,3					0,0			0,1					1,3	0,0	

Tab. A8: Datengrundlage zur multivariaten Analyse der Bodenvegetation auf den Intensiv-Untersuchungsflächen: Artentabelle der Moose für die Mischbestände mit gemittelten prozentualen Deckungsgraden. Der Zahlenwert „0,0“ steht für Werte < 0,1 %.

Typ	Fläche	Atr und	Aul and	Bra rut	Bra sal	Brac vel	Caly mue	Cam fle	Dic het	Dic pol	Dic sco	Eur pra	Her sel	Hyp cup	Iso ele	Lep rep	Lop bid	Lop het	Mni hor	Ort mon	Pla cur	Pla und	Ple sch	Poh nut	Pol for	Tet pel
Mi	Es1	0,1							0,1		0,1		0,0	0,1	0,0			0,1	0,1		0,0	0,0			10,8	
Mi	Es2								0,1		0,0		0,1	0,1	0,0			0,1	0,0		0,0				8,3	
Mi	Es3								0,2		0,0		0,0	0,1	0,0			0,0	0,0						17,0	
Mi	Es4		0,0						0,0		0,4		0,0	0,1		0,0		0,1	0,0		0,0				8,5	
Mi	Es5	0,1		0,1					0,1		0,1		0,0	0,0				0,1	0,0		0,0				9,5	
Mi	Es6								0,1		0,0		0,0	0,0				0,0	0,0						12,0	
Mi	Es7			0,1	0,0				0,1		0,1		0,1	0,0				0,1	0,0		0,0				7,8	
Mi	Es8		0,1	0,2	0,0				0,1		0,1		0,2	0,0				0,1	0,0		0,0				13,3	
Mi	Es9		0,0	0,2					0,1		0,1		0,2	0,0				0,2	0,0		0,0				2,8	
Mi	Fü1								0,2		0,0		0,0	0,1					0,0	0,0					0,1	
Mi	Fü2								0,0		0,0		0,0	0,0					0,0	0,1					0,0	
Mi	Fü3								0,1		0,1		0,0	0,0					0,1	0,8					0,4	
Mi	Fü3	0,0		0,8					0,1		0,0		0,1	0,0				0,0	0,1		0,9				5,8	
Mi	Ma1	0,0	0,0					0,0	0,2		0,0		0,1	0,0				0,0	0,0		0,1				24,5	
Mi	Ma2		0,1						0,1		0,1		0,1	0,0				0,0	0,0		0,0				1,6	
Mi	Ma3			0,1					0,1		0,0		0,0	0,0				0,0	0,0		0,0				3,3	
Mi	Ma4	0,0		5,8	0,0				0,0		0,0	0,1	0,1	0,0				0,0	0,9		7,5	2,0			0,0	
Mi	Hi1			0,1	0,0				0,1		0,1		0,2	0,1				0,0	0,0		0,1				5,3	
Mi	Hi2	0,0		0,1		0,0			0,1		0,1		0,2	0,1				0,1	0,1		0,2				9,0	
Mi	Hi3			0,1					0,1		0,1		0,2	0,0					0,2		0,2				4,3	0,0
Mi	Hi4			0,0		0,0			0,1		0,0		0,0	0,0					0,0		0,0				2,1	
Mi	Hi5			0,1					0,1		0,1		0,1	0,1				0,1	0,2		0,2				10,1	
Mi	Hi6			0,2					0,0		0,0		0,0	0,0					0,1						0,2	
Mi	Hi7			0,9					0,0		0,0	0,1	0,2	0,2				0,0	0,1		0,0				2,1	
Mi	Ne1			0,1					0,0		0,0	0,0	0,1	0,0				0,1			0,0				0,6	
Mi	Ne2			0,1					0,0		0,0		0,1	0,0				0,1			0,0				2,0	
Mi	Ne3			0,0					0,0		0,0		0,1	0,0											0,1	
Mi	Ne4			0,0					0,0		0,0		0,0	0,0					0,0						1,5	
Mi	Ne5			0,1		0,0					0,0	0,0	0,1	0,1				0,1			0,1		0,0		9,1	
Mi	Ne6	0,0		0,2					0,1		0,0		0,4	0,1				0,1			0,3				1,8	
Mi	Ne7			0,2				0,1	0,0		0,5		0,2	0,1				0,1			0,1	0,1	0,0		2,5	
Mi	Ne8			0,4					0,0		0,4	0,1	0,2	0,3				0,1			0,3	0,1	0,1		3,5	
Mi	Ne9			0,0					0,0		0,0		0,0	0,1					0,0						0,8	
Mi	Ne10			0,2		0,0			0,1		0,1		0,0	0,2					0,0		0,0				0,4	
Mi	Ne11			0,1					0,0		0,0	0,0	0,1	0,1					0,0		0,0				4,0	
Mi	St1	0,1		0,1					0,0		0,0	0,0	0,1	0,0	0,1				0,1						0,4	
Mi	St2	0,0		0,1					0,0		0,0		0,0	0,0					0,8		0,0				0,1	
Mi	St3	0,0		0,0					0,1		0,0		0,0	0,0					0,1						0,0	
Mi	St4			0,0					0,1		0,0		0,0	0,0					0,1						0,0	
Mi	St5	0,0		0,1					0,1		0,0		0,0	0,0					0,0		0,0				0,1	
Mi	St6	0,0		1,3					0,0		0,1	0,1	0,4	0,1				0,0	0,0		0,1				0,3	0,1
Mi	St7			0,8					0,1		0,1		0,1	0,0					0,0		0,1				0,4	
Mi	St8			0,1					0,1		0,1		0,1	0,1					0,0		0,1				0,2	0,0
Mi	Br1	0,1		0,2					0,1		0,1		0,1	0,1					0,1						0,4	
Mi	Br2	0,1		1,6		0,0			0,1		0,2	0,1	0,1	0,1				0,0	0,1						0,2	
Mi	Br3	0,0		2,3					0,0		0,0	0,2	0,4	0,1					0,1		0,1				0,4	
Mi	Br4	0,1		0,1					0,0		0,0	0,1	0,1	0,1					0,0		0,1				0,1	

Tab. A9: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Trockensubstanzvorräte (g/m²) der Arten und Artengruppen in den Altbeständen.

Best. Typ	Bez. Fläche	Son. Gehölze	Fagus sylvatica	Picea abies	Vaccinium myrtillus	Oxalis acetosella	Son. Kräuter	Farne	Deschampsia flexuosa	Luzula luzuloides	Son. Grasartige	Polytrichum formosum	Son. Moose
Bu	Es1	0,0	3,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,0
Bu	Es2	0,0	9,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0	0,0	0,0
Bu	Es3	0,0	3,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,4	0,0	0,0	0,0
Bu	Es4	0,0	6,1	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	1,7	0,0	0,0	0,0
Bu	Es5	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2	0,0	0,0	0,0
Bu	Es6	0,0	1,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,6	1,7	4,0	0,0	0,0	0,0
Bu	Fü1	0,0	15,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	0,0	0,0	0,2
Bu	Fü2	0,0	7,0	0,0	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
Bu	Fü3	0,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Bu	Fü4	0,0	1,1	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0
Bu	Fü5	8,0	1,4	0,2	0,0	1,4	0,2	1,0	2,3	1,6	0,0	0,0	0,1
Fi	Es1	0,0	0,0	0,3	1,8	0,2	0,0	0,8	5,4	0,0	0,1	2,4	0,1
Fi	Es2	1,5	0,0	1,5	20,3	0,0	1,0	0,0	13,7	0,6	0,5	26,9	1,1
Fi	Es3	0,4	0,0	1,4	14,9	0,9	0,6	0,4	3,2	0,1	0,5	8,7	0,1
Fi	Es4	1,4	0,0	0,5	5,7	0,1	0,8	2,3	4,6	0,2	0,4	12,5	0,9
Fi	Es5	0,0	0,0	1,3	1,7	0,8	0,7	0,0	18,8	0,0	0,0	5,0	0,0
Fi	Fü1	5,7	0,0	0,7	0,0	10,1	4,3	0,7	0,1	0,1	0,7	0,0	17,7
Fi	Fü2	0,0	0,0	1,9	0,0	5,9	3,7	0,0	0,1	0,0	0,3	0,0	4,2
Fi	Fü3	0,9	0,0	0,6	0,0	4,3	3,2	0,8	0,5	6,1	0,3	1,3	26,7
Fi	Fü4	4,9	0,0	13,6	0,0	3,2	2,8	0,0	7,1	0,7	0,2	13,2	21,3
Fi	Fü5	5,0	0,0	27,2	0,0	0,6	0,0	2,3	10,0	0,0	0,1	13,6	21,3
Fi	Ma1	27,0	0,5	0,1	0,0	6,7	0,6	0,0	36,6	0,0	30,6	0,5	10,7
Fi	Ma2	21,4	3,8	0,2	0,0	1,2	1,0	0,2	80,6	0,0	3,0	0,1	6,7
Mi	Es1	0,0	13,2	2,7	0,0	3,6	0,1	11,9	1,4	2,4	2,7	13,3	0,0
Mi	Es2	0,0	2,2	1,4	0,0	1,1	0,0	0,2	6,7	4,6	0,0	37,9	0,0
Mi	Es3	0,0	10,2	2,4	0,0	0,0	0,2	0,0	8,8	0,0	0,0	9,3	0,1
Mi	Es4	0,0	60,5	1,7	0,0	4,3	0,2	8,3	0,0	0,5	7,0	26,8	0,0
Mi	Es5	0,0	10,7	5,4	0,0	2,6	0,2	0,3	10,0	0,0	0,3	5,0	0,0
Mi	Fü1	5,2	64,8	1,4	0,0	3,6	0,2	10,7	1,5	0,0	0,0	0,0	1,9
Mi	Fü2	13,4	2,3	0,3	0,0	2,4	0,3	1,6	3,9	2,7	0,0	0,0	0,2
Mi	Fü3	0,0	25,1	3,4	0,0	1,6	0,0	0,0	4,0	0,0	0,0	0,0	0,3
Mi	Fü4	1,2	7,0	0,8	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	0,2
Mi	Fü5	3,6	14,9	18,1	0,0	2,2	0,0	29,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Mi	Ma1	24,7	77,8	0,1	0,0	3,8	0,0	3,0	0,2	0,4	0,4	2,2	0,0
Mi	Ma2	13,6	111,8	10,5	0,0	2,0	0,4	23,2	0,0	0,0	0,2	7,5	0,0
Mi	Ma3	37,5	68,7	26,6	0,0	3,3	0,1	1,9	0,0	7,7	2,2	0,9	0,0
Mi	Ma4	113,1	80,4	94,3	0,0	1,6	0,0	4,3	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0
Mi	Ma5	199,8	0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	29,7	0,0	0,0	0,0	0,9	0,1

Tab. A11: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Standortparameter der Flächen und Bestandesmerkmale in den Altbeständen.

Bestandestyp	Fläche	Bestandesalter	rel. Lichtgenuss %	C/N humusauflage	C/N Mineralboden	AK _e H (%)	AK _e Al (%)	AK _e Fe (%)	AK _e Mn (%)	AK _e K (%)	AK _e Na (%)	AK _e Mg (%)	AK _e Ca (%)	AK _e Basensättigung (%)	pH _{H2O} Humusauflage	pH _{KCl} Humusauflage	pH _{H2O} Mineralboden	pH _{KCl} Mineralboden	Humusdicke (cm)	Anteil Fichte (%)
Bu	Es1	150	4,8	22,8	23,5	31,8	5,8	20,5	1,9	1,6	1,5	8,4	28,6	40,1	4,1	3,5	4,1	3,4	2,8	0
Bu	Es2	150	5,8	23,2	22,6	12,7	3,3	14,7	2,6	1,2	1,1	19,3	45,1	66,7	4,3	3,8	4,5	3,5	1,8	0
Bu	Es3	150	5,2	23,2	22,6	12,7	3,3	14,7	2,6	1,2	1,1	19,3	45,1	66,7	4,3	3,5	4,3	3,4	2,5	0
Bu	Es4	150	3,0	22,5	23,8	24,0	7,3	26,3	0,8	1,6	1,7	10,0	28,3	41,6	4,3	3,6	4,2	3,4	3,2	0
Bu	Es5	150	3,9	22,0	24,2	34,5	5,3	22,4	0,4	1,7	2,0	8,7	24,9	37,4	3,9	3,1	4,0	3,2	3,5	0
Bu	Es6	150	5,6	25,2	23,2	36,1	9,3	32,3	1,0	1,8	1,6	8,0	10,0	21,3	4,2	3,2	4,0	3,2	3,0	0
Bu	Fü1	117	4,4	24,7	23,5	0,0	0,3	1,3	2,4	0,9	0,5	39,1	55,5	96,0	5,8	5,3	6,0	5,2	1,5	0
Bu	Fü2	117	9,1	24,7	23,1	0,0	0,3	1,3	2,4	0,9	0,5	39,1	55,5	96,0	6,0	5,3	5,7	5,3	1,0	0
Bu	Fü3	117	2,0	21,9	23,6	14,8	6,5	18,2	2,0	1,3	1,0	39,3	16,9	58,6	5,3	4,7	3,6	2,9	2,2	0
Bu	Fü4	117	6,5	23,3	23,6	23,8	10,5	21,6	1,7	1,7	0,9	21,1	18,7	42,4	4,7	3,8	4,3	3,5	3,0	0
Bu	Fü5	117	3,3	25,0	22,3	0,0	0,4	0,3	3,2	0,7	0,7	28,2	66,5	96,1	5,2	4,7	5,0	4,6	1,2	0
Fi	Es1	91	7,1	26,6	24,6	39,8	9,3	32,4	0,1	1,0	1,5	7,8	8,1	18,5	3,4	2,5	3,8	3,1	7,2	100
Fi	Es2	91	12,3	26,3	26,8	34,1	8,8	27,1	0,1	1,2	1,2	9,1	18,3	29,8	3,6	3,1	4,2	3,4	4,2	100
Fi	Es3	91	7,5	26,3	26,8	34,1	8,8	27,1	0,1	1,2	1,2	9,1	18,3	29,8	3,7	2,7	4,0	3,2	5,8	100
Fi	Es4	91	12,3	27,4	25,8	33,4	8,5	27,2	0,1	1,3	0,8	12,7	16,0	30,8	3,8	3,1	4,2	3,4	3,0	100
Fi	Es5	91	8,8	23,7	28,2	30,6	13,5	34,9	0,1	1,2	1,3	10,9	7,5	20,9	3,4	2,4	3,9	3,1	3,8	100
Fi	Fü1	108	10,1	26,8	23,9	15,1	12,2	17,1	1,1	0,9	0,8	11,0	41,8	54,5	4,0	3,4	3,9	3,1	3,2	100
Fi	Fü2	108	4,5	24,8	23,2	12,3	8,9	23,0	4,3	1,0	1,0	11,9	37,5	51,5	4,1	3,5	3,7	2,9	3,0	100
Fi	Fü3	108	5,3	24,8	23,2	12,3	8,9	23,0	4,3	1,0	1,0	11,9	37,5	51,5	4,3	3,8	4,1	3,5	0,8	100
Fi	Fü4	108	19,8	24,8	25,1	22,9	13,3	25,3	1,0	1,0	1,0	7,8	27,5	37,4	3,6	3,1	4,0	2,9	2,7	100
Fi	Fü5	108	10,3	24,1	24,3	22,1	13,1	26,3	0,9	0,9	1,0	9,5	26,2	37,6	3,5	2,9	3,4	2,8	5,0	100
Fi	Ma1	121	42,0	25,2	25,0	26,2	7,7	28,8	1,4	1,0	1,2	6,8	27,0	36,0	3,9	3,1	3,8	2,9	6,0	100
Fi	Ma2	121	23,2	26,4	27,1	27,8	11,3	37,7	0,4	1,3	1,1	6,7	13,7	22,8	3,6	2,8	3,8	2,9	3,2	100
Mi	Es1	134	9,3	26,1	28,5	26,2	7,7	28,8	1,4	1,0	1,2	6,8	27,0	36,0	3,8	3,1	4,2	3,9	5,3	18,8
Mi	Es2	134	7,4	27,1	28,5	28,6	7,2	23,2	0,6	1,2	2,3	24,2	12,7	40,4	3,4	2,7	4,0	3,2	4,3	12,5
Mi	Es3	134	14,5	26,0	27,6	41,1	9,3	26,4	0,6	2,0	1,7	5,6	13,3	22,6	3,3	2,4	3,9	2,8	7,7	100,0
Mi	Es4	134	11,9	22,6	25,2	32,1	7,7	29,9	1,4	2,3	1,1	11,9	13,7	28,9	3,5	2,9	4,0	3,2	3,7	46,2
Mi	Es5	134	11,8	25,2	28,8	37,8	8,5	32,7	0,6	1,2	1,0	6,4	11,6	20,4	3,3	2,5	4,0	3,2	6,0	58,3
Mi	Fü1	149	6,3	23,4	25,4	33,1	16,3	31,0	1,3	1,3	0,8	6,3	9,8	18,2	3,5	2,9	3,3	2,6	3,3	40,0
Mi	Fü2	149	17,5	23,4	25,4	33,1	16,3	31,0	1,3	1,3	0,8	6,3	9,8	18,2	3,4	2,7	3,4	2,7	2,5	22,2
Mi	Fü3	149	12,8	26,8	24,7	26,3	16,6	23,2	1,5	1,1	0,8	11,2	19,3	32,3	3,8	3,0	3,6	2,9	4,5	83,3
Mi	Fü4	149	4,3	26,8	24,7	26,3	16,6	23,2	1,5	1,1	0,8	11,2	19,3	32,3	3,8	3,3	3,4	2,8	5,8	17,6
Mi	Fü5	149	5,7	26,8	24,7	26,3	16,6	23,2	1,5	1,1	0,8	11,2	19,3	32,3	3,3	2,8	3,3	2,7	6,8	25,0
Mi	Ma1	131	7,8	25,2	27,0	32,2	15,4	20,1	0,5	1,0	1,2	14,5	15,0	31,7	4,3	3,6	3,4	2,7	6,3	42,0
Mi	Ma2	131	8,2	24,7	28,6	23,4	16,0	27,2	1,2	1,3	0,6	9,5	20,9	32,3	3,5	2,9	3,5	2,6	6,2	46,7
Mi	Ma3	131	4,9	22,0	28,8	21,8	13,5	34,2	1,6	1,4	1,1	6,2	20,2	28,9	4,3	3,7	3,4	2,8	3,8	0,0
Mi	Ma4	131	12,8	22,3	27,7	21,8	13,5	34,2	1,6	1,4	1,1	6,2	20,2	28,9	4,2	3,8	3,2	2,7	2,0	33,3
Mi	Ma5	131	13,7	23,2	28,0	21,8	13,5	34,2	1,6	1,4	1,1	6,2	20,2	28,9	4,1	3,7	3,4	2,7	1,5	100,0

Tab. A12: Datenset zur CCA der oberirdischen Biomassevorräte. Standortparameter der Flächen und Bestandesmerkmale in den Jungbeständen.

Bestandestyp	Fläche	Bestandesalter	rel. Lichtgenuss %	C/N humusauflage	C/N Mineralboden	AK _e H (%)	AK _e Al (%)	AK _e Fe (%)	AK _e Mn (%)	AK _e K (%)	AK _e Na (%)	AK _e Mg (%)	AK _e Ca (%)	AK _e Basensättigung (%)	pH _{H2O} Humusauflage	pH _{KCl} Humusauflage	pH _{H2O} Mineralboden	pH _{KCl} Mineralboden	Humusdicke (cm)	Anteil Fichte (%)
Bu	St1	85	1,9	21,2	19,1	19,3	43,9	2,3	1,7	1,1	0,3	4,0	27,3	32,8	3,9	3,2	3,8	2,9	2,7	0
Bu	St2	85	3,6	20,7	20,8	28,0	43,5	2,9	0,8	1,2	0,4	3,3	19,8	24,7	4,3	3,7	3,8	3,0	2,3	0
Bu	St3	85	3,2	20,8	17,6	29,1	54,2	3,5	0,5	1,1	0,4	2,6	8,7	12,8	4,0	3,1	3,7	3,0	2,8	0
Bu	St4	85	2,1	19,4	17,5	24,4	58,0	3,1	1,3	1,1	0,4	3,0	8,6	13,2	3,9	3,0	4,0	3,0	3,5	0
Bu	Br1	88	0,9	19,7	17,4	16,4	24,6	2,4	3,1	1,5	0,5	22,3	29,1	53,4	4,7	4,1	4,4	3,3	1,2	0
Bu	Br2	88	0,7	19,3	16,6	2,8	4,7	0,6	4,9	0,9	0,4	36,9	48,7	86,9	4,5	4,2	4,3	3,4	0,7	0
Bu	Br3	88	0,7	18,5	17,2	15,9	25,6	3,5	3,2	1,4	0,4	20,6	29,4	51,7	4,7	4,4	4,6	3,5	1,2	0
Bu	Ne1	78	3,6	20,3	21,8	17,4	72,8	0,0	2,3	0,9	0,3	1,6	4,8	7,5	3,7	2,8	4,3	3,1	2,7	0
Bu	Ne2	78	2,0	20,8	18,0	28,3	59,0	3,7	1,1	1,4	0,2	1,8	4,4	7,9	4,1	3,0	4,0	3,1	2,7	0
Bu	Ne3	75	1,1	20,8	21,6	32,4	42,4	3,8	0,6	1,6	0,2	3,6	15,4	20,9	4,5	3,4	4,1	3,2	6,7	0
Bu	Ne4	75	3,0	21,8	22,6	32,4	42,4	3,8	0,6	1,6	0,2	3,6	15,4	20,9	5,1	4,2	4,2	3,2	6,2	0
Bu	Ne5	75	3,0	22,8	23,6	32,4	42,4	3,8	0,6	1,6	0,2	3,6	15,4	20,9	4,6	3,9	4,1	3,1	6,7	0
Fi	St1	63	4,2	23,0	18,5	37,6	43,4	5,6	0,6	1,3	0,6	4,0	6,9	12,8	3,6	2,8	3,7	2,8	5,2	100
Fi	St2	63	6,4	23,2	17,3	36,0	42,8	7,2	1,3	1,3	0,6	3,8	7,1	12,7	4,0	2,9	3,7	2,8	6,0	100
Fi	St3	63	3,9	24,2	18,3	36,0	42,8	7,2	1,3	1,3	0,6	3,8	7,1	12,7	4,3	3,1	3,8	2,9	4,2	100
Fi	St4	63	4,3	24,7	19,1	29,5	53,1	5,9	0,6	1,1	0,4	3,2	6,1	10,9	3,9	3,0	3,9	2,8	5,2	100
Fi	St5	63	4,2	24,2	20,7	36,5	43,5	7,2	0,7	1,3	0,5	3,6	6,6	12,1	3,8	2,9	3,7	2,8	4,3	100
Fi	Br1	67	3,5	24,0	20,9	13,2	50,3	0,0	0,8	1,2	0,3	2,4	31,6	35,6	4,0	3,1	3,9	3,0	4,3	100
Fi	Br2	67	3,1	26,9	20,6	17,2	62,5	0,1	2,2	1,2	0,6	1,8	14,5	18,2	3,6	2,9	3,8	2,9	4,3	100
Fi	Br3	67	4,9	23,4	20,8	15,0	50,1	0,0	1,2	1,0	0,4	2,1	30,2	33,7	4,0	3,2	4,1	3,1	4,3	100
Fi	Ne1	54	7,2	23,1	23,9	43,1	32,9	0,1	0,2	1,7	0,4	5,0	16,6	23,7	3,7	3,0	3,9	2,9	3,2	100
Fi	Ne2	54	7,2	21,8	24,6	11,7	4,9	0,1	0,3	1,2	0,4	2,2	79,3	83,1	3,9	3,0	3,9	2,9	5,0	100
Fi	Ne3	54	8,8	22,3	20,1	11,7	4,9	0,1	0,3	1,2	0,4	2,2	79,3	83,1	4,3	3,1	3,8	2,7	4,8	100
Fi	Ne4	54	6,0	22,3	20,1	32,8	41,1	0,1	0,6	1,5	0,5	5,1	18,4	25,4	4,5	3,5	4,1	3,1	6,3	100
Fi	Ne5	54	5,7	23,2	20,2	24,7	46,6	3,8	0,0	1,0	0,4	5,0	18,5	24,9	4,5	3,6	4,0	3,0	4,2	100
Mi	St1	69	1,4	21,1	20,2	52,0	0,0	8,8	0,4	1,7	0,9	14,9	21,4	38,9	3,8	3,1	3,8	2,9	8,0	66,7
Mi	St2	69	1,6	20,4	20,0	21,7	46,1	3,4	0,4	1,0	0,5	9,1	17,7	28,4	3,8	3,2	3,6	2,7	7,0	21,1
Mi	St3	69	0,9	20,3	18,0	43,7	37,7	3,8	0,7	0,6	0,2	5,0	8,2	14,1	4,0	3,3	3,8	2,9	5,2	8,2
Mi	St4	69	3,0	19,7	18,7	13,3	51,0	2,6	0,7	0,7	0,3	13,3	18,1	32,4	4,1	3,4	3,9	3,0	5,0	61,5
Mi	St5	69	2,1	22,7	20,0	25,4	49,8	2,9	0,3	0,9	0,4	7,8	12,5	21,6	3,7	2,9	3,6	2,6	8,2	66,7
Mi	Br1	69	2,4	20,9	18,0	11,6	25,3	2,1	2,2	1,4	0,6	23,6	33,4	58,9	5,1	4,8	5,0	4,0	1,7	25
Mi	Br2	69	3,1	21,6	18,6	13,4	42,7	2,7	1,5	1,4	0,5	12,7	25,1	39,7	3,9	2,9	3,9	3,0	4,7	75
Mi	Br3	69	1,1	20,0	17,4	12,4	36,4	4,5	2,2	2,2	0,5	15,9	26,0	44,5	4,8	4,3	4,5	3,3	1,7	11,8
Mi	Ne1	75	5,4	21,9	21,3	70,2	1,9	0,3	3,5	2,7	0,5	3,8	17,2	24,1	4,0	3,0	4,1	3,2	4,2	17,6
Mi	Ne2	75	3,6	22,1	19,9	36,8	49,8	3,6	0,2	1,7	0,4	1,9	5,6	9,6	4,2	3,1	3,9	2,9	4,3	50
Mi	Ne3	75	3,2	21,5	19,1	35,8	45,3	3,0	0,2	1,4	0,3	2,4	11,6	15,7	4,4	3,4	4,1	3,2	3,3	33,3
Mi	Ne4	75	9,3	19,8	20,8	33,4	41,1	1,7	0,1	1,2	0,3	4,6	17,6	23,7	4,3	3,3	4,0	3,2	4,0	33,3
Mi	Ne5	75	5,1	20,0	20,6	18,4	46,0	0,1	0,2	0,8	0,3	8,3	25,8	35,2	4,4	3,1	4,1	2,9	6,7	18,8
Mi	Ne6	75	2,5	20,0	20,6	18,4	46,0	0,1	0,2	0,8	0,3	8,3	25,8	35,2	4,4	3,4	4,2	3,1	5,7	6,3

Tab. A13: Flächen der Untersuchung zur Stickstoffmineralisation, Daten zu Standort und Vegetation. Wassergehalte und pH-Werte stellen Mittelwerte aus den über die Vegetationsperiode verteilten Beprobungen dar. Arten nach Häufigkeit angeordnet, DG = Deckungsgrad.

Spalte Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Bestandestyp	Bu	Bu	Bu	Mi	Fi	Fi	Fi								
Flächentyp im Mischbestand				EE ^ Bu											
Abteilungs-Nr.	1062	1062	1062	1083	1083	1083	1083	1083	1083	1083	1083	1083	1073	1073	1073
Fläche	Es/I	Es/II	Es/III	Es/I	Es/II	Es/III	Es/I	Es/II	Es/III	Es/I	Es/II	Es/III	Es/I	Es/II	Es/III
100 m ² -Fläche	3	1	1	19	3	4	11	2	6	15	9	14	4	3	2
Standortsdaten															
rel. Lichtgenuss (%)	5,3	4,4	4,4	17,2	11,2	11,6	8,9	11,9	13,7	14,5	15,6	15,3	12,2	12,3	6,8
Wassergehalt (%)	183	177	164	177	167	169	142	211	166	194	169	152	143	111	136
C/N-Verhältnis	25,1	24,5	24,5	23,8	22,1	24,8	26,0	21,1	23,5	26,1	27,0	27,3	26,9	27,3	29,9
pH _{H2O}	4,0	4,3	4,1	4,0	4,1	4,1	3,9	3,9	4,1	3,8	3,7	3,7	3,9	3,8	3,6
pH _{KCl}	3,3	3,7	3,4	3,4	3,4	3,5	3,1	3,2	3,4	3,0	3,0	3,0	3,1	3,1	2,9
Wassergehalt (%)	30	42	31	38	39	39	44	41	35	39	32	32	32	28	38
C/N-Verhältnis	21,6	20,4	21,7	22,3	21,4	23,2	27,8	25,2	25,8	29,5	28,8	29,1	24,3	24,9	25,3
pH _{H2O}	4,1	4,3	4,1	4,1	4,1	4,2	4,0	4,0	4,2	3,8	3,9	3,8	4,0	3,9	3,9
pH _{KCl}	3,2	3,3	3,3	3,2	3,2	3,3	3,1	3,1	3,2	2,9	3,0	3,1	3,1	3,1	3,0
Basensättigung (%)	41,7	57,6	43,4	25,9	29,3	41,3	20,6	24,8	37,5	24,3	18,6	15,5	13,4	37,8	15,4
Humusmächtigkeit (cm)	4,3	3,2	3,8	2,0	4,3	2,5	6,0	3,7	4,7	7,7	7,0	8,0	6,7	5,8	4,7
DG Laubstreu (%)	90	90	90	80	70	88	63	60	68	78	50	40	.	.	.
DG Nadelstreu (%)	.	.	.	0	10	0	20	25	25	20	50	60	60	70	60
Daten zur Vegetation															
DG Baumschicht (%)	90	90	98	85	75	85	60	60	65	60	70	65	70	60	65
DG Strauchschicht (%)	-	<1		1	-	-	-	-	-	<1	-	-		<1	
DG Krautschicht (%)	2	12	2	50	30	50	30	35	50	15	25	20	50	35	25
DG Mooschicht (%)	0,5	<1	<1	15	15	3	20	10	5	10	10	5	2	3	5
Anteil Buche (%)	100	100	100	100	100	100	67	54	54	0	0	0			
Anteil Fichte (%)				0	0	0	33	46	46	100	100	100			
Baumschicht															
Fagus sylvatica	90	90	98	85	75	85	40	35	35
Picea abies	20	30	30	60	70	65	70	60	65
Strauchschicht															
Fagus sylvatica	.	r	.	1	r	.
Krautschicht															
Rubus fruticosus	r	r	.
Rubus idaeus	.	r	.	10	1	8	.	.	+	r	r
Krautschicht															
Luzula luzuloides	+	5	1	1	1	8	3	+	+	+	+	+	+	+	+
Oxalis acetosella	r	5	r	35	20	35	8	20	20	r	5	+	+	+	r
Deschampsia flexuosa	.	+	+	5	10	+	15	5	10	10	20	15	40	30	25
Sorbus aucuparia	.	r	.	.	r	r	r	r	+	r	r	r	r	r	+
Dryopteris dilatata	.	.	.	r	+	+	r	+	r	+	r	r	+	+	+
Fagus sylvatica	1	2	+	8	8	3	5	20	5	1	+	3	.	.	.
Picea abies	.	.	.	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+
Galium saxatile	.	.	.	r	+	.	+	r	+	3	1	1	10	10	+
Agrostis capillaris	.	.	.	+	.	5	r	r	15	.	+	.	+	+	.
Rubus idaeus	.	r	.	10	1	8	.	.	+	r	r
Juncus effusus	.	r	.	.	.	r	1	r	r	.	.	r	.	.	r
Vaccinium myrtillus	1	r	r	.	+	r	5	5	3
Athyrium filix-femina	.	.	.	r	r	r	r	1	+
Dryopteris carthusiana	r	.	r	r	.	r	.	.	r	r	.

A14: Abkürzungen der Untersuchungsflächen im Anhang.

Br = Brüggefeld

Es = Eschershausen

Fü = Fürstenberg

Hi = Hilwartshausen

Ma = Mackensen

Ne = Neuhaus

St = Steinhoff

Lebenslauf

von Martin Weckesser
geboren am 4. Juli 1970
in Lauda (Main-Tauber-Kreis)

- 1977 - 1981** Grund- und Hauptschule in Lauda.
- 1981 - 1990** Matthias-Grünewald-Gymnasiums in Tauberbischofsheim.
- Mai 1990** Abschluss der Allgemeinen Hochschulreife.
- 1990 - 1991** Zivildienst im Krankenhaus Speyererhof in Heidelberg (Stationsdienst in der Inneren Medizin).
- 1991 - 1993** Studium der Biologie (Diplom) an der Philipps-Universität in Marburg.
- Oktober 1993** Abschluss des Vordiploms in den Fächern Botanik, Zoologie, Chemie und Physik (Universität Marburg).
- 1993 -1994** Fortsetzung des Studiums an der Ruprecht-Karl-Universität in Heidelberg (Schwerpunkt: Pflanzenmorphologie und Vegetationskunde).
- 1994 - 1998** Fortsetzung des Studiums der Biologie an der Georg-August-Universität in Göttingen (Botanik, Zoologie, Bodenkunde, Geologie).
- Dezember 1998** Diplomabschluss (Prüfungsfächer Botanik, Zoologie und Bodenkunde)
Thema der Diplomarbeit: Flora und Vegetation im Naturwald Bruchberg (Hochharz),
Betreuer: Prof. Dr. Wolfgang Schmidt (Institut f. Waldbau I).
- 1999 - 2002** Arbeit im Teilprojekt „Dynamik der Bodenvegetation nach Waldumbau – Struktur und Diversität der Bodenvegetation in Mischwäldern“ am Institut für Waldbau der Universität Göttingen.

