

# Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz

Forest Ecology, Landscape Research and Nature Conservation  
Jahr/Year: 2009, Heft/Issue: 7

## Biodiversitäts-Forschung

Schmidt, W., Streit, M.: Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? – Untersuchungen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen, Deutschland)

*Is herb-layer diversity related to tree-layer diversity? Studies from beech – valuable broadleaf tree species mixed stands of the Göttingen Forest (southern Lower Saxony, Germany)*

Bässler, C., Förster, B., Moning, C., Müller, J.: The BIOKLIM Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding in a temperate montane forest – The conceptual framework

## Naturnähe-Indikatoren

Hornschuch, F., Riek, W.: Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe? 1. Bewertung der Natürlichkeit anhand verschiedener Kompartimente und Diversitätsebenen unter besonderer Berücksichtigung des Bodens (Literaturstudie)

*Soil heterogeneity as an indicator of naturalness? 1. Evaluation of naturalness on different compartments and levels of diversity, especially in regard to soil (Review article)*

Hornschuch, F., Riek, W.: Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe? 2. Biologische, strukturelle und bodenkundliche Diversität in Natur- und Wirtschaftswäldern Brandenburgs und Nordwest-Polens

*Soil heterogeneity as an indicator of naturalness? 2. Biological, structural and pedological diversity in natural and regularly managed beech, oak and pine stands in Brandenburg (Germany) and Northwest Poland*

## Nachruf

Succow, M.: In ehrendem Gedenken an Dietrich Kopp

Titelbild von Alfred Schiener, Bilder der Rückseite von Claus Bässler

Verlag Kessel, [www.verlagkessel.de](http://www.verlagkessel.de)

ISSN: 1867-710X

## Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz

### *Forest Ecology, Landscape Research and Nature Conservation*

Hier werden ausschließlich Original-Arbeiten publiziert. Die Veröffentlichung erfolgt als pdf-Datei. Über die Annahme der Beiträge wird aufgrund externer Gutachten entschieden (*peer review*-System). Das Themenspektrum beinhaltet:

- Regionale, nationale und internationale Studien zu Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz.
- Methoden der nordostdeutschen und der süddeutschen Schulen zur Standorts-, Vegetations- und Naturraumerkundung.
- Klimawandel und Eutrophierung als neue Faktoren der Standorts- und Naturraumerkundung (z. B. Einbeziehung regionaler Klimamodelle; Einbeziehung möglicher Trockenklemmen; trees for the future).
- Natur und biologische Vielfalt (Konzepte für ökologisch nachhaltige Landnutzung; Konzepte, Werkzeuge und Indikatoren für Biodiversitätsmonitoring auf verschiedenen Skalenebenen; Biodiversität und ökologische Funktionalität; biologische Invasionen).

#### Schriftleiter – EDITORS IN CHIEF

Prof. Dr. Gerhard **Karrer**, Universität für Bodenkultur Wien, Department für Integrative Biologie und Biodiversitätsforschung, Gregor-Mendel-Str. 33, A-1180 Wien (Austria), email: gerhard.karrer@boku.ac.at

Dr. Helge **Walentowski**, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Am Hochanger 11, D-85354 Freising, email: Helge.Walentowski@lwf.bayern.de

Prof. Dr. Michael **Manthey**, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, Grimmer Str. 88, D-17487 Greifswald, email: manthey@uni-greifswald.de

Prof. Dr. Stefan **Zerbe**, Free University of Bozen - Bolzano, Faculty of Science and Technology, Via Leonardo da Vinci 7, I-39100 Bolzano (Italy), email: Stefan.Zerbe@unibz.it

#### Redaktions-Beirat – COORDINATING EDITORS

Prof. Dr. Elgene O. **Box**, Geography Dept, University of Georgia, Athens (USA)

Prof. Dr. Ingo **Kowarik**, Fachgebiet Ökosystemkunde / Pflanzenökologie, Technische Universität Berlin

Dr. Mario **Broggi**, Geschäftsstelle Binding-Preis für Umwelt und Naturschutz, Schaan (Liechtenstein)

Prof. Dr. Vera **Luthardt**, FB Landschaftsnutzung und Naturschutz, Fachhochschule Eberswalde

Dr. Andraž **Carni**, Institute of Biology, Scientific Research Centre of the Slovenian Academy of Sciences and Arts, Ljubljana (Slovenia)

Dr. Hans-Gerhard **Michiels**, Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg i.Br.

Prof. Dr. Klaus **Dierßen**, Ökologiezentrum, Christian-Albrechts-Universität Kiel

Prof. Dr. Jörg **Pfadenhauer**, Dept. für Ökologie, Technische Universität München, WZW Weihenstephan

Prof. Dr. Jörg **Ewald**, Fakultät Wald und Forstwirtschaft, Fachhochschule Weihenstephan

Prof. Dr. Albert **Reif**, Waldbau-Institut, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg

Prof. Dr. Georg **Grabherr**, Institut für Ökologie und Naturschutz, Universität Wien (Austria)

Prof. Dr. Peter A. **Schmidt**, Institut für Allgemeine Ökologie und Umweltschutz, Technische Universität Dresden

Dr. Ab **Grootjans**, Community & Conservation Ecology Group, University of Groningen (Netherlands)

Prof. em. Dr. Rolf **Schmidt**, FB Landschaftsnutzung und Naturschutz, Fachhochschule Eberswalde

Prof. em. Dr. Ulrich **Hampicke**, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald

Prof. Dr. Wolfgang **Schmidt**, Institut für Waldbau, Universität Göttingen

Prof. Dr. Martin **Hermý**, Catholic University of Leuven, Division Forest, Nature and Landscape Research (Belgium)

Dr. Peer Hajo **Schnitter**, Fachbereich Naturschutz, Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Halle

Prof. Dr. Hans **Joosten**, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald

Dr. Rainer **Schulz**, Institut für Forstliche Biometrie und Informatik, Universität Göttingen

Prof. Dr. Birgit **Kleinschmit**, Fachgebiet für Geoinformationsverarbeitung in der Landschafts- und Umweltplanung, Technische Universität Berlin

Dr. Axel **Ssymank**, Bundesamt für Naturschutz, Bonn

Prof. Dr. Hans-Dieter **Knapp**, Internationale Naturschutzakademie Insel Vilm des Bundesamtes für Naturschutz

Prof. Dr. Winfried **Türk**, Fachgebiet Vegetationskunde, Fachhochschule Lippe und Höxter / Abt. Höxter

Dr. Christian **Kölling**, Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising-Weihenstephan

Dr. Thomas **Wohlgemuth**, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft Birmensdorf (Switzerland)

#### Technische Redakteure / TECHNICAL EDITORS

René **Fronczek**, Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Institut für Botanik und Landschaftsökologie, Grimmer Str. 88, D-17487 Greifswald, email: fronczek@uni-greifswald.de

#### Herausgeber – PUBLISHER

Dr. Norbert **Kessel**, Verlag Dr. Kessel, Eifelweg 37, D-53424 Remagen-Oberwinter, email: webmaster@forstbuch.de

Kersten **Renneberg**, Renneberg-Webdesign, Grüner Weg 2, D-37133 Friedland, email: info@renneberg-webdesign.de

Andrew **Liston**, email: andrew.liston@t-online.de

### Hinweise für Autoren

- Manuskripte werden per E-Mail als Attachment eingereicht.
- Folgende Text-Formate werden akzeptiert: \*.doc, \*.rtf
- Beiträge werden überschrieben mit
  - Titel des Beitrags
  - Vorname und Name der Autoren/der Autorinnen
- Abbildungen sind möglich in den Formaten JPG, GIF, TIF oder als Excel-Grafiken (XLS). Bitte immer die Original-Dateien mit-senden!
- Beiträge können in Deutsch oder Englisch verfasst sein.
- Ein Abstract in Englisch und eine Zusammenfassung in Deutsch sind voranzustellen.
- Tabellenüberschriften und Abbildungsunterschriften (auch) in Englisch

Bitte beachten Sie bitte die unter [www.afsv.de](http://www.afsv.de) in der Rubrik „Wald-ökologie online“ hinterlegten Formatvorgaben.

### Zitierweise

Bei Artikeln in Zeitschriften: Verfasser (in Kapitälchen, Vorname gekürzt), Erscheinungsjahr in Klammern: Titel der Arbeit. Abgekürzter Titel der Zeitschrift mit Bandzahl fettgedruckt, Heftnummer in Klammern: Seitenzahlen.

Beispiel:

ASSMANN, T. (1994): Epigäische Coleopteren als Indikatoren für historisch alte Wälder der Nordwestdeutschen Tiefebene. *NNA-Ber.* **7** (3): 142-151.

Bei Büchern: Verfasser (in Kapitälchen, Vorname gekürzt), Erscheinungsjahr in Klammern: Titel der Arbeit. Auflage (nur von der 2. Auflage ab). Verlag, Erscheinungsort: Seitenzahl. Beispiel:

ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1095 S.

Zusätzlich können anschließend sowohl bei Artikeln als auch bei Büchern Internetadressen angegeben werden.

Beispiel:

ENGELHARD, J., REIF, A. (2004): Veränderungen der Bodenvegetation und des Oberbodenzustandes durch Fichtenanbau auf Standorten des Kalkbuchenwaldes. *Waldökologie online* **1**: 29-56.

[http://www997.wb09.de/download/literatur/waldoekologie-online/waldoekologie-online\\_heft1-5.pdf](http://www997.wb09.de/download/literatur/waldoekologie-online/waldoekologie-online_heft1-5.pdf)

Die Manuskripte senden Sie bitte per E-Mail an einen der Schriftleiter (*Editors in Chief*).

### Copyright

Das Copyright für alle Web-Dokumente und Bilder liegt beim Journal. Eine Folgeverwertung von Web-Dokumenten ist nur möglich, wenn die Redaktion ihr Einverständnis erklärt. Externe Links auf das Waldökologie-Online Journal sind ausdrücklich erwünscht. Eine unautorisierte Übernahme ganzer Seiten oder ganzer Beiträge oder auch Beitrags-teile ist dagegen nicht zulässig.

### Bestellung als print on demand:

Das Journal kann auch in gedruckter Form im Format 21 x 29,7 cm bestellt werden („*print on demand*“). Ihre Bestellung richten Sie bitte an den Verlag Kessel, Eifelweg 37, 53424 Remagen-Oberwinter.

Fax: 01212-512 382 426

e-mail: [webmaster@forstbuch.de](mailto:webmaster@forstbuch.de)

homepage: [www.verlagkessel.de](http://www.verlagkessel.de)

**Für den Schriftentausch** bitten wir, folgende Anschrift zu verwenden:

Schriftentausch für die Arbeitsgemeinschaft Forstliche Standorts- und Vegetationskunde, c/o. Geschäftsführung, Am Hochanger 11, D-85354 Freising

Liebe Leserin, lieber Leser,

Heft 7 von Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz präsentiert neueste Forschungsergebnisse zu „Biodiversität und Naturnähe“ unserer Wald-Lebensräume. Es zeigt sich wieder einmal eindrucksvoll, dass nur eine breit angelegte und gut vernetzte Geobotanik und Standortkunde diesem herausfordernden und facettenreichen Thema gerecht werden kann.

In dieser Hinsicht steht dieses Heft ganz im Geiste des am 19. Mai 2008 verstorbenen Begründers der komplexen nordostdeutschen Naturraumkunde, Herrn Dr. habil. Dietrich Kopp, der von dem großen Ökologen Herrn Prof. em. Dr. Michael Succow geehrt wird. Neben seinen großen Verdiensten für die Entwicklung der Naturraumkunde hat sich Dietrich Kopp Ende 2002 auch maßgeblich für die Weiterführung des damals von der Einstellung bedrohten Archivs für Naturschutz und Landschaftsforschung eingesetzt, welches letztlich in unser heutiges Online-Journal aufging.

Wir würden uns freuen, wenn die Abhandlungen zum Verständnis wichtiger räumlicher und zeitlicher Steuergrößen von Biologischer Vielfalt beitragen. Denn nur so lassen sich die richtigen Schlussfolgerungen für ein ökologisch nachhaltiges Waldmanagement ziehen. In diesem Sinne wünschen wir Ihnen eine anregende und gewinnbringende Lektüre.

Herzlichst,  
Ihr Schriftleitungsteam

Gerhard Karrer, Michael Manthey, Helge Walentowski,  
Stefan Zerbe

## Unsere Partner



Deutscher Verband Forstlicher  
Forschungsanstalten  
<http://www.dvffa.de>



<http://www.tuexenia.de>



<http://www.afz-derwald.de>



<http://www.schaper-verlag.de>

**Biodiversitäts-Forschung**

SCHMIDT, W., STREIT, M.: GIBT ES EINEN ZUSAMMENHANG ZWISCHEN DER DIVERSITÄT DER BAUMSCHICHT UND DER BODENVEGETATION? – UNTERSUCHUNGEN IN BUCHEN-EDELLAUBHOLZ-MISCHWÄLDERN DES GÖTTINGER WALDES (SÜD-NIEDERSACHSEN, DEUTSCHLAND).....	5
<i>IS HERB-LAYER DIVERSITY RELATED TO TREE-LAYER DIVERSITY? STUDIES FROM BEECH – VALUABLE BROADLEAF TREE SPECIES MIXED STANDS OF THE GÖTTINGEN FOREST (SOUTHERN LOWER SAXONY, GERMANY)</i>	
BÄSSLER, C., FÖRSTER, B., MONING, C., MÜLLER, J.: THE BIOKLIM PROJECT: BIODIVERSITY RESEARCH BETWEEN CLIMATE CHANGE AND WILDING IN A TEMPERATE MONTANE FOREST – THE CONCEPTUAL FRAMEWORK.....	21

**Naturnähe-Indikatoren**

HORNSCHUCH, F., RIEK, W.: BODENHETEROGENITÄT ALS INDIKATOR VON NATURNÄHE? 1. BEWERTUNG DER NATÜRLICHKEIT ANHAND VERSCHIEDENER KOMPARTIMENTE UND DIVERSITÄTSEBENEN UNTER BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG DES BODENS (LITERATURSTUDIE).....	35
<i>SOIL HETEROGENEITY AS AN INDICATOR OF NATURALNESS? 1. EVALUATION OF NATURALNESS ON DIFFERENT COMPARTMENTS AND LEVELS OF DIVERSITY, ESPECIALLY IN REGARD TO SOIL (REVIEW ARTICLE)</i>	
HORNSCHUCH, F., RIEK, W.: BODENHETEROGENITÄT ALS INDIKATOR VON NATURNÄHE? 2. BIOLOGISCHE, STRUKTURELLE UND BODENKUNDLICHE DIVERSITÄT IN NATUR- UND WIRTSCHAFTSWÄLDERN BRANDENBURGS UND NORDWEST-POLENS.....	55
<i>SOIL HETEROGENEITY AS AN INDICATOR OF NATURALNESS? 2. BIOLOGICAL, STRUCTURAL AND PEDOLOGICAL DIVERSITY IN NATURAL AND REGULARLY MANAGED BEECH, OAK AND PINE STANDS IN BRANDENBURG (GERMANY) AND NORTHWEST POLAND</i>	

**Nachruf**

SUCCOW, M.: IN EHRENDEM GEDENKEN AN DIETRICH KOPP.....	83
--	----

## Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? – Untersuchungen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen, Deutschland)

*Is herb-layer diversity related to tree-layer diversity? Studies from beech – valuable broadleaf tree species mixed stands of the Göttingen Forest (southern Lower Saxony, Germany)*

Wolfgang Schmidt & Mario Streit

### Abstract

One goal of modern silvicultural management in Central Europe is the promotion of mixed stands instead of pure stands. On base-rich sites, this frequently implies the development of mixed stands of European beech (*Fagus sylvatica*) and secondary broadleaved tree species, instead of pure beech stands. It is crucial to study the effects of these tree-layer diversity changes on herb-layer vegetation, since a species-rich and productive herb-layer vegetation contributes significantly to forest ecosystem functioning. In deciduous stands within the Göttingen Forest (southern Lower Saxony), we investigate whether herb-layer diversity was related to canopy-layer diversity, and to ascertain possible causal mechanisms. On 63 plots (400 m<sup>2</sup> each), diversity and productivity of the herb layer were estimated using a tree layer species composition gradient from one tree species (beech) up to five tree species. Site factors pH and PAR-transmissivity were measured directly and the water and nitrogen supply were estimated indirectly by Ellenberg indicator values.

In the limestone beech forest (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*), the herb-layer vegetation of stands rich in canopy species was not more diverse than herb-layer vegetation of beech-dominated stands. Herb-layer biomass was positively correlated with herb-layer diversity, but was not promoted by tree-layer diversity. With increasing beech proportion, pH-value of the upper soil horizon decreased but without any effect on herb-layer diversity and productivity. Small-scale light and soil heterogeneity was insignificant for herb-layer diversity. Several herb-layer species were moderately correlated with tree-layer diversity and environmental factors.

The results contrast with results from Hainich National Park, where herb-layer vegetation of deciduous forests rich in canopy species appeared to be more diverse than herb-layer vegetation of beech-dominated stands. Potential causes for this contrasting result could stem from the studies methodology (e.g. plot selection), site homogeneity (especially the broad range of the cover of loess and clay content of the Hainich National Park soils), forest history and management, as well as the contribution of different secondary tree species (especially the influence of lime). Therefore, further observational and experimental studies are needed to improve our knowledge on the relationships of diversity and ecosystem functioning in forests.

**Keywords:** Biodiversity, *Fagus sylvatica*, *Hordelymo-Fagetum*, PAR-transmissivity, pH-value, productivity, Shannon-index, *Tilia cordata*, Ellenberg indicator values

### Zusammenfassung

Ein Ziel des modernen Waldbaus in Mitteleuropa ist die Förderung von Mischbeständen anstelle von Reinbeständen. Auf basenreichen Standorten sollen daher an Stelle von Buchen-Reinbeständen Mischbestände aus Buche (*Fagus sylvatica*) und Edellaubhölzern entwickelt werden. Diese Wälder zeichnen sich durch eine artenreiche und produktive Krautschicht aus, die an vielen Ökosystemfunktionen entscheidend beteiligt ist. Ob mit einer Zunahme der Baumarten-Diversität eine Veränderung der Krautschicht-Diversität verbunden ist und welche kausalen Mechanismen möglicherweise dafür verantwortlich sind, wurde daher an den naturnah bewirtschafteten Buchen-Edellaubholz-Mischbeständen im Göttinger Wald (Süd-Niedersachsen) untersucht. Auf 63 Untersuchungsflächen (je 400 m<sup>2</sup>) mit einem Gradienten von nur einer Baumart (nur Buche) mit bis zu fünf Baumarten in der Baumschicht wurde die Artenzusammensetzung, Diversität und Produktivität der Krautschicht bestimmt. Als Umweltfaktoren wurden der pH-Wert und die PAR-Transmissivität direkt gemessen, die Wasser- und Stickstoffversorgung über die Zeigerwerte nach Ellenberg indirekt eingeschätzt.

In den Kalk-Buchenwäldern (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) konnten keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der Diversität der Baumschicht und der Diversität und Produktivität der Krautschicht festgestellt werden. Mit zunehmendem Lichtangebot erhöhte sich die Diversität der Krautschicht. Gleichzeitig korrelierte die oberirdische Biomasse der Krautschicht positiv mit dem Shannon-Index der Krautschicht. Mit zunehmendem Buchen-Anteil sank der pH-Wert im oberen Mineralboden, ohne dass dies Auswirkungen auf die Diversität und Produktivität der Krautschicht hatte. Auch die kleinräumigen Unterschiede im Lichtangebot und der Basenversorgung hatten keinen Einfluss auf die Krautschicht-Diversität. Einzelne Krautschichtarten zeigten Beziehungen zur Baumarten-Diversität und zu den Umweltfaktoren, allerdings waren diese meist nur schwach ausgeprägt.

Die Untersuchungsergebnisse unterscheiden sich deutlich von Ergebnissen aus dem Nationalpark Hainich, wo in Laubwäldern ein enger Zusammenhang zwischen der Baumarten- und Krautschicht-Diversität nachgewiesen wurde. Mög-

liche Ursachen für diese gegensätzlichen Resultate können in der Methodik (Probeflächenauswahl), der Standorthomogenität (insbesondere die breitere Spanne in der Lössbedeckung und dem Tonanteil in den Böden des Hainichs), der Waldgeschichte und Bewirtschaftung sowie den beteiligten Mischbaumarten (insbesondere in der Rolle der Linde) liegen. Zusätzliche vergleichende und experimentelle Untersuchungen sind daher notwendig, um unser Wissen über die Zusammenhänge zwischen Diversität und Ökosystemfunktionen in Wäldern zu verbessern.

**Stichwörter:** Biodiversität, *Fagus sylvatica*, *Hordelymo-Fagetum*, PAR-Transmissivität, pH-Wert, Produktivität, Shannon-Index, *Tilia cordata*, Zeigerwerte

## 1 Einleitung

Ein Ziel des modernen Waldbaus ist die nachhaltige Ressourcennutzung, die häufig durch eine naturnahe Bewirtschaftung der Wälder sichergestellt werden soll. Stabile und produktive Waldökosysteme, die auch die ökonomischen und sozialen Ziele der Waldbewirtschaftung erfüllen, erwartet man in Zeiten des Klimawandels vor allem von Mischwäldern (LÜPKE 2004, RÖHRIG et al. 2006, BOLTE & IBISCH 2007). So werden auf bodensauren Standorten, wo heute noch weitgehend instabile Nadelholzreinbestände mit Fichte (*Picea abies*), Kiefer (*Pinus sylvestris*) oder auch Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) anstelle der von der Rotbuche (*Fagus sylvatica*) geprägten Hainsimsen-Buchenwälder (*Luzulo-Fagetum*) dominieren, Mischbestände aus Buche und Nadelhölzern angestrebt (SPIECKER 2003, WECKESSER 2003, BUDE 2006, FRITZ 2006). Auf besser versorgten Standorten, insbesondere auf Kalkböden mit ausreichender Wasserversorgung, enthalten die Waldgersten-Buchenwälder (*Hordelymo-Fagetum*) von Natur aus einen gewissen Anteil an Edellaubhölzern wie Esche (*Fraxinus excelsior*), Ahorn (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*), Ulme (*Ulmus glabra*) oder Kirsche (*Prunus avium*) (DIERSCHKE 1989a, ELLENBERG 1996). Vor allem aus ökonomischen Gründen ist der Edellaubholzanteil in den Kalkbuchenwäldern in den letzten Jahrzehnten waldbaulich gezielt erhöht worden (WAGENHOFF 1975, MEYER et al. 1999, SPIECKER 2006).

Diversitätsveränderungen in der Baumschicht haben Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung anderer Organismengruppen sowie Ökosystemfunktionen wie Biomasseproduktion, Kohlenstoffbindung, Nährstoff- und Wasserumsatz, Stabilität und Selbstregulation (AUGUSTO et al. 2003, SCHERER-LORENZEN et al. 2005, BARBIER et al. 2008). Eine entscheidende Rolle kann die Waldbodenvegetation spielen, da eine produktive und artenreiche Krautschicht nicht nur Lebensgrundlage für viele Tierarten ist (HÖVEMEYER 1992, SCHAEFER 2003), sondern auch einen erheblichen Teil des oberirdischen Biomasse- und Nährstoffvorrats im Wald ausmachen kann (YARIE 1981, BOLTE et al. 2004). So vermag die Krautschicht bei Störungen des Ökosystems den unerwünschten Nährstoffaustrag zu puffern (BOLTE 2006), indem sie in Zeiten potentiell hoher Auswaschung durch die Stoffeinlagerung in Kräutern und Gräsern Grundwasserbelastungen reduziert (PETERSON & ROLFE 1982, MROTZEK 1998, BRÜNN 1999, BARTSCH et al. 2002). Aus diesen Gründen ist der Waldbau bemüht, neben einer produktiven Baumschicht auch eine produktive Waldbodenvegetation zu erhalten und zu fördern, sofern diese nicht die aufkommende Gehölzverjüngung durch Konkurrenz um Licht, Wasser oder Nährstoffe bedrängt (MORRIS et al. 1993, CASPER & JACKSON 1997, COLL et

al. 2003). Waldbodenpflanzen sind empfindliche Indikatoren für die natürlichen Standortverhältnisse und deren Veränderungen durch den Menschen (SCHMIDT 1999, 2005). Daher sollten sie auch deutliche Veränderungen anzeigen, wenn sich die Baumartenvielfalt erhöht und Ökosystemfunktionen verändern. Ergebnisse aus dem Nationalpark Hainich, wo die Baumschicht aus bis zu 11 Baumarten besteht, zeigen mit zunehmender Baumarten-Diversität eine Zunahme der Diversität und Produktivität in der Bodenvegetation (MÖLDER et al. 2006, 2008a, 2008b, 2008c). Interaktionen zwischen der Baum- und Krautschicht-Diversität werden vor allem auf die Wirkung der PAR-Transmissivität und der Streuqualität der Baumarten zurückgeführt (BARBIER et al. 2008). Bei den meist beschreibenden Untersuchungen bleibt jedoch häufig unklar, welche Rolle natürliche, nicht baumartenbedingte Standortunterschiede und die Waldgeschichte der Bestände spielen (MÖLDER et al. 2008b, 2008c). Aus diesem Grunde schien die Untersuchung von Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern auf Kalkstandorten im Göttinger Wald reizvoll. Diese sind zwar nicht so baumartenreich wie die Wälder des Nationalparks Hainich, entsprechen aber in der Bodenvegetation und in den Standortverhältnissen weitgehend dem *Hordelymo-Fagetum*, welches auch im Hainich großflächig die potentiell natürliche Vegetation bildet (AHRNS & HOFMANN 1998, MÖLDER et al. 2006).

Im Einzelnen wurden durch die Untersuchungen folgende Fragen beantwortet:

1. Steigt mit zunehmender Diversität der Baumschicht auch die Diversität und Produktivität der Krautschicht?
2. Ist die Diversität der Krautschicht mit Standortfaktoren (z.B. Licht, Basenversorgung) und deren Heterogenität verknüpft?
3. Welchen Einfluss übt die Buche als von Natur aus dominierende Baumart auf die Diversität und Produktivität der Bodenvegetation aus?

## 2 Das Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt im Göttinger Wald östlich bis nordöstlich der Stadt Göttingen (TK 1:25.000 Ebergötzen 4426/1 und 4426/3, 10°00'-03' östl. L., 51°31'-35' nördl. B.). Der „Göttinger Wald“ als eigener Wuchsbezirk bildet hier eine Muschelkalk-Hochfläche mit Höhen bis zu 425 m NN in einer typischen Schichtstufenlandschaft des Wuchsgebiets „Mitteldeutsches Trias-Berg- und Hügelland“ (GAUER & ALDINGER 2005). Ausgangsgestein für die Bodenbildung ist Unterer Muschelkalk, der im Untersuchungsgebiet mit Lösslehm in geringerer Mächtigkeit überdeckt und durchmischt ist (NAGEL & WUNDERLICH 1976). Kleinräumig wechseln flach- bis mittelgründige, biologisch sehr aktive Böden (vor allem Rendzina, Terra fusca und Übergangsformen wie Terra fusca-Rendzina oder Rendzina-Terra fusca) mit geringer Nutzwasserkapazität, aber guter Nährstoff- und Basenversorgung im Carbonat-Pufferbereich. Entsprechend der geringen Lössbeimengung im Oberboden nimmt der Schluffanteil von 60 % in 0 – 5 cm auf 45 % in 20 - 30 cm Bodentiefe ab, der Tonanteil aus dem Lösungsrückstand des Unteren Muschelkalks von 35 % (0 – 5 cm) auf 55 % zu (THÖLE & MEYER 1979, MEIWES et al. 1981, BRUMME 1986, MEIWES & BEESE 1988). Klimatisch ist das Gebiet dem subatlantischen Mittelgebirgsklima zuzuordnen, das bereits schwach subkontinental beeinflusst ist.

Für die Muschelkalk-Hochfläche beträgt die Jahresmitteltemperatur 7°C und der Jahresniederschlag (Freilandwert) 700 mm (EBRECHT 2005, GAUER & ALDINGER 2005).

Im Göttinger Wald sind heute naturnahe Edellaubholz-Buchen-Mischwälder vorherrschend, die zumeist aus Mittelwäldern hervorgegangen sind (WINTERHOFF 1963, WAGENHOFF 1975, 1991, DIERSCHKE 1989b). Mit Überführung in die Hochwaldbewirtschaftung wurden die Edellaubhölzer gezielt gefördert, so dass ihr Anteil heute im Wirtschaftswald deutlich über den natürlichen Verhältnissen liegt (MEYER et al. 1999).

### 3 Methodik

In acht Forstabteilungen des Untersuchungsgebiets wurden Buchen-Edellaubholz-Mischbestände mit vergleichbaren Standortverhältnissen ausgewählt: Plateaulagen oder schwach geneigte Oberhänge in 380 – 420 m NN mit vom Muschelkalk geprägten Böden ohne starke Lössbeimischung, vor allem flach- bis mittelgründige Rendzinen und Terra fusca mit ihren Übergangsformen, entsprechend den Kartierungseinheiten der Bodenkarte von Niedersachsen (Grundkarte 1:25.000, 4426 Ebergötzen, 1996). Die Bestände waren 100 bis 150 Jahre alt und wurden in der Vergangenheit naturnah bewirtschaftet, wobei der letzte forstliche Eingriff zum Untersuchungszeitpunkt mindestens drei Jahre zurück lag. Einbezogen in die Untersuchung waren Bestände des Naturwaldes Hünstollen (Forstamt Reinhausen Abt. 3013, MEYER et al. 1999, SCHMIDT 2005) und der Langzeitversuchsfläche „Göttinger Wald“ des Forschungszentrums Waldökosysteme (Forstamt Reinhausen Abt. 166, DIERSCHKE 1989b, 2006, SCHMIDT et al. 1989, SCHMIDT submitted), die seit mehreren Jahrzehnten nicht mehr forstlich genutzt wurden.

Im Frühjahr 2006 wurden vor Eintritt der Vegetationsperiode in jeder der acht Forstabteilungen je neun Untersuchungsflächen mit einer Größe von 400 m<sup>2</sup> (20 m x 20 m) eingerichtet: jeweils drei Flächen mit Buchen-Reinbeständen, drei Flächen mit zwei Baumarten (*Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*) sowie drei Flächen mit drei und mehr Baumarten (*Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Acer pseudoplatanus* und weitere Edelbaumarten). Durch forstliche Eingriffe im Winter 2006/2007 sowie durch den Sturm Kyrill am 18./19.01.2007 waren insgesamt 9 Untersuchungsflächen stärker gestört, so dass sie für die weitere Auswertung ausgeschlossen wurden. Dadurch ergab sich eine leichte Verschiebung zu Ungunsten der Flächen mit zwei Baumarten und zu Gunsten der Flächen mit drei und mehr Baumarten (Table 1). Auf den

insgesamt 63 Untersuchungsflächen wurden Art, Anzahl und BHD sämtlicher lebender Bäume über der Derbholzgrenze (BHD > 7 cm) und über 5 m Höhe erfasst, sowie im Sommer 2006 der Deckungsgrad der Baumschicht insgesamt und nach Arten getrennt geschätzt. Grundflächen- und Deckungsgradanteile spiegeln die unter- und oberirdischen Mischungsverhältnisse wider (RÖHRIG et al. 2006) und bildeten die Grundlage für die Charakterisierung der Baumschichtvielfalt. Dazu wurden die Artenzahl in der Baumschicht [Species richness SR: n/400 m<sup>2</sup>], der Shannon-Index H' [ $H' = -\sum p_i \ln p_i$ , wobei  $p_i$  = relativer Anteil der Baumschichtarten an der Grundfläche bzw. am Deckungsgrad] und die Evenness E [ $E = H'/H'_{max}$ ;  $H'_{max} = \ln(n)$ , wobei  $n = SR$ ] berechnet (MAGURRAN 2004).

Die entsprechenden Diversitätsmerkmale (SR, Shannon-Index, Evenness) für die Krautschicht wurden auf der Basis von Vegetationsaufnahmen berechnet, die wegen der ausgeprägten Saisonalität im Kalkbuchenwald (DIERSCHKE 1989b, 2006) im Frühjahr (April/Mai 2006 zur *Anemone*-Blütezeit) und Sommer (Juli/August 2006 zur *Hordelymus europaeus*-Blütezeit) auf jeder Untersuchungsfläche angefertigt wurden. Dabei wurde der Deckungsgrad der Gefäßpflanzenarten in der Krautschicht (Wuchshöhe bis 50 cm) direkt in Prozent bestimmt. Zur Bestimmung der oberirdischen Biomasse der Krautschicht über Deckungsgrad und Sprosslänge mit Hilfe des Programms PHYTOCALC 1.4 (BOLTE 1999, 2006) wurden bei Krautschichtarten, die mindestens einen Deckungsgrad von 5 % erreichten, an je zehn Individuen einer Aufnahmefläche die gestreckte Spross- oder Blattlänge [cm] ermittelt. Die Nomenklatur der Pflanzennamen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

Die Bestimmung von Standortfaktoren erfolgte zum einen durch direkte Messungen (pH-Wert, Licht), zum anderen indirekt (Wasserhaushalt, Stickstoffversorgung) über die Zeigerwerte nach ELLENBERG (2001). Zur Bestimmung der Bodenacidität wurden im Sommer 2006 Bodenproben aus dem Oberboden (0 – 10 cm Tiefe) entnommen. Dazu wurde jede Untersuchungsfläche in vier Quadranten (je 100 m<sup>2</sup>) geteilt, pro Quadrant fünf Bodenproben entnommen, diese zu einer Mischprobe zusammengeführt und im Labor der pH-Wert in H<sub>2</sub>O bestimmt (HANDBUCH FORSTLICHE ANALYTIK 2006). Aus den vier Einzelwerten der Quadranten für jede Untersuchungsfläche wurde ein Mittelwert gebildet und der Variationskoeffizient als Maß für die kleinräumliche Heterogenität errechnet.

**Tab. 1:** Zahl der Untersuchungsflächen (je 400 m<sup>2</sup>) mit unterschiedlichen Artenzahlen in der Baumschicht in acht Abteilungen im Staatl. Forstamt Reinhausen (RE) und im Realgemeindewald Groß-Lengden (GL), getrennt nach Nichtwirtschaftswald (Naturwald Hünstollen, Langzeitversuchsfläche Göttinger Wald) und Wirtschaftswald.

**Table 1:** Number of plots (400 m<sup>2</sup> each) with increasing tree layer species richness in eight compartments of the forest district Reinhausen (RE) and Groß-Lengden (GL), classified into unmanaged (strict forest reserve Hünstollen, long-term research site Göttinger Wald) and managed forests.

Artenzahl in der Baumschicht	1	2	3	4	5	Summe
Nichtwirtschaftswald (RE 166, 3013)	6	3	7	1	1	18
Wirtschaftswald (RE 168, 3012, GL 1, 4, 5, 9)	16	12	10	7	-	45
Summe	22	15	17	8	1	63



**Tab. 2:** Die Vegetation der 63 Untersuchungsflächen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern im Göttinger Wald. Angegeben sind die Stetigkeit (%), der mittlere Deckungsgrad (%),  $\pm$  Standardfehler SE), der Median des Deckungsgrads (%) sowie der maximale Deckungsgrad (%) der Arten. Aufgeführt sind nur die Arten, die in mindestens 10 % der Aufnahmeflächen vertreten sind. HF: Differential- bzw. Charakterarten des *Hordelymo-Fagetum*, L: *Lathyrus*-Gruppe (Kalkzeiger, Trennarten des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*), C: *Circaea*-Gruppe (Zeiger für gutenhaltende Wasserversorgung, Trennarten des *Hordelymo-Fagetum circaetosum*), A: *Allium*-Gruppe (Frühjahrsgeophyten gut wasser- und nährstoffversorgter Böden), S: *Stellaria*-Gruppe (Schwerpunkt in Tieflagen), P: *Polygonatum*-Gruppe (Schwerpunkt in höheren Lagen) (nach DIERSCHKE 1989a). Zeigerwerte für Licht (L), Wasser (F), Bodenreaktion (R) und Stickstoff (N) nach ELLENBERG (2001).

**Table 2:** Vegetation of 63 research plots with beech-valuable broadleaved tree species mixed stands of the Göttinger Wald. Frequency (% of the relevés in which the species were recorded), mean cover (%),  $\pm$  standard error SE), median and maximum cover (%) of the most important species (at least 10 % frequency). HF: differential or character species of the *Hordelymo-Fagetum*, L: *Lathyrus* group (lime indicators, differential species of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*), C: *Circaea* group (moist site indicators, differential species of the *Hordelymo-Fagetum circaetosum*, A: *Allium* group (spring geophytes on soils with good water and nutrient supply), S: *Stellaria* group (mainly in low altitudes), P: *Polygonatum* group (mainly in high altitudes) (according to DIERSCHKE 1989a). Indicator values for light (L), moisture (F), soil acidity (R) and nutrient (nitrogen) supply (N) according to ELLENBERG (2001).

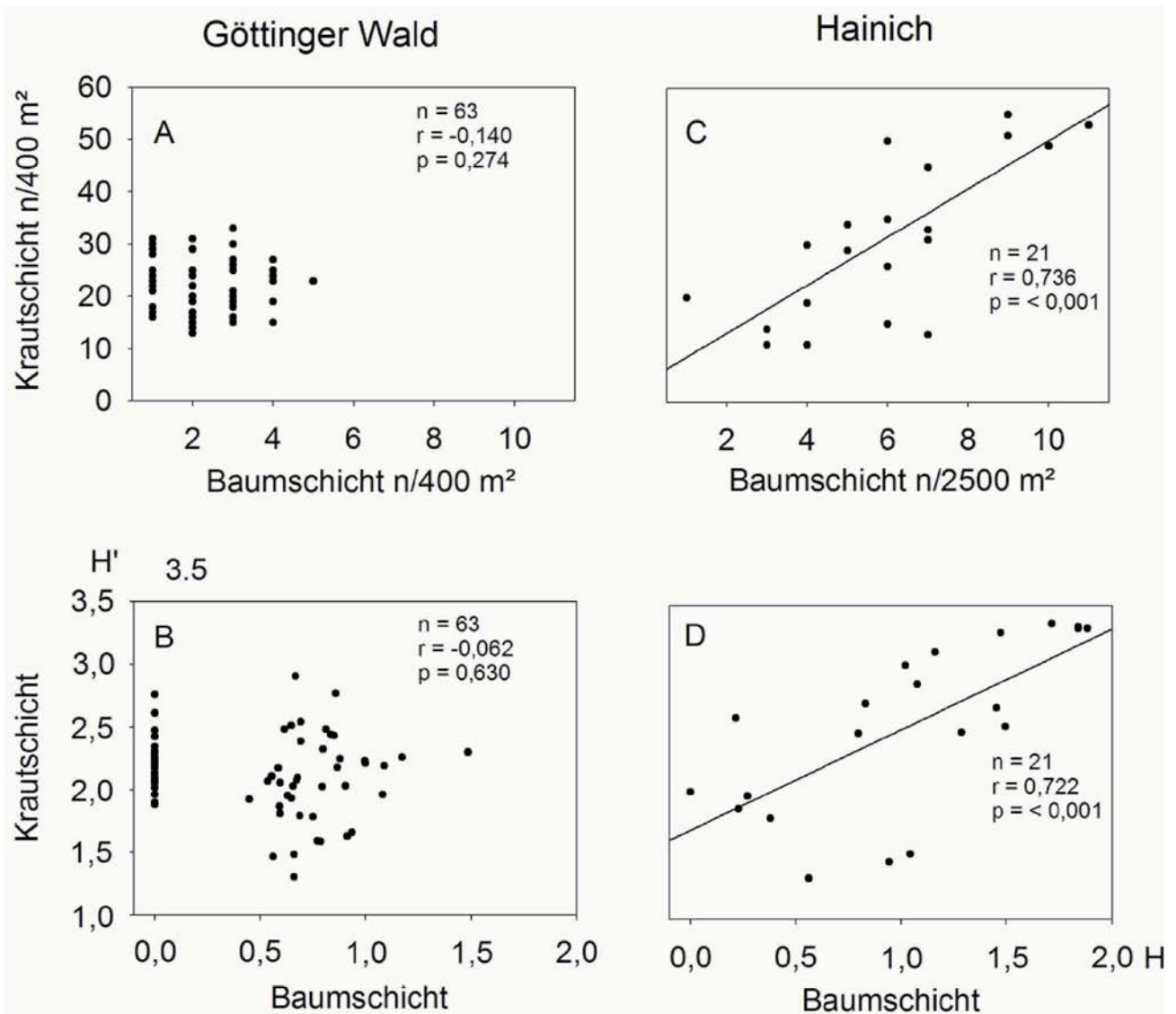
	Stetigkeit (%)	Deckungsgrad (%)			Zeigerwert			
		Mittelwert $\pm$ SE	Median	Maximum	L	F	R	N
<b>Baumschicht</b>								
<i>Fagus sylvatica</i>	100,0	60,6 $\pm$ 4,2	65	98	3	5	x	x
<i>Fraxinus excelsior</i>	55,6	16,2 $\pm$ 2,5	10	78	4	x	7	7
<i>Acer pseudoplatanus</i>	33,3	5,3 $\pm$ 1,3	0	55	4	6	x	7
<i>Acer platanoides</i>	17,5	1,6 $\pm$ 0,6	0	30	4	x	x	x
<b>Strauchschicht</b>								
<i>Fagus sylvatica</i>	95,2	16,2 $\pm$ 2,5	7	80	3	5	x	x
<i>Acer pseudoplatanus</i>	73,0	4,8 $\pm$ 1,2	1	45	4	6	x	7
<i>Fraxinus excelsior</i>	68,3	7,4 $\pm$ 1,5	2	50	4	x	7	7
<i>Ulmus glabra</i>	38,1	0,7 $\pm$ 0,2	0	10	4	6	7	7
<i>Acer platanoides</i>	28,6	0,8 $\pm$ 0,2	0	9	4	x	x	X
<i>Crataegus laevigata L</i>	25,4	0,2 $\pm$ 0,1	0	2	6	5	7	5
<i>Rubus idaeus</i>	23,8	0,4 $\pm$ 0,2	0	10	7	x	x	6
<i>Sorbus aucuparia</i>	19,0	0,1 $\pm$ 0,0	0	1	6	x	4	x
<b>Krautschicht</b>								
<i>Anemone nemorosa</i>	100,0	27,1 $\pm$ 1,1	25	50	x	5	x	x
<i>Anemone ranunculoides HF</i>	100,0	12,5 $\pm$ 0,5	10	20	3	6	8	8
<i>Acer pseudoplatanus</i>	98,4	3,8 $\pm$ 0,7	2	25	4	6	x	7
<i>Fagus sylvatica</i>	98,4	1,2 $\pm$ 0,1	1	5	3	5	x	x
<i>Fraxinus excelsior</i>	96,8	8,0 $\pm$ 0,9	5	30	4	x	7	7
<i>Hordelymus europaeus HF</i>	96,8	2,0 $\pm$ 0,3	1	15	4	5	7	6
<i>Galium odoratum</i>	93,7	4,4 $\pm$ 0,6	2	20	2	5	6	5
<i>Asarum europaeum L</i>	92,1	10,2 $\pm$ 1,0	10	25	3	5	7	6
<i>Acer platanoides</i>	92,1	1,9 $\pm$ 0,4	1	25	4	x	x	x
<i>Melica uniflora</i>	90,5	2,5 $\pm$ 0,4	2	15	3	5	6	6
<i>Cardamine bulbifera P</i>	87,3	1,4 $\pm$ 0,1	1	3	3	5	7	6
<i>Mercurialis perennis HF</i>	85,7	7,2 $\pm$ 1,2	3	40	2	x	8	7
<i>Lathyrus vernus L</i>	81,0	0,9 $\pm$ 0,1	1	2	4	5	8	4
<i>Lamium galeobdolon</i>	79,4	1,8 $\pm$ 0,4	1	20	3	5	7	5
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	79,4	0,7 $\pm$ 0,1	1	3	4	5	8	5
<i>Carex sylvatica</i>	73,0	1,6 $\pm$ 0,4	1	15	2	5	6	5
<i>Polygonatum verticillatum P</i>	73,0	0,5 $\pm$ 0,1	0,5	1	4	5	4	5
<i>Oxalis acetosella</i>	66,7	1,6 $\pm$ 0,3	1	15	1	5	4	6
<i>Hedera helix S</i>	61,9	2,1 $\pm$ 0,6	1	30	4	5	x	x
<i>Viola reichenbachiana</i>	58,7	0,4 $\pm$ 0,1	0,5	2	4	5	7	6
<i>Dryopteris filix-mas</i>	57,1	0,5 $\pm$ 0,1	0,5	2	3	5	5	6
<i>Deschampsia cespitosa C</i>	54,0	1,0 $\pm$ 0,3	0,5	15	6	7	x	3
<i>Crataegus laevigata L</i>	52,4	0,3 $\pm$ 0,1	0,5	2	6	5	7	5

	Stetigkeit (%)	Deckungsgrad (%)			Zeigerwert			
		Mittelwert ± SE	Median	Maximum	L	F	R	N
<i>Ulmus glabra</i>	52,4	0,3 ± 0,1	0,5	2	4	6	7	7
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	50,8	0,7 ± 0,1	0,5	5	3	5	6	6
<i>Primula elatior</i>	50,8	0,6 ± 0,1	0,5	5	6	6	7	7
<i>Arum maculatum</i> HF	49,2	0,6 ± 0,1	0	2	3	7	7	8
<i>Allium ursinum</i> A	46,0	7,9 ± 1,9	0	85	2	6	7	8
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg. S	44,4	0,5 ± 0,1	0	4	5	5	8	6
<i>Dryopteris carthusiana</i>	42,9	0,4 ± 0,1	0	4	5	x	4	3
<i>Dactylis polygama</i>	31,8	0,4 ± 0,1	0	3	5	5	6	5
<i>Stellaria holostea</i> S	31,8	0,3 ± 0,1	0	2	5	5	6	5
<i>Polygonatum multiflorum</i>	31,8	0,2 ± 0,1	0	1	2	5	6	5
<i>Stachys sylvatica</i> C	30,2	0,6 ± 0,3	0	20	4	7	7	7
<i>Vicia sepium</i>	23,8	0,1 ± 0,1	0	1	x	5	6	5
<i>Ranunculus auricomus</i> agg. L	23,8	0,1 ± 0,1	0	0,5	5	x	7	x
<i>Rubus idaeus</i>	22,2	0,2 ± 0,1	0	4	7	x	x	6
<i>Hepatica nobilis</i> L	19,1	0,3 ± 0,2	0	10	4	4	7	5
<i>Circaea lutetiana</i> C	17,5	0,1 ± 0,1	0	1	4	6	7	7
<i>Daphne mezereum</i> L	17,5	0,1 ± 0,1	0	1	4	5	7	5
<i>Hypericum hirsutum</i>	15,9	0,2 ± 0,1	0	3	7	5	8	7
<i>Crataegus monogyna</i>	15,9	0,1 ± 0,1	0	1	7	4	8	4
<i>Fragaria vesca</i>	15,9	0,1 ± 0,1	0	2	7	5	x	6
<i>Senecio ovatus</i> P	14,3	0,1 ± 0,1	0	1	7	5	x	8
<i>Milium effusum</i>	12,7	0,1 ± 0,1	0	3	4	5	5	5
<i>Sorbus aucuparia</i>	12,7	0,1 ± 0,1	0	1	6	x	4	x
<i>Impatiens parviflora</i>	11,1	0,1 ± 0,1	0	1	4	5	X	6

**Tab. 3:** Statistische Angaben zu Diversitäts-, Produktivitäts- und Umweltparametern der 63 Untersuchungsflächen in den Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern im Göttinger Wald. SE: Standardfehler, VK: Variationskoeffizient (%).

**Table 3:** Diversity and productivity measures as well as environmental factors for all 63 research plots with beech-valuable broadleaved tree species mixed stands of the Göttinger Wald. SE: standard error, VK: coefficient of variation (%).

Parameter	Mittelwert	Median	min	max	SE	VK
<b>Baumschicht</b>						
Artenzahl/400 m <sup>2</sup>	2,22	2,00	1,00	5,00	0,14	50,1
Shannon (Grundfläche)	0,50	0,63	0,00	1,49	0,05	80,6
Shannon (Deckungsgrad)	0,50	0,63	0,00	1,57	0,05	83,7
Evenness (Grundfläche)	50,8	68,3	0,00	100,0	5,0	77,9
Evenness (Deckungsgrad)	50,3	61,4	0,00	100,0	5,0	79,0
Buchen-Anteil (Grundfläche)	76,8	72,8	32,4	100,0	2,5	26,3
Buchen-Anteil (Deckungsgrad)	72,0	76,5	16,7	100,0	3,4	37,8
<b>Krautschicht (ohne Naturverjüngung)</b>						
Artenzahl/400 m <sup>2</sup>	21,9	22,0	13,0	33,0	0,6	22,3
Shannon (Deckungsgrad)	2,13	2,17	1,31	2,91	0,04	15,0
Evenness (Deckungsgrad)	69,3	70,0	50,9	84,7	0,8	9,3
Biomasse (g/m <sup>2</sup> )	54,0	39,2	16,4	389,4	7,0	103,5
<b>Umweltfaktoren</b>						
pH-Wert 0 – 10 cm (H <sub>2</sub> O)	6,26	6,34	4,88	7,42	0,07	8,5
Relativer Lichtgenuss (%)	3,29	2,47	1,07	10,63	0,27	65,0
Zeigerwert Wasser	5,24	5,24	5,00	5,54	0,01	2,1
Zeigerwert Stickstoff	5,78	5,76	5,29	6,17	0,03	3,9



**Abb. 1:** Beziehung zwischen der Artenzahl (oben) und dem Shannon-Index (unten) der Baumschicht und Krautschicht (ohne Gehölze der Baumschicht) im Göttinger Wald (A, B,  $n = 63$ ) und Hainich (C, D,  $n = 21$ , MÖLDER et al. 2008b). Die Angaben für die Baumschicht im Hainich beziehen sich auf 2.500 m<sup>2</sup>, die der Krautschicht in beiden Gebieten auf 400 m<sup>2</sup> große Aufnahme­fläche. Der Shannon-Index für die Baumschicht wurde auf der Grundlage der Grundfläche berechnet.

**Fig. 1:** Relationship between tree and herb layer species richness (above) and Shannon index (below) of the Göttinger Wald (A, B,  $n = 63$ ) and the Hainich National Park (C, D,  $n = 21$ , MÖLDER et al. 2008b). Tree layer data of the Hainich National Park were based on 2.500 m<sup>2</sup> plot size, herb layer data (without woody species of the tree layer) on 400 m<sup>2</sup> plot size in both research areas. The Shannon index of the tree layer was calculated on tree basal area.

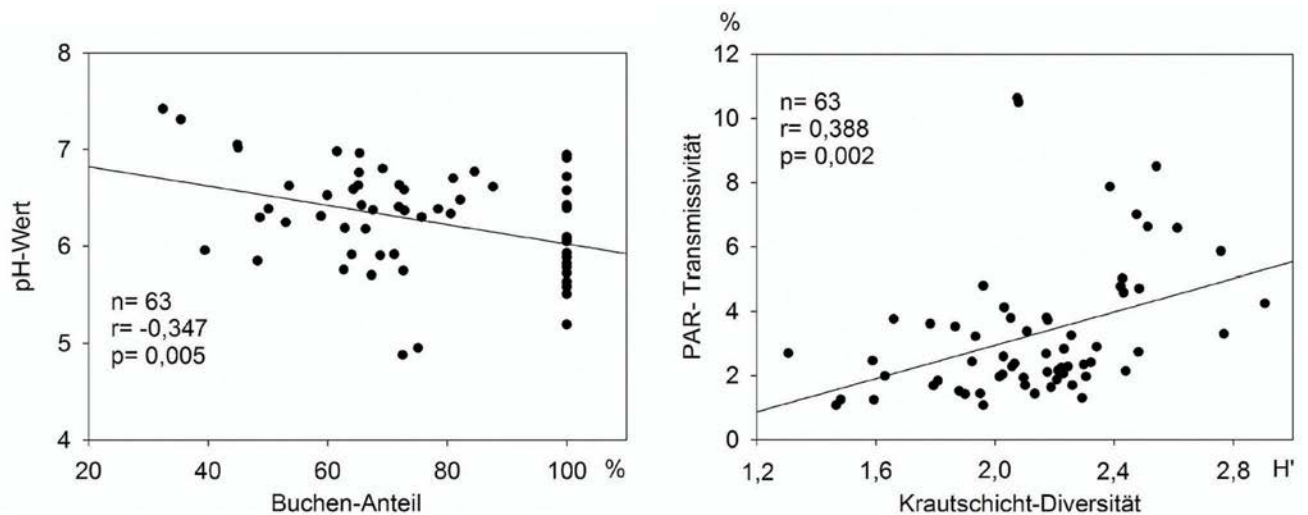
Die Lichtbedingungen wurden im Juli und August 2007 an bedeckten Tagen bei diffuser Strahlung mit LI-190 Quantum Licor Inc., Nebraska, USA) gemessen. Dabei wurde für jede Untersuchungsfläche (400 m<sup>2</sup>) aus 20 bis 40 Einzelmessungen der PAR-Strahlung die relative Beleuchtungsstärke (PAR-Transmissivität) oberhalb der Krautschicht im Vergleich zur Freiland-Strahlung (oberhalb des Baumbestandes) als Mittelwert (mit Variationskoeffizient) errechnet. Für Zusammenhänge zwischen den Diversitätsmerkmalen von Baum- und Krautschicht, der oberirdischen Biomasse der Krautschicht und den Umweltparametern wurde eine parametrische Regression nach Pearson (bei normalverteilten Werten) bzw. der Spearmansche Rang-Korrelationskoeffizient (bei nicht normalverteilten Werten) berechnet. Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit dem Programm SPSS (SPSS

Inc.).

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Vegetation

Die dominierende Baumart der Kalkbuchenwälder ist *Fagus sylvatica*. Entsprechend den Auswahlkriterien waren *Fraxinus excelsior* und *Acer pseudoplatanus* in mehr als der Hälfte bzw. mehr als einem Drittel der Untersuchungsflächen beigemischt (Table 2). Zusätzlich fanden sich mit geringeren Anteilen *Acer platanooides*, *Ulmus glabra*, *Carpinus betulus*, *Tilia platyphyllos* und *Quercus robur*. Typische Straucharten wie *Crataegus laevigata*, *Rubus idaeus* oder *Daphne mezereum* sind in der Optimalphase dieser Wälder



**Abb. 2:** Beziehung zwischen dem pH-Wert (0 – 10 cm, in  $H_2O$  gemessen) und dem Grundflächenanteil der Buche (oben) bzw. der PAR-Transmissivität (rel. Lichtgenuss) und dem Shannon-Index der Krautschicht (ohne Gehölze der Baumschicht, Deckungsgrad-Bezug) im Göttinger Wald ( $n = 63$ ).

**Fig. 2:** Relationship between soil pH (0 – 10 cm,  $H_2O$  suspension) and the proportion of beech basal area (above) as well as the relationship between PAR transmissivity (relative irradiance intensity) and the Shannon index of the herb layer (without woody species of the tree layer) of the Göttinger Wald sites ( $n = 63$ ).

mit ihrer häufig hallenartigen Struktur selten. Vielmehr dominiert in der Strauchschicht die Naturverjüngung aus den in der Baumschicht vorherrschenden Arten. Die Krautschicht des typischen frischen Kalkbuchenwaldes (*Hordeleyo-Fagetum lathyretosum*) ist artenreich (im Mittel 22 Arten/400 m<sup>2</sup>, ohne Naturverjüngung, Table 3) und zeichnet sich vor allem im Frühjahr durch eine üppige Entwicklung von Geophyten (vor allem *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*) aus. Charakteristisch ist, dass neben den Kalkzeigern und Differentialarten des *Hordeleyo-Fagetum lathyretosum* (*Asarum europaeum*, *Crataegus laevigata*, *Daphne mezereum*, *Hepatica nobilis*, *Lathyrus vernus*, *Ranunculus auricomus* agg. u. a.) auch die Zeigerarten für lang anhaltend gute Wasserversorgung aus der *Circaea*-Gruppe (*Circaea lutetiana*, *Deschampsia cespitosa*, *Stachys sylvatica*) regelmäßig zu finden sind. Der Übergang von der kollinen Stufe zur montanen Stufe wird durch das gleichzeitige Auftreten von Arten der Tieflagen (*Hedera helix*, *Pulmonaria officinalis* agg., *Stellaria holostea*) und der höheren Lagen (*Cardamine bulbifera*, *Polygonatum verticillatum*, *Senecio ovatus*) deutlich (WINTERHOFF 1963, DIERSCHKE 1989a, 1989b, 2006, SCHMIDT 2005, Table 2).

#### 4.2 Zusammenhang zwischen Baumarten-diversität und Krautschichtdiversität

In der Baumschicht finden sich zwischen 1 und 5 Arten, in der Krautschicht (ohne Baumverjüngung) zwischen 13 und 33 Arten pro 400 m<sup>2</sup> Aufnahmeffläche (Table 3). Die Diversitätsparameter Shannon-Index ( $H'$ ) und Evenness (E) sowie der Buchen-Anteil unterscheiden sich zwischen grundflächen- und deckungsgradbezogenen Werten in der Baumschicht nur geringfügig (Table 3). Die Regressionsanalyse zeigt, dass zwischen der Diversität der Baumschicht und der Diversität der Krautschicht kein signifikanter Zusammenhang besteht (Table 4, Figure 1A/B). Gleiches gilt auch für die Beziehung zwischen dem Buchen-Anteil und der Diversität der Krautschicht (Table 4). Aus Gründen der Übersichtlichkeit

werden bei den weiteren regressionsanalytischen Auswertungen nur noch der Shannon-Index und der Buchen-Anteil der Baumschicht (jeweils bezogen auf die Grundfläche) sowie der Shannon-Index der Krautschicht als unabhängige Variable berücksichtigt.

#### 4.3 Zusammenhänge zwischen der Diversität, Umweltparametern und Produktivität der Krautschicht

Die pH-Werte bewegen sich zwischen dem Austausch- und Carbonat-Pufferbereich (pH 4,9 – 7,4, im Mittel 6,3) (Table 3) und weisen dabei auf Grund der kleinräumigen Heterogenität der Bodenverhältnisse eine starke Streuung auf (mittlerer Variationskoeffizient der pH-Werte innerhalb der Untersuchungsflächen: 51 %). Der relative Lichtgenuss erreicht im Mittel 3,3 % der Freilandhelligkeit, zeigt dabei eine breite Spanne zwischen stark beschatteten (Minimum 1,1 % PAR-Transmissivität) und stärker aufgelichteten Untersuchungsflächen (Maximum 10,6 % PAR-Transmissivität, Table 3). Auch innerhalb der Flächen wechseln dunkle und hellere Teile stark (mittlerer Variationskoeffizient der PAR-Transmissivität innerhalb der Untersuchungsflächen: 47 %). Im Vergleich dazu variiert das über die Zeigerwerte nach ELLENBERG (2001) abgeleitete Wasser- und Stickstoffangebot nur wenig. Danach sind die Standorte einheitlich als frisch (mit schwacher Tendenz zu feucht) und mäßig stickstoffreich (mit Tendenz zu stickstoffreich) anzusprechen (Table 3).

Die Regressionsanalyse zeigt, dass unter den Umweltparametern und den Parametern der Baumschicht einzig zwischen dem pH-Wert und dem Buchen-Anteil ein signifikanter Zusammenhang besteht (Table 5): mit zunehmendem Buchen-Anteil sinkt der pH-Wert im oberen Mineralboden (Figure 2). Zwischen der Bodenvegetation und den Umweltparametern ergab sich dagegen ein gesicherter Zusammenhang beim relativen Lichtgenuss: mit zunehmenden Strahlungsangebot erhöht sich der Shannon-Index für

die Krautschicht (Table 5, Figure 2). Der Shannon-Index der Krautschicht zeigt einen schwach negativen Trend zur kleinräumigen Variabilität des Strahlungsangebots auf den Untersuchungsflächen ( $r = -0,247$ ,  $p = 0,051$ ), aber keinen Zusammenhang zur kleinräumigen Heterogenität des pH-Werts ( $r = 0,147$ ,  $p = 0,251$ ).

Die oberirdische Biomasse der Krautschicht (ohne Naturverjüngung) erreicht im Mittel  $54 \text{ g/m}^2$  bei einer breiten Spanne zwischen  $16 \text{ g/m}^2$  und  $390 \text{ g/m}^2$  (Table 3). Geprägt durch eine sehr große Zahl von Einzelwerten mit unter  $100 \text{ g/m}^2$  und nur wenigen höheren Werten ergibt sich ein gesicherter, positiver Zusammenhang zwischen der Biomasse und der Diversität der Krautschicht (Table 6).

**Tab. 4:** Korrelationen zwischen der Diversität und dem Buchen-Anteil der Baumschicht und der Diversität der Krautschicht (ohne Baumarten in der Naturverjüngung).  $r$ : Spearman-scher Rangkorrelationskoeffizient ( $n = 63$ ). Es gibt keine signifikanten Zusammenhänge ( $p \leq 0,05$ ).

**Table 4:** Correlations between diversity and beech proportion of the tree layer and diversity of the herb layer (without woody species of the tree layer).  $r$ : Spearman's correlation coefficient ( $n = 63$ ). There are no significant correlations ( $p \leq 0,05$ ).

Krautschicht	Baumschicht	
	r	p
	Artenzahl	
Artenzahl	-0,140	0,274
Shannon	-0,094	0,463
Evenness	-0,048	0,707
	Shannon (Grundfläche)	
Artenzahl	-0,098	0,443
Shannon	-0,062	0,630
Evenness	-0,046	0,718
	Shannon (Deckungsgrad)	
Artenzahl	-0,101	0,430
Shannon	-0,062	0,632
Evenness	-0,034	0,793
	Evenness (Grundfläche)	
Artenzahl	-0,157	0,220
Shannon	-0,153	0,230
Evenness	-0,091	0,480
	Evenness (Deckungsgrad)	
Artenzahl	-0,145	0,258
Shannon	-0,131	0,307
Evenness	-0,070	0,588
	% Buchen-Anteil (Grundfläche)	
Artenzahl	0,150	0,241
Shannon	0,123	0,337
Evenness	0,066	0,606
	% Buchen-Anteil (Deckungsgrad)	
Artenzahl	0,111	0,387
Shannon	0,098	0,444
Evenness	0,049	0,705

#### 4.4 Verhalten einzelner Arten gegenüber Diversitäts- und Umweltparametern

Die prozentualen Deckungsgrade der häufigsten Krautschichtarten wurden mit der Diversität der Baumschicht,

dem Buchen-Anteil und den Umweltparametern auf eine signifikante Korrelation getestet (Table 7). Allgemein fallen die meist sehr schwachen Zusammenhänge auf (maximaler  $r$ -Wert  $0,378$ ,  $p = 0,002$ ,  $n = 63$ ). Eine signifikant positive Korrelation mit der Baumschicht-Diversität (Shannon-Index) ergibt sich für *Hypericum hirsutum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Lamium galeobdolon* und *Lathyrus vernus*. Signifikant negativ mit dem Buchen-Anteil ist *Hepatica nobilis*, mit dem pH-Wert *Hedera helix* korreliert. Mit zunehmender PAR-Transmissivität steigen die Deckungsgrade von *Arum maculatum* und *Anemone nemorosa*, während die von *Lathyrus vernus* und *Polygonatum multiflorum* signifikant abnehmen, wenn das Lichtangebot am Waldboden steigt. Nach den Feuchte-Zeigerwert von ELLENBERG (2001) erhöht sich mit steigender Bodenfrische der Deckungsgrad von *Milium effusum* und *Lathyrus vernus*, während er bei *Anemone nemorosa* abnimmt. Überraschend hoch ist die Zahl signifikanter Korrelationen mit der mittleren Stickstoffzahl: Positiv korreliert sind *Lathyrus vernus*, *Milium effusum*, *Dactylis polygama*, *Melica uniflora*, *Ranunculus auricomus* agg., *Polygonatum verticillatum*, *Deschampsia cespitosa* und *Pulmonaria officinalis* agg., während *Hedera helix*, *Arum maculatum* und (etwas überraschend) auch *Allium ursinum* negativ mit der mittleren Stickstoffzahl korreliert sind.

## 5 Diskussion

Wie auch schon von EWALD (2002), NEUMANN & STARLINGER (2001) und AUBERT et al. (2004) gezeigt, konnte in der aktuellen Studie kein Hinweis auf eine positive Wechselwirkung zwischen der Baum- und Krautschicht-Diversität gefunden werden. Im Gegensatz dazu stehen die Ergebnisse von McCUNE & ANTOS (1981), BRADFIELD & SCAGEL (1984), HERMY (1988), LEUSCHNER (1999), INGERPUU et al. (2003), FERRETTI et al. (2006) und MÖLDER et al. (2006, 2008a, 2008b, 2008c), die eine positive Beziehung zwischen Baumschicht- und Krautschicht-Diversität fanden. LEUSCHNER (1999), INGERPUU et al. (2003) und MÖLDER et al. (2008b, 2008c) sehen als entscheidenden Mechanismus dafür vor allem die chemischen und biologischen Interaktionen zwischen den beiden Vegetationsschichten an. Nach einer Literaturübersicht von BARBIER et al. (2008) sind vor allem die Streuqualität und die PAR-Transmissivität der Baumarten in ihrer Wirkung auf die Diversität der Bodenvegetation ausschlaggebend.

In der vorliegenden Untersuchung ist der pH-Wert im oberen Mineralboden negativ mit dem Buchen-Anteil korreliert. Zahlreiche Autoren (PIGOTT 1989, NORDEN 1994, FINZI et al. 1998, NEIRYNCK et al. 2000, AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, HAGEN-THORN et al. 2004, MÖLDER et al. 2008b, 2008c) weisen darauf hin, dass Buchen-Streu ebenso wie die Streu von Eichen (VAN OIJEN et al. 2005) zu Bodenversauerung mit geringerer Nährstoffversorgung führt. Laubstreu von *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* und *Prunus avium* führt dagegen zu günstiger Basenversorgung mit hohem pH-Wert (PIGOTT 1989, 1991, NORDEN 1994, AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, HAGEN-THORN et al. 2004, PODRAZSKY & REMES 2005, VAN OIJEN et al. 2005). Zusätzlich kann die Pumpwirkung von Bäumen in baumartenreichen Beständen dafür sorgen, dass die Oberböden basenreicher sind als in buchendominierten Wäldern. Besonders *Fraxinus excelsior* nimmt erhebliche Mengen an Calcium und Magnesium aus dem Unterboden auf und befördert sie über die Streu in den Oberboden (GORDON 1964). Schließlich meiden Kalk- und Basenzeiger in der Krautschicht den stärker versauerten Stammablaufbereich von

Buchen (WITTIG & NEITE 1985). Die negative Korrelation des typischen Kalkzeigers *Hepatica nobilis* mit dem Buchen-Anteil könnte so mit den veränderten bodenchemischen Bedingungen und einer kleinflächig verstärkten Versauerung im Oberboden erklärt werden (NEITE & WITTIG 1985, FALKENGREN-GRERUP 1989). Auswirkungen auf die Diversität der Krautschicht der Buchen-Edellaubholz-Mischwälder im Göttinger Wald hat diese räumliche bodenchemische Heterogenität aber ebenso wenig wie auch zwischen dem pH-Wert und der Krautschicht-Diversität kein Zusammenhang besteht. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von BRUNET et al. (1996, 1997), HÄRDTLE et al. (2003), BORCHSENIUS et al. (2004), FERRETTI et al. (2006) und MÖLDER et al. (2008b), wonach in artenreichen Buchen- und Eichen-Hainbuchenwäldern (Verband *Fagion sylvaticae* und *Carpinion betuli*) eine gesicherte Korrelation zwischen dem pH-Wert und der Krautschicht-Diversität besteht. Allerdings war in diesen Untersuchungen das jeweilige Standorts- und Vegetationsspektrum deutlich breiter als in der vorliegenden Untersuchung mit seiner bewussten Konzentration auf das *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* auf flachgründigen, wenig lösslehmbeeinflussten Kalkstein-Verwitterungsböden. Auch die fehlende Beziehung zwischen der Krautschicht-Diversität und der mittleren Stickstoffzahl nach ELLENBERG (2001) unterstreicht, dass die bodenchemischen Bedingungen nicht entscheidend für Unterschiede im Artenreichtum der Kalkbuchenwälder sind. Gleiches gilt auch für den Wasserhaushalt.

Eine gesicherte positive Beziehung ergibt sich dagegen zwischen Krautschicht-Diversität und Lichtangebot. Im Gegensatz zum Hainich, wo in den geschlossenen, seit langem

nicht mehr bewirtschafteten Laubwäldern unabhängig von der Baumartenzusammensetzung nur eine PAR-Transmissivität zwischen 0,8 und 3,5 % gemessen wurde (MÖLDER et al. 2008b, 2008c), reicht die Spanne in den meist bewirtschafteten Beständen im Göttinger Wald von 1,1 bis 10,6 %. Geschlossene Buchenwälder erreichen nach ELLENBERG (1996) und LEUSCHNER & HAGEMEIER (2003) im Sommer bei geschlossenem Laubdach eine PAR-Transmissivität von 1 – 3 %. Viele Buchenwaldarten sind an diese Bedingungen angepasst oder schließen – wie die Frühjahrsgeophyten – ihre Entwicklung ab, bevor das Laubdach geschlossen ist (HELLMOLD & SCHMIDT 1989, ELLENBERG 1996). Nach HÄRDTLE et al. (2003) und SCHMIDT (2005) hat der Lichtfaktor keinen Einfluss auf die Diversität der Krautschicht, solange keine Arten auftauchen, die auch außerhalb des geschlossenen Waldes gedeihen. Dies trifft sowohl auf den Hainich als auch für nicht mehr bewirtschaftete Buchennaturwaldreservate zu, wo die Waldbodenvegetation nur sehr wenige Arten der Waldverlichtungen, der Waldränder und des Offenlandes enthält (SCHMIDT 2005, MÖLDER et al. 2006). Im Göttinger Wald mit seinen größeren, forstwirtschaftlich bedingten Lücken treten Auflichtungszeiger und Offenlandarten verstärkt auf und sorgen dafür, dass die Diversität der Krautschicht mit dem Lichtangebot ansteigt. Allerdings ist die Reaktion der häufigeren Krautschichtarten auf das Lichtangebot nicht einheitlich, nicht zuletzt deshalb, weil sich die im Wirtschaftswald vorhandenen Lücken durch die hohe Plastizität der Buchenkronen rasch wieder schließen bzw. das Lichtangebot durch eine sich zügig emporwachsende Naturverjüngung rasch wieder reduziert wird (LAMBERTZ & SCHMIDT 1999, KOMPA & SCHMIDT 2006). Dementsprechend übt auch die kleinräumige Heterogenität im Lichtangebot für die Krautschicht, die oft

**Tab. 5:** Korrelationen zwischen der Diversität (Shannon-Index  $H'$ , Grundfläche) und dem Buchen-Anteil der Baumschicht sowie der Diversität der Krautschicht (Shannon-Index  $H'$ ) und Umweltparametern. *r*: Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient bzw. Korrelationskoeffizient nach Pearson (kursiv). Signifikante Zusammenhänge sind fett markiert ( $p \leq 0,05$ ;  $n = 63$ ).

**Table 5:** Correlations between tree and herb layer diversity (Shannon index  $H'$ ), the proportion of beech and environmental parameters. Underlying tree layer data are based on basal area. *r*: Spearman's correlation coefficient or Pearson's correlation coefficient (italic). Significant correlations are marked in bold text ( $p \leq 0,05$ ;  $n = 63$ ).

	Baumschicht $H'$		% Buchen-Anteil		Krautschicht $H'$	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
pH-Wert 0 – 10 cm ( $H_2O$ )	0,234	0,065	<b>-0,347</b>	<b>0,005</b>	0,094	0,466
Relativer Lichtgenuss	<i>-0,168</i>	<i>0,189</i>	<i>0,108</i>	<i>0,400</i>	<b>0,388</b>	<b>0,002</b>
Zeigerwert Wasser	<i>-0,044</i>	<i>0,730</i>	<i>0,116</i>	<i>0,366</i>	<i>0,042</i>	<i>0,744</i>
Zeigerwert Stickstoff	<i>-0,086</i>	<i>0,503</i>	<i>0,107</i>	<i>0,403</i>	<i>-0,038</i>	<i>0,770</i>

**Tab. 6:** Korrelationen zwischen den Diversitäts- und Standortparametern mit der Produktivität der Krautschicht. *r*: Spearmanscher Rangkorrelationskoeffizient bzw. Korrelationskoeffizient nach Pearson (kursiv). Signifikante Zusammenhänge sind fett markiert ( $p \leq 0,05$ ,  $n = 63$ ).

**Table 6:** Correlations between diversity as well as environmental parameters and herb layer productivity. *r*: Spearman's correlation coefficient or Pearson's correlation coefficient (italic). Significant correlations are marked in bold text ( $p \leq 0,05$ ,  $n = 63$ ).

	Oberirdische Biomasse Krautschicht ( $g/m^2$ )	
	<i>r</i>	<i>p</i>
Baumschicht $H'$	<i>-0.103</i>	<i>0.424</i>
Buchen-Anteil (%)	<i>0.110</i>	<i>0.390</i>
Krautschicht $H'$	<b>0.401</b>	<b>0.001</b>
pH-Wert 0 - 10 cm ( $H_2O$ )	<i>0.023</i>	<i>0.857</i>
Relativer Lichtgenuss	<i>0.024</i>	<i>0.854</i>
Zeigerwert Wasser	<i>0.010</i>	<i>0.936</i>
Zeigerwert Stickstoff	<i>-0.023</i>	<i>0.856</i>

**Tab. 7:** Korrelationen von Krautschichtarten mit der Diversität der Baumschicht und Umweltparametern. *r*: Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient bzw. Korrelationskoeffizient nach Pearson (kursiv). Aufgeführt sind nur die Arten, die mit einer Steigkeit von mehr als 10 % (Vergl. Tab. 2) vertreten waren und bei denen zumindest eine Korrelation signifikant war (fett markiert,  $p \leq 0,05$ ,  $n = 63$ ).

**Table 7:** Correlations between herb layer species and tree layer diversity as well as environmental parameters. *r*: Spearman's correlation coefficient or Pearson's correlation coefficient (italic). Indicated are only the most important species (at least 10 % frequency, see table 2) and at least one significant correlation (marked in bold text;  $p \leq 0,05$ ,  $n = 63$ ).

	Baumschicht H'		% Buchen-Anteil		pH-Wert		Licht (PAR)		Wasser (mF)		Stickstoff (mN)	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
<i>Hypericum hirsutum</i>	<b>0,298</b>	<b>0,018</b>	-0,202	0,112	0,183	0,151	-0,180	0,158	-0,091	0,480	0,139	0,278
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	<b>0,272</b>	<b>0,031</b>	-0,222	0,080	0,118	0,356	-0,184	0,150	0,028	0,827	0,237	0,061
<i>Lamium galeobdolon</i>	<b>0,258</b>	<b>0,041</b>	-0,217	0,087	0,036	0,780	-0,163	0,202	-0,027	0,836	0,136	0,288
<i>Lathyrus verrus</i>	<b>0,251</b>	<b>0,047</b>	-0,247	0,051	0,203	0,110	<b>-0,337</b>	<b>0,007</b>	<b>0,277</b>	<b>0,028</b>	<b>0,365</b>	<b>0,003</b>
<i>Hepatica nobilis</i>	0,050	0,695	<b>-0,273</b>	<b>0,030</b>	0,178	0,162	-0,132	0,302	0,076	0,553	0,054	0,675
<i>Hedera helix</i>	-0,063	0,625	0,116	0,365	<b>-0,291</b>	<b>0,021</b>	0,006	0,964	-0,135	0,292	<b>-0,295</b>	<b>0,019</b>
<i>Polygonatum multiflorum</i>	-0,108	0,399	0,094	0,466	-0,029	0,821	<b>-0,283</b>	<b>0,024</b>	0,088	0,493	0,201	0,115
<i>Arum maculatum</i>	0,051	0,692	-0,053	0,677	-0,183	0,151	<b>0,267</b>	<b>0,034</b>	-0,068	0,594	<b>-0,373</b>	<b>0,003</b>
<i>Anemone nemorosa</i>	-0,099	0,442	0,106	0,409	-0,099	0,440	<b>0,295</b>	<b>0,019</b>	<b>-0,249</b>	<b>0,049</b>	-0,174	0,174
<i>Milium effusum</i>	-0,078	0,542	0,132	0,301	0,157	0,218	-0,131	0,306	<b>0,371</b>	<b>0,003</b>	<b>0,354</b>	<b>0,004</b>
<i>Dactylis polygama</i>	0,104	0,418	-0,042	0,742	0,194	0,128	-0,168	0,189	0,236	0,063	<b>0,378</b>	<b>0,002</b>
<i>Melica uniflora</i>	0,015	0,907	-0,006	0,961	0,238	0,060	-0,137	0,283	0,059	0,643	<b>0,364</b>	<b>0,003</b>
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	-0,098	0,443	0,032	0,804	0,132	0,302	-0,112	0,383	0,211	0,096	<b>0,342</b>	<b>0,006</b>
<i>Polygonatum verticillatum</i>	-0,119	0,351	0,060	0,640	0,087	0,498	-0,059	0,648	0,221	0,082	<b>0,340</b>	<b>0,006</b>
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0,043	0,741	-0,065	0,615	0,031	0,812	-0,167	0,190	0,087	0,497	<b>0,338</b>	<b>0,007</b>
<i>Pulmonaria officinalis</i> agg.	0,236	0,063	-0,216	0,089	0,176	0,167	-0,139	0,278	0,187	0,141	<b>0,307</b>	<b>0,014</b>
<i>Allium ursinum</i>	-0,116	0,364	0,106	0,409	-0,238	0,061	-0,111	0,388	0,126	0,324	<b>-0,291</b>	<b>0,021</b>

als wichtiger Faktor für die Diversität der Waldbodenvegetation angesehen wird (MEUSEL 1951/52, MESSIER et al. 1999), keinen Einfluss auf die Krautschicht-Diversität im Göttinger Kalkbuchenwald aus. Zusammen mit der fehlenden Beziehung zur kleinräumigen bodenchemischen Heterogenität trifft damit auch für Waldbodenvegetation nicht die Hypothese von HUSTON (1994) zu, nach der heterogene Umweltbedingungen auch kleinräumig eine wesentliche Ursache für eine höhere Artendiversität darstellen.

Ebenso wie im Hainich (MÖLDER et al. 2008a, 2008b) steigt auch im Göttinger Wald mit der Krautschicht-Diversität ihre oberirdische Biomasse. Allerdings fehlen im Göttinger Wald die positiven Beziehungen zur Baumschicht-Diversität, zur Basen- und Stickstoffversorgung sowie die negativen Beziehungen zum Buchen-Anteil, wie sie von MÖLDER et al. (2008b) für den Hainich nachgewiesen wurden. Gleichzeitig ist die Krautschicht-Biomasse im Göttinger Wald mit durchschnittlich 54 g/m<sup>2</sup> etwas stärker entwickelt als im Hainich (im Mittel 40 g/m<sup>2</sup>), was sich durch die stärkere Auflichtung, aber auch durch einen höheren Anteil an *Hedera helix* erklärt: diese Art hat im Göttinger Wald in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen (DIERSCHKE 2005a, 2005b, 2006, SCHMIDT submitted) und bildet auf einigen Untersuchungsflächen dichte Herden, so dass hier Biomassen bis zu 390 g/m<sup>2</sup> in der Krautschicht gemessen wurden, während es im Hainich (wo *H. helix* weniger als 1 % deckt, MÖLDER et al. 2006) maximal 77 g/m<sup>2</sup> waren. SCHMIDT et al. (1989) und BOLTE et al. (2004) geben für die Kalkbuchenwälder des Göttinger Waldes maximale oberirdische Krautschicht-Biomassen von 25 – 125 g/m<sup>2</sup> an (jeweils ohne stärkere Beteiligung von *Hedera helix*), die gleichzeitig eng mit der jeweiligen Nettoprimärproduktion korrelieren.

Vom Versuchsansatz und von den Vegetations- und Standortverhältnissen ähneln sich die Untersuchungen im Hainich (MÖLDER et al. 2006, 2008a, 2008b, 2008c) und Göttinger Wald. Umso überraschender ist das unterschiedliche Ergebnis (vergl. Abb. 1). Bei der Suche nach den Ursachen kommen folgende Gründe in Betracht:

#### 1. Methodik

Unterschiede in der Probeflächengröße für die Vegetationsaufnahme (400 m<sup>2</sup>) bestehen nicht, wohl aber für die Fläche, welche die Grundlage für die Bestimmung der Baumarten-Diversität darstellt. Auf Grund der Einbindung in ein größeres Verbundprojekt (Graduiertenkolleg 1086 der DFG: Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern, LEUSCHNER et al. 2008) wurde im Hainich die Baumarten-Diversität auf 2.500 m<sup>2</sup> bestimmt (Abb. 1). Die Baumartenzahl im Hainich mit bis zu 11 Arten in der Baumschicht ist sicher auch auf Grund dieser größeren Fläche höher als im Göttinger Wald. Ein Vergleich der Vegetationsaufnahmen (im Hainich maximal 7 Arten/400 m<sup>2</sup>, im Mittel 3,4 Arten/400 m<sup>2</sup> in der Baumschicht; im Göttinger Wald bis zu 5 Arten/400 m<sup>2</sup> in der Baumschicht mit einer mittleren Artenzahl von 2,2 Arten/400 m<sup>2</sup> und des Shannon-Index als flächenunabhängiger Wert zeigen zwar immer noch höhere Werte für den Hainich (max. H' 1,88 in der Baumschicht) gegenüber dem Göttinger Wald (max. H' 1,57 in der Baumschicht), relativiert damit aber den Einfluss der unterschiedlichen Probeflächengröße auf das

Ergebnis.

#### 2. Standorthomogenität

Um Baumarteneffekte von Standorteffekten trennen zu können, spielte für die Probeflächenauswahl die standörtliche Vergleichbarkeit der Untersuchungsflächen eine große Rolle. In den Muschelkalkgebieten Göttinger Wald und Hainich sind Lösslehmüberdeckungen und Tonanteile für die Bodenbildung besonders wichtig (MEYER 1987, MEIWES et al. 1981, MEIWES & BEESE 1988, GREITZE & FIEDLER 1996, SCHRAMM 2005). Im Göttinger Wald erfolgte die Probeflächenauswahl durchgehend nach den Angaben der vorliegenden Bodenkarte (vergl. Kap. 3) im Bereich flach- bis mittelgründigen Kalksteinverwitterungsböden ohne stärkere Lösslehmüberdeckung und einem Tonanteil im Feinboden von mehr als 35 % (THÖLE & MEYER 1979, MEIWES et al. 1981, BRUMME 1986), während im Hainich gutachterlich tiefgründige Parabraunerden oder Parabraunerden-Pseudogleye mit stärkerer Lösslehmüberdeckung ausgewählt wurden (MÖLDER et al. 2006, LEUSCHNER et al. 2008, GUCKLAND et al. in press). Für den Hainich hat sich herausgestellt, dass Lösslehmüberdeckung (mit 60 – 120 cm) und insbesondere die Tongehalte der Böden (mit 14 - 45 % in 20 – 30 cm Bodentiefe, GUCKLAND et al. in press) stärker als ursprünglich angenommen variieren. Daher wird die Baumarten-Diversität im Hainich sicher stärker auch durch die edaphischen Bedingungen geprägt als im Göttinger Wald.

#### 3. Geschichte und Bewirtschaftung

Mittelwald- und Plenterwald-Bewirtschaftung spielten auf Grund der Besitzverhältnisse und der landschaftlichen Einbindung im Hainich eine größere und längere Rolle als im Göttinger Wald, in dem bereits vor mehr als 150 Jahren die Umstellung auf die Hochwaldbewirtschaftung mit gezielter Förderung von Edellaubhölzern begann (WAGENHOFF 1975, 1991, MUND 2004). Nicht nur auf Grund der Standortsunterschiede, sondern auch auf Grund dieser Waldgeschichte nehmen im Hainich Eichen-Hainbuchenwälder (*Stellario-Carpinetum*) heute noch große Flächen ein (AHRNS & HOFFMANN 1998, MÖLDER et al. 2006), während sie im Göttinger Wald bereits von WINTERHOFF (1963) nur noch kleinflächig auftretend in besonders nährstoffreichen, bodenfeuchten Tälchen beschrieben und kartiert wurden. In Landschaftsräumen, in denen das naturnähere *Hordelymo-Fagetum* und das durch Mittelwaldwirtschaft geprägte *Stellario-Carpinetum* auf vergleichbaren Standorten untersucht wurden, war die Krautschicht im *Stellario-Carpinetum* immer artenreicher als im *Hordelymo-Fagetum*. So lagen die Artenzahlen in westfälischen Eichen-Hainbuchen-Wäldern um 60 % (LOHMEYER 1967, GOLISCH 1996), in niedersächsischen Eichen-Hainbuchen-Wäldern um 11 – 36 % (SOMMER 1971, DIERSCHKE 1985, ZACHARIAS 1996) und im Hainich sogar um 115 % über denen der vergleichbaren Waldgersten-(Kalk)-Buchenwälder (MÖLDER et al. 2006). Die Untersuchungsflächen im Göttinger Wald liegen in bewirtschafteten Wäldern. Eine Ausnahme bilden die Flächen im Naturwald Hünstollen und der Langzeitversuchsfläche Göttinger Wald, auf denen



seit mehreren Jahrzehnten keine forstliche Nutzung mehr stattfindet. Hier nahmen die Artenzahlen in der Krautschicht während der letzten Jahrzehnte kontinuierlich ab, was auf die fehlende Holzernte zurückzuführen ist, wodurch die Öffnung des Kronendaches, eine kleinflächige Heterogenität des Lichtangebots und häufigere Störungen des Waldbodens unterblieben (SCHMIDT 2005, submitted, DIERSCHKE 2006). Da bei der Probeflächenauswahl jedoch darauf geachtet wurde, dass sowohl im Wirtschaftswald als auch im Nichtwirtschaftswald Buchenreinbestände und Mischbestände aus zwei bzw. drei und mehr Baumarten gleichstark vertreten waren (vgl. Kap. 3, Table 1), dürfte im Vergleich zu den übrigen Einflussgrößen der Bewirtschaftungseffekt auf die Krautschicht-Diversität eher als gering einzustufen sein.

4. Beteiligte Baumarten, insbesondere Rolle der Linde  
Schließlich ist das Spektrum der beteiligten Baumarten im Hainich und im Göttinger Wald unterschiedlich: Während Buche, Esche, Berg- und Spitzahorn in beiden Untersuchungsgebieten vergleichbar vertreten sind, gibt es im Hainich höhere Anteile von Hainbuche, Eiche und vor allem Linde (vorrangig *Tilia cordata*, aber auch *T. platyphyllos*, MÖLDER et al. 2006). Der Baumschicht-Anteil von *T. cordata* erreicht im Hainich bis zu 40 % der Stammzahl bzw. bis zu 50 % des Volumens (MÖLDER et al. 2008b, 2008c). Neben Unterschieden in der waldbaulichen Behandlung (Hochwald- versus Mittelwaldbewirtschaftung) ist die Zunahme der Winterlinde bei gleichzeitiger Abnahme der Buche im Hainich eng mit dem Tongehalt der Böden korreliert (MÖLDER et al. 2008c). Auf schweren, schlecht drainierten Tonböden herrscht die Winterlinde vor, während die Rotbuche auf diesen zeitweilig staunassen Parabraunerde-Pseudogleyen stark zurückgeht und mehr auf den schluffbetonten, tiefgründigen Löss-Parabraunerden zu finden ist (GUCKLAND et al. in press). Diese enge Bindung zwischen *T. cordata*, dem Tongehalt, der Staunässe und der Wechselfeuchte der Böden ist auch aus anderen lindenreichen Eichen-Hainbuchen-Wäldern (*Stellario-Carpinetum*) bekannt (SCHLÜTER 1968, BUTZKE 1979, PIGOTT 1991). Während *T. cordata* in einer geschlossenen Baumschicht die PAR-Transmissivität im Vergleich zu *Fagus sylvatica* nicht wesentlich verändert (LEUSCHNER & HAGEMEIER 2003), sorgt Linden-Streu – auch im Vergleich mit den im Göttinger Wald vorherrschenden Edellaubhölzern (*Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*) – für einen höheren pH-Wert und eine höhere Basensättigung im oberen Mineralboden, verbunden mit einer rascheren Mineralisation und einer geringeren Streuaufgabe (PIGOTT 1989, NORDEN 1994, HAGEN-THORN et al. 2004, PODZÁRSKÝ & REMEŠ 2005). Gemeinsam für beide Untersuchungen im Hainich und Göttinger Wald ist der negative Einfluss eines steigenden Buchen-Anteils auf die Bodenacidität, der darauf hindeutet, dass in Mischbeständen neben komplementären Wirkungen auch artspezifische Mechanismen wahrscheinlich sind (LOREAU & HECTOR 2001, TILMAN et al. 2006).

Die aufgeführten Gründe als Ursachen für die unterschiedlichen Ergebnisse im Hainich und Göttinger Wald mahnen

zur Vorsicht bei der Untersuchung und Bewertung von Diversitätsmerkmalen und ihrer Bedeutung für Ökosystemfunktionen (SCHERER-LORENZEN et al. 2005, VILÀ et al. 2005). Wälder sind nicht nur sehr komplexe Ökosysteme, mit ihrer räumlichen Ausdehnung, ihrer Langzeitdynamik und Langlebigkeit sind sie auch experimentell weniger leicht zugänglich als beispielsweise Grasländer (TILMAN et al. 1996, 2001, 2006, LEUSCHNER et al. 2008). Zusätzliche Untersuchungen von verschiedenen Standorten und Waldgesellschaften sind notwendig, um unser Wissen über die Zusammenhänge zwischen Diversität und Ökosystemfunktionen zu verbessern. Neben beschreibenden Untersuchungen sind dabei auch experimentelle Ansätze erforderlich, um die Verknüpfung von biotischen Interaktionen, Umweltfaktoren und historischen Einflüssen besser als bisher zu erkennen (BARBIER et al. 2008).

## Danksagung

Andrea Bauer und Heiko Rubbert waren eine große Hilfe bei der Gelände- und Laborarbeit. Andreas Parth unterstützte bei der Datenauswertung und Anfertigung der Abbildungen. Markus Bernhardt-Römermann, Andreas Mölder und zwei anonyme Gutachter sahen das Manuskript kritisch durch und gaben wertvolle Verbesserungsvorschläge. Gina Gemma Lopez korrigierte die englischen Übersetzungen. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

## Literatur

- AHRNS, C., HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963 – 1995. *Hercynia N.F.* **31**: 33-64.
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D., BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can. J. For. Res.* **34**: 233-248.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D., ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* **59**: 233-253.
- AUGUSTO, L., DUPOUEY, J.-L., RANGER, J. (2003): Effects of tree species on understorey vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann. For. Sci.* **60**: 823-831.
- BARBIER, S., GOSSELIN, F., BALANDIER, P. (2008): Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.* **254**: 1-15.
- BARTSCH, N., BAUHAUS, J., VOR, T. (2002): Effects of group selection and liming on nutrient cycling in an European beech stand on acidic site. In: DOHRENBUSCH, A., BARTSCH, N. (Eds.). *Forest Development – Succession, Environmental Stress and Forest Management*. Springer, Berlin: 109-142.
- BOLTE, A. (1999): Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff- und Nährelementvorräten der Waldbodenflora – Verfahren, Anwendung und Schätztafeln. *Forstwiss. Beitr. Tharandt* **7**: 1-129.
- BOLTE, A. (2006): Biomasse- und Elementvorräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II). *Ber. Forstsch. Waldökosysteme* **B72**: 1-29.

- BOLTE, A., IBISCH, P.L. (2007): Neun Thesen zu Klimawandel, Waldbau und Waldnaturschutz. *AFZ-Der Wald* **62**: 572-576.
- BOLTE, A., LAMBERTZ, B., STEINMEYER, A., KALLWEIT, R., MEESENBURG, H. (2004): Zur Funktion der Bodenvegetation im Stoffhaushalt von Wäldern – Studien auf Dauerbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. *Forstarchiv* **75**: 207-220.
- BORCHSENIUS, F., NIELSEN, P.K., LAWESSON, J.E. (2004): Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. *Plant Ecol.* **175**: 121-135.
- BRADFIELD, G.E., SCAGEL, A. (1984): Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine spruce-fir forests, southeastern British Columbia. *Vegetatio* **55**: 105-114.
- BRÜNN, S. (1999): Untersuchungen zum Mineralstoffhaushalt von *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth in stickstoffbelasteten Kiefernwäldern. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme* **A160**: 163 S.
- BRUMME, R. (1986): Modelluntersuchungen zum Stofftransport und Stoffumsatz in einer Terra fusca-Rendzina auf Muschelkalk. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme* **A24**: 206 S.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. *For. Ecol. Manage.* **88**: 259-272.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1997): Pattern and dynamics of ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. *Ecography* **20**: 513-520.
- BUDE, S. (2006): Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Bodenvegetation im nordwestdeutschen Tiefland. *Cuvillier, Göttingen*. 111 S.
- BUTZKE, H. (1979): Bodenkundliche und vegetationskundliche Untersuchungen in den lindenreichen Stieleichen-Hainbuchenwäldern (*Stellario-Carpinetum*) der südlichen Niederrheinischen Bucht. *Phytocoenologia* **6**: 403-423.
- CASPER, B.B., JACKSON, R.B. (1997): Plant competition underground. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **28**: 545-570.
- COLL, L., BALANDIER, P., PICON-COCHARD, C., PRÉVOSTO, B., CURT, T. (2003): Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* **60**: 593-600.
- DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. *Tuexenia* **5**: 491-521.
- DIERSCHKE, H. (1989a): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **1**: 107-148.
- DIERSCHKE, H. (1989b): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 131-143.
- DIERSCHKE, H. (2005a): Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. *Hoppea* **66**: 187-206.
- DIERSCHKE, H. (2005b): Laurophyllisation – auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **17**: 151-168.
- DIERSCHKE, H. (2006): Long-term dynamics in the herb layer of a calcareous beech forest: investigations of permanent plots, 1981-2001. *Pol. Bot. Stud.* **22**: 165-172.
- DIERSCHKE, H., BOHN, U. (2004): Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa. *Tuexenia* **24**: 19-56.
- EBRECHT, L. (2005): Vegetation, Standortverhältnisse und Ausbreitungsbiologie von Pflanzen auf Rückegassen und Waldwegen im Göttinger Wald und im Solling. *Cuvillier, Göttingen*. 317 S.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 1096 S.
- ELLENBERG, H. (2001): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne *Rubus*). *Scripta Geobot.* **18**: 9-166.
- EWALD, J. (2002): Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* **32**: 85-100.
- FALKENGREN-GRERUP, U. (1989): Effect of stemflow on beech forest soils and vegetation in southern Sweden. *J. Appl. Ecol.* **26**: 341-352.
- FERRETTI, M., CALDERISI, M., AMORIELLO, T., BUSSOTTI, F., CANULLO, R., CAMPETELLA, G., COSTANTINI, A., FABBIO, G., MOSELLO, R. (2006): Factors influencing vascular species diversity in the CONECOFOR permanent monitoring plots. *Ann. Ist. Sper. Selv.* **30**: 97-106.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., VAN BREEMEN, N. (1998): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. *Ecol. Appl.* **8**: 447-454.
- FRITZ, P. (2006): Ökologischer Waldumbau in Deutschland – Fragen, Antworten, Perspektiven. *Oekom, München*. 351 S.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (Eds.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands. – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:1.000.000. *Mitt. Ver. forstl. Standortskd. u. Forstpflanzenzücht.* **43**: 1-324.
- GOLISCH, A. (1996): Buchenwälder im Kreis Lippe (NRW) mit einer Übersicht über die *Quercus-Fagetea*. *Tuexenia* **16**: 3-24.
- GORDON, A.G. (1964): The nutrition and growth of ash, *Fraxinus excelsior*, in natural stands in the English Lake District as related to edaphic site factors. *J. Ecol.* **52**: 169-187.
- GREITZKE, A., FIEDLER, H.J. (1996): Schuttdecken und Bodentypen entlang einer Catena auf Muschelkalk in Buchenbeständen des Hainich. *Arch. Nat.schutz Land.sch.forsch.* **34**: 257-268.
- GUCKLAND, A., BRAUNS, M., FLESSA, H., THOMAS, F.M., LEUSCHNER, C. (in press): Acidity, nutrient stocks and organic matter content in soils of a temperate deciduous forest with different abundance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Plant Nutr. Soil Sci.*
- HÄRDTLE, W., OHEIMB, G. VON, WESTPHAL, C. (2003): The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manage.* **182**: 327-338.
- HAGEN-THORN, A., CALLESEN, I., ARMOLAITIS, K., NIHLGARD, B. (2004): The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *For. Ecol. Manage.* **195**: 373-384.
- HANDBUCH FORSTLICHE ANALYTIK (2006): Eine Loseblatt-Sammlung der Analysenmethoden im Forstbereich. Gutachterausschuss Forstliche Analytik. Grundwerk Juni 2005, mit Ergänzungen 1 und 2, Juli 2006.
- HELLMOLD, C., SCHMIDT, W. (1989): Energiegehalt und Energiebilanz der Krautschicht. *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 177-188.

- HERMY, M. (1988): Correlation between forest layers in mixed deciduous forests in Flanders (Belgium). In: DURING, H.J., WERGER, M.J.A., WILLEMS, H.J. (eds.): Diversity and Pattern in Plant Communities. SPB Academic Publishing, The Hague: 77-86.
- HÖVEMEYER, K. 1992: Die Dipterengemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes: eine siebenjährige Untersuchung. Zool. Jb. Syst. **119**: 225-260.
- HUSTON, M.A. (1994): Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 681 S.
- INGERPUU, N., VELLAK, K., LIIRA, J., PÄRTEL, M. (2003): Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment. J. Veg. Sci. **14**: 773-780.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2005): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. Forstarchiv **77**: 3-19.
- LAMBERTZ, B., SCHMIDT, W. (1999): Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein – Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. Verh. Ges. Ökol. **29**: 81-88.
- LEUSCHNER, C. (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **11**: 109-131.
- LEUSCHNER, C., HAGEMEIER, M. (2003): Funktionale Diversität mitteleuropäischer Baumarten. Kl. Senckenberg-Reihe **45**: 163-170.
- LEUSCHNER, C., JUNGKUNST, H.F., FLECK, S. (2008): Functional role of forest diversity: Pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. Bas. Appl. Ecol. (doi: 10.1016/j.baee.2008.06.001)
- LOHMEYER, W. (1967): Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kernmünsterlandes und einige seiner Kontaktgesellschaften. Schr.reihe Veg.kd. **2**: 161-180.
- LOREAU, M., HECTOR, A. (2001): Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. Nature **412**: 72-76.
- LÜPKE, B. v. (2004): Risikominderung durch Mischwälder und naturnaher Waldbau: ein Spannungsfeld. Forstarchiv **75**: 43-50.
- MAGURRAN, A.E. (2004): Measuring Biological Diversity. Blackwell, Malden, Oxford, Carlton. 256 S.
- MCCUNE, B., ANTOS, J.A. (1981): Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana. Ecology **62**: 1196-1204.
- MEIWES, K.J., BEESE, F., PRENZEL, J. (1981): Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. Mitt. Dtsch. Bodenk. Ges. **32**: 609-622.
- MEIWES, K.J., BEESE, F. (1988): Ergebnisse der Untersuchung des Stoffhaushaltes eines Buchenwaldökosystems auf Kalkgestein. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme **B9**: 1-141.
- MESSIER, C., PARENT, S., BERGERON, Y. (1999): Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. J. Veg. Sci. **9**: 511-520.
- MEUSEL, H. (1951/52): Die Eichen-Mischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes. Wiss. Z. d. Martin-Luther- Univ. Halle-Wittenberg **1**: 49-72.
- MEYER, P., GUERICKE, M., HILLEBRAND, K. (1999): Eigendynamische und gesteuerte Waldentwicklung im Kalk-Buchenwald. Ein Vergleich des Naturwaldes Hünstollen und der Wuchserie Buche/Edellaubbäume im Forstamt Bovenden. Forst Holz **54**: 48-54.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, SCHMIDT, W. (2006): Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. Waldökologie online **3**: 83-99.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008a): Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Krautschichtproduktivität in Laubwäldern. Naturschutz u. Biol. Vielfalt **20**: 139-144.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008b): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? For. Ecol. Manage. **256**: 272-281.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008c): Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. Allg. Forst- Jagdztg. (im Druck).
- MORRIS, L.A., MOSS, S.A., GARBETT, W.S. (1993): Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. For. Sci. **39**: 166-187.
- MROTZEK, R. (1998): Wuchsdynamik und Mineralstoffhaushalt der Krautschicht in einem Buchenwald auf Basalt. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme **A152**: 197 S.
- MUND, M. (2004): Carbon pools of European beech forests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management. Ber. Forschungsz. Waldökosysteme **A189**: 256 S.
- NAGEL, U., WUNDERLICH, H.-G. (1976): Geologisches Blockbild der Umgebung von Göttingen. 2. Aufl. Forsch. Landes-u. Volkskde. Reihe **A91**: 50 S.
- NEIRYNCK, J., MIRTICHEVA, S., SIOEN, G., LUST, N. (2000): Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy soil. For. Ecol. Manage. **133**: 275-286.
- NEITE, H., WITTIG, R. (1985): Korrelation chemischer Bodenfaktoren mit der floristischen Zusammensetzung der Krautschicht im Stammfußbereich von Buchen. Acta Oecol. **6**: 375-385.
- NEUMANN, M., STARLINGER, F. (2001): The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. For. Ecol. Manage. **145**: 91-106.
- NORDEN, U. (1994): Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. Scand. J. For. Res. **9**: 1-8.
- PETERSON, D.L., ROLFE, G.L. (1982): Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities. Am. Midl. Nat. **107**: 325-339.
- PIGOTT, C.D. (1989): The growth of lime *Tilia cordata* in an experimental plantation and its influence on soil development and vegetation. Q. J. For. **83**: 14-24.
- PIGOTT, C.D. (1991): *Tilia cordata* Miller. J. Ecol. **79**: 1147-1207.
- PODRÁZSKÝ, V.V., REMEŠ, J. (2005): Effect of forest tree species on the humus form state at lower altitudes. J. For. Sci. **51**: 60-66.
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N., v. LÜPKE, B. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7. Aufl., Ulmer, Stuttgart. 479 S.
- SCHAEFER, M. (2003): Diversität der Fauna in Wäldern – Gibt es Gesetzmäßigkeiten? Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. **15**: 169-179.

- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.-D. (Eds.) (2005): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin. *Ecol. Stud.* **176**: 299 S.
- SCHLÜTER, H. (1968): Zur systematischen und räumlichen Gliederung des *Carpinion* in Mittelthüringen. *Feddes Repert.* **77**: 117-141.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt am Beispiel von Wäldern. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **11**: 133-155.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *For. Snow Landsc. Res.* **79**: 111-125.
- SCHMIDT, W.: VEGETATION. In: BRUMME, R., KHANNA, P.K. (eds.): *Functioning and Management of European Beech Ecosystems. Results from site specific long-term studies*. *Ecol. Studies* (submitted).
- SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE, G., SCHULTZ, R. (1989): Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. *Verh. Ges. Ökol.* **17**: 145-157.
- SCHRAMM, J. (2005): Die Böden auf Muschelkalk. TLWJF (Ed.): *Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen*: 29-31.
- SOMMER, W.-H. (1971): *Wald- und Ersatzgesellschaften im östlichen Niedersachsen*. *Diss. Bot.* **12**: 101 S.
- SPIECKER, H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. *J. Environ. Managem.* **67**: 55-65.
- SPIECKER, H. (2006): Broadleaves for the future – a view from Central Europe. *Kungl. Skogs- och Lantbruksakademiens Tidskrift* **145**: 43-50.
- THÖLE, R., MEYER, B. (1979): Bodengenetische und -ökologische Analyse eines Repräsentativ-Areals der Göttinger Muschelkalk-Scholle als landschaftsökologische Planungsgrundlage. *Göttinger Bodenkundl. Ber.* **59**: 230 S.
- TILMAN, D., WEDIN, D., KNOPS, J. (1996): Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**: 718-720.
- TILMAN, D., REICH, P.B., KNOPS, J., WEDIN, D., MIELKE, T., LEHMAN, C. (2001): Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**: 843-845.
- TILMAN, D., REICH, P.B., KNOPS, J.M.H. (2006): Biodiversity and stability in a decade-long grassland experiment. *Nature* **441**: 629-632.
- VAN OIJEN, D., FEIJEN, M., HOMMEL, P.W.F.M., DEN OUDEN, J., VAN DER WAAL, B.H.C. (2005): Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Appl. Veg. Sci.* **8**: 155-166.
- VILÀ M., INCHAUSTI, P., VAYREDA, J., BARRANTES, O., GRACIA, C., IBANEZ, J.J., MATA, T. (2005): Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.-D. (Eds.): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*, Springer, Berlin. *Ecol. Stud.* **176**: 65-81.
- WAGENHOFF, A. (1975): Die Wirtschaft in Edellaubholz/Buchen-Mischbeständen auf optimalen Standorten im Forstamt Bovenden. *Aus dem Walde* **24**: 5-60.
- WAGENHOFF, A. (1991): Naturschutz und Naturwald im Staatswald des Forstamtes Bovenden. *Plesse-Archiv* **27**: 145-165.
- WECKESSER, M. (2003): *Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt*. Cuvillier, Göttingen. 157 S.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. *Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, II. Math.-Physik. Klasse, Jahrg.* **1962/2**: 79 S.
- WISSKIRCHEN, R., HAEUPLER, H. (1998): *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands* Ulmer, Stuttgart. 765 S.
- WITTIG, R., NEITE, H. (1985): Acid indicators around the trunk base of *Fagus sylvatica* in limestone and loess beechwoods: Distribution pattern and phytosociological problems. *Vegetatio* **64**: 113-119.
- YARIE, J. (1981): The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. *Ecology* **61**: 1498-1514.
- ZACHARIAS, D. (1996): Flora und Vegetation von Wäldern der *Quercus-Fagetea* im nördlichen Harzvorland Niedersachsens – unter besonderer Berücksichtigung der Eichen-Hainbuchen-Mittelwälder. *Nat.schutz Landsc.pfl. Niedersachs.* **35**: 1-150.

Submitted: 28.3.2008  
 Reviewed: 23.6.2008  
 Accepted: 22.7.2008

#### Autorenanschriften:

Prof. Dr. Wolfgang Schmidt\*, Mario Streit  
 Georg-August-Universität Göttingen  
 Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen  
 Büsgenweg 1  
 D-37077 Göttingen

\*Korrespondierender Autor:  
 Telefon: +49 551 39-3675  
 Fax: +49 551 39-3270  
 E-mail: [wschmid1@gwdg.de](mailto:wschmid1@gwdg.de)



## The BIOKLIM Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding in a temperate montane forest – The conceptual framework

Claus Bässler, Bernhard Förster, Christoph Moning and Jörg Müller

### Abstract

*To understand the rapid rate of change in global biodiversity, it is necessary to analyse the present condition of ecosystems and to elucidate relationships of species to their environment. The BIOKLIM Project (Biodiversity and Climate Change Project) is intended to close this gap in our knowledge of montane and high montane forests of Central European low mountain ranges, one of the most threatened mixed montane systems worldwide. The Bavarian Forest National Park is characterised by its altitude range of ca. 800 m and a strongly developed gradient of forest structure. Relicts of old growth forests (areas of former local nature reserves) and dead stands, mostly killed by bark beetles, are accompanied by widely varying levels of woody debris and light. The gradients comprise a wide range of abiotic and forest structure factors, making the study area well suited for a multidisciplinary investigation of biodiversity. Unconstrained ordination (CA) of six taxa (vascular plants, wood inhabiting fungi, birds, carabids, spiders and molluscs) indicate the altitudinal gradient to be the main driver for distribution patterns of species assemblages.*

*Objectives, structure, study design and data sampling of the BIOKLIM Project are described in detail. We set up 293 sampling plots along four main straight transects following the altitudinal gradient. All abiotic and stand structure data regarded as relevant are available for each plot. Vascular plants, wood inhabiting fungi and birds were sampled or mapped on all 293 plots. For the other 22 investigated taxa we used subsamples pre-stratified according to the sampling methods. The necessity of dealing with spatial autocorrelation, arising from sampling along linear transects, is described. Finally, study approach of our biodiversity project is compared with others involving altitudinal gradients. Worldwide, only a few multidisciplinary biodiversity studies have been previously conducted on long altitudinal gradients. However, in most cases sampling techniques were similar to ours, which allows comparison of results between continents.*

*Keywords: Climate Change, Biodiversity, species-environment relationships*

### Zusammenfassung

Um die rasante Veränderung globaler Biodiversität zu verstehen, ist es erforderlich, den gegenwärtigen Zustand von Ökosystemen zu analysieren und die Zusammenhänge zwischen Arten und deren Umwelt aufzulösen. Das BIOKLIM-Projekt (Biodiversität und Klima Projekt) hat zum Ziel, diese Wissenslücken für Wälder montaner und hochmontaner Mittelgebirge zu schließen. Der Nationalpark Bayerischer Wald ist neben dem Höhengradient (ca. 800 m) durch einen

starken Strukturgradient geprägt. Dieser resultiert aus Restvorkommen sehr alter Bestände (ehem. Naturschutzgebiete) sowie dem Wirken des Borkenkäfers seit ca. zwei Jahrzehnten und einem dadurch verbundenen z. T. sehr hohen Totholzvorrat. Die Gradienten umfassen eine breite Spanne von abiotischen Faktoren und Bestandesstrukturen und machen den Nationalpark zu einem gut geeigneten Untersuchungsgebiet für interdisziplinäre Biodiversitätsforschung. Korrespondenzanalysen (CA) für 6 taxonomische Gruppen (Gefäßpflanzen, Holzpilze, Vögel, Laufkäfer, Spinnen und Mollusken) machen die starke Abhängigkeit der Artengruppen vom Höhengradienten deutlich.

Es werden detailliert die Zielsetzungen, Projektaufbau, das Untersuchungsdesign sowie die Erfassungsmethoden des BIOKLIM-Projektes beschrieben. 293 Probepunkte wurden entlang von 4 Transekten, welche dem Höhengradienten folgen, eingerichtet. Zu jedem Probekreis stehen alle als relevant erachteten Daten zur Abiotik und Bestandesstruktur zur Verfügung. Gefäßpflanzen, Holzpilze und Vögel wurden auf allen 293 Probepunkten erfasst. Für die anderen 22 untersuchten Artengruppen wurde in Abhängigkeit von der Methode ein stratifiziertes Design gewählt. Lösungsansätze zum Umgang mit Autokorrelation, die durch die Anordnung von Probekreisen entlang von Linien (Transekten) bedingt ist, werden dargestellt. Schließlich wird das BIOKLIM-Projekt mit den wenigen weltweiten Biodiversitätsprojekten verglichen und diskutiert. In den meisten Fällen sind die Erhebungsmethoden ähnlich, sodass Vergleiche der Ergebnisse zwischen verschiedenen Kontinenten möglich werden.

Schlüsselwörter: Klimawandel, Biodiversität, Arten-Umwelt-Beziehung

### Introduction

Loss of habitat and living space has accelerated enormously in the last few decades, caused by changes in land use and global climate. Destruction takes place faster than our understanding of natural systems improves (WILSON 1992). Global biodiversity is changing at an unprecedented rate as a complex response to several changes induced by humans in the global environment (SALA et al. 2000, TRAVIS 2002, HOOPER et al. 2005). As a result of this rapid rate of change there is a growing need to record and analyse the present state of ecosystems, to establish relationships of species to the environment, and to use this data for assessing and predicting further changes caused by anthropogenic influence (land use and climate change). It follows that a major challenge is to determine how biodiversity dynamics, ecosystem processes and abiotic factors correlate (LOREAU et al. 2001). Furthermore, there is a clear need to increase our ability to predict the consequences of environmental change (SUTHERLAND 2006). Averaged across all biomes (Boreal, Arctic, Grassland etc.), land use change and climate change are the driving factors which are expected to have the largest global impact on biodiversity by the year 2100 (SALA et al.

2000). Global air temperature increased in the 20<sup>th</sup> century by about 0.74K. The global trend is reflected in rapid atmospheric warming during the last decades. 11 of the last 12 years were the warmest since the measurement of climate parameters began (IPCC 2007b). This development has most probably been caused by anthropogenic greenhouse gas emissions, especially carbon dioxide (IPCC 2007b). Latest scenarios predict further warming (IPCC 2007b). The probable value for the lowest scenario until the end of this century is an increase of 1.8 K (1.1 – 2.9 K) and for the highest 4.0 K (2.4 – 6.4 K). According to this assessment, the northern hemisphere has been most affected by the past temperature increase and will be strongly affected in future. It is difficult to measure the impacts of increasing air temperature on biodiversity. Despite this, there is broad evidence that anthropogenic climate change will lead to massive species extinction (BAKKENES et al. 2002, LEUSCHNER & SCHIPKA 2004, SCHRÖTER et al. 2004, THOMAS et al. 2004, IPCC 2007a). Changes in plant or animal phenology as a result of climate change have already been made clearly evident by reliable long-term data (BEEBEE 1995, CRICK et al. 1997, AHAS 1999, CRICK & SPARKS 1999, MENZEL & FABIAN 1999, PARMESAN et al. 1999, SPARKS 1999, WALTHER et al. 2002, MENZEL 2003, MENZEL et al. 2006). Many studies reveal a coherent shift in distribution of species (PARMESAN et al. 1999, FRAHM & KLAUS 2000, HILL et al. 2002, PARMESAN 2003, WALTHER et al. 2005), but the potential effect on complex communities is little understood. The conventional approach of making assumptions and deriving models to make predictions about the consequences of environmental change is often unsatisfactory for complex problems and includes considerable uncertainties (HARRINGTON et al. 1999, IPCC 2001, SUTHERLAND 2006). We need significantly improved models of the effects of climate change on the distribution of species and habitats. To achieve this, ecological research on climatic tolerances of species and habitats needs to be intensified (SUTHERLAND et al. 2006). Furthermore, according to the latter study there is an urgent need to find out which species are the best indicators of the effects of climate change on natural communities, which habitats and species might be lost completely because of climate change, what time lags can be expected between climate change and ecological change, and what the likely relationship will be between the extent of climate change and the pattern of species extinction.

Current climate change predictions for the study area at a regional scale show increasing temperatures until the end of the 21st century. Hence a temperature increase of 1.7 – 2.1 K is expected (mean 2071 – 2100 compared to mean 1961 – 1990) (SPEKAT et al. 2007). Changes in precipitation will be moderate, decreasing by a maximum of about 6 % (SPEKAT et al. 2007).

More than half of Central Europe consists of mountain areas and most of these are low ranges covered by forest (CIPRA 2007). The aim of our studies is to contribute to the knowledge of expected effects of climate change on these low mountain range forest ecosystems in Central Europe. The biodiversity and climate-change project described here includes an altitudinal gradient representative of a considerable part of Central European forests (CIPRA 2007). Despite much discussion and a high level of research activity on assessing the impact of global change caused by temperature increase on biodiversity and natural systems in various disciplines there is still a major lack of knowledge on temporal and spatial scales as described by SUTHERLAND et al. 2006. To remedy this, biodiversity projects have recently

been started worldwide. Despite its relevance to policy makers, only a few studies involve integrated, multidisciplinary biodiversity research along altitudinal gradients (EPA 2007, IBISCA 2007, DORAN et al. 2003). Because mainly of the expected increase in temperature, a powerful effect on biological systems is very likely (IPCC 2007a) and the most significant effects of climate change will occur on a regional scale in the next 50 years.

## 1 Aims and structure of the BIOKLIM Project

The fundamental objective of our study is to quantify the dependency of various taxa on the environmental factors which are main determinants of their local distribution. The two dominant spatial gradients in the study area are altitude and frequency of forest structures. By the latter we mean characteristic structures that emerged through the protection of natural processes, such as areas rich in dead wood or alterations in canopy structure mainly created by the activity of bark beetles. The subjects addressed by the project may be divided into the complexes "Climate Change" and "Habitat Factors".

The steep altitudinal gradient recommends the study area for research work on the impacts of climate change, because changes will take place within a small area. Geographical variation in species assemblages is known to be tied strongly to climate (WILDENOW 1805). Distribution of many species is limited by altitude, as an expression of response to climate parameters or limitation of resources (GRABHERR et al. 1994, THEURILLAT & GUISAN 2001). The main priority of our study is to identify, through intensive study of the widest possible range of organisms, which species or groups are responding with greatest sensitivity to climate change. In this context the first step is to identify climate sensitive zones, in order to then focus on areas which are most sensitive to temperature increase. Climate sensitive zones are climate-induced ecological thresholds (MURADIN 2001) represented by defined altitudinal zones. The monitoring of these zones allows for early quantification of climate change effects because the most obvious changes take place here first as warming proceeds. On the basis of the data gathered we can model the impacts of climate change and verify scenarios by conducting effective monitoring in the region. Prediction of the extinction risk for high montane species using habitat modelling techniques (e.g. generalized linear models, for more detail see LAWLER et al. 2006) is one example of the possible uses for such data.

The second main objective of the project is to assess habitat factors responsible for species response variation; in particular, gradients in forest structure resulting from different types of management (from the extremes of continuous logging activity to process protection) affecting biodiversity are to be examined. The study site consists of extensive areas of forest which have not been used for decades or even for about a hundred years. Relicts of old growth forests and stands, parts of which have been killed by bark beetle attack, allow a broad span of woody debris availability and light conditions to be investigated. The significance of habitat parameters as drivers of biodiversity change revealed by our studies considerably improves the understanding of montane forest ecosystems. Based on this knowledge we can derive implications for management. The main questions are (i) how is terrestrial biodiversity affected by the protection of the natural processes that facilitate massive bark beet-

le infestations? (ii) What effect do huge amounts of coarse woody debris have on the build up of donor populations of highly endangered relict species of virgin forest, or endangered species in general? (iii) What are the consequences for biodiversity of measures against bark beetles? And finally (iv) Which habitat factors account for the occurrence of typical montane species and endangered species in low mountain range forest ecosystems and what conclusions can be drawn for multifunctional silvicultural treatment of these ecosystems?

After detecting the principal determinants in the system as a whole, it may be possible to answer further questions such as the impacts of climate change on taxonomical or functional groups. The ultimate aim of the study is to establish an empirical-statistical model of how species assemblages of different groups of organisms react to various scenarios of environmental change in low mountain range forests.

The well-documented samples and standardized sampling methods, together with the sensitive groups and species which these reveal (indicators), form a solid foundation for long term monitoring to detect environmental change and its impacts on a broad spectrum of forest inhabitants.

## 2 Study Area - Model Region

The Bavarian Forest National Park is situated in the German part of the Bohemian Forest, forming a homogenous landscape with the contiguous forests in the Czech Republic. This forest landscape is one of the largest in Central Europe. The highest ridges of the low mountain range form the watershed between the Danube and Elbe catchment areas. The Bavarian part of the Bohemian Massif is called the Inner Bavarian Forest.

The Bavarian Forest National Park (24235 ha) is located in the centre of the Inner Bavarian Forest and is about 98 % covered by forest (ELLING et al. 1987).

The region is characterized by montane and high montane areas within a vertical range of approximately 800 m (from 650 m to 1420 m a .s. l.). Slopes in the National Park have mainly a southwestern exposition. Long-term phases of weathering and erosion have led to rounded, elevated landforms. Below 900 m a.s.l., typical geomorphological elements are foothills, between 900 und 1100 m a. s. l. flat hillsides and valleys with steep hillsides dominate and between 1100 und 1400 m a. s. l. flat ridges are overtopped by summits

Geologically, the Bavarian Forest is the south-western part of the Bohemian Massif (Variscian basement) and consists essentially of granite and gneiss. Accordingly, soils are acidic, with dominantly sandy and loamy soils (particularly brown earths and podsols), and are partly covered with rocks. All altitudinal levels, but especially the valleys, are characterized by a persistent or intermittent water-table in both mineral and organic soils.

On a larger scale the Bavarian Forest belongs to the temperate zone and is characterized by atlantic and continental influences. The total annual precipitation is between 1200 und 1800 mm depending on altitude. Annual mean air temperature varies between 5.1°C per year in the valley sites, 5.8°C on hillsides and 3.8°C in the higher montane zones (NOACK 1979, BÄSSLER 2004).

At the lowest sites forest is characterized by *Picea abies* (83 %), *Fagus sylvatica* L. (5 %), *Abies alba* Mill. (5 %) and *Sorbus aucuparia* L. (2.4 %). The montane forest zone consists of *Picea abies* L. H.Karst (58 %), *Fagus sylvatica* L. (34 %) and *Abies alba* Mill. (3 %). The high montane zone is characterized by *Picea abies* L. H.Karst (90 %), *Sorbus aucuparia* L. (8 %) and *Fagus sylvatica* L. (2 %).

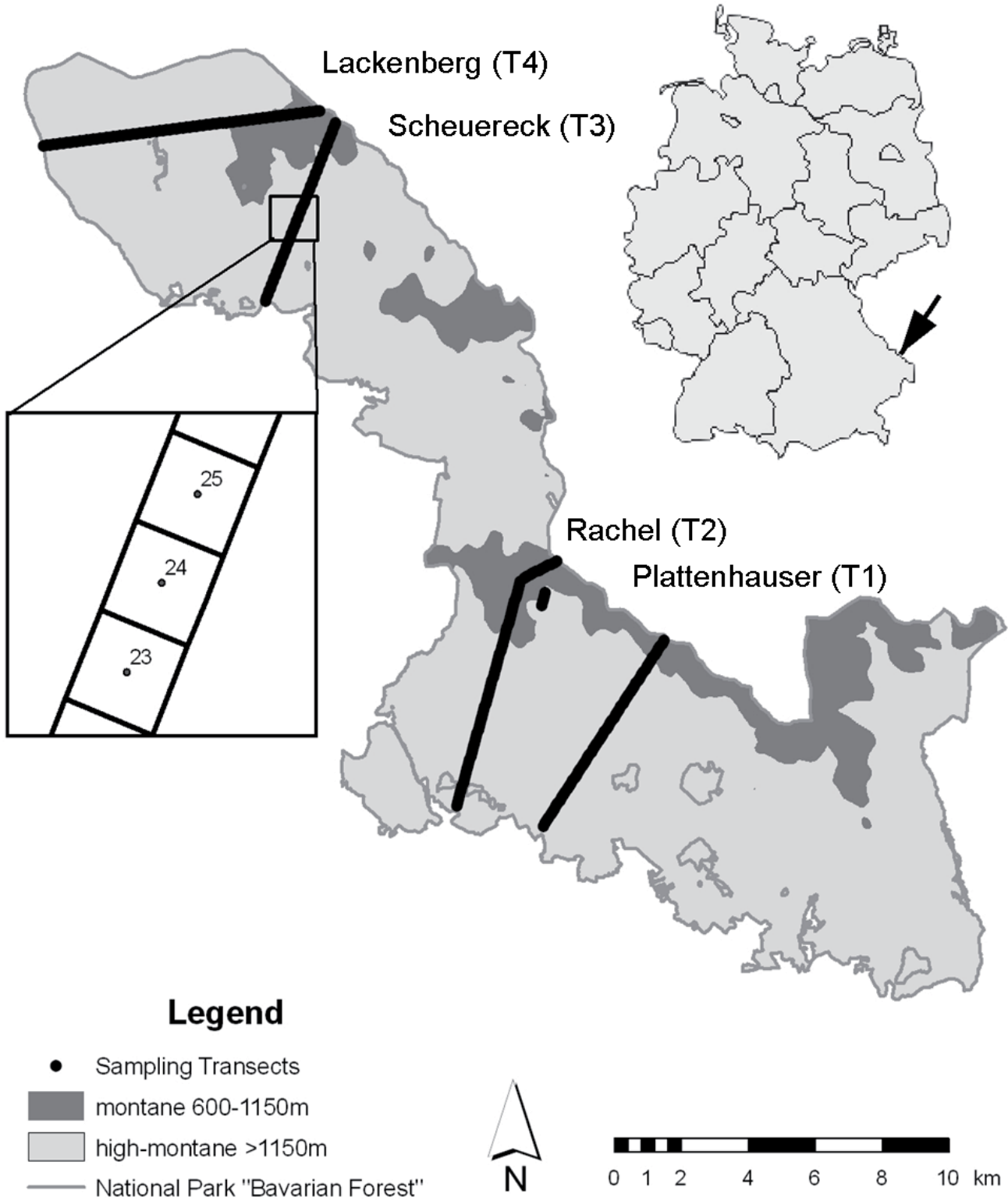
## 3 Study Design

We set up a total of 288 plots (Figure 1) along four straight transects (MEYER et al. 2001) following the altitudinal gradient (Figure 2). Five additional plots were installed beside the main transects to compensate for the lack of old growth forest samples at higher altitude. Thus the plots comprise various altitudinal ranges and forest structures. The four transects were selected by using a stratified random scheme. First imperative was to include within the straight transects from valleys to mountain tops the entire vertical gradient of the study area. As a result of the division of the National Park into two main areas of wilding and continuous management, we planned to set up two transects in each category. Finally, we balanced the lines in order to avoid autocorrelation in forest structure. We thus avoided, for example, a continuous or discrete change in the ages of stands along the altitudinal gradient. In general, the sampling design should contain an adequate number of replications (BERNSTEIN and ZALINSKI 1983), but design is also influenced by criteria of practicability and feasibility (LEYER and WESCHE 2006). The use of 293 plots ensures that the dataset contains gradual structural differences, which is not so with case studies. The number of plots investigated was decided upon as a result of the estimation of the expected range of environmental variables. A recommendation exists that use of 10 random samples

**Tab. 1:** Number of replications within the altitudinal range (100 m steps) for the entire sample plot design and the pre-stratified subsample plot designs.

Altitudinal range	293 sample plots	180 subsamples	113 subsamples	36 subsamples
< 700	31	14	7	2
700 – 799	64	31	22	5
800 – 899	60	20	12	5
900 – 999	23	22	14	3
1000 – 1099	27	25	17	6
1100 – 1199	33	23	15	5
1200 – 1299	31	25	13	6
1300 – 1399	24	20	13	4

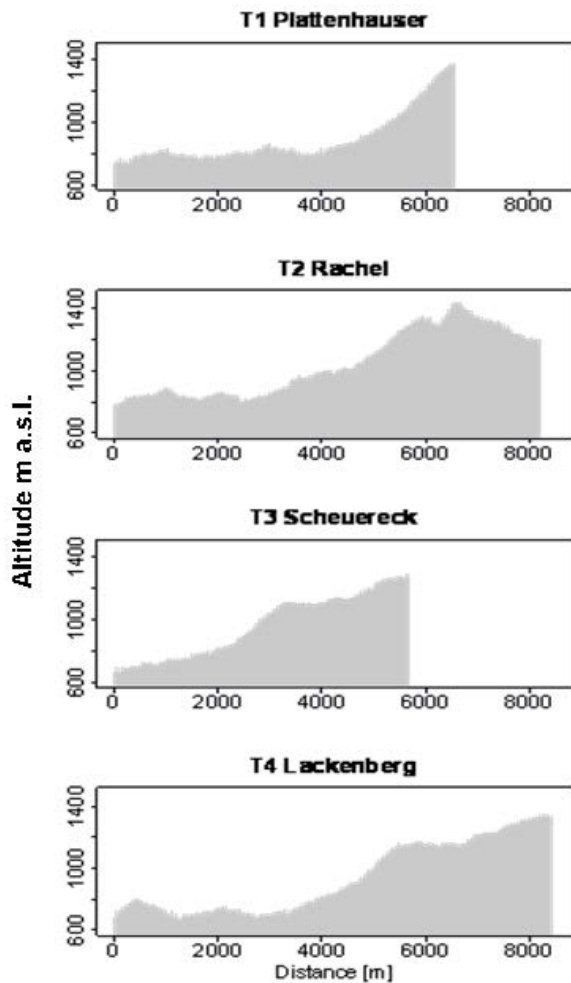




**Fig. 1:** Study area and study design of the sampling transects with indication of the boundaries of the montane and high montane zone.

per environmental explanatory variable is sufficient to ensure a balanced data frame (STEYERBERG et al. 2001). This equates the  $p/10$  rule of thumb with  $p = \min[\Sigma(\text{presences}, \Sigma(\text{absences}))]$  (GUISAN & ZIMMERMANN 2000). Our use of 293 sample plots and consideration of approximately 30 main explanatory variables (Table 3) satisfies these conditions. Due to difficult accessibility in the wilderness areas and

the involvement of many specialists, we decided to set up transects with a simple design which enables effective execution of sampling and mapping. A small path, cleared by chainsaw, connects all plots of a transect, thus reducing the risk of accidents and making fieldwork very effective. The choice of design results also from local research experience and a pilot study carried out in 2005 (one transect



**Fig. 2:** Vertical profiles of the four transects, from airborne laser scanner data.

**Tab. 2:** Number of plots, degree of management and core zone affected plots for the transects.

Transect	Number of plots		
	Wilding	Management	Old growth
Plattenhauser	62	4	0
Rachel	73	8	0
Scheuereck	17	38	2
Lackenberg	22	48	14
Rachelsee	0	0	5
Total	174	98	21

and two taxonomic groups). The chosen design using 4 main transects with 100 m between plots ensures that a minimum of 23 replications for each altitudinal range exists; sufficient to overcome simultaneous environmental effects (Table 1). Orthogonality was also taken into consideration in selecting the pre-stratified sub-samples, balanced over the altitudinal gradient (Table 1). Two transects were set up in areas where the focus is on the protection of natural processes. Most of these plots are in bark beetle infested stands, where management and land-use measures were abandoned several decades ago (Table 2). The other two transects were set up in areas still subject to management.

Transects were marked permanently, to reduce the need for repeated measurement and sampling. The distance between the plots is 100 m (Figure 1). The plots represent fairly well the main plant communities of the National Park (Figure 3).

## 4 Data sampling

The marked plot centre is the basic reference point for any data collection. The scale of data collection depends on the taxonomic group (Table 4). The goal is to obtain data of all types from the same sampling plots from all disciplines, in contrast to the frequently applied approaches concentrating on individual species, which often present problems in interpretation within projects with a greater scope (LEGENDRE & LEGENDRE 1998). Every investigation in the project was therefore conducted essentially on the same plots, to enable proper comparability in studies on the relationships between the different kinds of data (HENLE et al. 2006).

### 4.1 Abiotic

All environmental variables derived from field measurement, aerial photographs (LIDAR data) and climate stations are listed in Table 3. General information comprises, i. e., geographical coordinates and altitude, both generated using geographic information systems (GIS). Basis of calculation was a digital terrain model (DTM) with a cell size of 50 m.

Climate parameters result from geostatistical modelling using ArcEGMO (BECKER et al. 2002, PFÜTZNER 2002). To obtain reliable climate data we set up 30 data loggers with temperature and humidity registration and 10 rain gauges arranged on geomorphologically representative plots on the transects. Additionally, data are included from five main meteorological stations with extended climatological programs in the study area.

Variables on stand structure were recorded by measuring and estimation at each plot supplemented by interpretation of aerial photographs using the stereo analyst tool (Mc GRATH et al. 2004). This was applied at different spatial scales (0.02 ha, 0.1 ha, 1 ha and 50 ha). In addition to the terrestrial measurement of stand structures, we used airborne laser scanning to get more detailed information on terrain and the canopy and its variation. Ages of stands are based on forest inventory (2002) using core samples. This information is also available in GIS.

Four soil samples from each plot were mixed together to provide two samples separated as humus layer and mineral soil up to 30 cm depth. Before chemical analysis the samples were dried at 65°C for 5 days and sieved through a 2 mm sieve. An aliquot of the mixed sample was milled. Soil pH was measured in 1 M KCl, using a Hamilton glass electrode (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG 1990). C and N were analysed according to the Dumas method with the CHN analyser LECO CHN-1000 after complete oxidative combustion. Total elemental content of cations was measured following HNO<sub>3</sub> digestion (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN 1990) with an ICP-IES (Perkin Elmer Optima 3000). The cations of all substrates were extracted with 1 M NH<sub>4</sub>Cl for 2 hours on a rotation shaker (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN 1990, LUEHR & BÖHMER 2000). Finally, cation exchange capacity, base saturation and C/N ratio were calculated.

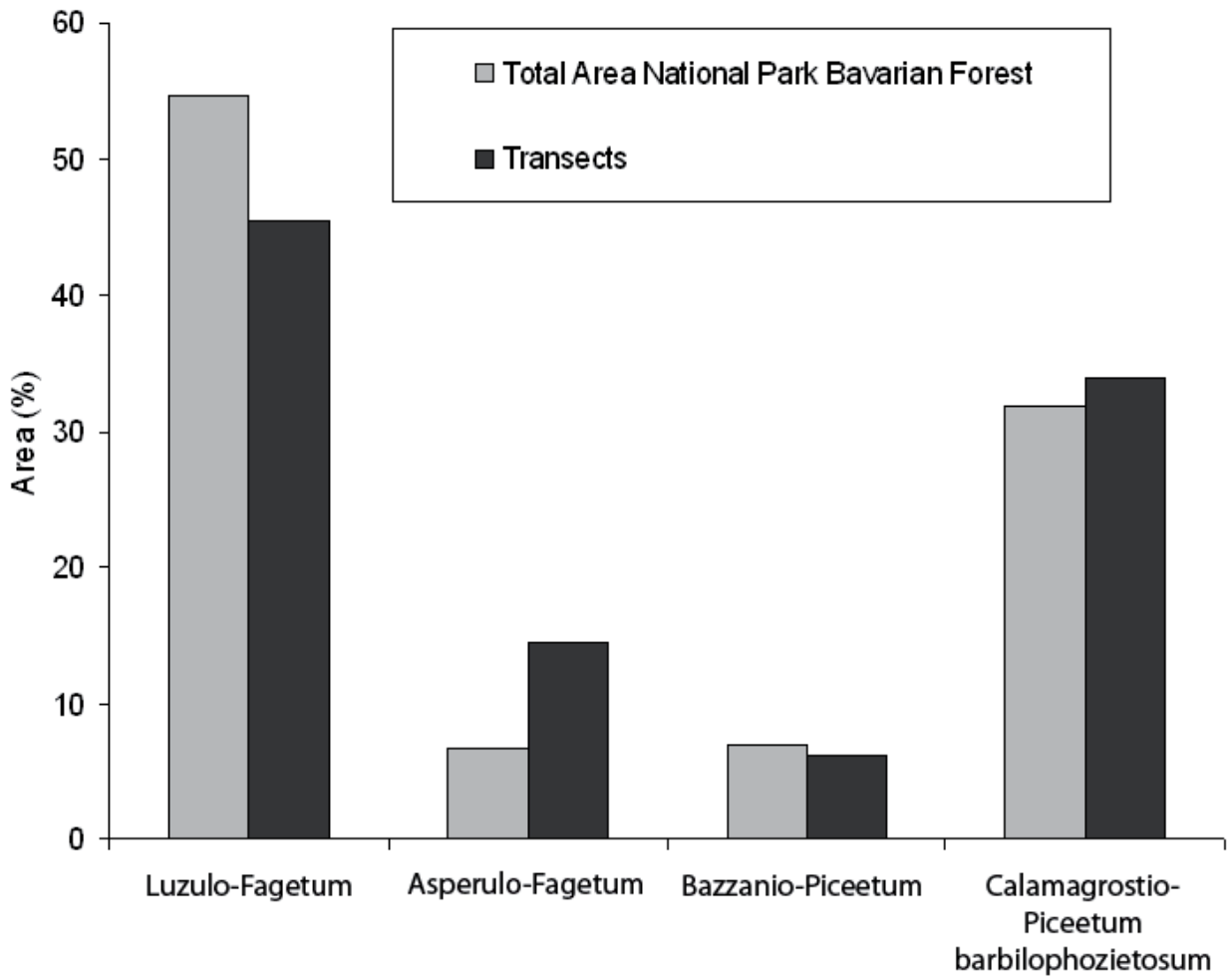


Fig. 3: Vegetation type represented by our study plots and their frequency throughout the whole area of the National Park.

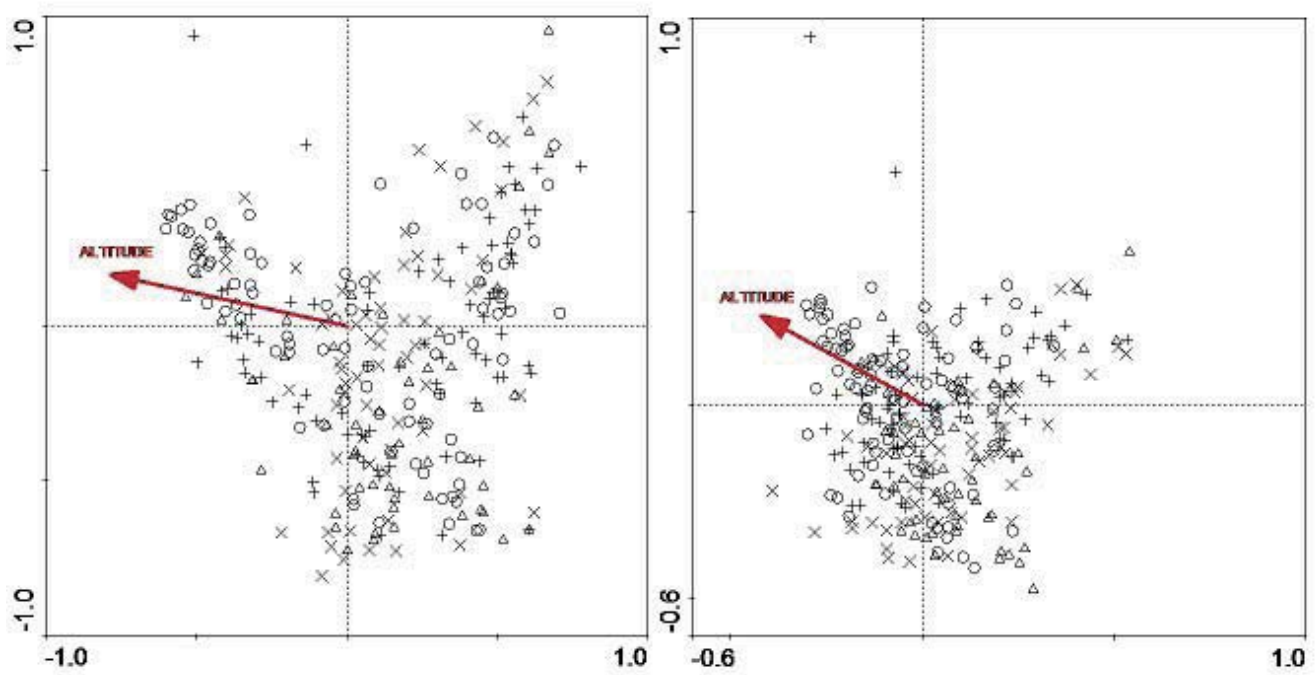


Fig. 4: Joint Plot based on the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> axes of a Correspondence Analysis (CA) of vascular plant composition on the transect plot with (right) and without (left) consideration of geographical coordinates as co-variables. Same symbols represent plots from the same transect.

**Tab. 3:** Environmental factors (general information, climate parameters, forest stand structure variables and soil variables): definitions, spatial distribution and measurement.

Variables	Definition	Plot point	0.02 ha	0.1 ha	1.0 ha	50 ha	Measurement
<b>Generell informations</b>							
Geographical co-ordinates	Co-ordinates according Gauss Krüger	x					GIS Model (DTM 25)
Altitude	Elevation in metres above sea level	x					
Exposition	Degree	x					
Slope	Degree	x					
Radiation	Potential sum of radiation in the growing season (kwh/m <sup>2</sup> )	x					
<b>Climate Parameters</b>							
Temperature	Year mean (1980 – 2006) in °C	x					GIS Model (ArcEgmo)
Precipitation	Year mean (1980 – 2006) in °C	x					
Global Radiation	Year mean (1980 – 2007) in kwh/m <sup>2</sup>	x					
<b>Stand structure</b>							
Canopy Cover	Sample area shaded by horizontal projection of tree layer (upper L., middle L., under L.) seperated for occured tree species (leaves, branches, trunks) in %		x		x	x	Visual estimation, Areal photography, LIDAR
Bedrock cover	Sample area covered by horizontal projection		x		x	x	
Waterbody cover	Sample area covered by horizontal projection		x		x	x	
Gaps	Sample area covered by horizontal projection		x		x	x	
Maximum of breast height diameter	DBH in 1.3 m height				x		Measurement
Stand age	Mean age (years) of stands (forest inventory data)			x			Core sample
Understorey cover	Mean vegetation height < 1 m in %		x				Visual estimation
Canopy maximum height	Digital surface-, terrain- and canopy model (DSM, DTM, DCM)		x	x	x	x	Airborne Laserscanner
Canopy mean height			x	x	x	x	
Canopy standard deviation			x	x	x	x	
Woody debris (CWD)	CWD-Fractions, decay level, length and diameter			x			Measurement, visuel estimation
<b>Soil variables</b>							
Soil water balance	Index calculated according to EWALD (2000)		x				Calculation
pH value-litter	4 soil samples per plot (BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG 1990)		x				1 M KCl, Hamilton glass electrode
pH value-topsoil			x				1 M KCl, Hamilton glass electrode
Humus forms	4 humus layer samples, classification according AK STANDORTSKARTIERUNG (1996)		x				Visual estimation
Podsol grade	4 samples up to 30 cm, 4 categories according AK STANDORTSKARTIERUNG (1996)		x				Visual estimation
Exchangable nutrient elements	seperated into litter and topsoil (µeq/g); H, Al, Ca, Fe, K, Mg, Mn, Na		x				ICP-IES (Perkin Elmer Optima 3000), CHN-analyser LECO CHN-1000
Base saturation	seperated for litter and topsoil (µeq/g and %)		x				
Cation exchange capacity (CEC)	CEC seperated for litter and topsoil (µeq/g)		x				
C/N ratio	Carbon (%) / Nitrogen (%) ratio		x				

**Tab. 4:** Number of samples and sampling methods for the taxonomical groups considered in the BIODIV Project.

Taxonomical groups	1 ha grid	0.1 ha plot	0.02 ha plot	0.1 ha grid	Methods
Spermatophyta			x		mapping (293 plots)
Pteridophyta			x		
Bryophyta			x		
Lichenes			x		
Eumycophyta		x			
Aves	x				grid mapping (293 plots)
Chiroptera				x	sound mapping (293 plots)
Soricidae		x			180 pitfall trap, 36 snap trap
Rodentia		x			
Mollusca		x			180 pitfall trap, 113 hand sampling
Lepidoptera		x			36 light trap
Coleoptera		x			180 flight interception traps, 36 malaise traps, 180 pitfall traps, 113 hand sampling
Heteroptera		x			180 flight interception traps, 36 malaise traps, 180 pitfall traps
Neuroptera		x			
Syrphidae		x			
Symphyta		x			
Aculeata		x			
Fomicidae		x			180 pitfall traps
Araneae		x			
Opiliones		x			
Chilopoda		x			
Diplopoda		x			
Collembola		x			
Isopoda		x			
Mecoptera		x			

Chemical analysis provides data on pH value, cations, anions, base saturation and cation exchange capacities. Additionally, we assessed visual soil parameters (e.g. soil texture) for the humus layer and the mineral soil up to 30 cm depth. Based on these data a soil water balance index was calculated for each plot following EWALD et al. (2000).

## 4.2 Biotic

All taxonomic groups, methods and number of sampled plots (replications) are presented in Table 4. Altogether we collected data on 25 higher taxa. The number of plots to be sampled depends on the nature of the scientific enquiry and on the target group. For this reason we stratified 293 sample plots, selecting pre-stratified sub-samples with respect to the two main gradients (altitude and forest structure) for some groups. Plants, ferns, wood inhabiting fungi and birds were mapped on all 293 plots. 180 of these plots were chosen for flight interception traps. Out of these 180 plots we selected 113 for sampling molluscs and mosses, and mapping of lichens. Moths and hoverflies were caught using light traps and Malaise traps with the smallest sample size of 36 plots.

## 5 Data processing

The large volume of data gathered in the BIODIV project necessitates a collective data management system for all the scientists involved, of all disciplines. All data is attributable to the same set of geo-referenced plots. MS Access was used for data management, because it is widespread and reasonably easy to use. We constructed a general database, in which all baseline data are included. Besides general information (e. g. geographical coordinates, altitude, slope, exposition, climate and soil variables, data from analysed aerial photographs etc.), it also includes aggregated data as explanatory variables for various higher taxa, such as abundance data on understorey vegetation, which is important to phytophagous insects, or number of fungal fruit bodies, etc. In a second main database we subsumed all data on stand structure at various levels (canopy cover, tree layer data, woody debris etc.). In addition to the two general databases we constructed a separate database for each taxonomic group, designed to satisfy the differing requirements of each group. No single database for all groups was created, which has permitted more flexibility in analyses of data. All databases are administered and managed by the project leader (National Park Administration), ensuring that they remain consistently accurate and original.

## 5.1 Spatial Correlation

One of the key assumptions, the independence of the observations (HURLBERT 1984, DORMANN et al. 2007), is difficult to prove or possibly not valid for data collected along a transect with adjacent sampling points. Dealing with spatial autocorrelation has become a serious issue over the past decade (LEGENDRE 1993). Especially in ecology, spatial autocorrelation may become a problem when its presence alters the parameter estimates and error probabilities of linear models (DINIZ-FILHO et al. 2003, HAINING 2003, KÜHN et al. 2006, KÜHN 2007). The arrangement of plots along transects as used in the BIOKLIM Project, obliges us to consider possible effects of spatial autocorrelation (HURLBERT 1984). There are two ways of evaluating spatial autocorrelation where plots are strung together in straight lines. Correspondence analysis may be applied to evaluate spatial dependencies of the plots of a transect at every level of ordination. Here we also considered the role of geographical coordinates as co-variables in the ordination by comparing the general pattern with and without their implementation. This is illustrated using vascular plant data in Figure 4. According to this analysis, the importance of altitude as main driver is not obscured by spatial dependency.

A further approach to evaluation of autocorrelation is the use of semiparametric spatial generalised linear models. In this method, spatial autocorrelation is alleviated by including a spatial surface in the regression model. Assuming asymptotic normality of the estimated regression coefficients, confidence bands and p-values can be computed from the standard deviations obtained from the Fisher information matrix as implemented in the package "BayesX", described in more detail in FAHRMEIR et al. (2004), KNEIB & FAHRMEIR (2006).

## 6 Altitude as the main driver for communities

We expected altitude to be the main driver of distribution patterns for the taxonomic groups considered. Amongst abiotic variables, the altitudinal gradient within the study area is strongly characterised by temperature decrease with increasing altitude (ELLING et al. 1987, BÄSSLER 2004). It can therefore be concluded, that conditions for studying the impacts of global warming are appropriate within the study area.

Preliminary unconstrained ordination (CA) of data for the first six taxonomic groups (carabids, breeding birds, wood inhabiting fungi, molluscs, plants and spiders) reveal the altitudinal gradient as the main driver for communities: this follows the first axis (Figure 5). For this analysis we used CANOCO (TER BRAAK & SMILAUER 2002). The basis of the analysis was the data as specified in Table 4. Where appropriate, the data were preliminary prepared such as e.g. square root transformation of the vascular plant species data. These ordination patterns are intended only to illustrate the strong influence of altitude on the selected assemblages and are not intended as a substitute for further analysis where other explanatory variables are relevant. Distribution of taxonomic assemblages is limited by altitude, as an expression of climate parameters or limitation of resources (GRABHERR et al. 1994, THEURILLAT & GUI SAN 2001). Altitude is therefore a surrogate gradient representing many climate factors affecting species directly and is thus correlated with resources and regulators of species development (AUSTIN 1980). The many components of climate, including for example temperature, precipitation

and seasonality, vary in a non-random fashion along most elevation gradients (LOMOLINO 2001). A further component of the proxy altitude is the change in forest structures along the gradient. Alterations in tree species composition correlated with altitude are obvious in forests both of high and low mountain ranges (DOLEŽAL & ŠRÚTEK 2002, WALENTOWSKI et al. 2004, LEE et al. 2005). A great challenge to the project is to establish the importance of the directly operating physiological factors hidden within the proxy altitude and to deal with confounding environmental effects. To this end, different multivariate approaches such as partial variance (ØKLAND 2003), hierarchical partitioning (CHEVAN & SUTHERLAND 1991), the application of generalized linear models (McCULLOUGH & NELDER 1989) or maximally selected rank statistics (HOTHORN & LAUSEN 2003) could for example be adopted.

A comparable approach to studying biodiversity along an altitudinal gradient is taking place in Queensland, Australia. The IBISCA Queensland Project is a major international collaborative effort to survey different taxonomic groups in south-east Queensland's Lamington National Park (EPA 2007, IBISCA 2007). The vertical gradient spans 800 m (300 – 1100 m. a. s. l.) within undisturbed, continuous subtropical rainforest, featuring a gradual transition from the highly diverse mixed broadleaved forests at the lower elevations to the almost pure southern beech forests at the highest levels. As for BIOKLIM, the purpose of IBISCA is to identify the species or groups that respond with greatest sensitivity to climatic change (IBISCA 2007). Field work began simultaneously to that of BIOKLIM in 2006, with establishment of permanent research plots. Following the vertical gradient, IBISCA set up five study sites at different altitudes with a total of 20 permanent plots arranged in a nested design. Plants, ferns and mosses were mapped on all 20 plots. Insects were sampled with pitfall traps in an array of nine traps per plot (180 traps on 20 plots). Two light traps (total 40 traps) and 3 yellow pans (total 60 pans) per plot were installed. Furthermore, one Malaise trap and one flight interception trap is operated on each plot (total 20 traps of each type) and litter sampling is also carried out. This methodology will be augmented by bark spraying, canopy knockdown and hand collection. Despite similar project aims, the chosen designs represent different approaches (for review of sampling design techniques see GREEN 1979). IBISCA works with a single transect laid out quite differently to the chains of sample plots used in the BIOKLIM project, but also oriented on the altitudinal gradient. Replications in different altitudinal ranges result from parallel sampling on the nested plots. The BIOKLIM design and the relatively high number of plots should ensure adequate representation of the variability in environmental and structural conditions within the sampling plots, with a minimum risk of spatial autocorrelation (see 5.1) and avoiding pseudo-replication (HURLBERT 1984).

A second study with a similar approach was set up in Tasmania, Australia. The program aims at monitoring distributional changes in vegetation and invertebrate assemblages along an altitudinal gradient (1230 m) in response to climate change and other environmental events (DORAN et al. 2003). During the first two years baseline data were collected, as in BIOKLIM, to obtain long term comparative information. The research concept is based on four transects with a total of 24 plots and 240 subplots (nested design as described for the IBISCA project). Plots were set up in 100 m altitudinal ranges between 70 and 1300 m a. s. l. Focus of this study is on vegetation and invertebrate taxa. Vegetation was mapped on

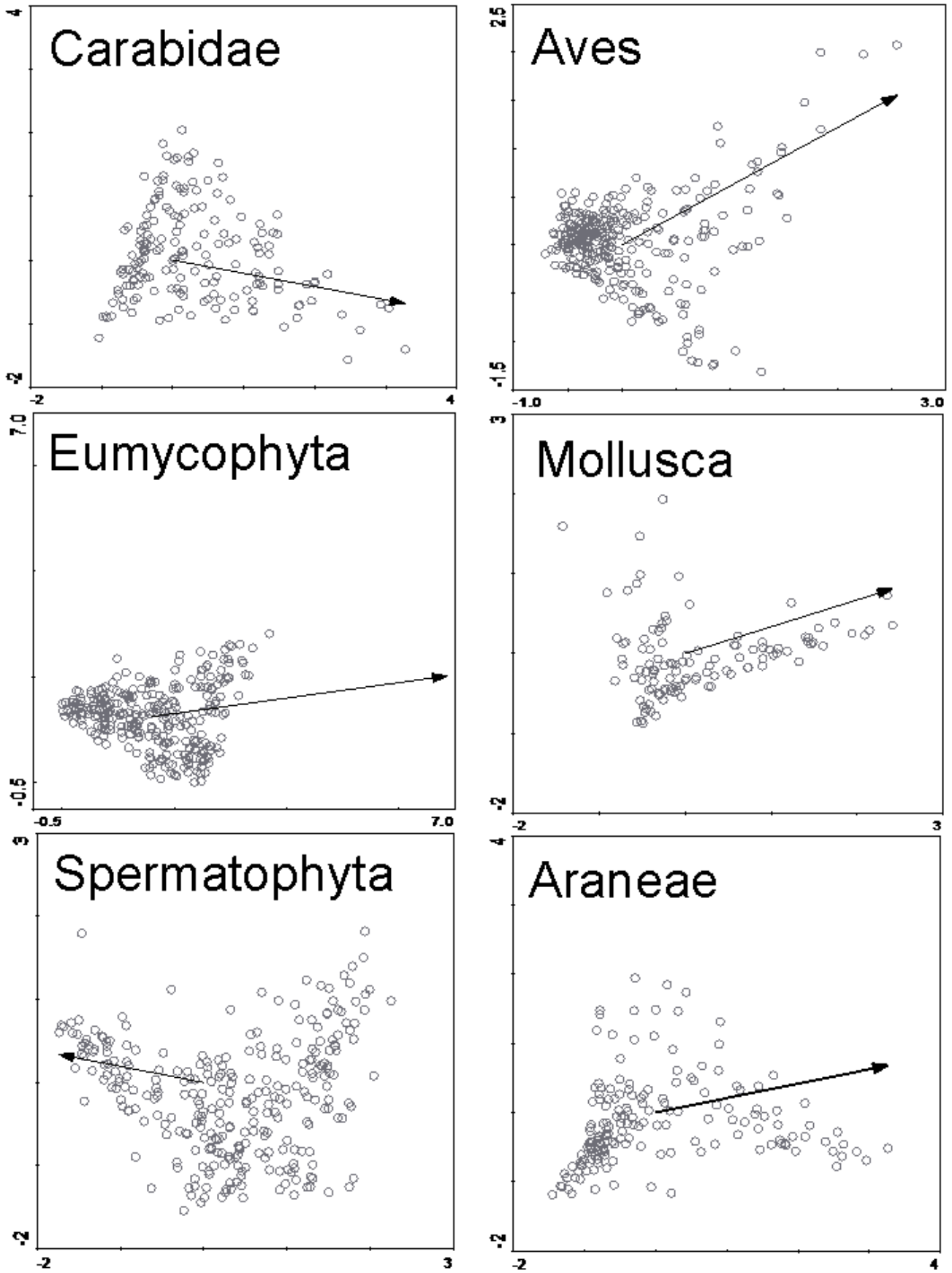


Fig. 5: Wood inhabiting fungi, vascular plant, bird, mollusc, spider and carabid communities and their dependence on the altitudinal gradient. Joint Plots based on an unconstrained correspondence analysis (CA). The circles represent the assemblages, the vector (arrow) represents the factor altitude.

all 240 subplots. Altogether 84 pitfall traps were set up on 14 plots. One Malaise trap was set up on each of six plots.

With a special focus on plants, particularly endemic species, the Global Observation Initiative in Alpine Environments (GLORIA) was set up in the 1990's. GLORIA aims at the establishment of an internationally coordinated network focussed on monitoring global warming at a global scale (GRABHERR et al. 2000). In this project, alpine environments refer to areas from the timberline to the top of high mountains. Thus there is no consideration of the complete altitudinal gradient from valley floor upwards. Although it can not be doubted that alpine summits are very sensitive to climate change (GRABHERR et al. 1994, KAZAKIS et al. 2007, PAULI et al. 2007), important changes are expected on a wider vertical scale, and there is also a definite need to consider a wider range of taxonomic groups.

Some existing studies deal with responses of selected biological groups to climate change along altitudinal gradients, but most of these consider only a few taxonomic groups. For example WILSON et al. (2007) studied altitudinally restricted communities of Schizophoran flies (Diptera) using Malaise traps, to assess the impacts of further warming. Other studies focus on species richness patterns along altitudinal gradients without considering aspects of climate change. Such studies have been presented for vascular plants (GRYTNES 2003), bryophytes and lichens (GRYTNES et al. 2006) and ferns (BHATTARAI et al. 2004).

Aims and sampling methodology of our research project are essentially similar to those of other projects, using an integrative approach to answering questions about the relationships between biodiversity change and climate change. Despite differences in design and structure of the projects, there is great fundamental similarity in the approach to studying biodiversity along an altitudinal gradient. The sampling methods used (e. g. use of permanent plots, types of traps used, methods of mapping) and the type of taxonomic groups selected for study are also similar. However, with respect to the number of groups considered and number of sampling replications, our project belongs to those few which are based on a large volume of original data.

## Conclusions

As a first preliminary result, altitude was revealed as the main factor driving occurrence of the selected taxonomic groups. Due to the strong dependency of temperature on altitude we expect a strong dependency of the taxonomic groups on temperature. This would qualify the project as suitable for studying the impacts of global warming. A special attribute of the BIOKLIM Project is the concentration of studies by specialists on various taxa within the same study design and time frame. This secures availability of complete and reliable baseline information on biota and abiotic factors. A further valuable attribute is the innovative way in which data on environmental and structural variables were obtained. Use of high resolution airborne laser-scanning data for each plot has not previously been applied in investigating the relationships between environmental and structural variables and local distribution of taxonomic groups. Neither has a previous project considered as many as 293 plots, with the resultant high level of replication.

Studies of changes along gradients of altitude and structure are of both high scientific and practical interest. The strong

structural gradient caused by varying amounts of woody debris is unique in Central Europe. This allowed modelling of different management intensities to be based on a stock of data sufficient to obtain adequate decision support. It is thus possible to derive thresholds and key criteria for montane forests managed to integrate the requirements of nature conservation with the imperatives resulting from climate change. We hope to obtain long term comparative information from the project by setting up a monitoring program with a continuous record of sampling and mapping results.

## Acknowledgement

This research is supported by the Bavarian State Ministry of the Environment, Public Health and Consumer Protection.

## References

- AHAS, R. (1999): Long-term phyto-, ornitho- and ichthyophenological time-series analyses in Estonia. *Int. J. Biometeorol.* **42**: 119-123.
- AUSTIN, M.P. (1980): Searching for a model for vegetation analysis. *Vegetatio*. **43**: 11-21.
- BAKKENES, M., ALKEMADE, J.R.M., IHLE, F., LEEMANS, R., LATOUR, J.B. (2002): Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Glob. Chang. Biol.* **8**: 390-407.
- BÄSSLER, C. (2004): Das Klima im Nationalpark Bayerischer Wald - Darstellung, Entwicklung und Auswirkung. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. 133 S.
- BECKER, A., KLÖCKING, B., LAHMER, W., PFÜTZNER, B. (2002): The Hydrological Modeling System ArcEGMO. In: *Mathematical Models of Large Watershed Hydrology* (Eds.: Singh, V.P. and Frevert, D.K.). Water Resources Publikations, Littleton/Colorado.
- BEEBEE, T.J.C. (1995): Amphibian Breeding and Climate. *Nature* **374**: 219-220.
- BERNSTEIN, B.B., ZALINSKI, J. (1983): Optimum sampling design and power tests for environmental biologists. *J. Environ. Manage.* **16**: 35-43.
- BERRY, P.M., DAWSON, T.P., HARRISON, P.A., PEARSON, R.G. (2002): Modelling potential impacts of climate change on the bioclimatic envelop of species in Britain and Ireland. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **11**: 453-462.
- BHATTARAI, K.R., VETAAS, O.R., GRYTNES, A. (2004): Fern species richness along a central Himalayan elevation gradient, Nepal. *J. Biogeogr.* **31**: 386-400.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1990): Bundesweite Bodenzustandserfassung im Wald – Arbeitsanleitung, BMLF, Bonn.
- CHEVAN, A., SUTHERLAND, M. (1991): Hierarchical Partitioning. *Amer. Statistician* **45**: 90-96.
- CIPRA (2007): Appell für eine zukunftsfähige Entwicklung der Bergwälder. Commission Internationale pour la Protection des Alpes, <http://www.cipra.org>.
- CRICK, H.Q.P., DUDLEY, C., GLUE, D.E., THOMAS, D.L. (1997): UK birds are laying eggs earlier. *Nature* **388**: 526.
- CRICK, H.Q.P., SPARKS, T.H. (1999) Climate change related to egg-laying trends. *Nature* **399**: 423-424.
- DINIZ-FILHO, J.A.F., BINI, L.M., HAWKINS, B.A. (2003): Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **12**: 53-64.
- DOLEŽAL, J., ŠRŮTEK, M. (2002): Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. *Plant Ecol.* **158**: 201-221.



- DORAN, N.E., BALMER, J., DRIESSEN, M., BASHFORD, R., GROVE, S., RICHARDSON, A.M., GRIGGS, J., ZIEGELER, D. (2003): Moving with the times: baseline data to gauge future shifts in vegetation and invertebrate altitudinal assemblages due to environmental change. *Org. Divers. Evol.* **3**: 127-149.
- DORMANN, C.F., MCPHERSON, J.M., ARAÚJO, M.B., BIVAND, R., BOLLIGER, J., CARL, G., DAVIS, R.G., HIRZEL, A., JETZ, W., KISSLING, W.D., KÜHN, I., OHLEMÜLLER, R., PERES-NETO, P.R., REINEKING, B., SCHRÖDER, B., SCHURR, F.M., WILSON, R. (2007): Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography* **30**: 609-628.
- ELLING, W., BAUER, E., KLEMM, G., KOCH, H. (1987): Klima und Böden. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald. 255 pp.
- EPA (2007): Lamington National Park, Queensland Government, Environmental Protection Agency, <http://www.epa.qld.gov.au/projects/park/index.cgi?parkid=97>
- EWALD, J., REUTHER, M., NECHWATAL, J., LANG, K. (2000): Monitoring von Schäden in Waldökosystemen des bayerischen Alpenraumes. Umwelt und Entwicklung Bayern, Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen, Materialien **155**: 3-243.
- FAHRMEIR, L., KNEIB, T., LANG S. (2004): Penalized structured additive regression: A Bayesian perspective. *Statist. Sinica* **14**: 731-761.
- FRAHM, J.P., KLAUS, D. (2000): Moose als Indikatoren von rezenten und früheren Klimafluktuationen in Mitteleuropa. *NNA Berichte* **13**: 69-75.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M., PAULI, H. (1994): Climate effects on mountain plants. *Nature* **369**: 448-448.
- GRABHERR, G., GOTTFRIED, M. & PAULI, H. (2000): GLORIA: A Global Observation Research Initiative in Alpine Environments. *Mt. Res. Dev.* **20**: 190-192.
- GREEN, R.H. (1979): Sampling Design and statistical Methods for Environmental Biologists. John Wiley and Sons, New York, 272 pp.
- GRYTNES, J.A. (2003): Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* **26**: 291-300.
- GRYTNES, J.A., HEEGAARD, E., IHLEN, P.G. (2006): Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in western Norway *Acta Oecol.* **29**: 241-246.
- GUISAN, A., ZIMMERMANN, N. (2000): Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* **135**: 147-186.
- HAINING, R.P. (2003): Spatial data analysis: theory and practice, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- HARRINGTON, R., WOIWOD, I., SPARKS, T. (1999): Climate Change and trophic interactions. *Trends in Ecol. Evol.* **14**: 146-150.
- HENLE, K., DZIOCK, F., FOCKLER, F., FOLLNER, K., HÜSING, V., HETTRICH, A., RINK, M., STAB, S., SCHOLZ, M. (2006): Study Design for Assessing Species Environment Relationships and Developing Indicator Systems for Ecological Changes in Floodplains - The Approach of the RIVA Project. *Internat. Rev. Hydrobiol.* **91**: 292-313.
- HILL, J.K., THOMAS, C.D., FOX, R., TELFER, M.G., WILLIS, S.G., ASHER, J., HUNTLEY, B. (2002): Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. *Proc. R. Soc. B.* **269**: 2163-2171.
- HOOPER, D.U., CHAPIN, F.S., EWEL, J.J., HECTOR, A., INCHAUSTI, P., LAVOREL, S., LAWTON, J.H., LODGE, D.M., LOREAU, M., NAEEM, S., SCHMID, B., SETÄLÄ, H., SYMSTAD, A.J., VANDERMEER, J., WARDLE, D.A. (2005): Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. *Ecol. Monogr.* **75**: 3-35.
- HOTHORN T., LAUSEN B. (2003): On the exact distribution of maximally selected rank statistics. *Comput. Stat. Data Anal.* **43**: 121-137.
- HURLBERT, S.H. (1984): Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecol. Monogr.* **54**: 187-211.
- IBISCA (2007): First Annual Report July 2007, Centre of Innovative Conservation Strategies, Griffith University, Australia, <http://www.griffith.edu/ibisca>
- IPCC (2001): Climate Change. The Third Assessment Report. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- IPCC (2007a): Climate Change 2007 - Impacts, Adaption and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- IPCC (2007b): Climate Change 2007 – The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, New York.
- KAZAKIS, G., GHOSN, D., VOGIATZAKIS, I.N., PAPANASTASIS, V.P. (2007): Vascular plant diversity and climate change in the alpine zone of Lefka Ori, Crete. *Biodivers. Conserv.* **16**: 1603-1615.
- KNEIB, T., FAHRMEIR, L. (2006): Structured additive regression for categorical space-time data: A mixed model approach. *Biometrics* **62**: 109-118.
- KÜHN, I. (2007): Incorporating spatial autocorrelation may invert observed patterns. *Diversity Distrib.* **13**: 66-69.
- KÜHN, I., BIERMANN, S.M., DURKA, W., KLOTZ, S. (2006): Relating geographical variation in pollination types to environmental and spatial factors using novel statistical methods. *New Phytol.* **172**: 127-139.
- LAWLER, J.J., WHITE, D., NEILSON, R.P., BLAUSTEIN A.R. (2006): Predicting climate-induced range shifts: model differences and model reliability. *Glob. Chang. Biol.* **12**: 1568-1584.
- LEE, T.D., BARRET, J.P., HARTMAN, B. (2005): Elevation, substrate, and the potential for climate-induced tree migration in the White Mountains, New Hampshire, USA. *For. Ecol. and Manage.* **212**: 75-91.
- LEGENDRE, P. (1993): Spatial autocorrelation - Trouble or new paradigm. *Ecology* **74**: 1659-1673.
- LEGENDRE, P., LEGENDRE, L. (1998): Numerical Ecology. Elsevier, Amsterdam.
- LEUSCHNER, C., SCHIPKA, F. (2004): Vorstudie Klimawandel und Naturschutz in Deutschland. Bundesamt für Naturschutz: 35 pp.
- LEYER, I., WESCHE, K. (2006): Multivariate Statistik in der Ökologie, Marburg: 1-221.
- LOMOLINO, M.V. (2001): Elevation gradients of species-density: historical and prospective views. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **10**: 3-13.
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P., BENGTSSON, J., GRIME, J.P., HECTOR, A., HOOPER, D.U., HUSTON, M.A., RAFFAELLI, D., SCHMID, B., TILMAN, D., WARDLE, D.A. (2001): Ecology - Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- LUEHR, B., BÖHMER, A. (2000): Comparison between percolation and extraction with 1 M NH<sub>4</sub>Cl solution to determine the effective cation exchange capacity (CE<sub>eff</sub>) of soils. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **163**: 555-557.
- MCCULLOUGH, P., NELDER, J.A. (1989): Generalized linear models. Chapman & Hall, London, 2<sup>nd</sup> edition.

- MC GRATH, D.A., EVANS, J.P., SMITH, C.K., HASKELL, D.G., PELKEY, N.W., GOTTFRIED, R.R., BROCKETT, C.D., LANE, M.D., WILLIAMS, E.D. (2004): Mapping Land-Use Change and Monitoring the Impacts of Hardwood-to-Pine Conversion on the Southern Cumberland Plateau in Tennessee. *AMS* **8**: 1-24.
- MENZEL, A. (2003): Anzeichen des Klimawandels in der Tier- und Pflanzenwelt. *LWF aktuell* **37**: 14-18.
- MENZEL, A., FABIAN, P. (1999): Growing season extended in Europe. *Nature* **397**: 659.
- MENZEL, A., SPARKS, T., ESTRELLA, N., KOCH, E., AASA, A., AHAS, R., ALM-KÜBLER, K., BISSOLIK, P., BRASLAVSKA, O., BRIEDE, A., CHMIELEWSKI, F.M., CREPINSEK, Z., CURNELL, Y., DAHL, A., DEFILA, C., DONNELLY, A., FILELLA, Y., JATCAK, K., MAGE, F., MESTRE, A., NORDLI, O.P.J., PIRINEN, P., REMISOVA, V., SCHEIFINGER, H., STRIZ, M., SUSNIK, A., VAN VLIET, A.J.H., WIELGOLASKI, F.E., ZACH, S., ZUST, A. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Glob. Chan. Biol.* **12**: 1969-1976.
- MEYER, P., ACKERMANN, J., BALCAR, P., BODDENBERG, J., DETSCH, R., FÖRSTER, B., FUCHS, H., HOFFMANN, B., KEITEL, W., KÖLBEL, M., KÖTHKE, C., KOSS, H., UNKRIG, W., WEBER, J., WILLIG, J. (2001): Untersuchung der Waldstruktur und ihrer Dynamik in Naturwaldreservaten, Methodische Empfehlung. Arbeitskreis Naturwälder in der Bundesländer-Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung.
- MURADIN, R. (2001): Ecological thresholds: a survey. *Ecol. Econ.* **38**: 7-24.
- NOACK, E.M. (1979): Witterung und Klima im Bayerischen Wald. Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: 132 pp.
- ØKLAND, R.H. (2003): Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to  $n$  sets of explanatory variables. *J. Veg. Sci.* **14**: 693-700.
- PARMESAN, C. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* **42**: 37-42.
- PARMESAN, C., RYRHOLOM, N., STEFANESCU, C., HILL, J.K., THOMAS C.D., DESCIMON H., HUNTLEY B., KAILA L., KULLBERG J., TAMMARU, T., TENNENT, W.J., THOMAS, J.A., WARREN, M. (1999): Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* **399**: 579-583.
- PAULI, H., GOTTFRIED, M., REITER, K., KLETTNER, C., GRABHERR, G. (2007): Signals of range expansion and contractions of vascular plants in the high Alps: observations (1994-2004) at the GLORIA master site Schrankvogel, Tyrol, Austria. *Glob. Chan. Biol.* **13**: 147-156.
- PFÜTZNER, B. (2002): Description of ArcEGMO. Official homepage of the modelling system ArcEGMO. <http://www.arcegmo.de>.
- SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M., WALL, D.H. (2000): Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**: 1770-1774.
- SCHRÖTER, D., ACOSTA-MICHLIK, L., ARNELL, A.W., ARAÚJO, M.B., BEDECK, F., BAKKER, M., BONDEAU, A., BUGMANN, H., CARTER, T., DE LA VEGA-LEINERT, A.C., ERHARD, M., ESPÍNEIRA, G.Z., EWERT, F., FRITSCH, U., FRIEDLINGSTEIN, P., GLENDINING, M., GRACIA, C.A., HICKLER, T., HOUSE, J., HULME, M., KANKAANPÄÄ, S., KLEIN, R.J.T., KRUKENBERG, B., LAVOREL, S., LEEMANS, R., LINDNER, M., LISKI, J., METZGER, M.J., MEYER, J., MITCHELL, T., MOHREN, F., MORALES, P., MORENO, J.M., REGINSTER, I., REIDSMA, P., ROUNSEVELL, M., PLA, E., PLUIMERS, J., PRENTICE, I.C., PUSSINEN, A., SÁNCHEZ, A., SABATÉ, S., SITCH, S., SMITH, B., SMITH, P., SYKES, M.T., THONICKE, K., THULLER, W., TUCK, G., VAN DER WERF, G., VAYREDA, J., WATTENBACH, M., WILSON, D.W., WOODWARD, F.I., ZAEHLE, S., ZIERL, B., ZUDIN, S., CRAMER, W. (2004): ATEAM Final Report 2004. Potsdam Institute for Climate Impact Research (PIK): 139 pp.
- SPARKS, T.H. (1999): Phenology and the changing pattern of bird migration in Britain. *Int. J. of Biometeorol.* **42**: 134-138.
- SPEKAT, A., ENKE, W., KREIENKAMP, F. (2007): Neuentwicklung von regional hoch aufgelösten Wetterlagen für Deutschland und Bereitstellung regionaler Klimaszenarios auf der Basis von globalen Klimasimulationen mit dem Regionalisierungsmodell WETTREG auf der Basis von globalen Klimasimulationen mit ECHAM5/MPI-OM T63L31 2010 bis 2100 für die SRES-Szenarios B1, A1B und A2. Publikationen des Umweltbundesamtes: 1-149.
- STEYERBERG, E.W., HARRELL, F.E., BORSBOOM G.J.J.M., EIJKEMANS, M.J.C., VERGOUWE, Y., HABBEMA, J.D.F. (2001): Internal validation of predictive models - efficiency of some procedures for logistic regression analysis. *J. Clin. Epidemiol.* **54**: 774-781.
- SUTHERLAND, W.J. (2006): Predicting the ecological consequences of environmental change: a review of the methods. *J. Appl. Ecol.* **43**: 599-616.
- SUTHERLAND, W.J., ARMSTRONG-BROWN, S., ARMSTRONG, P.R., BRERETON, T., BRICKLAND, J., CAMPBELL, C., D., CHAMBERLAIN, D.E., COOKE, A.I., DULVY, N., K, DUSIC, N.R., FITTON, M., FRECKLETON, R.P., GODFRAY, H.C.J., GROUT, N., HARVEY, H.J., HEDLEY, C., HOPKINS, J., J., KIFT, N., B., KIRBY, K.J., KUNIN, W.E., MACDONALD, D.W., MARKER, B., NAURA, M., NEALE, A.R., OLIVER, T., OSBORN, D., PULLIN, A.S., SHARDLOW, M.E.A., SHOWLER, D.A., SMITH, P.L., SMITHERS, R.J., SOLANDT, J.-L., SPENCER, J., SPRAY, C.J., THOMAS, C.D., THOMPSON, J., WEBB, S.E., YALDEN, D.W., WATKINSON, A.R. (2006): The identification of 100 ecological questions of high policy relevance in the UK. *J. Appl. Ecol.* **43**: 617-627.
- TER BRAAK, C.J.F., SMILAUER, P. (2002): CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination version 4.5 Microcomputer Power, Ithaca.
- THEURILLAT, J.P., GUISAN, A. (2001): Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A Review. *Clim. Chang.* **50**: 77-109.
- THOMAS, C.D., CAMERON, A., GREEN, R.E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L.J., COLLINGHAM, Y.J., ERASMUS, B.F.N., DE SIQUEIRA, M.F., GRAINGER, A., HANNAH, L., HUNTLEY, B., VAN JAARSVELD, A.S., MIDGLEY, G.F., MILES, L., ORTEGA-HUERTA, M.A., PETERSON, A.T., PHILLIPS, O.L., WILLIAMS, S.E. (2004): Extinction risk from climate change. *Nature* **427**: 145-148.
- TRAVIS, J.M.J. (2002): Climate change and habitat destruction: a deadly anthropogenic cocktail. *Proc. R. Soc. B.* **270**: 467-473.
- WALENTOWSKI, H., J. EWALD, A. FISCHER, C. KÖLLING, TÜRK W. 2004. Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften in Bayern. Geobotanica, Freising: 441 pp.
- WALTHER, G.R., BERGER, S., SYKES, M.T. (2005): An ecological "footprint" of climate change. *Proc. R. Soc. B* **272**: 1427-1432.
- WALTHER, G.R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T.J.C., FROMENTIN, J.M., HOEGH-GULDBERG, O., BAIRLEIN, F. (2002): Ecological response to recent climate change. *Nature* **416**: 389-395.

WILLDENOW, K.L. (1805): The principles of botany, and vegetable physiology. Blackwood, Cadell and Davies, London.

WILSON, E.O. (1992): The diversity of life. Belknap Press, Cambridge.

WILSON, R.D., TRUEMAN, J.W.H., WILLIAMS, S.E., YEATES, D.K. (2007): Altitudinally restricted communities of Schizophoran flies in Queensland's Wet Tropics: vulnerability to climate change. *Biodivers. Conserv.* **16**: 3163-3177.

submitted: 14.01.2008

reviewed: 25.03.2008

accepted: 21.07.2008

#### **Addresses of Authors:**

Claus Bässler  
Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald  
Freyunger Str. 2, 94481 Grafenau  
e-mail: [claus.baessler@npv-bw.bayern.de](mailto:claus.baessler@npv-bw.bayern.de)

Dr. Bernhard Förster  
TU München-Lehrstuhl für Strategie und Management der  
Landschaftsentwicklung  
Am Hochanger 13, 85354  
e-mail: [bernhard.foerster@slu-web.de](mailto:bernhard.foerster@slu-web.de)

Christoph Moning  
Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald  
Freyunger Str. 2, 94481 Grafenau  
e-mail: [c.moning@gmx.de](mailto:c.moning@gmx.de)

Dr. Jörg Müller  
Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald  
Freyunger Str. 2, 94481 Grafenau  
e-mail: [joerg.mueller@npv-bw.bayern.de](mailto:joerg.mueller@npv-bw.bayern.de)

## Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe?

### 1. Bewertung der Natürlichkeit anhand verschiedener Kompartimente und Diversitätsebenen unter besonderer Berücksichtigung des Bodens (Literaturstudie)

#### *Soil heterogeneity as an indicator of naturalness?*

#### *1. Evaluation of naturalness on different compartments and levels of diversity, especially in regard to soil (Review article)*

Falko Hornschuch & Winfried Riek

#### **Abstract**

*This paper gives a review of studies in which biotic and abiotic ecosystem properties are used to assess naturalness and the degree of hemeroby, respectively. In this context especially the suitability of soil properties as an indicator of naturalness is examined. Most of the existing approaches focus on the actual conditions of ecosystem compartments and their correlations (naturalness s. l.; hemeroby). On the other hand the analysis of soil properties is suitable for estimating naturalness especially in historical perspective (naturalness s. str.). In connection with the multi-level biodiversity concept of WHITTAKER (1972) the question was posed, whether (i) the occurrence of specific properties (presence of properties), (ii) the intensity, amount, abundance (intensity of properties), (iii) the variability of parameters ( $\alpha$ -diversity) and (iv) the small-scale heterogeneity and the dispersion of properties respectively ( $\beta$ -diversity) are suitable criteria to assess the ecosystem naturalness in view of various compartments. The genetic variability of principle tree species can be used as an indicator of naturalness and autochthony of forest stands, provided that population biology is considered. There exist some zoological and fungal indicator species of virgin forests. The number of biological species ( $\alpha$ -diversity) is not suitable to indicate naturalness; however an aggregated dispersion (= overdispersion) of plants, animals and fungies ( $\beta$ -diversity) within the ecosystem is a criterion of low hemeroby. In view of the compartments stand structure and soil various parameters of different hierarchical levels can be used to determine naturalness. The various causes of soil diversity and heterogeneity and their relation to naturalness and hemeroby are explained.*

**Keywords:** *naturalness, genetics, flora, fauna, fungies, stand structure, soil properties,  $\alpha$ -diversity,  $\beta$ -diversity, variability, heterogeneity, autocorrelation, archive function*

#### **Zusammenfassung**

Die Literaturstudie befasst sich mit Bewertungsmöglichkeiten der Natürlichkeit von Ökosystemen anhand biotischer und abiotischer Merkmale verschiedener Kompartimente. Schwerpunktmäßig wird die Indikatoreignung des Bodens berücksichtigt. Es wird festgestellt, dass durch die meisten Untersuchungsansätze nur der aktuelle Zustand der Ökosystemkompartimente oder ihre Beziehungen untereinander und damit der Hemerobiegrad des Systems (des Bestandes) abgeschätzt werden können. Demgegenüber ist die Analyse von Bodeneigenschaften geeignet, die Natur-

lichkeit auch in historischer Perspektive, also die Naturnähe i. e. S., festzustellen. Vor dem Hintergrund des mehrstufigen biologischen Diversitätskonzeptes von WHITTAKER (1972) wird der Frage nachgegangen, ob sich im Hinblick auf die einzelnen Kompartimente (1) das Auftreten spezifischer Merkmale (Merkmalspräsenz), (2) die Intensität, Menge, Abundanz (Merkmalsausprägung), (3) die Variabilität des Merkmals ( $\alpha$ -Ebene) und (4) die räumliche Heterogenität bzw. Verteilung des Merkmals ( $\beta$ -Ebene) zur Bewertung von Natürlichkeit eignen. Die genetische Variabilität der bestandesbildenden Baumart kann ein Merkmal für Naturnähe und Autochthonie sein, wenn die jeweilige Populationsbiologie berücksichtigt wird. In der Literatur werden tierische und pilzliche Urwaldzeigerarten beschrieben, während sich einzelne Gefäßpflanzen sowie die Artenanzahl ( $\alpha$ -Diversität) von Pflanzen, Pilzen und Tieren nicht zur Indikation eignen. Eine geklumpfte Verteilung biologischer Arten ( $\beta$ -Diversität) innerhalb des Ökosystems stellt ein gutes Natürlichkeitskriterium dar. Bei den Kompartimenten Bestandesstruktur und Boden können sehr viele Merkmale verschiedener Hierarchieebenen herangezogen werden, um Natürlichkeit abzuschätzen. Da Bodendiversität und -heterogenität i. d. R. verschiedene Ursachen haben, werden diese in ihrem Bezug zu Naturnähe bzw. Hemerobie erläutert.

**Schlüsselwörter:** Naturnähe, Genetik, Flora, Fauna, Pilze, Bestandesstruktur, Bodeneigenschaften,  $\alpha$ -,  $\beta$ -Diversität, Variabilität, Heterogenität, Archivfunktion

## 1 Fragestellung

In der Literaturstudie soll den Fragen nachgegangen werden, ob und wie sich in verschiedenen Kompartimenten eines (Wald-) Ökosystems dessen Natürlichkeit widerspiegelt und sich die genetische, biologische, bestandesstrukturelle und bodenkundliche Diversität zur Indikation eignen. Um ihren diagnostischen Wert zu beurteilen, sind dabei – wo möglich – die Hierarchieebenen (1) Merkmalspräsenz, (2) Merkmalsausprägung und in Anlehnung an das Biodiversitätskonzept von WHITTAKER (1972) (3)  $\alpha$ -Diversität sowie (4)  $\beta$ -Diversität kompartimentbezogen zu definieren und getrennt voneinander zu betrachten. Da Aspekte der Pedogenese in der Naturwaldforschung bisher kaum Berücksichtigung fanden, soll dem Boden das Hauptaugenmerk gelten.

## 2 Begriffsbestimmung, Bezugspunkt, Skalenebenen und Bezugsgrößen von Natürlichkeit und Diversität

KOWARIK (1988, 1999) hat die Konzepte zur Ansprache von „Natürlichkeit“ – die i. d. R. von Geobotanikern in die Diskussion eingebracht wurden – in zwei Kategorien unterteilt. Beim „Hemerobie-Ansatz“ (JALAS 1955, SUKOPP 1972) wird vom gegenwärtigen Standortpotenzial ausgegangen und meistens die aktuelle Vegetation in ihrer ökologischen Beziehung zum Standort beurteilt. Demnach ist entscheidend, ob oder in welchem Maße das Ökosystem mit all seinen biotischen und abiotischen Komponenten selbsterhaltend und stabil, d. h. unabhängig von anthropogener Energiezufuhr ist und seine Stoffkreisläufe geschlossen sind. Im Gegensatz dazu wird „Naturnähe“ in historischer Perspektive, in Bezug auf die Abweichung vom primären Zustand, verstanden (Unberührtheit, Urtümlichkeit, Ursprünglichkeit). So sind Naturnähe und Hemerobie nicht als reziproke Begriffe für den Natürlichkeitsgrad zu verwenden. Eine Synopse unterschiedlicher Klassifikationsschemata, allerdings ohne Unterteilung in die beiden Kategorien, findet sich z. B. bei REIF & WALENTOWSKI (2008).

Im Gegensatz zum Naturnähekonzzept ist der ahemerobe „Nullpunkt“ eines Standortes nicht die ursprüngliche (primäre), sondern die heutige potenzielle natürliche Vegetation (hPNV) (TÜXEN 1956, KOWARIK 1987, 1999, LEUSCHNER 1997, ZERBE 1997). Auch wenn der Standort bereits irreversibel anthropogen verändert wurde, kann sich die neu etablierte (Sekundär-) Vegetation durch eine relativ niedrige Hemerobie auszeichnen (z. B. Robinienbestände auf ehemaligen Müllhalden). Weil das zu statische PNV-Konzept natürliche Regenerationspotentiale des Ökosystems und sukzessional veränderliche Standortbedingungen nicht ausreichend berücksichtigt, wurden von LEUSCHNER (1997) der Begriff der potenziellen standortgemäßen Vegetation (PSV) und von KOPP et al. (2002) – terminologisch im Sinne von KOWARIK nicht ganz korrekt – die Begriffe „aktuelle“ und „potenzielle Naturnähe“ geprägt.

Für eine Bewertung der Natürlichkeit sollten möglichst viele biotische und abiotische Kompartimente (Bezugsgrößen) separat und explizit untersucht und in einem Gesamtzusammenhang gebracht werden (PETERKEN 1996, WALENTOWSKI & WINTER 2007, REIF & WALENTOWSKI 2008). Bezugsgrößen können sein: Genetik der Gehölze, Baum- und Straucharten, Bodenvegetation, Epiphyten, Tiere, Pilze, Strukturen, Dynamik, Boden, Wasser- und Nährelementhaushalt usw. In den folgenden Abschnitten werden die wichtigsten Kompartimente behandelt und dabei vor allem die Bedeutung des Bodens herausgestellt.

Die Beurteilung der Natürlichkeit von Wäldern kann auf unterschiedlichen Maßstabsebenen erfolgen: (1) Waldgebiete / Waldlandschaften / waldökologische Naturräume, auf deren Fläche sich das regionale pflanzengeographische Potenzial und die standörtliche Variabilität in der Baumartenzusammensetzung widerspiegeln kann, (2) Ökosystemtypen innerhalb des Areals, in dem alle spezifischen Entwicklungsphasen zur Ausbildung kommen können (Minimum-Struktur-Areal, KOOP 1982), (3) Bestände, die sich durch Kriterien wie Schichtigkeit, Altbäume, Totholz usw. auszeichnen, (4) Einzelbaumstrukturen (Wuchsformen) und (5) Sonderstrukturen (Mulmhöhlen, Rindentaschen etc.) (erweitert nach WALENTOWSKI & WINTER 2007). Weniger für die Ausgangsfragestellung

relevant sind Maßstabsebenen unterhalb von Pflanzenstrukturen bzw. von Pflanzenorganen (HOBBOHM 2000), sieht man vom Studium des Genoms als solchem ab, weil die Träger (Individuen) der genetischen Information wiederum auf den o. g. unterschiedlichen Maßstabsebenen betrachtet werden können. Für Untersuchungen des Bodenkompartmentes, insbesondere der kleinräumigen Bodenheterogenität, empfiehlt sich nach heutigem Kenntnisstand (Kap. 7.2.1) eine Betrachtungsebene im dm- und m-Bereich innerhalb eines, hinsichtlich von Morphologie, Geologie und Bestockungstyp mehr oder weniger homogenen Bestandesausschnitts.

Vorliegender Artikel verfolgt nicht das Ziel, in die komplizierte Diskussion um den Begriff der „Diversität“ und der verschiedenen Modelle einzusteigen (Literatur z. B. in DELONG 1996, HOBBOHM 2000, COGĂLNICEANU 2003). Grundlegend für die vorliegende Abhandlung ist das von WHITTAKER im Jahre 1972 veröffentlichte Konzept zur Unterscheidung von  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -,  $\delta$ - und  $\epsilon$ -Diversität. Teilweise beziehen sich die differenzierten Diversitäten auf die Vielfalt von Einzelarten in einem Bezugsraum selbst, teilweise auf Unterschiede innerhalb der Vielfalt. Hinsichtlich einer begrifflichen Unterscheidung von Hierarchieebenen haben sich aber nur die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität, die auf der Maßstabsebene eines Ökosystems (Zönose, Waldbestand) anwendbar sind, z. T. auch die  $\gamma$ -Diversität, die die Artenvielfalt eines Vegetationskomplexes oder einer Landschaft beschreibt, durchsetzen können. Die Elementareinheiten des WHITTAKER'schen Modells bilden Biospezies, es handelt sich ursprünglich also um ein Biodiversitäts-Konzept. Seit den 1980er Jahren wurde der Bedeutung raum-zeitlicher Heterogenität ökologischer Parameter vermehrt Aufmerksamkeit geschenkt (WIENS 1989, 2000, KOLASA & PICKETT 1991, LI & REYNOLDS 1994, 1995, GUO 2001). Dabei wurde die Heterogenität als ein komplexes Muster der Natur begriffen, was mehr als nur die Variation gewisser Merkmalsgrößen bedeutet. Das Diversitätskonzept wird seitdem vielfach auch auf geoökologische Zusammenhänge, z. B. abiotische Objekte oder trophische Ebenen innerhalb von Nahrungsbeziehungen übertragen (Struktur-Diversität, Tropho-Diversität).

In Tabelle 1 sind die  $\alpha$ - und  $\beta$ -Ebene der Biodiversität aufgeführt und im rechten Teil um allgemeinere Begriffe ergänzt. Weil sich ökosystemare Merkmale auch unterhalb der  $\alpha$ -Ebene beschreiben lassen, wurde das Diversitätskonzept von WHITTAKER nach unten um die beiden Ebenen „Merkmalspräsenz“ (z. B. Auftreten bestimmter Arten) und „Merkmalsausprägung“ (z. B. mengenmäßiges Auftreten bestimmter Arten) erweitert.

## 3 Genetische Bewertung der Natürlichkeit

Von SEITZ et al. (2007) wird begrifflich zwischen „genetischer Vielfalt“ (Anzahl verschiedener Allele oder Genotypen in einer Population, entspricht  $\alpha$ -Ebene in Tab. 1, 2) und „genetischer Diversität“ (Anzahl und Verteilungsmuster der Genvarianten, entspricht  $\beta$ -Ebene) unterschieden. Wegen des hohen Aufwandes wird die Genetik meist nur auf der  $\alpha$ -Ebene und auch nur mittelbar über Isoenzyme untersucht.

Erwartungsgemäß weisen autochthone und genetisch reiche Artenbestände ein höheres Maß an Heterozygotie und Allelfrequenzen auf als Bestände aus (allochthonen) Saatgutbeständen – im Extremfall z. B. Pappelklone oder Nachkommen nur weniger Samenbäume. Allerdings gibt es

**Tab. 1:** Benutzte Hierarchieebenen des Diversitätskonzeptes auf der Maßstabsebene eines Waldbestandes.

**Table 1:** Levels of the diversity concept hierarchy on forest stand scale.

Hierarchieebene	biologische Definition	allgemeine Definition
Merkmalspräsenz	Vorhandensein einer Art	Vorhandensein eines diskreten Merkmals
Merkmalsausprägung	Häufigkeit (Abundanz, Deckungsgrad, Artmächtigkeit) einer Art	Ausprägung, Intensität, Dichte, Häufigkeit, Abundanz, Menge, Vorrat eines Merkmals
α-Diversität	syn. „primäre Biodiversität“, „within habitat diversity“, Artenreichtum eines Bestandes, Ökosystems, einer Zönose	Merkmalsvielfalt, Anzahl von Merkmalen
β-Diversität	syn. „Dominanz-Diversität“, „between habitat diversity“, Wechsel der Artenzusammensetzung entlang ökolog. Gradienten, Artenverteilung innerhalb des Bestandes	räumliche Verteilung von Merkmalen oder der Merkmalsausprägung

populations- und verbreitungsbiologische Unterschiede zwischen den Baumarten, durch die diese Regel relativiert wird. Eine geringe genetische Differenzierung zwischen den Populationen (Herkünften) sowie eine hohe genetische Diversität innerhalb der Populationen zeigt sich nur bei solchen Arten, die hohe Genflüsse aufweisen, also Arten mit Fernausbreitungsmechanismen, mit großem, gering strukturierem Verbreitungsgebiet, mit hohem Anteil an Fremdbestäubung, langem Lebenszyklus sowie starkem anthropogenem Einfluss durch Saat oder Pflanzfähigkeit (SEITZ et al. 2007). Andererseits setzt sich ein autochthoner Bestand aus einer Baumart mit schwerem Samen (z. B. Eiche) im Allgemeinen nur aus dem Haplotyp der Gründerindividuen zusammen, weil die Samen eine sehr begrenzte Verbreitung erfahren (KÖNIG & STAUBER 2004). So zeigen *Rot-Buchen* (zusammenhängendes Areal) und *Wald-Kiefern* (gute Fernausbreitung, viele Bestände durch Pflanzung/Saat begründet) relativ geringe genetische Unterschiede zwischen ihren mitteleuropäischen Herkunftsgebieten. Innerhalb der Gebiete kann aber eine große genetische Variation auftreten (SEITZ et al. 2007, LIESEBACH 2008). Bei *Stiel-* und *Trauben-Eichen* ist es jedoch umgekehrt (LIESEBACH 2004, SEITZ et al. 2007).

Auf der Bestandesebene können manche Bewirtschaftungsformen – wie der Schirm- (MÜLLER-STARCK 1996) oder Saumschlag bei Buchen (ZIEGENHAGEN & SCHOLZ 2002) – zu einer Erhöhung der Selbstungsanteile aufgrund eines hohen Eigenpollenanteils in der Baumkrone und zur Reduktion der intraspezifischen genetischen Diversität führen. Auf der anderen Seite kann Dichtstand infolge der größeren Anzahl potentieller Paarungspartner eine erhöhte Heterozygotie zur Folge haben (MÜLLER-STARCK 1996). Bisher vorliegende Ergebnisse deuten jedoch darauf hin, dass waldbauliche Eingriffe nur einen geringen Einfluss auf die genetische Ausstattung von Buchenbeständen haben (MEYER et al. 2004).

#### 4 Floristische Bewertung der Natürlichkeit

Eine „Habitatkontinuität“ (synonym: Habitat- oder Biotoptradition) wird in der Regel anhand *historischer Karten* (WULF & GROSS 2004, JANSEN 2005) oder der Analyse von *Pollenprofilen aus Kleinstmooren* (RICKERT 2005) erwiesen. Aber auch floristische Merkmale können einen Beitrag dazu leisten, die Habitatkontinuität der Formation „Wald“ und damit ein sehr grobes Merkmal von (historischer) Naturnähe zu indizieren. Als *Zeigerarten für „historisch alte Wälder“* (*ancient woodland*) eignen sich z. B. myrmekochore Gefäßpflanzen

(PEARSON et al. 1998, WULF 1994, 2004, MITCHELL et al. 2002) und epiphytische Flechten (BRADTKA 2006). Allerdings kann das Vorkommen typischer Zeigerpflanzen in historisch alten Wäldern durch bestimmte Bedingungen eingeschränkt sein (HERMY et al. 1999) oder für jüngere Wälder nicht prinzipiell ausgeschlossen werden (DUPOUEY et al. 2002, zit. in BÜRGER 2004).

Viele Versuche, primäre oder naturnahe sekundäre Waldgesellschaften von anthropogen begründeten Forstgesellschaften hohen Hemerobiegrades zu unterscheiden, erfolgen durch Trennarten (syn. Differenzialarten), die i. d. R. mehr oder weniger nitrophile Störungszeiger sind (TÜXEN 1950, MEISEL-JAHN 1955, PASSARGE 1962, 1968, HOFMANN 1969, ZERBE 1993, ZERBE & SUKOPP 1995). Auf diese Weise zeichnet sich ein Nadelbaumforst auf laubbaumfähigem Standort durch anspruchsvollere Bodenvegetationsarten aus, als ein naturnaher Nadelwald nährstoffarmer Böden aufweisen würde. Dabei muss die Zusammensetzung der Bodenvegetationsdecke im Forst aber nicht der des potentiell natürlichen Laubwaldes entsprechen (vgl. die Ökogramme mit den entsprechenden Typbeschreibungen bei HOFMANN in ANDERS et al. 2002). Die Typisierung in Wald-, Halbforst- und Forstökosysteme (HOFMANN & ANDERS 1995, HOFMANN 1997) basiert auf der Kenntnis solcher Artenkombinationen und -dynamiken, die entweder geschlossene (Wald) oder offene Stoffkreisläufe, Stabilität oder Entwicklungstendenzen (Forst) anzeigen. Nach dem Nordostdeutschen Verfahren der forstlichen Standortserkundung entspricht im Fall einer Forstvegetation die „Zustands-Vegetationsform“ – die in Beziehung zur aktuellen „Zustands-Standortsform“ (= Humusform) steht – nicht der Vegetationsausprägung, die im Gleichgewicht mit den angestammten Standortverhältnissen stehen würde (KOPP & SCHWANECKE 1994, SEA 95 1996, s. Kap. 7.1). Bei Zugrundelegung der Artmächtigkeiten derartiger (soziologisch-) ökologischer Artengruppen kann eine sicherere und differenziertere Diagnose erfolgen, als würde nur das Vorkommen einzelner Trennarten berücksichtigt.

Wird davon ausgegangen, dass in Wald- bzw. Forstgesellschaften die bestandesbildenden Baumarten als Edifikatoren die Führungsgröße für alle ökosystemaren Strukturen und Prozesse darstellen, kann die Natürlichkeit auf großmaßstäblicher Ebene durch den prozentualen Vergleich zwischen aktueller und potenziell natürlicher Baumartenzusammensetzung quantifiziert werden (JENSSEN & HOFMANN 2003). Bei solchen Verfahren wird nicht nur die aktuelle Baumartenzusammensetzung und ggf. der Schlussgrad berücksichtigt, es ist auch ein Referenzmodell für die Wald-

natur notwendig, in das standortsökologische Daten, wie Nährkraft-, Feuchte- und Klimastufe, eingeflossen sind, z. B. die Karte der potenziellen natürlichen Vegetation (PNV). Je mehr und differenzierter aktuelle und potenzielle Standortseigenschaften Berücksichtigung finden, umso zuverlässiger ist die Indikation (SCHMIDT et al. 2006).

KOWARIK (1988, 1999) führt Zeigerarten der verschiedenen Hemerobiestufen H1 (oligohemerob) bis H9 (polyhemerob) an. Derartige Listen können nur für sehr gut erforschte Gebiete erstellt werden und besitzen nur regionale Gültigkeit. Viele der Zeigerarten für geringe Hemerobie haben ihren Standort in gefährdeten Biotopen, z. B. in Hoch- oder Übergangsmooren, während Laubwaldarten in solchen Listen eher selten auftreten. Zahlreiche Kraut- und Moosarten weisen aber Stetigkeitsschwerpunkte in bestimmten Phasen des Waldumbaus von Kiefern- zu Buchen- (Eichen-) Beständen auf (DENNER 2007). Übergänge zwischen Wald- und Forstgesellschaften (entspricht den Hemerobiestufen H1 bis H3 und H3 bis H5) oder gar Natur- und naturnahen Wirtschaftswäldern (entspricht H1 und H2) können auf diese Weise – wenn überhaupt – oft nur unscharf herausgearbeitet werden. Im Gegensatz zur Fauna gibt es keine obligaten Urwaldzeigerpflanzen (OHEIMB 2003). Dazu sind die entsprechenden standortsökologischen Unterschiede zu gering.

Die Pflanzenartenvielfalt ( $\alpha$ -Diversität) stellt kein geeignetes Kriterium dar, Natürlichkeit (Hemerobie) einzuschätzen, weil unterschiedliche Ökosystemtypen unter natürlichen Bedingungen verschiedene Artenzahlen aufweisen und daher vor dem Hintergrund des vorhandenen Nischen- und Ressourcenangebotes sowie der Gebietsflora bewertet werden müssen (KAULE 1991, HALPERN & SPIES 1995, KÖHL & ZINGG 1995, ANDERS & HOFMANN 1997, OHEIMB et al. 1999, JENSSEN & HOFMANN 2003, SCHMIDT et al. 1996). Trotz unterschiedlicher Artzahlen sind Ökosysteme jeweils „floristisch vollständig“ (RABOTNOV 1995), „stabil“ (SCHAEFER 1997, BAUMANN 2001) und zeichnen sich durch „biotische“ (ANGERMEIER & KARR 1994, SCHULTZ et al. 2002) bzw. „ökologische Integrität“ (BARKMANN 2001) aus. Außerdem hängt die aufgefundene Artenzahl vom Flächenbezug ab (Arten-Areal-Beziehung), wobei das Minimum-Areal mit relativer Artsättigung nicht immer leicht festzulegen ist.

Auch im Verlauf natürlicher Waldentwicklungszyklen kann innerhalb eines Ökosystems die Artenzahl variieren. So finden sich z. B. in der Optimalphase von Wäldern (JENSSEN & HOFMANN 2003, MEYER et al. 2004) oder in Sukzessionsstadien von Bestandeslücken (PEET 1978) weniger Arten als in anderen Phasen oder Bestandesstrukturen. Die Hypothese, dass sich durch Bodenheterogenität – die abhängig von der Hemerobie sein kann (Kap. 7.2) – die Nischenvielfalt für Pflanzenarten und damit ihre  $\alpha$ -Diversität erhöht („*resource heterogeneity hypothesis*“, TILMAN 1982, REYNOLDS et al. 1997), ist umstritten. Es gibt Hinweise dafür, dass das Vorhandensein nährstoffarmer „*patches*“ das Überleben konkurrenzschwacher Arten ermöglicht, weil anspruchsvollere Arten diese Zonen weniger gut durchwurzeln (DAY et al. 2003). Durch andere Studien konnte jedoch kein Zusammenhang zwischen Boden- und Pflanzenartendiversität festgestellt werden (WIJESINGHE et al. 2005).

Durch menschlichen Einfluss, wie dem Anbau standortsfremder Baumarten, können in Wäldern Artenzahlen der Bodenvegetation ab- oder zunehmen (ZERBE 1997, LÜCKE & SCHMIDT 1997, ANDERS & HOFMANN 1997, OHEIMB et al. 1999, WECKESSER

2003, SCHMIDT et al. 2006, ZERBE et al. 2007). Auch der ökologische Waldumbau zu naturnäheren Zuständen, z. B. mit Rot-Buche, kann zeitweise oder dauerhaft zu einer Artenreduktion gegenüber einer Forstvegetation führen (JENSSEN & HOFMANN 2004, DENNER 2007). Saure, basische oder N-haltige Immissionen, die eine indirekte Form des Verlustes an Naturnähe darstellen, können einen Rückgang, eine Zunahme von Arten oder einen Austausch autochthoner durch habitatfremde Pflanzenarten zur Folge haben (BÜRGER 1991, HERPEL et al. 1995, GRABIETZ & FIEDLER 1996, RÖDER et al. 1996, JENSSEN & HOFMANN 2005). Naturwald-untypische Ruderalarten finden sich auch in Wäldern mit natürlicher Baumartenzusammensetzung entlang von Forstwegen und auf Rückegassen ein (SCHMIDT 1993, SCHMIDT & WECKESSER 2001, WESTPHAL 2001, OHEIMB 2003).

Meist bewirken *mäßig häufige und mäßig intensive* Störungen („*disturbances*“) eine Erhöhung der  $\alpha$ -Diversität, während in störungsarmen (aufgrund weniger konkurrenzstarker K-Strategen) oder in sehr stark beeinflussten Ökosystemen (durch Extinktion) die Pflanzenartenvielfalt abnimmt (PALMER 1994, Abb. 1). Die Ursachen können in jedem der drei Fälle anthropogen oder natürlich sein.

Wegen des Bewertungskonfliktes, der sich aus der fehlenden Kopplung zwischen Naturnähe und  $\alpha$ -Diversität über verschiedene Intensitätsstufen hinweg ergibt (BEIERKUHLEIN 2001), wird die Artenverteilung ( $\beta$ -Diversität) zur Diagnose von Natürlichkeit herangezogen. Auf diese Weise kann HAEUPLER (1982) mittels der „Evenness“ von Pflanzengesellschaften auf das Maß äußerer Störung schließen, die er als Merkmal von Hemerobie interpretiert. PRETZSCH (1996) untersucht und quantifiziert den Effekt, den waldbauliche Maßnahmen auf die  $\beta$ -Diversität der Baumarten in Fichten-Buchen-Mischbeständen haben.

## 5 Faunistische und mykologische Bewertung der Natürlichkeit

Prinzipiell lassen sich faunistische und mykologische Verhältnisse hinsichtlich ihres Weiserwertes für Natürlichkeit auf die gleiche Weise wie floristische Zustände interpretieren. Geeignet sind Untersuchungen zur Tier- und Pilzlebewelt besonders deshalb, weil es auf der Präsenz-Ebene mehrere Indikatorarten gibt, die explizit den Natürlichkeitsgrad und/oder die Habitatkontinuität anzeigen. So werden von MÜLLER et al. (2005) manche xylobionte Käferarten als „*Urwaldreliktararten*“ definiert. Auch Regenwürmer können als Indikatorarten ökologischer Bodenzustände dienen (FILSER et al. 1995, GRAEFE 1997) und auf landwirtschaftlichen Flächen Nutzungsänderungen anzeigen (GRAEFE 1999).

Im Blick auf bodenbewohnende (epigäische), mykorrhizabil-dende Pilze lassen sich i. d. R. keine Unterschiede zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern finden (SCHMIDT & HELFER 1999). ZEHFUSS & OSTROW (2005) konnten aber holzbewohnende (lignicole) Pilze in „*starke Naturnähezeiger*“ mit nahezu ausschließlichem Vorkommen in Wäldern mit umfangreichen und nachhaltigem Totholz-Angebot verschiedener Milieubedingungen und „*schwache Naturnähezeiger*“, die weitgehend auf standortgemäße Wälder beschränkt sind, klassifizieren (s. auch UTSCHIK & HELFER 2005).

Die  $\alpha$ -Diversität kann kein alleiniges Kriterium von Naturnähe sein, weil Seltenheit und damit regionale Gefährdung und Schutzwürdigkeit baumarttypischer Tiere und Pilze durch

unterschiedliche Verbreitungsschwerpunkte und ein förderliches Bestandesklima auch durch standortswidrige Baumarten verursacht werden können. Beispielsweise lassen sich in Kiefern- oder Fichtenforsten mehr Spinnenarten nachweisen, als in naturnahen Laubwäldern (FINCH 2001, 2005, BRÄSICKE 2008). Prinzipiell ist in Naturwäldern eine höhere β-Diversität verbreiteter Waldarten aufgrund der Struktur- und Habitatvielfalt zu erwarten. Eine hohe Bodenheterogenität als Merkmal naturnaher Wälder (Kap. 7.2) wirkt sich auf die Diversität der Bodenfauna in der α- und β-Ebene aus (ETTEMA & WARDLE 2002).

Die große Artenzahl, die Mobilität und schwierige Determinierbarkeit der Individuen schränken die Effizienz zoologischer Untersuchungen – besonders auf der β-Ebene – zur Beurteilung der Natürlichkeit ein.

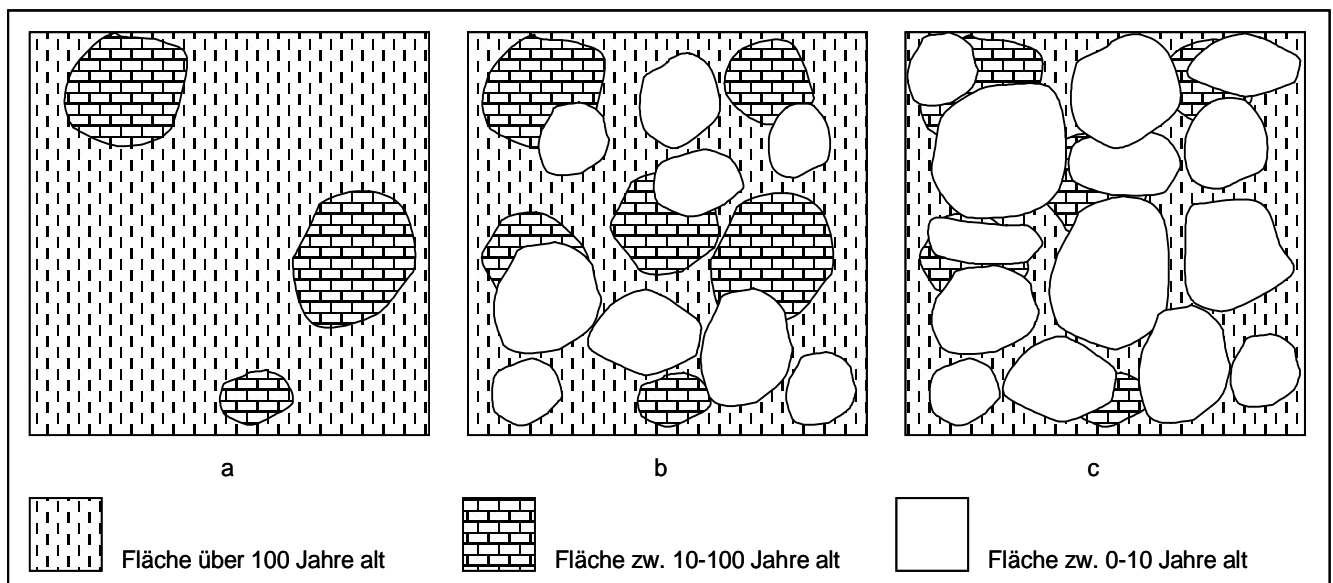
### 6 Bestandesdynamische und -strukturelle Bewertung der Natürlichkeit

Neuzeitliche Ökologie-Konzepte gehen nicht mehr vom Gleichgewichtszustand der Natur aus, da sie als offenes System begriffen wird (PICKETT et al. 1992). Da Ökosysteme natürlichen Störungen unterliegen, finden bei der Beurteilung von Natürlichkeit zunehmend auch dynamische Aspekte Berücksichtigung (SCHERZINGER 1996, STURM 1996, JAX 1998, JEDICKE 1998). Waldökosysteme zeichnen sich gegenüber Forstökosystemen höherer Hemerobie durch inhärente Regelmechanismen, wie Selbstorganisationsfähigkeit, Kontinuität und Stabilität aus (JENSSEN & HOFMANN 2003). Für Momentaufnahmen ist die Dynamik als Natürlichkeitskriterium jedoch ungeeignet bzw. nicht fassbar. Folge einer, wie auch immer gearteten dynamischen Bestandesgeschichte und das Ergebnis von Bewirtschaftungseingriffen sind aber die aktuellen Bestandesstrukturen, die Bodenheterogenität (Kap. 7.2) und damit die Habitatdiversität. Bei unveränder-

tem Störungsregime entscheidet die Häufigkeit der Störungen über die Habitatdiversität (PALMER 1994, Abb. 1). Mit hoher Strukturvielfalt ist i. d. R. ein Anstieg der biologischen Diversität verknüpft (KÖHL & ZINGG 1995, SCHERZINGER 1996, BAUMANN 2001), was durch Untersuchungen an vielen Tiergruppen (RECHER 1969, WILLSON 1974, UETZ 1974, DUESER & SHUGART 1978, MACMAHON 1981, GARDNER et al. 1995, SCHAEFER 2001) oder an der Vegetationsstruktur belegt werden kann (HORNSCHUCH & RIEK 2007, 2009).

Das Vorhandensein von Baumstubben stellt ein diskretes, negatives Naturnähekriterium auf unterster Betrachtungsebene dar (Merkmalspräsenz). Regional lassen bestimmte Wuchsformen der Bäume auf Autochthonie schließen, z. B. bei Fichten der Berglagen an ihrer Schmalkronigkeit und Kammform der Seitenzweige („Lamettawuchs“). Häufig sind Naturwälder in Folge der zyklischen Selbstorganisation und -differenzierung (REMMERT 1991, KORPEL 1995) struktureicher als Wirtschaftswälder, wo durch waldbauliche Maßnahmen oft eine strukturelle Vereinheitlichung angestrebt wird (SCHERZINGER 1996, ABS et al. 1999, MEYER et al. 2004). Die Endnutzung von Bestand bzw. Einzelstamm erfolgt i. d. R. während des Kulminationszeitpunktes, weshalb Altbäume fehlen oder selten sind. Unterhalb der Ebene von Beständen betrifft das auch das Vorkommen, die Vielfalt bzw. die Häufigkeit von Wuchsformen der Bäume, von Kleinstrukturen und von Mikrohabitaten (WINTER et al. 2003, 2004, BARTHA 2006), die im Wirtschaftswald seltener, weil unerwünscht sind (Häufigkeitsebene).

Unter Umständen können auch bestimmte Nutzungs- und Betriebsformen auf Bestandesebene zu starker Strukturierung führen – z. B. in Mittel- und Plenterwäldern oder durch Femelhieb – während ungeschichtete Altersklassenwälder mit autochthonen Baumarten im ökologischen Sinne recht naturnah sein können (SCAMONI 1966, ELLENBERG 1996). Eine allein aus der Bestandesstruktur oder Nutzungsform abge-



**Abb. 1:** Drei hypothetische Waldflächen mit einheitlichem Störungsregime und variabler Störungshäufigkeit. Die Habitatdiversität ist in a und c klein, aber in b höher. Fläche c mit sehr hoher Störungshäufigkeit weist hauptsächlich junge Teilflächen („patches“) auf. In Fläche b mit mittlerer Störungshäufigkeit sind Sukzessionsflächen sehr verschiedener Alter vorhanden, was zu hoher Biodiversität führt (verändert nach PALMER 1994 und COGĂLNICEANU 2003).

**Fig. 1:** Three hypothetical forest landscapes with constant disturbance regimes of varying disturbance frequency. Habitat diversity is smaller in a and c, but higher in b. Landscape c, with very frequent disturbance consists mainly of young patches. Landscape b, with intermediate frequency of disturbance has patches of many different ages, and hence higher biodiversity (redrawn after PALMER 1994 and COGĂLNICEANU 2003).



leitete Bewertung der Naturnähe von Waldstandorten führt daher allenfalls zu ökonomisch-landeskulturellen Kategorien, aber nicht zu einer standortsökologisch begründeten Differenzierung in Wald- und Forstökosysteme. So wird von GEHLKEN (1997) eine „plenterartig bewirtschaftete Dauerkultur“ als „Wald“ und ein „schlagweise bewirtschafteter Holzacker“ mit arbeitsintensiver Bestandesbegründung und -pflege (auch mit standortgerechten Baumarten) als „Forst“ charakterisiert.

Als Indices der Strukturdiversität auf Bestandesebene lassen sich z. B. das *Totholzvorkommen* (Präsenz, Menge), die *Durchmesserdivergenz* (syn. Umgebungsmaß,  $\alpha$ -Ebene) und die *Stammverteilung* (Dispersion, Winkelmaß,  $\beta$ -Ebene) heranziehen (GADOW 1999, MEYER & POGODA 2001, HUI & GADOW 2002). Die *Baumartendurchmischung* (MEYER & POGODA 2001) ist eigentlich ein floristisches Diversitätsmaß für Arten der Baumschicht und lässt sich hier der  $\alpha$ -Ebene zuordnen (Tab. 2). Sie kennzeichnet aber auch bestandesstrukturelle Heterogenität, weil unterschiedliche Baumarten als Edifikatoren des Ökosystems jeweils spezifische Eigenschaften besitzen (Kap. 5.1 in HORNSCHUCH & RIEK 2009). In der Literatur werden viele weitere Verfahren beschrieben (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974, HABER 1979, ALBERT et al. 1995, FÜLDNER 1995, JAEHNE & DOHRENBUSCH 1997, LATHAM et al. 1998, TRAUB & KLEINN 1999). Auch *geostatistische Methoden* werden zur Analyse der Strukturdiversität eingesetzt (WEBER 2000).

MEYER & POGODA (2001) empfehlen zur sicheren Einschätzung der Gesamtstrukturdiversität die Aufnahme möglichst vieler ( $\alpha$ - und  $\beta$ -) Teildiversitäten, weil die *Transinformation* (Kopplung) der einzelnen Strukturparameter auch bei hoher Naturnähe gering sein kann.

## 7 Bodenkundliche Bewertung der Natürlichkeit

Obwohl die Ungestörtheit der Pedogenese Ausdruck der (historischen) Natürlichkeit eines Standortes ist, fanden Aspekte der Bodenentwicklung in der Naturwaldforschung bisher kaum Berücksichtigung (KNAPP & JESCHKE 1991, WOLF & BOHN 1991, GRABHERR et al. 1995, MEYER et al. 2004, BARTHA 2006). Der Begriff der „Naturnähe“ hat sich jedoch auch im Zusammenhang mit der „Archivfunktion“ von Böden für die „Naturgeschichte“ etabliert (LANTZSCH 2005). Zur Kennzeichnung naturnaher Böden wurden in diesem Zusammenhang z. B. ein ungestörter Profilaufbau und die über schriftliche Quellen zugängliche Nutzungsgeschichte vorgeschlagen.

Ohne genetische Untersuchungen oder sichere Weiserarten für Habitatkontinuität (Biotoptradition) können vegetationskundliche, zoologische, bestandesstrukturelle und standortsökologische Untersuchungen Natürlichkeit nur gegenwartsbezogen beurteilen (Hemerobiekonzept, Kap. 2). Aufgrund der Archivfunktion des Bodens kann man erwarten, dass mit Hilfe pedologischer Analysen auch Abweichungen vom ursprünglichen Zustand indiziert werden können (Naturnähekonzept).

### 7.1 Auftreten und Ausprägung von Bodenmerkmalen

An einem Pflughorizont kann leicht eine frühere landwirtschaftliche Nutzung abgelesen werden und archäologische

Artefakte sind ein sicheres Kennzeichen für anthropogenen Einfluss in der Vergangenheit (Präsenz-Ebene). Böden historisch alter Wälder und Böden von Wäldern mit vorangegangenen anderen Nutzungsformen unterscheiden sich oft auf der Ebene der Merkmalsausprägung, z. B. im Hinblick auf Podsoligkeit, Entkalkungstiefe, pH-Wert, Basensättigung, C/N-Verhältnis, Humus-, C-, P-, Ton-, Salz- und  $\delta^{15}\text{N}$ -Gehalt (KUSSMAUL 1969, LEUSCHNER & IMMENROTH 1994, DUPOUEY et al. 2002, BÜRGER 2004, WULF 2004). Auch zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern wurden beträchtliche Unterschiede im Humusgehalt der oberen Horizonte festgestellt, weil die Böden der Urwälder i. d. R. mehr organische Bodensubstanz akkumulieren (Literaturnachweise bei KORPEL 1995).

Bei kontinuierlicher Waldbestockung können bestimmte Forstnutzungen und Bewirtschaftungsverfahren, die in der Vergangenheit Anwendung fanden, die „Bodenqualität“ langfristig beeinflussen (BINKLEY & GIARDINA 1998, SCHOENHOLTZ et al. 2000). So kann der Boden potenzieller Laubbaumstandorte durch den Anbau von Nadelbäumen nachhaltig versauern (ZERBE 1993, ULRICH 1995, FINZI et al. 1998a, b, AUGUSTO et al. 2002, FRITZ 2006). Oft wird in Wäldern die Humusform und die Mächtigkeit der Humusaufgabe untersucht, die sich im Rahmen von Durchforstungsmaßnahmen, mit der Vornutzung, der Waldzusammensetzung und dem Bestandesalter ändern können (ARP & KRAUSE 1984, RIHA et al. 1986a, b, BELOTTI & BABEL 1993, EMMER & SEVINK 1994, LISKI 1995).

Nach dem Nordostdeutschen Verfahren der forstlichen Standortserkundung (KOPP & SCHWANECKE 1994, SEA 95 1996) ermöglicht der Vergleich der aktuellen Humusform („Zustands-Standortsform“) mit der theoretischen Humusform, die sich von Natur aus einstellen würde, d. h. die sich im „Gleichgewicht“ bzw. in „Harmonie“ mit der „Stamm-Standortsform“ befindet, eine Angabe zum Hemerobiegrad, ausgedrückt in Stufen der „Zustandsabweichung“. Das Konzept der Analyse der „Zustandsabweichung“ wurde von KOPP et al. (2002) weiterentwickelt, um dem Sachverhalt Rechnung zu tragen, dass der Standort selbst hinsichtlich seiner abiotischen Standortsfaktoren sukzessionalen Veränderungen unterworfen sein kann (Kap. 2). Da von den Autoren aktuelle und potentielle standortsökologische Befunde mit Vegetationsparametern verknüpft und auch den Besonderheiten der Waldentwicklungsphasen Rechnung getragen werden, ergeben sich hervorragende Voraussetzungen für eine objektivere Naturnäheabschätzung als bei rein floristischen oder zu statischen standortkundlichen Verfahren (SCHMIDT et al. 2006).

Nach Kahlschlag und/oder Bodenfeuer sind Humus- bzw. organische C-Vorräte reduziert und die N-Verfügbarkeit kurzfristig erhöht (HETSCH 1980, COVINGTON & SACKETT 1992, HÖLLERMANN 1995, TORGERSEN et al. 1995, JONES et al. 1998, GORGAN et al. 2000, WICHMANN & SCHMIDT 2000, GOODALE & ABER 2001, ANTOS et al. 2003, OLIVER et al. 2004, GUO et al. 2004, CERTINI 2005, GUNDALE et al. 2005, SMITHWICK et al. 2005). Bodenzustandsveränderungen durch Brandeinwirkung sind jedoch nicht immer anthropogenen Ursprungs bzw. als ein Hemerobiemerkmal zu werten, da je nach Region und Ökosystem Waldbrände ein Ausdruck des natürlichen Waldentwicklungszyklus sein können.

Neben bodenchemischen Veränderungen unterliegen bei forstlicher Nutzung möglicherweise auch bodenphysikalische Eigenschaften einem Wandel. Durch forstliche Eingriffe können die Bodenoberfläche verletzt und Bodenschich-

ten durchmischt werden sowie eine sekundäre Erosion einsetzen (BARTHA 2006). Es ist zu erwarten, dass sich durch permanente Befahrung auf nicht festgelegten Rückelinien die mittlere Lagerungsdichte des Oberbodens im Bestand erhöht (MANDL et al. 2006, s. Kap. 7.2.3).

## 7.2 Bodenvariabilität und Bodenheterogenität

### 7.2.1 Wissensstand

Während sich „Bodenvariabilität“ (syn. „Bodendiversität“) auf einzelne Merkmale bezieht (Variabilität des pH-Werts, der Auflagemächtigkeit usw.), die zufällig oder räumlich und zeitlich streuen können, meint „Bodenheterogenität“ („patchiness“) Variabilität mit einer räumlichen Struktur. Hierbei stellt sich die räumliche Ausprägung von Bodenfaktoren nicht uniform oder zufällig, sondern mehr oder weniger aggregiert unter Bildung von „patches“ dar (ETTEMA & WARDLE 2002). „Bodenheterogenität“ kann auch im Sinne einer *Konstellation mehrerer Merkmale* verstanden werden, woraus unterschiedliche räumliche Strukturen sowie kleinräumig differenziert ausgeprägte Wirkungen, Prozesse und Interaktionen des Stoffhaushalts resultieren. Somit ließe sich Bodenvariabilität der  $\alpha$ -Ebene und Bodenheterogenität der  $\beta$ -Ebene des Diversitätskonzeptes zuordnen (Tab. 1, 2). Übersichtsarbeiten zum Thema „Bodenvariabilität und -heterogenität“ stammen von BECKETT & WEBSTER (1971), DAHIYA et al. (1984) und BURROUGH (1993). GUO (2001) legt das Konzept der räumlichen und zeitlichen Bodenheterogenität systematisch in Zusammenhang der Untersuchung eines gestörten Forstökosystems dar.

Während bei landschaftsökologischen Studien und bei der Erstellung von Bodenkarten die Heterogenität meist auf der Skalenebene von Kilometern relevant ist (WIENS 1989, O'NEILL et al. 1991, TURNER et al. 1993, 1997, FORMAN 1995, PICKETT & DADENASSO 1995), wurde die Diversität von Bodenkenngrößen auch im Skalenbereich von Metern oder Zentimetern analysiert (ROBERTSON et al. 1993, GÖTTLEIN et al. 1996, PECHÁĚKOVÁ et al. 1999, STOYAN et al. 2000). Für eine systematische Analyse forstlicher Standorts- und Bestockungstypen besteht insbesondere ein Bedarf an kleinräumigen Bodenuntersuchungen (Probenabstand 0,2 – 1 m) mit ausreichender Stichprobenzahl ( $N \geq 50$ ) (MELLERT et al. 2008).

Verschiedene Bodenparameter, die kausal miteinander verbunden sind, bilden ähnliche Muster ab (LAVERMAN et al. 2002, GILLIAM et al. 2005). Die räumliche Variabilität kann durch eine zeitliche Dynamik Veränderungen unterliegen (FARLEY & FITTER 1999, LAVERMAN et al. 2000, KIRWAN et al. 2005).

LI & REYNOLDS (1995) stellen verschiedenen Methoden zur Quantifizierung von Bodenvariabilität dar und klassifizieren sie nach den vorliegenden Datentypen. Zur Einschätzung der Bodenvariabilität ohne räumlichen Bezug können statistische Streuungsmaßzahlen wie Varianz, Standardabweichung und Variationskoeffizienten herangezogen werden (BECKETT & WEBSTER 1971, BLYTH & MAC LEOD 1978, MOLLITOR et al. 1980, QUESNEL & LAVKULICH 1980, SEEBOLDT 1985, OLIVER & WEBSTER 1987a, GRIGAL et al. 1991, FOURNIER et al. 1994, LAIHO et al. 2004, ANTOS et al. 2003). Die räumliche Verteilung biologischer Arten und struktureller Merkmale werden häufig durch den aus der Informationstheorie stammenden „SHANNON-Index“ (syn. „SHANNON-WEAVER-Index“,

„SHANNON-WIENER-Index“, „BOLTZMANN'sche Entropiefunktion“) bzw. normiert mit der Evenness beschrieben. Viele andere vorgeschlagene Indices lassen sich auf diesen zurückführen und sind mit ihm korreliert. Sie tragen nach Meinung von HAEUPLER (1982) kaum zu neuem Erkenntnisgewinn bei. Große Bedeutung zur Beschreibung der räumlichen Bodenheterogenität haben geostatistische Auswertungsverfahren erlangt. Die Methoden der Geostatistik wurden ursprünglich für die angewandte Geologie bzw. Lagerstättenkunde entwickelt (AKIN & SIEMES 1988). Anwendungen fanden sich bald auch in anderen Wissenschaften, wie der Meteorologie, der Ökologie und dem Forstwesen (ROSSI et al. 1992, GOOVAERTS 1999, WEBSTER & OLIVER 2001). Über Stand und Perspektiven geostatistischer Auswertungsmethoden in der Bodenkunde referieren ausführlich BURROUGH (1993), ROBERTSON & GROSS (1994), GOOVAERTS (1999) und ELKATEB et al. (2003). Von ELKATEB et al. (2003) werden darüber hinaus weitere stochastische Analysemethoden raumbezogener Daten diskutiert (z. B. „stochastic finite element method“). Auch die Spektralanalyse wird herangezogen, um die räumliche Bodenvariabilität zu beschreiben (BÖTTCHER & STREBEL 1988a, Böttcher et al. 1997, PÉRIÉ et al. 2006).

### 7.2.2 Ursachen von Bodenvariabilität und -heterogenität ohne oder mit unklarem Bezug zur Naturnähe

Bevor Variabilitäten und kleinräumige Muster in der Ausprägung von Bodenmerkmalen zur Beurteilung der Naturnähe eines Standortes bzw. Bestandes herangezogen werden können, muss bekannt sein, was die dahinterstehenden Prozesse sind. Nach Möglichkeit müssen die „Fingerabdrücke“ erkannt werden, die natürliche Zustände bzw. Ereignisse und/oder anthropogene Störungen hinterlassen (Kap. 7.2.3) und von den für die Naturnähebestimmung nicht-relevanten Ursachen unterschieden werden (Kap. 7.2.2). Erfährt die Merkmalsvariabilität ( $\alpha$ -Ebene) durch einzelne anthropogene Ursachen die gleiche Veränderungsrichtung wie durch natürliche Einflüsse, führen sie also zu gleichläufigen Trends, ist eine Interpretation der Gesamtvariabilität u. U. schwierig. Wenn im speziellen Fall aber Ursachen mit „störendem“ Einfluss ausgeschlossen werden können (z. B. Pflügen, Düngen u. a.), ist es möglich, anhand der Bodenvariabilität die relative Naturnähe abzuleiten (Vergleichsflächenansatz). Beeinflussungen des Bodenmusters ( $\beta$ -Ebene) durch Ursachen, die in keinem oder einem unklaren Zusammenhang mit der Hemerobie bzw. Naturnähe des Ökosystems stehen, könnten bei der Interpretation ausgeklammert werden, wenn diese als eigene Strukturen in geschachtelten Variogrammen zu determinieren sind (Kap. 2.4 und Abb. 1d in HORN-SCHUCH & RIEK 2009).

Kleinräumig variierende Zusammensetzungen des Ausgangsgesteins der Bodenbildung pausen sich auf die bodenchemischen Eigenschaften insbesondere des Unterbodens durch. Böden einheitlicher Genese und Textur, z. B. solche, die aus Schmelzwasser- oder Flugsanden aufgebaut sind, weisen eine geringe Variabilität ihrer Substrat- (und Boden-) Kennwerte auf (CAMBELL 1978, AGBU & OLSON 1990, LISTER et al. 2000). Die Variabilität bodenchemischer Parameter von Auenböden sind im Allgemeinen groß und unterscheiden sich je nach Sedimentationslagen (MOLLITOR et al. 1980). Anthropogen bedingt ist die räumlich extreme physikochemische Heterogenität von Kippböden (HÜTTL & WEBER 2001). Hier werden unterschiedlich hohe Konzentrationen

an  $\text{Ca}^{2+}$ - und Braunkohleanteilen (SCHAAF et al. 1999) und eine größere kleinskalige Variabilität hydrologischer Parameter als in natürlichen Böden gemessen (BUCZKO & GEHRKE 2005).

Mit fortschreitendem Bodenalter kann es zu einer Homogenisierung von ursprünglich heterogenen Böden kommen. Böden älterer Flussterrassen sind durch eine geringere räumliche Variabilität als die der jüngeren charakterisiert (SALDAÑA et al. 1998). SCHAAF et al. (1999) fanden in älteren bzw. in Braunkohle-freien Kippöden eine viel niedrigere raum-zeitliche Dynamik und Heterogenität als in jungen bzw. Braunkohle-haltige Kippböden. Dieser natürlichen Nivellierungstendenz infolge Entropiezunahme laufen allerdings ökosystemimmanente Strukturbildungsprozesse schwächerer Intensität entgegen (Kap. 7.2.3).

Die Entwicklungstiefe ist bereits ein pedogen geprägtes Merkmal, dessen Ursache z. B. die Art des Ausgangssubstrats sein kann. Sie selbst ist aber auch Ursache weiterer Bodeneigenschaften, ober- wie unterirdischer Vegetationsstrukturen und Artenverteilungsmuster (STARK 1994, MEREDIEU et al. 1996, EHRENFELD et al. 1997). Die kleinräumige Heterogenität des Humusvorrates ist oft ein Spiegel der Mächtigkeit des Solum (SCHÖNING 2005).

Muster von Boden- und Vegetationseigenschaften (Strukturen, Artenverteilung, dominierende Individuen) stehen oft in Beziehung zueinander (ROBERTSON et al. 1988, HOOK et al. 1991, JACKSON & CALDWELL 1993, HALVORSON et al. 1994, BRUNET et al. 1997, EHRENFELD et al. 1997, KLEB & WILSON 1997, BINKLEY & GIARDINA 1998, COLLINS & WEIN 1998a, b). Wichtiger Faktor bei der Ausbildung von kleinräumigen Mustern ist in Waldböden der Baumbestand bzw. der Einfluss der Einzelbäume. Durch Stammabfluss, Niederschlagsumverteilung, Streuakkumulation und ggf. Wurzelaustrittungen werden durch die Baumarten spezifische kleinräumige Muster von Bodeneigenschaften ausgebildet (ZINKE 1962, GERSPER & HOLOWAYCHUK 1970, KOENIES 1982, JOCHHEIM 1985, RIHA et al. 1986a, b, PAPRITZ 1987, BÖTTCHER & STREBEL 1988c, BENIAMINO et al. 1991, KOCH & MATZNER 1993, LISKI 1995, MANDERSCHIED & MATZNER 1995, SEILER & MATZNER 1995, LISTER et al. 2000, LAIHO et al. 2004, PENNE et al. 2007, HORNSCHUCH & RIEK 2007). Entsprechend der Mischungsanteile von Baumarten (BOERNER & KOSLOWSKY 1989, BOETTCHER & KALISZ 1990, FINZI et al. 1998a, b, ROTHE & BINKLEY 2001, AUBERT et al. 2006) oder bestandesstrukturbedingten Strahlungs- und Niederschlagsbedingungen (RITTER & VESTERDAL 2006) variieren Bodenparameter. Die verschiedenen Baumarten und -individuen haben insbesondere auf sandigen, wenig gepufferten und gut dränierten Böden einen Einfluss auf verschiedene Eigenschaften der Humusaufgabe, des Mineralbodens und der Bodenvegetation (MILES 1986, AUBERT et al. 2004). In bestimmten natürlichen Waldökosystemen kann es auch zu einer, einmal induzierten, dauerhaften Baumartenentmischung kommen, durch die die artspezifische Wirkung auf den Boden ortstreu erhalten wird (BINKLEY & GIARDINA 1998, Kap. 7.2.3). Aber nicht nur Bäume, auch krautige und grasartige Pflanzen beeinflussen über ihr Wurzelsystem und den biochemischen Stoffkreislauf das räumliche Muster von Bodeneigenschaften (GIBSON 1988, HOOK et al. 1991, ROBERTSON et al. 1988, JACKSON & CALDWELL 1993, BRÜLHEIDE & UDELHOVEN 2005). Nur wenn bekannt ist, ob und inwiefern unterschiedliche Vegetationstypen auch unterschiedliche Bodenmuster hinterlassen und wie lange diese erhalten bleiben, können aus dem Vergleich der unter dem Einfluss

der rezent etablierten Vegetation zu erwartenden und dem tatsächlich vorhandenen und ggf. archivierten Bodenmuster Naturnähe indiziert bzw. früherer Vegetations- und Nutzungswandel aufgezeigt werden (s. Kap. 7.2.3).

Meist sind Zusammensetzung und räumliche Verteilung der Bodenfauna von der Bodenheterogenität, also dem lokalen Habitat- und Ressourcenangebot sowie wechselnden Mikroklima- und Vegetationseigenschaften abhängig (PONGE & DELHAGE 1995, ETTEMA & WARDLE 2002). Als „ecosystem engineers“ (JOUQUET et al. 2006) können Bodentiere wiederum die räumliche Heterogenität von Bodeneigenschaften beeinflussen. Während soziale Insekten und Regenwürmer mit epi-anezischer Lebensweise durch ihre Bauten zur Diversifizierung beitragen, kann bei Dominanz endogäischer, geophager Regenwürmer – z. B. in Weide- und Grünlandböden – eine Homogenisierung des Oberbodens eintreten (WAGNER et al. 1997, RIBAS et al. 2003, JOUQUET et al. 2006). Die vom Edaphon verursachte Bodenheterogenität betrifft jedoch Intensitäten und Skalenbereiche, die selten analysiert werden (Mikrovariabilität). In vertikaler Richtung führt Bioturbation in den meisten Fällen zu einer Homogenisierung, seltener zu einer Schichtung des Bodenmaterials (HOLTMEIER 2005). Auch durch Säugetiere kann das Boden substrat gelockert und durchmischt, Stoffe verlagert und die Bodenoberfläche verformt werden (HOLTMEIER 2005). Hoher Schwarzwildbesatz führt zu veränderten Bodeneigenschaften und Nitratausträgen (SINGER et al. 1984). Dabei dürfte sich die Wühltätigkeit der Wildschweine je nach Populationsdichte unterschiedlich stark auf die Bodendiversität und -heterogenität auswirken. Auch durch Exkrememente, Bodenverdichtung oder Bodenerosion im Bereich bevorzugter Verweilorte oder entlang von Tierpfaden (SCHLESINGER et al. 1990, 1996, SMIT 1999) kann die Bodenheterogenität erhöht werden.

### 7.2.3 Ursachen von Bodenvariabilität und -heterogenität mit Bezug zur Naturnähe

In Naturwäldern werden oft größere Bodenvariabilitäten ( $\alpha$ -Diversität) und ausgedehntere Bodenmuster ( $\beta$ -Diversität) als in Wirtschaftswäldern gemessen (GUO et al. 2004, HORNSCHUCH & RIEK 2009). Als Ursache kommt vor allem der höhere Struktureichtum (Kap. 6) bei gleichzeitig längerer Generationendauer (einschließlich Terminal- und Zerfallsphase), durch die sich bestimmte Bodenmuster manifestieren können, in Betracht. Hingegen fehlen Einflüsse, die größerflächige Muster zerstören, z. B. Bodenbearbeitung (s. u.). Entstehen durch Verwitterung von Baumleichen und Bodenstörung bei Entwurzelung alter Bäume spezifische Merkmalsvariabilitäten und -muster (KOOP 1982, SCHERZINGER 1996), sind diese in Naturwäldern häufiger als in Wirtschaftswäldern anzutreffen.

Nach der (tight-)weave-Hypothese können sich auch Bodenmuster in Naturwäldern bilden und manifestieren, die sich auf die spezifischen bodenprägenden Wirkungen der jeweiligen Mischbaumarten zurückführen lassen (BINKLEY & GIARDINA 1998). Nachdem durch Negentropie eine initiale Entmischung erfolgt ist, können durch die Begünstigung ihrer eigenen Reproduktion und Hemmung der anderen Art(en) diese Bodenmuster fixiert werden. Eine Anwendung der tight-weave-Hypothese auf natürliche Reinbestände könnte einen Fall beschreiben, bei dem sich bestimmte Baumpositionen über mehrere Generationen erhalten, weil die Etab-

lierungschancen des Nachwuchts unter bereits vorhandenen Baumkronen am größten ist (z. B. durch Ballochorie oder unterdrückter Bodenvegetation). Dieser selbsterhaltende Effekt würde zur generationenübergreifenden Fortdauer des lokalen Einzelbaumeinflusses führen, den Bodenkontrast verstärken und ein relativ grobtexturiertes Bodenmuster konservieren. Voraussetzung für einen solchen Fall wäre, dass sich das Waldökosystem in einer dauerhaften Plenterwaldphase (*steady-state*) befindet und sich nicht über Entwicklungsphasen mit jeweils anderen Edifikatoren und völlig anderen Strukturen regeneriert, denn das Mosaik der verschiedenen Entwicklungsphasen nebeneinander (Waldtextur, s. Kap. 6) dürfte kaum eine nachhaltige, räumliche Bodendiversifikation zur Folge haben. Im Wirtschaftswald jedweden Betriebstyps ist die Möglichkeit gleicher Baumpositionen in verschiedenen Generationen nahezu ausgeschlossen.

Insgesamt führen großflächige und häufige Störungen, wie sie bei einer forstlichen Bewirtschaftung auftreten, zur Nivellierung ( $\alpha$ -Diversität) und zu feinkörnigen Bodenmustern ( $\beta$ -Diversität, GUO 2001, GUO et al. 2004, HORNSCHUCH & RIEK 2009). Während innerhalb der Nutzungsform „Wald / Forst“ die „*patchiness*“ mit dem Hemerobiegrad also zunimmt, ist es beim Vergleich der Landnutzungsformen Wald – Grünland – Acker umgekehrt. Die Bodenvariabilität nimmt zwar von Wäldern über Buschformationen, Wiesen- und Weideböden hin zu Ackerlandschaften ab, die Autokorrelationslängen von Bodenkennwerten werden jedoch größer (BECKETT & WEBSTER 1971, SCHLESINGER et al. 1990, ROBERTSON et al. 1993, Kleb & Wilson 1997, HEATHER & SCOTT 1999, STOYAN et al. 2000, REICHE, zit. in BAUMANN 2001, CONANT et al. 2003). Da als Ursachen eine abnehmende Vegetationsstruktur und/oder eine Intensivierung der (Boden-)Bearbeitung in Frage kommen, muss jedoch differenziert werden, ob die wenig diversen Böden von Offenlandschaften unter natürlichen (Steppe, Buschformation) oder anthropogenen Bedingungen (Grünland, Acker) entstanden sind. Nutzungsbedingt verursachte Bodeneigenschaften und -muster können sich lange im Boden erhalten, nachdem diese Flächen wiederbewaldet sind bzw. aufgeforstet wurden („*Archivfunktion für die Naturgeschichte*“, LANTZSCH 2005). Manche Autoren haben daher Böden „*historisch alter Wälder*“ (*ancient woodland*), d. h. von Waldstandorten mit mindestens 250 Jahren Kontinuität, mit Böden jüngerer Waldflächen (*recent woodland*, WULF 1994, 2004) mit vorausgegangener anderer Nutzungsform verglichen (MUY & LUST 1993, ROBERTSON et al. 1993, 1997, PETERSEN 1994, KOERNER et al. 1997, WILSON et al. 1997, VERHEYEN et al. 1999, GOODALE & ABER 2001, DUPOUEY et al. 2002, GILTRAP & HEWITT 2004, OLIVER et al. 2004, FRATERRIGO et al. 2005). Die Ergebnisse zeigen, dass die homogenisierenden Effekte vormaliger Acker- oder Weidenutzung noch Jahrzehnte nach Wiederbewaldung bzw. Aufforstung nachweisbar sind und dass sich demgegenüber die historisch alten Wälder oft durch eine höhere Diversität ihrer Bodeneigenschaften auszeichnen.

Eine Nivellierung von Bodeneigenschaften erfolgt jedoch nur bei wiederholtem, intensivem Pflügen. Dadurch erfährt der Boden einen hohen Grad an Fremdorganisation mit maximaler Entropie (Gleichverteilung der Strukturelemente, BAUMANN 2001). Diese Bodenhomogenisierung ist mit der Reduktion von Struktur- und Habitatvielfalt durch häufige Störung zu vergleichen (Abschn. 6, Abb. 1c). Einmalige Bodenbearbeitung im Wald hingegen bewirkt eine höhere Heterogenität (REHFUESS & KANTARCI 1977, RAKEI 1991, WES-

SOLEK & RIEK 1997). Stockrodung hat einen noch stärkeren punktuellen Einfluss, wobei die Wirkung mit einem (natürlichen) Sturmwurf zu vergleichen ist. Auch die Befahrung mit Forstmaschinen führt i. d. R. zu einer nur lokalen Störung des Bodengefüges. Daraus ergibt sich eine Differenzierung auch anderer Bodeneigenschaften zwischen Rückegassen und nicht befahrenem Waldboden (HILDEBRAND & SCHAACK-KIRCHNER 2002, MANDL et al. 2006, WILPERT & SCHÄEFFER 2006). Düngungsmaßnahmen (z. B. Waldkalkung) können kurzfristig zu hoher Bodenheterogenität führen. Langfristig ist eine Homogenisierung des Bodenzustandes wahrscheinlich, wie auch auf der Makroskala eine Nivellierung der Oberbodenverhältnisse der Wälder infolge des anthropogenen, flächendeckenden Stickstoff- und Säureeintrags zu beobachten ist (ELLENBERG 1996, RIEK et al. 2002).

Nach Kahlschlag und/oder Bodenfeuer lassen sich veränderte räumliche Muster bestimmter Bodenparameter feststellen (TORGERSEN et al. 1995, JONES et al. 1998, GOODALE & ABER 2001, GUO 2001, ANTOS et al. 2003, GUO et al. 2004, OLIVER et al. 2004, GUNDALE et al. 2005, SMITHWICK et al. 2005). Wie in Kap. 7.1 betont, können Waldbrände aber auch Ausdruck eines natürlichen Waldentwicklungszyklus sein. Neupflanzung (SELIN 2002), Sukzessionen (GROSS et al. 1995) und Unterbau (BENS et al. 2006) verursachen ebenfalls veränderte Bodenmuster. Innerhalb von wenigen Jahren nach der Störung, z. B. einer Hiebsmaßnahme, können Ausmaß und Muster der Bodenvariabilität aber wieder die frühere Charakteristik annehmen (GUO et al. 2004).

## 8 Synopse und Schlussfolgerungen

Für die Ableitung des Natürlichkeitsgrades sind nicht alle Merkmale der Ökosystemkompartimente, alle räumlichen Skalen- und jede hierarchische Betrachtungsebene gleichermaßen geeignet. Zur Beschreibung der Natürlichkeit von Waldökosystemen fanden bisher vor allem zoologische Weiserarten sowie floristische und bestandesstrukturelle Indices Verwendung, während Bodenmerkmale selten einbezogen wurden. Zur Diagnose von Natürlichkeit sollten möglichst viele Kompartimente, Hierarchieebenen und innerhalb derselben viele Teilelemente berücksichtigt werden. Die Untersuchung der Natürlichkeit erfolgt meist in der Dimension eines Ökosystems, Ökotope bzw. Bestandes, um Standorts- und Vegetationskontraste (Ökotope) auszuschließen. In Tabelle 2 sind Kennwerte verschiedener Kompartimente dargestellt und den Betrachtungsebenen des Diversitätskonzeptes zugeordnet, die sich nach Parametrisierung (Berechnung von Indices) zur Indikation eignen.

Durch die meisten Untersuchungsansätze können der *aktuelle* Zustand der Ökosystemkompartimente oder ihre Beziehungen untereinander und damit der *Hemerobiegrad* des Systems (des Bestandes) abgeschätzt werden. Demgegenüber ist aufgrund der Archivfunktion des Bodens die Analyse von Bodeneigenschaften geeignet, die Natürlichkeit auch aus *historischer* Perspektive, also zugleich eine zeitliche Kontinuität, die Ursprünglichkeit des Ökosystems, d. h. die *Naturnähe i. e. S.* festzustellen.

Eine hohe genetische Diversität wird meist mit einer hohen Naturnähe und mit Autochthonie gleichgesetzt, was nicht immer richtig ist. Es muss hierbei berücksichtigt werden, dass sich Baumarten populationsdynamisch unterscheiden. Der Genpool von Baumarten mit großem Areal sowie Windblütigkeit und -verbreitung ist überregional stark durchmischt

**Tab. 2:** Genetische, biologische, bestandesstrukturelle und bodenkundliche Kennwerte, die zur Bestimmung der Natürlichkeit beitragen können (Literaturquellen im Text).

**Table 2:** *Genetical, biological, stand structural and soil parameters to contribute determining naturality.*

Kompartiment	genetische Merkmale und Diversität	floristische, faunistische und mykologische Merkmale und Diversität („Biodiversität“)	bestandesstrukturelle Merkmale und Diversität („Strukturdiversität“)	bodenkundliche Merkmale und Diversität („Bodenvariabilität und -heterogenität“)
<b>Weiserwert für</b>	Autochthonie, Naturnähe	Hemerobie (Naturnähe)	Hemerobie (Naturnähe, Autochthonie)	Naturnähe
<b>Präsenz-Ebene</b>	–	obligate Zeigerarten	Baumstubben, Kronenform	archäologische Artefakte (z. B. Keramik), Pflughorizont, Humusform in Relation zum Standort
<b>Ausprägungs-Ebene</b>	–	Häufigkeit von (schwachen) Zeigerarten	Totholzvorrat, Durchmischung von lebenden und toten Bäumen, Häufigkeit von Uraltbäumen, Wuchsformen, Sonderstrukturen	Salz-, Ton-, Humus-, Phosphat-, $\delta^{15}\text{N}$ -Gehalt, C/N-Verhältnis, pH-Wert, Trockenraumdichte, Entkalkungstiefe, Podsolierungsgrad
<b><math>\alpha</math>-Ebene</b>	Heterozygotie, Anzahl der Allele (Allelfrequenz) und Genotypen (Haplotypen)	Artenvielfalt / -zahl, Baumartendurchmischung	Schichtung, Streuung der Baumdimensionen (z. B. Durchmesserdifferenzierung)	Variabilität einzelner Bodenmerkmale (z. B. Variationskoeffizient)
<b><math>\beta</math>-Ebene</b>	Verteilungsmuster der Genvarianten, Distanzmaße (z. B. Fixierungs-Indices)	Dispersion der Arten (z. B. Evenness)	Dispersion der Baumindividuen (z. B. Winkelmaß)	kleinräumige Bodenheterogenität, Muster von Bodenmerkmalen (z. B. Autokorrelationslänge)

und reichhaltig. Demgegenüber zeichnen sich Kleinbestände aus Arten mit schweren Samen und begrenzter Ausbreitungsmöglichkeit auch unter natürlichen Bedingungen durch eine geringe Variabilität aus.

Während eine Anzahl tierischer und pilzlicher Zeigerarten für Habitatkontinuität und Naturnähe existieren, sind unter den Gefäßpflanzen und Moosen keine obligaten Urwaldzeigerarten bekannt (Präsenz-Ebene). Es sind aber Stetigkeitsschwerpunkte erkennbar (Ausprägungs-Ebene). Weil die Artenanzahl ( $\alpha$ -Diversität) auch im anthropogen unberührten Zustand standortsbezogen stark schwanken kann oder durch anthropogene Störung zu- oder abnimmt, lässt sie sich kaum als Kriterium verwenden. Geklumpete Verteilungen von Arten der Phyto-, Zoo- und Mykozönose (hohe  $\beta$ -Diversität) weisen auf einen hohen Natürlichkeitsgrad hin.

Hinsichtlich der Bestandesstruktur zeigt sich ein hoher Natürlichkeitsgrad auf verschiedenen Hierarchieebenen: durch Vorhandensein (z. B. Baumstubben, Kronenform von Kammlagenfichten) oder die Ausprägung bestimmter Strukturmerkmale (z. B. Vorrat an Totholz), durch hohe Diversitäten des Strukturmerkmals (z. B. Streuung der Stammdurchmesser) oder durch räumliche Muster bestimmter Strukturen (z. B. räumliche Verteilung der Baumindividuen). Eine hohe Diversität bestimmter struktureller Merkmale muss jedoch nicht immer Folge von Naturnähe sein, weil aus Mittelwaldbewirtschaftung eine starke Schichtung folgt und durch Plenter- bzw. Femelhieb Stufigkeit und Lückenstrukturen gefördert werden. Da strukturelle Diversität in der Regel auch biologische Vielfalt zur Folge hat, bedürfen die häufig verwendeten Biodiversitätsindices immer einer kritischen Interpretation vor dem Hintergrund ihrer Entstehungsursachen.

Auch beim Boden lassen sich viele Merkmale verschiedener Betrachtungsebenen in die Natürlichkeitsanalyse einbeziehen (Tab. 2). Die Möglichkeit einer bodenkundlichen Indikation von Naturnähe hat allerdings Grenzen, die sich auf verschiedenen Ebenen des Diversitätskonzeptes zeigen:

1. **Präsenz-Ebene:** Es gibt keine spezifischen bodenkundlichen Kennzeichen für Naturnähe. Die Abwesenheit archäologischer Artefakte und Pflughorizonte oder eine mit den natürlichen Standortverhältnissen im Gleichgewicht stehende Humusform erlauben nicht den Umkehrschluss, der Boden, der Bestand bzw. das Ökosystem sei naturnah.
2. **Abundanz-Ebene:** Um den anthropogenen Einfluss anhand von Vorkommen, Intensitäten, Mengen oder Gehalten einzuschätzen, müssen für alle Standorte die natürlichen Referenzzustände bekannt sein (z. B. „natürlicher Vorrat“), was für große Teile Europas mangels geeigneter Naturwaldzellen schwer möglich ist. Außerdem dürfen nur Böden mit gleichen standörtlichen Rahmenbedingungen für die Pedogenese (Substrat, Klima usw.) verglichen werden. Waldböden im nordostdeutschen Tiefland zeichnen sich im Bundesvergleich beispielsweise durch sehr niedrige Humusgehalte aus (BARITZ et al. 1999). Auch die ursprüngliche Lagerungsdichte von Böden ist im Nachhinein schwer feststellbar und aus einem Vergleich zwischen Beständen verschiedener Standorte kann ein Bewirtschaftungseinfluss oft nicht bewiesen oder widerlegt werden (HORNSCHUCH & RIEK 2009), weil abweichende Korngrößenzusammensetzungen, Humusgehalte und Gefügestrukturen einen großen Einfluss haben.

3.  $\alpha$ - und  $\beta$ -Ebene: Die wesentlichen Ursachen von Bodenheterogenität und ihr spezifischer „Fingerabdruck“ müssen bekannt sein, um statistische und geostatistische Kennwerte bodenkundlicher Merkmale zur Indikation von Naturnähe heranziehen zu können (Kap. 7.2.2 und 7.2.3). Als Natürlichkeitsmaß gilt nur der „Musterkomplex“, der sich auf die Bestandesstruktur und verschiedene anthropogene und natürliche Störungen zurückführen lässt. Modifikationen des Bodenmusters durch andere Ursachen (z. B. Substratheterogenität) sind möglichst herauszurechnen. In der Regel führen häufige Störungen, wie sie bei einer forstlichen Bewirtschaftung auftreten, zu niedrigeren Merkmalsvariabilitäten und „feinkörnigeren“ Bodenmustern. Jedoch nicht alle anthropogenen Einflüsse wirken sich nivellierend und alle natürlichen Ursachen verstärkend auf die Variabilität aus. Einzelne Wirkungen anthropogener und natürlicher Ursprünge können u. U. zu den gleichen Ergebnissen führen (WHITEHEAD 1982). Daher sind die Ursachen offensichtlicher kleinräumiger Störungen (z. B. bei Feststellung von Pflugfurchen im Wald) bei der Interpretation von Bodenvariabilität und -heterogenität zu berücksichtigen. Weiterhin muss zwischen kurz- und langfristigen Wirkungen unterschieden werden. Ob für bestimmte Bestandes- und Substrattypen Erwartungswerte geeigneter Indices, z. B. Autokorrelationslängen des Humusgehaltes (s. HORNSCHUCH & RIEK 2009), herausgearbeitet werden können, ist wegen der geringen Zahl von Studien in Waldbeständen auf entsprechender Maßstabsebene noch nicht abzuschätzen.

## Danksagung

Vorliegende Studie entstand in Zusammenhang zweier Forschungsprojekte zum Thema Bodenheterogenität in Natur- und Wirtschaftswäldern, die durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (RI 1219 / 1-1) und durch das Bundesamt für Landwirtschaft und Ernährung (05HS021/2) finanziell gefördert wurden. Wir bedanken uns für die gewährte Hilfe. Herrn Dr. Paul Heydeck, Landesforstanstalt Eberswalde, danken wir für die Hinweise zur Mykologie.

## Literatur

- ABS, C., FISCHER, A., FALINSKI, J.B. (1999): Vegetationsökologischer Vergleich von Naturwald und Wirtschaftswald, dargestellt am Beispiel des *Tilio-Carpinetum* im Waldgebiet von Bialowieza / Nordost-Polen. *Forstw. Cbl.* **118**: 181-196.
- AGBU, P.A., OLSON, K.R. (1990): Spatial variability of soil properties in selected Illinois Mollisols. *Soil Sci.* **150** (5): 777-786.
- AKIN, H., SIEMES, H. (1988): *Praktische Geostatistik – Eine Einführung für den Bergbau und die Geowissenschaften*, Springer, Berlin: 304 S.
- ALBERT, M., v. GADOW, K., KRAMER, H. (1995): Zur Strukturbeschreibung in Douglasien-Jungbeständen am Beispiel der Versuchsflächen Manderscheid und Uslar. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **166**: 205-210.
- ANDERS, S., HOFMANN, G. (1997): Vielfalt in der Vegetation von Wäldern und Forsten. *Schr. Reihe d. BML, "Angewandte Wissenschaft"*, Heft **465** „Biologische Vielfalt in Ökosystemen“: 94-108.
- ANGERMEIER, P.L., KARR, J.R. (1994): Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience* **44**: 690-697.
- ANTOS, J.A., HALPERN, C.B., MILLER, R.E., CROMBACK, K., HALAJ, M.G. (2003): Temporal and spatial changes in soil carbon and nitrogen after clearcutting and burning of an old-growth Douglas-fire forest. *Res. Pap. PNW-RP-552*. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 19 p. Internet: <http://www.fs.fed.us/pnw/pubs/rp552.pdf>
- ARP, P.A., KRAUSE, H.H. (1984): The forest floor: Lateral variability as revealed by systematic sampling. *Can. J. Soil Sci.* **64**: 423-437.
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D., BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can. J. For. Res.* **34** (1): 233-248.
- AUBERT, M., MARGERIE, P., ERNOULT, A., DECAËNS, T., BUREAU, F. (2006): Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: Comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest. *Ann. For. Sci.* **63**: 177-188.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D., ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* **59**: 233-253.
- BALL, D.F., WILLIAMS, W.M. (1968): Variability of soil chemical properties in two uncultivated brown earths. *J. Soil Sci.* **19**: 379-391.
- BARITZ, R., ADLER, G.H., WOLFF, B., WILKE, B.-M. (1999): Regional distribution of carbon in German forest soils and its relation to climate change. *Z. Angew. Geol.* **45** (4): 218-227.
- BARKMANN, J. (2001): Ökologische Integrität. In: *Handbuch der Umweltwissenschaften. Grundlagen und Anwendung der Ökosystemforschung*. Landsberg am Lech.
- BARTHA, D. (2006): *Naturnähebeurteilung der ungarischen Wälder*. *Forst u. Holz* **61** (8): 258-260.
- BAUMANN, R. (2001): *Indikation der Selbstorganisationsfähigkeit terrestrischer Ökosysteme*. Diss. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel: 168 S.
- BECKETT, P.H.T., WEBSTER, R. (1971): Soil variability: a review. *Soils and fertilizers* **34**: 1-15.
- BEIERKUHNLIN, C. (2001): Die Vielfalt der Vielfalt – Ein Vorschlag zur konzeptionellen Klärung der Biodiversität. *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* **13**: 103-118.
- BELOTTI, E., BABEL, U. (1993): Variability in space and time and redundancy as stabilizing principles of forest humus profiles. *Eur. J. Soil Biol.* **29**: 17-27.
- BENIAMINO, F., PONGE, J.F., ARPIN, P. (1991): Soil acidification under the crown of Oak trees. 1. Spatial distribution. *Forest Ecol. Management.* **40**: 221-232.
- BENS, O., BUCZKO, U., SIEBER, S., HÜTTL, R.F. (2006): Spatial variability of O layer thickness and humus forms under different pine beech-forest transformation stages in NE Germany. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **169**: 5-15.
- BINKLEY, D., GIARDINA, C. (1998): Why do species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. In: BREEMEN, N. VAN (ed.): *Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks*. *Biogeochemistry* **42** (1/2): 89-106.
- BLYTH, J.F., MACLEOD, D.A. (1978): The significance of soil variability for forest soil studies in north-east Scotland. *J. Soil Sci.* **29**: 419-430.
- BOERNER, R.E.J., KOSLOWSKY, S.D. (1989): Microsite variations in soil chemistry and nitrogen mineralization in a beech-maple forest. *Soil Biol. Biochem.* **21** (6): 795-801.

- BOETTCHER, S.E., KALISZ, P.J. (1990): Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* **71** (4): 1365-1372.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O. (1988a): Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. Part 1: Methods for quantifying spatial variability (geostatistics, time series analyses, Fourier transform smoothing). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **151**: 185-190.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O. (1988b): Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. Part 2: Field data for arable land and statistical analysis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **151**: 191-195.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O. (1988c): Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. Part 3: Field data for a coniferous forest and statistical analysis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **151**: 197-203.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O., LAUER, S. (1997): Räumliche Variabilität von Stoffkonzentrationen am Grundwasserspiegel bei einem grundwasserfernen Sandstandort unter Kiefern. *Zeitsch. Pflanzenernähr. Bodenk.* **160**: 67-72.
- BRADTKA, J. (2006): Massiver Rückgang epiphytischer Flechten im Wirtschaftswald. *LWF aktuell* **53**: 18-19.
- BRÄSICKE, N. (2008): Effekte von Waldumbaumaßnahmen in Kiefernforsten auf potenzielle Schädlingsantagonisten am Beispiel der Webspinnenzönose (*Arachnida: Araneae*). Dissertation TU Dresden, Fakultät für Geo-, Hydro- und Forstwissenschaften Tharandt.
- BRÜHLHEIDE, H., UDELHOVEN, P. (2005): Correspondence of the fine-scale spatial variation in soil chemistry and the herb layer vegetation in beech forests. *Forest Ecol. Management* **210**: 205-223.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1997): Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: Importance of soil chemistry and management. *Ecography* **20**: 513-520.
- BUCZKO, U., GEHRKE, H.H. (2005): Estimating spatial distribution of hydraulic parameters for two-scale structured heterogeneous lignitic mine soil. *J. of Hydrology* **312**: 109-124.
- BÜRGER, K. (2004): Veränderung von Waldökosystemen aufgrund historischer Nutzung im Schwarzwald und in den Vogesen. Dissertation, Freiburg i. Brsg.
- BÜRGER, R. (1991): Immissionen und Kronenverlichtung als Ursachen für Veränderungen der Waldbodenvegetation im Schwarzwald. *Tuexenia* **11**: 407-424.
- BURROUGH, P.A. (1993): Soil variability: a late 20th century view. *Soils and Fertilizers* **56**: 529-562.
- CAMBELL, J.B. (1978): Spatial Variation of sand content and pH within single contiguous delineations of two soil mapping units. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **42**: 460-464.
- CERTINI, G. (2005): Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* **143**: 1-10.
- COGĂLNICEANU, D. (2003): Biodiversity. Verlag Dr. Kessel, Remagen: 105 pp.
- COLLINS, B., WEIN, G. (1998a): Soil heterogeneity effects on canopy structure and composition during early succession. *Plant Ecology* **138**: 217-230.
- COLLINS, B., WEIN, G. (1998b): Soil resource heterogeneity effects on early succession. *Oikos* **82**: 238-245.
- CONANT, R.T., GORDON, R.S., PAUSTIAN, K. (2003): Spatial variability of soil carbon in forested and cultivated sites: Implications for change detection. *J. Environ. Qual.* **32**: 278-286.
- COVINGTON, W.W., SACKETT, S.S. (1992): Soil mineral nitrogen changes following prescribed burning in Ponderosa pine. *For. Ecol. Management* **54**: 175-191.
- DAHIYA, I.S., RICHTER, J., MALIK, R.S. (1984): Soil spatial variability: a review. *Int. J. Trop. Agric.* **2**: 1-102.
- DAY, K.J., HUTCHINGS, M.J., JOHN, E.A. (2003): The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations. *Journal of Ecology* **91**: 305-315.
- DELONG, D.C. JR. (1996): Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* **24** (4): 738-749.
- DENNER, M. (2007): Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus in der Dübener Heide und im Erzgebirge auf die Bodenvegetation. *Forstwiss. Beitr. Tharandt / Contrib. For. Sc.* 29, Dissertation TU Dresden.
- DOROW, W.H.O., KOPELKE, J.-P., FLECHTNER, G. (2007): Wichtigste Ergebnisse aus 17 Jahren zoologischer Forschung in hessischen Naturwaldreservaten. *Forstarchiv* **78**: 215-222.
- DUESER, R.D., SHUGART, H.H. (1978): Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* **59**: 89-98.
- DUPOUEY, J.L., DAMBRINE, E., LAFFITE, J.D., MOARES, C. (2002): Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83** (11): 2978-2984.
- EHRENFELD, J.G., HAN, X., PARSONS, W.F.J., ZHU, W. (1997): On the nature of environmental gradients: temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey Pinelands. *Journal of Ecology* **85**: 785-798.
- ELKATEB, T., CHALATURNYK, R., ROBERTSON, P.K. (2003): An overview of soil heterogeneity: Quantification and implications on geotechnical field problems. *Can. Geotech. J.* **40** (1): 1-15.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Auflage, UTB, Ulmer Stuttgart: 1096 S.
- EMMER, I.M., SEVINK, J. (1994): Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil* **167**: 281-295.
- ETTEMA, C.H., WARDLE, D.A. (2002): Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (4): 177-183.
- FARLEY, R.A., FITTER, A.H. (1999): Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology* **87**: 688-696.
- FILSER, J., FROMM, H., MOMMERTZ, S., NAGEL, R.F., WINTER, K. (1995): Einsatzmöglichkeiten von Regenwürmern, Collembolen und Mikroorganismen als Indikatoren für Bodenzustände. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellschaft* **75**: 31-34.
- FINCH, O.-D. (2001): Die Webspinnen (*Araneae*) aus zwei Naturwäldern des staatlichen Forstamtes Sellhorn (Lüneburger Heide). *Ber. d. Norddeutsch. Naturschutzakademie* **14**: 39-43.
- FINCH, O.-D. (2005): Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (*Coleoptera: Carabidae; Araneae*). *Forest Ecol. Management* **204**: 21-34.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., VAN BREEMAN, N. (1998a): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* **8** (2): 440-446.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., VAN BREEMAN, N. (1998b): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications* **8** (2): 447-454.
- FORMAN, R.T.T. (1995): Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* **10**: 133-142.

- FOURNIER, R.E., MORRISON, I.K., HOPKIN, A.A. (1994): Short range variability of soil chemistry in three acid soils in Ontario, Canada. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **25**: 3069-3082.
- FRATTERIGO, J.M., TURNER, M.G., PEARSON, S.M., DIXON, P. (2005): Effects of past land use on spatial heterogeneity of soil nutrients in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* **75** (2): 215-230.
- FRITZ, P. (Hrsg.) (2006): *Ökologischer Waldbau in Deutschland*. Oekom Verlag, München: 352 S.
- FÜLDNER, K. (1995): Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* **66**: 235-240.
- GADOW, K. v. (1999): Waldstruktur und Diversität. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **170** (7): 117-122.
- GARDNER, S.M., CABIDO, M.R., VALLADARES, G.R., DIAZ, S. (1995): The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *J. Veg. Sci.* **6**: 349-356.
- GEHLKEN, B. (1997): Die Verwendung des Forstbegriffes in der Pflanzensoziologie, der Vegetationskunde und der Landschaftsplanung. *Natur u. Landschaft* **72** (12): 550-555.
- GERSPER, P.L., HOLOWAYCHUK, N. (1970): Some effects of stem flow from forest canopy trees on chemical properties of soils. *Ecology* **52** (4): 691-702.
- GIBSON, D.J. (1988): The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *Journal of Ecology* **76**: 497-508.
- GILLIAM, F.S., LYTTLE, N.L., THOMAS, A., ADAMS, M.B. (2005): Soil variability along a nitrogen mineralization and nitrification gradient in a nitrogen-saturated hardwood forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **69**: 247-256.
- GILTRAP, D.J., HEWITT, A.E. (2004): Spatial variability of soil quality indicators in New Zealand soils and land uses. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **47**: 167-177.
- GOODALE, C.L., ABER, J.D. (2001): The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* **11** (1): 253-267.
- GOOVAERTS, P. (1999): Geostatistics in soil science: state-of-the-art and perspectives. *Geoderm* **89**: 1-45.
- GÖTTLEIN, A., HELL, U., BLASEK, R. (1996): A system for microscale tensiometry and lysimetry. *Geoderma* **69** (1/2): 147-156.
- GRABHERR, G., KOCH, G., KIRCHMEIR, H., REITER, K. (1995): Hemerobie österreichischer Waldökosysteme. Vorstellung eines Forschungsvorhabens im Rahmen des österreichischen Beitrags zum MAB-Programm der UNESCO. *Z. Ökologie u. Naturschutz* **4**: 105-110.
- GRABIETZ, S., FIEDLER, H.J. (1996): Umweltbedingte Vegetationsveränderungen nach 3 Jahrzehnten in einem Buchen-Plenterwald des Hainich. *Arch. f. Nat.-Lands. Forsch.* **34**: 245-255.
- GRAEFE, U. (1997): Bodenorganismen als Indikatoren des biologischen Bodenzustands. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellsch.* **85** (2): 687-690.
- GRAEFE, U. (1999): Die Empfindlichkeit von Bodenbiozöosen gegenüber Änderungen der Bodennutzung. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellsch.* **91** (2): 609-612.
- GRIGAL, D.F., MACROBERTS, R.E., OHMANN, L.F. (1991): Spatial variation in chemical properties of forest floor and surface mineral soil in the North Central United States. *Soil Science* **151** (4): 282-290.
- GROGAN, P., BRUNS, T.D., CHAPIN, F.S. (2000): Fire effects on ecosystem nitrogen cycling in a Californian Bishop pine forest. *Oecologia* **122**: 537-544.
- GROSS, K.L., PREGITZER, K.S., BURTON, A.J. (1995): Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology* **83**: 357-367.
- GUNDALE, M.J., METLEN, K.L., FIEDLER, C.E., DELUCA, T.H. (2005): Nitrogen spatial heterogeneity influences diversity following restoration in a Ponderosa pine forest, Montana. *Ecological Applications* **16** (2): 479-489.
- GUO, D. (2001): Spatio-temporal patterns of soil resources following disturbance in a 40-year old Slash pine (*Pinus elliotii* Engelm.) forest in the coastal plain of South Carolina. Dissertation, Faculty of the Virginia Polytechnic Institute & State Univ. Blacksburg, Virginia: 140 p.
- GUO, D., MOU, P., JONES, R.H. (2004): Spatio-temporal patterns of soil available nutrients following experimental disturbance in a pine forest. *Oecologia* **138**: 613-621.
- HABER, W. (1979): Theoretische Anmerkungen zur "ökologischen Planung". *Verh. Ges. Ökol., Münster* **7**: 19-30.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. *Diss. Bot.* **65**, Cramer, Vaduz: 268 S.
- HALPERN, C.B., SPIES (1995): Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications* **5** (4): 913-934.
- HALVORSON, J.J., BOLTON, H., JR., SMITH, J.L., ROSSI, R.E. (1994): Geostatistical analysis of resource islands under *Artemisia tridentata* in the shrub-steppe. *Great Basin Naturalist* **54**: 313-328.
- HEATHER, R.K., SCOTT, D.W. (1999): Scales of heterogeneity in prairie and forest. *Can. J. Bot.* **77** (3): 370-376.
- HERMY, M., HONNAY, O., FIRBANK, L., GRASHOF-BOKDAM, C., LAWESSON, J.E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe and the implication for forest conservation. *Biological Conservation* **91**: 9-22.
- HERPEL, J., HEINZE, M., FIEDLER, H.J. (1995): Veränderungen von Boden und Vegetation in Kiefernbeständen der Dübener Heide zwischen 1966 und 1990. *Arch. f. Natursch. u. Landsch.forsch.* **34**: 17-41.
- HETSCH, W. (1980): Bodenphysikalische und bodenchemische Auswirkungen eines Waldbrands auf einen Braunerde-Podsol unter Kiefer. *Forstw. Cbl.* **99**: 257-273.
- HILDEBRAND, H.H., SCHACK-KIRCHNER, H. (2002): The influence of compaction on soil structure and functions in forest sites. In: AMBRASHT, R.S. (ed.): *Modern trends in applied terrestrial ecology*. Kluwer Academic Publisher: 1-11.
- HOBOHM, C. (2000): Biodiversität. *Quelle & Meyer, Wiebelsheim*: 218 S.
- HOFMANN, G. (1969): Zur pflanzensoziologischen Gliederung der Kiefernforsten des nordostdeutschen Tieflandes. *Fedd. Repert.* **80** (4-6): 401-412.
- HOFMANN, G. (1997): Mitteleuropäische Wald- und Forstökosystemtypen in Wort und Bild. *AFZ/Der Wald, Sonderheft*: 90 S.
- HOFMANN, G., ANDERS, S. (1995): Waldtypen und ihre Gefährdung. *Der Wald* **45** (9): 302-307.
- HÖLLERMANN P. (1995): Wald- und Buschbrände auf den westlichen kanarischen Inseln – Ihre geoökologischen und geomorphologischen Auswirkungen. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften in Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht in Göttingen*.
- HOLTMEIER, F.-K. (2005): *Tiere in der Landschaft. Einfluss und ökologische Bedeutung*. Ulmer, Stuttgart: 368 S.
- HOOK, P.B., BURKE, I.C., LAUENROTH, W.K. (1991): Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* **138**: 247-256.



- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2007): Einfluss der Bestandesstruktur auf Bodenvegetation, Durchwurzelung und Eigenschaften des Mineralbodens. *Archiv f. Forstwes. u. Landsch.ökol.* **41** (4): 152-161.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2009): Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe? 2. Biotische und abiotische Diversität in Natur- und Wirtschaftswäldern Brandenburgs und Nordwest-Polens. *Waldökologie, Landschaftsforschung Naturschutz und* **7**: 55-82.
- HUI, G.Y., GADOW, K.V. (2002): Das Winkelmaß. Herleitung des optimalen Standardwinkels. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **173** (10): 173-177.
- HÜTTL, R.F., WEBER, E. (2001): Forest ecosystem development in post-mining landscapes: a case study of the Lusatian lignite district. *Naturwissenschaften* **88**: 322-329.
- JACKSON, R.B., CALDWELL, M.M. (1993): Geostatistic patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* **81**: 683-692.
- JAEHNE, S., DOHRENBUSCH, A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstw. Cbl.* **116**: 333-345.
- JALAS, J. (1955): Hemerobie und hemerochrome Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn.* **72** (11): 1-15.
- JANSEN, F. (2005): Ansätze zu einer quantitativen historischen Landschaftsökologie. *Landschaftsbilanzen und Natürlichkeitsgrade mit Hilfe der Schwedischen Matrikelkarten Vorpommerns. Dissertationes Botanicae* **394**, J. Cramer, Berlin, Stuttgart: 137 S.
- JAX, K. (1998/99): Natürliche Störungen: ein wichtiges Konzept für Ökologie und Naturschutz? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **7**: 241-253.
- JEDICKE, E. (1998): Raum-Zeit-Dynamik in Ökosystemen und Landschaften – Kenntnisstand der Landschaftsökologie und Formulierung einer Prozessschutz-Definition. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **30**: 229-236.
- JENSSEN, M., HOFMANN, G. (2003): Die Quantifizierung ökologischer Potentiale der Phytodiversität und Selbstorganisation der Wälder. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **37** (1): 18-27.
- JENSSEN, M., HOFMANN, G. (2004): Konkurrenz und Diversitätspotentiale in Ökosystemen der Kiefer und Buche im ostdeutschen Tiefland. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **38**: 50-54.
- JENSSEN, M., HOFMANN, G. (2005): Einfluss atmosphärischer Stickstoffeinträge auf die Vielfalt der Vegetation in Wäldern Nordostdeutschlands. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **39**: 132-141.
- JOCHHEIM, H. (1985): Der Einfluß des Stammablaufwassers auf den chemischen Bodenzustand und die Vegetationsdecke in Altbuchenbeständen verschiedener Waldgesellschaften. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen* **13**: 225 S.
- JONES, R.H., MOU, P.P., MITCHELL, R.J. (1998): Spatial heterogeneity of soil resources in early successional forests: effects of different disturbances and responses of plants, in: *Consequences of Plant Responses to Spatial and Temporal Heterogeneity. Annual Meeting of the Botanical Society of America 2-6 August 1998 Baltimore, MD. Am. J. Bot. (Suppl.)* **85** (6): 27.
- JOUQUET, P., DAUBER, J., LAGERLO, LAVELLE, P., LEPAGE, M. (2006): Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* **32**: 153-164.
- KAULE, G. (1991): *Arten- und Biotopschutz*. 2. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 519 S.
- KIRWAN, N., OLIVER, M.A., MOFFAT, A.J., MORGAN, G.W. (2005): Sampling the soil in long-term forest plots: the implication of spatial variation. *Environmental Monitoring and Assessment* **111**: 149-172.
- KLEB, H.R., WILSON, S.D. (1997): Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *The American Naturalist* **150**: 283-298.
- KNAPP, H.D., JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. In: *Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie (Hrsg.): Naturwaldreservate. Schr. Reihe Vegetationskde.* **21**: 21-54.
- KOCH, A.S., MATZNER, E. (1993): Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant and Soil* **151**: 227-237.
- KOENIES, H. (1982): Über die Eigenarten der Mikrostandorte im Fußbereich der Altbuchen unter besonderer Berücksichtigung der Schwermetallgehalte in der organischen Auflage und im Oberboden. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen* **9**: 288 S.
- KOERNER, W., DUPOUEY, J.L., DAMBRINE, E., BENOIT, M. (1997): Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology* **85**: 351-358.
- KÖHL, M., ZINGG, A. (1995): Eignung von Diversitätsindizes bei Langzeituntersuchungen zur Biodiversität in Waldbeständen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **167** (4): 76-85.
- KÖNIG, A.O., STAUBER, T. (2004): Haplotypenbestimmung als Hilfsmittel. Zuordnungsmöglichkeiten von Eichenbeständen zu ihren nacheiszeitlichen Gründerpopulationen bzw. Herkunftsregionen. In: *LÖBF NRW: Berichte zur Fachtagung: Vitalität und genetische Variabilität der Eiche in Nordrhein-Westfalen*: 30-37.
- KOLASA, J., ALLEN, T.F. (eds.) (1991): *Ecological Heterogeneity. Ecological studies* **86**, Springer, Berlin, Heidelberg [u.a.]: pp. 332.
- KOOP, H. (1982): Waldverjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandörtliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung. In *DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern, Ber. Internat. Vereinigung für Vegetationskunde Rinteln, Vaduz*: 235-275.
- KOPP, D., JESCHKE, L., BAUMGART, A., LINKE, C. (2002): Bestimmung der Naturnähe von Waldnaturräumen im nordostdeutschen Tiefland auf der Grundlage der Standortserkundung und Forsteinrichtung. *Archiv f. Natursch. u. Landsch.forschung* **41**: 187-241.
- KOPP, D., SCHWANECKE, W. (1994): *Standörtlich-naturräumliche Grundlagen ökologiegerechter Forstwirtschaft. Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin*: 248 S.
- KORPEL, S. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Jena, New York*: 310 S.
- KOWARIK, I. (1987): Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiell natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemäßen Modifikation. *Tuexenia* **7**: 53-67.
- KOWARIK, I. (1988): Zum Einfluss des Menschen auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* **56**.
- KOWARIK, I. (1999): Natürlichkeit, Naturnähe und Hemerobie als Bewertungskriterien. In: *KONOLD, W., BÖCKER, R., HAMPICKE, U. (Hrsg.): Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege, Loseblattsammlung, ecomed, Landsberg*: 1-18.

- KUSSMAUL, J. (1969): Vergleich von Lößboden unter Laubwald und Acker. Diss. Univ. München: 170 S.
- LAIHO, R., PENTTILÄ, T., LAINE, J. (2004): Variation in soil nutrient concentrations and bulk density within peatland forest sites. *Silva Fennica* **38** (1): 29-41.
- LANTZSCH, P. (2005): Untersuchungen zur Kennzeichnung (Darstellung) von Böden der Natur- und Kulturgeschichte nach dem Bundes-Bodenschutzgesetz in Brandenburg. Diss., Humboldt-Universität Berlin, veröff. als: Landesumweltamt Brandenburg (Hrsg.) (2005): Böden als Archive der Natur- und Kulturgeschichte – Ein Beitrag zur Darstellung der Archivfunktionen von Böden in Brandenburg. Fachbeiträge des Landesumweltamtes, Titelreihe – Heft Nr. **99**: 190 S.
- LATHAM, P.A., ZUURING, H.R., COBLE, D.W. (1998): A method for quantifying vertical forest structure. *Forest Ecol. Management* **104**: 157-170.
- LAVERMAN, A.M., BORGENS, P., VERHOEF, H.A. (2002): Spatial variation in net nitrate production in a N-saturated coniferous forest soil. *Forest Ecol. Management* **161**: 123-132.
- LAVERMAN, A.M., ZOOMER, H.R., VAN VERSEVELD, H.W., VERHOEF, H.A. (2000): Temporal and spatial variation of nitrogen transformations in a coniferous forest soil. *Soil Biology, Biochemistry* **32**: 1661-1670.
- LEUSCHNER, CHR. (1997): Das Konzept der potentiell natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. *Flora* **192**: 239-249.
- LEUSCHNER, CHR., IMMENROTH, J. (1994): Landschaftsveränderungen in der Lüneburger Heide 1770-1985. Dokumentation und Bilanzierung auf der Grundlage historischer Karten. *Arch. für Nat. Landsch.* **33**: 85-139.
- LI, H., REYNOLDS, J.F. (1994): A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* **75**: 2446-2455.
- LI, H., REYNOLDS, J.F. (1995): On the quantification of spatial heterogeneity. *Oikos* **73**: 280-284.
- LIESEBACH, H. (2004): Genetische Untersuchungen in Eichen-Dauerbeobachtungsflächen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*). In: LÖBF NRW: Berichte zur Fachtarung: Vitalität und genetische Variabilität der Eiche in Nordrhein-Westfalen: 41-46.
- LIESEBACH, H. (2008): Geographische Strukturen der genetischen Variation von *Pinus sylvestris* L. In: MLUV Brandenburg: Landesforstanstalt Eberswalde (Hrsg.): Die Kiefer im Nordostdeutschen Tiefland – Ökologie und Bewirtschaftung. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe **XXXII**. Potsdam, Eberswalde: 117-124.
- LISKI, J. (1995): Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling. *Silva Fennica* **29** (4): 255-266.
- LISTER, A.J., MOU, P.P., JONES, R.H., MITCHELL, R.J. (2000): Spatial patterns of soil and vegetation in a 40-year-old Slash pine (*Pinus elliottii*) forest in the Coastal Plain of South Carolina. *Can. J. For. Res.* **30**: 145-155.
- LÜCKE, K., SCHMIDT, W. (1997): Vegetation und Standortverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv* **68**: 135-143.
- MACMAHON, J. (1981): Successional processes: comparison among biomes with special reference to probable roles of and influence on animals. In: WEST, D. C., SHUGART, H. H., BOTKIN, D. F. (eds.): *Forest succession*. Springer, New York, Heidelberg, Berlin: 277-304.
- MADER, D.L. (1963): Soil variability – a serious problem in soil-site studies in the Northeast. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **27**: 707-709.
- MANDERSCHIED, B., MATZNER, E. (1995): Spatial and temporal variation of soil solution chemistry and ion fluxes through the soil in a mature Norway spruce stand. *Biochemistry* **30**: 99-114.
- MANDL, H., BRÄUNING, A., BLÜMEL, W.-D. (2006): Flächenhafte Veränderungen von Waldböden durch Befahrung mit Holzerntemaschinen. *Archiv f. Forstwesen u. Landsch. ökologie* **40** (1): 29-35.
- MEISEL-JAHN, S. (1955): Die Kiefernforstgesellschaften des nordwestdeutschen Flachlandes. *Angewandte Pflanzensoziologie* **11**: 1-126.
- MELLERT K.H., KÖLLING, C., RÜCKER, G., SCHUBERT, A. (2008): Kleinräumige Variabilität von Waldboden-Dauerbeobachtungsflächen in Bayern – Ein Beitrag zur Unsicherheitsabschätzung der BZE II. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **6**: 43-60.
- MEREDIEU, C., ARROUAYS, D., GOULARD, M., AUCLAIR, D. (1996): Short range soil variability and its effect on Red oak growth (*Quercus rubra* L.). *Soil Science* **161**: 29-37.
- MEYER, P., BÜCKUNG, W., SCHMIDT, ST., SCHULTE, U., WILLIG, J. (2004): Stand und Perspektiven der Untersuchung von Naturwald-Reservaten. *Forstarchiv* **75**: 167-179.
- MEYER, P., POGODA, P. (2001): Entwicklung der räumlichen Strukturdiversität in nordwestdeutschen Naturwäldern. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **172** (12): 213-220.
- MILES, J. (1986): What are the effects of trees on soils? In: JENKINS, D. (ed.): *Trees and wildlife in the Scottish Uplands*, ITE Symp. No. **17**, Huntington: 55-62.
- MITCHELL, CHR. E., TURNER, M. G., PEARSON, S.M. (2002): Effects of historical land use and forest patch size on myrmecochores and ant communities. *Ecological Applications* **12** (5): 1364-1377.
- MOLLITOR, A.V., LEAV, A.L., MORRIS, L.A. (1980): Forest soil variability on north-eastern flood plains. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **44**: 617-620.
- MUELLER-DOMBOIS, D., ELLENBERG, H. (1974): *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley, Sons, New York, London, Sydney, Toronto: 547 p.
- MÜLLER, J., BUSSLER, H., BENSE, U., BRUSTEL, H., FLECHTNER, G., FOWLES, A., KAHLER, M., MÖLLER, G., MÜHLE, H., SCHMIDL, J., ZABRANSKY, P. (2005): Urwaldrelikt-Arten – Xylobionte Käfer als Indikatoren für Strukturqualität und Habitatattraktion. *Waldökologie Online* **2**: 106-112.
- MÜLLER-STARCK, R. (1996): Genetische Aspekte der Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Gegebenheiten. *Ber. Forschungsz. Waldökos. Göttingen, Rh. A*, Bd. **135**: 103 S.
- MUYS, B., LUST, N. (1993): Ecological change following afforestation with different tree species on a sandy loam soil in Flanders, Belgium. In: WATKINS, CH. (ed.): *Ecological effects of afforestation*. Wellingford, CAB International: 179-189.
- O'NEILL, R.V., GARDNER, R.H. MILNE, B.T., TURNER, M.G., JACKSON, B. (1991): Heterogeneity and spatial hierarchies. In: KOLASA, J., PICKETT, S.T.A. (eds.): *Ecological Heterogeneity*. Springer, New York: 85-96.
- OHEIMB, G. v. (2003): Einfluss forstlicher Nutzung auf die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Gefäßpflanzen in nordostdeutschen Laubwäldern. *Schriftenr. Naturwiss. Forschungserg.* **70**, Verlag Dr. Kovač, Hamburg.
- OHEIMB, G. v., ELLENBERG, H., HEUVELDOP, J., KRIEBITZSCH, W.-U. (1999): Einfluss der Nutzung unterschiedlicher Waldöko-

- systeme auf die Strauch- und Krautschicht unter besonderer Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes und des Verbissdruckes durch Wild. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- u. Holzwirtschaft. **195**: 279-450.
- OLIVER, G.R., BEETS, P.N., GARRET, L.G., PEARCE, S.H., KIMBERLY, M.O., FORD-ROBERTSON, J.B., ROBERTSON, K.A. (2004): Variation in soil carbon in pine plantations and implications for monitoring soil carbon stocks in relation to land-use change and forest site management in New Zealand. *Forest Ecology and Management* **203**: 283-295.
- OLIVER, M.A., WEBSTER, R. (1987a): The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. I. Multivariate distribution. *Journal of Soil Science* **38**: 279-291.
- OLIVER, M.A., WEBSTER, R. (1987b): The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. II. Spatial distribution. *Journal of Soil Science* **38**: 293-307.
- PALMER, M.W. (1994): Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax. Praha* **29**: 511-530.
- PAPRITZ, A. (1987): Veränderungen der Bodeneigenschaften im Stammfußbereich von Waldbäumen. *Schweiz. Zeitsch. Forstwesen* **138**: 945-862.
- PÄRTEL, M., WILSON, S.D. (2001): Root and leaf production, mortality and longevity in response to soil heterogeneity. *Functional Ecology* **15**: 748-753.
- PASSARGE, H. (1962): Gliederung und Systematik der Kiefernforstgesellschaften im Hagenower Land. *Archiv f. Forstwes.* **11** (3): 275-308.
- PASSARGE, H. (1968): Zur Ansprache des natürlichen Nadelholzanteils – Ein Beitrag zur Frage Waldgesellschaft-Forstgesellschaft. *Arch. Forstwes.* **17** (1): 17-31.
- PEARSON, S.M., SMITH, A.B., TURNER, M.G. (1998): Forest patch size, land use and mesic forest herbs in the French Broad River Basin, North Carolina. *Castanea* **63** (3): 382-392.
- PECHÁĚKOVÁ, S., DURING, H.J., RYDLOVÁ, V., HERBEN, T. (1999): Species-specific spatial pattern of below-ground plant parts in a montane grassland community. *J. Ecol.* **87**: 569-582.
- PEET, R.K. (1978): Forest vegetation of the Colorado Front Range: patterns of species diversity. *Vegetatio* **37**: 65-78.
- PENNE, C., BÖTTCHER, J., AHRENDTS, B., DEURER, M. (2007): Räumliche Variabilität von C-Vorräten in der Humusaufgabe von Waldböden als Funktion der Kronendachstruktur. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* **110** (2): 763-764.
- PÉRIÉ, C., MUNSON, A.D., CARON, J. (2006): Use of spectral analysis to detect changes in spatial variability of forest floor properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **70**: 439-447.
- PETERKEN, G.F. (1996): *Natural woodland. Ecology and conversation in northern temperate regions.* Cambridge: 522 pp.
- PETERSEN, P.M. (1994): Flora, vegetation and soil in broad-leaved ancient and planted woodland, and scrub on Rosns, Denmark. *Nordic Journal of Botany* **14**: 693-709.
- PICKETT, S.T.A., DADENASSO, M.L. (1995): Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* **269**: 331-334.
- PICKETT, S.T.A., PARKER, T., FIEDLER, P. (1992): The new paradigm in ecology: Implications for conservation biology above the species Level. In: FIEDLER, P., JAIN, S.K. (eds.): *Conservation biology.* New York u. a.: 65-88.
- PONGE, J.F., DELHAYE, L. (1995): The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* **20** (1): 24-32.
- PRETZSCH, H. (1996): Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **167** (11): 213-221.
- QUESNEL, H.J., LAVKULICH, L.M. (1980): Nutrient variability of forest floors near Port Hardy, British Columbia, Canada. *Can. J. Soil Sci.* **60**: 565-573.
- RABOTNOV, T.A. (1995): *Phytocönologie: Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme.* Ulmer, Stuttgart: 244 S.
- RAKEI, A. (1991): *Wasserhaushalt eines Alt- und Jungkiefernbestandes auf Rostbraunerde des Grunewaldes (Berlin).* Diss. TU Berlin.
- RECHER, H.F. (1969): Bird species diversity and habitat diversity in North America and Australia. *Amer. Natur.* **103**: 75-80.
- REHFUESS, K.E., KANTARCI, D. (1977): Einfluss von Meliorationsmaßnahmen auf die kleinräumige Variation von Waldbodeneigenschaften. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkde.* **140**: 677-688.
- REIF, A., WALENTOWSKI, H. (2008): The assessment of naturalness and its role for nature conservation and forestry in Europe. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **6**: 63-76.
- REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview. In: REMMERT, H. (ed.): *The mosaic-cycle concept of ecosystems (Ecological Studies 85).* Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 1-21.
- REYNOLDS, H.L., HUNGATE, B.A., CHAPIN III, F.S., D'ANTONIO, C.M. (1997): Soil heterogeneity and plant competition in annual grassland. *Ecology* **78** (7): 2076-2090.
- RIBAS, C.R., SCHROEDER, J.H., PIC, M., SOARES, S.M. (2003): Tree heterogeneity, resource availability and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* **28**: 305-314.
- RIBEIRO, J., DIGGLE, P. (2001): geoR: A package for geostatistical analysis. *R-News* 1/2: 15-18.
- RICKERT, B.-H. (2005): Alte Waldstandorte in Schleswig-Holstein – Forschungsstand und Vorstellung landschaftsgeschichtlicher Untersuchungen an Kleinstmooren als Methode zur Ermittlung der Bestockungskontinuität von Wäldern. *Archiv f. Natursch. u. Landsch.forsch.* **44** (3): 3-25.
- RIEK, W., WOLFF, B., BOLTE, A. (2002): Angleichung von Standortseigenschaften und ihre Auswirkung auf die Waldvegetation. *Beitr. Forstwirtschaft. u. Landsch.ökol.* **36** (2): 65-68.
- RIHA, S.J., JAMES, B.R., SENESAC, G.P., PALLANT, E. (1986a): Spatial variability of soil pH and organic matter in forest plantations. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **50**: 1347-1352.
- RIHA, S.J., SENESAC, G.P., PALLANT, E. (1986b): Effects of forests vegetation on spatial variability of surface mineral soil pH, soluble aluminium and carbon. *Water, Air, Soil Poll.* **31**: 929-940.
- RITTER, E., VESTERDAL, L. (2006): Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *Eur. J. Forest Res.* **125**: 139-150.
- ROBERTSON, G.P., CRUM, J.R., ELLIS, B.G. (1993): The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* **96**: 451-456.
- ROBERTSON, G.P., GROSS, K.L. (1994): Assessing the heterogeneity of belowground resources: Quantifying pattern and scale. In: CALDWELL, M.M., PEARCY, R.W. (eds.): *Plant exploitation of environmental heterogeneity.* Academic Press, New York, U.S.A.: 237-253.

- ROBERTSON, G.P., HUSTON, M.A., EVANS, F.C., TIEDJE, J.M. (1988): Spatial Variability in a successional plant community: Patterns of nitrogen availability. *Ecology* **69**: 1517-1524.
- ROBERTSON, G.P., KLINGENSMITH, K.M., KLUG, M.J., PAUL, E.A., CRUM, J.R., ELLIS, B.G. (1997): Soil resources, microbial activity, and primary production across an agricultural ecosystem. *Ecological Applications* **7**: 158-170.
- RÖDER, H., FISCHER, A., KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im *Luzulo-Fagetum* der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. *Forstw. Cbl.* **115**: 321-335.
- ROSSI, R.E., MULLA, D.J., JOURNEL, A.G., FRANZ, E.H. (1992): Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* **62** (2): 277-314.
- ROTHER, A., BINKLEY, D. (2001): Nutritional interactions in mixed species forests: A synthesis. *Can. J. For. Res.* **31**: 1855-1870.
- SALDAÑA, A., STEIN, A., ZINCK, J.A. (1998): Spatial variability of soil properties at different scales within three terraces of the Henares River (Spain). *Catena* **33**: 139-153.
- SCAMONI, A. (1966): Kiefernforsten. In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Anthropogene Vegetation. *Ber. Int. Sympos. Int. Ver. Veg. kunde* 1961, Junk, Den Haag: 298-311.
- SCHAAF, W., GAST, M., WILDEN, R., SCHERZER, J., BLECHSCHMIDT, R., HÜTTL, R.F. (1999): Temporal and spatial development of soil solution chemistry and element budgets in different mine soils of the Lusatian lignite mining area. *Plant and Soil* **213**: 169-179.
- SCHAEFER, M. (1997): Biologische Vielfalt unter ökologischen Gesichtspunkten – Wieviel Vielfalt ist nötig? *Schriftenreihe des BML "Angewandte Wissenschaft"* **465**, „Biologische Vielfalt in Ökosystemen“: 240-251.
- SCHAEFER, M. (2001): Die Beziehung zwischen Waldstruktur und Diversität der Fauna. *Forst und Holz* **56**: 488-492.
- SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. *Ulmer, Stuttgart*: 448 S.
- SCHLESINGER, W.H., RAIKES, J.A., HARTLEY, A.E., CROSS, A.F. (1996): On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* **77**: 364-375.
- SCHLESINGER, W.H., REYNOLDS, J.F., CUNNINGHAM, G.L., HUENNEKE, L.F., JARRELL, W.M., VIRGINIA, R.A., WHITFORD, W.G. (1990): Biological feedbacks in global desertification. *Science* **247**: 1043-1047.
- SCHMIDT, H., HELFER, W. (1999): Die Bedeutung der Naturwaldreservate für den Pilzartenschutz. *NUA-Seminarbericht* **4**: 140-146.
- SCHMIDT, I., WECKESSER, M. (2001): Struktur und Diversität der Waldvegetation als Indikatoren für eine nachhaltige Waldnutzung. *Forst und Holz* **56**: 493-498.
- SCHMIDT, I., ZERBE, S., BETZIN, J., WECKESSER, M. (2006): An approach to the identification of indicators for forest biodiversity – The Solling mountains (NW Germany) as an example. *Restoration Ecology* **14**: 137-147.
- SCHMIDT, P.A. (1993): Veränderung der Flora und Vegetation von Wäldern unter Immissionseinfluss. *Forstwiss. Cbl.* **112**: 213-224.
- SCHMIDT, S., STEINMEYER, A., KOPP, D., JENSSEN, M. (2006): Verfahren zur Bestimmung der Naturnähe im Praxisvergleich in einem Waldrevier Brandenburgs. *Forstarchiv* **77**: 179-184.
- SCHMIDT, W. (1999): Die Bodenvegetation als Indikator für die biotische Mannigfaltigkeit von Wäldern – Beispiele aus Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern. *Verh. Ges. Ökol.* **29**: 133-143.
- SCHMIDT, W., WEITERMEIER, M., HOLZAPFEL, C. (1996): Vegetation dynamics in canopy gaps of a beech forest on limestone – The influence of the light gradient on species richness. *Verh. Ges. Ökol.* **25**: 253-260.
- SCHOENHOLTZ, S.H., VAN MIEGROET, H., BURGER, J.A. (2000): A Review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities. *Forest Ecol. Management* **138** (1/3): 335-356.
- SCHÖNING, I. (2005): Organic matter stocks in temperate forest soils: composition, radiocarbon age, spatial variability. *Diss., Techn. Univ. München*.
- SCHULTZ, A., STACHOW, U., KIESEL, J., LATUS, C., LUTZE, G. (2002): Zeitliche und räumliche Variabilität der Biologischen Vielfalt in Agrarlandschaften – Beispiele aus der Uckermark. *Beitr. Forstwirtschaft. u. Landsch.ökol.* **36** (2): 55-60.
- SEA 95 (1996): Anleitung für die Standortserkundung im nordostdeutschen Tiefland (Standortserkundungsanleitung). Teile A-D, 2. Aufl. der SEA 1974, Schwerin, Eberswalde, 1996 (Teile A, B), 1997 (Teil C), 1996ff (Teil D).
- SEEBOLDT, M. (1985): Die lokale Variabilität von ausgewählten Bodenmerkmalen auf sandigen Böden. *Arch. Acker-Pflanzenb. Bodenkd.* **29** (2): 69-75.
- SEILER, J., MATZNER, E. (1995): Spatial variability of throughfall chemistry and selected soil properties as influenced by stem distance in a mature Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stand. *Plant and Soil* **176**: 139-147.
- SEITZ, B., JÜRGENS, A., KOWARIK, I. (2007): Erhaltung genetischer Vielfalt: Kriterien für die Zertifizierung regionaler Saat- und Pflanzguts. *Literatur-Studie. BfN-Skripten* **208**: 48 S.
- SELIN, S.J. (2002): Soil heterogeneity changes during forest succession: Test of a model using univariate and geostatistics. *Master of Science Thesis, Virginia Tech, Blacksburg*.
- SINGER, F.J., SWANK, W.T., CLEBSCH, E.E.C. (1984): Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Management* **48** (2): 464-473.
- SMIT, A. (1999): The impact of grazing on spatial variability of humus profile properties in a grass-encroached Scots pine ecosystem. *Catena* **36**: 85-98.
- SMITHWITCK, E.A.H., MACK, M.C., TURNER, M.G., CHAPIN, F.S., ZHU, J., BALSER, T.C. (2005): Spatial heterogeneity and soil nitrogen dynamics in a burned black spruce forest stand: Distinct controls at different scales. *Biogeochemistry* **76**: 517-537.
- STARK, J. (1994): Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: CALDWELL, M.M., PEARCY, R.W. (eds.): *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, Boston, Massachusetts, USA: 255-282.
- STOYAN, H., DE-POLLI, H., BÖHM, S., ROBERTSON, G.P., PAUL, E.A. (2000): Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale. *Plant and Soil* **222**: 203-214.
- STURM, K. (1996): Prozessschutz – ein Konzept für naturschutzgerechte Waldwirtschaft. *Zeitschr. Ökologie u. Naturschutz* **2**: 181-192.
- SUKOPP, H. (1972): Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter Einfluss des Menschen. *Ber. Landw.* **50**: 112-139.
- TILMAN, W. (1982): *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TORGENSEN, C.E., JONES, J.A., MOLDENKE, A.R., LEMASTER, M.P. (1995): The spatial heterogeneity of soil invertebrates and edaphic properties in old-growth forest stand in western

- Oregon. In: COLLINS, H.P. et al. (eds.): The significance and regulation of soil biodiversity. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 225-236.
- TRAUB, B., KLEINN, C. (1999): Zur Erfassung von Flächenfragmentierung und struktureller Diversität. *Forstwiss. Cbl.* **118**: 39-50.
- TURNER, M.G., GARDNER, R.H., O'NEILL, R.V., PEARSON, S.M. (1993): Multiscale organization of landscape heterogeneity. In: JENSEN, M.E., BOURGERON, P.S. (eds.): *Eastside Forest Ecosystem Health Report: Volume II. Ecosystem management: principles and applications*. U. S. Department of Agriculture, National Forest System, Forest Service Research, Washington DC: 81-87.
- TURNER, M.G., PEARSON, S.M., ROMME, W.H., WALLACE, L.L. (1997): Landscape Heterogeneity and ungulate Dynamics: What spatial scales are important. In: BISSONETTE, J.A. (ed.): *Wildlife and landscape ecology*. Springer-Verlag, New York: 331-348.
- TÜXEN, R. (1950): Neue Methoden der Wald- u. Forstkartierung. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem., N.F.* **2**: 217-219.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol.* **13**: 5-42.
- UETZ, G.W. (1974): A method for measuring habitat space in studies of hardwood forest litter arthropods. *Environmental Ecology* **3** (2): 313-315.
- ULRICH, B. (1995): Der ökologische Bodenzustand – seine Veränderung in der Nachkriegszeit, Ansprüche der Baumarten. *Forstarchiv* **66**: 117-127.
- URBAN, D.L., O'NEILL, R.V., SHUGART, H.H. (1987): Landscape Ecology. *BioScience* **37**: 119-127.
- UTSCHIK, H., HELFER, H. (2003): Vergleichende ökologische Untersuchungen mittelschwäbischer Pilzzönosen in Wäldern unterschiedlicher Naturnähe. *Berichte d. Bayer. Akad. f. Natursch. u. Landschaftspflege (AHL)* **27**: 115-145.
- VERHEYEN, K., BOSSUYT, B., HERMY, M., TACK, G. (1999): The land use history (1278–1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography* **26**: 1115-1128.
- WAGNER, D., BROWN, M.J.F., GORDON, D.M. (1997): Harvester and nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia* **112**: 232-236.
- WALENTOWSKI, H., WINTER, S. (2007): Naturnähe im Wirtschaftswald – was ist das? *Tuexenia* **27**: 19-26.
- WEBER, J. (2000): Geostatistische Analyse der Struktur von Waldbeständen am Beispiel ausgewählter Bannwälder in Baden-Württemberg. *Diss. Berichte Freiburger Forstliche Forschung*, H. 20.
- WEBSTER, R., OLIVER, M.A. (2001): *Geostatistics for Environmental Scientists. Statistics in Practice*, Wiley, Chichester: 271 pp.
- WECKESSER, M. (2003): Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt. *Cuvillier, Göttingen*: 192 S.
- WESSOLEK, G., RIEK, W. (1997): Analysing and modeling spatio-temporal patterns of plant water use of an old pine stand. In: *Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung e.V. (Hrsg.). ZALF-Berichte Nr. 31*: 29-38.
- WESTPHAL, C. (2001): Theoretische Gedanken und beispielhafte Untersuchungen zur Naturnähe von Wäldern im Staatlichen Forstamt Sellhorn (Naturschutzgebiet Lüneburger Heide). *Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A* **174**: 189 S.
- WHITEHEAD, D. (1982): Ecological aspects of natural and plantation forests. *Forestry Abstracts* **43**: 615-624.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21** (2/3): 213-251.
- WICHMANN, I., SCHMIDT, W. (2000): Der Nährstoffhaushalt von Waldbrandflächen in der Lüneburger Heide. *Forst und Holz* **55**: 648-654.
- WIENS, J.A. (1989): Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**: 385-397.
- WIENS, J.A. (2000): Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In: HUTCHINGS, M.J., JOHN, E.A., STEWART, A.J.A. (eds.): *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, Blackwell Science: 9-32.
- WIJESINGHE, D.K., JOHN, E.A., HUTCHINGS, M.J. (2005): Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* **93**: 99-112.
- WILLSON, M.F. (1974): Avian community organization and habitat structure. *Ecology* **55**: 1017-1029.
- WILPERT, K.V., SCHÄFFER, J. (2006): Ecological effects of soil compaction and initial recovery dynamics: a preliminary study. *Eur. J. Forest Res.* **125**: 129-138.
- WILSON, B.R., MOFFART, A.J., NORTCLIFF, S. (1997): The nature of tree ancient woodland soils in southern England. *Journal of Biogeography* **24**: 633-646.
- WINTER, S., KAYSER, A., KOLLING, T., PUUMALEINEN, J., VON DER WENSE, W.-H. (2004): Ein Ansatz zur Einbeziehung von Biodiversität und Naturnähe in die Waldinventur und -planung. *Forst und Holz* **59** (1): 22-26.
- WINTER, S., SCHUHMACHER, H., KERSTAN, E., FLADE, M., MÖLLER, G. (2003): Messerfunier contra Stachelbart? Buchenaltholz im Spannungsfeld konkurrierender Nutzungsansprüche von Forstwirtschaft und holzbewohnenden Organismen. *Forst und Holz* (15/16): 450-456.
- WOLF, G., BOHN, U. (1991): Naturwaldreservate in der Bundesrepublik Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. *Schriftenr. f. Vegetationskde.* **21**: 9-19.
- WULF, M. (1994): Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt an Beispiel „historisch alter Wälder“. *NNA-Berichte* **7** (3): 3-14.
- WULF, M. (2004): Historisch alte Wälder – Definition, Sachstand und Ziele. In: *Kennzeichen und Wert historisch alter Wälder. Arnsberg (Forstliche Dokumentationsstelle der Landesforstverwaltung NRW)*: 4-28.
- WULF, M., GROSS, J. (2004): Die Schmettau-Schulenburgsche Karte – eine Legende für das Land Brandenburg (Ostdeutschland) mit kritischen Anmerkungen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175** (10/11): 189-198.
- ZEHFUSS, H., OSTROW, H. (2005): Pilze als Indikatoren für den Natürlichkeitsgrad von Wäldern. *Der Tintling* **10** (2): 28-34.
- ZERBE, S. (1993): Fichtenforste als Ersatzgesellschaften von Hainsimsen-Buchenwäldern. *Vegetation, Struktur und Vegetationsveränderungen eines Forstökosystems. Ber. Forschungszentr. Waldökosyst., Reihe A, Nr. 100*: 173 S.
- ZERBE, S. (1997): Stellt die potentielle natürliche Vegetation (PNV) eine sinnvolle Zielstellung für den naturnahen Waldbau dar? *Forstwiss. Ctb.* **116**: 1-15.
- ZERBE, S., KEMPA, D., XINRONG, L. (2007): Managing biological diversity in forests by applying different development objectives. *Archiv f. Natursch. u. Landschaftsforsch.* **46** (1): 3-26.

ZERBE, S., SUKOPP, H. (1995): Gehören Forste zur Vegetation? Definition und Abgrenzung eines vegetationskundlichen und kulturhistorischen Begriffes. *Tuexenia* **15**: 11-24.

ZIEGENHAGEN, B., SCHOLZ, F. (2002): Der Beitrag der Genetik zur Biodiversitätsforschung in Wäldern. Schr. Reihe d. BMVEL "Angewandte Wissenschaft" **494**, „Biologische Vielfalt mit der Land- und Forstwirtschaft?": 51-58.

ZINKE, P. J. (1962): The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* **43** (1): 130-133.

submitted: 28.02.2008

reviewed: 28.10.2008

accepted: 02.02.2009

#### **Autorenanschriften:**

Dipl. Biol. Falko Hornschuch  
Fachhochschule Eberswalde  
Fachbereich für Wald und Umwelt  
Alfred-Möller-Str. 1  
16225 Eberswalde  
E-Mail: [fhornschuch@fh-eberswalde.de](mailto:fhornschuch@fh-eberswalde.de)

Prof. Dr. Winfried Riek  
Landesforstanstalt Eberswalde und  
Fachhochschule Eberswalde  
Fachbereich Wald und Umwelt  
Alfred-Möller-Str. 1  
16225 Eberswalde  
Tel. 03334 - 65221  
E-Mail: [Winfried.Riek@LFE-E.Brandenburg.de](mailto:Winfried.Riek@LFE-E.Brandenburg.de),  
[wriek@fh-eberswalde.de](mailto:wriek@fh-eberswalde.de)



## Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe?

### 2. Biologische, strukturelle und bodenkundliche Diversität in Natur- und Wirtschaftswäldern Brandenburgs und Nordwest-Polens

#### *Soil heterogeneity as an indicator of naturalness?*

#### *2. Biological, structural and pedological diversity in natural and regularly managed beech, oak and pine stands in Brandenburg (Germany) and Northwest Poland*

Falko Hornschuch & Winfried Riek

#### **Abstract**

*In the second part of this paper research findings are presented which describe variability and spatial heterogeneity of stand and soil properties in six pure beech (*Fagus sylvatica* L.), oak (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) and pine (*Pinus sylvestris* L.) stands (three natural and regularly managed forests, respectively). The hypothesis was tested that naturalness is connected with higher  $\alpha$ - and  $\beta$ -diversity concerning parameters of soil and other ecosystem compartments.*

*A total of 9282 soil samples were analyzed and various soil parameters in 7 soil layers (0 – 5, 5 – 10, ..., 25 – 30, 30 – 40 cm) were investigated using statistical and geostatistical methods. Furthermore the diversity of ground vegetation as well as stand structural and soil faunistic (*Lumbricidae*) properties was examined. Various indices to characterize stand structure, the rooting structure and the variability of the forest ground vegetation and earthworms, respectively, were calculated. Stand parameters and ground vegetation indicated more (bio-)diversity in the natural forests than in the regularly managed forests with corresponding tree species.*

*In the natural forests generally higher variabilities and ranges of the soil parameters pH-value, effective cation exchange capacity ( $CEC_{eff}$ ) and base saturation occurred. The same could be found out for humus, C- and N-content in the examined beech and oak stands, but not in the pine stands. The variability and autocorrelation of pedogenous properties (development of organic layer and soil horizons) give some inconsistent differences between natural and regularly managed forests.*

*It was tried to find relations between the autocorrelation lengths of various soil properties as an expression of small-scale spatial soil pattern and ecological stand characteristics depending on hemeroby. The influences of the mean tree distance on pH-values and base saturation as well as the role of the rooting structure and local differing litter fall for the accumulation of humus, C and N are discussed.*

*This paper is a first approach to describe soil variability and heterogeneity (small-scale soil pattern) as an indicator for naturalness. It is recommended to validate the presented results by further geostatistical analyses of spatial soil data of different stand types and by optimized sampling design.*

**Keywords:** stand structure, ground vegetation, root distribution, earthworms, soil properties,  $\alpha$ -diversity,  $\beta$ -diversity,

*variability, heterogeneity, autocorrelation, natural forest, regularly managed forest, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris**

#### **Zusammenfassung**

Es werden Forschungsergebnisse zur Variabilität und kleinräumigen Heterogenität von Bestandes- und Bodeneigenschaften aus Natur- und Wirtschaftswäldern der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.), Trauben-Eiche (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) und Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) (Reinbestände) vorgestellt. Es sollte die Hypothese geprüft werden, dass Naturnähe mit einer höheren  $\alpha$ - und  $\beta$ -Diversität von Parametern des Bodens sowie weiterer Ökosystemkompartimente verbunden ist.

Verschiedene Bodenparameter wurden an insgesamt 9.282 Mineralbodenproben aus 7 Tiefenstufen (0 – 5, 5 – 10, ..., 25 – 30, 30 – 40 cm) ermittelt und geostatistisch ausgewertet. Begleitend dazu wurde die Diversität bestandesstruktureller, floristischer und bodenfaunistischer Eigenschaften (*Lumbriciden*) untersucht. Es wurden verschiedene Bestandesstrukturindizes, die Durchwurzelungsstruktur und die (Bio-)Diversität der Waldbodenvegetation, sowie der Regenwurmfauna ermittelt.

Kennwerte des Baumbestandes und der Bodenvegetation erwiesen sich in den Naturwäldern diverser als in den entsprechenden Wirtschaftswäldern gleicher Bestockung. In den Naturwäldern waren generell höhere Variabilitäten der Bodenkennwerte pH-Wert, effektive Kationenaustauschkapazität und Basensättigung nachzuweisen. Beim Humus-, C- und N-Gehalt trifft das auf die Buche und Eiche, jedoch nicht auf die Kiefer zu. Die Variabilität und Autokorrelationslängen der Auflage- und Horizontmächtigkeiten zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern ergaben ein uneinheitliches Bild.

Es wird versucht, die Autokorrelationslängen verschiedener Bodenkennwerte als Ausdruck des kleinräumigen Bodenmusters mit ökosystem- (= baumarten-)spezifischen und hemerobieabhängigen ober- und unterirdischen Bestandeskennwerten in Zusammenhang zu bringen. Der Einfluss der mittleren Baumabstände auf die pH-Werte und die Basensättigung, sowie die Bedeutung der Wurzelstruktur und des räumlich differenzierten Streuaufkommens für die Humus-, C- und N-Akkumulation werden diskutiert.



Diese ersten Ergebnisse zur naturnäheabhängigen Bodenvariabilität und kleinräumigen Bodenheterogenität sollten in Zukunft durch die geostatistische Untersuchung weiterer Bestandestypen und ein optimiertes Probenahmedesign validiert werden.

**Schlüsselwörter:** Bestandesstruktur, Bodenvegetation, Wurzelstruktur, Regenwürmer, Bodeneigenschaften,  $\alpha$ -,  $\beta$ -Diversität, Variabilität, Heterogenität, Autokorrelation, Naturwald, Wirtschaftswald, *Fagus sylvatica*, *Quercus petraea*, *Pinus sylvestris*

## 1 Arbeitshypothese und Zielstellung

Die Untersuchungen gehen von der Hypothese aus, dass das biologische, mehrstufige Diversitätskonzept, das auf WHITTAKER (1972) zurückgeht, prinzipiell auch auf den Boden übertragen werden kann (vgl. Tab. 2 in HORNSCHUCH & RIEK 2009) und dass Natürlichkeit von Wäldern mit einem höheren Grad biologischer und bestandesstruktureller Diversität von Eigenschaften in verschiedenen Hierarchieebenen verknüpft ist. Dementsprechend wurde angenommen, dass sich bei vergleichbarer geologischer und klimatischer Ausgangssituation in Naturwäldern auch eine höhere Bodendiversität herausbilden konnte und spezifische kleinräumige Muster (Bodenheterogenität) bestehen, die sich von denen in bewirtschafteten Wäldern unterscheiden (Kap. 7.2 in HORNSCHUCH & RIEK 2009).

Leicht zu erfassende Parameter der Ökosystemkompartimente Waldbodenvegetation, Bodenlebewelt, Bestandesstruktur (ober- und unterirdisch) und abiotischer Bodeneigenschaften waren zu untersuchen und ihre Variabilität ( $\alpha$ -Diversität) und – wo möglich – ihre kleinräumige Heterogenität ( $\beta$ -Diversität) zu analysieren.

Der aktuelle wissenschaftliche Kenntnisstand zur Indikation von Natürlichkeit innerhalb von Naturnähe- und Hemerobiekonzepten und zum Problem der Bodendiversität und -heterogenität wird ausführlich in HORNSCHUCH & RIEK (2009) erörtert. Daraus geht u. a. hervor, dass ein Bedarf insbesondere an kleinräumigen Bodenuntersuchungen (Skalenebene im dm- und m-Bereich, Probenmindestabstand  $\leq 1$  m) mit ausreichender Stichprobenzahl ( $N \geq 50$ ) besteht, die die flächenmäßig wichtigsten Standortstypen in Deutschland abdeckt. Die Untersuchung soll hierfür erste Anhaltspunkte für nordostdeutsche Bestände liefern. Das Probeflächendesign sollte die Analyse des Einflusses von Bewirtschaftung (Hemerobie) innerhalb eines Bestandestyps (Hauptbaumart, Ökosystem) einerseits und den Einfluss verschiedener, für das Nordostdeutsche Tiefland häufige Bestandestypen auf Sandböden untereinander (Buche, Eiche, Kiefer) andererseits auf die Bodendiversität und -heterogenität ermöglichen. Dazu musste die Anzahl an Untersuchungsflächen zugunsten einer räumlich hoch auflösenden Analyse eingeschränkt werden. Geeignete Naturwälder sind im Untersuchungsraum ohnehin ausgesprochen selten.

Mit dem Probenahmedesign (Kap. 2.2) können für die Flächen reproduzierbare Ergebnisse erzielt werden. Aufgrund der nur einfachen Wiederholung je Flächenvariante (Baumart und Natürlichkeit, Kap. 2.1) sind die Ergebnisse für die entsprechenden Bestandestypen jedoch nicht abgesichert. Die gesammelten methodischen Erfahrungen und erzielten Ergebnisse sollen Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen sein.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Flächenauswahl

In Brandenburg und der Neumark (Polen) wurden je eine Natur- und Wirtschaftswaldvariante von Reinbeständen der Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.), Trauben-Eiche (*Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) und Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) auf möglichst tiefgründigen, grundwasserfernen Sandböden ähnlicher Nährkraftstufe ausgewählt (Vergleichsflächenkonzept). Um die Vergleichbarkeit zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern zu gewährleisten, sollte es sich um die gleichen Standorte, den gleichen Vegetationstyp (Waldökosystemtyp nach HOFMANN 1997) und aktuell vergleichbare Wuchsstadien in der Optimalphase bzw. im reifen Baumholzstadium handeln.

Da anthropogen nicht oder kaum beeinflusste Urwälder in Mitteleuropa weitgehend fehlen, wurden Waldflächen, die (von einem definierten Zeitpunkt an) ohne jeden weiteren Eingriff ihrer natürlichen, un gelenkten Eigenentwicklung überlassen bleiben und aus wissenschaftlichen Gründen als „Naturwaldzellen“, „Naturwaldreservate“ (in Polen), „Naturwälder“ (in Brandenburg), „Naturwaldparzellen“ oder „Bannwälder“ ausgewiesen wurden (SCHÖLLER 2003), ausgewählt. Als Grundlage dienten historische Karten und Beschreibungen von Naturwäldern bzw. Reservaten (STÜBNER et al. 2001, LFE 2001, AGAPOWA 1998). Weil die Brandenburgischen „Naturwaldvergleichsflächen (NWV)“ aufgrund ihrer großen Nähe zum entsprechenden „Naturwald (NW)“ – historisch gesehen – eine zu ähnliche Nutzungsgeschichte aufwiesen, wurden geeignete bewirtschaftete Referenzbestände, die unter intensiverem Nutzungsdruck standen (z. B. durch Siedlungsnähe), unter Vorgabe der jeweiligen Standortsbedingungen des Naturwaldes, und der Karte der potentiell-natürlichen Vegetation Brandenburgs (HOFMANN & POMMER 2005) aus dem „Datenspeicher Wald“ des brandenburgischen Landeswaldes (Baumart, Alter, Substrat, Standortsformengruppe, Bodenform) ausgefiltert. Anhand alter Kartengrundlagen wurde sichergestellt, dass sich auch diese naturnahen „Wirtschaftswälder“ auf historisch alten Waldstandorten ohne historisch nachweisbarer Bestockungsunterbrechung befinden (WULF & SCHMIDT 1996, WULF & GROSS 2004). Tabelle 1 gibt einen Überblick über die untersuchten Flächen.

### 2.2 Beprobungsdesign

Die Aufnahmen der Bestandesstruktur, Bodenvegetation, Regenwurmfauna sowie die Probenahme zur Untersuchung der Variabilität der Bodenparameter erfolgten entlang eines 80 m x 80 m-Kreuztransekts während der Vegetationsperioden der Jahre 2004 und 2005. Das Kreuztransekt wurde zunächst innerhalb eines homogenen Bestandesbereichs nach Himmelsrichtung ausgerichtet und soweit um den Mittelpunkt gedreht, bis keine oder nur wenige Baumindividuen den Linienverlauf unterbrochen hatten, die die Probenahme erschwert hätten. Entlang der Transektlinien wurden mit einem Kammerbohrer ( $l = 70$  cm,  $d = 8$  cm, Fa. UGT Müncheberg) 221 Einstiche in wiederkehrenden Intervallbereichen mit 40, 80 oder 160 cm-Probearabstand vorgenommen und die Mineralbodensäulen in 7 Tiefenstufen (0 – 5, ..., 25 – 30, 30 – 40 cm) zerlegt. Um eine Verunreinigung der obersten Tiefenstufe mit Ofh-Material zu vermeiden, wurde die Mineralbodenoberkante 1 cm unterhalb der sichtbaren Grenze zwischen O- und A-Horizont festgelegt. Trotz Vorsondierung mit Pürckhauer-Bohrstock zur Festlegung des Transektverlaufs konnte nicht verhindert

werden, dass aufgrund des bewegten Lehmuntergrundes in 16 % (BN) bzw. 15 % der Fälle (EN) sandiger Lehm bereits oberhalb von 40 cm Tiefe erbohrt wurde. Die luftgetrockneten Bodenproben (n = 9.282) wurden gesiebt (Maschenweite 2 mm) und aus dem Siebrückstand der Transektproben alle Baum- und Bodenvegetationswurzeln (trocken) aussortiert.

Die unterschiedlichen Probeabstände wurden gewählt, um bei überschaubarem Aufwand eine geostatistische Berechnung der Daten zu ermöglichen. Die 49 Beprobungspunkte mit einem äquidistanten 3,20 m-Abstand werden als „Intensiv-Untersuchungspunkte“ bezeichnet, weil hier eine ganze Reihe an bodenkundlichen, bestandesstrukturellen, vegetationskundlichen und bodenbiologischen Untersuchungen erfolgte.

## 2.3 Erhobene Parameter

### 2.3.1 Bodenvegetation

An den 49 Intensiv-Untersuchungspunkten je Fläche erfolgte auf 1 x 1 m-Quadraten eine vollständige Aufnahme der Gefäßpflanzen und Bodenmoose einschließlich der Schätzung ihres Deckungsgrades [%]. Der Grad an Heterogenität in Bezug auf die Pflanzenartenverteilung wurde mit dem Shannon- und Simpson-Index quantifiziert. Der gebräuchlichere Shannon-Index beschreibt den mittleren Grad der Ungewissheit, eine bestimmte Art bei zufälliger Probenentnahme anzutreffen. Mit dem Simpson-Index wird die Wahrscheinlichkeit angegeben, dass zwei zufällig angetroffene Individuen verschiedenen Arten angehören. Die Indices alleine lassen aber nicht erkennen, ob ihr Wert aufgrund einer hohen Artenzahl mit jeweils unterschiedlicher Individuenzahl oder durch gleichmäßige Verteilung der Individuen auf wenige Arten entstanden ist. Um die Unterschiede zwischen den Untersuchungsflächen vergleichen zu können, wurde die Evenness (Ebenmäßigkeit) berechnet. Die Evenness ist das Verhältnis des Diversitätswertes zum maximal möglichen Diversitätswert, der sich bei größtmöglicher Gleichverteilung der Individuen auf die bestehenden Arten ergeben würde (BEGON et al. 1991, MÜHLENBERG 1993).

1) *Ebenmäßigkeit, Evenness J*, aus dem Shannon-Index  $H_S$  berechnet:

$$J = \frac{H_S}{H_{\max}} = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{-\sum_{i=1}^S \frac{1}{S} \ln \frac{1}{S}} = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i \ln p_i}{\ln S}$$

$$\text{mit } p_i = \frac{n_i}{N} \quad \text{und} \quad \sum_{i=1}^S p_i = 1$$

$H_S$ : Shannon-Index

$H_{\max}$ : maximale Shannon-Diversität

S: Gesamtzahl der Arten

$p_i$ : Wahrscheinlichkeit des Auftretens der Art i, d. h. die relative Häufigkeit der i-ten Art der Gesamtindividuenzahl, gemessen von 0,0 bis 1,0

N: Gesamtindividuenzahl

$n_i$ : Individuenzahl der Art i

2) *Ebenmäßigkeit, Evenness E*, aus dem Simpson-Index  $D$  berechnet:

$$E = \frac{D}{D_{\max}} = \frac{-\sum_{i=1}^S p_i^2}{S}$$

D: Simpson-Index

$D_{\max}$ : maximale Simpson-Diversität

Bei der Berechnung wurde im ersten Fall die Individuenzahl  $n_i$  mit der *Präsenz der jeweiligen Art* in den 49 Stichproben gleichgesetzt, d. h. dass pro Fläche eine Art mit nur maximal  $N = 49$  Individuen vertreten sein konnte. Im zweiten Fall wurde mit dem *Deckungsgrad der Art innerhalb der Aufnahmequadrate* gerechnet. Damit sind nicht nur qualitative sondern auch quantitative Unterschiede zwischen den Untersuchungsquadraten berücksichtigt worden. Allerdings ist dieses Vorgehen aufgrund unterschiedlicher Wuchshöhen der Arten nicht unproblematisch.

### 2.3.2 Regenwurmbesatz

Um die Diversität eines bodenbiologischen Parameters festzustellen, wurde neben den 49 Intensiv-Untersuchungspunkten der Buchen- und Eichenflächen exemplarisch die Erfassung der Lumbriciden durch 25 x 25 cm-Gruben vorgenommen (3,06 m<sup>2</sup>, HAMMER & ZEH 2007). Für die Beprobung wurde die Periode verstärkter Aktivität im Herbst (GRAFF 1984) des Jahres 2005 gewählt (BN: 15.10. – 17.10.; BW: 02.10. – 05.10.; EN: 22.09. – 24.09. und EW: 19.09. – 21.09.). Nach EDWARDS & LOFTY (1977, zit. in MÜHLENBERG 1993) ist die beste Methode zur Erfassung einer hohen Arten- und Individuendichte die Kombination von Handauslese und nachfolgender Tiefenaustreibung durch Formalin. Entsprechend erfolgte die Isolierung der Individuen im Ofh-Horizont und in 0 – 20 cm Tiefe mittels Handauslese, aus größerer Tiefe wurden sie mit ca. 1 l 0,2 %-Formalinlösung ausgetrieben (DUNGER & FIEDLER 1997). Als Diversitätsindices wurden Artzahl, Variationskoeffizient von Individuenzahl und Biomasse sowie die Evenness (s. Kap. 2.3.1) ermittelt.

### 2.3.3 Bestandesstruktur (Bäume)

Es wurden die *Stammkoordinaten*, die *Stammdurchmesser* (in 1,30 m Höhe, BHD  $\geq 2$  cm) innerhalb eines Abstandes von 10 m zum Kreuztransekt und die Koordinaten aller Bohrpunkte ermittelt (Abb. 2 – 7). Nach Möglichkeit wurden Lage und Durchmesser von Baumstubben und des liegenden Totholzes bestimmt.

Standardverfahren zur Strukturbeschreibung existieren noch nicht. Mit o. g. Daten konnten für die Bestände *Durchmischung*  $M_p$ , *Durchmesserdivergenzierung* (syn. *Umgebungsmaß*)  $T_i$  und *Winkelmaß* (Aggregation/Klumpung)  $W_i$  ermittelt werden, die in der jüngeren Literatur häufig Verwendung fanden (GADOW 1999, MEYER & POGODA 2001, HUI & GADOW 2002, HUI & ALBERT 2004). Dazu wurden je Untersuchungsfläche 49 Bezugsbäume mit jeweils vier ihrer nächsten Nachbarn als „strukturelle Vierergruppen“ erfasst. Als Bezugsbaum galt das (lebende oder tote) Individuum, das sich in unmittelbarer Nähe zu einem der 49 Intensiv-Untersuchungspunkte befand. Der Durchmischungsindex wird üblicherweise aus den Artzugehörigkeiten der Individuen der Vierergruppe ermittelt und wird in den hier untersuchten Reinbeständen im Sinne einer „Vitalitäts-Durchmischung“ verwendet (Verhältnis von lebenden zu toten Bäumen). Aus dem BHD in Relation zum Bezugsbaum lässt sich die Durchmesserdivergenzierung

(Umgebungsmaß) bestimmen und aus den Winkelabständen der vier Zielbäume um den Bezugsbaum das Winkelmaß ableiten, welches die Individualverteilung beschreibt. Als Standardwinkel wurde bei vier Bezugsbäumen 90° festgelegt (GADOW 1999, nach neueren Erkenntnissen wird 72° als optimal angesehen: HUI & GADOW 2002, HUI & ALBERT 2004). Durchmischung, Durchmesserdifferenzierung (Umgebungsmaß) und Aggregation sind bei  $M_p$ ,  $T_i$  und  $W_i = 0$  sehr niedrig und bei  $M_p$ ,  $T_i$ ,  $W_i = 1$  sehr hoch.

Durchmischung  $M_i$ :

$$M_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_j \quad \text{mit } v_j = \begin{cases} 0, & \text{wenn gleiche Vitalität} \\ 1, & \text{sonst} \end{cases}$$

Durchmesserdifferenzierung (Umgebungsmaß)  $T_i$ :

$$T_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 v_j \quad \text{mit } v_j = \begin{cases} 0, & \text{wenn } BHD_j < BHD_i \\ 1, & \text{sonst} \end{cases}$$

Winkelmaß  $W_i$ :

$$W_i = \frac{1}{4} \sum_{j=1}^4 n_j \quad \text{mit } n_j = \begin{cases} 0, & a_j > a_0 \\ 1, & \text{sonst} \end{cases}$$

$$\alpha_0 \approx \frac{360^\circ}{4} = 90^\circ = \text{Standardwinkel}$$

$\alpha_j$  = Zielwinkel (immer < 180°)

Als weiterer Diversitätsindex wurde der Variationskoeffizient  $cv$  des *Strukturindex* ( $SI$ , KALHOFF 2000) aller 49 Probestellen ermittelt:

$$cv_{SI} = \frac{sd_{SI}}{SI} \cdot 100\% \quad \text{mit} \quad SI = \sum \frac{KF}{E}$$

für alle Bäume mit  $E \leq r$

- $cv$ : Variationskoeffizient [%]
- $sd$ : Standardabweichung
- $SI$ : Strukturindex (KALHOFF 2000)
- $KF$ : Kreisfläche des Stamms in 1,30 m Höhe [m<sup>2</sup>]
- $E$ : Entfernung vom Probestellenpunkt [m]
- $r$ : Suchkreisradius um den Probestellenpunkt (max. 10 m)

An den 49 Intensiv-Untersuchungspunkten der Eichen- und Kiefernbestände erfolgte weiterhin die Aufnahme hemisphärischer Kronenbilder (Fisheye-Aufnahmen, s. WAGNER 1995). Mittels der Software „Gap Light Analyzer (GLA) 2.0“ wurden u. a. die *Kronentransparenz* („% Canopy openness“) und der *Blattflächenindex LAI* im Bereich zwischen Zenit bis zu 60° („LAI 4Ring“) berechnet (FRAZER et al. 1999) und daraus als Variabilitätsmaß der Kronenstruktur der Variationskoeffizient ermittelt.

Ein einfaches Maß zur Beschreibung der spezifischen oberirdischen Struktur des Bestandestyps ist der mittlere Baumabstand. Unter Annahme einer maximalen Gleichverteilung der (Z-) Bäume im Dreiecksverband mit jeweils hexagonalen Standflächen im einschichtigen Bestand wurde der *mittlere Baumabstand* der Untersuchungs- und Urwaldbestände (Literaturwerte) für Tabelle 3 und 10 aus der Baumanzahl berechnet (PRETZSCH 2002):

$$a = \sqrt{\frac{10000}{n}} \cdot 1,0746 = \frac{1}{\sqrt{n}} \cdot 107,46$$

- $a$ : mittlerer Baumabstand [m]
- $n$ : Baumanzahl [Stück ha<sup>-1</sup>]

### 2.3.4 Wurzelsystem

An 17 Punkten je Fläche (9,60 m-Abstand) erfolgte die Wurzelextraktion und -analyse aus den mit dem Kammerbohrer gewonnenen Bohrkernen tiefenstufenbezogen. Um den Aufwand zu begrenzen, wurden an den anderen Probestellen die Wurzelproben der jeweiligen Tiefenstufen vereinigt (92 % von insgesamt 1.326 Probestellen). Es wurde die Trockenmasse (105 °C) der Wurzelfractionen *Feinwurzeln* ( $d \leq 2$  mm, Bäume), *Grobwurzeln* ( $d > 2$  mm, Bäume) und *Wurzeln der Bodenvegetationsarten* ermittelt. Eine korrekte Erfassung des Grobwurzelsvorrates konnte mit dieser Methode jedoch nicht erfolgen. Auch die Differenzierung in lebende und tote Wurzeln war am trockenen Material nicht möglich (SEIDENGLANZ & BANDICK 2006, FISZKAL 2007).

### 2.3.5 Bodenparameter

**Horizontierung:** An den jeweils 221 Punkten wurden am geöffneten Wurzelbohrer die Horizontmächtigkeiten, einschließlich der organischen Auflage, festgestellt.

**Bodenphysik und Hydrologie:** An 49 Punkten je Fläche (im 3,20 m-Abstand) wurden die *Trockenrohddichte* (TRD, 0 – 5 cm, KOCH 2007), der *gravimetrische Wassergehalt* nach einer Trocken- und nach einer Regenperiode (0 – 10 cm) sowie der *Bestandesniederschlag* für den Zeitraum Mai 2006 – November 2006 im 14tägigen Rhythmus ermittelt (nur KN).

**Bodenchemie:** An den 221 Punkten wurde der *pH-Wert* ( $\text{CaCl}_2$ ) und *Gehalt an organischer Bodensubstanz* (Glühverlust, 550 °C) für alle Tiefenstufen sowie der *C- und N-Gehalt* in 0 – 5 cm Tiefe analysiert. Auf den Flächen BN, EW, KN, KW erfolgte die Bestimmung der *effektiven Kationenaustauschkapazität* (AKe) und die *Sättigung der Elemente Ca, Mg, K, Na, Al, Fe, Mn* in den Tiefen 0 – 5, 10 – 15 und 30 – 40 cm, in BN und EN nur an den 49 Intensiv-Untersuchungspunkten in 0 – 5 cm nach GAFA (2005).

## 2.4 Statistische und geostatistische Auswertung

Die Ermittlung einfacher Kenngrößen deskriptiver Statistik, die Korrelationsanalysen und Regressions-schätzungen erfolgten mit dem Statistikprogramm SPSS 13.0.

Um Aussagen über die statistische Verteilung der Differenzen in den Probenwerten in Abhängigkeit vom Abstandsvektor  $|h|$  zu erhalten, wurden für die einzelnen Bodenparameter mit VARIOWIN 2.21 (PANNATIER 1996) experimentelle Semivariogramme berechnet und exponentielle, sphärische oder Gauß'sche Modelle angepasst. Im experimentellen Semivariogramm (im Folgenden auch kurz als Variogramm bezeichnet) werden die halben, mittleren quadrierten Differenzen der Werte zwischen Punkten mit gleichen Abständen  $h = 1d, 2d, \dots$  dargestellt (AKIN & SIMES 1988, HEINRICH 1994, WEBSTER & OLIVER 2001):

$$\gamma^*(h) = \frac{1}{2} \cdot \frac{\sum_{i=1}^{n(h)} \{[z(x_i + h) - z(x_i)]^2\}}{n(h)}$$

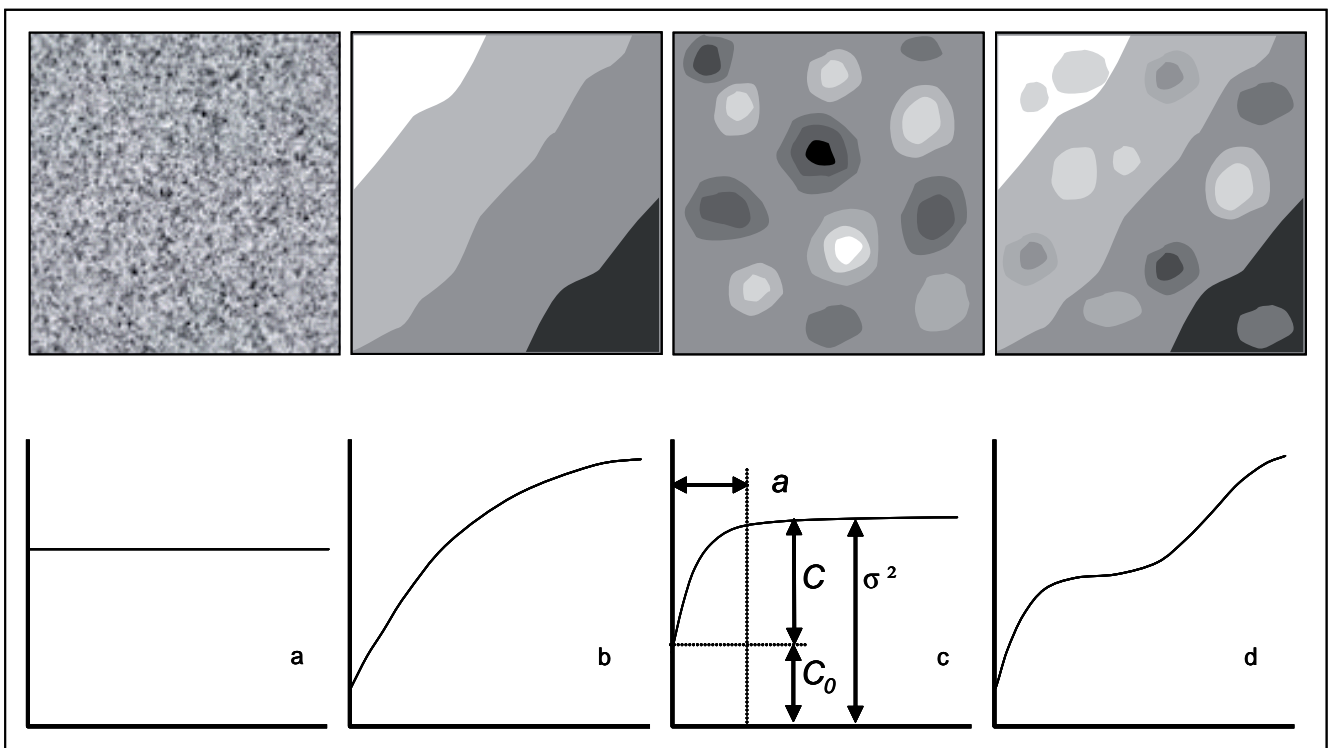
- $\gamma$ : Variogrammwert
- $z(x_i)$ : ortsabhängige Variable am Punkt  $x_i$
- $h$ : Schrittweite
- $n(h)$ : Anzahl der Wertepaare für jede Schrittweite  $h$

Mit *Range*, *Autokorrelationslänge* oder *Erhaltungsneigung* (a) wird die Entfernung bezeichnet, ab der zwei Proben keine Korrelation mehr miteinander aufweisen. Er wird im Variogramm an der Stelle abgelesen, wo der Variogrammwert der Ausgleichskurve die Gesamtvarianz aller Probewerte ( $s^2$ ,  $\sigma^2$ ) bzw. den *Sill* (*Schwellenwert*, C) erreicht, bei Anpassung eines exponentiellen oder Gauß'schen Modells üblicherweise bei Erreichen der 95 %-Schwelle der statischen Gesamtvarianz (ELKATEB et al. 2003, Abb. 1c). Der *Sill* ist die Differenz zwischen Gesamtvarianz und Nuggeteffekt ( $C = \sigma^2 - C_0$ ). Der *Nuggeteffekt* ( $C_0$ , Schnittpunkt der verlängerten Ausgleichskurve mit der Ordinate) kann als nicht erfasste Mikrovariabilität oder als Messfehler aufgefasst werden.

Für geostatistische Berechnungen wird empfohlen, dass je Variogrammwert (Verschiebungsschritt) mindestens 30 Wertepaare vorliegen (LEGENDRE & FORTIN 1989) und Variogramme nur bis zur halben Probeflächengröße interpretiert werden (hier:  $|h| \leq 40$  m). Diese unteren Richtwerte wurden deutlich überschritten. Die stellenweise *verdichtete* (*geclusterte*) *Probenahme* hatte zur Folge, dass bei bestimmten Schrittweiten

die Anzahl der Wertepaare zwischen den unterschiedlichen Entfernungen stark schwankten und *Proportionalitätseffekte* auftraten, d. h., dass sich die lokale Varianz proportional zum lokalen Mittelwert änderte. Durch die Berechnung *standardisierter* Variogramme – bei denen die Semivarianz auf die Stichprobenvarianz normiert ( $\sigma^2 = 1$ ) und der Nuggeteffekt als prozentualer Anteil angegeben wird – wurden störende Einflüsse dieser Art vermieden. Durch die gewählte Form eines Kreuztransektes ergab sich allerdings eine *Häufung von Probepaaren im mittleren Bereich der Probefläche*. Der Vergleich der Variogramme mit Berücksichtigung aller  $n = 221$  Punkte mit den entsprechenden Variogrammen ohne Probepunkte, die im Radius  $r < 4$  m um den Kreuzungspunkt lagen ( $n = 183$ ) oder von Punkten nur einer Transektlinie ( $n = 111$ ) ergab, dass die berechneten Autokorrelationslängen vergleichbar waren und nur der Nuggeteffekt in den getesteten Fällen etwas zu hoch eingeschätzt wurde (Bsp. Range / Nuggeteffekt des pH-Wert BN, 0 – 5 cm: alle Punkte: 5,51 m / 0,38; ohne Kreuzungsbereich: 5,35 m / 0,22; nur x-Achse: 5,35 m / 0,20; nur y-Achse: 6,32 m / 0,40).

Weil *Ausreißer* einen starken störenden Einfluss auf die Varianz und das experimentelle Variogramm haben, da die Werte quadriert in die Variogrammberechnung eingehen, wurden bei der Berechnung solche Werte ausgeschlossen, die mehr als die dreifache Standardabweichung vom arithmetischen Mittelwert entfernt lagen. Je Variogramm handelte es sich um durchschnittlich 1,48 % (sd = 0,81) der Werte (ohne Berücksichtigung der Horizontwerte, da in BN die Untergrenzen von AhBv in 21 Fällen nicht erfasst werden konnten). Dieses Vorgehen ist in der Praxis üblich (AKIN & SIMES 1988, WEBS-



**Abb. 1:** Semivariogramme (unten) für verschiedene Bodenmuster (schematisch, oben): a) Streuung der Eigenschaften räumlich zufällig oder mit nicht auflösbarer Mikrovarianz, b) Muster großflächiger als Untersuchungsfläche, Drift/Trend, c) kleinräumige Muster (Erklärung der Variablen im Text), d) klein- und großräumige Muster, geschachtelte Struktur; x-Achse: Entfernung  $h$ ; y-Achse: Variogrammwert  $\gamma|h|$  (verändert nach ETTEMA & WARDLE 2002).

**Fig. 1:** Semivariograms (below) of various soil patterns (above): a) spatial variability randomly or with non-dissolvable microvariance, b) soil pattern larger than examination site, drift/trend, c) small-scale pattern (explanation of abbr. see text), d) small- and large-scale patterns, nested structure; x-axis: distance, y-axis: variogram value  $\gamma|h|$  (according to ETTEMA & WARDLE 2002).

TER & OLIVER 2001). Wenn Unsicherheit über die Natur der Extremwerte besteht, sollten robustere Schätzer verwandt werden, durch die aber Nuggeteffekt und Varianz verfälscht wiedergegeben werden (modulus estimator, MELLERT et al. 2008).

Bei der Variogramminterpretation zur Ermittlung der kleinräumigen Heterogenität war die *Hauptstruktur* mit dem ersten Schwellenwert maßgebend, vorhandene *geschachtelte Strukturen* (wenn erster Schwellenwert *unterhalb* der Gesamtvarianz, Abb. 1d), *Locheffekte* (*hole-effects*, wenn erster Schwellenwert *oberhalb* der Gesamtvarianz) und *Driftkomponenten* (die n-ten räumlichen Strukturen sind großflächiger als die Probestfläche, Abb. 1b, d) wurden nicht interpretiert.

Alle Variogramme und die Parameter der angepassten Modelle sind in HORNSCHUCH & RIEK (2007b) und RIEDEL et al. (2008) dokumentiert.

### 3 Charakterisierung der Untersuchungsflächen

Geologisch handelt es sich beim Untergrund des *Buchen-Naturwaldes (BN)* und *Buchen-Wirtschaftswaldes (BW)* um Sanderebenen des Pommerschen Stadiums der Weichselvereisung, die fluviatil beim Abtauen des Gletschers in Richtung des Thorn-Eberswalder Urstromtals gebildet wurden. Die Bestände *Eichen-Naturwald (EN)* und *Eichen-Wirtschaftswald (EW)* liegen auf einem flachwelligen Grundmoränenplateau im Bereich des Brandenburger Stadiums der Weichselvereisung, dem ältesten Stadium des Jungpleistozäns. Der Geschiebelehm und stellenweise auch Geschiebemergel ist mehr oder weniger mächtig von Sanden und Kiesen überdeckt. Der *Kiefern-Naturwald (KN)* und der *Kiefern-Wirtschaftswald (KW)* liegen im Bereich von Dünenfeldern die während der Jüngerer Tundrenzzeit gebildet wurden. Mit dem beginnenden Subboreal und der neolithischen Besiedlung ist am Südrand des Eberswalder Urstromtals (mit *KW*) eine nochmalige, diesmal anthropogen verursachte Aktivitätsphase eingeleitet worden, was sich u. a. an begraben A-Horizonten und Holzkohleanreicherungen nachweisen lässt (BUSSEMER et al. 1998).

Als Böden haben sich im Bereich von *BN* Braunerden und Parabraunerden mit der Humusform „frischer Mull“ entwickelt (KOSAKOWSKI 1999). Für die Fläche *BW* wurde die Feinbodenform Kahlenberger Grandbraunerde mit der Nährkraftstufe K<sup>\*\*\*\*</sup> kartiert (SEA 95 1996 in Verbindung mit Standortskarte). Für *EN* wird die Nedlitzer Sand-Braunerde (Nährkraftstufe M<sup>\*\*\*\*</sup>) und *EW* Lienewitzer Sand-Braunerde (Nährkraftstufe M<sup>\*\*\*\*</sup>) angegeben. Bei den Böden der Kiefernflächen handelt es sich um Schönebecker Sand-Rostpodsol (Flächen *KN* und *KW*) und Schwärzer Sand-Ranker (Fläche *KW*), jeweils mit der Nährkraftstufe Z<sup>\*\*\*</sup>. Gegenüber dem relativ grobkörnigen Material bei *KN* handelt es sich bei dem Ausgangsmaterial auf den Melchower Dünen (*KW*) hauptsächlich um Staubsande, die die Feuchtigkeit gut halten können (BUSSEMER et al. 1998).

Alle Buchen- und Kiefernflächen liegen noch in Reichweite ozeanischer Klimaeinflüsse (*BN*: „Pommersches Klima“, DPN 2006, *BW*, *KN*, *KW*: Großklimabereich  $\beta$ , Ostmecklenb.-Nordbrandenburger Planarklima = Neubrandenburger Klima, Klimastufe Tm, KOPP & SCHWANECKE 1994). Das Klima der Flächen *Eichen-Natur-* und *Eichen-Wirtschaftswald* ist subkontinental getönt (Großklimabereich  $\gamma$ , Märkisch-anhal-

tinisch-westpolnisches Planarklima = südmärkisches Klima = Frankfurter Klima, Klimastufe Tt, KOPP & SCHWANECKE 1994). Das Gebiet wird vom angrenzenden Schlaubetal mikroklimatisch beeinflusst.

Die aktuelle und potentielle Vegetation der Fläche *BN* ist ein Perlgras-Buchenwald (*Melico-Fagetum*, DPN 2006). Neben der bestandesbildenden *Fagus sylvatica* kommen einige, teilweise bis 470jährige *Quercus robur*- und einige *Ulmus laevis*-Exemplare vor. Die Pflanzengesellschaft entspricht dem *Melico-Fagetum* des Ökosystemtypenkonzeptes von HOFMANN (1997, HOFMANN in ANDERS et al. 2002). Der Bestand *BW* ist als Flattergras-Buchenwald (*Milio-Fagetum*, HOFMANN & POMMER 2005) anzusprechen. Aufgrund der starken Lichtstellung und dem beschleunigten Humusabbau hat *Rubus idaeus* relativ hohe Deckungsgrade aufzuweisen. Die Bestände *EN* und *EW* befinden sich außerhalb des klimatischen Buchenwaldgebietes. Für die unmittelbaren Dünenstandorte der Kienschorffeide mit dem Bestand *KN*, die aufgrund der geringen nutzbaren Feldkapazität der relativ groben Sande sehr trocken sind, geben HOFMANN & POMMER (2005) sowie POMMER & RÜFFER (in RÜFFER 2007) als potentielle natürliche Vegetation den Beerkraut-Kiefernwald (*Vaccinio-Pinetum*) mit bestandesbildender *Pinus sylvestris* an, den sie als östlichen Ausläufer des borealen Nadelwaldgebietes auffassen. Frei von Äsungsdruck können sich allerdings auch Laubbaumarten (*Quercus petraea*, *Sorbus aucuparia*, *Padus serotina*) etablieren, die in einem gezäunten Areal bereits in die Strauchschicht aufgewachsen sind und auf einen Forstcharakter hinweisen. Eine ganz ähnliche Pflanzenartenausstattung weist der Bestand *KW* auf. Ein auffällig hoher Deckungsgrad von *Vaccinium vitis-idaea* und das stärkere Hervortreten von *Pleurozium schreberi* und *Dicranum undulatum* zeigen allerdings etwas basenärmere Bedingungen an. Offenbar ermöglicht jedoch der hohe Staubsandanteil, verbunden mit einer verbesserten Wasserversorgung (s. o.), das Vorkommen von Laubbaumarten (*Fagus sylvatica*, *Padus serotina*) im Melchower Dünengebiet. Als potentiell-natürliche Vegetation geben HOFMANN & POMMER (2005) einen Blaubeer-Kiefern-Buchenwald (*Vaccinio-Fagetum*) an. Der aktuelle Bestand muss demnach als Blaubeer-Kiefernforst (*Myrtillio-Cultopinietum*, HOFMANN 1997, HOFMANN in ANDERS et al. 2002) angesprochen werden.

Die geologische, bodenkundliche, klimatische und vegetationskundliche Charakterisierung der Flächen findet sich in Tabelle 1 wieder.

Hinsichtlich der Bestandsgeschichte handelt es sich bei den ausgewählten Naturwäldern um historisch wenig beeinflusste Bestände, während die bewirtschafteten Varianten einem hohen Nutzungsdruck ausgesetzt waren (s. HORNSCHUCH & RIEK 2006a). Der Bestand *BN* liegt in dem jahrhundertlang unbesiedelten Urwaldkomplex entlang der Drawa, der noch bis ins 19. Jahrhundert hinein, u. a. aufgrund seiner Grenzlage zwischen deutschem und polnischem Einflussgebiet, kaum erschlossen war. Demgegenüber war der Bestand *BW* in der Nähe der Klosteranlage Chorin durch Übernutzung (Holzeinschlag, Waldweide) zeitweise ausgesprochen räumlich. Trotz der Nähe zu *EN* – der im ausgehenden 19. Jahrhundert noch als Urwald galt und Besitz des Klosters Neuzelle war – hatte *EW* aufgrund anderer Eigentumsverhältnisse und einer besseren Infrastruktur westlich der Schlaube bereits frühzeitig eine wichtige holzwirtschaftliche Bedeutung. Während der schwerer zugängliche Bestand *KN* in der inneren Schorf-

Tab 1: Untersuchungsflächen.

Table 1: Study sites.

Baumart	Buchen-		Eichen-		Kiefern-	
Hemerobie	Naturwald	Wirtschaftswald	Naturwald	Wirtschaftswald	Naturwald	Wirtschaftswald
Kurzbezeichnung	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Ökosystemtyp*	Perlgras-Bu-Wald	Fluttergras-Bu-Wald	Waldreitgras-Ei-Wald	Waldreitgras-Ei-Wald	Beerkraut-Ki-Wald (Blaub.-Ki-F.)	Blaubeer-Ki-Forst
Alter im Jahr 2000	differenziert	121 Jahre	differenziert	116 Jahre.	differenziert	78 Jahre
Land	Rep. Polen, Neumark	BR Deutschland, Land Brandenburg	BR Deutschland, Land Brandenburg	BR Deutschland, Land Brandenburg	BR Deutschland, Land Brandenburg	BR Deutschland, Land Brandenburg
Naturraum	Drawa-Niederung	Theerofener Becken	Lieberoser Heide, Hochfläche und Schlaubegebiet	Lieberoser Heide, Hochfläche und Schlaubegebiet	Kienschorfheide, Schorfheide-Sander	Barnimer Heide, Melchower Dünen
Schutzgebiet	Drawa-NP, Reservat Radęcin (NSG Heilige Hallen von Regenthin)	BR Schorfh.-Chorin	Naturpark Schlaubetal, NSG Urwald Fünfeichen	Naturpark Schlaubetal	BR Schorfh.-Chorin, NSG Kienhorst / Köllnseen / Eichheide	Naturpark Barnim
Forstort	Rev. Obwod Ochrony Debina 247b	AfF Eberswalde, OF Chorin, R. Theerofen 154a1	AfF Müllrose, OF Eisenhüttenst., R. Fünfeichen 59a3	AfF Müllrose, OF Schlaubetal, R. Dammendf. 84a1	AfF Eberswalde, OF Grimnitz, R. Kienhorst 95a2	AfF Eberswalde, OF Finowtal, R. Melchow 65a
Koordinaten	53°05'55"N 15°53'55"O	52°54'46"N 13°53'54"O	52°10'00"N 14°29'00"O	52°08'42"N 14°26'26"O	52°58'36"N 13°40'07"O	52°47'16"N 13°42'13"O
Höhe ü. NN	75 m	45 m	101 m	90 m	75 m	65 m
Jahresmitteltemperatur	7,9 °C	8,2 °C	8,6 °C	8,6 °C	8,2 °C	8,2 °C
Jahresniederschlag	592 mm	580 mm	550 mm	550 mm	570 mm	580 mm
eiszeitliches Stadium	Pommersches Stadium der Weichsel-Eiszeit	Pommersches Stadium der Weichsel-Eiszeit	Brandenburger Stadium der Weichsel-Eiszeit	Brandenburger Stadium der Weichsel-Eiszeit	Pommersches Stadium der Weichsel-Eiszeit	Pommersches Stadium der Weichsel-Eiszeit
geolog. Bildung / Substrat	flach abgelagerte Schmelzwassersande auf Geschiebelehm	mächtige Schmelzwassersande der Angermünder Staffel	wellige Grundmoräne, geschiebereicher Decksand auf Geschiebelehm	wellige Grundmoräne, geschiebereicher Decksand auf Geschiebelehm	Schmelzwassersand d. Haupteisrandlage, spätglaziale Flugsand-Düne	Schmelzwassersand d. Haupteisrandlage, spätglazial/holozäne Flugsand-Düne
Bodenform	Bändersand-Braunerde, Parabraunerde	podsolige Sand-Braunerde	podsolige Sand-Braunerde	podsolige Sand-Braunerde	Sand-Podsol	Regosol / Sand-Podsol
morphologische Humusform	Of-Mull	mullartiger Moder	rohumusartiger Moder	rohumusartiger Moder	Rohhumus	Rohhumus
Nährkraft	kräftig bis reich	kräftig	mittel (bis kräftig)	mittel	ziemlich arm	zieml. arm (bis arm)

\* für BN nach DPN (2006), sonst nach Hofmann & Pommer (2005)

**Tab. 2:** Strukturindices der Bodenvegetation und der Regenwurmfauna (Tiefenstraten zusammengefasst) (n = 49).**Table 2:** Indexes of ground vegetation structure and of earthworm community (depths summarized) (n = 49).

Bodenvegetationsarten	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Artenzahl N (auf 49 m <sup>2</sup> )	8	20	18	16	16	12
Variationskoeffizient des Deckungsgrades der Baumschicht, Kraut- und Moosarten [%]	102,47 <b>144,23</b> –	<b>115,82</b> 78,16 542,62	<b>113,85</b> <b>124,70</b> <b>220,43</b>	102,73 81,12 181,30	<b>685,85</b> 15,49 <b>26,30</b>	494,73 <b>22,98</b> 8,18
Ebenmäßigkeit, Evenness J (nach Shannon-Index) (erste Zahl: N und n <sub>i</sub> = Präsenz, zweite Zahl: N und n <sub>i</sub> = Deckungsgrad)	0,53 0,33	<b>0,76</b> <b>0,50</b>	0,76 0,56	<b>0,79</b> <b>0,61</b>	0,68 0,44	<b>0,76</b> <b>0,54</b>
Ebenmäßigkeit, Evenness E (nach Simpson-Index) (erste Zahl: N und n <sub>i</sub> = Präsenz, zweite Zahl: N und n <sub>i</sub> = Deckungsgrad)	0,28 <b>0,18</b>	<b>0,36</b> 0,16	0,33 0,20	<b>0,41</b> <b>0,24</b>	0,30 0,18	<b>0,46</b> <b>0,26</b>
Regenwurmarten	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Artenzahl N (auf 3,06 m <sup>2</sup> )	<b>6</b>	3	2	2	n. a.	n. a.
Abundanz (erste Zahl) [Ind. m <sup>-2</sup> ] und Biomasse (zweite Zahl) [g m <sup>-2</sup> ]	28,08 10,48	<b>31,35</b> <b>12,49</b>	<b>13,39</b> <b>4,07</b>	6,86 0,47	n. a.	n. a.
Variationskoeffizient Individuen (erste Zahl) und Biomasse (zweite Zahl) [%]	107,08 125,05	<b>114,82</b> <b>134,86</b>	96,83 108,59	<b>182,57</b> <b>219,43</b>	n. a.	n. a.
Ebenmäßigkeit, Evenness J (von Shannon-Index)	<b>0,78</b>	0,75	<b>0,94</b>	0,79	n. a.	n. a.
Ebenmäßigkeit, Evenness E (von Simpson-Index)	0,52	<b>0,65</b>	<b>0,95</b>	0,78	n. a.	n. a.

n. a.: nicht analysiert

heide einer relativ schwachen forstlichen Nutzung unterlag, lassen sich für den Bestand *KW* in unmittelbarer Nähe zur Ortslage Melchow neben historischen Quellen auch bodenkundliche Nachweise starken anthropogenen Einflusses erbringen (holozäne Dünenbildungsprozesse, Holzkohle).

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Bodenvegetation und Regenwürmer

In Tabelle 2 sind Strukturindices der Bodenvegetation und Regenwurmfauna aufgeführt. Die Variabilität des Deckungsgrades der Krautschicht ist in den Kiefernforsten mit dichter Bodenvegetationsdecke sehr gering. Bei geringeren durchschnittlichen Deckungsgraden (Buchen- und Eichenbestände) weist die jeweilige Naturwaldvariante höhere Variabilitäten auf. Generell zeichnen sich die Naturwälder gegenüber ihren bewirtschafteten Vergleichsbeständen durch eine *niedrigere Evenness*, d. h. eine *höhere Heterogenität* der Verteilung von Individuen derselben Art aus.

Hinsichtlich der Regenwurmfauna ergibt sich ein anderes Bild. Die Artenzahlen sind mit Ausnahme von *BN* – wo einige endogäische Arten hinzutreten (HAMMER & ZEH 2007) – in den Buchen- und Eichenbeständen ausgesprochen niedrig. Die Wirtschaftswälder weisen höhere Variabilitäten der Abundanz- und Biomassewerte auf. Außerdem zeichnet sich der Eichen-Wirtschaftswald gegenüber der Naturwaldvariante durch niedrigere Evenness-Werte, d. h. eine heterogenere Artenverteilung aus.

### 4.2 Ober- und unterirdische Bestandesstruktur

Manche der „Rein“-Bestände (*BN*, *BW*, *EW*) weisen einzelne Exemplare einer oder mehrerer Begleitbaumarten auf (Tab. 3, Abb. 2, 3, 5). Erwartungsgemäß sind die jeweils naturnäheren Bestände durch höhere Stammzahlen und Grundflächen gekennzeichnet. Die Totholzanteile (stehendes Holz) liegen bei 4,13 % und 0 % (*BN*, *BW*), 14,60 % und 4,61 % (*EN*, *EW*) sowie 11,74 % und 0 % (*KN*, *KW*). Der hohe Vorrat stehenden Totholzes in Fläche *EN* und der geringe Vorrat im Kiefern-Naturwald (*KN*) entspricht den Erkenntnissen aus der Naturwaldforschung über die Akkumulation und Mineralisierungsrate (LEIBUNDGUT 1993).

Gegenüber Urwald-Verhältnissen (LEIBUNDGUT 1993, KORPEL 1995, DRÖSSLER 2006) und den Ertragstafelwerten (SCHÖBER 1987) weist der untersuchte Buchen-Wirtschaftswald eine erheblich reduzierte Stammzahl bzw. weite Stammabstände auf. Der Eichen-Naturwald hat eine stark erhöhte Stammzahl (LEIBUNDGUT 1993). Kiefernwälder weisen unter natürlichen Bedingungen trotz ihrer Lichtbedürftigkeit normalerweise hohe Baumzahlen auf, weil ihre Kronen klein sind (LEIBUNDGUT 1993). Während der Kiefern-Naturwald in dieser Hinsicht urwaldähnliche Baumzahlen aufweist (Tab. 10), sind Stammzahl, Grundfläche und Baumholzvorrat im untersuchten Kiefern-Wirtschaftswald vergleichsweise klein bzw. die Stammabstände relativ groß (Tab. 3).

Die Indices Vitalitätsthroughmischung, Durchmesserdifferenzierung, Winkelmaß sowie den Variationskoeffizienten des Strukturindex nach KALHOFF (2000), des Blattflächenindex und der Kronentransparenz belegen die unregelmäßigeren Verhältnisse in den Naturwäldern gegenüber den entsprechenden Wirtschaftswäldern. In den Naturwäldern sind

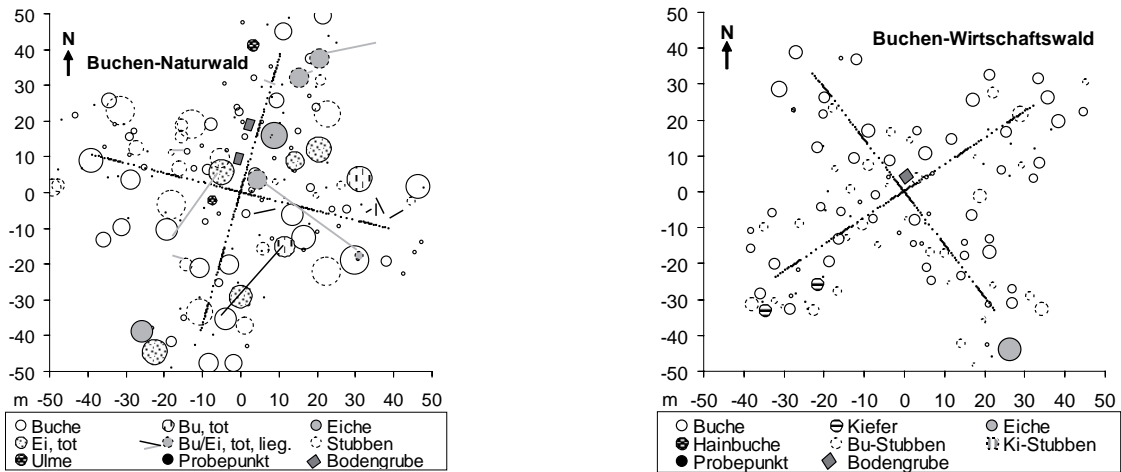


Abb. 2 – 3: Grundriss der Buchen-Untersuchungsflächen (links: Naturwald, rechts: Wirtschaftswald). Kreise bei den Stammpositionen repräsentieren die Brusthöhendurchmesser.

Fig. 2 – 3: Foot print of beech forest sites (left: natural forest, right: managed forest). Circles of stem-positions represent diameter at breast-height.

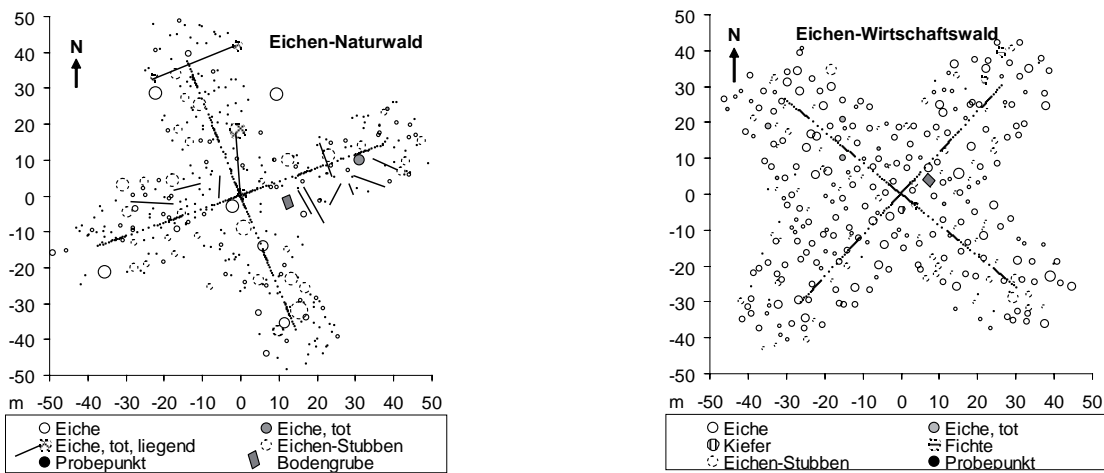


Abb. 4 – 5: Grundriss der Eichen-Untersuchungsflächen (links: Naturwald, rechts: Wirtschaftswald). Kreise bei den Stammpositionen repräsentieren die Brusthöhendurchmesser.

Fig. 4 – 5: Foot print of oak forest sites (left: natural forest, right: managed forest). Circles of stem-positions represent diameter at breast-height.

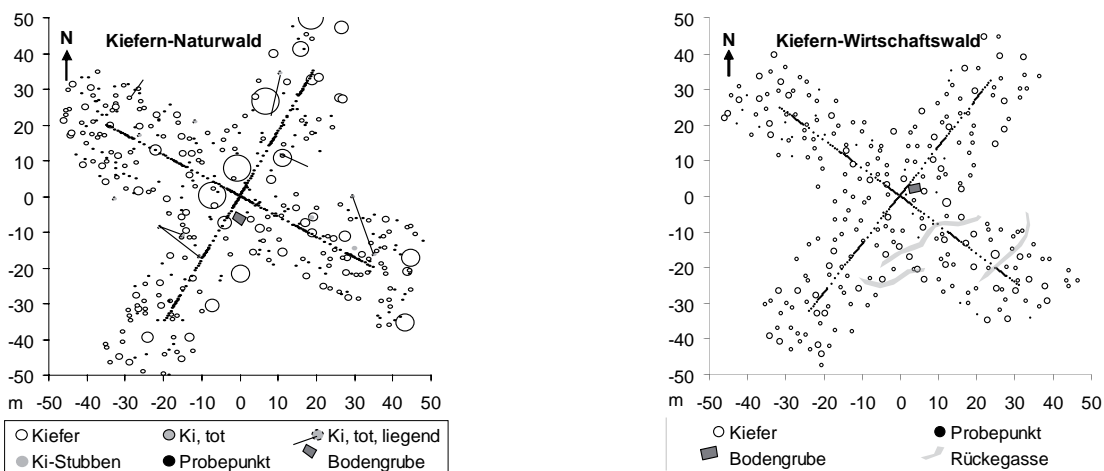


Abb. 6 – 7: Grundriss der Kiefern-Untersuchungsflächen (links: Naturwald, rechts: Wirtschaftswald). Kreise bei den Stammpositionen repräsentieren die Brusthöhendurchmesser.

Fig. 6 – 7: Foot print of pine forest sites (left: natural forest, right: managed forest). Circles of stem-positions represent diameter at breast-height.



**Tab. 3:** Bestandesparameter und Diversitätsindices (n = 49) der oberirdischen Bestandesstruktur sowie statistische Kennzahlen der Durchwurzelung (n = 221).**Table 3:** Stand parameters and indexes of diversity (n = 49) of above-ground stand structure and statistical indexes of rooting properties (n = 221).

oberirdische Bestandesstruktur	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Stammzahl Haupt-/Nebenbaumart (leb./tot) [ha <sup>-1</sup> ]	<b>338 / 15</b> 9 / 6	190 / – 9 / 3	<b>802 / 140</b> – / –	423 / 20 <b>12 / –</b>	<b>726 / 96</b> – / –	595 / – – / –
mittlerer Stammabstand (leb.) im Dreiecksverband [m]	<b>5,77</b>	7,63	<b>3,79</b>	5,15	<b>3,99</b>	4,41
Grundfläche Haupt-/Nebenbaumart (leb./tot) [m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> ]	<b>27,8 / 0,1</b> <b>3,7 / 4,3</b>	25,1 / – 1,6 / 0,2	<b>34,7 / 3,1</b> – / –	32,4 / 0,9 <b>1,0 / –</b>	<b>41,2 / 0,7</b> – / –	30,1 / – – / –
BHD Hauptbaumart (Mittelwert [St.abw.]) [cm]	22,7 <b>[22,6]</b>	<b>35,6</b> [20,4]	21,0 <b>[10,5]</b>	<b>30,6</b> [6,4]	23,0 <b>[14,1]</b>	<b>24,9</b> [5,2]
Kreisfläche Hauptbaumart (Mittelwert [St.abw.]) [m <sup>2</sup> ]	0,081 <b>[0,161]</b>	<b>0,132</b> [0,116]	0,043 <b>[0,063]</b>	<b>0,077</b> [0,030]	<b>0,057</b> <b>[0,119]</b>	0,051 [0,021]
Strukturindex SI (r < 6 m) (Mittelwert [St.abw.]) [o. E.]	<b>0,150</b> <b>[0,053]</b>	0,106 [0,036]	<b>0,108</b> <b>[0,098]</b>	0,088 [0,053]	<b>0,177</b> <b>[0,219]</b>	0,077 [0,021]
Durchmischung (Arten) [o. E.]	<b>0,031</b>	0,015	0,000	<b>0,056</b>	0,000	0,000
Durchmischung (Vitalität Hauptbaumart) [o. E.]	<b>0,005</b>	0,000	<b>0,194</b>	0,046	<b>0,148</b>	0,000
Durchmesserdivergenz (alle Arten u. Vitalitäten) [o. E.]	<b>0,562</b>	0,435	<b>0,394</b>	0,190	<b>0,395</b>	0,181
Durchmesserdivergenz (Hauptbaumart, lebend) [o. E.]	<b>0,556</b>	0,429	<b>0,367</b>	0,188	<b>0,353</b>	0,181
Winkelmaß (alle Arten und Vitalitäten) [o. E.]	0,663	0,597	<b>0,699</b>	0,648	<b>0,679</b>	0,592
Winkelmaß (Hauptbaumart, lebend) [o. E.]	<b>0,663</b>	0,602	<b>0,684</b>	0,653	<b>0,673</b>	0,592
Variationskoeffizient des Strukturindex SI (r < 6 m) [%]	<b>35,59</b>	34,14	<b>90,08</b>	50,97	<b>124,15</b>	27,25
Variationskoeffizient der Kronentransparenz [%]	n. a.	n. a.	12,63	<b>20,83</b>	<b>14,10</b>	10,86
Variationskoeffizient des Blattflächenindex LAI 0 – 60° [%]	n. a.	n. a.	10,53	<b>19,34</b>	<b>21,32</b>	12,30
unterirdische Bestandesstruktur (Wurzelstruktur)	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Mittelwert Feinwurzel- u. Bodenveg.Wurzelvorrat [g m <sup>-2</sup> ]	211,64 2,36	<b>542,64</b> <b>31,28</b>	<b>284,26</b> 27,14	257,78 <b>39,04</b>	102,42 <b>46,74</b>	<b>217,69</b> 40,67
Median Feinwurzel- u. Bodenveg. Wurzelvorrat [g m <sup>-2</sup> ]	179,20 0,00	<b>522,44</b> <b>15,32</b>	<b>260,79</b> 19,89	245,40 <b>31,04</b>	94,83 <b>36,60</b>	<b>204,31</b> 26,76
Varianz Feinwurzel- u. Bodenveg.Wurzelvorrat	21059 376	<b>26365</b> <b>1738</b>	12046 555	<b>14129</b> <b>1119</b>	2437 <b>1834</b>	<b>7860</b> 1827
Variationskoeffizient der Fein- und Bodenveg.wurzelmasse [%]	<b>68,57</b> <b>808,33</b>	29,92 133,26	38,61 <b>86,82</b>	<b>46,12</b> 85,90	<b>48,20</b> 91,63	40,73 <b>105,12</b>
Autokorrelationslänge der Fein- und Bodenvegetationswurzelmasse [m]	<b>9,24</b> 3,24	7,32 <b>3,72</b>	12,06 3,97	<b>12,96</b> <b>4,21/12,07*</b>	4,80 --	4,80 3,24
Nuggeteffekt der Fein- und Bodenvegetationswurzelmasse	0,40 <b>0,57</b>	<b>0,49</b> 0,33	<b>0,67</b> 0,50	0,45 <b>0,55</b>	0,68 --	<b>0,71</b> 0,44

n. a.: nicht analysiert, -- nicht modellierbar, \* geschachteltes Variogramm: erste/zweite Struktur

einerseits absolut und relativ mehr dünne (d < 20 cm) und andererseits sehr starke Stämme (Kiefer d > 40 cm, Eiche d > 50 cm, Buche d > 70 cm) vorhanden (HORNSCHUCH & RIEK 2006a). Buchen-Natur- als auch -Wirtschaftswald weisen die stärkste, der Bestand KW die geringste Durchmesser-

divergenz auf. Am gleichmäßigsten ist die Stammverteilung im Eichen-Wirtschaftswald bei gleichem Baumalter, unmittelbar danach folgt der Eichen-Naturwald. Die höchsten Werte sind im Kiefern-Naturwald zu finden. Hinsichtlich der Kronenstruktur ist KN diverser als KW, aber EN gleich-

**Tab. 4:** Statistische Kennzahlen der Horizontmächtigkeiten (n = 221, n = 200 für AhBv in BN).

**Table 4:** Statistical indexes of soil horizon depths (n = 221, n = 200 for AhBv at BN).

	<b>BN</b>	<b>BW</b>	<b>EN</b>	<b>EW</b>	<b>KN</b>	<b>KW</b>
<b>O-Horizonte</b>	<b>Of</b>	<b>Of(h)</b>	<b>Ofh</b>	<b>Ofh</b>	<b>Ofh</b>	<b>Ofh</b>
Mittelwert [cm]	0,83	<b>1,05</b>	3,83	<b>4,35</b>	5,81	<b>6,98</b>
Median [cm]	0,50	0,50	4,00	4,00	5,50	<b>7,00</b>
Varianz	0,47	<b>0,79</b>	<b>3,33</b>	1,88	<b>4,43</b>	2,01
Variationskoeffizient [%]	82,56	<b>84,19</b>	<b>47,66</b>	31,54	<b>36,22</b>	20,30
Autokorr.länge [m]	<b>12,72</b>	3,82	<b>7,84</b>	3,88	4,74	<b>7,00</b>
Nuggeteffekt	<b>0,67</b>	0,42	0,57	<b>0,72</b>	<b>0,65</b>	0,62
<b>A-Horizonte</b>	<b>Ah</b>	<b>AhAhe</b>	<b>AheAeh</b>	<b>AheAeh</b>	<b>AheAeh</b>	<b>AheAeh</b>
Mittelwert [cm]	-10,15	<b>-10,85</b>	-6,69	<b>-7,27</b>	<b>-13,31</b>	-9,71
Median [cm]	-10,00	<b>-11,00</b>	-6,50	<b>-7,00</b>	<b>-13,00</b>	-9,00
Varianz	7,97	<b>13,51</b>	7,99	<b>9,48</b>	15,39	<b>18,17</b>
Variationskoeffizient [%]	27,80	<b>33,88</b>	42,22	<b>42,33</b>	29,48	<b>43,90</b>
Autokorr.länge [m]	8,80	<b>25,60</b>	11,90	--	<b>9,40</b>	5,40
Nuggeteffekt	0,78	<b>0,80</b>	0,61	--	0,73	<b>0,76</b>
<b>AhBv- und Bs-(Bh-)Horizonte</b>	<b>AhBv</b>	<b>AhBv</b>	<b>BhsBsv</b>	<b>BshBhs</b>	<b>BhsBsv</b>	<b>BshBhs</b>
Mittelwert [cm]	<b>-27,33</b>	-24,07	<b>-16,12</b>	-14,57	<b>-23,91</b>	-18,05
Median [cm]	<b>-27,00</b>	-23,50	<b>-15,00</b>	-13,50	<b>-23,00</b>	-17,00
Varianz	36,01	<b>39,43</b>	<b>28,11</b>	18,17	<b>33,79</b>	30,85
Variationskoeffizient [%]	21,95	<b>26,09</b>	<b>32,90</b>	29,26	24,31	<b>30,78</b>
Autokorr.länge [m]	<b>11,00</b>	7,62	<b>4,50</b>	1,07	4,87	<b>7,14</b>
Nuggeteffekt	0,62	<b>0,72</b>	<b>0,73</b>	0,62	0,44	0,44

mäßiger als EW aufgebaut. Statt der Angabe von Durchschnittswerten ist auch die Darstellung von Klassenspektren üblich, die einen besseren Eindruck über die Strukturvielfalt geben.

Bei Buche und Kiefer ist die Variabilität der Feinwurzeln in den Naturwäldern größer als in den bewirtschafteten Beständen, beim Eichennaturwald erst ab einer Tiefe von 20 cm (HORN SCHUCH et al. 2008). Der Buchen-Wirtschaftswald mit der höchsten Feinwurzeldichte weist die geringste Variabilität auf. Die geostatistischen Analysen zeigen im Hinblick auf Autokorrelationslänge und Nuggeteffekt deutlichere Unterschiede nur zwischen den Baumarten bzw. Baumart und Bodenvegetation, nicht aber zwischen den Natürlichkeitsvarianten.

### 4.3 Bodenparameter

#### 4.3.1 Horizontierung

Die Mächtigkeit der Of(h)-Schicht nimmt von den Buchen über die Eichen- zu den Kiefernbeständen zu. In den Naturwäldern von Eiche und Kiefer variiert die Mächtigkeit der Auflage (rohhumusart. Moder und Rohhumus) stärker als in Wirtschaftswäldern (Tab. 4). Der Buchen-Naturwald zeichnet sich durch die beste Humusform (F-Mull) aus, weshalb die Of-Lage durchgängig sehr geringmächtig und vergleichsweise homogen ausgeprägt ist.

Im Blick auf das kleinräumige Muster der Auflagemächtigkeit zeigen sich keine artspezifischen Abhängigkeiten (Tab. 4). Die Autokorrelationslängen sind jedoch bei den Laubwäldern

in den naturnahen Varianten (BN, EN) größer als in den entsprechenden Wirtschaftswäldern. In BW lassen sich 42 %, in den anderen Beständen sogar ca. 60 % der Varianz in dieser Skalenebene (h ≥ 0,40 m) nicht durch raumgebundene Prozesse dieser Skalierung erklären.

Die Mächtigkeit der A-Horizonte variiert in den bewirtschafteten Beständen stärker als in den Naturwäldern (Tab. 4). Im stark podsoligen, basenarmen Regosol des Kiefern-Wirtschaftswaldes (Tab. 1) variiert die Untergrenzen des Bhs-Horizontes außerordentlich stark, während die Entwicklungstiefen des AhBv-Horizontes im Buchen-Naturwald sehr gleichmäßig ist.

Alle Naturwälder weisen ähnliche Autokorrelationslängen des A-Horizontes auf. Im Buchen-Wirtschaftswald fallen die sehr großen, im Kiefern-Wirtschaftswald dagegen die kleinen Autokorrelationslängen ins Auge.

Die Untergrenze des Bhs-Illuvialhorizontes (EN, EW, KN, KW) variiert kleinräumig etwas stärker als der AhBv-Übergangshorizont in den Buchenbeständen, der auch über größere Entfernungen autokorreliert ist.

#### 4.3.2 Aktuelle Oberbodenfeuchte und Trockenrohdichte

Die aktuelle Oberbodenfeuchte wird durch den räumlich differenzierten Bestandesniederschlag, die Heterogenität der bodenphysikalischen Eigenschaften und – je nach Beprobungszeitpunkt nach einem Niederschlagsereignis – durch die Evapotranspiration der Waldbodenvegetation und

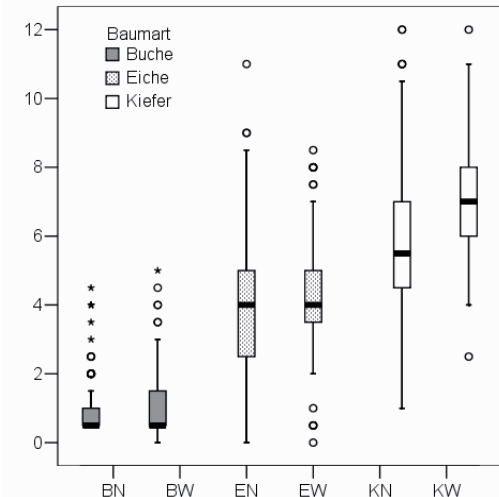


Abb. 8: Mächtigkeit der organischen Auflage [cm].

Fig. 8: Thickness of organic layer [cm].

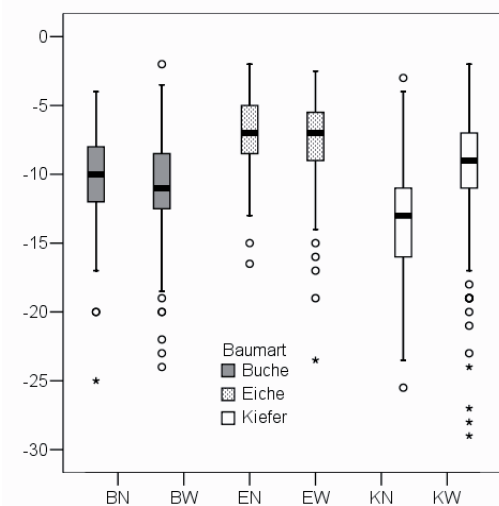


Abb. 9: Untergrenze des A- (Ah, Aeh, Ahe, Ae) Horizontes [cm].

Fig. 9: Depth of A (Ah, Aeh, Ahe, Ae) horizon [cm].

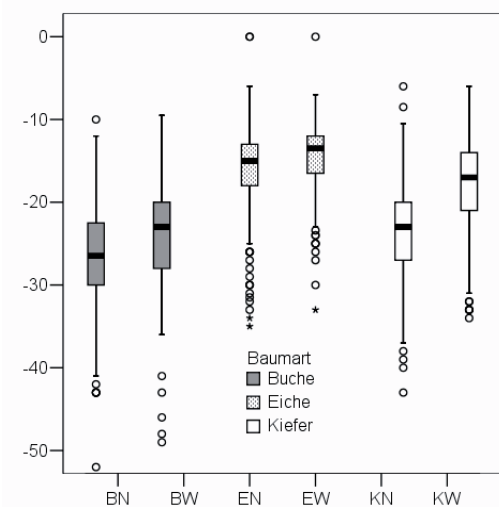


Abb. 10: Untergrenze des AhBv- (Buche) bzw. Bsh-Horizontes (Ei, Ki) [cm].

Fig. 10: Depth of AhBv (beech) resp. Bsh horizon (oak, pine) [cm].

die Oberbodendurchwurzelung bestimmt. Der Bestandesniederschlag ist von der örtlichen Bestandesdichte, der Interzeptionsverdunstung und Kronenrauigkeit abhängig. Obwohl nicht davon ausgegangen werden kann, dass Kronen- und Bestandesniederschlagsmuster lotrecht deckungsgleich sind, wurde vermutet, dass die Variabilität der Oberbodenfeuchte in den Naturwäldern größer ist, weil auch o. g. Bedingungen, vor allem die Bestandesstruktur, diverser sind (Kap. 4.1). Eine zeitgleiche Probenahme bei idealen Witterungsbedingungen konnte nur in den Kiefernbeständen erfolgen (Kap. 2.3.5). Dort zeigt sich, dass sowohl nach einer Regenperiode als auch nach Trockenheit eine höhere Variabilität im Naturwald vorliegt (Tab. 7).

Die mittlere Trockenrohdichten (TRD) zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern unterscheiden sich nicht (Eiche, Kiefer) bzw. entsprechen nicht der Erwartung (BN > BW). Auch das 90-Perzentil weist nicht auf deutlich höhere maximale Bodendichten in den Wirtschaftswäldern hin und stellt sich bei Buche sogar andersherum als vorhergesagt dar. Der Variationskoeffizient der TRD ist in den Naturwäldern von Buche und Kiefer größer als in den entsprechenden Wirtschaftswäldern. Bei der Spannweite ergibt sich ein ähnliches Bild (Tab. 7).

### 4.3.3 Bodenreaktion

Die Berechnung mittlerer pH-Werte erfolgte über die Mittelung der delogarithmierten Einzelwerte (= Protonengehalte) und anschließende Logarithmierung des Protonengehaltes (pH-Wert). Der Variationskoeffizient wurde für die Protonengehalte ermittelt (Tab. 6, Abb. 11 – 13). Deutliche, tiefenstufenunabhängige Unterschiede zwischen Naturwald- und Wirtschaftswaldvarianten bestehen nicht. In den Naturwäldern zeichnen sich aber im Oberboden relativ größere Variabilitäten ab: Bezieht man die Einzelwerte von 0 – 5 cm auf den mittleren Variationskoeffizienten des Gesamtprofils (0 – 40 cm), liegen diese in den Naturwäldern über denen der Wirtschaftswälder (BN: 182,86; BW: 142,90; EN: 123,96; EW: 106,58; KN: 88,98; KW: 81,78 %).

Auch die Autokorrelationslängen variieren in den verschiedenen Tiefenstufen teilweise stark und zeigen keine einheitliche Tiefen- oder Hemerobietrends an. Gegenüber den entsprechenden Wirtschaftswäldern sind sie im Kiefern-Naturwald in allen Tiefen, bei Buche nur im oberen und bei Eiche nur im unteren Profilausschnitt größer (Tab. 6, Abb. 15).

Mit Ausnahme des Bestandes KW ist der Nuggeteffekt beim pH-Wert mit < 50 % im Allgemeinen und in den Naturwäldern im Besondern relativ klein (Tab. 6, Abb. 14).

### 4.3.4 Organische Bodensubstanz

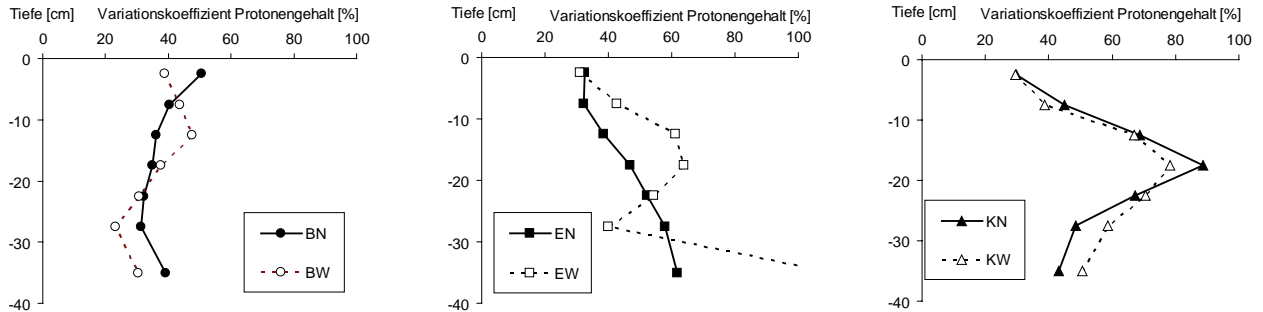
Der Variationskoeffizient des Gehaltes an organischer Bodensubstanz (im Folgenden syn. Humusgehalt) ist in den Naturwäldern von Buche und Eiche in (fast) allen Tiefenstufen höher als in den Wirtschaftswaldvarianten. Zwischen den Kiefernvarianten besteht kein einheitlicher Trend über alle Tiefen hinweg. Der Variationskoeffizient im Kiefern-Naturwald ist nur im Oberboden größer als im entsprechenden Wirtschaftswald auf schwach entwickeltem Regosol bei sehr geringem mittlerem Humusgehalt. Im Oberboden nimmt die Variabilität von den Buchen- (BW, BN) über die Eichen- (EW, EN) hin zu den Kiefernbeständen (KN, KW) zu. Sie ist

**Tab. 5:** Statistische Kennzahlen der aktuellen Oberbodenfeuchte nach Niederschlags- bzw. Trockenperiode (0 – 10 cm, n = 49) und Variabilität der Trockenrohdichte (0 – 5 cm, n = 49).

**Table 5:** Statistical indexes of actual topsoil moisture after a period of precipitation and drought (0 – 10 cm, n = 49), respectively; variability of dry soil density (0 – 5 cm, n = 49).

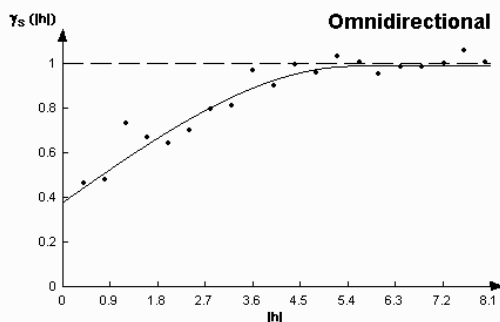
aktuelle Feuchte nach Niederschlagsperiode	BN*	BW*	EN*	EW*	KN	KW
Mittelwert [Massen-%]	16,77	10,10	15,32	13,26	10,81	10,44
Median [Massen-%]	16,53	9,86	14,65	11,85	10,43	10,52
Varianz	16,989	3,994	18,696	24,790	17,780	7,093
Variationskoeffizient [%]	24,58	19,79	28,23	37,55	39,00	25,50
aktuelle Feuchte nach Trockenheitsperiode						
Mittelwert [Massen-%]	10,43	7,25	10,78	10,13	9,51	8,50
Median [Massen-%]	9,88	6,89	10,38	9,93	9,40	8,70
Varianz	5,658	3,054	4,969	2,308	8,912	4,965
Variationskoeffizient [%]	22,81	24,09	20,68	15,00	31,39	26,22
Trockenrohdichte						
Mittelwert [g cm <sup>-1</sup> ]	1,27	1,16	1,06	1,10	1,29	1,30
Median [g cm <sup>-1</sup> ]	1,29	1,14	1,09	1,11	1,33	1,33
Varianz	0,0241	0,0164	0,0237	0,0267	0,0147	0,0082
Variationskoeffizient [%]	12,20	11,16	14,46	14,82	9,42	6,95
Spannweite	0,90	0,71	0,63	0,72	0,61	0,49
10-Perzentil [g cm <sup>-1</sup> ]	1,09	1,01	0,80	0,87	1,14	1,17
90-Perzentil [g cm <sup>-1</sup> ]	1,43	1,30	1,26	1,30	1,39	1,40

\* Zuordnung der Probenahmen „Oberbodenfeuchte“ zu den Varianten „nach Niederschlags-“ und „nach Trockenheit“ erfolgte nachträglich anhand der Mittelwerte



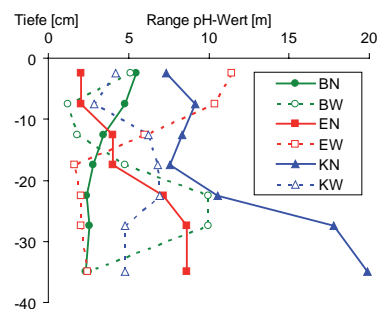
**Abb. 11 – 13:** Variationskoeffizient der Protonengehalte in verschiedenen Tiefen der Buchen-, Eichen- und Kiefernbestände [%].

**Fig. 11 – 13:** Coefficient of variation of the proton concentration in different soil depths of beech, oak and pine stands [%].



**Abb. 14:** Variogramm des pH-Wertes in 0 – 5 cm im Buchen-Wirtschaftswald.

**Fig. 14:** Variogram of pH value in 0 – 5 cm depth in natural forest of beech.



**Abb. 15:** Autokorrelationslängen des pH-Wertes in verschiedenen Bodentiefen der Buchen-, Eichen- und Kiefernbestände [m].

**Fig. 15:** Ranges of pH value in different depths of beech, oak and pine stands [m].

**Tab. 6:** Statistische Kennzahlen der pH-Werte und Humusgehalte (n = 221).**Table 6:** Statistical indexes of pH value and humus content (n = 221).

	Tiefe [cm]	pH-Wert bzw. Protonengehalt						Gehalt an organischer Bodensubstanz					
		BN	BW	EN	EW	KN	KW	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Mittelwert (bei pH: ermittelt aus den Protonen- gehalten)	0 – 5	<b>3,67</b>	3,37	<b>3,27</b>	3,19	<b>2,95</b>	2,92	4,31	<b>6,30</b>	<b>5,84</b>	4,51	<b>6,33</b>	4,90
	5 – 10	<b>3,77</b>	3,50	3,45	3,45	<b>3,19</b>	3,18	2,47	<b>3,48</b>	<b>2,53</b>	2,46	<b>2,60</b>	2,26
	10 – 15	<b>3,89</b>	3,74	3,67	<b>3,80</b>	<b>3,51</b>	3,49	1,91	<b>2,41</b>	1,85	<b>1,97</b>	<b>2,10</b>	2,09
	15 – 20	<b>4,00</b>	3,93	3,90	<b>4,08</b>	<b>3,86</b>	3,81	1,59	<b>1,89</b>	1,52	<b>1,77</b>	<b>2,12</b>	1,74
	20 – 25	<b>4,08</b>	4,03	4,02	<b>4,19</b>	<b>4,10</b>	4,04	1,35	<b>1,56</b>	1,33	<b>1,54</b>	<b>1,64</b>	1,41
	25 – 30	<b>4,13</b>	4,11	4,08	<b>4,24</b>	<b>4,22</b>	4,16	1,14	<b>1,28</b>	1,21	<b>1,29</b>	<b>1,22</b>	1,11
	30 – 40	4,12	<b>4,16</b>	4,06	<b>4,20</b>	<b>4,28</b>	4,25	<b>0,98</b>	0,97	0,81	<b>0,94</b>	<b>0,84</b>	0,81
Median (bei pH: aus pH- Werten)	0 – 5	<b>3,68</b>	3,39	<b>3,28</b>	3,20	<b>2,95</b>	2,93	3,89	<b>5,98</b>	<b>5,02</b>	4,11	<b>5,06</b>	4,09
	5 – 10	<b>3,78</b>	3,53	3,48	3,48	3,18	3,18	2,33	<b>3,12</b>	<b>2,32</b>	2,29	<b>2,29</b>	2,01
	10 – 15	<b>3,89</b>	3,78	3,69	<b>3,90</b>	<b>3,62</b>	3,59	1,84	<b>2,31</b>	1,74	<b>1,90</b>	<b>2,01</b>	1,95
	15 – 20	<b>4,01</b>	3,97	3,97	<b>4,16</b>	<b>4,01</b>	3,96	1,51	<b>1,87</b>	1,42	<b>1,73</b>	<b>2,02</b>	1,68
	20 – 25	<b>4,08</b>	4,06	4,09	<b>4,25</b>	<b>4,21</b>	4,14	1,29	<b>1,54</b>	1,21	<b>1,49</b>	<b>1,57</b>	1,36
	25 – 30	<b>4,13</b>	4,12	4,16	<b>4,28</b>	<b>4,29</b>	4,24	1,08	<b>1,27</b>	0,99	<b>1,26</b>	<b>1,17</b>	1,01
	30 – 40	4,15	<b>4,17</b>	4,16	<b>4,28</b>	<b>4,35</b>	4,31	0,88	<b>0,95</b>	0,70	<b>0,89</b>	<b>0,80</b>	0,70
Varianz	0 – 5							2,494	<b>3,728</b>	<b>10,943</b>	2,699	<b>13,515</b>	8,648
	5 – 10							0,512	<b>1,743</b>	<b>0,956</b>	0,759	<b>3,595</b>	0,769
	10 – 15							0,247	<b>0,325</b>	<b>0,303</b>	0,152	0,231	<b>0,556</b>
	15 – 20	/	/	/	/	/	/	<b>0,200</b>	0,111	<b>0,228</b>	0,101	<b>0,440</b>	0,311
	20 – 25							<b>0,126</b>	0,085	<b>0,728</b>	0,115	<b>0,190</b>	0,182
	25 – 30							<b>0,102</b>	0,071	<b>4,751</b>	0,102	0,094	<b>0,234</b>
	30 – 40							<b>0,128</b>	0,057	<b>0,194</b>	0,097	0,053	<b>0,482</b>
Variations- koeffizient (bei pH: Protonen- gehalte) [%]	0 – 5	<b>50,54</b>	38,81	<b>32,41</b>	30,94	<b>29,85</b>	29,35	<b>36,67</b>	30,66	<b>56,63</b>	36,39	58,07	<b>59,98</b>
	5 – 10	40,32	<b>43,57</b>	32,13	<b>42,72</b>	<b>44,84</b>	38,58	28,93	<b>37,99</b>	<b>38,72</b>	35,38	<b>73,05</b>	38,77
	10 – 15	36,29	<b>47,61</b>	38,49	<b>61,34</b>	<b>68,66</b>	67,09	<b>26,00</b>	23,68	<b>29,81</b>	19,80	<b>22,85</b>	<b>35,71</b>
	15 – 20	34,85	<b>37,59</b>	47,01	<b>63,96</b>	<b>88,69</b>	78,40	<b>28,19</b>	17,63	<b>31,42</b>	17,94	31,31	<b>32,01</b>
	20 – 25	<b>32,23</b>	30,59	52,29	<b>54,27</b>	67,30	<b>70,60</b>	<b>26,27</b>	18,70	<b>63,90</b>	22,08	26,54	<b>30,26</b>
	25 – 30	<b>31,23</b>	23,09	57,99	<b>40,01</b>	48,56	<b>58,71</b>	<b>28,17</b>	20,76	<b>180,74</b>	24,66	24,97	<b>43,74</b>
	30 – 40	<b>39,22</b>	30,31	61,88	<b>111,39</b>	43,21	<b>50,55</b>	<b>36,62</b>	24,70	<b>54,07</b>	33,19	27,43	<b>85,65</b>
Auto- korrela- tionslänge [m]	0 – 5	<b>5,51</b>	5,16	—	11,44	<b>7,32</b>	4,20	<b>8,40</b>	1,64	<b>7,20</b>	6,40	3,62	<b>15,12</b>
	5 – 10	<b>4,80</b>	1,20	2,03	<b>7,80</b>	<b>9,18</b>	2,88	<b>3,89</b>	1,15	4,70	<b>5,18</b>	—	19,68
	10 – 15	<b>3,42</b>	1,80	4,05	—	8,33	6,24	<b>4,44</b>	2,42	<b>6,24</b>	2,79	3,34	<b>16,20</b>
	15 – 20	2,82	<b>4,80</b>	<b>4,05</b>	1,64	<b>7,56</b>	6,84	<b>4,74</b>	2,42	<b>5,64</b>	3,81	5,83	<b>8,28</b>
	20 – 25	2,40	<b>9,96</b>	<b>7,20</b>	2,05	<b>10,54</b>	6,96	<b>5,67</b>	1,86	<b>5,22</b>	2,75	4,54	<b>8,40</b>
	25 – 30	2,58	<b>9,96</b>	<b>8,64</b>	2,05	<b>17,76</b>	4,80	<b>3,18</b>	2,03	—	5,39	7,03	<b>8,40</b>
	30 – 40	2,34	<b>(2,52/ 8,00)*</b>	<b>8,64</b>	2,46	19,91	—	<b>10,20</b>	2,03	5,35	<b>6,48</b>	6,48	<b>8,64</b>
Nugget- effekt	0 – 5	0,38	<b>0,64</b>	—	0,43	0,54	<b>0,78</b>	0,71	<b>0,74</b>	<b>0,90</b>	0,81	0,56	<b>0,79</b>
	5 – 10	<b>0,54</b>	0,20	0,19	<b>0,71</b>	0,28	<b>0,72</b>	0,41	<b>0,54</b>	<b>0,84</b>	0,70	—	0,58
	10 – 15	0,11	<b>0,47</b>	0,42	—	0,26	<b>0,52</b>	0,60	<b>0,71</b>	<b>0,75</b>	0,67	0,62	<b>0,80</b>
	15 – 20	0,25	<b>0,40</b>	<b>0,41</b>	0,35	0,52	<b>0,58</b>	0,70	<b>0,73</b>	0,62	<b>0,67</b>	0,57	<b>0,74</b>
	20 – 25	0,10	<b>0,62</b>	<b>0,52</b>	0,32	0,61	<b>0,70</b>	0,65	<b>0,66</b>	0,72	<b>0,82</b>	0,60	<b>0,80</b>
	25 – 30	0,21	<b>0,56</b>	<b>0,41</b>	0,20	0,63	<b>0,87</b>	<b>0,69</b>	0,61	—	0,75	0,55	<b>0,67</b>
	30 – 40	0,19	<b>(0,29/ 0,53)*</b>	0,34	<b>0,70</b>	0,80	—	<b>0,45</b>	0,20	<b>0,83</b>	0,60	<b>0,79</b>	0,69

— nicht modellierbar, \* Variogramm mit geschachtelter Struktur (erste/zweite)

aber auch im Unterboden von EN (und KW) äußerst hoch (Tab. 6, Abb. 16 – 18).

In den Naturwäldern von Buche und Eiche sind – wie bei den Variationskoeffizienten – in nahezu allen Tiefenstufen auch größere Autokorrelationslängen als gegenüber den bewirtschafteten Flächen nachzuweisen. Demgegenüber weist der Kiefernwirtschaftswald ausgesprochen große Autokorrelationslängen auf (im Oberboden 15 – 20 m gegenüber 3,50 m in KN). Im Kiefern-Naturwald ist die hohe Variabilität des

Humusgehaltes also mit relativ kurzen Ranges verbunden. (Tab. 6, Abb. 20).

Beim Humusgehalt sind die Streuung der Variogrammpunkte und der Nuggeteffekt mit ca. 70 % wesentlich größer (Tab. 6, Abb. 19) als beim pH-Wert (Tab. 6, Abb. 14). Das bedeutet, dass die raumgebunden Muster und Interkorrelationen schwächer ausgebildet sind. In den Buchenbeständen ist ein Tiefengradient der Variogrammstreuung und Nugget-Varianzen festzustellen, d. h. dass der Anteil nicht-erklärbarer Varianz im Oberboden groß ist und mit der Tiefe abnimmt.

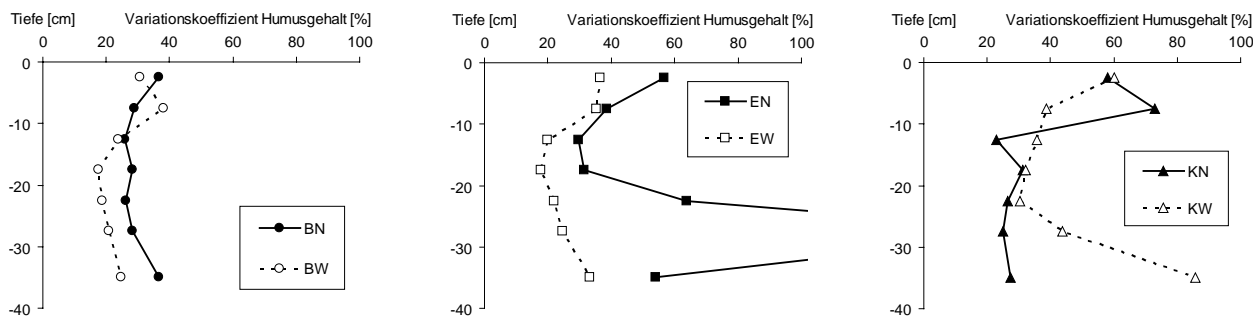


Abb. 16 – 18: Variationskoeffizient des Humusgehaltes in verschiedenen Tiefen der Buchen-, Eichen- und Kiefernbestände [%].

Fig. 16 – 18: Coefficient of variation of humus content in different depths of beech, oak and pine stands [%].

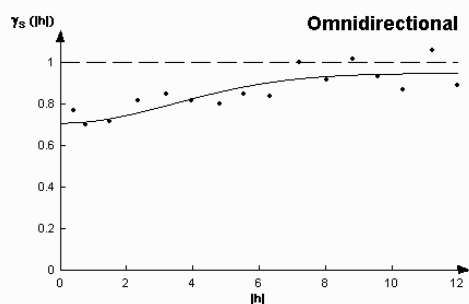


Abb. 19: Variogramm des Humusgehaltes in 0 – 5 cm in Fläche BN.

Fig. 19: Variogram of humus content in 0 – 5 cm depth in BN.

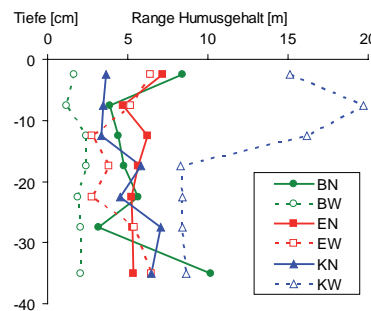


Abb. 20: Autokorrelationslängen des Humusgehaltes in verschiedenen Bodentiefen der Buchen-, Eichen- und Kiefernbestände [m].

Fig. 20: Ranges of humus content in different depths of beech, oak and pine stands [m].

### 4.3.5 Kationenaustauschkapazität

Kationenaustauschkapazität und Sättigungsgrade wurden in den Beständen BW, EW, KN und KW an allen 221 Probenpunkten in den Tiefenstufen 0 – 5, 10 – 15, 30 – 40 cm untersucht. In BN und EN erfolgte die Analyse nur an den 49 Intensivuntersuchungspunkten in 0 – 5 cm Tiefe.

Die Kationenaustauschkapazität ist in Sandböden im Wesentlichen an die Humussubstanz gebunden. So sind wie beim Humus Variabilität und Autokorrelationslängen der AKe in KW am höchsten (Ausnahme Variationskoeffizient in 0 – 5 cm, Tab. 7) und in den Naturwäldern von Buche und Eiche (Oberboden) größer als in den entsprechenden Wirtschaftswäldern. Auch der Nuggeteffekt ist bei der AKe durch relativ hohe Werte gekennzeichnet.

### 4.3.6 Basensättigung und Sättigungsgrade einzelner Elemente

Bei Elementkonzentrationen oder -sättigungsgraden werden vergleichsweise sehr hohe Variationskoeffizienten in Humusaufgabe und oberen Mineralboden festgestellt. Nach einer Literaturrecherche werden von GRIGAL et al. (1991) für Ca 18 – 35 %, Mg 14 – 45 % und K 19 – 70 (181) % angegeben. Die Angaben von Tabelle 8 lassen sich in dieses Spektrum einordnen.

Bei der Basensättigung sind die Variabilitäten und in der Regel auch die Autokorrelationslängen im Kiefern-Naturwald größer als im Wirtschaftswald (Tab. 8). Für den Buchen- und Eichen-Naturwald lassen sich Aussagen nur für den Vari-

ationskoeffizienten der obersten Tiefenstufe machen. Auch diese Naturwald-Bestände erweisen sich hinsichtlich der Basensättigung variabler als ihre Referenzbestände. Der Nuggeteffekt ist mit bis zu 83 % im Allgemeinen relativ hoch. Eine Ausnahme bildet der Oberboden der Kiefernbestände mit vergleichsweise starker räumlicher Autokorrelation (0 – 5 cm:  $\leq 40$  %).

Zu ähnlichen Ergebnissen führt die Analyse der Variabilität und räumlichen Muster der Sättigung der basischen Ca- und Mg-Ionen (Tab. 8), während die Autokorrelationslängen bei Na und K in KW – insbesondere im Unterboden – sehr groß sind bzw. sich aufgrund geringer Konzentration (Nachweisgrenze) nicht ermitteln lassen (Tab. 8). Auch die Sättigungsgrade der sauer reagierenden Elemente variieren in den Natur- stärker als in den Wirtschaftswäldern (Tab. 8). Die Fe-Sättigung streut in den Buchenbeständen am stärksten, die von Mn in den Eichen- und Kiefernbeständen. Die Autokorrelationslängen der Mn-Sättigung ähneln auf den Flächen der der Basensättigung. So sind in KN gegenüber KW größere Autokorrelationen nachzuweisen (Tab. 8). Analog der Verhältnisse bezüglich Humusgehalt, AKe und K-Sättigung ist aber die Autokorrelationslänge bei der Al-Sättigung in KN kleiner als in KW. Für die Fe-Sättigung ließen sich die Autokorrelationslängen nicht immer modellieren.

### 4.3.7 Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt sowie C/N-Verhältnis

Der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt stehen in enger Beziehung zum Humusgehalt. C- und N-Gehalte sowie das C/N-

**Tab. 7:** Statistische Kennzahlen der effektiven Kationenaustauschkapazität und der Basensättigung (n = 221, in BN und EN n = 49).**Table 7:** Statistical indexes of effective cation exchange capacity and base-saturation (n = 221, in BN and EN n = 49).

	Tiefe [cm]	Kationenaustauschkapazität						Basensättigung					
		BN	BW	EN	EW	KN	KW	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Mittelwert [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ Bod. bzw. %]	0 – 5	<b>3,161</b>	3,004	<b>2,593</b>	2,162	<b>2,283</b>	2,205	<b>51,59</b>	38,48	<b>24,87</b>	14,95	<b>22,66</b>	20,81
	10 – 15	n. a.	1,746	n. a.	1,550	1,333	<b>1,449</b>	n. a.	12,40	n. a.	8,05	<b>10,43</b>	7,42
	30 – 40	n. a.	0,953	n. a.	0,816	0,472	<b>0,562</b>	n. a.	11,30	n. a.	10,45	<b>12,05</b>	9,13
Median [ $\mu\text{mol g}^{-1}$ Bod. bzw. %]	0 – 5	2,711	<b>2,986</b>	<b>2,305</b>	2,104	1,959	<b>1,963</b>	<b>46,78</b>	36,85	<b>19,34</b>	13,71	<b>20,89</b>	19,87
	10 – 15	n. a.	1,707	n. a.	1,531	1,338	1,427	n. a.	11,39	n. a.	7,60	<b>8,90</b>	6,94
	30 – 40	n. a.	0,942	n. a.	0,739	0,440	0,521	n. a.	10,77	n. a.	9,39	<b>10,56</b>	8,81
Varianz	0 – 5	<b>2,367</b>	0,324	<b>0,859</b>	0,159	<b>0,915</b>	0,698	362,35	158,01	224,68	92,62	91,42	60,39
	10 – 15	n. a.	0,089	n. a.	0,072	0,067	<b>0,127</b>	n. a.	27,12	n. a.	80,74	22,33	7,92
	30 – 40	n. a.	0,027	n. a.	0,078	0,021	<b>0,030</b>	n. a.	10,62	n. a.	96,64	35,11	4,67
Variations- koeffizient [%]	0 – 5	<b>48,67</b>	18,95	<b>35,75</b>	18,43	<b>41,89</b>	37,91	<b>36,90</b>	32,66	<b>60,28</b>	35,93	<b>42,20</b>	37,35
	10 – 15	n. a.	17,05	n. a.	17,35	19,44	<b>24,61</b>	n. a.	42,00	n. a.	27,48	<b>45,31</b>	37,93
	30 – 40	n. a.	17,32	n. a.	34,25	30,90	<b>30,93</b>	n. a.	28,84	n. a.	47,91	<b>49,15</b>	23,67
Auto- korrelations- länge [m]	0 – 5	---	3,24	---	2,91	2,87	<b>10,80</b>	n. a.	6,48	n. a.	9,18	<b>5,72</b>	3,55
	10 – 15	n. a.	5,67	n. a.	1,52	8,46	<b>10,92</b>	n. a.	7,20	n. a.	4,62	5,25	<b>5,68</b>
	30 – 40	n. a.	12,41	n. a.	4,97	7,20	---	n. a.	5,50	n. a.	3,03	<b>6,27</b>	4,33
Nugget- effekt	0 – 5	---	0,74	---	0,70	0,67	0,78	n. a.	0,71	n. a.	0,81	0,32	<b>0,40</b>
	10 – 15	n. a.	0,68	n. a.	0,40	0,58	0,70	n. a.	0,83	n. a.	0,80	0,70	0,70
	30 – 40	n. a.	0,49	n. a.	0,30	0,63	---	n. a.	0,70	n. a.	0,79	<b>0,78</b>	0,68

n. a.: nicht analysiert; --- nicht modellierbar; \* aus allen Einzelwerten

Verhältnis weisen auch auf vermeintlich homogenen Standorten sehr heterogene Verteilungen auf (Tab. 9).

Wie beim Humusgehalt (s. Kap. 4.8) ist die Variabilität und Autokorrelationslänge des Kohlenstoffgehaltes in den Naturwäldern von Buche und Eiche höher als in den Wirtschaftswäldern, aber im Kiefern-Naturwald kleiner als im Kiefern-Wirtschaftswald (Tab. 9). Ähnlich sind die Relationen bei Betrachtung des Stickstoffgehaltes, dessen höchste Schwankung im Eichen-Naturwald festgestellt wurde. Hohe Variabilitäten sind auch in den Kiefernbeständen nachzuweisen (Tab. 9).

Die Variationskoeffizienten für das C/N-Verhältnis sind auf jeder Fläche geringer als die der entsprechenden C- und N-Gehalte (Tab. 9). Die geringste Variabilität weist der Buchenbestand BN, und die höchste der Eichen-Naturwald und Kiefern-Wirtschaftswald auf. Im Flächenvergleich erhöhen sich die Variationskoeffizienten, je weiter das mittlere C/N-Verhältnis ist, also in der Reihenfolge BN < BW < EN/EW/KN < KW. Während der Wert in der Naturwaldvariante von Eiche stärker streut, erweisen sich bei Buche und Kiefer die bewirtschafteten Wälder als heterogener.

Die Autokorrelationslängen sind in BN und EN gegenüber den bewirtschafteten Varianten groß, zwischen KN und KW ist es wieder umgekehrt.

Auffällig ist, dass der Nuggeteffekt mit 35 – 57 % für das C/N-Verhältnis deutlich niedriger als beim C- und N-Gehalt ist (Tab. 9).

## 5 Diskussion

### 5.1 Unterschiede zwischen Beständen unterschiedlicher Baumarten im Hinblick auf Bodenheterogenität

Das Probeflächendesign erlaubt die Untersuchung des Einflusses von Bewirtschaftung (Hemerobie) innerhalb eines Bestandestyps (Hauptbaumart, Ökosystem, Kap. 5.2) und den Vergleich verschiedener Bestandestypen auf Sandböden untereinander. Als Edifikatoren prägen die (Haupt-) Baumarten das Ökosystem durch spezifische ober- und unterirdische Struktureigenschaften, Stoffflüsse und Prozessabläufe. Einzelbaum und lokale Bestandesstrukturen wirken sich je nach bestandesbildender Baumart auf andere Ökosystemkompartimente aus. Die Vegetationsstruktur ist bei homogenem Ausgangssubstrat eine wichtige Ursache der kleinräumigen Bodenheterogenität (Kap. 7.2.2 in HORN-SCHUCH & RIEK 2009) und beeinflusst die mittlere Ausprägung und die räumlichen Muster von Bodeneigenschaften, z. B. Anzahl, Größe und Kontrast von „patches“ (*microsites*). Bestandestypische Unterschiede betreffen nicht nur die Maßstabebene einzelbaumbezogener Strukturen, sondern auch raum-zeitliche Eigenschaften der Waldtextur des Ökosystems im Zusammenhang des Mosaik-Zyklus (REMMERT 1991, KORPEL 1995). Die Befunde zur Diversität und Heterogenität von Bodenkenntwerten müssen daher vor dem Hintergrund der charakteristischen Bestandesstruktur von Buchen-, Eichen- und Kiefernökosystemen interpretiert werden. Ergebnisse der bestandesstrukturellen Urwaldforschung verschiedener Ökosysteme finden sich z. B. in LEIBUNDGUT (1993) und KORPEL (1995). Auch in bewirtschafteten Hochwäldern sind

**Tab. 8:** Statistische Kennzahlen der Sättigungsgrade der Elemente (n = 221, in BN und EN n = 49).

**Table 8:** Statistical indexes of cation saturation (n = 221, in BN and EN n = 49).

	Tiefe [cm]	BN	BW	EN	EW	KN	KW	BN	BW	EN	EW	KN	KW
<b>Ca und Mg</b>		<b>Ca</b>						<b>Mg</b>					
Variationskoeffizient [%]	0 – 5	<b>47,46</b>	40,29	<b>86,06</b>	57,91	<b>56,96</b>	47,32	<b>34,99</b>	30,49	<b>43,42</b>	36,04	36,22	<b>38,66</b>
	10 – 15	n. a.	51,35	n. a.	43,00	58,46	<b>60,19</b>	n. a.	63,06	n. a.	37,70	<b>50,84</b>	38,37
	30 – 40	n. a.	30,81	n. a.	98,81	<b>68,47</b>	31,59	n. a.	68,24	n. a.	49,32	<b>99,12</b>	47,25
Autokorrelationslänge [m]	0 – 5	n. a.	6,16	n. a.	8,40	<b>6,05</b>	3,98	n. a.	6,82	n. a.	—	<b>5,61</b>	2,84
	10 – 15	n. a.	7,70	n. a.	7,20	<b>5,68</b>	4,69	n. a.	5,68	n. a.	4,76	—	—
	30 – 40	n. a.	6,60	n. a.	—	<b>6,60</b>	3,44	n. a.	6,53	n. a.	4,26	—	—
Nuggeteffekt	0 – 5	n. a.	0,70	n. a.	0,71	0,32	<b>0,37</b>	n. a.	0,74	n. a.	—	<b>0,73</b>	0,70
	10 – 15	n. a.	0,82	n. a.	0,63	0,65	<b>0,68</b>	n. a.	0,50	n. a.	0,73	—	—
	30 – 40	n. a.	0,69	n. a.	—	<b>0,83</b>	0,65	n. a.	0,27	n. a.	0,74	—	—
<b>K und Na</b>		<b>K</b>						<b>Na</b>					
Variationskoeffizient [%]	0 – 5	<b>24,41</b>	22,77	<b>36,40</b>	31,19	<b>30,54</b>	30,33	30,44	<b>33,48</b>	<b>48,65</b>	35,65	<b>35,82</b>	28,92
	10 – 15	n. a.	42,63	n. a.	31,22	<b>30,56</b>	27,40	n. a.	30,35	n. a.	37,13	<b>45,57</b>	34,62
	30 – 40	n. a.	90,18	n. a.	38,22	<b>40,98</b>	33,54	n. a.	60,31	n. a.	41,66	<b>54,77</b>	52,65
Autokorrelationslänge [m]	0 – 5	n. a.	6,46	n. a.	4,97	3,69	<b>4,47</b>	n. a.	23,28	n. a.	3,03	<b>7,10</b>	4,05
	10 – 15	n. a.	16,20	n. a.	3,55	2,88	<b>3,6 / 17,0*</b>	n. a.	9,13	n. a.	3,55	—	3,55
	30 – 40	n. a.	9,48	n. a.	4,19	4,1 / 10,5*	<b>39,78</b>	n. a.	4/17*	n. a.	2,77	—	33,60
Nuggeteffekt	0 – 5	n. a.	0,53	n. a.	0,70	0,78	<b>0,83</b>	n. a.	0,46	n. a.	0,56	0,50	<b>0,76</b>
	10 – 15	n. a.	0,62	n. a.	0,64	<b>0,50</b>	0,41*	n. a.	0,52	n. a.	0,76	—	0,60
	30 – 40	n. a.	0,64	n. a.	0,40	<b>0,42*</b>	0,36	n. a.	0,35*	n. a.	0,51	—	0,75
<b>Al und Fe</b>		<b>Al</b>						<b>Fe</b>					
Variationskoeffizient [%]	0 – 5	<b>52,16</b>	27,96	<b>24,00</b>	9,14	<b>18,32</b>	14,50	<b>52,16</b>	27,96	<b>24,00</b>	9,14	<b>18,32</b>	14,50
	10 – 15	n. a.	7,85	n. a.	4,66	<b>9,26</b>	8,42	n. a.	7,85	n. a.	4,66	<b>9,26</b>	8,42
	30 – 40	n. a.	4,28	n. a.	6,67	<b>6,61</b>	3,39	n. a.	4,28	n. a.	6,67	<b>6,61</b>	3,39
Autokorrelationslänge [m]	0 – 5	n. a.	5,99	n. a.	8,88	5,89	<b>6,00</b>	n. a.	7,92	n. a.	5,68	2,8 / 6,0*	8,40
	10 – 15	n. a.	7,70	n. a.	—	4,90	<b>7,20</b>	n. a.	7,56	n. a.	10,80	11,90	—
	30 – 40	n. a.	7,70	n. a.	3,83	3,55	<b>4,26</b>	n. a.	43,12	n. a.	3,55	—	8,40
Nuggeteffekt	0 – 5	n. a.	0,79	n. a.	0,74	0,37	0,37	n. a.	0,80	n. a.	0,61	0,39	<b>0,60</b>
	10 – 15	n. a.	0,63	n. a.	—	0,44	<b>0,50</b>	n. a.	0,60	n. a.	0,68	0,53	—
	30 – 40	n. a.	0,65	n. a.	0,70	<b>0,65</b>	0,47	n. a.	0,54	n. a.	0,63	—	0,70
<b>Mn</b>		<b>Mn</b>											
Variationskoeffizient [%]	0 – 5	<b>52,16</b>	27,96	<b>24,00</b>	9,14	<b>18,32</b>	14,50						
	10 – 15	n. a.	7,85	n. a.	4,66	<b>9,26</b>	8,42						
	30 – 40	n. a.	4,28	n. a.	6,67	<b>6,61</b>	3,39						
Autokorrelationslänge [m]	0 – 5	n. a.	7,70	n. a.	14,62	<b>3,69</b>	1,23						
	10 – 15	n. a.	5,35	n. a.	5,04	<b>8,40</b>	7,32						
	30 – 40	n. a.	6,00	n. a.	—	<b>4,26</b>	3,60						
Nuggeteffekt	0 – 5	n. a.	0,83	n. a.	0,60	<b>0,67</b>	0,30						
	10 – 15	n. a.	0,30	n. a.	0,60	<b>0,71</b>	0,66						
	30 – 40	n. a.	0,34	n. a.	—	<b>0,69</b>	0,30						

n. a.: nicht analysiert; — nicht modellierbar; \* Variogramm mit geschachtelter Struktur (erste/zweite)



**Tab. 9:** Statistische Kennzahlen des Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes und des C/N-Verhältnisses in 0 – 5 cm Tiefe (n = 221).**Table 9:** Statistical indexes of carbon and nitrogen content and C:N ratio in 0 – 5 cm depth (n = 221).

Kohlenstoffgehalt	BN	BW	EN	EW	KN	KW
Mittelwert [%]	2,449	3,496	3,298	2,578	3,693	3,093
Median [%]	2,186	3,312	2,900	2,344	2,897	2,408
Varianz	0,927	1,273	3,217	0,911	5,070	4,197
Variationskoeffizient [%]	<b>39,33</b>	32,27	<b>54,39</b>	37,02	60,97	<b>66,23</b>
Autokorrelationslänge [m]	<b>12,60</b>	(2,49)	<b>6,60</b>	(4,20)	3,98	<b>12,92</b>
Nuggeteffekt	0,50	<b>(0,71)</b>	<b>0,85</b>	(0,76)	0,58	<b>0,74</b>
Stickstoffgehalt						
Mittelwert [%]	0,145	0,201	0,138	0,103	0,167	0,101
Median [%]	0,135	0,193	0,116	0,095	0,138	0,087
Varianz	0,003	0,004	0,008	0,002	0,010	0,003
Variationskoeffizient [%]	<b>35,46</b>	33,32	<b>62,80</b>	39,63	<b>58,96</b>	56,58
Autokorrelationslänge [m]	<b>26,40</b>	(2,20)	<b>6,60</b>	(2,17)	3,62	<b>10,88</b>
Nuggeteffekt	0,69	<b>(0,82)</b>	<b>0,82</b>	(0,64)	0,67	<b>0,84</b>
C/N-Verhältnis						
Mittelwert	16,80	17,63	24,79	25,62	22,36	29,95
Median	16,72	17,85	23,84	25,22	22,07	29,29
Varianz	2,42	4,31	13,45	9,34	7,53	27,60
Variationskoeffizient [%]	9,26	<b>11,79</b>	<b>14,80</b>	11,93	12,27	<b>17,54</b>
Autokorrelationslänge [m]	<b>7,20/25,00*</b>	6,00	<b>7,20</b>	2,35	7,80	<b>18,48</b>
Nuggeteffekt	0,37*	<b>0,48</b>	<b>0,56</b>	0,35	<b>0,57</b>	0,43

— nicht modellierbar; (...) Modellanpassung vage, \* geschachtelte Struktur

Altersstadien mit mehr oder weniger typischen und zeitlich stabilen Strukturen zu unterscheiden, ehe sie durch forstliche Maßnahmen oder wellenartig erfolgende Absterbeprozesse in andere übergehen. Mit zunehmendem Alter erfolgt eine zunehmend schärfere kleinräumige Differenzierung der Bestandesstruktur, die das Muster von Bodeneigenschaften nachhaltig prägen kann. Daher erwartet man zwischen Buchen-, Eichen- und Kiefern-Ökosystemen spezifische Unterschiede in der Ausprägung, Variabilität und Heterogenität bestimmter, nicht nur kurzfristig wandelbarer Kennwerte (Bodenvegetationsdecke, Tierartenverteilung), sondern auch von Bodeneigenschaften, sofern sie durch historische Bewirtschaftungsintensität nicht oder nur schwach überprägt wurden (Abb. 21).

### 5.1.1 Kompartimente und Einzelparameter

Spezifische Merkmale des **Grob-** (POLOMSKI & KUHN 1998) und **Feinwurzelsystems** (HORNSCHUCH et al. 2008) der Buchen (Herzwurzler) sind eine extrem hohe Wurzelintensität und ein starker Wurzelichtegradient in Richtung Zwischenstammbereich. Daher kann der lokale Feinwurzelsvorrat von Buchenbeständen anhand der Stammkoordinaten und Baumdimensionen innerhalb eines relativ kleinen „Suchkreises“ geschätzt werden (HORNSCHUCH & RIEK 2007a, optimaler Suchkreis = „horizontale Reichweite der Feinwurzelsysteme“ in Tab. 10). Kiefern (Pfahlwurzler) durchziehen den Boden oberflächennah ausgesprochen weiträumig, weisen einen nur schwachen Gradienten zum Stammfuß auf und die Wurzelichte nimmt bis 40 cm Tiefe exponentiell ab. Eichen nehmen eine Mittelposition ein, ihre Wurzelverteilung im Mineralboden ist bis in die Tiefe von 30 cm relativ einheitlich. Die Auto-

korrelationslängen des Feinwurzelsvorrates (Tab. 3) nehmen entsprechend der bestockungstypischen Baumabstände von den Eichen- über die Buchen- zu den Kiefernbeständen hin ab (Tab. 10). In Tabelle 10 sind neben den mittleren Baumabständen auch die horizontale Ausdehnung der Grob- und Feinwurzelsysteme den kleinräumigen Mustern bestimmter Oberbodeneigenschaften gegenübergestellt. Die Kiefer weist trotz ihrer weitreichenden Seitenwurzeln auch deshalb kurze Autokorrelationslängen des Feinwurzelsvorrates auf, weil ihr Wurzelsystem sensibel und plastisch auf kleinräumige Nährstoffunterschiede reagiert (Clusterung). Daher ist der Nuggeteffekt, d. h. die durch räumliche Prozesse nicht erklärbare Restvarianz bei Kiefer groß und bei Buche klein (Tab. 3). Im Hinblick auf die Variation des Feinwurzelsvorrates werden Baumarteneffekte also durch nährstoffbedingte Modifikationen überlagert und die Durchwurzelungsstruktur korrespondiert nicht nur mit der Stammverteilung, sondern wird auch durch die Bodenheterogenität bestimmt. Die Verteilung der Bodenvegetations-Wurzeln hängt mit der oberirdischen Struktur der Bodenvegetationsdecke und diese mit der, u. a. durch die Bestandesstruktur bestimmten Ressourcenverteilung zusammen.

Entsprechend zunehmender Kronentransparenz in der Reihenfolge Buchen- < Eichen- < Kiefernbestände ist auch die **Bodenvegetation** üppiger entwickelt. Sind die Gesamtdeckungsgrade nicht zu hoch (Buche, Eiche) gibt die Variabilität der Deckungsgrade der Bodenvegetation eine Vorstellung über die Strukturdiversität des Baumbestandes (Tab. 2). Es bestehen enge Korrelationen zwischen dem Deckungsgrad der Kraut- und Moosschicht bzw. qualitativen Merkmalen der Bodenvegetationsdecke (Muster der Artpräsenz, Artdominanz,  $\beta$ -Diversität) und den Kronenverhältnis-

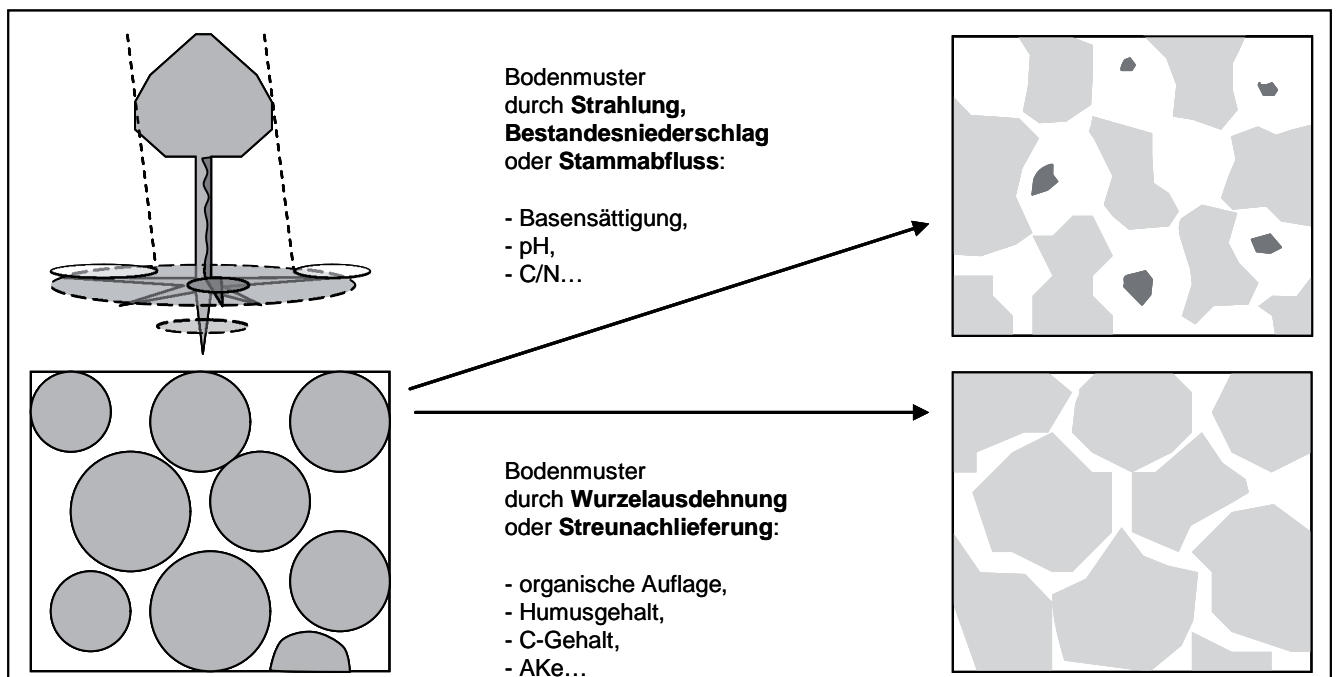
sen (HORNSCHUCH & RIEK 2007a). Die Buchenflächen weisen die geringsten Evennesswerte auf, die Eichenbestände die höchsten (Tab. 2). Nach HAEUPLER (1982) dominiert die Buche in artenarmen, sehr bodensauren Buchenwäldern (E nahe 0,01) absolut und lässt keine äquale Verteilungs-Entropie zu, weil am Bestandesgrund Kräuter und Jungbäume in ihrer Abhängigkeit gehalten werden. Wie Berechnungen von ungewichteten und deckungsgradgewichteten Mittelwerten aus den empirischen Zeigerwerten nach ELLENBERG et al. (1991) und dekadischen Komplexwerten nach ANDERS et al. (1985) zeigen, hat die vergleichsweise geringe Variabilität bodenchemischer Kennwerte gegenüber den Verhältnissen der Kronenstruktur innerhalb der Buchen- aber auch innerhalb der lichtereren Eichen- und Kiefernflächen keinen erkennbaren Einfluss auf die Artverteilung und den Deckungsgrad der Bodenvegetationsarten (HORNSCHUCH & RIEK 2006a, s. a. LISTER et al. 2000).

In den Buchenbeständen hat das Hinzutreten von anspruchsvolleren endogäischen **Regenwürmern** (HAMMER & ZEH 2007, Zeigerarten und Erhöhung der  $\alpha$ -Diversität) zu epigäischen Arten, die auch im Rohhumus der Eichen- und Kiefernbestände zu finden sind, zweifellos mit den weniger sauren Bodenverhältnissen zu tun. In Laubbaumbeständen spielt außerdem die Ansiedlung von Bodenvegetationsarten als attraktive Nahrungsquelle eine Schlüsselrolle (CASTIN-BUCHET & ANDRÉ 1998), weshalb der Flattergras-Buchenwald *BW* – obwohl artenärmer, nährstoffärmer und trockener – höhere Abundanz- und Biomassewerte als *BN* aufweist (Tab. 2). Die geklumppte Verteilung der Regenwürmer ( $\beta$ -Diversität) auf allen Flächen hat zunächst populationsbiologische Ursachen (DUNGER & FIEDLER 1997), kann aber auch ein Spiegelbild der Bodeneigenschaften sein (ETTEMA & WARDLE 2002). Weil Bestandes- und Lückenstrukturen zu einer differenzierten Mineralisierung und Bodenfeuchte beitragen, können u. U. manche Bestandes- mit Regenwurmzönose-

strukturen in Zusammenhang gebracht werden (GEMESI et al. 1995, PONGE & DELHAYE 1995). Sie waren in den Beständen *BN*, *BW*, *EN* und *EW* aber offenbar zu geringfügig und es zeigte sich nur eine schwache Präferenz für verschiedene Bodeneigenschaften (HAMMER & ZEH 2007). Sind die (epigäischen) Regenwürmer vorwiegend in der Auflage anzutreffen (*BW*, *EN*, *EW*), wird die Beziehung zwischen Bodenmuster (z. B. pH-Wert) und Zönosestruktur durchweg schwächer (SCHÖNING 2000).

Die Variationskoeffizienten der **Auflagemächtigkeit** nehmen mit steigendem Mittelwert ab, sind in den Kiefernforsten am kleinsten und korrespondieren mit der Angabe von LISKI (1995) für einen borealen Kiefernbestand mit  $cv = 25\%$  (Tab. 4). Ebenso decken sich die relativ niedrigen Autokorrelationslängen zwischen 1,7 und 5 m von anderen Literaturangaben für *Pinus sylvestris*-Bestände (LISKI 1995, BENS et al. 2006, PENNE et al. 2007) und für einen *Pinus elliotii*-Bestand (1. Struktur bei ca. 2 m, 2. Struktur bei 38,3 m, LISTER et al. 2000). Wegen dieser kleinräumigen Muster im Skalenbereich von wenigen Metern konnten RIHA et al. (1986a) und JÄRVINEN et al. (1993) bei einem Probenabstand von 5 m keine räumliche Autokorrelation nachweisen. Große Autokorrelationslängen und gleichzeitig hohe Nugget-Varianzen bezüglich der Mächtigkeit des Ahe-Horizontes (bei *EN*, *EW*, *KN*) können möglicherweise durch die Bedeutung vertikaler, hydrophobiebedingter Verlagerungsprozesse in bevorzugten Leitbahnen (GREIFFENHAGEN 2005) bei gleichzeitig geringem Humusgehalt erklärt werden. Horizontale Autokorrelationen bestünden dann weniger aufgrund nachbarschaftlicher, struktureller Beziehungen.

Diese Gründe dürften auch die Ursache dafür sein, dass die Untergrenze des **Bhs-Illuvialhorizontes** (*EN*, *EW*, *KN*, *KW*) kleinräumig stark variiert (Tab. 4). Entsprechend des Mosaiks bevorzugter Sickerwasserbahnen werden Huminstoffe und



**Abb. 21:** Durch baum- und bestandespezifische Strukturen kleinräumig differenzierter Einfluss verschiedener Ökofaktoren (links) als mögliche Ursache unterschiedlicher Muster von Bodeneigenschaften (rechts, Momentaufnahme).

**Fig. 21:** Influence of small-scale differentiated ecological factors depending on tree species and stand type structures (left) as a possible cause of different patterns of soil properties (right, snapshot).

**Tab. 10:** Mittlere Baumabstände, Wurzel ausdehnung und Autokorrelationslängen einiger Bodenparameter der konkreten Untersuchungsflächen.**Table 10:** Average distance of trees, root area and ranges from some soil properties of the examination sites.

	mittlerer Baumabstand bei Gleichverteilung im Dreiecksverband [m]			Radius Wurzel-ausdehnung im Lockersediment [m]		Autokorrelationslänge [m]						
	Ertrags-tafel <sup>1</sup>	Urwald	Unters.-Fläche <sup>5</sup>	Skelett-wurzeln <sup>6</sup>	Fein-wurzeln <sup>7</sup>	0 – 40 cm	0 – 5 cm (1. Zahl) 0 – 40 cm (gemittelt, 2. Zahl)				0 – 5 cm	
Fein-wurzeln						Ofh-Mächt-igk.	pH-Wert	o. S.-Gehalt	AKe <sup>8</sup>	BS <sup>8</sup>	C-Gehalt N-Gehalt	
Buche	5,93 (120 J.)	6,81 <sup>2</sup> 5,07; 6,61; 6,37 <sup>3</sup> 5,37 <sup>4</sup>	BN 5,77	2,70 – 5,70	8,5	9,24	12,72	5,51 3,41	8,40 5,79	n. a.	n. a.	12,60 26,40
			BW 7,63		8,0	7,32	3,82	5,16 5,06	1,64 1,94	3,24 7,11	6,48 6,39	2,49 2,20
Eiche	8,17 (140 J.)	13,33 <sup>2</sup> 4,08; 7,29 <sup>3</sup>	EN 3,79	2,80 – 20,00	8,0	12,06	7,84	— 5,77	7,20 5,73	n. a.	n. a.	6,60 6,60
			EW 5,15		≥ 10,0	12,96	3,88	11,44 5,01	6,40 4,69	2,91 3,13	9,81 5,61	4,20 2,17
Kiefer	4,95 (100 J.)	≥ 3,10 <sup>2</sup>	KN 3,99	4,70 – 23,50	—	4,80	4,74	7,32 11,5	3,62 5,14	2,87 6,18	5,72 5,75	3,98 3,62
			KW 4,41		≥ 10,0	4,80	7,00	4,20 5,32	15,12 12,1	10,8 10,86	3,55 4,52	12,92 10,88

<sup>1</sup> 2. Ertragsklasse, maß. Durchforstung, verbl. + ausscheid. Bestand (SCHÖBER 1987), Baumalter entspr. Optimalphase Urwald; <sup>2</sup> LEIBUNDGUT (1993), Optimalphase, Buche: Kukavica (Serbien), Eiche: Prašnik (Slawonien), Kiefer: Pfinwald (Wallis); <sup>3</sup> KORPEL (1995), Buche (Derbholz): Vihorlat/Kyov (Slowakei), Rožok (Slowakei), Havešová (Slowakei); Eiche (Derbholz): Boky (Slowakei), Kašivárová & Lesná (Slowakei); <sup>4</sup> DRÖSSLER (2006) Havešová (Slowakei); <sup>5</sup> BHD ≥ 2 cm; <sup>6</sup> „vertikale Ausdehnung, Länge“ nach POLOMSKI & KUHN (1998), Baumalter > 60 Jahre; <sup>7</sup> optimaler Suchkreis für Feinwurzelmodellierung (HORNSCHUCH & RIEK 2007a); <sup>8</sup> Mittelwert aus Tiefenstufen 0 – 5, 10 – 15, 30 – 40 cm; n. a.: nicht analysiert; — nicht modellierbar

Sesquioxide unterschiedlich tief verlagert. Demgegenüber ist in den Buchenbeständen, wo Podsolierungsprozesse keine große Rolle spielen und dieses Horizontmerkmal hier enger mit der Durchwurzelungstiefe zusammenhängen dürfte (HORNSCHUCH et al. 2008), die Variabilität der Untergrenze des **AhBy-Übergangshorizont** zwar größer, aber auch über größere Entfernungen autokorreliert.

Insbesondere im **Buchen-Naturwald** ist die sehr hohe Variabilität des **pH-Wertes** in 0 – 10 cm Tiefe (Tab. 6) vor dem Hintergrund des Basenpumpeneffektes (bei kleinräumig höher anstehender Lehmschicht) und stärkeren Versauerungstendenzen im Stammfußbereich von Altbuchen mit bedeutendem Stammabfluss zu interpretieren, da sich enge Korrelationen mit der Stammnähe bzw. dem Strukturindex und dem pH-Wert bis in große Tiefe ergeben (HORNSCHUCH & RIEK 2007a). Die Bedeutung der Stammverteilung und des Stammabflusses für kleinräumige Unterschiede des pH-Wertes wurde oft beschrieben (Kap. 7.2.2 in HORNSCHUCH & RIEK 2009). Im Unterboden kommt es durch die variable Tiefe der Lehmschicht in BN (in 16 % der Fälle Lehm bzw. Bt-Horizont oberhalb 40 cm) bzw. in EN (Bhs-Horizont höher) zu einem erneuten, aber geogen bedingten Anstieg der Streuung. Insgesamt zeichnen sich reife Kiefernwälder durch niedrigere Variationskoeffizienten des pH-Wertes aus. So stellten LISTER et al. (2000) einem 40 Jahre alten *Pinus elliotii*-Bestand Autokorrelationslängen um 3,3 m fest. Die hohen Autokorrelationslängen des pH im Unterboden von KN und BW sind möglicherweise auf das einheitliche Substrat der Dünen (KN) bzw. oder Sandersande (BW) zurückzuführen, während die heterogene Bestandesstruktur (KN) oder einmalige, frühere Bodenbearbeitung (BW) den Oberboden kleinräumiger differenziert hat.

Die Zusammenhänge zwischen dem **Gehalt an organischer Bodensubstanz** und der Bestandesstruktur (HORNSCHUCH & RIEK 2007a) dürften sich bei Buche und Eiche auf das gegenüber Kiefer stärker stammzentrierte Durchwurzelungsregime zurückführen lassen, indem der laufende Wurzelumsatz im Stammbereich zu höheren Gehalten führt. In den Kiefernbeständen spielt das Muster der Streunachlieferung, verbunden mit einer mächtigen Ofh-Lage eine Rolle (ähnliche Ranges von Humusgehalt, Tab. 6 und Ofh-Mächtigkeit, Tab. 4, 10). Der Befund einer sehr geringen Autokorrelationslänge im Kiefern-Naturwald (3,50 m) und einer sehr hohen im Kiefern-Wirtschaftswald (bis 20 m) weicht von der Erwartung ab, korrespondiert aber mit Erkenntnissen zur Variabilität der Ofh-Mächtigkeit und Feinwurzelstruktur der Bestände. Während sich die lokale Feinwurzel-dichte im homogenen Altersklassenbestand KW am besten unter Berücksichtigung der Verhältnisse innerhalb eines möglichst großen Umkreises ( $r \geq 10$  m) schätzen ließ, stand die Wurzelverteilung im Bestand KN mit einzelnen sehr groß dimensionierten Bäumen in keinem Zusammenhang mit der Stammverteilung mehr (HORNSCHUCH & RIEK 2007a, HORNSCHUCH et al. 2008). Da auch im unteren Teil des Profils von KW die Autokorrelationslängen auffallend hoch sind (Abb. 20), kann auch an einen Zusammenhang mit der Durchwurzelungsstruktur gedacht werden, die im sehr nährstoffarmen Boden für Kiefer relativ intensiv und gleichmäßig ist. Schließlich könnten auch die vorhandenen Holzkohlespuren Ursache für hohe Autokorrelationslängen des Humusgehaltes im Oberboden sein, der über den Glühverlust ermittelt wurde. Die Autokorrelationslängen des Humusgehaltes sind zwischen beiden Buchenbeständen sehr unterschiedlich. Im ungestörten Bestand BN entsprechen sie dem mittleren Baumabstand bzw. optimalen Suchkreisradius für die Feinwurzelschätzung, in BW

sind sie ausgesprochen kurz. In einem Buchenbestand ermittelten SCHÖNING et al. (2006) für den Mineralbodenbereich 0 – 12 cm eine Autokorrelationslänge des  $C_{org}$ -Gehaltes von weniger als 5,4 m.

Innerhalb der Flächen lassen sich die Unterschiede zwischen den Tiefenstufen schwer interpretieren und können z. T. mit der Humusverlagerung vom Aeh- in den Bsh-Horizont zusammenhängen. Auch LISKI (1995) wies in einem Kiefernbestand tiefenstufenabhängig sehr unterschiedliche Autokorrelationslängen des Kohlenstoffgehaltes nach (0 – 10 cm: 1,1 m, 10 – 20 cm: 5,2 m, 20 – 40 cm: 2,3 m). Die Humusmuster, besonders die tieferer Bodenbereiche, sind aufgrund ihrer Verweildauer beständiger als die des pH-Wertes (PERSSON et al. 2000, SCHÖNING 2005). Für relativ größere Nugget-Varianzen unterhalb von 12 cm Tiefe in einem mitteldeutschen Buchenbestand machen SCHÖNING et al. (2006) die hohe Dynamik der DOC-Gehalte aufgrund kleinsträumiger Variabilitäten von Porenverteilung und Al- sowie Fe-Hydroxidkonzentrationen verantwortlich.

Mit der **Trockenrohdichte** ist der Humusgehalt innerhalb der Tiefenstufe 0 – 5 cm auf hohem Signifikanzniveau negativ korreliert (HORNSCHUCH & RIEK 2007b). Der Einfluss steigenden Humusgehaltes auf die Lagerungsdichte nimmt in der Reihenfolge BN/BW > EN/EW > KN/KW ab. Ursache dafür ist, dass mit steigender Acidität endogäische Regenwürmer mit günstigem Einfluss auf die Gefügestruktur des Mineralbodens verschwinden und auch die Besiedlungsdichte durch epigäische Arten zurückgeht.

Wie beim pH-Wert und aus den gleichen Gründen wie dort bestehen Zusammenhänge zwischen **Basensättigung** und der Bestandesstruktur in den Buchen-, aber auch Kiefernbeständen (HORNSCHUCH & RIEK 2007a). Die an die Bestandesstrukturen angelehnten Muster entstehen wahrscheinlich durch den sauren Stammabfluss und die Ablösung basisch wirkender Kationen aus dem Austausch im (Buchen-) Stamm- oder (Kiefern-) Kronenbereich. Auch kämmen Baumkronen trockene Depositionen aus und die Elemente werden über das Regenwasser dem Waldboden zugeführt. So stellten SEILER & MATZNER (1995) fest, dass die Variabilität der Niederschlagsmenge in einem Fichtenbestand geringer war (Variationskoeffizient = 3 %), als die Konzentrationsunterschiede darin gelöster Elemente (21 – 164 %). Insbesondere die Sulfatkonzentration stand mit der Stammverteilung der Fichten (ebd.) oder der Kronentraufe von Kiefern in Zusammenhang (BÖTTCHER et al. 1997). PALMER (1990) ermittelte in einem Laubwald innerhalb der wichtigsten Nährelemente relativ große Autokorrelationslängen für **Kalium**, was mit den eigenen Befunden gut korrespondiert. Die Autokorrelationslänge der Basensättigung (Tab. 7) und die vieler Elemente (Tab. 8) sind in den Eichenbeständen am größten und in den Kiefernbeständen am kleinsten. Damit entsprechen sie den mittleren Baumabständen reifer Waldentwicklungsphasen bzw. Empfehlungen der Ertragstafel für die entsprechenden Baumarten (Tab. 10).

Die **C- und N-Gehalte** und das **C/N-Verhältnis** variieren innerhalb der Bestände stark (Tab. 9). Auch KLINK et al. (2008) maßen bei sehr hoher Probenzahl in Humusaufgabe und mineralischem Oberboden Variationskoeffizienten von bis zu 70 %. Für die Nitrat- (67 – 144 %) und Ammonium-Konzentrationen (52 %) in Kiefernbeständen gilt das Gleiche (LAVERMAN et al. 2002). Zusammenhänge bestehen zwischen dem C/N-Verhältnis und der *Bestandesstruktur*

(stammnahe Buchen- und Kiefernareale mit weitem Verhältnis, HORNSCHUCH & RIEK 2007a) und zwischen dem Kohlenstoff-, Stickstoff- und *Humus-Gehalt* sowie der *Kationenaustauschkapazität* (AKe), was bei Sandböden zu erwarten war. Daher ergibt sich eine ähnliche Rangfolge der Flächen bei Anordnung nach den Variationskoeffizienten entsprechender Kenngrößen. Beim C- und Humus-Gehalt sind auch die ermittelten Autokorrelationslängen gleich. Zwischen der Autokorrelationslänge des C- bzw. Humusgehaltes und der AKe ist die Deckungsgleichheit nur in den Kiefernbeständen augenfällig (KN mit kleinem, KW mit ausgesprochen großem Muster). Die C- und N-Gehalte in 0 – 5 cm stehen auch mit der *Mächtigkeit der organischen Auflage* in Beziehung (ähnlichen Autokorrelationslängen).

Es muss auch berücksichtigt werden, dass besonders die leicht veränderlichen Kenngrößen, z. B. der pH-Wert und die Elementkonzentrationen im Bodenwasser, einer zeitlichen Dynamik unterliegen. In armen Waldböden kann auch das räumliche Muster der Nährstoffverfügbarkeit innerhalb von Wochen variieren (FARLEY & FITTER 1999).

## 5.1.2 Zusammenfassung: Bestandestyp und Bodenmuster

In Bezug auf *pH-Wert* (Tab. 6) und auf die *Basensättigung* (BS) (Tab. 7) bzw. die meisten *Elementsättigungen* (Tab. 8) deuten sich Zusammenhänge zur rezenten oder/und bestandestypischen oberirdischen Bestandesstruktur an. Die Autokorrelationslängen der jeweiligen Parameter nehmen im Oberboden ähnliche Werte wie die entsprechenden *mittleren Stammabstände* an (Tab. 10). Insbesondere in Buchenbeständen besteht wegen des starken *Stammabflusses* ein Zusammenhang zwischen Säure-Base-Niveau und Stammverteilung. Den durchschnittlichen Eichen-Abständen (Urwald, Ertragstafel) entsprechen sie jedoch nur im Ober- (EW) bzw. Unterboden (EN, pH) und sind ansonsten relativ klein. Dieser schwächere Zusammenhang liegt daran, dass aufgrund der Kronenarchitektur und der rauhen Borke der Eiche i. d. R. kein *Niederschlagswasser* als Stammabfluss den Waldboden erreicht. Der Bestandesniederschlag, der auf den Waldboden auftrifft, wird durch die Kronenstruktur auch weniger stark als in Buchen- oder Kiefernbeständen differenziert. Nur im Traufbereich zeichnet sich eine Erhöhung ab. Bei Kiefer ist eine Übereinstimmung der Autokorrelationslänge nur im Bestand KW festzustellen. In KN ist die Autokorrelationslänge des pH-Wertes und der BS größer als die mittleren Stammabstände. Das kann daran liegen, dass ein wesentlicher Teil der Niederschlagsumverteilung durch die großdimensionierten Überhälter erfolgt. Ein Grund kann auch in der überproportionalen Akkumulation schwer zersetzbarer (saurer) Streu im Kronenbereich dieser Baumriesen gesucht werden. LISTER et al. (2000) stellten in einem 40 Jahre alten *Pinus elliotii*-Bestand Autokorrelationslängen der Oberbodenfeuchte von 2,4 m und beim pH-Wert von 3,3 m fest. Diese kleinen Ranges scheinen mit den kurzen Stammabständen in Beziehung zu stehen, d. h. die Niederschlagsumverteilung sauren Niederschlagswassers in Kiefernbeständen erfolgt auf der Maßstabsebene ihrer kleinen Baumkronen.

Demgegenüber dürften die Autokorrelationslängen des *Humusgehaltes* (Tab. 6, in Tab. 10: o. S. = organische Bodensubstanz) und damit verbunden des *Kohlenstoff- und Stickstoffgehaltes* (Tab. 9) in den Buchen- und Eichenbeständen

eher mit der **spezifischen Wurzelausdehnung** zusammenhängen (Tab. 10). Dafür spricht auch, dass sich die Muster gleichmäßiger bis in größere Tiefe „durchziehen“ (Abb. 20). Beim Humusgehalt fallen jedoch die großen Unterschiede zwischen den beiden Kiefernbeständen auf (KN: kleine, KW: große Ranges). In KN wird die Differenzierung der Humusakkumulation im Mineralboden wahrscheinlich durch das im Stammbereich erhöhte Streuauflkommen in Verbindung mit einer mächtigeren Auflage verursacht (s. a. LISKI 1995, EMMER 1997, BENS et al. 2006, PENNE et al. 2007), denn das räumliche Muster der Wurzelstreu steht kaum mit der Stammverteilung in Zusammenhang, da Kiefernaltbestände sehr weiträumige und ineinander verflochtene Wurzelsysteme aufweisen (HORNSCHUCH et al. 2008). Auch im Eichen-Naturwald scheint das Muster der aktuellen Aufagemächtigkeit eine (frühere) typische Altbestand- bzw. Naturwaldstruktur mit größeren Stammabständen widerzuspiegeln (LEIBUNDGUT 1993, KÖRPEL 1995, HORNSCHUCH & RIEK 2007a) und zeigt keine Übereinstimmung mit dem aktuellen mittleren Stammabstand. Die besonders großen Autokorrelationslängen der Parameter Humus-, C- und N-Gehalt in KW hingegen korrespondieren mit großen Ranges der Feinwurzeldichte und der Aufagemächtigkeit (Ofh) und stehen vielleicht mit der nährstoffbedingt höheren Gesamtwurzeldichte im Bestandesboden in Zusammenhang. Aber auch LISTER et al. (2000) maßen in einem 40 jährigen *Pinus elliotii*-Forst mit 36,1 m und 36,2 m vergleichsweise große Autokorrelationslängen des Kohlenstoff- (Mineralboden) und Stickstoffgehalts (Ofh-Lage), die mit den Autokorrelationslängen der Mächtigkeit der organischen Auflage koinzidierten (38,3 m).

Die unterschiedlichen Dynamiken von pH-Wert und Humusgehalt könnten die Ursache dafür sein, dass sich ihre Autokorrelationslängen nicht entsprechen, obwohl für alle Flächen und in fast allen Tiefenstufen hochsignifikant negative Beziehungen zwischen dem Humusgehalt und dem pH-Wert nachgewiesen wurden (HORNSCHUCH & RIEK 2006a). Nur im Eluvialhorizont podsoliger Böden und in manchen Tiefen des basenreichen Bestandes BN ist dieser Zusammenhang schwach ausgebildet. Der Antagonismus zwischen Humusgehalt und pH-Wert wird auf den höheren Gehalt saurer Huminstoffe (Fulvosäuren) in humusreichen Bereichen der Sandböden zurückgeführt. SPIELVOGEL et al. (2007) konnten hingegen in einem Fichtenbestand deckungsgleiche räumliche Muster der Humusvorräte und pH-Werte nachweisen.

Der Nuggeteffekt steigt bei den pH-Werten in der Reihenfolge BN/BW < EN/EW < KN/KW. Bei den Elementsättigungen stellt sich i. d. R. die umgekehrte Reihenfolge ein, der höchste Wert wurde in BW gemessen. Damit deutet sich an, dass bei manchen Parametern ein Einfluss der *Baumart* auf den Nuggeteffekt nicht ausgeschlossen werden kann.

## 5.2 Unterschiede zwischen Beständen unterschiedlicher Naturnähe im Hinblick auf Biodiversität, Bestandesstruktur und Bodenheterogenität

### 5.2.1 Kompartimente und Einzelparameter

Die reinen Artzahlen der **Waldbodenvegetation** ( $\alpha$ -Diversität) können keinen Aufschluss über die Natürlichkeit eines Ökosystems geben (Kap. 4 in HORNSCHUCH & RIEK 2009). Durch das Untersuchungsdesign wurden alle Wald-

bodenpflanzen auf nur 49 m<sup>2</sup> aufgenommen und damit ein größerer Teil der im Bestand wachsenden Arten nicht erfasst. Es wird davon ausgegangen, dass die Artensättigung in Waldökosystemen erst bei ca. 200 bis über 1000 m<sup>2</sup> erreicht ist (Arten-Areal-Beziehung, DIERSCHKE 1994). So ist z. B. die starke Beschattung des unmittelbaren Untersuchungsareals in BN Ursache dafür, dass nur 8 Gefäßpflanzen- und Moosarten nachgewiesen werden konnten gegenüber 20 Arten im stark aufgelichteten Bestand BW (Tab. 2), während von HOFMANN (in ANDERS et al. 2002) auf 400 m<sup>2</sup> Bezugsfläche die mittlere Artenzahlen für ein *Melico-* (BN) und ein *Milico-Fagetum* (BW) mit 19 – 21 und 14 – 18 Arten angegeben wird. Shannon-, Simpson-Index und Evenness als Diversitätsmaße der  $\beta$ -Ebene weisen auf eine stärkere Ungleichverteilung der Arten in den jeweiligen Naturwäldern hin. Rechnet man statt mit der Präsenz mit den Deckungsgraden der betreffenden Pflanzenarten, ergeben sich aufgrund der unterschiedlichen Wuchsformen der Arten andere (niedrigere) Index-Werte, durch die aber die Trennschärfe zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern bestätigt wird. Entsprechend hält auch HAEUPLER (1982) die Gleichsetzung von N (Individuenzahl) mit der Summe der Deckungsgrade je Art für unproblematisch. Eine „mäßige und gleichmäßige“ forstliche Bewirtschaftung im Zeitfenster des Baumholzstadiums, etwa die üblichen Pflegeeingriffe, lässt nach HAEUPLER (1982) die Ebenmäßigkeit der Bodenvegetation in Buchenbeständen anwachsen.

Trotz ihrer Verwendung als Bodenindikatoren in der Landwirtschaft (Kap. 5 in HORNSCHUCH & RIEK 2009) sind **Regenwürmer** zur Feststellung der Naturnähe in Wäldern bei pH-Werten unterhalb von 4,2 – 4,7 offenbar weniger gut geeignet. Hier leben nur wenige, ausschließlich epigäische Arten mit breiter ökologischer Amplitude (Präsenz-Ebene) in geringer Besiedlungsdichte (Tab. 2, NORDSTRÖM & RUNDGREN 1974, CUENDET 1984, GRAEFE et al. 2002, CURRY 2004). Bei einer geringen Abundanz war bei 49 Stichproben zu jeweils 0,0625 m<sup>2</sup> in den Buchen- und Eichenbeständen wahrscheinlich auch ihre  $\beta$ -Diversität nicht korrekt zu erfassen und für die Indikation zu verwenden. So ist die besonders hohe Variabilität im Eichen-Wirtschaftswald in erster Linie auf die sehr geringe Besiedlungsdichte zurückzuführen. Bei jeweils nur zwei (!) Arten ist bei Eiche auch die Evenness im Wirtschaftswald geringer, d. h. die Arten sind stärker aggregiert verteilt. Die besseren Indikatoren im Buchen-Natur- gegenüber dem -Wirtschaftswald (Zeigerarten,  $\alpha$ -Diversität) werden wahrscheinlich eher durch die bessere Nährstoff- und Wasserversorgung als durch die Naturnähe verursacht. Aber auch die  $\beta$ -Diversität (Evenness) ist kein sicheres Unterscheidungsmerkmal für Naturnähe und Hemerobie (Tab. 2).

In den Naturwäldern von Buche, Eiche und Kiefer konnte bei ähnlicher Entwicklungsphase (Optimalphase) eine durchgehend höhere **Strukturvielfalt** im Vergleich zu den bewirtschafteten Referenzflächen (starkes Baumholzstadium) nachgewiesen werden. Die Baumindividuen waren heterogener verteilt, die Stammdurchmesser und Baumhöhen streuten stärker und der Anteil stehenden und liegenden Totholzes war erhöht (Tab. 3). Damit werden die Ergebnisse aus anderen Naturwalduntersuchungen mit einem Vergleichsflächenansatz bestätigt (MEYER et al. 2004). Die geringere Variabilität der Kronenparameter (Kronentransparenz, Blattflächenindex) von EN gegenüber EW dürfte an der hohen Bestockungsdichte bei gleichzeitig geringer Kronenüberlappung (Eichen haben eine geringe Schattentoleranz) liegen. Gleichaltrigkeit und eine gleichmäßige Standraumhaltung führen zu einer

Homogenisierung der Bestandesstruktur in Wirtschaftswäldern.

Bei sprossbürtigen Wurzelsystemen (Buche, unter Einschränkung Eiche) ist innerartlich zwischen **Durchwurzelung** (Suchkreisradius für eine optimale Wurzeldichteschätzung, Autokorrelationslänge) und Naturnähe ein Zusammenhang nur mittelbar über eine erhöhte Strukturvielfalt (z. B. geklumpfte Verteilung: großes Winkelmaß, starke Variation des Strukturindex) oder heterogener Ressourcenverteilung zu erwarten. Die Variabilität wird außerdem auch durch die allgemeine Durchwurzelungsdichte beeinflusst (HORNSCHUCH et al. 2008). Daher ist sie bei schlechter Nährstoffausstattung und hoher Wurzeldichte oft niedriger (Tab. 3, die geringere Variabilität der Eichen-Naturwaldvariante liegt wahrscheinlich an der sehr hohen Stammzahl und Raumausfüllung).

Weiträumige Muster der **Auflagemächtigkeit** werden in den Laubwäldern möglicherweise durch das Befahren und durch Rückarbeiten zerstört oder bereits ihre Ausbildung aufgrund des Fehlens von Lücken, Gruppenstrukturen, großdimensionierten Bäumen oder nur kurzlebigen Strukturen, die regelmäßigen Durchforstungsmaßnahmen und kurzer Umtriebszeit zum Opfer fallen, verhindert (Tab. 4). Im Kiefern-Naturwald dagegen ist die relativ kleinräumig und sehr stark variierende Mächtigkeit der Rohhumusaufgabe von der Heterogenität des Bestandesaufbaus mit sehr großen, aber relativ schmalkronigen Bäumen abhängig (HORNSCHUCH & RIEK 2007a). Die stärkere Variation der Mächtigkeit des **A-Horizontes** in den bewirtschafteten Buchen-, Eichen- und Kiefernbeständen lässt sich möglicherweise auf (einmalige oder mäßige) Bodenbearbeitung zurückführen (Tab. 4, REHFUESS & KANTARCI 1977, RAKEI 1991, WESSOLEK & RIEK 1997). An den Autokorrelationslängen der unteren Horizontgrenzen sind keine gerichteten Trends und hinter ihnen liegende Prozesse abzulesen.

Die Variabilität der **aktuellen Oberbodenfeuchte** steht mit der Bestandesstruktur in Zusammenhang. Eine zeitgleiche Probenahme bei idealen Witterungsbedingungen erfolgte in den Kiefernbeständen. Dort war im Naturwald nach Regen (bedingt durch die Heterogenität des Bestandesniederschlags) und nach Trockenheit (bedingt durch die Heterogenität der Feinwurzelverteilung und Lückigkeit) die Variabilität deutlich höher als im strukturell homogeneren Referenzbestand. Das Gleiche gilt für den Buchen-Naturwald nach einer Regenperiode, während der Eichen-Naturwald entsprechend seiner gegenüber EW gleichmäßigeren Kronentransparenz (Tab. 3) auch eine geringere Streubreite der Oberbodenfeuchte aufwies.

Eine allgemeine Oberbodenverdichtung durch Befahrung lässt sich in den untersuchten Wirtschaftswäldern auf Sandböden durch den Vergleich der mittleren **Trockenrohdichte** des Oberbodens jeweils zweier Standorte weder nachweisen noch ausschließen (Ausprägungs-Ebene, Tab. 5). Dazu sind die Unterschiede bei Eiche und Kiefer zu gering. Außerdem müsste die ursprüngliche natürliche Lagerungsdichte der gegenwärtig bewirtschafteten Bestände bekannt sein. So dürfte der gerade nicht erwartete Befund höherer Bodendichte in BN gegenüber BW auf den höheren Schluffanteil zurückzuführen sein (Fingerprobe). Allerdings ist die Variabilität der Trockenrohdichte ( $\alpha$ -Diversitätsebene) in den Naturwäldern von Buche und Kiefer größer als in den bewirtschafteten Beständen (Tab. 5). Die Ähnlichkeit von mittlerer TRD und Variationskoeffizient zwischen den Eichenvarianten lässt

sich möglicherweise auf einen gleichmäßig starken Einfluss durch Schwarzwild zurückführen. Möglicherweise sind in den Wirtschaftswäldern durch die Transekte keine Rückegassen intensiverer Belastung, die eine signifikante Dichteerhöhung verursachen (Literatur in Kap. 7.1, 7.2.3 in HORNSCHUCH & RIEK 2009), angeschnitten worden. Außerhalb dieser Gassen ließe sich somit eine flächige Kompaktion durch regelmäßige Forstnutzung nicht nachweisen.

Die Naturwälder von Buche und Eiche weisen höhere Variabilitäten des **pH-Wertes** auf. Bei Kiefer (homogenes Dünen-Ausgangsmaterial, Podsol / Regosol) führte die unterschiedliche Bestandesgeschichte allerdings kaum zu größeren Differenzierungen. Das Tiefenprofil der Streuung ist nahezu identisch (Tab. 6, Abb. 13). Der Oberboden der Naturwälder weist auch größere Autokorrelationslängen des pH-Wertes auf. Der in den Wirtschafts- gegenüber den Naturwäldern höhere Nuggeteffekt (Restfehler) des pH-Wertes kann damit zusammen hängen, dass externe Störungen die durch den Bestand geprägten Muster stärker überdecken.

Die höhere Variabilität des **Gehaltes an organischer Substanz** in den Naturwäldern von Buche und Eiche könnte daran liegen, dass der Hauptanteil des Feinwurzelsystems in den langlebigen reifen Baumstadien durch relativ wenige Uraltbäume gebildet wird (KORPEL 1995, Tab. 6). In bewirtschafteten Buchen- und Eichenwäldern mit homogenen Strukturen sind die Variationen von Durchwurzelung und Humusgehalt aufgrund der optimierten Bestockungsdichten der einschichtigen Bestände und kurzer Umtriebszeiten geringer. Während wahrscheinlich die stärkere Strukturierung des Buchen-Naturwaldes bewirkt, dass die Variabilität des Humusgehaltes in 0 – 5 cm höher als in BW ist, dürfte die größere Variabilität in 5 – 10 cm in BW an der in den 70er Jahren vorgenommenen Oberbodenbearbeitung liegen (streifenweise Einarbeitung von Humus, REHFUESS & KANTARCI 1977, RAKEI 1991, WESSOLEK & RIEK 1997). In Eichenbeständen spielt möglicherweise die wühlende Tätigkeit von Wildschweinen eine größere Rolle. Im Aufnahmezeitraum war sie im Bestand EW – vor allem an den zahlreichen Stubben – intensiver. Bei hoher räumlicher und zeitlicher Intensität könnte diese Aktivität sogar zu einer Homogenisierung führen. Die Unterschiede der Nugget-Varianzen zwischen KN und KW weisen auf Unterschiede in den musterbildenden Prozessen hin.

Auch die Variationskoeffizienten der **Sättigungsgrade der meisten Elemente** an der Kationenaustauschkapazität – die für die Buchen- und Eichenpärchen nur für den Oberboden verglichen werden können (Kap. 2.3.5, Tab. 8) – erweisen sich in den Naturwäldern als größer.

## 5.2.2 Zusammenfassung: Naturnähe und Bodenvariabilität / -heterogenität

Naturnähe ist oft mit einer hohen **Variabilität ( $\alpha$ -Diversität)** der Ausprägung der meisten Bodeneigenschaften verknüpft (Kap. 7.2.3 in HORNSCHUCH & RIEK 2009). Dies bestätigen die Analysebefunde der meisten Bodenparameter in den untersuchten Buchen-, Eichen- und Kiefern-Vergleichsflächen. Eine Ausnahme stellen die Variabilitäten des Humus-, C-, N-Gehaltes und der damit verknüpften Kationenaustauschkapazität der Kiefernbestände dar (KW > KN). Der Variationskoeffizient des C/N-Verhältnisses scheint als Indikator für Naturnähe wenig brauchbar zu sein.

Vor allem scheinen die *direkten* Bodenstörungen (z. B. aufgeklappte Wurzelteller, Totholz, KOOP 1982, SCHERZINGER 1996) und die Strukturkontraste (z. B. am Rand von Bestandeslücken und zwischen Entwicklungsphasen) zu einer stärkeren Variabilität der Merkmalsausprägung zu führen.

Mit zunehmender Naturnähe ändert sich auch die **Bodenheterogenität ( $\beta$ -Diversität)** dahingehend, dass sich auf Bestandesebene für viele Bodenparameter größere „patches“, also größere Autokorrelationslängen und – in Verbindung mit o. g. Anhebung der Variabilität – stärkere Kontraste ergeben. Damit werden erste Ergebnisse aus den wenigen bisher vorliegenden Studien bestätigt (Guo et al. 2004, s. Kap. 7.2.3 in HORNSCHUCH & RIEK 2009).

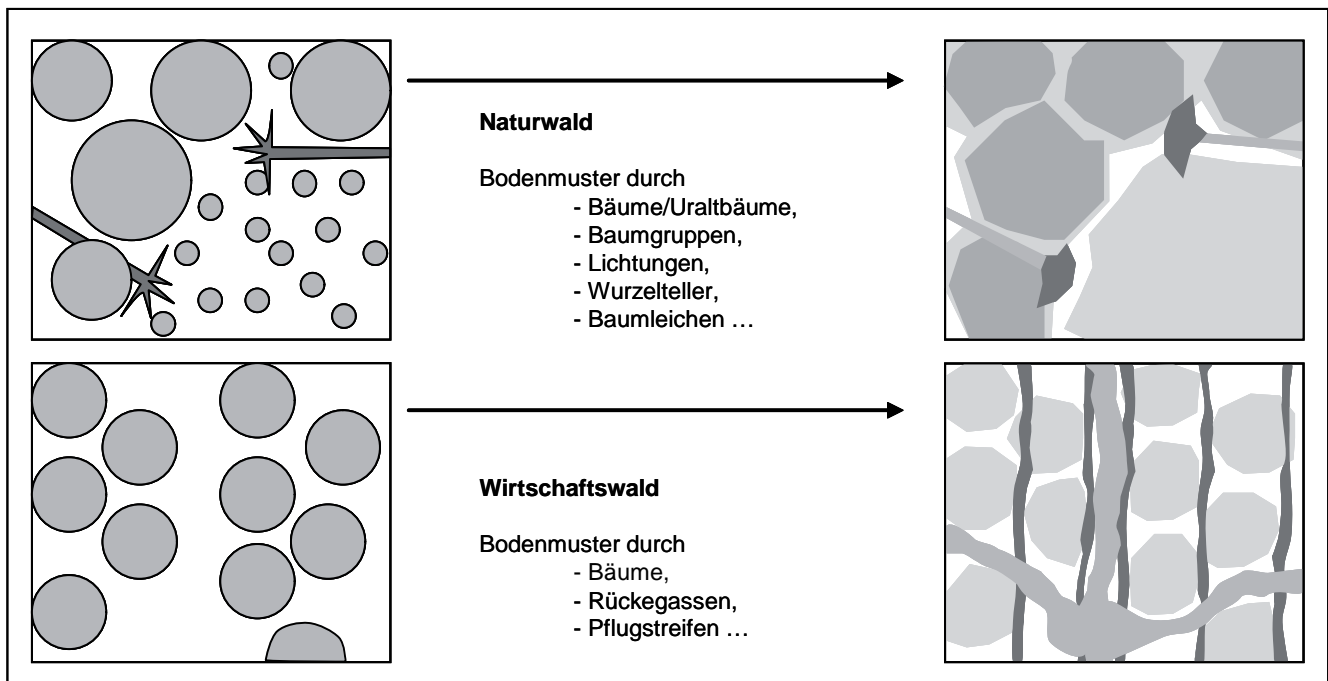
Für die Parameter Ofh-Mächtigkeit, Humus-, C-, N-Gehalt, AKe, K- und Al-Sättigung sind die Autokorrelationslängen im Kiefern-Wirtschaftswald allerdings sehr groß und übertreffen damit auch den Zustand des entsprechenden Naturwaldes. Der Grund für diese außergewöhnlich großräumigen Muster (und die starke Variabilität, s. o.) konnte nicht ermittelt werden. Möglicherweise spielt neben der Holzkohleanreicherung im Oberboden eine Rolle, dass die besondere Bestandeshomogenität und Nährstoffarmut des Regosols zu einer „zusammenhängenden“ mächtigen Rohhumusauflage und zu hohen Wurzeldichten geführt haben. Dessen ungeachtet scheint der Humusgehalt aufgrund seiner Dauerhaftigkeit (Stabilisierung, Sequestrierung) im Boden besonders geeignet zu sein, bestimmte Bodenzustände „zu archivieren“ und damit als Indikator für Naturnähe zu fungieren.

Vermutlich werden die i. d. R. großräumigeren Muster im Naturwald durch die langfristige Prägung bestimmter Bestandesstrukturen und reiferen Waldentwicklungsstadien geschaffen (Schichtung, Altbäume, Aggregation, längere Standzeit der Bäume, Lücken usw., Abb. 22). Durch die Re-

agibilität des Wurzelsystems mit Bildung von Wurzelclustern können sich bestimmte Teilmuster über Generationen hinweg ausprägen und „vertiefen“, was dann die Variabilität weiter erhöhen könnte (s. o.). In Wirtschaftswäldern hingegen fehlt die Zeit, zusammenhängende Bodenmuster aufzubauen oder sie werden häufig fragmentiert. Das führt zu kleineren Autokorrelationslängen der Kennwerte (höhere „patchiness“, Abb. 22).

Nach FRÖHLICH (1951) und RUBNER (1968, bd. zitiert in KORPEL 1995) ist die Ausgeglichenheit des Bodenzustandes infolge Stabilität und fortwährendem Humusreichtum Ursache dafür, dass in ausgedehnten Urwäldern auf verschiedenen Expositionen die gleichen Wald- und Bodentypen vorgefunden werden können. Offenbar erfolgt damit auch auf der Maßstabsebene von Waldlandschaften eine räumliche Homogenisierung des Humusgehaltes.

Die Größe der **Nugget-Varianz** hängt zunächst vom untersuchten *Parameter* ab. Während sie beim Humus-, C-, und N-Gehalt sowie der AKe und der Basen-, Ca-, und Mg-Sättigung hoch ist (z. T. > 70 %) und u. U. dazu führt, dass eine räumliche Autokorrelation nicht ermittelt werden kann (Fe), weisen z. B. der pH-Wert, die K-, Al- und Mn-Sättigung und das C/N-Verhältnis einen Nuggeteffekt von teilweise < 50 % auf. Unterschiede des Anteils nicht erklärbarer räumlicher Heterogenität im unteren Skalenbereich können teilweise mit der Löslichkeit zusammenhängen: Während sich durch die Bodenlösung ein eher allmählicher Gradient des pH-Wertes und der Sättigung leicht löslicher Elemente an der AKe ergibt, können aus strukturellen Gründen Merkmale, die in Verbindung mit der Festsubstanz des Bodens stehen, wie der Humusgehalt und die AKe, auch kleinräumig stärker variieren.



**Abb. 22:** Hemerobiespezifische Bestandesstrukturen (links) als mögliche Ursache unterschiedlicher Muster der Ausprägung von Bodeneigenschaften (rechts, ohne archivierte Muster).

**Fig. 22:** *Hemeroby specific stand structures (left) as a possible cause for different patterns of soil properties (right, without old patterns).*

In den *Naturwäldern* von Buche, Eiche und Kiefer ist der Anteil räumlich nicht erklärbarer Varianz des pH-Wertes geringer als in den Wirtschaftswäldern, wo zusammenhängende Strukturen offenbar zerstört wurden (z. B. durch Bodenbearbeitung), die prägenden Bestandesstrukturen kleinflächiger (z. B. Baumkronen, Lücken) oder von kürzerer Dauer sind (z. B. Durchforstungen, kurze Umtriebszeit). Für die Kiefernbestände stellt sich dieser Befund auch beim Nuggeteffekt der Sättigungsgrade verschiedener Elementen dar, ein geostatistischer Vergleich der Buchen- und Eichenflächen konnte für diese Parameter nicht erfolgen.

## 6 Fazit und weiterer Forschungsbedarf

Von drei, für das nordost-mitteleuropäische Flachland typischen Waldökosystemen grundwasserferner Sandböden wurden in je einer Natur- und Wirtschaftswald-Variante Kennwerte der Kompartimente Boden, Bodenvegetation, Bodenfauna und ober- sowie unterirdische Bestandesstruktur aufgenommen und auf unterschiedlichen Diversitätsebenen analysiert. Eine gewisse Unsicherheit des Variantenvergleichs entsprechender Baumarten besteht darin, dass auch bei sehr sorgfältiger Auswahl der bewirtschafteten Referenzbestände keine völlige Standortgleichheit mit den Naturwäldern gewährleistet werden konnte.

In fast allen Aspekten der oberirdischen Bestandesstruktur, Bodenvegetation und Wurzelverteilung erwiesen sich die jeweiligen Naturwälder als vorratsreicher, variabler bzw. heterogener. Die Regenwurmzönose war auf den Sandstandorten nur rudimentär ausgebildet und nicht geeignet, die Bestände hinsichtlich des Nutzungseinflusses zu differenzieren.

Hemerobieabhängige Unterschiede bodenkundlicher „Abundanz“-Merkmale, wie mittlerer Humusvorrat und mittlere Trockenrohdichte, konnten nicht determiniert werden, weil Differenzen zu gering bzw. die genaue Ausgangssituation unbekannt sind. Analog zur Bestandesstruktur, die sich differenzierter darstellt, weisen die Naturwälder höhere Variationskoeffizienten ihrer Bodeneigenschaften auf. Außerdem sind sie durch großflächigere Bodenmuster (größere Autokorrelationslängen) gekennzeichnet. Eine Ausnahme bilden die Variabilitäts- und Heterogenitätsmaße der Ofh-Mächtigkeit, des Humus-, C- und N-Gehaltes im Kiefern-Wirtschaftswald, die die entsprechenden Indices des Kiefern-Naturwaldes übertrafen. Als Ursache für die – mit Ausnahme o. g. Bodenparameter bei Kiefer – gleiche Tendenz von Natur- gegenüber Wirtschaftswald werden natürliche und meist großflächige, bestandesstrukturbedingte Musterbildungsprozesse einerseits und anthropogene, forstwirtschaftliche Einflüsse andererseits, die zur Fragmentierung führen, angenommen. Diese Einflüsse betreffen vor allem den Oberboden. Vertikale Diskontinuitäten der Merkmalsvariabilitäten und -muster sind schwer zu interpretieren und dürften teilweise mit der räumlich differenzierten Horizontierung (Entwicklungstiefe) zusammenhängen (z. B. Lage des Illuvialhorizontes). Mit der Kombination von Variationskoeffizienten und Autokorrelationslängen von Bodenmerkmalen eröffnet sich eine Möglichkeit, die (historische) Naturnähe eines Standortes auch ohne Analyse der aktuellen (oberirdischen) Bestandesstruktur – z. B. bei schlechter Vergleichbarkeit (Bestandesdichte, Waldentwicklungsphase, anthropogene oder katastrophische Überformung u. a.) – zu beurteilen.

Die Untersuchungsergebnisse können als Orientierungswerte der Bodenvariabilität und -heterogenität von Waldökosystemen entsprechender Hauptbaumarten auf Sandböden auf der Maßstabsebene im dm- bis m-Bereich gelten, müssen aber statistisch abgesichert werden. Dazu sollte unter Anwendung eines optimierten und konsistenten Probenahmedesigns (Stichprobenzahl, Probenahmeabstände, Beprobungstiefe, Parameterkollektiv) eine Erweiterung der Datenbasis erfolgen, indem weitere Bestände, auch anderer Standortstypen, untersucht werden.

## Danksagung

Wir danken der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG-Projekt RI 1219 / 1-1) und dem Bundesamt für Landwirtschaft und Ernährung (BLE-Projekt 05HS021/2) für die finanzielle Förderung. Frau Dr. habil. Monika Wulf (ZALF Müncheberg) verdanken wir Hinweise zu Auswahlkriterien für Referenzbestände. Herrn Alexander Russ (FH Eberswalde) möchten wir für die Kronenfotografie und -auswertung danken.

## Literatur

- AG BODEN (2005): Bodenkundliche Kartieranleitung. 5. Auflage, Hannover, In Kommission: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 438 S.
- AGAPOWA, L. (1998): Drawieński Park Narodowy. Przyroda województwa gorzowskiego. (Der Drawieński Nationalpark. Natur der Woiwodschaft Gorzów Wielopolski.) Gorzów Wielkopolski.
- AKIN, H., SIEMES, H. (1988): Praktische Geostatistik – Eine Einführung für den Bergbau und die Geowissenschaften. Springer, Berlin: 304 S.
- ANDERS, S., BECK, W., BOLTE, A., HOFMANN, G., JENSSEN, M., KRAKAU, U., MÜLLER, J. (2002): Ökologie und Vegetation der Wälder Nordostdeutschlands. Verlag N. Kessel, Oberwinter: 284 S.
- ANDERS, S.; HOFMANN, G., UNGER, S. (1985): Quantifizierung der Leistungspotenz natürlicher Standortproduktivkräfte für die Rohholzerzeugung anhand ökologischer Ertragsmodelle. Beitr. f. Forstwirtschaft. **19**: 97-109.
- BEGON, M., HARPER, J.L., TOWNSEND, C.R. (1991): Ökologie. Individuen-Populationen-Lebensgemeinschaften. Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, Berlin.
- BENS, O., BUCZKO, U., SIEBER, S., HÜTTL, R.F. (2006): Spatial variability of O layer thickness and humus forms under different pine beech-forest transformation stages in NE Germany. J. Plant Nutr. Soil Sci. **169**: 5-15.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O., LAUER, S. (1997): Räumliche Variabilität von Stoffkonzentrationen am Grundwasserspiegel bei einem grundwasserfernen Sandstandort unter Kiefern. Zeitsch. Pflanzenernähr. Bodenkd. **160**: 67-72.
- BUSSEMER, S., GÄRTNER, P., SCHLAAK, N. (1998): Stratigraphie, Stoffbestand und Reliefwirksamkeit der Flugsande im Brandenburgischen Jungmoränenland. *Petern. Geograph. Mittlg.* **142** (2): 115-125.
- CAMPBELL, B.D., GRIME, J.P., MACKEY, J.M.L. (1991): A trade-off between scale and precision in resource foraging. *Oecologia* **87**: 532-538.
- CASPER, B.B., JACKSON, R.B. (1997): Plant competition underground. *Annual Review Ecology and Systematics* **28**: 545-570.
- CASTIN-BUCHET, V., ANDRÉ, P. (1998): The influence of intensive thinning on earthworm populations in the litters of Norway spruce and Douglas fir. *Pedobiologia* **42**: 63-70.



- CUENDET, G. (1984): A comparative study of the earthworm population of four different woodland types in Wytham woods Oxford. *Pedobiologia* **26**: 421-439.
- CURRY, J.P. (2004): Factors Affecting the abundance of earthworms in Soil. In: EDWARDS, C.A. (ed): *Earthworm ecology*. Second edition. LLC Press: 91-112.
- DIERSCHKE, H. (1994): *Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden*. Ulmer Verlag, Stuttgart: 684 S.
- DPN (2006): www.dpn.pl, Internetzugriff am 07.07.2006.
- DRÖSSLER, L. (2006): *Struktur und Dynamik von zwei Buchenurwäldern in der Slowakei*. Dissertation, Göttingen: 104 S.
- DUNGER, W., FIEDLER, H.J. (Hrsg.) (1997): *Methoden der Bodenbiologie*. 2. Aufl., Fischer, Jena: 539 S.
- ELKATEB, T., CHALATURNYK, R., ROBERTSON, P.K. (2003): An overview of soil heterogeneity: quantification and implications on geotechnical field problems. *Can. Geotech. J. / Rev. can. geotech.* **40** (1): 1-15.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W., PAULISSEN, D. (1992): *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. *Scripta Geobotanica* **18**, 2. Aufl., Göttingen: 258 S.
- EMMER, I.M. (1997): Spatial variation of humus form characteristics and its implications for humus form research in monospecies *Pinus sylvestris* stands. *Lesnictví Forestry* **43** (11): 503-518.
- ETTEMA, C.H., WARDLE, D.A. (2002): Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (4): 177-183.
- FARLEY, R.A. FITTER, A.H. (1999): Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology* **87**: 688-696.
- FISZKAL, U. (2007): *Das Durchwurzelungsmuster in Reinbeständen der Traubeneiche (Quercus petraea Liebl.) – Beziehungen zur oberirdischen Bestandesstruktur und bodenökologischen Kennwerten*. Diplomarbeit, Eberswalde.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., LERTZMAN, K.P. (1999): *Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GADOW, K. v. (1999): *Waldstruktur und Diversität*. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **170** (7): 117-122.
- GAFA (2005): *Handbuch Forstliche Analytik. Loseblatt-Sammlung der Analysemethoden im Forstbereich*. Grundwerk 2005. Hrsg. vom Gutachterausschuss Forstliche Analytik (GAFA), Bonn, Göttingen.
- GEMESI, O., SKAMBRACKS, D., TOPP, W. (1995): Einfluss eines geregelten forstlichen Eingriffs auf die Besiedlungsdichte und den Streuabbau der Regenwürmer im Flysch der Tegerenseer Berge. *Forstwiss. Cbl.*: 272-281.
- GRAEFE, U., ELSNER, D.C., GEHRMANN, J., STEMPELMANN, I. (2002): Schwellenwerte der Bodenversauerung für die Bodenbiozönose. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellsch.* **98**: 39-40.
- GRAFF, O. (1984): *Unsere Regenwürmer: Lexikon für Freunde der Bodenbiologie*. 2. Auflage. Verlag M. & H. Schaper. Hannover.
- GREIFFENHAGEN, A. (2005): Einfluss der Humusaufgabe auf das Benetzungsverhalten und den Wasserhaushalt von Kiefernstandorten (Berlin). *Bodenökologie und Boden-genese* **37**, Selbstverlag, TU Berlin: 132 S.
- GRIGAL, D.F., MACROBERTS, R.E., OHMANN, L.F. (1991): Spatial variation in chemical properties of forest floor and surface mineral soil in the north central united states. *Soil Science* **151** (4): 282-290.
- GUO, D., MOU, P., JONES, R.H. (2004): Spatio-temporal patterns of soil available nutrients following experimental disturbance in a pine forest. *Oecologia* **138**: 613-621.
- HAEUPLER, H. (1982): *Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation*. Diss. Bot. **65**, Cramer, Vaduz: 268 S.
- HAMMER, S., ZEH, A. (2007): Einfluss von Landnutzungsform und -intensität sowie Bodenchemie auf Diversitätsindices der Regenwurmfaua (Lumbricidae) – Mit einem Vergleich der Habitatheterogenität zwischen Natur- und Wirtschaftswald von Rotbuche (*Fagus sylvatica*) sowie Traubeneiche (*Quercus petraea*). Diplomarbeit, Eberswalde.
- HEINRICH, U. (1994): *Flächenschätzung mit geostatistischen Verfahren – Variogrammanalyse und Kriging*. In: SCHRÖDER, W.; VETTER, L.; FRÄNZLE, O. (Hrsg.): *Neuere statistische Verfahren und Modellbildung in der Geoökologie*. Vieweg Umweltwissenschaften, Braunschweig, Wiesbaden: 145-144.
- HODGE, A. (2004): The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* **162** (1): 9-24.
- HOFMANN, G. (1997): *Mitteleuropäische Wald- und Forstökosystemtypen in Wort und Bild*. AFZ/Der Wald, Sonderheft: 90 S.
- HOFMANN, G., POMMER, U. (2005): *Potentielle Natürliche Vegetation von Brandenburg und Berlin*. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe Bd. **XXIV**. Hrsg. Ministerium für Ländliche Entwicklung, Umwelt und Verbraucherschutz des Landes Brandenburg, Landesforstanstalt Eberswalde, Potsdam: 316 S.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2006a): *Heterogenität und Musterbildung in Waldböden als Indikator für Biodiversität und Naturnähe*. DFG-Projekt RI 1219 / 1-1, Abschlussbericht, Fachhochschule Eberswalde: 141 S. + 41 S. Anlagen.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2006b): *Kleinräumige Heterogenität der organischen Bodensubstanz in Abhängigkeit von Naturnähe und Waldtyp*. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* **109**: 12-13.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2007a): Einfluss der Bestandesstruktur auf Bodenvegetation, Durchwurzelung und Eigenschaften des Mineralbodens. *Archiv f. Forstwes. u. Landsch.ökol.* **41** (4): 152-161.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2007b): *Entwicklung eines statistischen Designs zur Zweiten Bodenzustandserhebung (BZE 2), Teilprojekt 2: Untersuchungen zur kleinräumigen Variabilität*. BLE-Projekt 05HS021/2, Abschlussbericht, Fachhochschule Eberswalde: 93 S. + Anlagen.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2007c): *Kennzeichnung „naturnaher Böden“ anhand der Bodenvariabilität und -heterogenität als Ausdruck ökosystemarer Selbstorganisation*. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* **110** (2): 687-688.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2009): *Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe? 1. Bewertung der Natürlichkeit anhand verschiedener Kompartimente und Diversitätsebenen unter besonderer Berücksichtigung des Bodens (Literaturstudie)*. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **7**: 35-53.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W., ROLOFF, A. (2008): *Die räumliche Struktur der Feinwurzelsysteme in Reinbeständen von Rot-Buche (Fagus sylvatica L.), Trauben-Eiche (Quercus petraea [Matt.] Liebl.) und Wald-Kiefer (Pinus sylvestris L.) auf grundwasserfernen Sandböden Brandenburgs und Nordwest-Polens*. *Arch. f. Forstwes. u. Landsch.ökol.* **42** (1): 26-40.

- HUI, G.Y., ALBERT, M. (2004): Stichprobensimulationen zur Schätzung nachbarschaftsbezogener Strukturparameter in Waldbeständen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175** (10/11): 199-209.
- HUI, G.Y., GADOW, K. v. (2002): Das Winkelmaß. Herleitung des optimalen Standardwinkels. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **173** (10): 173-177.
- JÄRVINEN, E., HOKKANEN, T.J., KUULUVAINEN, T. (1993): Spatial heterogeneity and relationships of mineral soil in a boreal *Pinus sylvestris* stand. *Scandinavian Journal of Forest Research* **8**: 435-445.
- KALHOFF, M. (2000): Das Feinwurzelsystem in einem Kiefern-Eichen-Mischbestand: Struktur, Dynamik und Interaktion. *Diss. Botanicae*, Bd. **332**. J. Cramer, Berlin, Stuttgart: 199 S.
- KLINCK, U., FRÖHLICH, D., MEIWES, K.J. (2008): Zur Problematik der Quantifizierung von C- und N-Gehalten, C/N-Verhältnissen und C- und N-Vorräten der Humusaufgabe und des mineralischen Oberbodens. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **179** (1): 1-13.
- KOCH, TH. (2007): Einfluss des Humusgehaltes auf die Bodendichte in Abhängigkeit von Hauptbaumart und Bestandesstruktur. *Diplomarbeit*, Eberswalde: 67 S. + Anlagen.
- KOOP, H. (1982): Waldverjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandörtliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung. In DIERSCHKE, H. (Hrsg.): *Struktur und Dynamik von Wäldern*. Ber. Internat. Vereinigung für Vegetationskunde Rinteln, Vaduz: 235-275.
- KOPP, D., SCHWANECKE, W. (1994): Standörtlich-naturräumliche Grundlagen ökologiegerechter Forstwirtschaft. *Deutscher Landwirtschaftsverlag*, Berlin: 248 S.
- KORPEL, S. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*. Stuttgart, Jena, New York: 310 S.
- KOSAKOWSKI, A. (1999): Drawieński Park Narodowy Operat Glebowo-Siedliskowy Transekty glebowe. Tom I-III, ZAK-Prace Glaboznawczo-Urządzeniowe. Szczecinek.
- LAVERMAN, A.M., BORGERS, P., VERHOEF, H.A. (2002): Spatial variation in net nitrate production in a N-saturated coniferous forest soil. *Forest Ecology and Management* **161**: 123-132.
- LEGENDRE, P., FORTIN, M.-J. (1989): Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* **80**: 107-138.
- LEIBUNDGUT, H. (1993): *Europäische Urwälder. Wegweiser zur naturnahen Waldwirtschaft*. Paul Haupt, Bern, Stuttgart: 260 S.
- LFE (2001): *Schutzwald Schlaubetalereichen, Naturwald Fünfeichen*. Landesforstanstalt Eberswalde.
- LISKI, J. (1995): Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling. *Silva Fennica* **29** (4): 255-266.
- LISTER, A.J., MOU, P.P., JONES, R.H., MITCHELL, R.J. (2000): Spatial patterns of soil and vegetation in a 40-year-old Slash pine (*Pinus elliotii*) forest in the Coastal Plain of South Carolina. *Can. J. For. Res.* **30**: 145-155.
- MELLERT K.H., KÖLLING, C., RÜCKER, G., SCHUBERT, A. (2008): Kleinräumige Variabilität von Waldboden-Dauerbeobachtungsflächen in Bayern – Ein Beitrag zur Unsicherheitsabschätzung der BZE II. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **6**: 43-60.
- MEYER, P., POGODA, P. (2001): Entwicklung der räumlichen Strukturdiversität in nordwestdeutschen Naturwäldern. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **172** (12): 213-220.
- MÜHLENBERG, M. (1993): *Freilandökologie*. 3. Aufl., UTB, Quelle, Meyer Verlag, Heidelberg, Wiesbaden: 514 S.
- NORDSTRÖM, S., RUNDGREN, S. (1974): Environmental factors and lumbricid associations in southern Sweden. *Pedobiologia* **14**: 1-27.
- PALMER, M.W. (1990): Spatial scale and patterns of species environment relationships in hardwood forest of the North Carolina Piedmont. *Coenoses* **5**: 79-87.
- PAYER, M. (1997): *Materialien zur Forstwissenschaft. Kapitel 2: Das Ökosystem Wald*. 8. ZB VIII: Winterkalte Nadelwaldgebiete oder Taiga (= boreales Zonobiom). Fassung vom 19. Dezember 1997. URL: <http://www.payer.de/cifor/cif0210.htm>.
- PENNE, C., BÖTTCHER, J., AHRENDTS, B., DEURER, M. (2007): Räumliche Variabilität von C-Vorräten in der Humusaufgabe von Waldböden als Funktion der Kronendachstruktur. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* **110** (2): 763-764.
- PERSSON, T., RUDEBECK, A., JUSSY, J.H., COLIN-BELGRAND, M., PRIEMÉ, A., DAMBRINE, E., KARLSSON, P.S., SJÖBERG, R.M. (2000): Soil nitrogen turnover – mineralisation, nitrification and denitrification in European forest soils. In: SCHULZE, E.-D. (ed.): *Carbon and nitrogen cycling in European forest ecosystems*. *Ecological Studies* **142**: 297-329.
- POLOMSKI, J., KÜHN, N. (1998): *Wurzelsysteme*. Hrsg. Eidgen. Forsch.anst. f. Wald, Schnee u. Landsch., Birmensdorf, Haupt, Bern, Stuttgart, Wien: 290 S.
- PONGE, J.F., DELHAYE, L. (1995): The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* **20** (1): 24-32.
- PRETZSCH, H. (2002): *Grundlagen der Waldwachstumsforschung*. Paul Parey, Berlin: 414 S.
- RAKEI, A. (1991): *Wasserhaushalt eines Alt- und Jungkiefernbestandes auf Rostbraunerde des Grunewaldes (Berlin)*. *Diss.* TU Berlin.
- REHFUESS, K.E., KANTARCI, D. (1977): Einfluss von Meliorationsmaßnahmen auf die kleinräumige Variation von Waldbodeneigenschaften. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **140**: 677-688.
- REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview. In: REMMERT, H. (ed.): *The mosaic-cycle concept of ecosystems*. *Ecological Studies* **85**: 1-21.
- RIEDEL, T., MELLERT, K., RÜCKER, G., KÖLLING, C., SCHÄFFER, J., WILPERT, K., ELLINGER, M., HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2008): *Entwicklung eines statistischen Designs für die zweite Bodenzustandserhebung im Wald (BZE 2)* im Auftrag des Bundesministeriums für Landwirtschaft, Ernährung und Verbraucherschutz. FKZ 05HS021, Abschlussbericht: 303 S. Download: [http://www.worldforestry.de/img/download/RIEDEL\\_et\\_al\\_2008\\_BZE\\_Endbericht\\_ebook\\_geschuetzt.pdf](http://www.worldforestry.de/img/download/RIEDEL_et_al_2008_BZE_Endbericht_ebook_geschuetzt.pdf) (ohne Sonderanhänge)
- RIHA, S.J., JAMES, B.R., SENESAC, G.P., PALLANT, E. (1986a): Spatial variability of soil pH and organic matter in forest plantations. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **50**: 1347-1352.
- RIHA, S.J., SENESAC, G.P., PALLANT, E. (1986b): Effects of forests vegetation on spatial variability of surface mineral soil pH, soluble aluminium and carbon. *Water, Air, Soil Poll.* **31**: 929-940.
- RÜFFER, O. (2007): *Der Naturwald Kienhorst – ein typischer Vertreter des märkischen Kiefernwaldes?* In: MLUV Brandenburg: *Landesforstanstalt Eberswalde (Hrsg.): Die Kiefer im Nordostdeutschen Tiefland – Ökologie und Bewirtschaftung*. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe **XXXII**. Potsdam, Eberswalde: 482-496.
- SCHERZINGER, W. (1996): *Naturschutz im Wald*. Ulmer, Stuttgart: 448 S.

- SCHÖNING, I. (2005): Organic matter stocks in temperate forest soils: composition, radiocarbon age, spatial variability. Diss., Techn. Univ. München.
- SCHÖNING, I., TOTSCHKE, K.U., KÖGEL-KNABNER, I. (2006): Small scale spatial variability of organic carbon stocks in litter and solum of a forested Luvisol. *Geoderma* **136**: 631-642.
- SEA 95 (1996): Anleitung für die Standortserkundung im nordostdeutschen Tiefland (Standortserkundungsanleitung). Teile A-D, 2. Aufl. der SEA 1974, Schwerin, Eberswalde, 1996 (Teile A, B), 1997 (Teil C), 1996ff (Teil D).
- SEIDENGLANZ, D., BANDICK, C. (2006): Das Durchwurzelungsmuster in Reinbeständen von Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) und Waldkiefer (*Pinus sylvestris* L.). Diplomarb., Fachhochschule Eberswalde: 77 S.+45 S. Anlage.
- SEILER, J., MATZNER, E. (1995): Spatial variability of throughfall chemistry and selected soil properties as influenced by stem distance in a mature Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stand. *Plant and Soil* **176**: 139-147.
- SPIELVOGEL, S., PRIETZEL, J., KÖGEL-KNABNER, I. (2007): Die räumliche Variabilität der Vorräte verschiedener Kohlenstofffraktionen in einer Lockerbraunerde unter Fichte. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* **110** (2): 777-778.
- STÜBNER, H., HÖHNE, I., RÜFFER, O., LOCKOW, K.-W., PANKA, S., GROSSER, K.-H., RIEK, W., STROHBACH, B., HEISTERBERG, B., GRÜLL, M., KÄTZEL, R., DEGENHARDT, A., MÖLLER, K. (2000): Naturwälder und Naturwaldforschung im Land Brandenburg. Landesforstanstalt Eberswalde, Ministerium für Landwirtschaft, Umweltschutz und Raumordnung des Landes Brandenburg, Eberswalde und Potsdam.
- WAGNER, S. (1995): Strahlungsschätzung in Wäldern durch hemisphärische Fotos – Methode und Anwendung. *Ber. D. Forschungsz. Waldökosysteme Göttingen, Rhe. A.* **123**: 166 S.
- WEBSTER, R., OLIVER, M.A. (2001): *Geostatistics for Environmental Scientists. Statistics in Practice*, Wiley, Chichester: 271 pp.
- WESSOLEK, G., RIEK, W. (1997): Analysing and Modeling Spatio-Temporal Patterns of Plant Water Use of an old Pine Stand. In: Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung e.V. (Hrsg.): *ZALF-Berichte Nr. 31*: 29-38.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21** (2/3): 213-251.
- WULF, M., GROSS, J. (2004): Die Schmettau-Schulenburgsche Karte – eine Legende für das Land Brandenburg (Ostdeutschland) mit kritischen Anmerkungen. *Allg. Forst- u. Jagdztg.* **175** (10/11): 189-198.
- WULF, M., SCHMIDT, R. (1996): Die Entwicklung der Waldverteilung in Brandenburg in Beziehung zu den räumlichen Bedingungen. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **30** (3): 125-131.

submitted: 28.02.2008

reviewed: 28.10.2008

accepted: 02.02.2009

#### Autorenanschriften:

Dipl. Biol. Falko Hornschuch  
 Fachhochschule Eberswalde  
 Fachbereich für Wald und Umwelt  
 Alfred-Möller-Str. 1  
 16225 Eberswalde  
 E-Mail: [fhornschuch@fh-eberswalde.de](mailto:fhornschuch@fh-eberswalde.de)

Prof. Dr. Winfried Riek  
 Landesforstanstalt Eberswalde und  
 Fachhochschule Eberswalde  
 Fachbereich Wald und Umwelt  
 Alfred-Möller-Str. 1  
 16225 Eberswalde  
 Tel. 03334 - 65221  
 E-Mail: [Winfried.Riek@LFE-E.Brandenburg.de](mailto:Winfried.Riek@LFE-E.Brandenburg.de),  
[wriek@fh-eberswalde.de](mailto:wriek@fh-eberswalde.de)

## In ehrendem Gedenken an Dietrich Kopp

Michael Succow

Am 19. Mai 2008 verstarb Dr. habil. Dietrich Kopp nach kurzer Krankheit und bis zuletzt in Hoffnung auf Wiedergenesung. Ein Leben hat sich vollendet, im 88. Lebensjahr, ein Leben in ungewöhnlicher wissenschaftlicher Produktivität, mit großer menschlicher Wärme, Freundlichkeit, Hilfsbereitschaft, Geradlinigkeit, ein Leben, eingebettet in einen großen Wirkungskreis von ihm zugetanen Menschen. Sein Geist, sein Wissen, seine Ehrlichkeit, seine Verantwortung prägten Generationen forstlicher Standorterkunder im Osten Deutschlands, in der Landschaft forschender Wissenschaftler. Viele übernahmen seine Ideen, entwickelten sie fort, trugen sie weiter, setzten sie um.

Die Kopp'sche Methode der Landschaftsbetrachtung, seine Naturraumkunde mit dem Erfassen von Klimaform, Relief, Bodenform, Grund- und Stauwasserform und Vegetationsform auf topischer Ebene, jeweils getrennt nach Stamm- und Zustandseigenschaften und dann wieder zusammengefügt auf chorischer Ebene zum Mosaiktyp ist eine so kluge, so konsequente, so logische und so komplexe Betrachtung eines Naturraumes, einer Landschaft, wie wir sie heute mehr denn je brauchen. Daraus abzuleiten sind nachhaltige Nutzbarkeit, Belastbarkeit eines Naturraumes, d. h. Aussagen, die zunehmend zu Existenzfragen für die menschliche Zivilisation werden.

Für den Abschluss seines letzten großen Vorhabens, der Herausgabe der zweiten, gründlich zu überarbeitenden Auflage der „Naturräumlichen Grundlagen der Landschaftsnutzung“ hat seine Kraft nicht mehr ausgereicht. Widrige äußere Umstände hielten ihn immer wieder ab, die selbst gewählte große Aufgabe zum Abschluss zu bringen. Wie sehr hätten wir alle ihm das noch gewünscht. (Nun müssen wir es ohne ihn vollenden, aber ganz in seinem Sinne sein wissenschaftliches Vermächtnis erhalten, bewahren, weiterführen).

Sein Leben erscheint wie eine riesige, sich fortwährend vervollkommnende Bibliothek, die nun geschlossen ist. Wir können nur noch darin nachlesen: Seine Abhandlungen über Böden, Wälder, Landschaften, Fragen zweigübergreifender Landschaftsnutzung, seine Einsichten zum Landschaftswasserhaushalt, der Boden- und Landschaftsgenese. Seine Bibliothek war bis zuletzt offen, dynamisch, immer wieder neue Erkenntnisse, Anregungen aufgreifend, einbauend, fortentwickelnd.

In guter Erinnerung bleibt uns aber auch die Geselligkeit beim Zusammensein mit diesem so fröhlichen, so freundlichen, so anregenden, so tatkräftigen Menschen, sei es beim Durchmessen einer Landschaft, am Bodenprofil, im akademischen Disput oder in geselliger Runde beim Feiern von Festen. Seine Jubiläen führten uns nun schon seit seinem 60. Geburtstag in 5-jähriger Regelmäßigkeit immer wieder zusammen! Welch glückliche Fügung. – Und eigentlich hatten wir ja schon sein 90. Jubiläum 2011 im Auge. Denn, so meinten wir, 100 Jahre wären ihm angemessen! Aber das Schicksal wollte es anders.

Wie all seine getreuen, wackeren Standorterkunder emp-

finde ich es als ein großes Glück, an seiner Seite mitgewirkt haben zu dürfen: in Zeiten des Aufbauens, voller Freude und Hoffnungen, aber auch in bedrückenden Zeiten, der Verdrängung, der Enttäuschung.

Sein „Eile mit Weile“, seine Beständigkeit, sein Werben für die faszinierende Idee einer ganzheitlichen Naturbetrachtung, das Versuchen, immer wieder weitere Mitstreiter zu gewinnen, „Untermaßigkeit“ nicht zu akzeptieren, „Uhrmacher“, d. h. die an Einzelproblemen Gehefteten in den großen Zusammenhang zu führen, das sind Erfahrungen, die das Zusammensein mit Dietrich Kopp prägten, bereicherten.

Dietrich Kopp war auch mein Meister, wir begegneten uns vor über 30 Jahren in Eberswalde. Fachliches Ringen um das Verstehen der Natur, persönliche Sympathie, vielleicht auch unsere seinerzeitige Außenseiter-Position, abseits vom politischen Machtgerangel, brachten uns zusammen. Unser produktives Zusammenwirken war eher „subkutan“, denn so lehrte er uns damals, wenn etwas offiziell wird, geht die freie schöpferische Atmosphäre verloren. So arbeiteten wir „unbeaufsichtigt“ in der großen Natur, erkundeten Wälder, Seen



Abb. 1: Dr. habil. Dietrich Kopp im Gespräch mit Dr. Lebrecht Jeschke und Prof. em. Dr. Wolfgang Haber auf der Festveranstaltung anlässlich des 65. Geburtstages des Autors im April 2006 (Foto: R. Fronczek).

und Moore, hielten Zwiesprache mit Landschaften, deuteten Befunde, suchten nach Gesetzmäßigkeiten. Im Nachhinein gesehen war dies vielleicht unsere glücklichste Zeit.

Altersbedingt, in der Zeit der politischen Wende 1990, endete der aktive Dienst unseres Dietrich Kopp. Wir hegten die Hoffnung, dass Dietrich nun die wissenschaftlichen Anerkennungen erhalten würde, die ihm zu DDR-Zeiten weitestgehend versagt blieben: Der längst verdiente Professorentitel, auch die Würdigung mit dem Johann-Gottlieb-Pfeil-Preis. Mehrfache diesbezügliche Bemühungen unsererseits endeten in Enttäuschungen. Die erhofften „Wiedergutmachungen“ scheiterten. Sein Freund Prof. Dr. Alojzy Kowalkowski spricht in diesem Zusammenhang in seiner Laudatio für Dietrich Kopp zu seinem 80. Geburtstag (2001 in Greifswald) aus, was wir alle empfanden:

„Es ist zu bedauern, dass es Dietrich Kopp nicht vergönnt war, als Hochschullehrer wirken zu können und im akademischen Nachwuchs eine Schule zu begründen. Doch um ihn hat sich eine ständige internationale, auf dieselben Prinzipien orientierte Forschergruppe eingestellt, die verantwortlich seine innovativen Konzeptionen weiterentwickeln wird.“

Dietrich Kopp, dieser begnadete Naturforscher, litt seinerzeit (wie so mancher von uns) unter der totalen Verweigerung des Staates, Kontakte mit gleichrangigen Forschern der westlichen Welt aufzubauen, zu pflegen. Sein Wunsch, gegenwärtige periglaziale Landschaften zu schauen, das im nordostdeutschen Tiefland hypothetisch klug Erkannte in direkter Anschauung zu erleben, wurde ihm versagt. Aber dennoch: ein Mal konnten wir ihn, schon hoch betagt, in eine Permafrost-Landschaft entführen: Im Sommer 1995 im Rahmen einer Studentenexkursion nach Kirgistan in den Großen Tienschan, in die Hochflächen der Arabelcu Syrte, in über 4.000 m Höhe. Hier erlebte Dietrich Kopp endlich selbst Permafrostböden – 74 Jahre musste er dazu alt werden! – Seine tiefe Ergriffenheit, seine Freude, seine Begeisterung werden uns unvergesslich sein, auch wie dieser kleine zähe Mann nach kalter Nacht am Morgen aus dem Zelt kroch, die noch eisige Landschaft auf sich einwirken ließ, um uns dann am sich erwärmenden Tag das Phänomen des Permafrostes zu erklären. Wie stark hatte Dietrich Kopp die Studenten erfasst, wie sehr wurde er von ihnen verehrt, geachtet, wie gern kam er nach Greifswald an unser Institut zu Fachdiskussionen, zu Kollegen aus alten Zeiten, auch zu Vorlesungen, wie gern hätten wir ihn etwas näher an unserer Universität gehabt.

Stattdessen hatte er einen überdimensionierten Hof in Tews Woos zu erhalten. Unter diesen Umständen ist es für uns alle, die wir ihn näher kannten, um so beeindruckender, wie er unter schwierigen Bedingungen weiter Wissenschaft betrieb, immer wieder Hoffnung schöpfte, sein wissenschaftliches Werk doch noch zu vollenden.

Auch bewegten ihn mit dem Älterwerden zunehmend die immer offensichtlicher werdenden Folgen einer Welt des ungebremsten Wirtschaftswachstums, das die Basis der menschlichen Gesellschaft, das Naturkapital, kurzfristig aufzehrt, verspielt, das mit dem von ihm ausgelösten anthropogen bedingten Klimawandel und Biodiversitätsverlust die Zukunft in Frage stellt. Wir wollen ihm versprechen, sein Vermächtnis in Ehren zu halten, sein Werk fortzusetzen, seine wissenschaftlichen Leistungen wach zu halten. Denn diese bilden die Basis für eine dauerhaft umweltgerechte Landschaftsnutzung, dem einzig zukunftsfähigen Pfad der menschlichen Zivilisation! Der Erhalt der Funktionstüchtigkeit des Naturraumes hat

bei allen Formen der Landschaftsnutzung Priorität zu haben – um unserer und unserer Kinder Zukunft willen!