

Die Vegetation des Nationalparks Bayerischer Wald als Ausdruck von Standort und Walddynamik

– Jörg Ewald, Hans Jehl, Luisa Braun und Ernst Lohberger –

Zusammenfassung

Die Wälder des Nationalparks Bayerischer Wald sind seit 25 Jahren geprägt von ungelenkter Walddynamik nach großflächigen Störungen durch Windwurf und Borkenkäferbefall. Diese Entwicklung sowie neue Hypothesen zur potenziellen natürlichen Vegetation der sog. „Au-Fichtenwälder“ gaben Anlass zu einer pflanzensoziologischen Untersuchung. 181 Vegetationsaufnahmen, die sich gleichmäßig auf sechs Einheiten einer Vegetationskarte und sechs im Rahmen der Forstinventur kartierte Waldentwicklungsstadien verteilen, wurden mittels stratifizierter Zufallsauswahl lokalisiert und mittels Ordination und halbmanueller Tabellenarbeit analysiert. Die ökologische Interpretation der floristischen Muster erfolgte durch Korrelation mit Ellenberg-Zeigerwerten sowie mit am Standort gemessenen bzw. aus GIS abgeleiteten Umweltvariablen. Der floristische Hauptgradient wurde als Nährstoffgradient (v. a. Basenversorgung) identifiziert, gefolgt vom Temperatur- und Feuchtegefälle. Die Waldgesellschaften (*Galio-Fagetum*, *Luzulo-Fagetum*, *Calamagrostio-Fagetum*, *Calamagrostio-Piceetum*, *Luzulo-Abietetum*, *Galio-Abietetum*) lassen sich entlang dieser Gradienten anordnen und m.o.w. scharf trennen. Demgegenüber hatte das Waldentwicklungsstadium nur geringen Einfluss auf die Artenzusammensetzung. Lediglich Mortal- und Jugendstadium wiesen eine gewisse Häufung von nitrophytischen Störungszeigern auf, deren Frequenz auf basenreichen Standorten deutlich höher war. Das verbreitete Vorkommen von *Luzulo-* und *Galio-Abietetum* auf basenreichen Feuchtböden der Tal- und unteren Hanglagen wurde bestätigt. Die Informationen in der vorliegenden Standortskarte sind bzgl. des Basen- und Wasserhaushalts zu ungenau, um das Auftreten der Waldgesellschaften punktgenau vorherzusagen.

Abstract: The vegetation of Bavarian Forest National Park as an expression of site conditions and stand dynamics

Since ca. 25 yrs. the forests of Bavarian Forest National Parks have been subject to natural stand dynamics following large-scale disturbances by windfall and bark beetle infestation. This development as well as new hypotheses concerning the potential natural vegetation of the park gave rise to a systematic study of vegetation. 181 vegetation plots were localised based on a stratified random design securing balanced sampling of six major site types (vegetation map) and six stages of stand development (forest inventory), and analysed by ordination and semi-automatical table sorting. Vegetation patterns were interpreted by correlation with environmental variables measured on site and derived from GIS. The main vegetation gradient was attributed to nutrient (notably base cation) availability, followed by temperature and moisture gradients. The vegetation types (*Galio-Fagetum*, *Luzulo-Fagetum*, *Calamagrostio-Fagetum*, *Calamagrostio-Piceetum*, *Luzulo-Abietetum*, *Galio-Abietetum*) could be delimited more or less distinctly along these gradients. Stand dynamics had minor effects on the composition of ground vegetation, with only mortal and juvenile stages showing increased incidence of nitrophilous indicators of disturbance, which generally were more frequent on soils rich in base cations. The importance of hygrophilous *Abies alba* forests (*Luzulo-* and *Galio-Abietetum*) on relatively rich hygromorphic soils in valleys and on lower slopes was confirmed. The soil information in an existing site map proved to be too imprecise with respect to moisture and nutrient availability to allow exact prediction of vegetation types.

Keywords: mountain forest, phytosociology, site classification.
Mit 2 Beilagen.

1. Einleitung

Im Nationalpark Bayerischer Wald haben sich die Wälder in Folge von Sturmwürfen und Borkenkäferbefall in den vergangenen 25 Jahren stark verändert (HEURICH & JEHL 2001, HEURICH & NEUFANGER 2001). Anders als in Wirtschaftswäldern werden diese großflächigen, natürlichen Störungen als Teil der natürlichen Waldentwicklung akzeptiert und bleiben – entsprechend dem Leitziel „Natur Natur sein lassen“ – auf der überwiegenden Fläche ohne direkte menschliche Einflussnahme. Durch diese natürliche Walddynamik entstehen wieder Waldstrukturen, wie man sie aus Urwäldern kennt, und der mehr oder weniger stark vom Menschen geprägte (Altersklassen-)Wald wird allmählich abgelöst von Naturwäldern in unterschiedlichen Entwicklungsstadien (LEIBUNDGUT 1982). Bereits heute ist auf bedeutenden Flächen ein Vegetationsmosaik entstanden, in dem man die verschiedenen Entwicklungsstadien aller großflächig vorkommenden Waldgesellschaften nebeneinander antreffen kann.

In der pflanzensoziologischen Klassifikation wurden Wälder, von denen man annahm, sie befänden sich in einer Art Gleichgewicht, getrennt von störungsbedingten Schlagfluren und Vorwäldern (*Epilobietea*) abgehandelt (OBERDORFER 1992). Die Vorstellungen von der Vegetationsentwicklung nach großflächigen Störungen, wie Windwurf oder Insekten-Massenvermehrungen, waren geprägt von den Verhältnissen in Wirtschaftswäldern, wo auf die natürlichen Ereignisse stets forstliche Eingriffe (Windwurfaufarbeitung, Borkenkäferbekämpfung) folgten. Die vorliegenden Vegetationsbeschreibungen aus dem Nationalpark waren dieser Tradition verpflichtet (PETERMANN & SEIBERT 1979, HIERLMEIER 1999). Die Auswirkungen der Störungsdynamik auf die Vegetation wurden exemplarisch an Hand einiger Dauerbeobachtungsflächen ausgewertet (JONÁSOVÁ & PRACH 2008, FISCHER & FISCHER 2009).

Abgesehen von einigen syntaxonomischen und nomenklatorischen Änderungen (RENNWALD 2000) haben die Konzepte der meisten Waldgesellschaften seit PETERMANN & SEIBERT (1979) Bestand gehabt, was von der Reife der mitteleuropäischen Vegetationsklassifikation zeugt. Lediglich bei den Tannenwäldern hat die Monographie von WALENTOWSKI (1998) eine Neubewertung erforderlich gemacht, die wesentliche Implikationen für die potenzielle natürliche Vegetation des Nationalparks hat. Weder PETERMANN & SEIBERT (1979) noch HIERLMEIER (1999) hatten im Nationalpark Tannenwälder (*Vaccinio-Abietenion*, *Galio-Abietenion*) im Sinne von WALENTOWSKI (1998) ausgeschieden. Der Vegetationstyp des bodenfeuchten Tannenwaldes wurde im Rahmen der Natura 2000-Managementplanung des Nationalparks (KIENER et al. 2008) erstmals flächenmäßig ausgeschieden, ohne dass jedoch ausreichendes Aufnahmematerial erhoben werden konnte. Deshalb besteht besonderes Interesse an Vegetationsaufnahmen in feuchten Tannenwäldern.

Aus den dargelegten Gründen wird eine systematische Aufnahme und Auswertung von Vegetationsaufnahmen unterschiedlicher Entwicklungsstadien in den verschiedenen Waldgesellschaften des Nationalparks benötigt. Diese sollte nicht zuletzt einen Beitrag zur Beurteilung des Äsungspotentials für Reh und Rothirsch liefern (BRAUN 2009, DIRNBERGER 2010).

Der Nationalpark verfügt über umfassende Basisdaten, die in einem Geographischen Informationssystem (GIS) organisiert sind. Von besonderer Bedeutung für diese Arbeit sind die Standortskarte des Nationalparks (ELLING et al. 1972), die aus der Waldinventur abgeleitete Karte der Waldentwicklungsstadien (HEURICH & NEUFANGER 2005) sowie die im Rahmen der Natura 2000-Managementplanung erstellten Karten der aktuellen und potentiell natürlichen Vegetation und der FFH-Lebensraumtypen (KIENER et al. 2008). Diese flächendeckenden Vorausinformationen ermöglichten eine systematische Planung einer bezüglich der Standorte und Entwicklungsstadien repräsentativen Stichprobe von Vegetationsaufnahmen. Ihre Auswertung eröffnet erstmals einen unvoreingenommenen Blick auf die Vegetation, der unabhängig von subjektiven Anschauungen und Vorlieben der Bearbeiter ist (BOTTA-DUKÁT et al. 2007, CHIARUCCI 2007). Diese Ergebnisse können mit statistischen Verfahren als kontinuierliche Gefälle (Gradienten) dargestellt werden. Das schließt eine Klassifikation pflanzensoziologischer Einheiten und ihrer dynamisch bedingten Ausbildungen keineswegs aus (KENT & COKER 1992, DIERSCHKE 1994). Beide Herangehensweisen liefern Grundlagen für weitere ökologische Untersuchungen im Nationalpark.

Die vorliegende Arbeit verfolgte folgende Ziele:

1. Identifikation der wichtigsten floristischen Gradienten und Waldgesellschaften im Nationalpark,
2. standörtliche Interpretation von Gradienten und Vegetationseinheiten und
3. Herausarbeiten des spezifischen Einflusses von Störung und Waldentwicklung auf die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation.

2. Untersuchungsgebiet

Der Nationalpark Bayerischer Wald liegt im Osten Bayerns im Regierungsbezirk Niederbayern. Er gehört zum Naturraum 403 „Hinterer Bayerischer Wald“ innerhalb der Obereinheit D63 „Oberpfälzisch-Bayerischer Wald“. Mit einer Gesamtfläche von ca. 240 km² umfasst er einen bedeutenden Teil des von Nordwest nach Südost ziehenden Grenzgebirgskammes zwischen Bayern und der Tschechischen Republik, der auch die europäische Wasserscheide zwischen Nordsee (Moldau, Elbe) und Schwarzem Meer (Ilz, Donau) bildet.

Während der Gebirgszug auf der tschechischen Seite von weiten plateauartigen Verebnungen in einer Höhenlage von 1000 bis 1100 m ü. NN geprägt ist, fällt er auf der bayerischen Seite rasch mit mehr oder weniger steilen, ost-, süd- bis westexponierten Hängen ab; am Fuß des Gebirges finden sich ausgedehnte Talverebnungen. So finden sich die tiefsten Lagen des Nationalparks an dessen Südrand auf ca. 600 bis 700 m ü. NN (Kolbersbachtal, Täler von Großer und Kleiner Ohe), die höchsten bzw. markantesten Erhebungen bilden Großer und Kleiner Rachel (1453 m, 1399 m), Lusen (1373 m) und Großer Falkenstein (1312 m).

2.1. Geologie und Böden

Der Bayerische Wald gehört zur Moldanubischen Region innerhalb des großen Grundgebirgsmassivs der Böhmisches Masse. Es handelt sich um ein sehr altes, kristallines Gebirge mit runden Oberflächenformen, die sehr lange Zeit der Verwitterung und Abtragung ausgesetzt waren. Im Westteil des Nationalparkgebietes herrschen Gneise unterschiedlicher Ausprägung (ca. 500 Mio. Jahre), im Ostteil Granite der variskischen Ära (ca. 310–325 Mio. Jahre) vor. In den Eiszeiten entstanden in höheren Lagen Karwände, Zungenbeckenseen, Moränenwälle und ausgedehnte Blockmeere, in den Tälern wurden mächtige feinerdereiche Verfüllungen abgelagert (HAUNER 1980).

Dementsprechend findet man im Nationalparkgebiet v. a. saure bis stark saure Böden. Den bedeutendsten Teil (ca. 75 %) nehmen mehr oder weniger tiefgründige und skelettreiche Sand- und Lehm Böden (Braunerden) unterschiedlicher Mächtigkeit ein. In den Verebnungen der Hochlagen sind diese meist podsoliert und weisen in nur geringer Tiefe eine auffällig verdichtete, skelettreiche Schicht („Firnegrundschutt“ nach PRIEHÄUSSER 1928) auf. Mineralische und organische Nassböden (ca. 20 % Flächenanteil) finden sich in den verschiedensten Geländesituationen, wobei der Schwerpunkt in Verebnungen der Tal- und Hochlagen zu finden ist. Im Übergangsbereich von den Hoch- zu den Hanglagen prägen v.a. Fels- und Blockböden das Bild (Flächenanteil ca. 6 %).

2.2. Klima und Höhenstufen

Der Bayerische Wald besitzt ein raues Mittelgebirgsklima mit kühl-feuchten Sommern und langen, schneereichen Wintern. Die Jahresdurchschnittstemperaturen sinken von ca. 6,5°C in den unteren Hanglagen auf 3–4,5°C in den Hochlagen. In den großen Talverebnungen am Fuß des Gebirges kommt es in Strahlungsnächten zu Inversionen und Kaltluftansammlungen, dort muss in jedem Monat mit Bodenfrost gerechnet werden. Die Jahressumme des Niederschlags steigt von ca. 1200 mm in den Tälern bis auf ca. 1850 mm in den Hochlagen, wobei ein bedeutender Teil als Schnee fällt und Schneehöhen von 2,5 m keine Seltenheit sind.

Im Nationalpark werden nach ELLING et al. (1976) vier ökologische Höhenstufen unterschieden (Abb. 1), die sämtlich dicht bewaldet sind. In den Hanglagen bilden *Picea abies*,

Fagus sylvatica und *Abies alba* montane Bergmischwälder mit meist nur spärlich ausgebildeter Bodenvegetation (*Luzulo-Fagion*, selten *Fagion*). Oberhalb einer hochmontanen Stufe mit gras- und oft fichtenreichen Bergmischwäldern befinden sich die sog. Hercynischen Bergfichtenwälder (*Piceion*), in die nur vereinzelt *Acer pseudoplatanus* und *Sorbus aucuparia* eingesprengt sind. Auch in den von Wasserüberschuss und Frost geprägten Tallagen dominieren Nadelbäume (sog. „Au-Fichtenwälder“), wobei in jüngerer Zeit auf den mineralischen Nassböden ein höherer natürlicher Anteil der Tanne angenommen wird, die im Nationalpark durch Waldbewirtschaftung auf lediglich 2,6 % zu Gunsten der Fichte (67 %) zurückgedrängt wurde. Neben den höhenzonalen Gesellschaften finden sich weitere, flächenmäßig unbedeutende Waldgesellschaften wie Steinschuttwälder (*Tilio-Acerion*) und Kiefern-Moorwälder. Das nur 3 % ausmachende Offenland wird jeweils zur Hälfte von natürlich waldfreien Felsen und Mooren sowie von anthropogenen Wiesen und Weiden eingenommen.

2.3. Schutzstatus

Der Bayerische Wald wurde als erster deutscher Nationalpark 1970 mit ca. 130 km² errichtet. Nach einer Findungsphase wurde hier unter dem Motto „Natur Natur sein lassen“ der Schutz der natürlichen Eigendynamik zum obersten Ziel erklärt. So wurde bis Ende der achtziger Jahre ein Großteil der ursprünglichen Nationalparkfläche als Naturzone ohne direkte menschliche Einflussnahme ausgewiesen. Dieses Management-Konzept wurde 1983 und 1984 selbst angesichts von 173 ha Sturmschäden mit Unterstützung des damaligen Landwirtschaftsministers Dr. Hans Eisenmann bekräftigt und die in Folgejahren auflaufende Borkenkäfer-Gradation wurde in den Naturzonen nicht bekämpft. 1997 wurde der Nationalpark nach Nordwesten um die Staatswälder des ehemaligen Forstamtes Zwiesel erweitert, wo sich in mehreren kleinen Naturschutzgebieten die bedeutendsten Urwaldreste des Bayerischen Waldes befanden. Nach der sukzessiven Erweiterung der Naturzonen bis 2027 sollen 75 % der Parkfläche ohne menschliche Einflussnahme sein. Dadurch ergibt sich die in Mitteleuropa seltene Gelegenheit, natürliche Waldentwicklung nach großflächigen Störungen (bis heute über 5000 ha) wissenschaftlich zu beobachten. Mit der Ausweisung als Schutzgebiet unter der Vogelschutz- und der FFH-Richtlinie wurde der Nationalpark Teil des europäischen Natura 2000-Systems (KIENER et al. 2008).

2.4. Erforschungsgeschichte

Der Innere Bayerische Wald zählt zu den am spätesten besiedelten Landschaften Mitteleuropas. So sprachen Mitte des 19. Jahrhunderts Forstleute in „primitiven Operaten“ 80 % der Fläche als Urwald an (vgl. auch GÖPPERT 1868). Geologen leiteten die Erforschung des unzugänglichen Gebietes ein (WINNEBERGER 1851, GÜMBEL 1868, WAGNER 1897). SENDNER (1860) lieferte eine erste Vegetationsmonographie und THIEM (1906) untersuchte die ökologischen Höhenstufen am Rachel. In der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts lieferte PRIE-HÄUSSER (1928, 1970) wichtige Beiträge zur Geologie, Landschaftsökologie und Pflanzenwelt des Inneren Bayerischen Waldes.

Seit der Gründung wurde Forschung als wesentliche Aufgabe des Nationalparks (Anon. 1994) in mehr als 700 Projekten wahrgenommen. Neben der Inventarisierung der Naturlandschaft und dem Monitoring der Lebensgemeinschaften hat die Naturschutzforschung einen hohen Stellenwert.

Erste pflanzensoziologische Klassifikationen wurden in der Region von TRAUTMANN (1952) vorgenommen. PETERMANN & SEIBERT (1979) erstellten auf Basis von mehr als 1000 Vegetationsaufnahmen, deren genaue Positionen leider verschollen sind, Tabellen und eine Karte der aktuellen Vegetation. Zeitgleich führten ELLING et al. (1987) eine feinmaßstäbliche Kartierung der Böden, einschließlich geländeklimatologischer Untersuchungen durch, deren digitale Version bis heute zur Regionalisierung der Standortbedingungen genutzt wird. Waldzusammensetzung und Verjüngung wurden durch Forstinventuren (permanente Stichproben mit 200 m-Rasterweite) und Bestandeskarten dokumentiert, wobei die Methoden

sukzessive auf die Verhältnisse im Naturwald zugeschnitten und durch Fernerkundungsmethoden ergänzt wurden (HEURICH & NEUFANGER 2005, HEURICH 2008). Vegetationskundliche Dauerbeobachtung wird seit den Stürmen Mitte der 1980er Jahre auf ausgewählten Transekten betrieben (JEHL 2001, FISCHER & FISCHER 2009). Im Rahmen von vier Höhen transekten legten BÄSSLER et al. (2009) Dauerbeobachtungsflächen an, auf denen neben einer Vielzahl von Organismengruppen auch die Bodenvegetation untersucht wurde (BÄSSLER et al. 2010). Eine Aktualisierung der Waldgesellschaftskarte wurde im Rahmen der Natura 2000-Managementplanung erforderlich, die im Nationalpark mit über die Vorgaben von MÜLLER-KROEHLING et al. (2003) hinaus gehender Genauigkeit durchgeführt wurde. So erstellte E. Lohberger (in KIENER et al. 2008) auf Grundlage der Standortskarte und eigener Geländebezüge eine feinmaßstäbliche Karte der Waldlebensraumtypen, in welcher erstmals auch bodenfeuchte Tannenwälder ausgeschieden wurden.

3. Methoden

Ziel der Geländeaufnahmen war ein Satz von Vegetationsaufnahmen, der alle flächenmäßig bedeutsamen Waldgesellschaften in allen Stadien ihrer Waldentwicklung repräsentiert. Dafür erschien eine stratifizierte Zufallsstichprobe geeignet (EWALD et al. 2000, HIRZEL & GUIBAN 2002). Als Grundgesamtheit der Vorauswahl dienten die Inventurpunkte der Waldinventur (HEURICH & NEUFANGER 2005), die in einem Raster von 200 x 200 m im gesamten Nationalparkgebiet verteilt und dauerhaft vermarktet sind.

Die Inventurpunkte wurden durch Verschneidung im GIS (ArcMap 9.1) mit der Karte der aktuellen Vegetation (LOHBERGER in KIENER et al. 2008) folgenden flächenmäßig bedeutenden **Waldgesellschaften** zugeordnet (Abb. 1):

- *Abietetum* (Fichten-Tannenwald)
- *Calamagrostio-Fagetum* (hochmontaner Reitgras-Fichten-Buchenwald)
- *Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum* (subalpiner Reitgras-Fichtenwald)
- *Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum* (Au-Fichtenwald)
- *Galio-Fagetum* (montaner Waldmeister-Buchenwald)
- *Luzulo-Fagetum* (montaner Hainsimsen-Buchenwald)

Durch Verschneidung mit der digitalen Waldkarte (HEURICH & NEUFANGER 2004) wurden die Inventurpunkte außerdem einem der folgenden **Waldentwicklungsstadien** zugeordnet (Abb. 1):

- Jugendstadium (JS)
- Mortalstadium (MS)
- Plenterstadium (PS)
- Reifestadium (RS)
- Verjüngungsstadium (VS)
- Wachstumsstadium (WS)

Die Kombination der Vorabklassierung nach Waldgesellschaft und Stadium ergab $6 \times 6 = 36$ Straten. Allen zu einem Stratum gehörenden Punkten wurden mit einem Zufallsgenerator Ränge zugewiesen, von denen die ersten fünf jeweils mit Vegetationsaufnahmen belegt werden sollten, um eine Stichprobe von $n = 180$ Aufnahmen zu erreichen (Abb. 1).

Die ausgewählten Inventurpunkte wurden im Gelände mittels Karte und GPS lokalisiert. Entsprechende Verhältnisse vor Ort auf Grund von Unschärfen der Verschneidung oder raschen Absterbens seit der Waldinventur nicht mehr dem Waldentwicklungsstadium, wurden Punkte verworfen und der im Zufallsrang nächste angelaufen.

An jedem ausgewählten Inventurpunkt wurden vom Zentrum aus mit Kompass und Maßband 10 m-Diagonalen in alle vier Himmelsrichtungen gemessen und quadratische Flächen von 200 m² für die **pflanzensoziologische Aufnahme** abgesteckt. Erfasst wurden die Arten der Baum-, Strauch-, Kraut- und Mooschicht. Nach der visuell eingeschätzten Überlappung der Baumkronen wurden bis zu drei Baum-schichten unterschieden. Die Deckungsschätzung erfolgte nach der Dezimalskala von LONDO (1975): $<1\% = *1$; $1- <3\% = *2$; $3- <5\% = *4$; $5- <15\% = 1$; $15- <25\% = 2$; $25- <35\% = 3$; usw. Zusätzlich wurden die Gesamtdeckungen aller ausgeschiedenen Bestandesschichten in % geschätzt. Im Gelände unbestimmbares Pflanzenmaterial wurde mit Platzhaltern versehen, herbarisiert und im Labor nachbestimmt. Die Vegetationsaufnahmen wurden in eine relationale Datenbank (MS-Access) eingegeben. Taxonomische Konzepte und Nomenklatur der Sippen richten sich nach den Standardlisten von WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) für die Gefäßpflanzen und KOPERSKI et al. (2000) für die Moose, welche in der GermanSL digital verfügbar sind (JANSEN & DENGLER 2008).

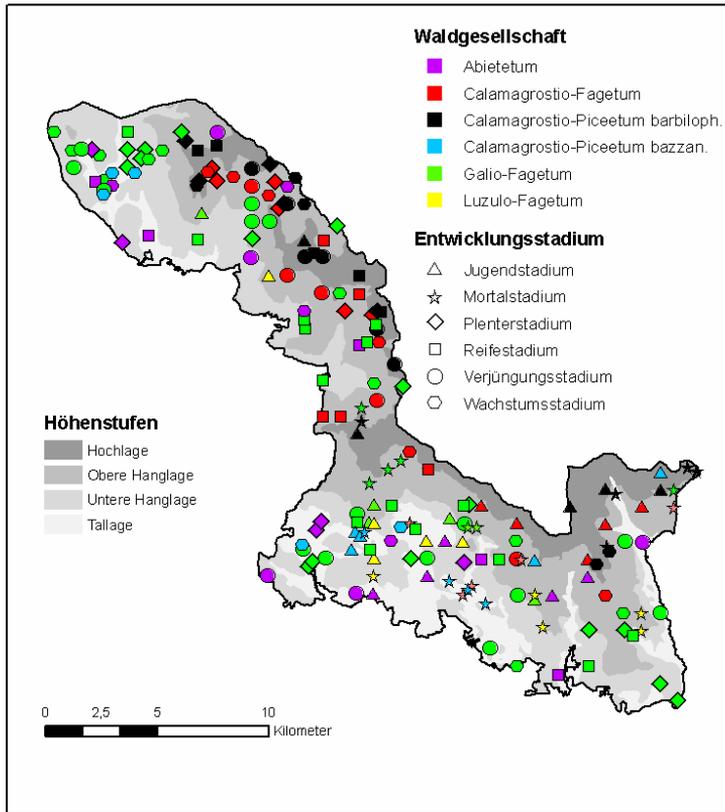


Abb. 1: Karte des Nationalparks mit Position der Vegetationsaufnahmen und ihrer Zugehörigkeit zu Straten der Vorauswahl.

Fig. 1: Map of the National Park with position of vegetation plots and their assignment to sampling strata.

Für die **multivariaten Auswertungen** wurde unter Verwendung von Deckungsklassenmitten eine Kreuzmatrix der Artenzusammensetzung der Bodenvegetation (Moos-, Kraut- und Strauchschicht, letztere beide unter Verwendung des Deckungsmaximums für jede Art zusammengefasst) erstellt (Bodenvegetationsmatrix; Zeilen: Aufnahmen; Spalten: Arten). Die Gesamtdeckungen aller Datensätze der Baumschicht wurden, unter Berücksichtigung wahrscheinlicher Schichtüberlappungen, kumuliert und ebenfalls in einer Kreuztabelle abgelegt (Baumschichtmatrix).

Für die **standortökologische Interpretation** von Vegetationstypen und Gradienten wurden folgende Variablen verwendet: Aus der Matrix wurden mittlere ungewichtete Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) für Licht, Temperatur, Reaktion, Feuchte und Nährstoffe berechnet. Die Gesamtdeckung der Baumschichten 1–3 (%; b_i) wurde nach der Formel

$$B_{1-3} = \left(\left(\frac{b_1}{100} + \frac{b_2}{100} - \frac{b_1}{100} * \frac{b_2}{100} \right) + \frac{b_3}{100} - \left(\frac{b_1}{100} + \frac{b_2}{100} - \frac{b_1}{100} * \frac{b_2}{100} \right) * \frac{b_3}{100} \right) * 100$$

kumuliert und zur Abschätzung der Belichtung der Bodenschichten verwendet. Aus der Baumschichtmatrix wurden nach dem selben Rechenverfahren die Gesamtdeckungen aller Laub- und Nadelbäume kumuliert. Meereshöhe, Hangneigung und Exposition wurden aus einem digitalen Geländemodell abgegriffen. Die Exposition wurde mit der Formel von BEERS et al. (1966) um den strahlungsbedingt optimalen Wert von $202,5^\circ$ gefaltet. Ein ordinaler Index für Wasserüberschuss (Hydromorphie) wurde durch Verschneidung mit der Standortkarte von ELLING et al. (1987) und Zuweisung der Bodenformen zu vier Stufen abgeleitet: 0 (anhydromorphe Mineralböden), 1 (Lehmböden mit Wasserzug), 2 (mineralische Nassböden, flache Niedermoore, Quellmoore), 3 (mächtige Nieder- und Übergangsmoore).

Die **floristische Ähnlichkeit** in der Bodenvegetationsmatrix wurde durch indirekte Ordination in Form kontinuierlicher Gradienten dargestellt. Auf Grund der Gradientenlängen wurde das Verfahren der Entzerrten Korrespondenzanalyse (DCA, HILL 1979b, McCUNE & MEFFORD 2006) gewählt. Die Ordinationsachsen wurden durch Projektion nominaler Variablen (Straten, Vegetationstypen) und durch Korrelation mit numerischen Variablen (Biplots) interpretiert. In der Bodenvegetationsmatrix wurde mittels Indicator Species Analysis (DUFRENE & LEGENDRE 1997) nach signifikanten Trennarten der Waldentwicklungsstadien gesucht.

Die **Bodenvegetationsmatrix** wurde durch **Tabellenarbeit** klassifiziert. Die Baumschichtmatrix wurde dabei nicht berücksichtigt, da sie weniger differenziert auf Standortgradienten reagiert und mutmaßlich stärker durch frühere Bewirtschaftung geprägt ist. Sie wurde als Teil der Umwelt der Bodenvegetation betrachtet und ihre Beziehung zur floristischen Gesamtstruktur wurde post hoc untersucht. Diese Bodenvegetationsmatrix wurde mit Hilfe von TWINSPAN (HILL 1979a, PC-ORD for Windows 5.10, McCUNE & MEFFORD 2006) vorsortiert, wobei an Hand der Deckung durch 3 Cutlevels (5, 25 und 50 %) bis zu vier Pseudoarten definiert werden. Im Zuge der folgenden manuellen Tabellenarbeit wurden Aufnahme- und Artengruppen bis zum Erreichen einer optimalen diagonalen Tabellenstruktur sortiert (DIERSCHKE 1994). Die **ökologische Interpretation** der Vegetationstypen wurde durch Projektion in den Ordinationsraum, durch Boxplots intervallskalierter Standortvariablen und durch Kreuztabellen gegen Karteneinheiten der Vorauswahl, Waldentwicklungsstadien, Bodenformen und Managementzonen (nominale Variablen) vorgenommen. Die resultierenden lokalen Vegetationseinheiten wurden, soweit möglich, unter Berücksichtigung ihrer Trennarten und ihrer Standortverhältnisse in das bestehende Klassifikationssystem von RENNWALD (2000) bzw. WALENTOWSKI et al. (2006) eingeordnet und benannt und mit anderen in der Region verwendeten Klassifikationsansätzen verglichen.

4. Ergebnisse

Im Folgenden werden die in der Tabellenauswertung ermittelten Vegetationstypen detailliert beschreiben und verglichen. Um den Text von der vielfachen Nennung langer Waldgesellschafts-Namen zu entlasten, führt Tab. 1 Buchstabenkürzel für alle Vegetationstypen ein, die aus den ersten Buchstaben des Assoziationsnamens (Großbuchstaben) sowie den Anfangsbuchstaben von Subassoziationen und Ausbildungen gebildet werden.

Tab. 1: Alphabetische Übersicht der Vegetationstypen mit Kurzlabels

Tab. 1: Alphabetical overview of vegetation types and their labels

BP	<i>Bazzanio-Piceetum</i>
BPp	<i>Bazzanio-Piceetum, Plagiochila</i> -Ausbildung
CF	<i>Calamagrostio-Fagetum</i>
CFo	<i>Calamagrostio-Fagetum, Oxalis</i> -Ausbildung
CFt	<i>Calamagrostio-Fagetum</i> , typische Ausbildung
CP	<i>Calamagrostio-Piceetum</i>
CPb	<i>Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum</i>
CPbs	<i>Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum, Sphagnum</i> -Ausbildung
CPbt	<i>Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum</i> , typische Ausbildung
CPf	<i>Calamagrostio-Piceetum, Fagus</i> -Ausbildung
CPfo	<i>Calamagrostio-Piceetum, Fagus</i> -Ausbildung, <i>Oxalis</i> -Unterausbildung
CPft	<i>Calamagrostio-Piceetum, Fagus</i> -Ausbildung, typische Unterausbildung
GA	<i>Galio-Abietetum</i>
GAe	<i>Galio-Abietetum equisetetosum</i>
GF	<i>Galio-Fagetum</i>
GFc	<i>Galio-Fagetum circaeetosum</i>
GFt	<i>Galio-Fagetum typicum</i>
LA	<i>Luzulo-Abietetum</i>
LAd	<i>Luzulo-Abietetum deschampsietosum</i>
LF	<i>Luzulo-Fagetum</i>
LFo	<i>Luzulo-Fagetum oxalidetosum</i>
LFt	<i>Luzulo-Fagetum typicum</i>

4.1. Gradienten der Artenzusammensetzung

Die Entzerrte Korrespondenzanalyse lieferte zwei gut interpretierbare Achsen (Abb. 2). Achse 1 (Eigenwert 0,402, Gradientenlänge 3,934) stellte ein Gefälle von Säurezeigern bzw. Nadelwaldarten (*Vaccinium myrtillus*, *Deschampsia flexuosa*, *Dicranum scoparium*, *Barbillophozia lycopodioides*) hin zu anspruchsvolleren Arten (*Acer pseudoplatanus*, *Anemone nemorosa*, *Lamium montanum*, r^2 auf Achse 1 > 0,2) dar. Entlang dieser Achse nahmen Reaktions- ($r^2 = 0,634$), Nährstoff- (0,559), Temperaturzahl (0,462) und die Deckung von Laubbäumen (0,315) zu. Dem Gefälle der Arten entsprach eine Anordnung der Assoziationen von CP/BP über CF/LA, LF/GA zu GF.

Entlang der Achse 2 (Eigenwert 0,320, Gradientenlänge 3,217) nahmen Feuchtezeiger wie *Sphagnum girgensohnii* ($r^2 = 0,34$), *S. squarrosum* (0,216) und *Cardamine amara* (0,203) ab und gegenläufig die Verjüngung von *Fagus sylvatica* (0,314) zu. Entlang von Achse 2 nahmen Laubbaumanteil ($r^2 = 0,493$) und Gesamtbaumschichtdeckung (0,207) zu und gegenläufig die Bedeutung hydromorpher Bodenformen (0,485), die Feuchtezahl (0,428) und die Lichtzahl (0,349) ab. Dem entsprach ein Gefälle von Vegetationstypen der Feuchtwälder (BP/LA/GA/GFc) hin zu Waldgesellschaften anhydromorpher Böden (CP, CF, LF, GFt).

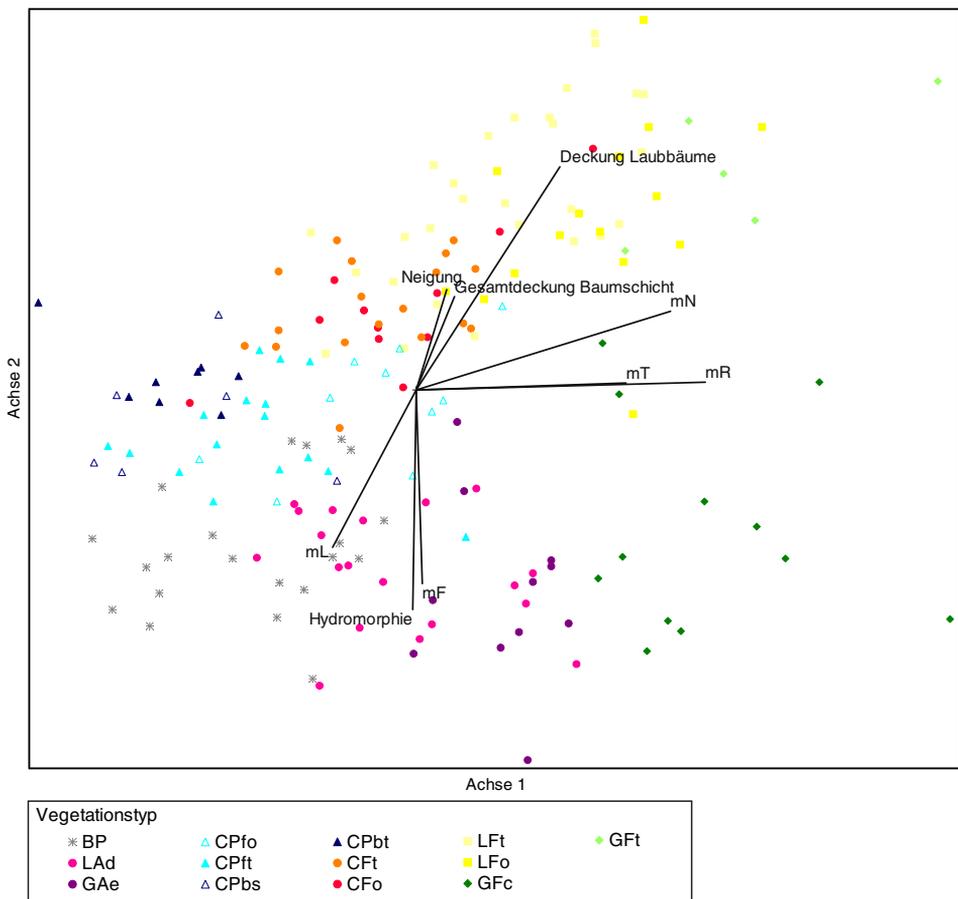


Abb. 2: Ordination (DCA) der Bodenvegetation (wurzeltransformiert); post hoc Korrelation (Schwellenwert für Darstellung: $R^2 = 0,2$) mit numerischen Variablen als Vektoren dargestellt (Biplot).

Fig. 2: DCA-Ordination of ground vegetation (square-root transformed cover); post hoc correlation (cutoff $R^2 = 0,2$) with numerical site variables displayed as vectors (biplot).

Die Waldentwicklungsstadien waren in der DCA-Ordination nicht als Aufnahmegruppen erkennbar, was darauf schließen ließ, dass ihre floristische Differenzierung deutlich schwächer ist als die der standortbedingten Waldgesellschaften. Multiple Permutation ($A = 0,020$, $p < 0,001$) und Zeigerartenanalyse erbrachten jedoch für Mortalstadium und Jugendstadium auf der einen und alle übrigen Stadien auf der anderen Seite signifikante floristische Unterschiede: So erwiesen sich *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium*, *Galeopsis tetrabit* agg., *Sambucus racemosa* und *Rubus fruticosus* agg. als Trennarten gestörter Waldzustände.

4.2. Gliederung der Waldgesellschaften

Die beiden in der Ordination gefundenen Gradienten bestimmten auch die Anordnung von Aufnahmen und Trennarten in der Vegetationstabelle. Optimale Trennartengruppen erhielt man, wenn man, dem Ordinationsdiagramm im Uhrzeigersinn folgend, links die Feuchtwälder saurer Standorte (BP, LA, GA) gruppierte, die Hochlagen-Nadelwälder des CP daneben stellte (Tab. 2a, Beilage) und von dem sich anschließenden CF zu LF und GF fortschritt (Tab. 2b, Beilage).

Auf der Ebene der ersten TWINSPAN-Teilung wurden jene Aufnahmen abgetrennt, die *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa*, *Deschampsia flexuosa* und *Lycopodium annotinum* (d *Piceion*) enthielten. Dem komplementären Aufnahmekollektiv fehlen eigene Trennarten, jedoch fällt auf, dass es sich fast ausschließlich um Aufnahmen mit dominanter Buche in der Baumschicht handelt. Innerhalb der „*Piceion*-Gruppe“ wurde nach dem Vorkommen weiterer Nadelwaldarten, insbesondere Moosen (*Sphagnum girgensohnii*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*) untergliedert. Innerhalb der „moosreichen Nadelwald-Gruppe“ erlaubten mehrere Trennartengruppen eine Differenzierung zwischen feuchten und frischen Standorten sowie innerhalb der feuchten Standorte eine Abstufung nach dem Basenhaushalt. Anspruchsvolle Sickerfeuchtezeiger traten auch in buchendominierten Wäldern ohne Nadelwaldarten im rechten Teil der Tabelle (Tab. 2b) auf.

Die störungsbedingten *Rubus idaeus*-Ausbildungen der Waldgesellschaften wurden, soweit vorhanden, rechts neben die typischen Aufnahmen gestellt. Die anschließende Besprechung der Waldgesellschaften folgt mit wenigen Ausnahmen der Anordnung in der Vegetationstabelle. Ihre räumliche Verteilung ist Abb. 3, die standörtliche Differenzierung ist Abb. 4 und 5 sowie Tab. 6 zu entnehmen.

4.2.1. Hygrophile Nadelwälder

In der Tabelle bilden die hygrophilen, torfmoosreichen Nadelwald-Aufnahmen auf Grund ihrer reichen Ausstattung mit Trennarten eine deutliche Gruppe, die sich von links nach rechts nach dem Basenangebot differenzieren. Diese Waldgesellschaften bilden den Komplex der sog. „Au-Fichtenwälder“ und sind nach ELLING et al. (1987) durch das Zusammentreffen von Wasserüberschuss im Boden mit reliefbedingten Temperaturinversionen (Spätfrostgefährdung) geprägt. Die Auswertung zeigt, dass die seit PETERMANN & SEIBERT (1979) übliche pflanzensoziologische Zuordnung zum *Soldanello*- bzw. *Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum* der Vielfalt der beteiligten Waldgesellschaften nicht gerecht wird. Neben bodensauren Moorfichtenwäldern nehmen artenreiche Wälder, die vor allem im Falkensteingebiet auch hohe *Abies*-Anteile aufweisen können, erhebliche Flächen ein (KIENER et al. 2008). Die im Folgenden angewandte trophische Gliederung der Tannenwälder orientiert sich an WALENTOWSKI (1998) und WALENTOWSKI et al. (2006). Mit zunehmendem Basenangebot verbessern sich die Lebensbedingungen für Stickstoffzeiger, die von der verstärkten Mineralisation nach Windwurf und Borkenkäferbefall profitieren, und der Anteil der *Rubus idaeus*-Variante steigt an.

4.2.1.1. Fichtenwälder der Moore (Tab. 2a, Sp. 1–21)

Das *Bazzanio-Piceetum* (BP; Bild 1) umfasst die torfmoosreichen Fichten-(Tannen-)wälder ohne Beteiligung nährstoffanspruchsvoller Arten. *Picea abies* bildet nicht selten mehrschichtig strukturierte Bestände, in seltenen Fällen treten *Abies alba* und *Fagus sylvatica*

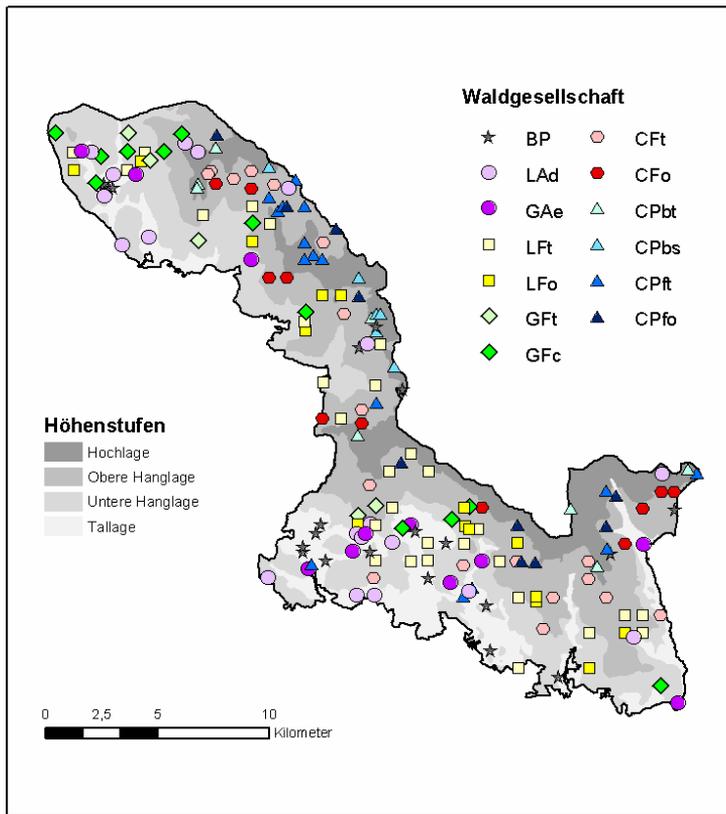


Abb. 3: Punktkarte der Vegetationstypen im Nationalpark.

Fig. 3: Point map of vegetation types in the National Park.

hinzu. Mit *Sphagnum capillifolium*, *S. magellanicum* und *Vaccinium vitis-idaea* besitzt der Vegetationstyp eine kleine Gruppe von Trennarten, die nur sehr zerstreut in anderen Nadelwaldgesellschaften vorkommen. In der Bodenvegetation sind, mit absteigender Stetigkeit, *Vaccinium myrtillus*, *Picea abies*, *Dicranum scoparium*, *Sphagnum girgensohnii*, *Bazzania trilobata*, *Calamagrostis villosa*, *Sorbus aucuparia*, *Dryopteris dilatata*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Dicranodontium denudatum*, *Abies alba* und *Polytrichum formosum* hochstet (in mehr als 50 % der Aufnahmen) vertreten.

In der *Plagiochila asplenoides*-Ausbildung (Tab. 2a, Spalten 11–21) sind Aufnahmen mit etwas nährstoffbedürftigeren Trennarten der Tannenwälder zusammengefasst. Die Artenkombination könnte auch als *Vaccinio vitis-idaea-Abietetum* (vgl. WALENTOWSKI 1998) klassifiziert werden, wovon jedoch auf Grund des Fehlens von *Abies* in der Baumschicht abgesehen wird. Von diesem Untertyp gibt es eine störungsbedingte Ausbildung mit *Rubus idaeus* und *Epilobium angustifolium*.

4.2.1.2. Fichten-Tannenwälder der sauren Gleyböden (Tab. 2a, Sp. 22–40)

Das *Luzulo-Abietetum deschampsietosum* (LAd; Bild 1) umfasst moosreiche Fichten- und Fichten-Tannenwälder, in denen zahlreiche Nadelwaldarten in Kombination mit Sickerfeuchtezeigern auftreten. Neben dieser Artenkombination ist das Fehlen betont basiphiler Feuchtezeiger gegenüber dem GA diagnostisch. *Picea abies* herrscht in den Baumschichten der Bestände vor, *Abies alba* ist in einem Viertel der Aufnahmen als Baum vertreten und *Fagus sylvatica* ist gelegentlich im Unterstand beteiligt. Hochstete Arten der Bodenvegeta-

tion sind, geordnet nach absteigender Stetigkeit, *Calamagrostis villosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Picea abies*, *Sphagnum girgensohnii*, *Oxalis acetosella*, *Dicranum scoparium*, *Sorbus aucuparia*, *Dryopteris dilatata*, *Fagus sylvatica*, *Polytrichum formosum*, *Abies alba*, *Maianthemum bifolium*, *Pleurozium schreberi*, *Athyrium filix-femina*, *Sphagnum palustre*, *Luzula sylvatica*, *Rhizomnium punctatum*, *Soldanella montana*, *Carex brizoides*, *Bazzania trilobata* und *Rubus idaeus*. 40 % der Aufnahmen sind auf Grund des Auftretens von Störungszeigern der *Rubus*-Variante zuzuordnen (Spalten 33–40).

4.2.1.3. Fichten-Tannenwälder basenreicher Quellhorizonte (Tab. 2a, Sp. 41–51)

Das *Galio-Abietetum equisetetosum* (GAe; Bild 2) ist durch Fichtenbestände mit gelegentlicher Beteiligung von *Abies alba* und *Fagus sylvatica* an der Baumschicht vertreten. In dieser Gesellschaft treten mit *Impatiens noli-tangere*, *Ajuga reptans*, *Petasites albus*, *Carex remota* und *C. sylvatica* hygrophile *Fagetalia*- sowie mit *Myosotis palustris*, *Chaerophyllum hirsutum*, *Lysimachia nummularia* und *Cirsium palustre* *Calthion*-Arten zu einer reichen Ausstattung mit Nadelwaldarten. Die Gesellschaft teilt sich diese diagnostischen Arten mit dem GFc. Neben den genannten Trennarten sind, geordnet nach absteigender Stetigkeit, *Calamagrostis villosa*, *Sorbus aucuparia*, *Picea abies*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris dilatata*, *Circaea alpina*, *Cardamine amara*, *Sphagnum girgensohnii*, *Equisetum sylvaticum*, *Fagus sylvatica*, *Abies alba*, *Dicranum scoparium*, *Rubus idaeus*, *Athyrium filix-femina*, *Polytrichum formosum*, *Epilobium montanum*, *Sphagnum palustre*, *S. squarrosum*, *Caltha palustris*, *Galium palustre*, *Dicranodontium denudatum*, *Thuidium tamariscinum* und *Trientalis europaea* höchstet in der Bodenvegetation vorhanden. Zwei Drittel der Aufnahmen sind der Störungs-Variante mit *Rubus* zuzuordnen (Sp. 45–51).

4.2.2. Wälder der Hochlagen

Oberhalb ca. 1.000 m gehen die buchenreichen Bergmischwälder in Gesellschaften über, in denen *Picea abies* und die Nadelwaldarten *Vaccinium myrtillus*, *Calamagrostis villosa*, *Deschampsia flexuosa* und *Lycopodium annotinum* die Vegetation eindeutig bestimmen, selbst wenn *Fagus sylvatica* gelegentlich an der Baumschicht beteiligt ist. Die Vegetationstabelle zeigt die große Ähnlichkeit dieser Wälder mit den feuchten Nadelwäldern der Tal-lagen. Allerdings treten die zahlreichen Trennarten von BP, LA und GA in den Hochlagen nur sporadisch auf, so dass sich in der Ordination eine klare Abgrenzung der beiden Gesellschaftsgruppen entlang der zweiten DCA-Achse ergibt. Mit *Athyrium distentifolium* und *Blechnum spicant* haben die Hochlagen-Nadelwälder nur schwache absolute Trennarten.

In der Vegetationstabelle zeichnen sich drei Haupttypen von Hochlagenwäldern ab: Eine zu den Tannenwäldern vermittelnde, moosreiche Ausbildung des CP ohne subalpine Trennarten (CPf, Tab. 2a, Sp. 62–77), das CP mit subalpinen Trennarten (CPb, Sp. 78–91) und das buchenreiche CF (Tab. 2b, Sp. 1–18).

4.2.2.1. Subalpine Fichtenwälder (Tab. 2a, Spalten 62–91)

Das *Calamagrostio villosae-Piceetum* (CP; Bild 2) umfasst Fichtenwälder mit den Trennarten *Barbilophozia lycopodioides*, *Homogyne alpina*, *Ptilidium ciliare* und *Galium hircynicum*, wovon nur letztere Art weniger als 50 % Stetigkeit erreicht. Weitere höchstete Arten sind, geordnet nach absteigender Stetigkeit, *Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis villosa*, *Dicranum scoparium*, *Picea abies*, *Polytrichum formosum*, *Luzula sylvatica*, *Dryopteris dilatata*, *Vaccinium myrtillus*, *Plagiothecium laetum* var. *curvifolium*, *Sorbus aucuparia*, *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Athyrium distentifolium*, *Brachythecium starkei* und *Dryopteris carthusiana*.

Das CP gliedert sich weiter in eine *Sphagnum girgensohnii*-Ausbildung mit hygrophilen Trennarten, die auf Feuchtrohhumus schließen lassen, und eine trennartenlose Ausbildung. In letzterer waren zwei Aufnahmen der gestörten *Rubus idaeus*-Variante zuzuordnen.



Bild 1: Bodensaure Nadelwälder der feuchten Tallagen; a. Verjüngungsstadium eines Moor-Fichtenwaldes (*Bazzanio-Piceetum*); b. Windwurflücke in Reifungsstadium eines Tannen-Fichtenwäldes auf saurem anmoorigen Gley (*Luzulo-Abietetum*).

Foto 1: Acidophytic coniferous forests of moist valley floors; a. rejuvenation stage of a bog spruce forest (*Bazzanio-Piceetum*); b. windthrow gap in mature stage of a fir-spruce forest on acid, half-boggy gley soil (*Luzulo-Abietetum*).



Bild 2: a. Reifungsstadium eines Fichten-Tannenswaldes auf basenreichem Gley (*Galio-Abietetum equisetetosum*) mit kleinteiligem Mosaik aus Kräutern und Zwergsträuchern; b. Durch Borkenkäferbefall abgestorbener Hochlagen-Fichtenwald (*Calamagrostio-Piceetum*) mit Reitgras-Fazies.

Foto 2: a. Mature stage of a spruce-fir forest on base rich gley (*Galio-Abietetum equisetetosum*) with intricate mosaic of herbs and dwarf shrubs; b. upland spruce forest with dominant reedgrass (*Calamagrostio-Piceetum*) killed by bark beetle infestation.

4.2.2.2. Hochmontane Mischwälder

Neben den durch einige Kennarten gekennzeichneten subalpinen Fichtenwäldern des CP sind zwischen 900 und 1.200 m floristisch schwach gekennzeichnete Nadelmischwälder weit verbreitet. Diese Wälder zerfallen klar in eine moosreiche Fichtenwaldgesellschaft (CPf, hochmontane Ausbildung mit einzelnen Buchen, Tab. 2a, Sp. 51–61) und einen buchenreichen Fichtenmischwald (CF, Tab. 2b, Sp. 1–29). Diese Differenzierung gründet sich nicht in erster Linie auf die Dominanzverhältnisse der Baumschicht, sondern auf die Trennarten der *Sphagnum girgensohnii*-Gruppe, die im CF fast vollständig fehlen.

4.2.2.2.1. Hochmontane Nadelmischwälder (Tab. 2a, Spalten 52–61)

Beim *Calamagrostio-Piceetum*, *Fagus*-Ausbildung (CPf) handelt es sich um moosreiche Fichtenwälder, in denen baumförmige *Fagus sylvatica* sporadisch, baumförmige *Abies alba* dagegen nicht vorkommt. Reich mit Trennarten der *Vaccinium myrtillus*-(*Piceion*-) und der *Sphagnum girgensohnii*-Gruppe ausgestattet, fehlen diesem Vegetationstyp die Feuchte- und Nässezeiger der Tallagen-Abieteten. Hochstete Arten sind, geordnet nach absteigender Stetigkeit, *Picea abies*, *Vaccinium myrtillus*, *Dryopteris dilatata*, *Dicranum scoparium*, *Calamagrostis villosa*, *Polytrichum formosum*, *Sorbus aucuparia*, *Sphagnum girgensohnii*, *Fagus sylvatica*, *Luzula sylvatica*, *Dicranodontium denudatum*, *Deschampsia flexuosa* und *Oxalis acetosella*.

Innerhalb der Gesellschaft ist nach dem Vorkommen der Frischezeiger *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Prenanthes purpurea*, *Thelypteris phegopteris* und *Gymnocarpium dryopteris* eine *Oxalis*-Ausbildung (CPfo, Sp. 52–61) von einer Typischen Ausbildung (CPft, Sp. 62–77) zu unterscheiden. Rund ein Viertel der Aufnahmen ist der gestörten *Rubus idaeus*-Variante zuzuordnen.

4.2.2.2.2. Hochmontane Buchen-Fichten-Mischwälder (Tab. 2b, Spalten 1–29)

Das *Calamagrostio villosae-Fagetum* (CF; Bild 3) hebt sich durch die Trennarten der *Vaccinium myrtillus*-Gruppe deutlich gegen das LF ab. *Fagus sylvatica* ist in der oberen Baumschicht oft dominant und steter als *Picea abies*. Mit diesem Laubholzreichtum geht eine schwache Ausstattung mit Nadelwaldarten, insbesondere Moosen einher, die die Gesellschaft klar von den Abieteten und Piceeten abhebt. Die Artenarmut dieser Gesellschaft kommt u. a. in der kurzen Liste der hochsteten Arten zum Ausdruck (geordnet nach absteigender Stetigkeit): *Picea abies*, *Vaccinium myrtillus*, *Fagus sylvatica*, *Dryopteris dilatata*, *Sorbus aucuparia*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Calamagrostis villosa*, *Oxalis acetosella* und *Luzula sylvatica*.

Innerhalb des CF ist nach dem Vorkommen von Frischezeigern eine Typische (CFt) und eine etwas frischere *Oxalis acetosella*-Ausbildung (CFo) zu unterscheiden. Knapp ein Drittel der Aufnahmen ist der Störungsvariante mit *Rubus idaeus* zuzuordnen und wurde in Mortal- und Jugendstadien mit rudimentärer Baumschicht erhoben.

4.2.3. Buchennischwälder der montanen Hanglagen

In den naturnahen Bereichen der montanen Hanglagen des Nationalparks bilden buchenreiche Bergmischwälder die natürliche Vegetation. In Folge der sauer verwitternden Ausgangsgesteine ist das *Luzulo-Fagetum* die wichtigste Bergmischwaldgesellschaft, die jedoch floristisch ausschließlich negativ gekennzeichnet ist. Das seltene *Galio odorati-Fagetum* hebt sich durch die *Dryopteris filix-mas*-Gruppe als basiphytischer Vegetationstyp schwach gegen das *Luzulo-Fagetum* ab.

4.2.3.1. Buchennischwälder stark saurer Braunerden (Tab. 2b, Spalten 30–73)

Das Gros der buchenreichen Bestände in den montanen Hanglagen des Nationalparks gehört zum *Luzulo-Fagetum*. Ausgesprochene Nadelwaldarten fehlen hier ebenso wie basiphile Laubwaldarten. Neben Verjüngungspflanzen der Baumarten *Fagus sylvatica*, *Picea*



Bild 3: Durch Borkenkäfer abgestorbene Fichtengruppe im hochmontanen Buchenmischwald (*Calamagrostio-Fagetum*).
 Foto 3: Group of spruce trees killed by bark beetle attack in high montane mixed beech forest (*Calamagrostio-Fagetum*).

abies und *Sorbus aucuparia* gehört lediglich *Dryopteris dilatata* zum hochsteten Bestand dieser artenarmen Gesellschaft.

Wie in CP und CF sind eine Typische (LFt, Sp. 30–58) und eine Subassoziatio *oxalidetosum* frischerer Standorte (LFo, Sp. 59–73; Bild 4) zu unterscheiden. Nur 7 der 44 Aufnahmen waren der Störungsvariante mit *Rubus idaeus* zuzuordnen (Sp. 54–58 sowie 69–73).

4.2.3.2. Buchenmischwälder basenreicher Böden

Das *Galio odorati-Fagetum* (GF; Bild 4) ist vom LF durch eine kleine, von *Dryopteris filix-mas* angeführte Trennartengruppe (*Lamium montanum*, *Conocephalum conicum*, *Viola reichenbachiana*, *Galium odoratum*) unterscheidbar. In der Ordination stehen die Aufnahmen dieser Gesellschaft ganz rechts und bilden den basiphytischen Pol der ersten DCA-Achse. Hochstete Arten sind, geordnet nach absteigender Stetigkeit, *Fagus sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Sorbus aucuparia*, *Athyrium filix-femina*, *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus*, *Lamium montanum*, *Galeopsis tetrabit* agg., *Polytrichum formosum*, *Dryopteris dilatata*, *Rubus idaeus*, *Atrichum undulatum*, *Rhizomnium punctatum*, *Dryopteris filix-mas*, *Stellaria nemorum*, *Abies alba*, *Anemone nemorosa*, *Ajuga reptans*, *Dicranum scoparium* und *Myosotis palustris*.

Das GF untergliedert sich in eine sehr artenarme, gegen LF nur schwach abgegrenzte Typische (GFt, Sp. 86–90) und eine artenreiche, hygrophytische Subassoziatio (GFc, Sp. 74–85). Letztere teilt alle ihre Trennarten mit den hygrophytischen Tannenwäldern.



Bild 4: Montane Buchenmischwälder; a. unterwuchsarmes Wachstumsstadium des *Luzulo-Fagetum* mit Resten von Uraltbäumen; b. Reifungsstadium des *Galio odorati-Fagetum* mit Bergahorn und *Dryopteris filix-mas*.

Foto 4: Montane mixed beech forests; a. growth stage poor in understorey in *Luzulo-Fagetum* community with old growth relics; b. mature stage of *Galio odorati-Fagetum* with sycamore and *Dryopteris filix-mas*.

4.2.3.2.1. Buchenmischwälder basenreicher Quellhorizonte (Tab. 2b, Spalten 74–85)

Das *Galio odorati-Fagetum circaetosum* (GFc) vereint Basiphyten der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe mit den Frische- und Feuchtezeigern der *Soldanella montana*-, *Juncus effusus*- und *Impatiens noli-tangere*-Gruppen. Die Nähe zu den Tannenwäldern kommt in der Ordination durch niedrige Werte auf DCA-Achse 2 zum Ausdruck. Allerdings zeigt die Position auf Achse 1 den schwach basiphilen Charakter des GF, in dem die sonst so verbreiteten Nadelwaldarten der *Vaccinium myrtillus*-Gruppe zurücktreten. Zwei Drittel der Aufnahmen gehören zur *Rubus idaeus*-Variante der Gesellschaft (Sp. 77–85).

4.2.3.2.2. Buchenmischwälder mäßig saurer Braunerden (Tab. 2b, Spalten 86–90)

Das *Galio odorati-Fagetum typicum* (GFt) ist nur durch 5 Aufnahmen in dieser Studie vertreten und muss als ausgesprochen seltene Gesellschaft gelten. Auf dieser schmalen Datenbasis ist eine genauere floristische Kennzeichnung nicht sinnvoll.

4.3. Standörtliche Differenzierung

4.3.1. Relief und Bestandesstruktur

Mit Meereshöhen von über 1.100, meist über 1.200 m sind die subalpinen Hochlagenfichtenwälder des CPbt deutlich herausgehoben (Abb. 4). Die torfmoosreiche Ausbildung befindet sich an der Obergrenze der hochmontanen Stufe. CPft und CF kennzeichnen die hochmontane Stufe zwischen 1.000 und 1.200 m. LF und GF besiedeln die montanen Hanglagen, während BP, LA und GA in den Tallagen um 800 m konzentriert sind. BP hat Nebenvorkommen in der hochmontanen Stufe und LA ist auch in der montanen Stufe nicht selten. GFc befindet sich bevorzugt an der unteren Grenze der montanen Hanglagen zu den Tälern hin.

Bei der Hangneigung gibt es zwar recht starke Überlappungen zwischen den Typen, aber die Bindung von BP, LA und GA an schwach geneigte Täler und der Schwerpunkt von LF und GF an mehr als 10° steilen Hängen ist deutlich erkennbar.

Durch die systematische Berücksichtigung der Mortal- und Jugendstadien variiert die Gesamtdeckung der Baumschichten in allen Einheiten stark, sie ist aber in der Einheit LF deutlich, in den übrigen buchendominierten Typen CF und GF tendenziell höher als in den nadelbaumdominierten Einheiten. Da Buchen von den Absterbeprozessen verschont bleiben, fehlen in den Laubwald-Vegetationstypen baumschichtfreie Bestände völlig.

4.3.2. Zeigerwerte

Die Vegetationseinheiten unterscheiden sich systematisch nach ihren mittleren Ellenberg-Zeigerwerten (Abb. 5). So weisen die Aufnahmen des GF mehrheitlich Reaktionszahlen zwischen 4 und 5, die der Tannenwälder und des *Luzulo-Fagetum* zwischen 3 und 4 und die der übrigen Einheiten Reaktionszahlen um 3 auf. In der Vegetationstabelle steigt die Reaktionszahl in zwei Staffeln von links nach rechts an: So sind die feuchten Nadelwälder BP, LA und GA auf der linken, die höhenzonalen Klimaxgesellschaften CP, CF, LF und GF auf der rechten Seite jeweils nach aufsteigender Reaktionszahl angeordnet.

Mit Feuchtezahlen zwischen 5,5 und 6,5 heben sich Tannenwälder und GFc deutlich von den übrigen Einheiten ab. Die Hochlagenfichtenwälder (CP) weisen tendenziell höhere Feuchtezahlen auf als die Buchenwaldeinheiten CF, LF und GFt.

Mit Temperaturzahlen unter 3 sind die Hochlagenfichtenwälder deutlich von den anderen Vegetationstypen abgesetzt. In der Tabelle nehmen die Temperaturzahlen von dieser zentralen Einheit aus nach links bis zum GAe um eine Stufe, nach rechts bis zum GFt um bis zu zwei Stufen zu, wobei auf beiden Seiten die Mittelstellung der hochmontanen Einheiten CPf und CF deutlich wird. Trägt man die Temperaturzahl gegen die Meereshöhe auf, so wird die thermische Benachteiligung der feuchten Nadelwälder BP, LA und GA („Au-Fichtenwälder“) gegenüber auf vergleichbarer Meereshöhe liegenden Buchenwäldern um ca. eine Temperaturzahlstufe deutlich.

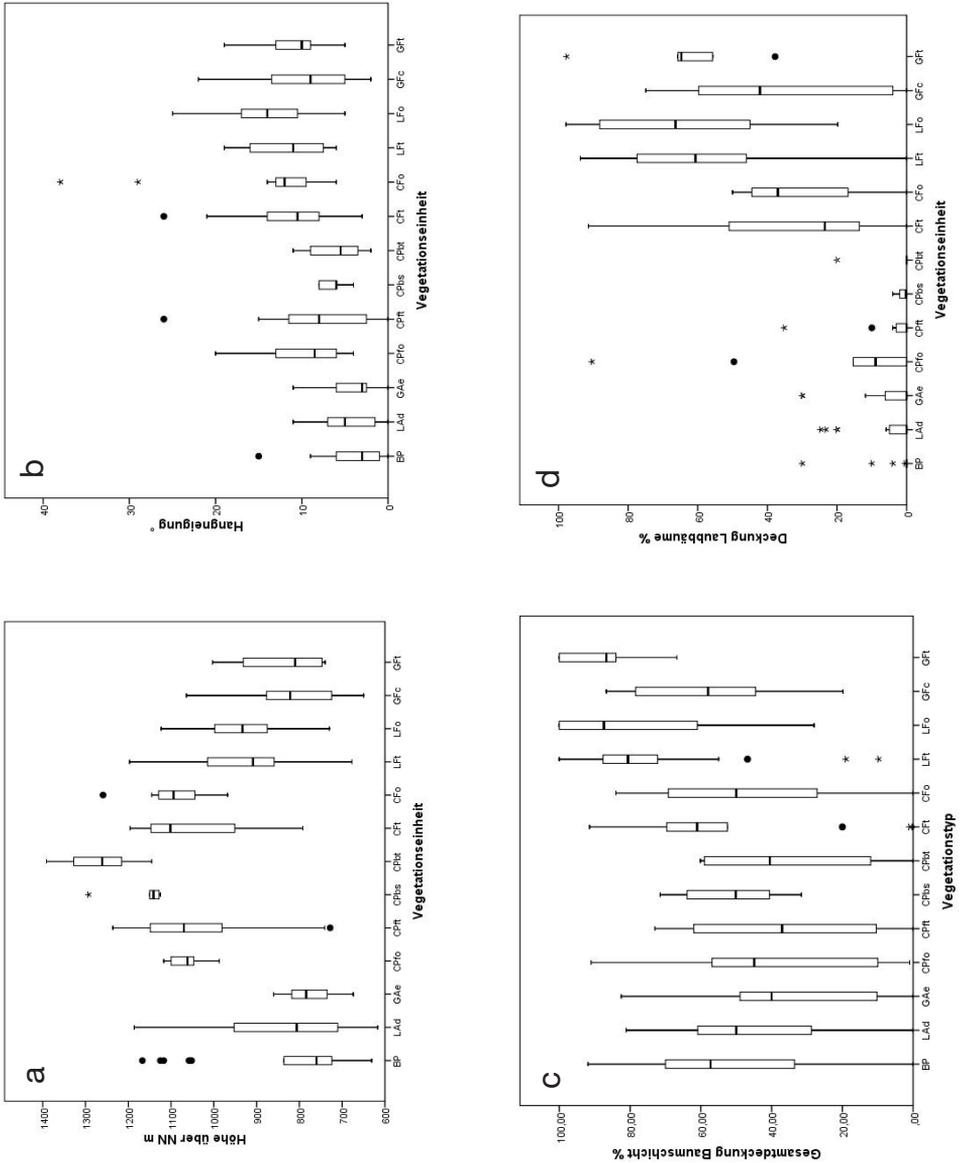


Abb. 4: Vergleich der Vegetationstypen nach Meereshöhe (a), Hangneigung (b), kumulativer Deckung der Baumschichten (c) und kumulativer Deckung von Laubbäumen in den Baumschichten (d).

Fig. 4: Comparison of vegetation types with respect to elevation (a), slope inclination (b), cumulative cover of tree layer (c) and cumulative cover of deciduous trees (d).

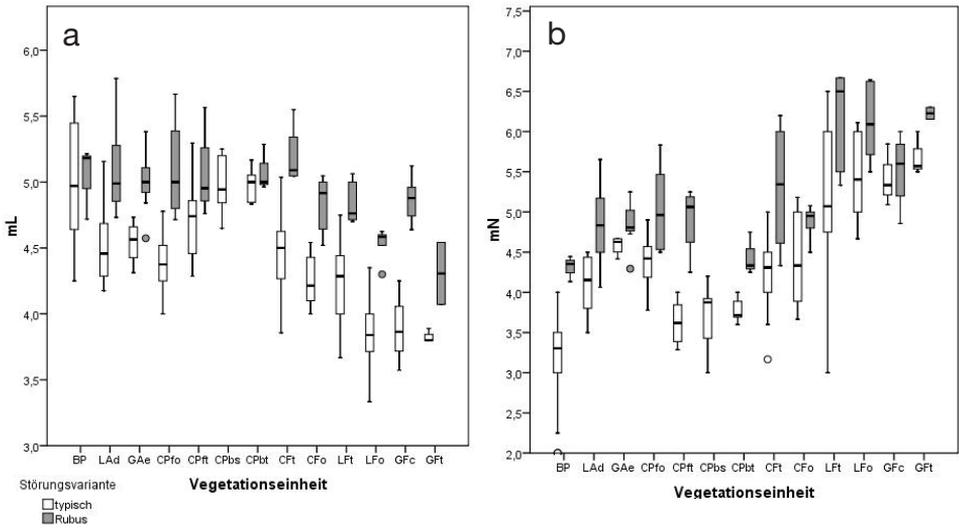


Abb. 6: Vergleich der Vegetationstypen und ihrer Störungsvarianten nach Ellenberg-Zeigerwerten für a: Licht (mL); b: Nährstoffe (mN).

Fig. 6: Comparison of vegetation types and their disturbed variants with respect to Ellenberg indicator values for a: light (mL); b: nutrients (mN).

Tab. 3: Korrelation (Spearman-Koeffizient) zwischen Ellenberg-Zeigerwerten und Standortvariablen; Irrtumswahrscheinlichkeit * < 0,05, ** < 0,001.

Tab. 3: Rank correlation (Spearman coefficient) between Ellenberg indicator values and environmental variables; significance levels * < 0,05, ** < 0,001.

	mT	mF	mR	mN	BD	KD	LD	Neig	Höh	Hyd
mL	-,254**	,211**	-,144	-,240**	-,668**	-,052	-,686**	-,368**	,148	,362**
mT	1,000	,338**	,715**	,368**	,221**	-,150	,307**	,025	-,487**	,126
mF		1,000	,250**	-,059	-,237**	,108	-,317**	-,289**	-,246**	,588**
mR			1,000	,693**	,042	-,292**	,259**	,142	-,316**	,037
mN				1,000	,088	-,523**	,466**	,427**	-,041	-,255**
BD Baumschicht Deckung					1,000	,362**	,723**	,321**	-,156	-,308**
KD Koniferendeckung						1,000	-,237**	-,215**	-,184	,195**
LD Laubbaumdeckung							1,000	,530**	-,024	-,478**
Neig Neigung								1,000	,459**	-,464**
Höh Höhe									1,000	-,428**
Hyd Hydromorphie										1,000

Licht- und Nährstoffzahlen zeigen Unterschiede zwischen den Vegetationstypen, vor allem aber zwischen den ungestörten Typischen und den gestörten *Rubus*-Varianten (Abb. 6). Der Abstufung der Baumschichtdeckung entsprechend findet man in Nadelwäldern um bis zu eine Stufe höhere Lichtzahlen als in den Buchenwäldern. Die Abstufung der Nährstoffzahlen verläuft ähnlich wie die der Reaktionszahlen, allerdings sind LF und GF bezüglich mR unterschiedlich, weisen jedoch vergleichbare N-Zahlen zwischen 5 und 5,5 auf.

Die *Rubus*-Varianten weisen durchgehend deutlich höhere Licht- und Nährstoffzahlen auf. Besonders große Sprünge machen nach Störung die Lichtzahlen in Buchenwäldern (0,5 Einheiten) und die Nährstoffzahlen in Nadelwäldern (teilweise > 1 Einheit).

Zwischen den Zeigerwerten, insbesondere aber zwischen Temperatur- und Reaktionszahl und zwischen Reaktions- und Nährstoffzahl bestehen enge Zusammenhänge (Tab. 3). Die Korrelationen zwischen Zeigerwerten und gemessenen Umweltvariablen entsprechen der Erwartung. So ist die Lichtzahl negativ mit der Baumschichtdeckung, die Feuchtezahl positiv mit der Hydromorphiestufe, die Nährstoffzahl negativ mit der Koniferendeckung und die Temperaturzahl negativ mit der Meereshöhe korreliert. Die Reaktionszahl ist mit den verfügbaren Standortdaten (Höhe, Nadel-/Laubbaumdeckung) nur lose korreliert.

4.4. Verschneidung der Waldgesellschaften mit Karten

In diesem Abschnitt wird die Verteilung der zu einem Vegetationstyp gehörigen Vegetationsaufnahmen auf die Einheiten verschiedener Karten untersucht.

4.4.1. Karte der aktuellen Vegetation, Waldentwicklungsstadien und Nationalparkzonen

Die Vegetationsaufnahmen wurden an Inventurpunkten angelegt, welche nach der Karte der aktuellen Vegetation (LOHBERGER in KIENER et al. 2008) Waldgesellschaftstypen zugeordnet waren. Tab. 4 zeigt die Beziehung zwischen den Vegetationseinheiten der Karte und denen der Vegetationstabelle. Demnach wurden für 57 % der Aufnahmen die kartierten Einheiten bestätigt. Die Übereinstimmung zwischen Karte und Aufnahmeklassifikation nahm in der Reihung *Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum* (81 %), *Luzulo-Fagetum* (80 %), *Calamagrostio-Fagetum* (56 %), *Galio-Fagetum* (46 %), Tannenwälder (40 %), *Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum* (37 %) ab. Die Masse der Fehlzuordnungen fand zwischen Tannenwäldern und *Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum* statt. Fasst man diese Typen zu einer Gruppe „Au-Fichtenwälder“ zusammen, so erhöht sich die Trefferquote auf 78 %. 50 % des kartierten *Galio-Fagetum* wurde auf Grund des Fehlens anspruchsvoller Arten dem *Luzulo-Fagetum* zugeordnet. Das *Calamagrostio-Fagetum* wurde zu 32 % der Einheit CPf, zu 19 % dem LF zugeordnet.

Analysiert man die Übereinstimmung ausgehend von der Vegetationstabelle, so lagen alle als CFbs und GFt klassifizierten Aufnahmen in der richtigen Kartiereinheit. Relativ hohe Übereinstimmung bestand auch beim CPbt (88 %), GFc (67 %), CFo (64 %), CPft (63 %), CFt (61 %), LFt (59 %) und BP (52 %). Dagegen waren fast die Hälfte des LFo als *Galio-Fagetum* und 42 % des LAd als *Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum* kartiert worden. Die Aufnahmen des CPfo waren über alle kartierten Nadelwaldgesellschaften und das *Calamagrostio-Fagetum* verteilt.

Das Probeflächendesign erzwang eine gleichmäßige Verteilung der Aufnahmen auf die Waldentwicklungstypen (Tab. 5). Der Zusammenhang zwischen WET und dem Auftreten von Störungszeigern ist deutlich: So wurden die Aufnahmen des Jugend- und Mortalstadiums mehrheitlich den *Rubus idaeus*-Varianten zugeordnet, die der übrigen Stadien mehrheitlich den Typischen Varianten ohne Störungszeiger, wobei der Anteil von *Rubus*-Stadien mit zunehmendem Bestandesschluss immer mehr zurückging. Jugend- und Mortalstadien sind in den Vegetationseinheiten CFfo und CFo auffallend über-, in CPbs und GFc auffallend unterrepräsentiert. In der Einheit GFc sind Störungszeiger der *Rubus*-Gruppe auch in den ungestörten WET fast omnipräsent.

In der Naturzone ohne Totholzräumung wurden von insgesamt 99 Aufnahmen 45 % *Rubus*-Varianten zugeordnet, in der Randzone mit Räumung waren es 46 % von 28 Aufnahmen. In der Entwicklungs- und Erholungszone (n = 51) wurden kaum Mortalstadien aufgenommen und der Anteil von *Rubus*-Varianten betrug nur 6 %.

4.4.2. Standortkarte

Die Verteilung der Vegetationsaufnahmen auf die Bodentypen der Standortkarte von ELLING et al. (1987) läßt eine deutliche Teilung in hygrophytische (BP, LA, GA, GFc) und mesophytische Waldgesellschaften (CP, CF, LF, GFt) erkennen, wobei die Einheiten CPfo und GFc sich bodenkundlich besonders heterogen darstellen. Die Verteilung auf unterschiedliche Nassböden spiegelt in unscharfer Weise die Zunahme von Nährstoffversorgung

Tab. 4: Übereinstimmung zwischen Vegetationskarte (Zeilen) und Klassifikation der Vegetationsaufnahmen (Spalten); Angaben in % der Aufnahmezahl; erste Ziffer bezogen auf Karteneinheiten (Zeilen); zweite Ziffer bezogen auf Einheiten der Vegetationstabelle (Spalten).

Tab. 4: Match between units of vegetation map (lines) and classification of vegetation plots (columns); figures in % of plots; first figure relates line totals, second figure to column totals.

Vegetationstyp	BP	LAd	GAe	CPfo	CPft	CPbs	CPbt	CFt	CFo	LFt	LFo	GFc	GFt
Karteneinheit	n	21	19	11	10	16	8	18	11	29	15	12	5
Calamagrostio-Piceetum	30	37/52	27/42	23/64	7/20	3/6						3/8	
Abietetum	30	30/43	27/42	13/36	7/20	7/13	10/17					7/17	
Calamagrostio-Piceetum	31	3/5	6/11	6/20	32/63	19/100	23/88	3/6	6/18				
Calamagrostio-Fagetum	32			13/40	9/19		3/13	34/61	22/64	16/17	3/7		
Luzulo-Fagetum	30							10/17	7/18	57/59	23/47	3/8	
Gallio-Fagetum	28		4/5						25/24	25/47	29/67	18/100	

Tab. 5: Verteilung der Vegetationsaufnahmen auf Waldentwicklungstypen (gemäß Forsteinrichtungskarte, HEURICH & NEUFANGER 2005); Angaben in % der Aufnahmezahl; erste Ziffer bezogen auf Karteneinheiten (Zeilen; Aufnahmezahl in Klammern); zweite Ziffer bezogen auf Einheiten der Vegetationstabelle (Spalten).

Tab. 5: Distribution of vegetation plots across forest development types (according to forest inventory map, HEURICH & NEUFANGER 2005); figures in % of plots; first figure relates line totals, second figure to column totals.

Vegetationstyp	typisch	Rubus	BP	LAd	GAe	CPfo	CPft	CPbs	CPbt	CFt	CFo	LFt	LFo	GFc	GFt
Entwicklungsstadium	n	120	61	21	19	11	10	16	6	8	18	11	29	15	5
Jugendstadium	30	33/8	67/33	7/10	17/26	3/9	10/30	7/13		7/25	10/17	13/36	17/17	3/7	3/8
Wachstumsstadium	31	77/20	23/11	13/19	13/21	3/9	10/19			6/25	10/17	19/21	6/13	16/42	3/20
Reifestadium	30	83/21	17/8	17/24	13/21	3/9	3/10	3/6	7/33	3/13	3/6	3/9	20/21	13/27	3/8
Verjüngungsstadium	32	84/23	16/8	16/24	6/11	9/27	6/20	9/19	6/33	9/17	9/27	13/14	9/20	3/8	3/20
Plenterstadium	32	88/23	13/7	9/14	9/16	6/18	3/10	9/19	6/33	6/25	13/22	3/9	13/14	9/20	13/33
Mortalstadium	26	23/5	77/33	8/10	4/5	12/27	12/30	15/25	4/13	15/22	8/18	15/14	8/13		

Tab. 6: Ergebnis der Verschnidung der Vegetationsaufnahmen mit der Standortskarte von ELLING et al. (1987); Angaben in % der Aufnahmezahl; erste Ziffer bezogen auf Karteneinheiten (Zeilen); zweite Ziffer bezogen auf Vegetationstypen (Spalten).

Tab. 6: Intersection of vegetation plots with the site map by ELLING et al. (1987); figures in % of plots; first figure relates line totals, second figure to column totals.

Bodenform	Vegetationstyp	n	BP	LAd	GAe	CPfo	CPft	CPbs	CPbt	CFt	CFo	LFt	LFo	GFc	GfT
Übergangsmoor		2	100/10												
mittleres und tiefes Niedermoor		17	35/29	29/26	24/36		6/6							6/8	
flaches Niedermoor		13	31/19	31/21	23/27	8/10			8/6						
mineralischer Nassboden		36	17/29	28/53	11/36	6/20	6/13	6/33	6/11	6/7		3/7		14/42	
hochgelegenes Quellmoor		1				100/10									
Lehm mit Wasserzug		2												100/17	
geblicher mittelgründiger Lehm über verfestigtem Schutt		1						100/13							
mittelgründiger Lehm über verfestigtem Schutt		19				5/10	37/44	21/67	26/63	5/6		5/3			
tiefgründiger Lehm über verfestigtem Schutt		20				10/20	20/25		30/33	20/36	15/10	5/7			
Moränenbereich		1				100/10									
Sand und Schotter		1				100/10									
Lehm		54	6/14				2/6		13/39	6/27	39/72	20/73	7/33	7/80	
Lehm über Sand		4					25/6		25/13	25/9	25/3				
Block - Lehm - Mosaik		8				13/10		13/13	13/6	13/9	13/3	25/13		13/20	
Fels - Humus - Boden		1													
Fels - Lehm - Mosaik		1													
										100/9					
										100/9					

und Zersetzungsgrad von BP (Schwerpunkt Moore) zu LA und GFc (Schwerpunkt mineralische Nassböden) wider. Die Einheit GAe wurde zu zwei Dritteln an Moorstandorten angetroffen. Der bodenkundlichen Differenzierung in Lehme mit und ohne verfestigten Grundschutt entspricht die Differenzierung in CP/CF der Hochlagen auf der einen und LF/GF der montanen Hanglagen auf der anderen Seite. Innerhalb der Hochlagengruppe wurde CF bevorzugt auf tiefgründigen, CP bevorzugt auf mittelgründigen Lehmauflagen über Basisschutt angetroffen.

5. Diskussion

Die Wälder des Nationalparks Bayerischer Wald unterlagen seit den 1980er Jahren durch Stürme und das Absterben von Fichten nach Borkenkäferbefall starken strukturellen Veränderungen. In der Pflanzenartenzusammensetzung schlägt sich dieser Umbruch erstaunlich schwach nieder. Sie wird unabhängig vom Waldentwicklungsstadium in erster Linie von Böden, Relief und Klima gesteuert.

5.1. Standortabhängigkeit der Waldgesellschaften

Unsere Untersuchung bestätigt die bekannte Dreigliederung der Vegetation in „Au-Fichtenwälder“, Bergmischwälder der Hanglagen und Hochlagenfichtenwälder. Trotz dieser deutlichen Höhenzonierung ist der Einfluss der Bodenverhältnisse auf die Gesamtartenzusammensetzung offenbar größer als der des Klimas.

Als wichtigste Steuergrößen der Artenzusammensetzung erscheinen pH und Basenhaushalt (Reaktionszahl) und recht eng daran gekoppelt das Makronährstoffangebot der Böden (Nährstoffzahl). Die Unterschiede in der Reaktionszahl lassen sich aber, abgesehen von einer schwachen negativen Abhängigkeit von Meereshöhe und Koniferenüberschirmung, am schlechtesten durch Standortparameter erklären. Die Basenversorgung kann durch das Anstehen wenig verwitterter, reicherer Ausgangsgesteine (Amphibolit, reiche Gneise, GFt) oder durch Grundwasser, das Kontakt mit solchen Gesteinsschichten hatte (GFc, GAe), aufgebessert werden. Die Karte von ELLING et al. (1987) lässt jedoch weder eine Differenzierung zwischen GF und LF auf anhydromorphen Lehmen noch zwischen BP/LA und GA auf Nassböden zu.

Für die mangelnde Passung zwischen Bodenformen und Vegetationseinheiten gibt es drei Erklärungsansätze. Zum einen kann es sich um bodenchemische Unterschiede wie den Tiefenverlauf der Basensättigung (KÖLLING 1999) handeln, die weitgehend unabhängig von der Bodenmorphologie sind. Nach WALENTOWSKI et al. (2006) würde man in GF und GAe Basensättigungstyp 3, in LF und LA Typ 4 erwarten. Zum anderen ist die fehlende Passung, insbesondere in den feuchten Tallagen, durch feinteilige Standortmosaik erklärbar, die sich einer exakten Darstellung in der Bodenkarte entziehen und bereits bei geringen Lagefehlern in Karte und Aufnahmeraster zu Fehlzuordnungen führen. Beide Hypothesen sollten durch detaillierte Transektstudien (vgl. z. B. EWALD 1999a) geprüft werden. Schließlich könnten feinere Unterschiede im Basenhaushalt durch frühere Nutzung und Baumartenwahl verursacht worden sein. So könnten fichtenreiche Bestockungen auf Standorten des GFt zum Verschwinden anspruchsvoller Arten geführt haben.

Das Relief steuert über das höhenabhängige Wärmeklima und den von Neigung und Geländedeposition abhängigen Wasserüberschuss die Artenzusammensetzung. Durch Vernäsung und Nadelholzdominanz entsteht in den „Au-Fichtenwäldern“ der Eindruck einer Höhenstufenumkehr, die mittleren Lagen erscheinen als „warme Hangzone“. Die „Kälte“ der Täler schlägt sich indessen in Temperaturmessungen weit weniger deutlich nieder als die Vegetation suggeriert (ELLING et al. 1987). Die Benachteiligung der Buche durch Spätfrostereignisse und Nässe begünstigt Nadelwälder mit borealem Charakter und niedrigen Temperaturzahlen.

Die Hochlagen oberhalb 1200 m sind nach WALENTOWSKI et al. (2006) als tiefsubalpine Fichtenwaldstufe anzusprechen, in der die Buche auch auf den unvernässten Böden fehlt. Die Buchenobergrenze fällt wie in den Alpen etwa mit der 4°-Jahresisotherme zusammen,

wo diese Linie allerdings 200 m höher liegt (EWALD 1999b) und die subalpine Stufe stärker von geomorphologisch bedingtem Offenland durchsetzt ist. Im Gegensatz zu DIERSCHKE (2009), der die m. o. w. dicht bewaldeten Hochlagen der Mittelgebirge der hochmontanen Stufe zugeordnet wissen will, bevorzugen wir analog zum Vorgehen in den Nordalpen (EWALD 1997) mit WALENTOWSKI et al. (2006) eine an der Obergrenze der Buche und dem genannten Klimaschwellenwert orientierte Abgrenzung der subalpinen Stufe (vgl. auch MÜLLER-KROEHLING et al. 2009). Diese lässt sich in ausreichend hohen Gebirgen mit klimabedingten Waldgrenzen wie Alpen, Riesengebirge und Karpaten in eine, wie im Bayerischen Wald, von Natur aus m. o. w. durchgehend bewaldete tiefsubalpine und eine stark aufgelöste hochsubalpine Stufe gliedern.

Im Übergangsbereich zwischen montaner und subalpiner Stufe kommen sowohl hochmontane Fichtenwälder (CPf) als auch Buchenwälder (CF) vor. Für diese Differenzierung kann die Lage der dichten Basisfolge, aber auch die Bewirtschaftungsgeschichte maßgeblich sein.

5.2. Einfluss von Störungen

Störungen in Fichtenbeständen zeichnen sich durch ein Absterben der Baumschicht aus, wodurch offene Mortal- und Jugendstadien entstehen. Vermehrter Lichteinfall fördert die Mineralisation von im Humus festgelegten Nährstoffvorräten, die bei Bodenverwundung durch Windwurf oder Aufarbeiten und Rücken des Totholzes noch verstärkt wird. Die Trennarten der Mortal- und Jugendstadien sind überwiegend lichtliebende Nitrophyten. Die Nährstoffzahlen steigen in gestörten Nadelwäldern besonders stark an, da im Auflagehumus festgelegter Stickstoff und Phosphor im Auflagehumus freigesetzt wird (MELLERT et al. 2005). MAYER et al. (2004), JONÁSOVÁ & PRACH (2008) und FISCHER & FISCHER (2009) betonen die Bedeutung von Holzentnahme und Bodenstörung für das Aufkommen dieser Arten. Das Vorkommen der Nitrophyten in allen Stadien der basenreichsten Laubwälder (GFc) zeigt indessen, dass sie auf geeigneten Böden weitgehend unabhängig von Störungen des Baumbestandes vorkommen. Auch die gleichmäßige Verteilung der *Rubus*-Varianten auf Naturzone ohne und Randzone mit Holzernte widerspricht der These, *Rubus*-Stadien kämen nur in Wirtschaftswäldern vor.

Ordination und Tabellenarbeit belegen übereinstimmend, dass die bodenkundliche und klimatische Differenzierung der Artenzusammensetzung weitaus stärker ist als der durch Störungen hervorgerufene Vegetationswechsel. Während die Störungen der letzten drei Jahrzehnte das äußere Erscheinungsbild der fichtenreichen Wälder prägen (HEURICH & JEHL 2001), erweist sich die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation als erstaunlich resilient. Offensichtlich bleiben in den Beständen auch über die gestörten und m.o.w. offenen Waldentwicklungsstadien hinweg Populationen aller kennzeichnenden Waldarten erhalten, die durch Licht- und Nährstoffzeiger lediglich ergänzt werden.

Diese Befunde widersprechen einer allzu wörtlichen Auslegung der Mosaik-Zyklus-Theorie von REMMERT (1991), wonach Walddynamik durch zeitlich versetzte Abfolge ein räumliches Mosaik unterschiedlicher Vegetationstypen erzeuge. In den Naturzonen des Nationalparks, wo alles Totholz belassen wird, gibt es keine flächigen Schlagfluren und Vorwälder im klassischen Sinne, wohl aber kleinstandörtliche Vorkommen von Schlagflur- und Vorwaldarten.

6.3. Syntaxonomie

In diesem Abschnitt wird die in diesem Beitrag dargestellte Vegetationsgliederung mit anderen Systemen verglichen (Tab. 7). Dabei werden die Monographie des Nationalparks von PETERMANN & SEIBERT (1979), die Gliederung der *Vaccinio-Piceetea* durch SEIBERT (1992), die der *Quercio-Fagetea* durch MÜLLER (1992), die Neubewertung der Tannenwaldgesellschaften durch WALENTOWSKI (1998), die Bearbeitung der Waldgesellschaften des Nationalparkerweiterungsgebiets von HIERLMEIER (1999), der Begleittext zur Karte der potentiellen natürlichen Vegetation Tschechiens (NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998), die Bearbei-

Tab. 7: Vergleich der in dieser Arbeit unterschiedenen Vegetationseinheiten mit anderen syntaxonomischen Konzepten; P&S: PETERMANN & SEIBERT (1979), S: SEIBERT (1992), M: MÜLLER (1992), W: WALENTOWSKI (1998), H: HIERLMEIER (1999), N: NEUHÄUSLOVÁ et al. (1998), B: BOUBLÍK (2007).

Tab. 7: Comparison of vegetation units defined in this work with other syntaxonomical concepts; P&S: PETERMANN & SEIBERT (1979), S: SEIBERT (1992), M: MÜLLER (1992), W: WALENTOWSKI (1998), H: HIERLMEIER (1999), N: NEUHÄUSLOVÁ et al. (1998), E: EXNER (2007); B: BOUBLÍK (2007).

Einheit	Synonyme
BP	P&S: <i>Soldanello-Piceetum bazzanietosum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> -Ausb. S, H: <i>Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum</i> N: <i>Mastigobryeto-Piceetum</i> , <i>Sphagno-Piceetum</i> E: <i>Sphagno-Piceetum</i>
LAd	P&S: <i>Soldanello-Piceetum bazzanietosum</i> , <i>Equisetum sylvaticum</i> -Ausb. H: <i>Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum</i> , <i>Lysimachia nemorum</i> -Var. B: <i>Luzulo-Abietetum deschampsietosum</i> E: <i>Equiseto-Piceetum</i>
GAe	M, W, B: <i>Galio-Abietetum equisetetosum</i> H: <i>Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum</i> , <i>Lysimachia nemorum</i> -Var. N: <i>Saniculo-Abietetum</i> E: <i>Equiseto-Abietetum</i> , <i>Carici brizoidis-Abietetum</i>
CPf	N: <i>Calamagrostio-Piceetum</i> E: <i>Calamagrostio villosae-Piceetum</i>
CPb	P&S: <i>Soldanello-Piceetum barbilophozietosum</i> S, H: <i>Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum</i> N: <i>Calamagrostio-Piceetum</i> E: <i>Calamagrostio villosae-Piceetum</i>
CF	P&S: <i>Dryopteris-Fagus</i> -Ges., <i>Vaccinium myrtillus</i> -Ausb. p.p. S, N: <i>Calamagrostio-Fagetum</i> H: <i>Luzulo-Fagetum</i> , hochmontane Form
LF	P&S, M: <i>Dryopteris-Fagus</i> -Ges., reine Ausb. H: <i>Luzulo-Fagetum typicum</i> und <i>oxalidetosum</i> , montane Form N: <i>Luzulo-Fagetum</i>
GFc	P&S: <i>Asperulo-Fagetum</i> , <i>Petasites albus</i> -Ausb. M: <i>Galio odorati-Fagetum circaeetosum</i>
GFt	P&S: <i>Asperulo-Fagetum</i> , reine Ausb. M: <i>Galio odorati-Fagetum typicum</i> H: <i>Galio odorati-Fagetum luzuletosum</i> und <i>festucetosum</i> N: <i>Dentario enneaphylli-Fagetum</i>

zung der Tannenwälder des Böhmerwaldes von BOUBLÍK (2007) und die Übersicht der *Vaccinio-Piceetea* Österreichs (EXNER 2007) berücksichtigt.

Die entscheidende Neuerung gegenüber den bislang im Nationalpark angewandten Konzepten ist die Aufteilung des Komplexes des sog. „Au-Fichtenwaldes“ auf die Assoziationen BP, LA und GA. PETERMANN & SEIBERT (1979) und HIERLMEIER (1999) stellten den gesamten Komplex als Subassoziation *bazzanietosum* zum *Soldanello*- bzw. *Calamagrostio-Piceetum* und handelten das Auftreten von anspruchsvollen Feuchtezeigern als Ausbildung bzw. Variante ab. Diesem Vorgehen lag ein geographischer Assoziationsbegriff zu Grunde, der alle Fichtenwälder der herzynischen Mittelgebirge ins *Calamagrostio villosae-Piceetum* stellte. Klimazonale Hochlagenfichtenwälder und montane Dauergesellschaften waren darin ebenso enthalten wie ein weites Spektrum von trophischen Ausbildungen. Im Gegensatz dazu räumen HUSOVÁ et al. (2002) und EXNER (2007) den hygrophilen Fichten- (*Sphagno-Piceetum*, *Equiseto-Piceetum*) und Tannenwäldern (*Carici remotae*- bzw. *Carici brizoidis-Abietetum*, *Equiseto-Abietetum*) unterschiedlicher Trophiestufen sogar Assoziationsrang ein.

Als mit der Referenzliste von RENNWALD (2000) in Einklang stehenden Mittelweg zwischen diesen beiden extremen Konzepten schlagen wir eine Gliederung in zwei standörtlich begründete Assoziationen vor. Dabei wird der Begriff des *Calamagrostio-Piceetum* auf die klimazonalen Hochlagen-Fichtenwälder beschränkt, während die edaphisch und lokalklimatisch geprägten Fichtenwälder der Sonderstandorte (der auf nährstoffarmen Mooren stockende Teil der „Au-Fichtenwälder“) einem geographisch breit gefassten *Bazzanio-Piceetum* zugeordnet werden (siehe auch NEUHÄUSLOVÁ et al. 1998, WILD et al. 2004, HÄRDITL et al. 2004).

Nährstoffreichere Feuchtwälder im Komplex der „Au-Fichtenwälder“ bewerten wir als Tannenwaldgesellschaften LAd und GAe. EWALD (1997) und WALENTOWSKI (1998) wiesen nach, dass der Schwerpunkt der natürlichen Tannenwälder auf feuchten Böden der Montanstufe liegt. BOUBLÍK (2007) wandte dieses Konzept kürzlich auf die Tannenwälder des tschechischen Böhmerwaldes an. LOHBERGER (in KIENER et al. 2008) hatte in der Kartierung der aktuellen Vegetation bereits zwischen *Calamagrostio-Piceetum bazzanietosum* und Tannenwäldern unterschieden. Dieses Vorgehen trägt den erheblichen trophischen Unterschieden und der Eignung von *Abies alba* für nährstoffreichere Feuchtböden Rechnung. Allerdings stellen unsere Ergebnisse die Vorhersagbarkeit von BP, LAd und GAe aus der Standortkarte von ELLING et al. (1987) in Frage, deren Kartiereinheiten bezüglich Trophie zu heterogen sind.

Hochmontane Fichtenbestände mit einem sporadischen Zwischen- und Unterstand aus Buche ordnen wir dem *Calamagrostio-Piceetum, Fagus*-Ausbildung (CPf) zu. Da die lokalen Kennarten des CP fehlen, ergibt sich die Klassifikation durch die Kombination einer fichtendominierten Baumschicht mit moosreicher *Piceion*-Bodenvegetation. Für die Beurteilung der Natürlichkeit dieses Vegetationstyps ist die Frage nach standörtlichen Unterschieden zum CF entscheidend, das in vergleichbaren Höhenlagen vorkommt. Auffallend ist die im CP tendenziell geringere Gründigkeit der Lehmböden über der dichten Basisfolge. Bei der Kartierung der aktuellen Vegetation waren Fichtenbestände auf mittelgründigem Lehm über verfestigtem Schutt auch unterhalb 1.200 m dem *Calamagrostio-Piceetum barbilophozietosum* zugeordnet worden. Wir interpretieren das CPf als hochmontanen Fichtenwald, in dem die Buche durch edaphische Ungunst zurücktritt. Sieht man vom Fehlen der Tanne ab, besteht eine weitgehende Übereinstimmung mit dem *Luzulo-Abietetum athyrietosum* bei WALENTOWSKI (1998). Alternativ könnte man die Fichtenbestände auch als Fichten-Sylvofazies (WALENTOWSKI 1998) oder als Fichtenforste (TÜRK 1993, ZERBE 1994) von den Aufnahmen mit naturnaher Baumartenzusammensetzung trennen.

Bereits seit Längerem diskutiert wurde die Benennung der artenarmen, bodensauren Buchenmischwälder des Bayerischen Waldes. Während sich eine weite Fassung des *Luzulo-Fagetum*, auch bei weitgehender Abwesenheit der Namen gebenden *Luzula luzuloides*, durchgesetzt hat (vgl. HIERLMEIER 1999), wird in der Standardliste von RENNWALD (2000) das *Calamagrostio-Fagetum* „unter großem Vorbehalt“ als Assoziation akzeptiert. Die schwache floristische Eigenständigkeit legt eine Fassung als hochmontane Form des *Luzulo-Fagetum* (vgl. HIERLMEIER 1999) durchaus nahe. Die Klärung muss jedoch einer umfassenden syntaxonomischen Bearbeitung des *Luzulo-Fagion* vorbehalten bleiben.

Die Zuordnung der basiphytischen Buchenwälder beim *Galio odorati-Fagetum* hat sich trotz geringer Stetigkeit von *Galium odoratum* mittlerweile weitgehend durchgesetzt. Dazu sind auch die in dieser Studie nicht untersuchten Bestände mit *Dentaria enneaphyllos* zu rechnen (vgl. RENNWALD 2000).

Die Syntaxonomie hat im Bayerischen Wald mit der Artenarmut insbesondere der bodensauren Buchenwälder zu kämpfen, die fast nur negativ zu kennzeichnen sind. Davon heben sich statistisch und im Tabellenbild alle artenreicheren Gesellschaften durch zahlreiche diagnostische Arten deutlich ab. Während das Gefälle von den unterwuchsarmen Buchenmischwäldern zu moos- und zwergstrauchreichen Nadelwäldern durch eine Klassengrenze betont wird, werden die ebenfalls durch zahlreiche Trennarten gekennzeichneten Feuchstandorte als Untereinheiten von Assoziationen nur schwach hervorgehoben. Zumindest aus regionaler Sicht besteht hier ein Missverhältnis zwischen floristisch schwach gekennzeichneten Assoziationen und ihren stark gekennzeichneten hydrologisch bedingten Untereinheiten.

Der Einfluss von Störung und Waldentwicklung auf die Syntaxonomie ist dagegen so schwach, dass eine Kennzeichnung durch *Rubus idaeus*-Varianten angemessen erscheint.

Dank

Wir danken der Nationalparkverwaltung für die finanzielle und logistische Unterstützung der Forschungsarbeiten. Die Erhebungen im Gelände wurden mit Unterstützung von Andreas Jehl, Steffi Jäger, Moritz Janzen und Anna Kanold durchgeführt.

Literatur

- ANONYMUS (1994): Guidelines for protected areas management categories. – International Union for the Conservation of Nature, Cambridge.
- BEERS, T. W., DRESS, P. E. & WENSEL, L. C. (1966): Aspect transformation in site productivity research. – Journ. Forestry 64: 691–692.
- BOTTA-DUKÁT, Z., KOVÁCS-LÁNG, E., RÉDEI, T., KERTÉSZ, M. & GARADNAI, J. (2007): Statistical and biological consequences of preferential sampling in phytosociology: Theoretical considerations and a case study. – Folia Geobot. 42: 141–152.
- BOUBLÍK, K. (2007): Vegetation of silver fir (*Abies alba*) forests in the Bohemian Forest and adjacent areas (Czech Republic). – Silva Gabreta 13: 93–116.
- BRAUN, L. (2009): Biomasse und Bioelementgehalte der Bodenvegetation von Bergwäldern im Nationalpark Bayerischer Wald. – Diplomarbeit, Fachhochschule Weihenstephan, Freising.
- CHIARUCCI, A. (2007): To sample or not to sample? That is the question ... for the vegetation scientist. – Folia Geobot. 42: 209–216.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie – Grundlagen und Methoden. – Stuttgart.
- (2009): Harz, Schwarzwald und Vogesen – gibt es eine subalpine Stufe in den Mittelgebirgen? – Florist. Rundbr. 42: 101–118.
- DIRNBERGER, S. (2010): Biomasse und sommerliches Äsungsangebot von Jungbäumen im Nationalpark Bayerischer Wald. – Diplomarbeit, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Freising.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. – Ecol. Monogr. 67: 345–366.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobot. 18, Göttingen.
- ELLING, W., BAUER, E., KLEMM, G. & KOCH, H. (1987): Nationalpark Bayerischer Wald – Klima und Böden, Waldstandorte. 2. Aufl. – Nationalpark Bayerischer Wald 1, München.
- EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. – Diss. Bot. 290, Berlin.
- (1999a): Relationships between floristic and microsite variability in coniferous forests of the Bavarian Alps. – Phytocoenologia 29: 327–344.
- (1999b): Soziologie und Standortbindung subalpiner Fichtenwälder in den Bayerischen Alpen. – Tuxenia 19: 107–125.
- , REUTHER, M., NECHWATAL, J. & LANG, K. (2000): Monitoring von Schäden in Waldökosystemen des bayerischen Alpenraumes. – Bayerisches Staatsmin. für Landesentwicklung u. Umweltfragen Materialien 155, München.
- EXNER, A. (2007): *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. et al. 1939. – In WILLNER, W. & GRABHERR, G.: Die Wälder und Gebüsche Österreichs. Ein Bestimmungswerk mit Tabellen. Bd. 1 Textband: 183–218, München.
- FISCHER, A. & FISCHER, H. (2009): 25 Jahre Vegetationsentwicklung nach Sturmwurf – Eine Dauerbeobachtungsstudie im Bayerischen Wald. – Forstarchiv 80: 163–172.
- GÖPPERT, H. R. (1868): Skizzen zur Kenntnis der Urwälder Schlesiens und Böhmens. – Dresden.
- GÜMBEL, C. W. V. (1868): Geognostische Beschreibung des Königreichs Bayern, II Abt. Ostbayerisches Grenzgebirge. – Gotha.
- HÄRDTL, W., EWALD, J. & HÖLZEL, N. (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. – Stuttgart.
- HAUNER, U. (1980): Eiszeitliche Formen und Ablagerungen. – Wissenschaftl. Schriften. Nationalpark Bayer. Wald 6, Grafenau.
- HEURICH, M. & JEHL, H. (2001): Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. – Wissenschaftl. Schriften. Nationalpark Bayer. Wald 14, Grafenau.
- & NEUFANGER, M. (2005): Die Wälder des Nationalparks Bayerischer Wald. – Wissenschaftl. Schriften. Nationalpark Bayer. Wald 16, Grafenau.
- HIERLMEIER, R. (1999): Waldgesellschaften im Gebiet zwischen Falkenstein und Rachel im Nationalpark Bayerischer Wald. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 60: 277–370.
- HILL, M. O. (1979a): TWINSPAN – A FORTRAN-program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. – Ithaca, NY.
- (1979b): DECORANA – A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. – Ithaca, NY.
- HUSOVÁ, M., J. JIRÁSEK & MORAVEC, J. (2002). Jehličnaté lesy. Coniferous Forests. – In Moravec, J. (Hrsg.): Přehled vegetace České republiky. Vegetation survey of the Czech Republic. Vol. 3, Praha.

- JANSEN, F. & DENGLER, J. (2008): Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – *Tuexenia* 28: 239–253.
- JEHL, H. (2001): Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. – *Wissenschaftl. Schriftenr. Nationalpark Bayer. Wald* 14: 49–98.
- JONÁSOVÁ, M. & PRACH, K. (2008): The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. – *Biol. Conserv.* 141: 1525–1535.
- KENT, M. & COKER, P. (1992): *Vegetation description and analysis – a practical approach*. – London.
- KIENER, H., HUBLEIN, M. & ENGLMAIR, K.-H. (2008): *Natura 2000 – Management im Nationalpark Bayerischer Wald*. – *Wissenschaftl. Schriftenr. Nationalpark Bayer. Wald* 17, Grafenau.
- KÖLLING, C. (1999): Ordination von Waldökosystemen nach Stoffkonzentrationen der Lösungsphase und bodenchemischen Tiefengradienten. – *Journ. Plant Nutrition Soil Sci.* 162: 89–95.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S. W. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 34, Bonn-Bad Godesberg.
- LEIBUNDGUT, H. (1982): *Europäische Urwälder der Bergstufe*. – Bern.
- LONDO, G. (1975): Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. – In SCHMIDT, W. (Hrsg.): *Sukzessionsforschung*: 613–617, Vaduz.
- MAYER, P., ABS, C. & FISCHER, A. (2004): Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest – key factors and relevance for forest dynamics. – *Forest Ecol. Management* 188: 279–289.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. (2006): *PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data*. – Version 5.10. Gleneden Beach, Or.
- MELLERT, K., GENSIOR, A. & KÖLLING, C. (2005): Stickstoffsättigung in den Wäldern Bayerns – Ergebnisse der Nitratinventur. – *Forstarchiv* 76: 35–43.
- MÜLLER, T. (1992). 4. Verband: *Fagion sylvaticae*. – In OBERDORFER, E.: *Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil IV: Wälder und Gebüsche, Text- und Tabellenband*. Stuttgart.
- MÜLLER-KROEHLING, S., WALENTOWSKI, H., BUßLER, H. & KÖLLING, C. (2009): Natürliche Fichtenwälder im Klimawandel – hochgradig gefährdete Ökosysteme. – *LWF Wissen* 63: 70–85.
- NEUHÄUSLOVÁ, Z., BLÁŽKOVÁ, D., GRULICH, V., HUSOVÁ, M., CHYTRÝ, M., JENÍK, J., JIRÁSEK, J., KOLBEK, J., KROPA, Z., LOŽEK, V., MORAVEC, J., PRACH, K., RYBNÍEK, K., RYBNÍKOVÁ, E. & SÁDLO, J. (1998). *Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky (Map of Potential Natural Vegetation of the Czech Republic, Tschechisch mit engl. Zusammenfassung)*. – Academia, Praha.
- OBERDORFER, E. (1992): *Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil IV: Wälder und Gebüsche, Text- und Tabellenband*. – Stuttgart.
- PETERMANN, R. & SEIBERT, P. (1979): *Die Pflanzengesellschaften des Nationalparks Bayerischer Wald*. – Nationalpark Bayerischer Wald 4, Grafenau.
- PRIEHÄUSSER, G. (1928): Der Bayerische Wald im Eiszeitalter, I. Glaziale Spuren in der Umgebung des Großen Arbersees. – *Geognostische Jahreshefte* 40: 133–150.
- (1970): Über die Landschaftsökologie und die Pflanzenwelt im Bereich des Nationalparks Bayerischer Wald. – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 22: 5–43.
- REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems. – *Ecological Studies* 85, Berlin.
- RENNWALD, E. (2000): *Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 35, Bonn-Bad Godesberg.
- SENDTNER, O. (1860): *Die Vegetations-Verhältnisse des Bayerischen Waldes nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie*. – München.
- SEIBERT, P. (1992): Klasse: *Vaccinio-Piceetea*. – In OBERDORFER, E.: *Süddeutsche Pflanzengesellschaften Teil IV: Wälder und Gebüsche, Text- und Tabellenband*. Stuttgart.
- THIEM, F. M. (1906): Biogeographische Betrachtung des Rachel zum Zwecke der Darlegung, wie das Leben diesen Raum in vertikaler Richtung besetzt hat (Lebenszonen, Lebensgrenzen). – *Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg* 16: 1–138.
- TRAUTMANN, W. (1952): Pflanzensoziologische Untersuchungen der Fichtenwälder des Bayerischen Waldes. – *Forstwiss. Centralblatt* 71: 289–313.
- WAGNER, P. (1897): *Die Seen des Böhmerwaldes. Eine geologisch-geographische Studie*. – Verein für Erdkunde, Leipzig.
- WALENTOWSKI, H. (1998): *Die Weißtannen-Waldgesellschaften Bayerns – eine vegetationskundliche Studie mit europäischem Bezug, mit waldbaulichen Anmerkungen und naturschutzfachlicher Bewertung*. – *Diss. Bot.* 291, Berlin.

- , EWALD, J., FISCHER, A., KÖLLING, C. & TÜRK, W. (2006): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. 2. Aufl. – Freising.
- WILD, J., NEUHÁUSLOVÁ, Z. & SOFRON, J. (2004): Changes of plant species composition in the Sumava spruce forests, SW Bohemia, since the 1970s. – Forest Ecol. Management 187: 117–132.
- WINNEBERGER, L. (1851): Geognostische Beschreibung des bayrischen Waldgebirges. – Passau.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Stuttgart.

Prof. Dr. Jörg Ewald
Fakultät Wald und Forstwirtschaft
Hochschule Weihenstephan-Triesdorf
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3
85354 Freising
joerg.ewald@hswt.de

Dipl.-Ing. (FH) Hans Jehl
Nationalpark Bayerischer Wald
Freyunger Straße 2
94481 Grafenau

Dipl.-Ing. (FH) Luisa Braun
Sieben-Höfe-Straße 129b
72072 Tübingen

Dipl.-Forstw. Ernst Lohberger
Langdorfer Straße 5
94518 Spiegelau

Manuskript eingereicht am 14.10.2010, endgültig angenommen am 04.01.2011.