Tuexenia 28: 23–40. Göttingen 2008.

Untersuchung der Schattentoleranz von Baumarten auf Grundlage der Datenbank bayerischer Naturwaldreservate

– Clemens Abs, Jörg Ewald, Helge Walentowski, Susanne Winter –

Zusammenfassung

Anhand eines Datensatzes von 1.708 Vegetationsaufnahmen aus 154 bayerischen Naturwaldreservaten wurde die realisierte ökologische Nische von 25 Baumarten hinsichtlich Lichtbedarf bzw. Schattentoleranz untersucht. Für jede Baumart wurde die Stetigkeit des Vorkommens in Baumschicht und Verjüngung berechnet. Für jede Aufnahme wurde die dem Bestandesunterwuchs zur Verfügung stehende Lichtmenge durch Berechnung des mittleren ungewichteten Licht-Zeigerwertes (mL) aller vorkommenden Arten (ohne Baumschicht) auf einer Relativskala geschätzt. Für jede 0,5-Einheiten-Stufe von mL wurde die Präferenz jeder Baumart, getrennt nach Baum- (> 5m) und Verjüngungsschicht (< 5m), als Differenz zwischen relativer Häufigkeit der jeweiligen Art und der relativen Häufigkeit aller Aufnahmen in der mL-Stufe im gesamten Datensatz berechnet. Die Präferenzprofile von Baumschicht und Verjüngungsschicht bildeten die Grundlage einer numerischen Klassifikation von 6 lichtökologischen Nischentypen. Diese Typen werden hinsichtlich ihrer Bindung an bestimmte Entwicklungsphasen und Strukturen der natürlichen Walddynamik diskutiert, mit geläufigen Einteilungen der Baumarten verglichen und im Hinblick auf eine Prognose des Verhaltens unter sich ändernden Umweltbedingungen ausgewertet. – Während sich Edellaubbäume des *Tilio-Acerion* in den Reservaten sehr ähnlich wie *Fagus* und *Abies* verhalten, bilden die Baumarten der Eichenmischwälder eine lichtökologische Gruppe mit rückläufiger Verjüngungstendenz. Unter den übrigen Halbschattbaumarten hebt sich eine Gruppe heraus, welche sich in geschlossenen Beständen vorausverjüngt und nach Störung in die Baumschicht vordringt. Pionierbaumarten bleiben in Naturwaldreservaten weitestgehend auf Sonderstandorte, wo ihre Verjüngung viel Licht vorfindet, beschränkt.

Abstract: Shade tolerance of tree species – an analysis based on the databank of Bavarian natural forest reserves

On the basis of 1,708 phytosociological relevés from 154 natural forest reserves in Bavaria, the ecological niche of 25 tree species with respect to shade tolerance was investigated. Constancy of occurrence of species was calculated separately for tree and regeneration layer. For each relevé relative light availability was estimated by calculating unweighted averages of Ellenberg values for light (mL) for all plant species occurring in the forest understorey. For each 0.5 segment of mL the preference of the tree species, differentiated by tree layer and regeneration, was calculated as the difference between relative frequency of occurrence and frequency of the mL-segment in the entire data set. Preference profiles of tree layer and regeneration formed the basis of a numerical classification of six types of shade tolerance, which are discussed with respect to their role in certain stages and structures of natural forest dynamics, compared to existing categorisations and interpreted with respect to future succession under environmental change. – While deciduous trees of the ash-sycamore maple group (*Tilio-Acerion*) behave very similarly to *Fagus* and *Abies* in the reserves, tree species of mixed oak woodlands form a group with a tendency towards decreasing regeneration. Among the remaining semi-tolerant species one group is conspicuous for the ability to establish advance-regeneration in rather closed stands and, after disturbances, to grow into the canopy. Shade-intolerant pioneer species remain largely restricted to suitable extreme habitats with ample light availability.

Keywords: forest dynamics, light ecology, natural regeneration, phytosociological databank, regeneration niche.

1. Einleitung

Zum ökologischen Verhalten der mitteleuropäischen Baumarten gibt es ein umfangreiches waldbauliches Erfahrungswissen (z. B. RÖHRIG & GUSSONE 1990), das bislang jedoch nur in den Zeigerwerten von ELLENBERG et al. (2001) in ein einheitliches Bewertungsschema gebracht wurde. Von einem umfassenden Handbuch der Baumarten (vgl. BURNS & HONKA-

LA 1990 für Nordamerika) oder einer Datenbank der waldökologisch und waldbaulich wichtigen Merkmale unserer Baumarten (vgl. KLOTZ et al. 2003 oder KNEVEL et al. 2003 für Gefäßpflanzen) sind wir jedoch weit entfernt. Die Herausforderungen durch den sich abzeichnenden Klimawandel führt die Notwendigkeit einheitlicher und objektiver Bewertungen der Baumarten eindringlich vor Augen (KÖLLING & ZIMMERMANN 2007). Mit ihrem Archiv seit vielen Jahrzehnten nach einheitlichen Methoden angefertigter Vegetationsaufnahmen hat die Pflanzensoziologie hier einen unverzichtbaren Beitrag zu leisten (EWALD 2005).

Naturwaldreservate sind in Europa wichtige Referenzflächen für den naturnahen Waldbau (ERB et al. 2002), den Waldnaturschutz (SCHERZINGER 1996) und die waldökologische Forschung (PARVIAINEN et al. 1999, BÜCKING 2007). Die Auswertung hochwertiger Referenzdaten aus Naturwaldreservaten ist mithin eine vorrangige Aufgabe der forstlichen Vegetationskunde (SCHMIDT & SCHMIDT 2007). Mit der Einspeisung von mehr als 1.700 Vegetationsaufnahmen aus den bayerischen Naturwaldreservaten in die bundesweite Online-Datenbank VegetWeb (EWALD et al. 2006) wurde eine wesentliche Voraussetzung für die Erreichung dieses Ziels geschaffen. Wir präsentieren hier eine erste Auswertung dieses allgemein zugänglichen Datenbestandes (siehe http://www.floraweb.de/vegetation/vegetweb/, Projektkürzel „vNWR") im Hinblick auf die Ökologie der heimischen Waldbaumarten, welche in Zeiten des Klimawandels neue Aufmerksamkeit erhält.

Die systematische Erfassung der naturkundlichen Daten aus bayerischen Naturwaldreservaten reicht zurück bis in die 1980er Jahre (ALBRECHT 1990), als noch mit Großrechnern gearbeitet wurde. Die Vegetationsdatenbank der Naturwaldreservate entstand auf Initiative von Dr. C. KÖLLING in den 1990er Jahren an der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, um mit der Erfassung von Vegetations- und Standortsdaten in den Reservaten eine zuverlässige Referenz für eine standortsangepasste Waldbewirtschaftung zu schaffen. Datenerhebung und Datenhaltung wurden bis heute kontinuierlich weitergeführt.

Unter dem ökologischen Verhalten (ELLENBERG 1953) bzw. der realisierten ökologischen Nische (HUTCHINSON 1957) einer Bamart verstehen wir die Gesamtheit der Standorte, an denen die betreffende Art im Freiland vorkommt. Neben Ausbreitungspotential und physiologischem Toleranzbereich (fundamentaler Nische) ist die realisierte ökologische Nische eine unverzichtbare Informationsquelle für die Prognose von Veränderungen der Waldgesellschaften unter sich ändernden Umweltbedingungen.

Eine wesentliche Dimension der Nische von Baumarten ist ihre Abhängigkeit von der Belichtung, die als Schattentoleranz (Engl. shade tolerance) bezeichnet wird (BURNS & HONKALA 1990). Über die Lichtintensität werden Artenzusammensetzung, Wuchsdynamik und Stammqualität von Naturwäldern wie von Wirtschaftswäldern gesteuert. Bei Bäumen ist auf Grund ihrer Wuchshöhe, Lebensdauer und der asymmetrischen Konkurrenz (SHIPLEY & KEDDY 1994) zwischen den Altersklassen eine gesonderte Betrachtung der Nischen für Baumschicht und Regeneration geboten. Für Keimling und Jungwuchs stellt der Altbestand – hinsichtlich der Lichtökologie – den entscheidenden Teil der Umwelt dar. Die Schattentoleranz einer Baumart setzt sich also aus dem Lichtbedürfnis in der Jugend (Regenerationsnische im Sinne von GRUBB 1977) und der Fähigkeit etablierter Bäume zusammen, Konkurrenten im Alter auszudunkeln (Konkurrenzkraft).

Ziel dieses Beitrages ist die Analyse der realisierten lichtökologischen Nische der häufigeren Waldbaumarten in Wäldern ohne aktuelle Nutzung.

2. Methodik

Die bayerische Vegetationsdatenbank der Naturwaldreservate enthält 1.708 nach der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964) angefertigte pflanzensoziologische Aufnahmen aus allen 154 bayerischen Naturwaldreservaten (Tab. 1). Fast alle Aufnahmen sind Verbänden nach der Systematik und Nomenklatur von RENNWALD (2000) zugeordnet (Tab. 2). Das Stichprobendesign der Aufnahmen unterlag gewissen Änderungen. So wurden die Orte der Vegetationsaufnahmen von den Bearbeitern zunächst subjektiv ausgewählt, um Grundlagen für Vegetationskartierungen zu erarbeiten. Ein Beispiel dafür ist die frühe Dokumentation der oberfränkischen Naturwaldreservate aus dem Jahr 1977 (MERKEL 1982).

Erst mit der Arbeit von ALBRECHT (1990) wurde folgender Standard für die Vegetationsdokumentation in bayerischen Naturwaldreservaten eingeführt (MICHIELS 1996, STRAUßBERGER 1990):
a) Aufnahme in kreisförmigen Flächen an systematisch in einem 100 m x 100 m-Gitternetz angeordneten Rasterpunkten (bzw. einer Zufallsauswahl aus diesen Rasterpunkten) und
b) eine Aufnahme innerhalb einer 1 ha großen, besonders gebietstypischen, dauerhaft gezäunten Repräsentationsfläche.

Tabelle 1: Herkunft der in der Datenbank „Naturwaldreservate" gespeicherten Vegetationsaufnahmen nach forstlichen Wuchsgebieten (GULDER 2001) (erste Spalte: Wuchsgebietsnr., Angaben in %)

Table 1: Provenance of relevés in the databank "Naturwaldreservate" according to forest growing region (GULDER 2001) (first column: region-id., figures in %)

2 Spessart-Odenwald	1,8
3 Rhön	6,5
4 Fränkische Platte	5,3
5 Fränkischer Keuper und Albvorland	11,5
6 Frankenalb und Oberpfälzer Jura	14,7
7 Fränkisches Tertiärhügelland	1,4
8 Frankenwald, Fichtelgebirge und Steinwald	12,1
9 Oberpfälzer Becken- und Hügelland	1,7
10 Oberpfälzer Wald	15,2
11 Bayerischer Wald	4,1
12 Tertiäres Hügelland	8,6
13 Schwäbisch-Bayerische Schotterplatten- und Altmoränenlandschaft	6,5
14 Schwäbisch-Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge	5,0
15 Bayerische Alpen	5,7

Tabelle 2: Pflanzensoziologische Zuordnung der in der Datenbank „Naturwaldreservate" gespeicherten Vegetationsaufnahmen (Systematik gemäß RENNWALD 2000) (Angaben in %)

Table 2: Syntaxonomical classification of relevés in the databank "Naturwaldreservate" (following RENNWALD 2000) (figures in %)

Fagion sylvaticae Luquet 1926	39,8
Carpinion betuli Issler 1931	13,9
Luzulo-Fagion Lohmeyer et Tx. in Tx. 1954	10,5
Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani Klika 1955	7,5
Piceion abietis Pawlowski in Pawlowski et al. 1928	6,7
nicht eindeutig zuzuordnen	6,4
Alno-Ulmion minoris Br.-Bl. et Tx. 1943 nom. conserv. propos.	6,0
Dicrano-Pinion (Libbert 1932) Matuszkiewicz 1962 em. Heinken et Zippel 1999	4,7
Erico-Pinion sylvestris Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 nom. invers. propos.	0,7
Berberidion vulgaris Br.-Bl. 1950 Br.-Bl. 1950	0,6
Betulion pubescentis Lohmeyer et Tx. ex Scamoni et Passarge 1959	0,5
Rhododendro-Vaccinion J. Br.-Bl. ex G. Br.-Bl. et J. Br.-Bl. 1931	0,5
Erico-Pinion mugo Leibundgut 1948 nom. invers. propos.	0,5
Quercion roboris Malcuit 1929	0,4
Alnion glutinosae Malcuit 1929	0,3
Salicion eleagno-daphnoidis (Moor 1958) Grass 1993	0,3
Sambuco racemosae-Salicion capreae Tx. et Neumann ex Oberd. 1957	0,2
Loiseleurio-Vaccinion Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926	0,2
Salicion albae Sóo 1930	0,2
Carici piluliferae-Epilobion angustifolii Tx. 1950	0,1
Sphagnion magellanici Kästner et Flößner 1933	0,1

Naturwaldreservate repräsentieren fast alle in Bayern vorkommenden natürlichen Waldgesellschaften und ihre Standorte – sowohl flächig verbreitete naturnahe Wälder auf mittleren Standorten (zonale Vegetation) als auch seltene Waldtypen oder Wald auf Extrem- und Sonderstandorten (Tab. 2). In Bezug auf ihre Flächenanteile an der heutigen potenziellen natürlichen Vegetation Bayerns (hpnV) sind in den Naturwaldreservaten sehr gut repräsentiert:

- Eichen-Hainbuchenwälder
- Wälder der höheren Mittelgebirgslagen und des Hochgebirges
- Wälder mit standörtlichen Besonderheiten.

Gemessen an seiner großflächigen Bedeutung in der hpnV Bayerns ist der Hainsimsen-Buchenwald des Hügellandes in den Reservaten unterrepräsentiert.

2.1. Statistik des Baumartenvorkommens

Aus der Datenbank wurde die Vorkommenshäufigkeit der Baumarten (Nomenklatur nach ELLENBERG et al. 2001) getrennt nach Vorkommen in der ersten und zweiten Baumschicht (Wuchshöhe > 5 m, im Folgenden als Baumschicht bezeichnet) einerseits und Vorkommen in der Kraut- und Strauchschicht (Wuchshöhe < 5 m, im Folgenden als Verjüngung bezeichnet) andererseits abgefragt.

2.2. Berechnung der Zeigerwerte

Die Lichtzahlen der in den Vegetationsaufnahmen in Strauch- und Krautschicht vorkommenden Moose, Farne und Höheren Pflanzen (einschließlich der vorkommenden Baumarten), wurden für jede Aufnahme zu einem ungewichteten Mittelwert (mL) zusammengefasst (ELLENBERG et al. 2001). Der Werte von 2,5 bis über 8 umfassende Lichtgradient wurde in Segmente mit einer Spannweite von je 0,5 Einheiten zerlegt. Aufgrund niedriger Fallzahlen wurden die mittleren Lichtwerte von mL = 2,5–3,5 (≤3,5) und die ≥7,5 zu je einem Segment zusammengefasst.

2.3. Vergleich zwischen Verhalten der Baumarten und Lichtzahlen

Die von ELLENBERG et al. (2001) mitgeteilten Lichtzahlen (L) der Baumarten, welche explizit nur das Verhalten der Verjüngung beschreiben, können direkt mit den mittleren mL-Werten aller Aufnahmen verglichen werden, in denen die betreffende Baumart als Verjüngung vorkommt (TER BRAAK & GREMMEN 1987), die Standardabweichung gibt Auskunft über die Streuung. Bei dieser Form der Neueichung fällt allerdings die Spannweite der mittleren mL-Werte deutlich geringer aus als die der Lichtzahlen. Dieser auf die Begrenzung der Zeigerwertskala nach unten (1) und oben (9) zurückzuführende numerische Artefakt wurde durch eine Reskalierung der neu geschätzten Werte auf das Intervall der betreffenden Lichtzahlen (3 bis 8) entfernt:

(Gleichung 1) $$L_{rekalibriert} = (mL - a \cdot L_{min} + c) \cdot \frac{L_{max} - L_{min}}{a \cdot L_{max} + c - a \cdot L_{min} + c} + L_{min}$$

$\overline{mL}$: Mittelwert der mittleren Lichtzahl aller Aufnahmen mit Verjüngung der Baumart

L_{min}, L_{max}: niedrigste und höchste Lichtzahl der vorkommenden Baumarten

a, c Steigung und Achsenabschnitt der Regressionsgeraden von $\overline{mL}$ über L

Die Beziehung zwischen L-Zahl nach Ellenberg et al. (2001) und rekalibrierter L-Zahl wurde als Streudiagramm dargestellt, dessen Regressionsgerade auf Grund der Reskalierung genau in die Diagonale fällt.

Auch für die mL der Vegetationsaufnahmen, in deren Baumschicht eine Baumart vorkommt, wurden Mittelwert und Standardabweichung berechnet.

2.4. Berechnung des Präferenzindex

Eine Präferenz liegt vor, wenn eine Art unter bestimmten Umweltbedingungen gehäuft auftritt. Dabei wird die absolute Häufigkeit der Art – getrennt nach Baum- und Verjüngungsschicht – gegen den Anteil der Aufnahmen pro Segment relativiert. Nach EWALD (2004, 2007) berechnet sich die Präferenz als

(Gleichung 2) $$p_{ij} = \left[\frac{k_{ij}}{\sum_i k_{ij}} - \frac{n_i}{\sum_i n_i} \right] \cdot 100$$

p_{ij}: Präferenz der Art j im Segment i des ökologischen Gradienten
k_{ij}: Anzahl von Vorkommen der Art j im Segment i des ökologischen Gradienten
n_i: Anzahl von Vorkommen aller Baum- und Straucharten im Segment i des ökologischen Gradienten

Berechnet wurde die Präferenz für alle Baumarten, die insgesamt in mindestens 2% (N=34) der Vegetationsaufnahmen bayerischer Naturwaldreservate vorkamen.

2.5. Präferenzprofile als Ausdruck der lichtökologischen Nische

Die Berechnung ergibt eine Matrix der Präferenzen von Baumschicht und Verjüngung über alle Segmente des Lichtgradienten hinweg. Der Verlauf der Präferenzindices einer Baumart wird als Diagramm mit getrennten Linien für Baumschicht (realisierte Nische) und Verjüngung (Regenerationsnische) dargestellt.

2.6. Klassifikation von lichtökologischen Präferenztypen

Die Präferenzmatrix der Baumarten wurden einer numerischen Klassifikation (Ward-Methode mit euklidscher Distanz als Ähnlichkeitskoeffizient, McCune & Mefford 1999) unterworfen, die bei einer Distanzsschwelle von 0,96 die Baumarten mit ähnlichen Präferenzprofilen in 6 Gruppen zusammenfasst.

3. Ergebnisse

3.1. Stetigkeit der Vorkommen in Baum- und Verjüngungsschicht

In den 1.708 Vegetationsaufnahmen der Bayerischen Naturwaldreservate ist *Fagus sylvatica* mit 46,2 % die steteste Baumart der Baumschicht (Tab. 3), gefolgt von *Picea abies* (20,2 %), *Acer pseudoplatanus* (13,7 %), *Fraxinus excelsior* (10,6 %) und *Carpinus betulus* (9,7 %). Während unter den häufigen Baumarten die Stetigkeit in der Verjüngung recht eng mit der in der Baumschicht zusammenhängt, geht diese Beziehung, wie der keilförmige Umriss des Streudiagramms in Abb. 1 zeigt, bei den selteneren Baumarten verloren. Auffallend ist, dass *Sorbus aucuparia* mit 12,2 % in der Verjüngung zu den häufigsten, mit gerade einmal 1,4 % in der Baumschicht zu den selteneren Baumarten gehört.

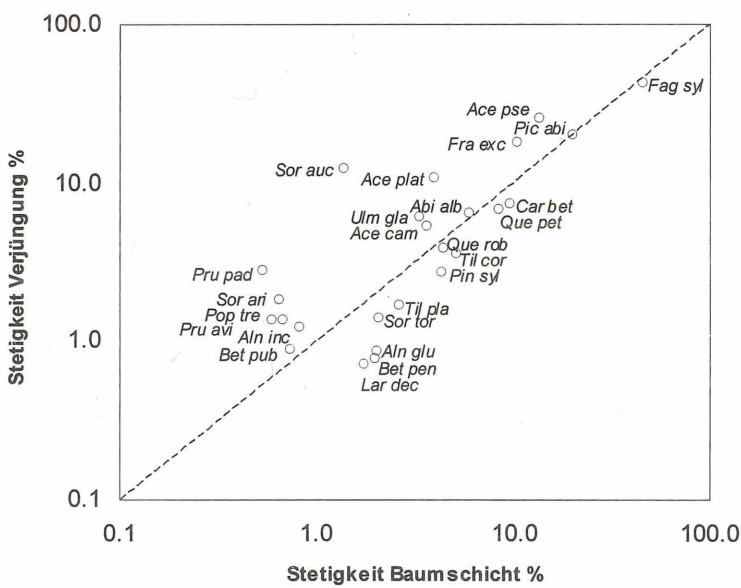


Abb. 1: Gegenüberstellung der Stetigkeit der Baumarten in der Baumschicht und in der Verjüngung; logarithmische Skalierung.

Fig. 1: Relationship between constancy of tree species in tree layer and in regeneration; logarithmic scaling.

Tabelle 3: Kennwerte der Baumarten in der Datenbank „Naturwaldreservate"

L: Lichtzahl nach ELLENBERG et al. (2001); BS: Baumschicht; Verj.: Verjüngung; : Mittelwert +/- Standardabweichung von $\overline{mL}$ der betreffenden Aufnahmen; $L_{rekalibriert}$: aus den vorliegenden Daten errechnete, korrigierte Lichtzahl.

Table 3: Summary statistics of the tree species in the databank of natural forest reserves

L: light value of ELLENBERG et al. (2001); BS: tree layer; Verj.: regeneration; : average $\overline{mL}$ for the respective relevés; $L_{rekalibriert}$: recalibrated light value based on current analysis.

							Stetigkeit % der Aufnahmen			
Art	kurz	L	$\overline{mL}$ BS	$\overline{mL}$ Verj.	$L_{rekalibriert}$	L- $L_{rekalibriert}$	BS oder Verj.	BS	Verj.	BS und Verj.
Abies alba	*Abi alb*	3	4,3 +/- 0,6	4,3 +/- 0,6	3,5 +/- 1,6	0,5	9,5	6,0	6,4	2,9
Tilia platyphyllos	*Til plat*	4	4,4 +/- 0,6	4,3 +/- 0,5	3,6 +/- 1,6	-0,4	3,7	2,6	1,7	0,6
Fraxinus excelsior	*Fra exc*	4	4,5 +/- 0,7	4,4 +/- 0,7	3,7 +/- 1,9	-0,3	22,1	10,6	17,9	6,4
Acer platanoides	*Ace pla*	4	4,1 +/- 0,5	4,2 +/- 0,5	3,1 +/- 1,5	-0,9	12,2	4,0	10,8	2,6
Ulmus glabra	*Ulm gla*	4	4,2 +/- 0,6	4,3 +/- 0,6	3,4 +/- 1,7	-0,6	7,8	3,3	6,0	1,5
Acer pseudoplatanus	*Ace pse*	4	4,2 +/- 0,7	4,2 +/- 0,6	3,3 +/- 1,8	-0,7	30,5	13,7	25,7	8,9
Fagus sylvatica	*Fag syl*	3	4,2 +/- 0,6	4,2 +/- 0,6	3,3 +/- 1,7	0,3	60,9	46,2	42,4	27,8
Acer campestre	*Ace cam*	5	4,6 +/- 0,4	4,5 +/- 0,5	4,2 +/- 1,4	-0,8	6,9	3,7	5,4	2,1
Quercus petraea	*Que pet*	6	4,5 +/- 0,5	4,7 +/- 0,5	4,6 +/- 1,4	-1,4	10,7	8,5	6,8	4,7
Carpinus betulus	*Car bet*	4	4,5 +/- 0,5	4,6 +/- 0,5	4,3 +/- 1,5	0,3	12,9	9,7	7,3	4,2
Tilia cordata	*Til cor*	5	4,5 +/- 0,5	4,7 +/- 0,4	4,7 +/- 1,2	-0,3	6,8	5,2	3,5	1,9
Populus tremula	*Pop tre*	6	4,8 +/- 0,6	4,7 +/- 0,4	4,8 +/- 1,2	-1,2	1,8	0,7	1,3	0,3
Sorbus torminalis	*Sor tor*	4	4,7 +/- 0,4	4,8 +/- 0,4	4,9 +/- 1,2	0,9	2,9	2,1	1,4	0,6
Alnus glutinosa	*Aln glu*	5	4,8 +/- 0,7	5,2 +/- 0,7	6,2 +/- 2,1	1,2	2,3	2,0	0,8	0,6
Prunus padus	*Pru pad*	5	5 +/- 0,5	5,2 +/- 0,4	6,1 +/- 1,3	1,1	3,0	0,5	2,8	0,4
Alnus incana	*Aln inc*	6	5,5 +/- 0,5	5,7 +/- 0,6	7,7 +/- 1,7	1,7	1,6	0,8	1,2	0,4
Betula pendula	*Bet pen*	7	4,7 +/- 0,7	5,3 +/- 0,6	6,5 +/- 1,6	-0,5	2,7	2,0	0,8	0,1
Quercus robur	*Que rob*	7	4,7 +/- 0,6	5 +/- 0,7	5,5 +/- 2,2	-1,5	6,5	4,4	3,8	1,8
Sorbus aria	*Sor ari*	6	4,9 +/- 0,4	5,3 +/- 0,8	6,4 +/- 2,2	0,4	2,2	0,6	1,8	0,3
Larix decidua	*Lar dec*	8	4,7 +/- 0,8	5,7 +/- 0,8	7,6 +/- 2,2	-0,4	2,1	1,7	0,7	0,3
Picea abies	*Pic abi*	5	4,6 +/- 0,8	4,9 +/- 0,8	5,2 +/- 2,4	0,2	30,9	20,2	19,9	9,3
Sorbus aucuparia	*Sor auc*	6	4,8 +/- 0,9	4,7 +/- 0,6	4,7 +/- 1,8	-1,3	12,8	1,4	12,2	0,8
Prunus avium	*Pru avi*	4	4,3 +/- 0,8	4,6 +/- 0,5	4,3 +/- 1,6	0,3	1,8	0,6	1,3	0,2
Betula pubescens	*Bet pub*	7	5,8 +/- 0,8	6,1 +/- 0,7	8,7 +/- 2,1	1,7	1,4	0,7	0,9	0,2
Pinus sylvestris	*Pin syl*	7	5,7 +/- 1	6,2 +/- 0,8	8,9 +/- 2,4	1,9	5,6	4,3	2,7	1,5

3.2. Beziehungen zwischen Lichtzahl und Verhalten der Baumartenverjüngung

Die auf Basis der Auswertung rekalibrierten Lichtzahlen sind zwar im Großen und Ganzen den Ellenberg-Zahlen ähnlich (Abb. 2, lineares $R^2 = 0{,}66$), jedoch treten Abweichungen von bis zu 2 Stufen auf (Tab. 3): Die Verjüngung von Baumarten, welche in Abb. 2 über der Ausgleichsgerade liegen, kommt in den Naturwaldreservaten im Durchschnitt in stärker belichteten, von solchen Arten, welche unter der Gerade liegen, in schwächer belichteten Situationen vor. Die Edellaubbäume (*Tilio-Acerion*) fallen durchweg in die zweite Gruppe, wobei die Verjüngung von *Acer platanoides* und *A. pseudoplatanus* sogar als noch etwas schattenertragender eingeschätzt wird als die von *Fagus* und *Abies*. Auch für beide *Quercus*-Arten und *Populus tremula* ergeben sich im Vergleich zu ELLENBERG deutlich geringere Lichtzahlen, für *Pinus sylvestris*, *Betula pubescens*, *Alnus incana*, *A. glutinosa* und *Prunus padus* dagegen deutlich höhere.

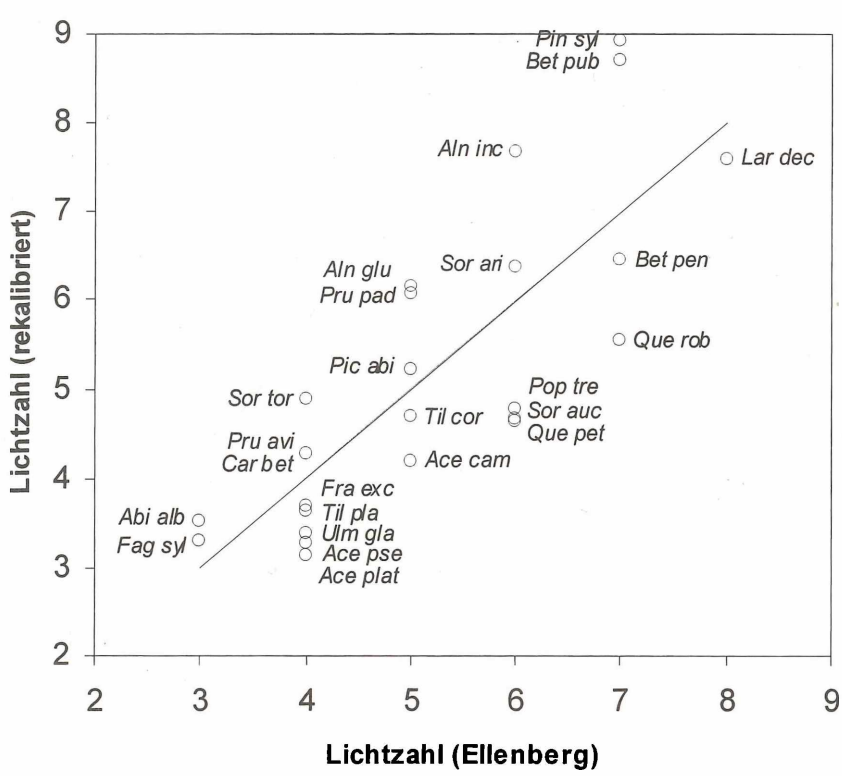


Abb. 2: Gegenüberstellung der Lichtzahl der Baumarten nach ELLENBERG et al. (2001) und der auf Basis der Vegetationsdatenbank Naturwaldreservate rekalibrierten Lichtzahlen für die Verjüngungsschicht; für Artkürzel siehe Tab. 3.

Fig. 2: Relationship between light value of tree species according to ELLENBERG et al. (2001) and recalibrated light value of the regeneration layer based on relevés from Bavarian natural forest reserves; for species abbreviations see Table 3.

3.3. Klassifikation der Präferenzprofile

Die Klassifikation der Baumarten anhand der Präferenzprofile von Baumschicht und Verjüngung ergab bei einer Distanzschwelle von 0,96 sechs Gruppen (Abb. 3).

Bei den Baumarten der Gruppe 1 (Abb. 4) sind die Präferenzen im Bereich unter mL 4,5 am höchsten. Bei der Untergruppe *Abies alba*, *Tilia platyphyllos* und insbesondere bei *Fraxinus excelsior* trifft dies mehr auf die Verjüngung als auf die Baumschicht zu. Neben den klassischen Schattbaumarten des *Fagion sylvaticae* werden alle Edellaubbäume des *Tilio-Acerion* hier eingruppiert. Angesichts der durchweg geringen L-Zahlen kann man sie kurz als „Gruppe der Schatt- und Edellaubbäume" bezeichnen. Baumarten dieser Gruppe liegen in Abb. 1 oberhalb der Ausgleichslinie, d. h. sie besitzen in der Verjüngung gleich hohe oder höhere Stetigkeiten als in der Baumschicht (Tab. 3).

Bei den Baumarten der Gruppe 2 (Abb. 5) liegen die Präferenzen von Baumschicht und Verjüngung in einem Bereich zwischen mL = 4,5 bis 5,0 nahe beieinander, während sie im tiefen Schatten negativ sind. Bis auf *Populus tremula* handelt es sich um typische Arten der Eichenmischwälder (*Carpinion betuli* und *Quercetalia pubescenti-petraeae*). Die Gruppe ist bezüglich der Lichtzahlen heterogen, mit Ausnahme von *Populus tremula* sind alle Baumarten der Gruppe in der Verjüngung weniger stet als in der Baumschicht.

Den beiden ersten Gruppen stehen auf höherer hierarchischer Ebene getrennt alle übrigen Baumarten gegenüber. Gruppe 3 (Abb. 6) zeigt in Baumschicht und Verjüngung gleich-

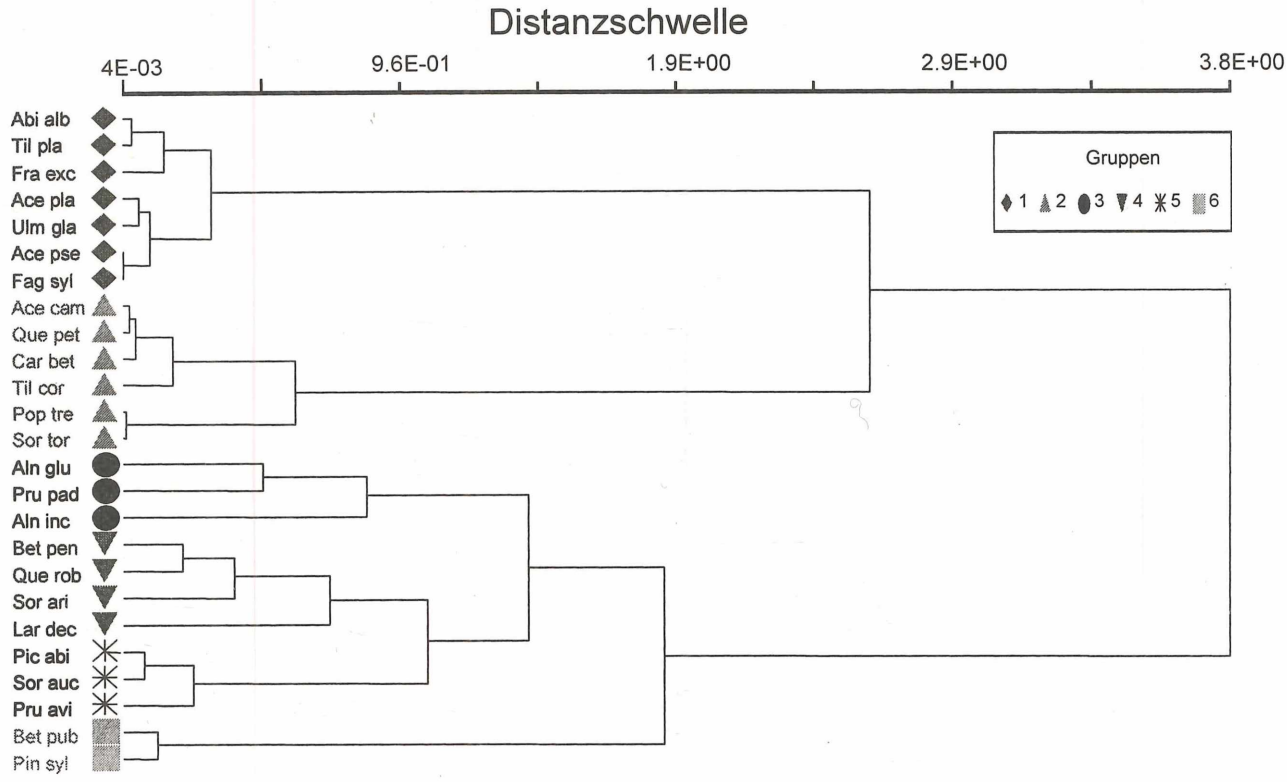


Abb.3: Dendrogramm der auf Basis der Präferenzprofile von Baum- und Verjüngungsschicht für Licht errechneten Baumartengruppen in bayerischen Naturwaldreservaten; für Artkürzel siehe Tab. 3.

Abb.3: Dendrogram of tree species clusters based on preference profiles of tree and regeneration layer for light in the Bavarian nature reserves; for species abbreviations see Table 3.

laufend zwischen mL = 5,0 und 5,5 gipfelnde Präferenzkurven, bei ausgeprägter Meidung schattiger Bestände. Es handelt sich um gewässerbegleitende „Auwaldarten" (*Alno-Ulmion minoris*), deren Lichtzahlen nach ELLENBERG, bezogen auf die hier ausgewerteten Daten, durchweg deutlich zu gering sind.

Bei den Baumarten der Gruppe 4 (Abb. 7) sind die Präferenzen der Verjüngung weit zu hohen mittleren Lichtzeigerwerten (lichte bis offene Bestände) hin verschoben, während die Baumarten in der Baumschicht vor allem in geschlosseneren, dichteren Beständen vorkommen. *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Sorbus aria* und *Larix decidua* verjüngen sich demnach vorzugsweise in großen Lücken, halten sich jedoch als etablierte Bäume auch in recht geschlossenen Wäldern. Man kann sie am besten als „Baumarten mit lichtbedürftigem Jungwuchs" bezeichnen.

Die Präferenzprofile der Baumartengruppe 5 (Abb. 8) stehen den Gruppen 1 und 2 relativ nahe – eine Tatsache, die im Dendrogramm nicht zum Ausdruck kommt. Bestände dieser Baumarten stehen bevorzugt halbschattig (mL = 5,5), ihre Verjüngung dringt jedoch teilweise weit in schattige Bestände vor. Die deutliche Differenz zwischen schattenertragender Verjüngung und Vorkommen der etablierten Bäume in lichten Wäldern verleiht vor allem *Sorbus aucuparia* einen Präferenzverlauf, der sonst nur bei *Abies alba*, *Fraxinus excelsior* und *Tilia platyphyllos* auftritt. Man kann sie als „in der Jugend schattenertragende Halbschattbaumarten" bezeichnen.

Pinus sylvestris und *Betula pubescens* bilden Gruppe 6 (Abb. 9) und sind als „ausgeprägte Lichtbaumarten" anzusprechen. Beide sind in der Baumschicht deutlich steter als in der Verjüngung und erscheinen in unserem Datensatz als in der Jugend markant lichtbedürftiger als die ELLENBERG-Zahlen nahe legen.

4. Diskussion

4.1. Grenzen der Aussagekraft

Herkunft und Umfang der Daten stecken die Grenzen der Interpretationsmöglichkeiten ab. Weder sind Naturwaldreservate völlig unbeeinflusste Urwälder noch sind sie repräsentativ für die aktuell auf großen Flächen vorhandenen Wälder Bayerns. Naturwaldreservate sind seit einigen Jahren bis Jahrzehnten aus der Nutzung entlassene Wälder unterschiedlicher Vorgeschichte. Das Spektrum der Ausgangslagen reicht von weitgehend unbeeinflussten Urwaldresten der Gebirge über alte Mittel-, Hude- und Weidewälder bis hin zu Einsprengseln naturferner Nadelholzbestockungen auf Laubwaldstandorten (ALBRECHT 1990). Sie geben mithin weniger eine Referenz für die natürliche Zusammensetzung von Altbeständen als vielmehr für die ungelenkte Entwicklung der nachwachsenden Baumgeneration ab („Urwald von morgen", LUDEMANN 1992, ERB et al. 2002). Es ist deshalb angebracht, bei Struktur, Vorkommen und Präferenzen in der Baumschicht an frühere Nutzungen zu denken (MÜLLER 2005, WINTER 2005).

Naturwaldreservate unterscheiden sich durch Art, Frequenz und Stärke der auftretenden Störungen (Störungsregime, ANGELSTAM 1998) von Wirtschaftswäldern. So zeigt die Mehrheit der Reservate 30 Jahre nach Ausweisung deutlich höhere Bestandesdichten als Wirtschaftswälder gleichen Alters (MEYER 1995). Eine stärkere Differenzierung der Entwicklungsphasen durch altersbedingten Zerfall und größere Störungen, wie sie in alten Naturwäldern zu beobachten ist (TABAKU 2000, QUARDOKUS 1994, WINTER 2005, WINTER et al. 2005), fehlt in der Regel. Sind lichte Stadien der zonalen Wälder unterrepräsentiert, so wird dies durch den erhöhten Anteil von Extremstandorten in den Reservaten (über-)kompensiert. Wir müssen deshalb davon ausgehen, dass die Präferenzprofile über Gebühr von lichten Extremstandorten beeinflusst sind.

In den Reservaten findet zwar keine Nutzung statt, die große Mehrheit der Aufnahmeflächen war jedoch weiterhin ortsüblichen Schalenwilddichten ausgesetzt. Deren unbestrittener Einfluss (z. B. GILL 2006) ist im Rahmen dieser Untersuchung eine nicht näher quantifizierte Kovariable, deren Wechselwirkung mit dem Lichtgradienten Spezialuntersuchungen vorbehalten bleiben muss.

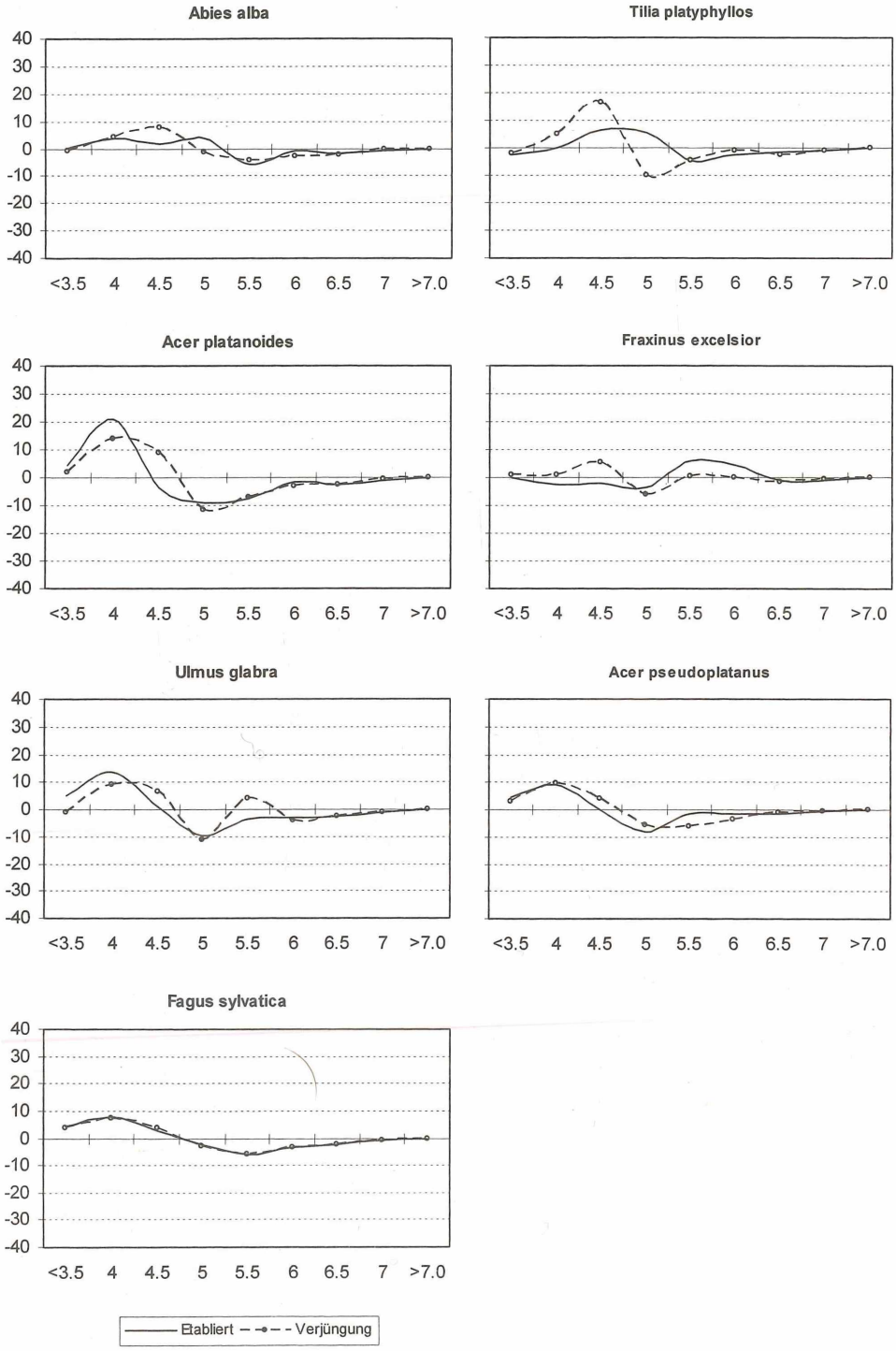


Abb. 4: Präferenzdiagramme der Gruppe 1 „Schatt- und Edellaubbäume".

Fig. 4: Preference profiles of Group 1 "shade tolerant trees and high-value deciduous trees".

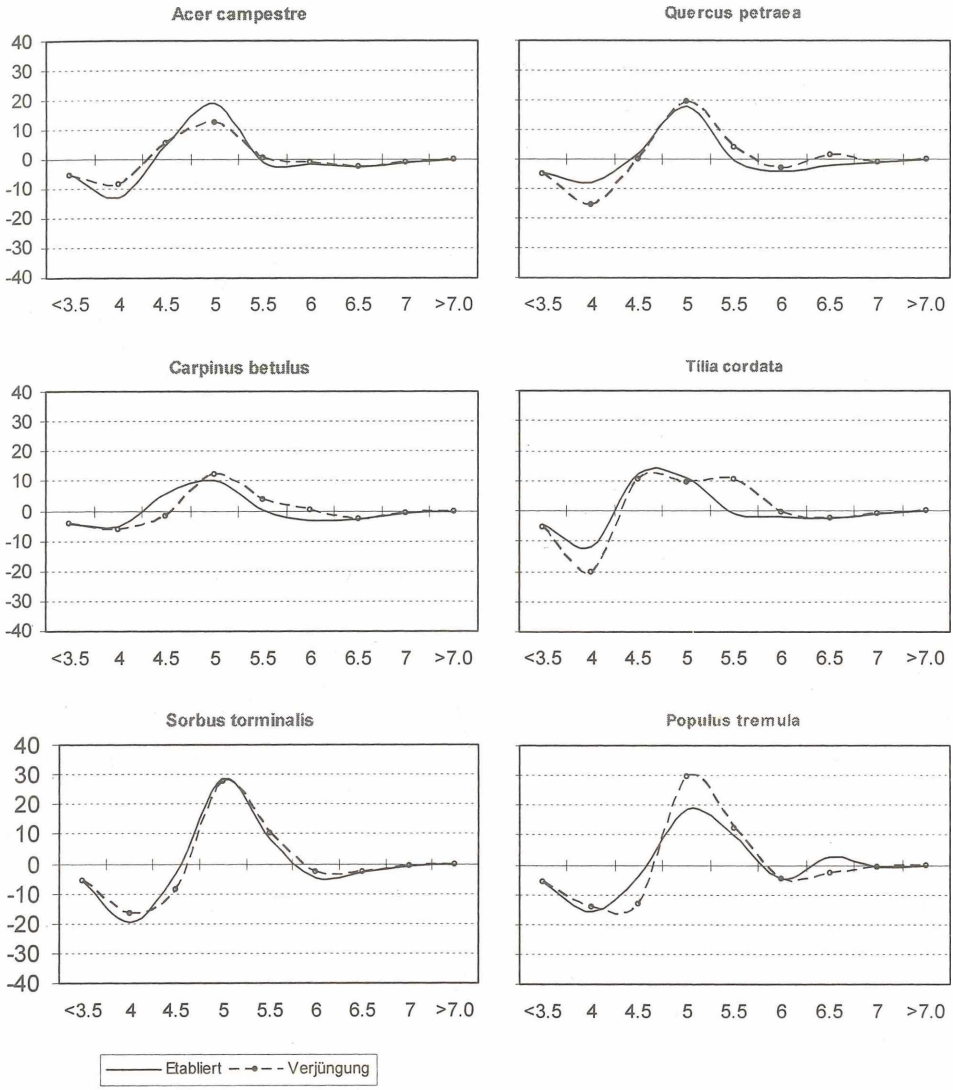
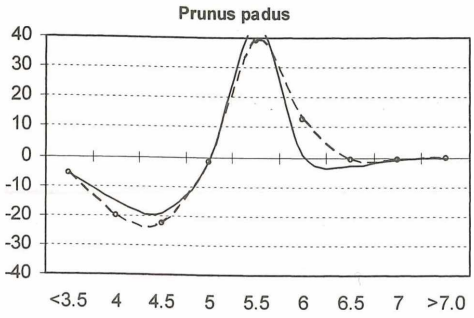
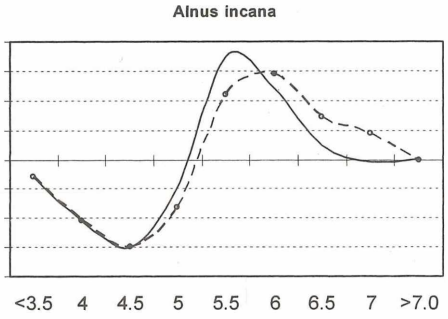
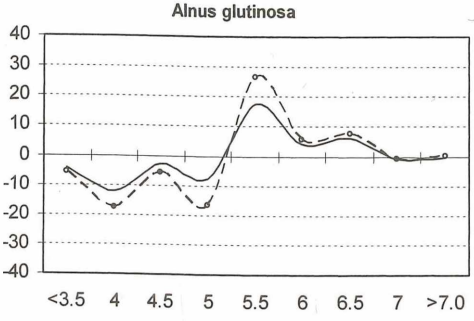


Abb. 5: Präferenzdiagramme der Gruppe 2, Baumarten der Eichenmischwälder.

Fig. 5: Preference profiles of Group 2, tree species of mixed oak forests.







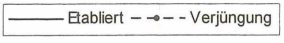
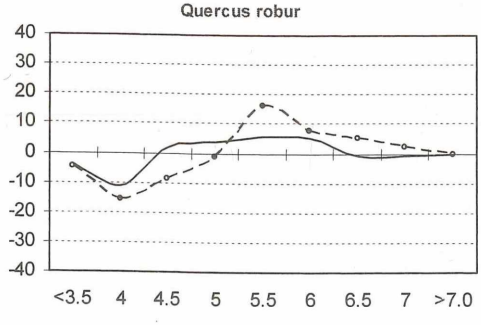
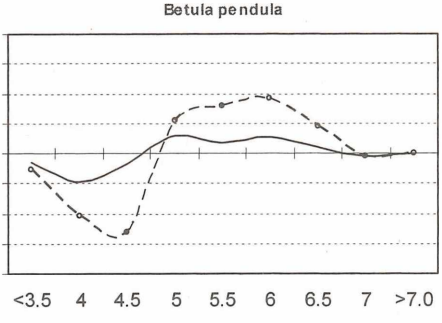
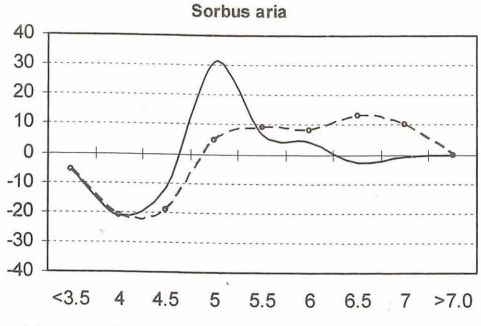


Abb. 6: Präferenzdiagramme der Gruppe 3, Baumarten der Auwälder.

Fig. 6: Preference profiles of Group 3, tree species of alluvial forests.







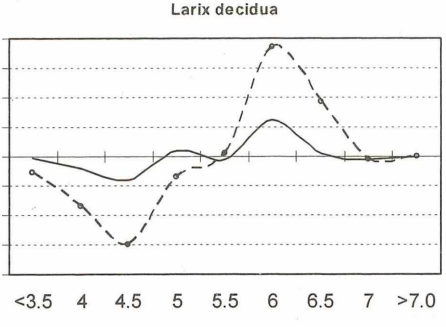
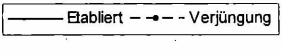
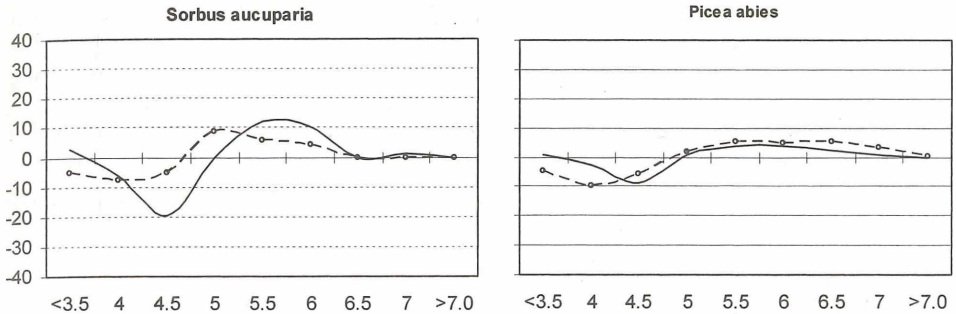


Abb. 7: Präferenzdiagramme der Gruppe 4 „Baumarten mit lichtbedürftigem Jungwuchs".

Fig. 7: Preference profiles of Group 4 "tree species with light-demanding juveniles".





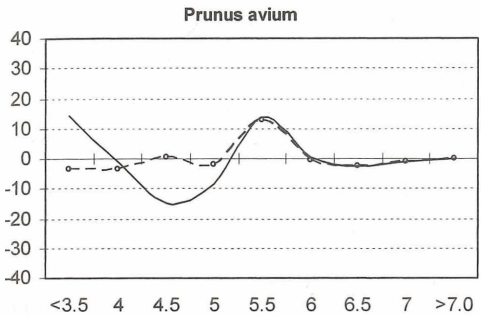


Abb. 8: Präferenzdiagramme der Gruppe 5 „in der Jugend Schatten ertragende Halbschattbaumarten".

Fig. 8: Preference profiles of Group 5 "semi-shade tolerant trees with shade tolerant juveniles".

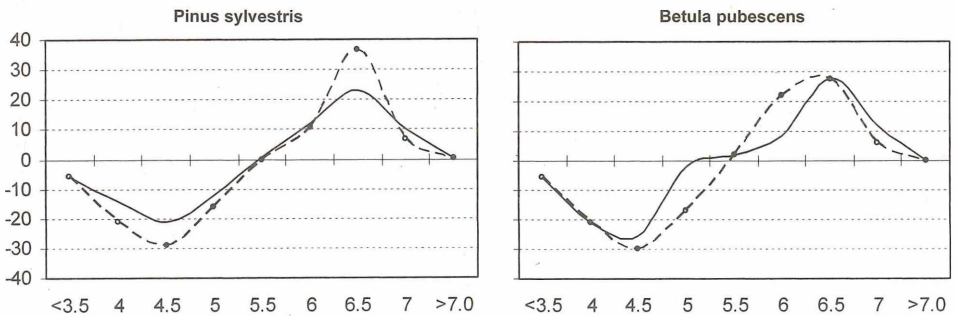


Abb. 9: Präferenzdiagramme der Gruppe 6 „ausgesprochene Lichtbaumarten".

Fig. 9: Preference profiles of Group 6 "particularly light-demanding trees".

Etabliert — Verjüngung

Weitere Grenzen sind dadurch vorgegeben, dass pflanzensoziologische Aufnahmen innerhalb der unterschiedenen Schichten keine Differenzierung bezüglich Alter und Wuchshöhe und nur eine sehr grobe bezüglich der Abundanz zulassen. Diese Differenzierung wurde in der vorliegenden Studie durch die Zusammenfassung der Schichten weiter verringert. So erhält in der vorliegenden Auswertung ein Keimling dasselbe Gewicht wie ein 4,8 m hoher Schössling. Wenn Vegetationsaufnahmen also waldkundliche Aufnahmen (Probekreisinventuren, Vollaufnahmen) keineswegs ersetzen, so liegt ihr Vorteil in der vollständigen Erfassung der Baumarten einschließlich Verjüngung (bei Probekreisverfahren nicht gegeben) auf sehr vielen, im Raum verteilten Probeflächen (bei Vollaufnahmen nicht gegeben).

4.2. Hinweise auf Prozesse der Bestandeserneuerung

Pflanzensoziologische Daten und die daraus abgeleiteten statistischen Kennwerte geben indirekte Hinweise auf die Bestandesdynamik, welche ihrerseits von Prozessen der Ausbreitung, Etablierung und Konkurrenz abhängt. Durch Dokumentation der Baumartenvorkommen in unterschiedlichen Bestandesschichten vermögen sie insbesondere einen Beitrag zu der für das Verständnis der Walddynamik zentralen Frage zu leisten, ob sich eine Baumart unter Beständen der eigenen Art oder doch unter vergleichbaren Belichtungsverhältnissen verjüngt. Bereits die einfachen Stetigkeitsunterschiede zwischen Baumschicht und Verjüngung sind in dieser Hinsicht aufschlussreich. So unterscheiden sich Edellaubbäume des *Tilio-Acerion* durch ihre größere Ausbreitungs- und Verjüngungsfähigkeit von den Eichenmischwaldarten (Abb. 1). Wie erwartet, sind die meisten Pionierbaumarten in der Baumschicht der Reservate steter als in der Verjüngung, wo sie nur nach seltenen Großstörungen zum Zuge kommen.

Noch differenziertere Aussagen erlaubt der Vergleich der Präferenzprofile für Baumschicht und Verjüngung. Die Kurvenverläufe der Baumartencluster 4 und 5 weisen auf komplementäre Strategien im Umgang mit Störungen hin. Vertreter der Gruppe 4 benötigen viel Licht für die Regeneration, vermögen aber im Gegensatz zu den echten Pionieren der Gruppe 6 in der Baumschicht relativ geschlossener Bestände zu bestehen. Folglich führt das Ausbleiben von Störungen zu einer Überalterung ihrer Populationen. Dank ihrer Schattentoleranz in der Jugend gelingt die Verjüngung von Baumarten der Gruppe 5 bereits in m. o. w. geschlossenen Beständen. Hier warten sie als Sämlinge auf Störungen, welche ihnen ein Einwachsen in die Baumschicht ermöglichen. Sie bilden also Vorwälder, ohne Pioniere zu sein (EWALD 2007). Auf einem niedrigeren Niveau der Lichtversorgung zeigen in Gruppe 1 *Tilia platyphyllos* und *Fraxinus excelsior* ein vergleichbares Verhalten: Ihre Verjüngung ist in der Lage, in ausgesprochenen schattigen Wäldern Sämlingsbanken aufzubauen, welche Störungslücken rascher schließen können als die auf Neuansamung angewiesenen Pioniere.

4.3. Vergleich mit Ergebnissen aus den bayerischen Alpen

Es bietet sich an, die Ergebnisse aus den bayerischen Naturwaldreservaten mit denen aus den bayerischen Alpen (EWALD 2007) zu vergleichen. Zu bedenken ist dabei, dass letztere Studie trotz gleicher Methodik einen wesentlich kleineren Raum, diesen jedoch unter Einschluss aller, auch nutzungsbedingter Waldtypen berücksichtigt. Während alle in beiden Datensätzen vorkommenden Baumarten ähnliche Präferenzprofile zeigen, sind die Unterschiede in den Baumartenclustern augenfällig. Die Ableitung der Präferenzprofile aus großen Datensätzen erweist sich als weit weniger abhängig vom Untersuchungskontext (ALLEN & STARR 1982) als die darauf aufsetzende Gruppenbildung. Fast identisch stellt sich nur die Gruppe der Schattbaumarten mit *Abies*, *Fagus*, *Fraxinus* und *Ulmus* dar. Durch hohe Stetigkeit über das gesamte Lichtgefälle hinweg bilden *Picea abies* und *Acer pseudoplatanus* in den Alpen eine eigene, ubiquistische Gruppe. Als insgesamt dritt steteste Baumart sticht in den Alpen *Sorbus aucuparia* mit ihrer Strategie einer schattentoleranten Vorwaldart als eigene Gruppe besonders hervor. Das Fehlen der wärmebedürftigen Eichenmischwaldarten wird durch *Pinus cembra* als einzige exklusiv subalpine Baumart zwar nicht ausgeglichen, dafür bilden in Folge morphodynamischer Aktivität *Pinus rotundata*, *Juniperus communis* und *Salix eleagnos* eine Gruppe alpentypischer Pioniere.

4.4. Vergleich mit gängigen Einschätzungen

Am leichtesten fällt auf Grund der zahlenmäßigen Verschlüsselung der Vergleich mit den Lichtzahlen von ELLENBERG et al. (2001), welcher sich allerdings auf das Verhalten der Verjüngung beschränkt. Aus der vorliegenden Untersuchung sollen jedoch aus den unter 4.1 genannten Gründen keine korrigierten Lichtzahlen der Baumarten für Bayern abgeleitet werden: Erstens umfassen Naturwaldreservate nur einen Teil der realisierten Nische, zweitens spiegeln Vegetationsaufnahmen subtilere Unterschiede in Vitalität und Abundanz nicht ausreichend wider. Ein vielversprechender Weg wäre die gemeinsame Auswertung punktgleicher Vegetationsaufnahmen und waldkundlicher Daten, wie im Konzept von ALBRECHT (1990) vorgesehen.

Wie sind die z. T. markanten Abweichungen des Verjüngungsverhaltens von den ELLENBERG-Zahlen in den Naturwaldreservaten zu erklären? Die fehlende Differenzierung zwischen *Fagus* und *Abies* auf der einen und den Edellaubbäumen auf der anderen Seite dürfte auf der größeren Ausbreitungskraft der Letzteren beruhen, womit sie physiologische Nachteile (über-)kompensieren. Dadurch sind diese Baumarten in schattigen Beständen präsent, haben jedoch in Abwesenheit von Störungen geringere Entwicklungsmöglichkeiten als die mutmaßlich echten Schattbaumarten. Dieselbe Argumentation kann man auf höherem Belichtungsniveau auf *Acer campestre*, *Quercus petraea*, *Q. robur* und *Sorbus aucuparia* anwenden. Die überraschenden Befunde für *Populus tremula* sollten angesichts der schmalen Datenbasis (1,8 % Gesamtstetigkeit) nicht überbewertet werden, könnten jedoch mit Verjüngung aus Wurzelbrut in Zusammenhang stehen.

In bayerischen Naturwaldreservaten bleibt die Verjüngung beider *Alnus*-Arten, sowie von *Prunus padus*, *Pinus sylvestris* und *Betula pubescens* weitgehend auf typische Sonderstandorte mit von Natur aus lichten Verhältnissen beschränkt. Wahrscheinlich beruhen die deutlich geringeren Lichtzahlen von ELLENBERG auf der Beobachtung, dass diese Baumarten in frühen Sukzessionsstadien von Wirtschaftswäldern auch an mittleren Standorten vorkommen, wofür in Naturwaldreservaten die Störungsintensität offenbar nicht ausreicht. In dieses Bild fügt sich auch das abweichende Verhalten von *Larix decidua* als einziger betrachteter Baumart, die in den meisten Naturwaldreservaten sicher nicht standortheimisch ist. Ihre Vorkommen sind Zeugen früherer Bewirtschaftung auf wuchskräftigen mittleren (Buchenwald-) Standorten, an denen sie sich gelegentlich noch verjüngt.

Wie in Kap. 3.3 ausgeführt, entsprechen mehrere Baumartengruppen auffallend gut bekannten pflanzensoziologischen Einschätzungen: So vereint Gruppe 1 die Kennarten von *Fagion* und *Tilo-Acerion*, Gruppe 2 die des *Carpinion*, Gruppe 3 die des *Alno-Ulmion* – eine Unterteilung, die ELLENBERG bei der Ableitung der Lichtzahlen offenbar nicht in den Vordergrund gestellt hat. *Tilio-Acerion-* (Edellaubbaum-) und *Carpinion*-(Eichenmischwald-)Arten werden gelegentlich als zwischen Vorwald und Schlusswald vermittelnde „Halbschatt-" bzw. „Zwischenwaldarten" zusammengefasst. In den Präferenzprofilen kommen dagegen wesentliche lichtökologische und dynamische Unterschiede zum Ausdruck: Sie liegen zum einen im schattigen Charakter des Sonderstandorts „Schluchtwald", vor allem aber in der bedeutenden Rolle, welche Edellaubbäume im Verjüngungsgeschehen gut basen- und wasserversorgter Buchenwälder (RYSAVY & ROLOFF 1994, KÖLLING & WALENTOWSKI 2002) und Eichenmischwälder (MICHIELS 1996, BERNHARDT et al. 2006) spielen. Diese Unterschiede sind dafür verantwortlich, dass die Edellaubbäume im Trend der letzten Jahrzehnte zu Eutrophierung und Verdunkelung der Wälder (ELLENBERG 1985) Gewinner, die Eichenmischwaldarten dagegen Verlierer waren.

Mit *Picea abies* und *Sorbus aucuparia* sind in Gruppe 6 zwei sich im *Piceion* pflanzensoziologisch nahe stehende Baumarten vereint. Beide prägen die von Borkenkäfer-Massenvermehrung gezeichnete Walddynamik in den Hochlagen des Bayerischen Waldes (HEURICH 2001), wo die vor der Störung vorhandene Vorausverjüngung eine, gemessen an den rauen Umweltbedingungen, zügige Wiederbestockung gewährleistet.

4.5. Schlussfolgerungen und Ausblick

Die Auswertung des Verhaltens der Baumarten in Naturwaldreservaten bestätigt manche bekannte Einschätzung und lässt andere in neuem Licht erscheinen. Enge Beziehungen zwischen Lichtökologie, Standortbedingungen und Walddynamik machen es indessen schwer, aus Geländedaten allein eine allgemein gültige Einteilung der Schattentoleranz abzuleiten. Diese sollte vielmehr unter gleichzeitiger Berücksichtigung von ökologischem und physiologischem Verhalten getroffen werden (vgl. PILLAR 1999), was den Aufbau einer Datenbank baumartenspezifischer funktioneller Merkmale und deren Verschneidung mit Vegetationsdaten voraussetzt. Sie muss überdies das Verhalten im Wirtschaftswald berücksichtigen.

Ihrer ursprünglichen Bestimmung entsprechend liegt der Wert der Naturwaldreservate im Erkennen von Entwicklungstrends, die ohne lenkenden Einfluss des Menschen ablaufen. Der Waldbau kann willkommene Trends ausnutzen oder muss Strategien entwickeln, um unerwünschten Trends mit möglichst geringem Aufwand entgegenzuwirken (DINKELAKER & VON GILSA 2003). In den vorliegenden vegetationskundlichen Erstaufnahmen zeichnen sich diese Trends indirekt über Diskrepanzen zwischen Baumschicht und Verjüngung ab. Ihr direkter Nachweis durch Wiederholungsaufnahmen (z. B. BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2006) ist eine wichtige anstehende Aufgabe, für die die bestehende Datenbank eine unverzichtbare Grundlage bildet.

Mit dem prognostizierten Klimawandel ist eine weitere Randbedingung dieses Geschehens als Variable zu berücksichtigen. Der sorgfältigen Dauerbeobachtung der Naturwaldreservate obliegt es, Veränderungen dieser spezifischen Ursache zuzuordnen. Die Naturwaldreservate werden als Nullflächen in einem unbeabsichtigten Großexperiment Auskunft geben über die Elastizität der bestehenden und das Entstehen neuer natürlicher Waldgesellschaften. Weitgehend unklar ist bislang, welche Rolle Störungen (Stürme, Trockenjahre, Insektengradationen) und welche allmähliche Verschiebungen des Konkurrenzgleichgewichts (z. B. zwischen Edellaubbäumen und Eichenwischwaldarten) bei diesen Veränderungen spielen werden.

Literatur

ALBRECHT, L. (1990): Grundlagen, Ziele und Methodik der waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. – Schriftenr. Naturwaldreservate Bayern 1: 219 S., Eching b. München.

ALLEN, T. F. H. & STARR, T. B. (1982); Hierarchy: perspectives for ecological complexity. – University of Chicago Press, Chicago.

ANGELSTAM, P. K. (1998): Maintaining and restoring biodiversity in European boreal forests by developing natural disturbance regimes. – Journ. Veg. Sci. 9: 593–602.

BERNHARDT-RÖMERMANN, M., ÖSTREICHER, S., FISCHER, A., KUDERNATSCH, T. & PFADENHAUER, J. (2006): Das *Galio-Carpinetum* im Münchener Raum – Ergebnis früherer Bewirtschaftung? – Tuexenia 26: 27–36.

BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie – Grundzüge der Vegetationskunde. – Springer, Berlin: 865 S.

BÜCKING W. (2007): Naturwaldreservate in Europa. – Forstarchiv 78: 180–187.

BURNS, R. M. & HONKALA, B. H. (1990) Silvics of North America. Volume 1, conifers. – Agriculture Handbook 654/1, USDA Forest Service, Washington, DC: 675 S.

DINKELAKER F. & VON GILSA, H. (2003): Waldentwicklungstypen in Baden-Württemberg. – AFZ/Der Wald 18/2003: 897–900.

ELLENBERG, H. (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. – Ber. Deutsch. Bot. Ges. 65: 351–362.

– (1985): Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluss von Düngung und Immissionen. – Schweiz. Z. Forstwes. 136: 19–39.

– , WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa., 4. verb. Aufl. – Scripta Geobotanica 18: 262 S., Göttingen.

ERB, W., ALDINGER, E., SPIES, V., BÜCKING, W., HÜTTL, B., PISOKE, TH., RIEDEL, PH., BENSE, U., LOCH, R. & KRACHT, V. (2002): Dynamik in Bannwäldern – Erkenntnisse für eine naturnahe Waldwirtschaft. – AFZ/Der Wald 23: 1237–1242.

EWALD, J. (1995): Eine vegetationskundliche Datenbank bayerischer Bergwälder. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. 56: 453–465.
– (2004): Ökologie der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) im bayerischen Alpenraum. – Forum geobotanicum 1: 9–18.
– (2005): Pflanzensoziologie als Beitrag zur Biodiversitätsinformatik. – Tuexenia 25: 475–483.
– (2007): Ein pflanzensoziologisches Modell der Schattentoleranz von Baumarten in den Bayerischen Alpen. – Forum geobotanicum 3: 11–19.
–, MAY, R. & KLEIKAMP, M. (2006): VegetWeb – die pflanzensoziologische Online-Datenbank unter www.floraWeb.de. – In: BERG, C., BERGMEIER, E., HÖVELMANN, T. & RISTOW, M. (Bearb.): Ein Netzwerk für den botanischen Artenschutz. BfN-Skripten 178: 127–131, Bonn-Bad Godesberg.
GILL, R. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. – Conservation Biology 11: 170–202.
Gulder, H. (2001): Forstliche Wuchsgebietsgliederung Bayerns. – Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Freising.
HEURICH, M. (2001): Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. – Nationalpark Bayerischer Wald Wiss. R. 14: 99–176.
GRUBB, P. J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. – Biol. Rev. 52:107–145.
HUTCHINSON, G.E. (1957): Concluding remarks. – Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology 22: 415–457.
KLOTZ, S., KÜHN, I. & DURKA, W. (2003): BIOLFLOR – eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. – Schriftenr. Vegetationsk. 38, 334 S., Bonn-Bad Godesberg.
KNEVEL, I. C., BEKKER, R. M., BAKKER, J. P. & KLEYER, M. (2003): Life-history traits of the Northwest European flora: the LEDA database. – Journ. Veg. Sci. 14: 611–614.
KÖLLING, C. & WALENTOWSKI, H. (2002): Die Rolle der Esche (*Fraxinus excelsior*) in einheimischen Waldgesellschaften. – Ber Bayer. Landesanstalt Wald und Forstwirtschaft 34: 6–20.
KÖLLING, C. & ZIMMERMANN, L. (2007): Die Anfälligkeit der Wälder Deutschlands gegenüber dem Klimawandel. – Gefahrstoffe – Reinhaltung der Luft 67: 259–268.
LUDEMANN, T. (1992): Im Zweribach – vom nacheiszeitlichen Urwald zum „Urwald von morgen". – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 63: 1–268, Karlsruhe.
MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. (1999): Multivariate analysis of ecological data. – MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
MERKEL, J. (1982): Die Vegetation der Naturwaldreservate in Oberfranken. – Ber. ANL 6: 135–230, Laufen a. d. Salzach.
MEYER, P. (1995): Untersuchungen waldkundlicher Entwicklungstendenzen und methodischer Fragestellungen in Buchen- und Buchenmischbeständen niedersächsischer Naturwaldreservate (NWR). – Diss. Forstl. Fakultät Universität Göttingen: 239 S.
MICHIELS, H.G. (1996): Standort und Vegetation ausgewählter Eichen-Naturwaldreservate in Bayern. – Schriftenr. Naturwaldreservate Bayern 3: 19–54, Eching b. München.
MÜLLER, J. (2005): Waldstrukturen als Steuergröße für Artengemeinschaften in kollinen bis submontanen Buchenwäldern. – Diss., TU München: 227 S.
PARVIAINEN, J., LITTLE, D., DOYLE, M., O'SULLIVAN, A., KETTUNEN, M. & KORHONEN, M. (Eds.) (1999): Research in forest reserves and natural forests in European countries. – EFI Proceedings 16: 304 S., Joensuu.
PILLAR, V. D. (1999): On the identification of optimal plant functional types. – Journ. Veg. Sci. 10: 631–640.
QUARDOKUS, H. (1994): Bestandesaufnahme des Naturreservates „Heilige Hallen" – Beschreibung der Bestandesdaten unter besonderer Berücksichtigung der Baumartenmischung, der Altersklassenverhältnisse, der soziologischen Stellung, der Bestockungs- und Beschirmungsgrade mit Hilfe eines mathematischen Stichprobenrasters. – Diplomarbeit. Fachhochschule für öff. Verwaltung Mecklenburg-Vorpommern, FB Forstwirtschaft, Raben-Steinfeld, 52 S.
RENNWALD, E. (Bearb.) (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationsk. 35: 800 S.
RÖHRIG, E. & GUSSONE, H.A. [begr. von DENGLER, A.] (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage, 2. Band, 7. Aufl. – Parey, Hamburg und Berlin.
RYSAVY, T. & ROLOFF, A. (1994): Ursachen der Vereschung in Mischbeständen und Vorschläge zu ihrer Vermeidung. – Forst und Holz 49: 392–395.

SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. – Ulmer, Stuttgart: 447 S.
SCHMIDT, M. & SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – Forstarchiv 78: 205–214.
SHIPLEY, B. & KEDDY, P. A. (1994) Evaluating the evidence for competitive hierarchies in plant communities. – Oikos 69: 340–345.
STRAUßBERGER, R. (1990): Untersuchungen zur Entwicklung bayerischer Kiefern-Naturwaldreservate auf nährstoffarmen Standorten. – Schriftenr. Naturwaldreservate Bayern 4: 1–219, Eching b. München.
TABAKU, V. (2000): Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. – Cuvillier Verlag, Göttingen: 206 S.
TER BRAAK, C. J. F. & GREMMEN, N. J. M. (1987): Ecological amplitudes of plant species and the internal consistency of Ellenberg's indicator values for moisture. – Vegetatio 69: 79–87.
WINTER, S. (2005): Ermittlung von strukturellen Indikatoren zur Abschätzung des Einflusses forstlicher Bewirtschaftung auf die Biozönosen von Tiefland-Buchenwäldern. – Diss. TU Dresden: 322 S.
–, FLADE, M., SCHUMACHER, H., KERSTAN, E. & MÖLLER, G. (2005): The importance of near-natural stand structures for the biocoenosis of lowland beech forests. – Forest, Snow and Landscape Research 79 (1/2): 127–144.

Prof. Dr. Clemens Abs
POPBIOL AG
Kulturstr. 33a
D-85356 Freising
Famabs@gmx.de

Prof. Dr. Jörg Ewald
Fachhochschule Weihenstephan
Fakultät Wald und Forstwirtschaft
Lehrgebiet Botanik, Vegetationskunde
Am Hochanger 5
D-85350 Freising
joerg.ewald@fh-weihenstephan.de

Dr. Helge Walentowski
Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft
Sachgebiet Naturschutz
Am Hochanger 11
D-85354 Freising
wal@lwf.uni-muenchen.de

Dr. Susanne Winter
Technische Universität München
Studienfakultät für Forstwissenschaft und Ressourcenmanagement
Fachgebiet Geobotanik
Am Hochanger 13
D85354 Freising
winter@wzw.tum.de

Eingang des Manuskriptes am 29.09.2007, endgültig angenommen am 23.02.2008.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 2008

Band/Volume: NS_28

Autor(en)/Author(s): Abs Clemens, Ewald Jörg, Walentowski Helge, Winter Susanne

Artikel/Article: Untersuchung der Schattentoleranz von Baumarten auf Grundlage der Datenbank bayerischer Naturwaldreservate 23-40