©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 8: 327–338. Göttingen 1988.

Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes
(Dauerflächenuntersuchungen)

– Wolfgang Schmidt –

Zusammenfassung

Seit 1981 werden sechzehn Dauerflächen (je 1 m² groß) in den drei wichtigsten Krautschicht-Ausbildungen eines frischen Kalkbuchenwaldes in der Altersphase mindestens einmal jährlich aufgenommen. An Hand von Angaben über den Deckungsgrad und der Zahl der Sprosse und Blüten werden die jährlichen Veränderungen in der Waldbodenvegetation dargestellt. Von 1981 bis 1987 veränderte sich der Deckungsgrad von *Allium ursinum* kaum. Nur auf einer Dauerfläche nahm *A. ursinum* leicht ab, während *Mercurialis perennis* zunahm. Starke Veränderungen in der Zahl der Blütenstände von *A. ursinum* treten vermutlich infolge von Unterschieden in der Nettoprimärproduktion des vorangegangenen Jahres auf. *M. perennis* schwankte sowohl im Deckungsgrad als auch in der Zahl der fertilen und sterilen Sprosse sehr stark. Nach einem trockenen und heißen Sommer sowie nach starker Pilzinfektion reduziert sich zunächst der Deckungsgrad, später auch die Zahl der Sprosse. Langfristig angestiegen ist der Deckungsgrad von *Anemone nemorosa.* Als Ursache wird die verminderte Beweidung durch Rehe in dem gezäunten Untersuchungsgebiet angenommen. Die Zahl der blühenden *A. nemorosa*-Pflanzen schwankte vermutlich auf Grund der unterschiedlichen Licht- und Nährstoffverhältnisse sehr stark sowohl von Dauerfläche zu Dauerfläche als auch von Jahr zu Jahr.

Abstract

Since 1981, sixteen permanent plots (each 1 m²) in three of the most important herb-layer communities of a terminal stage beech forest on calcareous soil were recorded at least once a year. On the basis of cover values and the numbers of shoots and flowers, the annual changes of the herb-layer vegetation were demonstrated. From 1981 to 1987 the annual cover values of *Allium ursinum* hardly differed. Only on one permanent plot *A. ursinum* slightly decreased, while *Mercurialis perennis* increased. Strong changes in the number of inflorescences of *A. ursinum* occurred, probably caused by differences in the net primary production of the preceding year. *M. perennis* differed greatly in cover values as well as in numbers of fertile and sterile shoots. In the first instance of the following year a dry and hot summer as well as a strong fungus infection result in reduced cover values, later on a reduction of shoot numbers. Over a longer period the cover values of *Anemone nemorosa* increased, probably caused by decreased roe-deer browsing in the fenced research area. The numbers of flowering *A. nemorosa* plants differed greatly from year to year. There were also strong differences in *A. nemorosa* flowers in the different permanent plots. Both were caused by varying light and nutrient supplies.

Einleitung

Der im Rahmen des Forschungsvorhabens „Ökosysteme auf Kalkgestein" untersuchte Kalkbuchenwald bei Göttingen zeichnet sich durch eine artenreiche, üppige Krautschicht aus. In einem kleinräumigen Mosaik von Pflanzenbeständen dominieren jeweils andere Arten, ohne daß sich immer eine eindeutige Beziehung zu bestimmten Standortsfaktoren erkennen läßt (DIERSCHKE & SONG 1982, SCHMIDT et al. 1988). Durch die Anlage von 16 Dauerprobeflächen im Jahre 1981 sollte geklärt werden, ob die starken räumlichen Unterschiede im Vorkommen der wichtigsten Waldbodenpflanzen konstant sind oder ob hier langfristige Veränderungen auftreten. Dauerflächenuntersuchungen liefern darüberhinaus auch wertvolle Angaben zur Biomassenproduktion, zur Populationsbiologie und zum Konkurrenzverhalten der Pflanzen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Untersuchungsflächen und Methoden

Ausführliche Angaben über die Lage, das Klima, den Boden und die Vegetation des Untersuchungsgebietes finden sich bei MEIWES et al. (1981), DIERSCHKE & SONG (1982), KOTHE (1983, 1988), EGGERT (1985) und SCHMIDT et al. (1988). In dem subozeanisch-submontanen, frischen Kalkbuchenwald wurden 1981 16 Dauerprobeflächen von je 1 m² Größe fest mit Kunststoffpfählen markiert, so daß sie bei jeder vegetationskundlichen Aufnahme zentimetergenau wiedergefunden werden konnten. Die Dauerprobeflächen verteilen sich auf folgende Vegetationseinheiten:

- *Allium*-Ausbildung, Dauerprobeflächen 1–4: im ungezäunten Versuchsbereich, vorwiegend auf typischer Mullrendzina.
- *Allium*-Ausbildung, Dauerprobeflächen 13–16: im gezäunten Versuchsbereich, vorwiegend auf Terra fusca-Rendzina.
- *Mercurialis*-Ausbildung, Dauerprobeflächen 5–8: im ungezäunten Versuchsbereich, vorwiegend auf flachgründiger Mullrendzina.
- *Anemone*-Ausbildung, Dauerprobeflächen 9–12: im gezäunten Versuchsbereich, vorwiegend auf tiefgründiger Terra fusca-Braunerde bzw. Terra fusca-Parabraunerde.

Die Vegetationsaufnahme geschah mit Hilfe eines Rahmens von1 x 1 m Kantenlänge, der in 16 kleinere Quadrate von 25 x 25 cm unterteilt ist (SCHMIDT et al. 1988). In vorbereitete Aufnahmeblätter wurden für jedes Unterquadrat folgende Merkmalsgrößen eingetragen:

- maximale Höhe der Krautschicht (cm)
- Deckungsgrad der gesamten Krautschicht (direkt in Prozent)
- Bodendeckung durch die Laubstreu (direkt in Prozent)
- Deckungsgrad der einzelnen Arten (direkt in Prozent)
- phänologischer Zustand der einzelnen Arten (nach dem Aufnahmeschlüssel von DIERSCHKE 1972, 1988).

Bei *Allium ursinum, Mercurialis perennis* und *Anemone nemorosa* erfolgten außerdem noch Angaben über die Zahl der Blätter bzw. Sprosse sowie der blühenden Exemplare; beim Baumjungwuchs wurde die Zahl und die Höhe notiert. Die Vegetationsaufnahme geschah mindestens einmal jährlich, möglichst zum Zeitpunkt der maximalen oberirdischen Blattentwicklung bzw. zur Hauptblütezeit der dominierenden Art. 1981 und 1982 wurden die Dauerprobeflächen 1–8 über die gesamte Vegetationsperiode ein- bis zweimal monatlich aufgenommen, um die saisonalen Veränderungen genauer zu erfassen. Von jeder Dauerprobefläche wurde mindestens einmal jährlich ein Foto angefertigt. Aus der Vielzahl der bisher erhobenen Daten werden im nachfolgenden nur die Veränderungen im Deckungsgrad der Krautschicht sowie der wichtigsten drei Arten *A. ursinum, M. perennis* und *A. nemorosa* besprochen.

Ergebnisse

1. Veränderungen im Deckungsgrad der Krautschicht von 1981 bis 1987 (Abb. 1)

Der Deckungsgrad der Krautschicht auf den Dauerprobeflächen 1–4 in der *Allium*-Ausbildung bewegt sich zum Zeitpunkt der maximalen Blattentwicklung von *A. ursinum* durchgehend um 90% und veränderte sich von 1981 bis 1987 kaum. Die Abnahme am 27.5.1986 auf Dauerprobefläche 2 ist auf eine vergleichsweise stärkere Vergilbung der *A. ursinum*-Blätter zurückzuführen. Auf den Dauerprobeflächen 13–16 der *Allium*-Ausbildung hat sich der Deckungsgrad langfristig gesehen etwas erhöht. Der starke Einbruch am 28.5.1986 beruht auf der starken Vergilbung der *A. ursinum*-Blätter (mehr als 50% der Blattfläche waren gelb). Auf Dauerprobefläche 13 wurde dieser Einbruch durch *M. perennis* kompensiert, die sich hier seit 1985 auf Kosten von *A. ursinum* ausbreitet.

Bei allen vier Dauerprobeflächen in der *Mercurialis*-Ausbildung läßt sich eine zweigipflige Kurve mit hohen Deckungsgraden 1981 und 1982 sowie 1985 und 1986 bei niedrigen Deckungsgraden 1983 und 1984 erkennen. Auf den vier Dauerprobeflächen der *Anemone*-Ausbildung

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

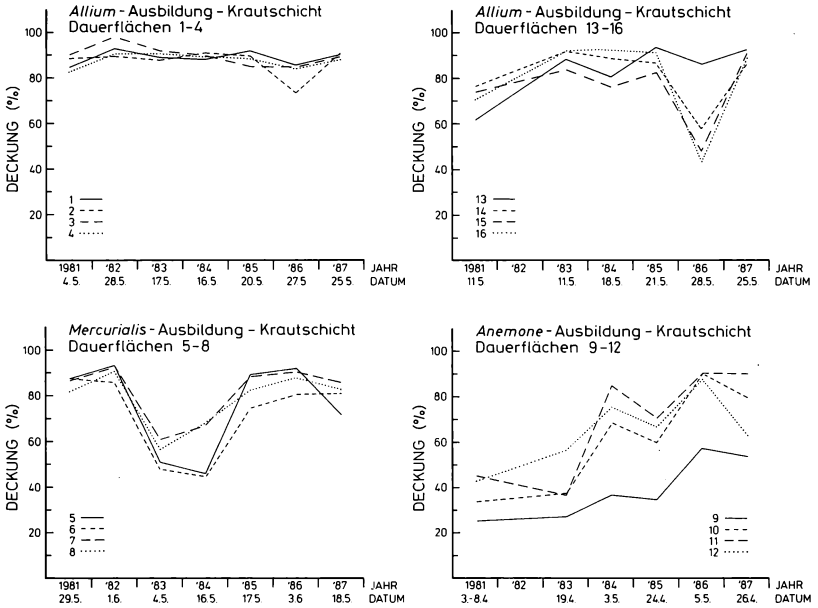

Abb. 1: Veränderungen im Deckungsgrad der Krautschicht von 1981–1987 auf den 16 Dauerprobeflächen des Kalkbuchenwaldes.

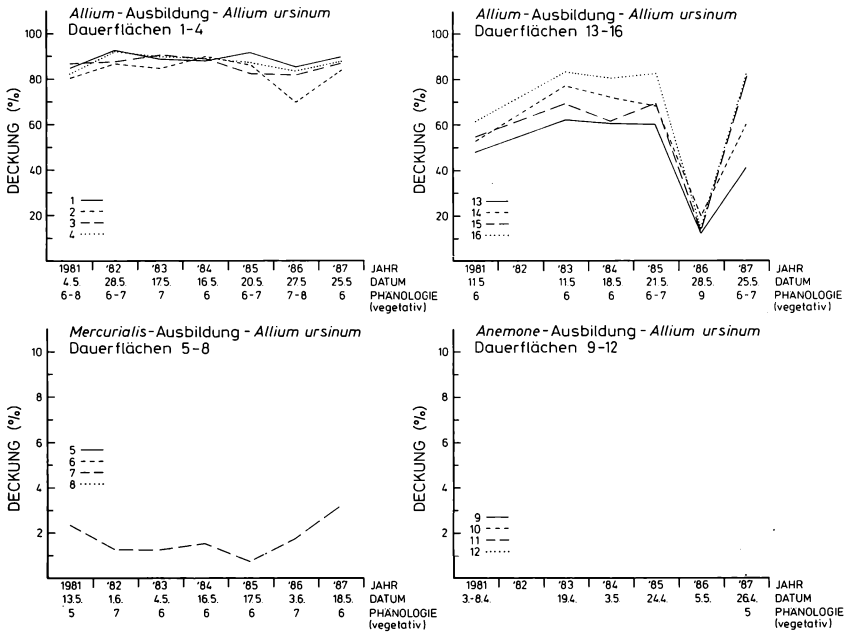

Abb. 2: Veränderungen im Deckungsgrad von *Allium ursinum* von 1981–1987 auf den 16 Dauerprobeflächen des Kalkbuchenwaldes. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1972, 1988).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

steigt der Deckungsgrad der Krautschicht seit 1981 an, z.T. liegt der Deckungsgrad heute doppelt so hoch wie vor sechs Jahren. Die kurzzeitigen Schwankungen von Jahr zu Jahr beruhen im wesentlichen auf der unterschiedlichen phänologischen Entwicklung der vorherrschenden Arten (vor allem *A. nemorosa, Lamiastrum galeobdolon)* zum Zeitpunkt der Vegetationsaufnahme im Frühjahr.

2. Veränderungen im Deckungsgrad und in der Zahl der Blütenstände bei Allium ursinum von 1981 bis 1987 (Abb. 2, 5)

Der Deckungsgrad von *A. ursinum* in den Dauerprobeflächen 1–4 und 13–16 entspricht im wesentlichen dem Deckungsgrad der Krautschicht in dieser Ausbildung (Abb. 1). Auf den Dauerprobeflächen 1–4 schwankt der Deckungsgrad mehr oder weniger gleichbleibend zwischen 80 und 95%. Auf den Dauerprobeflächen 13–16 erreichte *A. ursinum* zwischen 40 und 85%. In der *Mercurialis*-Ausbildung kommt *A. ursinum* ohne wesentliche Änderung im Deckungsgrad nur auf der Dauerprobefläche 7 vor. Nach dem Auftreten von vier Blütenständen im Jahr 1984 führte anschließend die starke Zunahme an Keimlingen und Jungpflanzen zu einem Anstieg im Deckungsgrad. In der *Anemone*-Ausbildung wurde 1987 erstmals ein *A. ursinum*-Keimling auf der Dauerprobefläche 11 entdeckt.

Allgemein ist die Zahl der *A. ursinum*-Blütenstände auf den Dauerprobeflächen 1–4 höher als auf den Dauerprobeflächen 13–16 (Abb. 5). Die höchsten Zahlen wurden auf den Dauerprobeflächen 1–4 1983 mit 59–76 Blütenständen m^{-2}, auf den Dauerprobeflächen 13–16 1986 mit 44–67 Blütenständen m^{-2} notiert. Auffällig war die extrem niedrige Zahl an Blütenständen im Jahr 1987. Die Dauerprobeflächen 1–4 lagen dabei mit 8–11 Blütenständen m^{-2} wiederum höher als die Dauerprobeflächen 13–16 mit 1–10 Blütenständen m^{-2}.

3. Veränderungen im Deckungsgrad und in der Zahl der Sprosse von Mercurialis perennis von 1981 bis 1987 (Abb. 3, 5, 6)

Auf den Dauerprobeflächen 5–8 in der *Mercurialis*-Ausbildung entspricht der Kurvenverlauf von *M. perennis* im wesentlichem dem der gesamten Krautschicht (Abb. 1). Bei allen vier Dauerprobeflächen ist eine zweigipflige Kurve mit Deckungsgraden von 70–90% in den Jahren 1981 und 1982, 25–50% in den Jahren 1983 und 1984 und 60–90% in den Jahren 1985 bis 1987 gegeben. In den Dauerprobeflächen 1–4 der *Allium*-Ausbildung konnten höhere Deckungsgrade von *M. perennis* nur auf den Dauerprobeflächen 2 und 3 beobachtet werden. Dort kam es ebenfalls nach Deckungsgraden von 30–50% in den Jahren 1981 und 1982 zu einem starken Rückgang von *M. perennis* in den darauffolgenden Jahren. Nur auf der Dauerprobefläche 2 zeichnet sich eine allmähliche Erholung wieder ab. Auf den Dauerprobeflächen 13–16 der *Allium*-Ausbildung lagen die Deckungsgradwerte von *M. perennis* allgemein unter 10%. Allein auf Dauerprobefläche 13 nahm seit 1985 *M. perennis* auf Kosten von *A. ursinum* im Deckungsgrad zu. In den Dauerprobeflächen der *Anemone*-Ausbildung spielt *M. perennis* nur eine ganz untergeordnete Rolle. Die Deckungsgradwerte lagen meist unter 1%, nur auf Dauerprobefläche 10 ist seit 1986 eine Zunahme auf bis zu 4% zu beobachten gewesen.

In der *Mercurialis*-Ausbildung verlaufen die Kurven für die Zahl der Sprosse ähnlich zweigipflig wie die Kurven der Deckungsgrade, allerdings mit einer gewissen zeitlichen Verschiebung (Abb. 5, 6). Das Maximum an fertilen und sterilen Sprossen zusammen wurde auf allen vier Dauerprobeflächen 1982 mit 229–336 Sprossen m^{-2} erreicht, das Minimum 1984/85 mit 137–222 Sprossen m^{-2}. Bei den fertilen Sprossen folgte nach hohen Sproßzahlen im Jahr 1981 (54–95 fertile Sprosse m^{-2}) eine Abnahme bis zum Jahr 1983 (4–36 fertile Sprosse m^{-2}), danach wieder ein deutlicher Anstieg.

4. Veränderungen im Deckungsgrad und in der Zahl fertiler Sprosse bei Anemone nemorosa von 1981 bis 1987 (Abb. 4,5)

Die höchsten Deckungsgrade von *A. nemorosa* fanden sich in der *Anemone*-Ausbildung, wo auch eine eindeutige Parallelität zwischen dem Deckungsgrad der Krautschicht (Abb. 1)

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

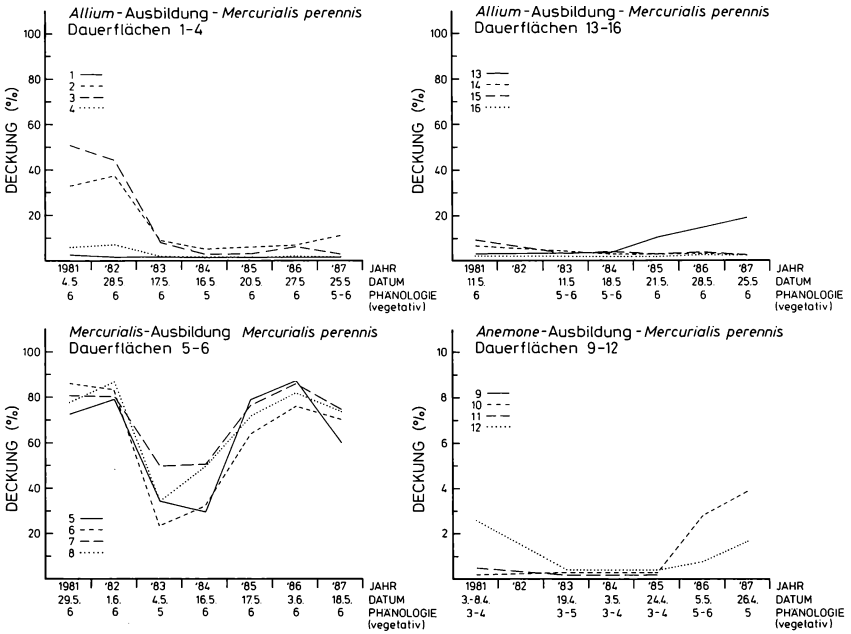

Abb. 3: Veränderungen im Deckungsgrad von *Mercurialis perennis* von 1981 – 1987 auf den 16 Dauerprobeflächen des Kalkbuchenwaldes. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1972, 1988).

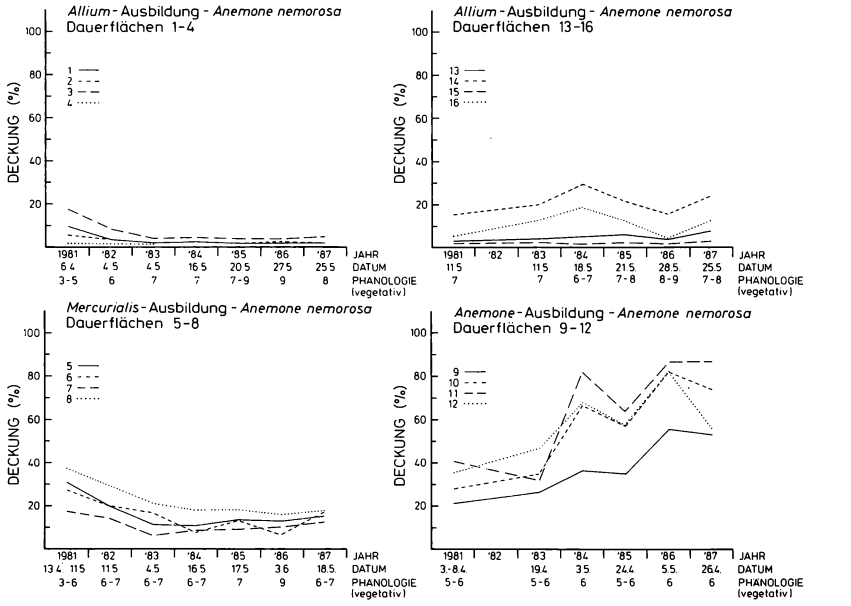

Abb. 4: Veränderungen im Deckungsgrad von *Anemone nemorosa* von 1981 – 1987 auf den 16 Dauerprobeflächen des Kalkbuchenwaldes. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1972, 1988).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

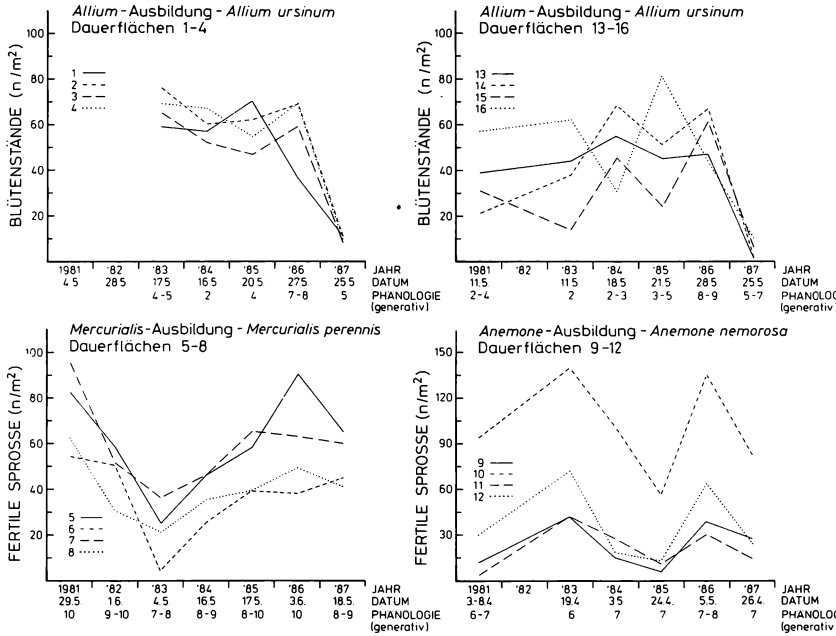

Abb. 5: Zahl von Blütenständen und fertilen Sprossen von 1981–1987 auf den Dauerflächen des Kalkbuchenwaldes. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1972, 1988).

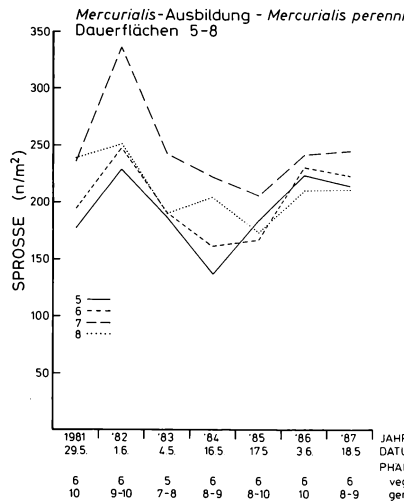

Abb. 6: Gesamtzahl der Sprosse von *Mercurialis perennis* auf den Dauerprobeflächen der *Mercurialis*-Ausbildung des Kalkbuchenwaldes. Phänologischer Schlüssel nach DIERSCHKE (1972, 1988).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

und *A. nemorosa* zu erkennen ist. Auf den Dauerprobeflächen 9–12 nahm der Deckungsgrad von 20–50% in den Jahren 1981–1983 auf 50–90% in den Jahren 1986/87 zu. In der *Allium*- und *Mercurialis*-Ausbildung wurden deutlich niedrigere Deckungsgrade von *A. nemorosa* beobachtet, wobei allerdings auch der häufig fortgeschrittenere phänologische Zustand zum Aufnahmezeitpunkt berücksichtigt werden muß. *A. nemorosa* erreichte in der *Allium*-Ausbildung im allgemeinen niedrigere Deckungsgradwerte als auf den Dauerprobeflächen der *Mercurialis*-Ausbildung. Besonders in den üppigen, dichten *A. ursinum*-Herden der Dauerprobeflächen 1–4 deckte *A. nemorosa* in den letzten Jahren meist weniger als 3% des Waldbodens. Auf der Dauerprobefläche 4 wurde sie seit 1984 überhaupt nicht mehr beobachtet. Dagegen lagen die Deckungsgradwerte von *A. nemorosa* auf den Dauerprobeflächen 14 und 16 der *Allium*-Ausbildung sowie allen vier Dauerprobeflächen der *Mercurialis*-Ausbildung mit 5–35% deutlich höher.

Zwischen den vier Dauerprobeflächen der *Anemone*-Ausbildung bestehen starke Unterschiede in der jährlichen Bildung von blühenden Sprossen (Abb. 5). Dauerprobefläche 10 zeichnet sich immer durch die höchsten Blütenzahlen (57–140 fertile Sprosse m^{-2}), die Dauerprobeflächen 9 und 12 zeichnen sich immer durch niedrige Blütenzahlen (4–42 fertile Sprosse m^{-2}) aus. Ursachen hierfür dürften das unterschiedliche Nährstoff- und Lichtangebot der Dauerprobeflächen sein. Dauerprobefläche 10 liegt am Rande einer Schlaglücke in einer feuchten Mulde, Dauerprobeflächen 9 und 12 sind auf einer relativ stark versauerten Terra fusca-Parabraunerde mit dicht- und frühschließendem Buchenbestand angelegt. Auf allen Dauerprobeflächen waren 1983 und 1986 sehr blütenreiche Jahre, 1985 dagegen das blütenärmste Jahr. Eine parallele Entwicklung zwischen dem Deckungsgrad und der Zahl der fertilen Sprosse ist bei *A. nemorosa* nicht zu erkennen.

Diskussion

Allgemein werden die Artenzusammensetzung, die Stoffproduktion und die Populationsstruktur der Krautschicht von Wäldern in der Terminalphase als relativ beständig angesehen. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen jedoch die langjährigen Dauerflächenuntersuchungen von PERSSON (1980), RUNGE (1981), INGHE & TAMM (1985) u.a., daß auch unter den scheinbar so ausgeglichenen Standortsverhältnissen am Waldboden praktisch von Jahr zu Jahr große Unterschiede auftreten können. Als Ursachen für die starken Schwankungen werden vor allem klimatische Faktoren wie Temperatur und Niederschläge (RUNGE 1981, INGHE & TAMM 1985) genannt. Daneben werden aber auch ein geändertes Strahlungsangebot (RUNGE 1981), die Konkurrenzverhältnisse und der Einfluß von Tieren (BARKHAM 1980) aufgeführt. In neuerer Zeit werden auch Ursachen wie Bodenversauerung und Stickstoffanreicherung diskutiert, die in Zusammenhang mit den neuartigen Waldschäden stehen (NEITE & WITTIG 1985, WITTIG et al. 1985a, 1985b, FALKENGREN-GRERUP 1986, RODENKIRCHEN 1986).

Der jetzige Stand der Auswertung unserer Dauerflächenversuche erlaubt z.Zt. keine detaillierte Analyse. Der Schwerpunkt der Diskussion wird vielmehr auf einem Vergleich der Untersuchungsergebnisse für die drei wichtigsten Arten mit den Angaben aus der Literatur liegen.

A. ursinum ist im Göttinger Wald lückenhaft verbreitet, ohne daß sich dafür immer eindeutige edaphische oder mikroklimatische Ursachen erkennen lassen (SCHMUCKER & DRUDE 1934, WINTERHOFF 1977). Die Neubesiedlung potentieller Wuchsorte ist sehr gering (PETERKEN & GAME 1984, EGGERT 1985). Obwohl *A. ursinum* im Untersuchungsgebiet regelmäßig in dichten Herden blüht und fruchtet, konnte nur auf einer der sechs Dauerprobeflächen, die bei Beginn der Untersuchungen 1981 *A. ursinum*-frei waren, eine Neubesiedlung festgestellt werden, wobei noch offen ist, ob sie langfristig erfolgreich sein wird. Im Deckungsgrad traten von 1981 bis 1987 kaum sicherbare Veränderungen auf. Dies schließt nicht aus, daß sich der für die Photosyntheseleistung des Pflanzenbestandes sehr wichtige Blattflächenindex nicht doch verändert hat. Er erreicht mit 3.08 Mitte Mai in der *Allium*-Ausbildung den höchsten Wert aller drei untersuchten Krautschicht-Ausbildungen (EGGERT 1985, SCHMIDT et

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

al. 1988) und steht wegen der mehrfachen Überdeckung der Blattschichten nur in einer sehr lockeren Beziehung zum Deckungsgrad (KOTHE 1983, 1988).

EGGERT (1985) stellte auf 80 Dauerflächen (25 cm x 25 cm) im gleichen Kalkbuchenwald von 1982–1984 beim Deckungsgrad der Krautschicht sowie bei *A. ursinum* geringe, aber signifikant höhere Werte in den Jahren 1983 und 1984 gegenüber 1982 fest. Umgekehrt war die mittlere Dichte der Blütenstände 1982 mit 71.4 m^{-2} signifikant größer als 1981 und 1983/84 mit nur 54.0–59.2 Blütenständen m^{-2}. Ähnlich hohe Werte wurden nur auf den Dauerprobeflächen 1–4 der *Allium*-Ausbildung im ungezäunten Bereich bestimmt, wo in den typischen Mullrendzinen entsprechend günstige Bodenbedingungen anzutreffen sind wie auf der Teilfläche, die EGGERT (1985) näher untersuchte. Die deutlich niedrigere Zahl der Blütenstände und der geringere Deckungsgrad von *A. ursinum* auf den Dauerprobeflächen 13–16 sind sicher auf die etwas ungünstigeren Bodenbedingungen (höherer Lößlehmanteil mit leichter Bodenverdichtung und -versauerung) zurückzuführen, die andere Arten wie z.B. *Anemone nemorosa* begünstigen. Während man von 1981 bis 1986 nur sehr uneinheitliche Veränderungen in der Zahl der Blütenstände feststellen konnte – entsprechend den Beobachtungen von EGGERT (1985) nahm sie auf einigen Dauerprobeflächen zu, während sie auf anderen abnahm –, war der rapide Abfall im Jahr 1987 durchgehend. Auf keiner der 8 Dauerprobeflächen wurden mehr als 11 Blütenstände m^{-2} gezählt. Vermutlich wirkte sich hier die ungewöhnliche Witterung Ende Mai 1986 aus, als nach einer Periode mit hohen Temperaturen und raschem Kronenschluß der Buche ein Kälteeinbruch erfolgte, so daß die Blätter von *A. ursinum* ungewöhnlich früh abstarben. Offensichtlich wurde dadurch bei überdurchschnittlich vielen Pflanzen nicht genügend Trokkensubstanz produziert, um den kritischen Schwellenwert für die Blühfähigkeit im nächsten Jahr zu überschreiten. Dennoch dürfte sich dies für die *A. ursinum*-Population kaum negativ ausgewirkt haben, da die vegetative Reproduktion über Vermehrungszwiebeln ganz entscheidend zum Erhalt der *A. ursinum*-Bestände beiträgt und offensichtlich in der Energieverteilung Vorrang vor der generativen Reproduktion hat (EGGERT 1985).

Über ähnlich starke Fluktuationen in der Zahl der Blütenstände bei *A. ursinum* berichtet ERNST (1979). In vier verschiedenen Populationen im Teuteburger Wald schwankte die Zahl der Infloreszenzen von 1971–1977 mit 10–190 m^{-2} noch stärker als im Göttinger Wald, wobei ERNST (1979) keinerlei Beziehung zu den Witterungsbedingungen beobachtete. Demgegenüber stellte BARKHAM (1980) bei der in der Lebensform vergleichbaren *Narcissus pseudonarcissus* fest, daß die Zahl der Blüten im darauffolgenden Jahr positiv mit einem trockenen, strahlungsreichen Frühjahr und einem kühlen, feuchten Sommer korreliert war. Wurden die Lichtverhältnisse durch Auflichtung der Gehölze verbessert, so stieg in den nachfolgenden Jahren die Zahl der Blüten.

Im Gegensatz zu *A. ursinum* zeigte *M. perennis* starke Veränderungen sowohl im Deckungsgrad als auch in der Zahl der Sprosse. *M. perennis* wird offensichtlich durch den Witterungsverlauf in der Vegetationsperiode stark beeinflußt. Heiße, trockene Sommer wie 1982 führen frühzeitig zu einem Absterben der Pflanzen und einer Reduktion des Deckungsgrades (= Blattfläche) (KOTHE 1983, 1988). Als sommergrüne Art, die aber bereits vor dem Laubaustrieb der Buche ihre Blätter entfaltet, nutzt *M. perennis* sowohl die Licht- als auch die Schattenphase im Kalkbuchenwald zur Stoffproduktion. Nach KRIEBITZSCH (1987, 1988) betrug der Anteil der Schattenphase an der oberirdischen CO_2-Bilanz von *M. perennis* im trockenen Sommer 1982 nur 37%, im annähernd normalen Jahr 1983 dagegen 70% an der gesamten oberirdischen Stoffproduktion. Zu diesem Unterschied haben allerdings auch klimatische Unterschiede in der Lichtphase sowie eine unterschiedliche relative Beleuchtungsstärke am Waldboden im Sommer beigetragen. Eine niedrige Nettophotosyntheserate in der Schattenphase bei gleichzeitig hohen Atmungsverlusten in den unterirdischen Pflanzenteilen bedeutet eine nachhaltige Minderung der Nettoprimärproduktion, die sich in den nachfolgenden Jahren in einer geringen Sproßzahl äußert. Umgekehrt nimmt in günstigen Jahren zuerst die Blattfläche und die Zahl der fertilen Sprosse zu, ehe sich auch die Zahl der nichtblühenden Sprosse erhöht.

Negativ für Sproßzahl und Deckungsgrad wirkt sich bei *M. perennis* aber auch eine nasse Periode aus. Nach dem kühlen, niederschlagsreichen Juni 1981 starben viele Pflanzen nach dem Befall durch parasitierende Pilze *(Syntrychium mercurialis, Melampsora rostrupii)* ab, eine

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Beobachtung, die auch in den feuchten Frühsommern 1986 und 1987 gemacht werden konnte. Vermutlich auf Pilzinfektionen sind auch die Epidermisabhebungen zurückzuführen, die 1982 und 1983 im Spätsommer bei *M. perennis* beobachtet wurden und zu einer uneingeschränkten Transpiration trotz der Sommertrockenheit führten (KOTHE 1983, 1988, KRIEBITZSCH 1987).

In der Sproßdichte m^{-2} läßt sich bei *M. perennis* ein ausgeprägter Jahresgang beobachten (HUTCHINGS & BARKHAM 1976, HARTMANN 1982, KOTHE 1983, 1988). Nach einem steilen Anstieg vor dem Laubaustrieb kommt es im Sommer zu einer langsamen Abnahme in der Sproßzahl, ehe eine ausgeprägte Spätsommertrocknis oder der erste Frost den Restbestand verwelken läßt. Im wintermilden Klima Großbritanniens fanden HUTCHINGS & BARKHAM (1976) bei einer mittleren Sproßdichte von 222 m^{-2} die höchsten Zahlen bereits Anfang April. Im subozeanischen-submontanen Kalkbuchenwald bei Göttingen bestimmte HARTMANN (1982) im zeitigen Frühjahr 1981 das Maximum mit 284 Sprossen m^{-2} Anfang Mai, 1982 (normales Frühjahr) fand KOTHE (1983) die höchsten Sproßzahlen mit im Mittel 266 m^{-2} am 1.6. WADE (1981) gibt für *M. perennis* -Bestände in England Sproßzahlen von 200–350 m^{-2} an. Die Angaben aus dem Göttinger Wald passen damit gut in diesen Rahmen.

Interessant ist der Anteil der fertilen Sprosse. Er schwankte auf den vier Dauerprobeflächen der *Mercurialis*-Ausbildung zwischen 11% (1983) und 35% (1981) der Gesamt-Sproßzahl, wobei die weiblichen Pflanzen im Gegensatz zu den von MUKERJI (1936), FALINSKA (1979) und HARTMANN (1982) untersuchten Populationen stärker vertreten waren als die männlichen Pflanzen. Nach WADE et al. (1981) ist die Zahl weiblicher Pflanzen im Schatten von Laubbäumen höher als die der männlichen Pflanzen, die stärker Auflichtungen bevorzugen. Mit zunehmender Beleuchtungsstärke steigt die Zahl blühender Sprosse stark an und kann fast genauso hoch sein wie die Zahl steriler Sprosse (WADE et al. 1981).

Außer in der *Mercurialis*-Ausbildung war *M. perennis* auch regelmäßiger Bestandteil in der Krautschicht der *Allium* -Ausbildung. Nach dem Absterben der *A. ursinum* -Blätter Ende Mai/ Anfang Juni nutzt *M. perennis* die Schattenphase im Sommer ähnlich gut aus, wie dies WERGER & VAN LAAR (1985) für *Lamiastrum galeobdolon* in einem *A. ursinum* -Bestand in den Niederlanden beschrieben haben. Die Entwicklung auf Dauerprobefläche 13 zeigt zudem, daß *M. perennis* durchaus in der Lage zu sein scheint, *A. ursinum* zurückzudrängen, während dies umgekehrt nicht beobachtet wurde. In der *Anemone*-Ausbildung ist *M. perennis* dagegen auf Grund der Bodenbedingungen auch nach dem Absterben der Frühjahrsgeophyten nur wenig konkurrenzfähig. Auf einer Fläche verschwand *M. perennis* sogar ganz. Keimlinge wurden nur sehr selten beobachtet. Dies stimmt mit den Angaben von FALINSKA (1979), THOMPSON & GRIME (1979) und PETERKEN & GAME (1981) überein, wonach die Samenproduktion, die Samenverbreitung und die Keimungsrate wenig zur Erhaltung und Verbreitung der *M. perennis* -Populationen beitragen.

Über langfristige Veränderungen von *M. perennis*-Beständen berichtet nur PERSSON (1980). In südschwedischen Laubmischwäldern veränderte sich von 1935–1976 die Frequenz von *M. perennis* kaum. Der Deckungsgrad stieg jedoch beträchtlich an und ging parallel mit der zunehmenden Beschattung des Waldbodens im Sommer durch die Ausbreitung von *Ulmus scabra, Fraxinus excelsior* und *Fagus sylvatica* in der Baum- und Strauchschicht, während *Quercus robur* gleichzeitig zurückging.

A. nemorosa zeigte auf den von ihr im Frühjahr beherrschten tiefgründigen, schwach versauerten Böden eine allmähliche Zunahme im Deckungsgrad. Da sich die entsprechenden Dauerprobeflächen alle im gezäunten Versuchsteil finden, wo sich Rehwild *(Capreolus* capreolus) nur ausnahmsweise aufhält, liegt es nahe, die Ursache im verminderten Verbißdruck zu suchen. Nach KLÖTZLI (1965) und VOSER-HUBER & NIEVERGELT (1975) zählt *A. nemorosa* zu den Pflanzenarten, die im Frühjahr bevorzugt aufgenommen werden. Auch RUNGE (1981) beobachtete auf einer Dauerprobefläche in einem Eichen-Hainbuchenwald, daß *A. nemorosa* vom Wild (Rehe oder Kaninchen) abgefressen wurde, wobei er eine Abnahme in den nachfolgenden Jahren als Folge des Verbisses nicht nachweisen konnte. Allerdings sanken die Sproßzahlen von 78–135 m^{-2} in den Jahren 1960–1969 auf 9–27 m^{-2} in den Jahren 1972–1981. Nach eigenen Beobachtungen nehmen Rehe nicht nur die oberirdischen Pflanzenteile auf, sondern

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

verzehren auch die leicht aus dem Oberboden herauszuziehenden Rhizome. Wird das Wild durch einen Zaun ausgeschlossen, so ist eine Zunahme von *A. nemorosa* jedoch nur dann zu beobachten, wenn nicht gleichzeitig konkurrenzstarke Arten mit vergleichbarem Lebensrhythmus vorhanden sind. So stieg der *A. nemorosa*-Anteil in den vier Dauerprobeflächen der *Allium*-Ausbildung, die ebenfalls in gezäunten Bereich liegen, langfristig nicht an. Ein Vergleich des Auftretens von *A. nemorosa* in der *Allium*- und *Mercurialis*-Ausbildung außerhalb des Zaunes zeigt deutlich, daß *A. nemorosa* umso besser gedeiht je weniger sie unter dem Konkurrenzdruck von *A. ursinum* leidet – ebenfalls ein Beispiel dafür, wie sehr im Kalkbuchenwald die verschiedenen Krautschichtarten ökologische Nischen zeitlich und räumlich nutzen (WERGER & VAN LAAR 1985).

Im Gegensatz zum Anstieg des Deckungsgrades bewegten sich die Sproßzahlen von *A. nemorosa* in der *Anemone*-Ausbildung in einem relativ engen Rahmen von 576–641 m^{-2}. Dies ist ein Hinweis darauf, daß sich von 1981–1987 vor allem die Blattfläche der Einzelpflanzen erhöht hat und nicht durch Keimung oder Teilung von Rhizomsegmenten (ERNST 1983) neue Pflanzen gewachsen sind. LÖHR (1952) nennt für eine dichte *A. nemorosa*-Herde in einem Buchenwald eine Sproßdichte von 788 m^{-2}, HUGHES (1975) fand in einem dänischen Buchenwald 561 Sprosse m^{-2}. Auf einer ungezäunten *Anemone*-Ausbildung im Göttinger Wald ermittelte SCHULTZ (1982) im Mittel nur 280 Sprosse m^{-2}. Noch weniger war *A. nemorosa* mit maximal 135 Sprossen m^{-2} in einem feuchten Eichen-Hainbuchenwald vertreten, den RUNGE (1981) von 1960–1981 untersuchte. Ungewöhnlich hoch sind dagegen mit 1032 m^{-2} die Sproßzahlen, die PERSSON (1975) für einen lichten Birken-Eichenwald in Ostschweden nennt.

Auffällig sind die starken Unterschiede in der Zahl blühender Sprosse sowohl zwischen den Dauerprobeflächen als auch von Jahr zu Jahr. So wurden im blütenreichsten Jahr (1983) 42–140 Blüten m^{-2} (im Mittel 74 m^{-2}), im blütenärmsten Jahr (1985) nur 6–57 Blüten m^{-2} (im Mittel 22 m^{-2}) auf den vier Dauerprobeflächen der *Anemone*-Ausbildung beobachtet. Ähnlich starke Schwankungen fand SHIRREFFS (1983) in Schottland: In einem Waldgebiet betrug die Zahl der Blüten in einem Jahr 70–207 m^{-2} (im Mittel 119 m^{-2}), in einem offenen Gelände 39–118 m^{-2} (im Mittel 70 m^{-2}). RUNGE (1981) fand dagegen in einem feuchten Eichen-Hainbuchenwald bei Münster von 1960–1981 nur 0–2 Blüten m^{-2}. Die Ursachen für die großen Unterschiede sind im einzelnen unklar, aber auch hier dürfte der Witterungsverlauf für die jährlichen Schwankungen, die unterschiedlichen Nährstoff- und Strahlungsverhältnisse für die kleinräumigen Unterschiede verantwortlich sein. BAIDERIN (1980) berichtet, daß unter einer verfestigten Schneedecke, wie sie auf Skipisten vorkommt, *A. ranunculoides* nur weniger als 1% der Blüten ausbildet als auf den Flächen, wo keinerlei Verfestigung des Schnees erfolgte. In Zukunft ist daher auch zu prüfen, inwieweit die Schneeverhältnisse im Winter die Blütenbildung von *A. nemorosa* beeinflussen.

A. nemorosa besitzt eine sehr geringe generative Vermehrungsrate (ERNST 1983, SHIRREFFS 1985). Obwohl die Art auf allen Dauerprobeflächen auftrat und blühte (nur auf der *Allium*-Dauerprobefläche 4 fehlt sie seit 1984), wurden Keimlinge nur sehr selten beobachtet. Langfristige Veränderungen werden daher im wesentlichen über die vegetative Vermehrung erfolgen. In südschwedischen Laubwäldern nahm von 1935–1976 der Deckungsgrad, nicht aber die Frequenz der Art ebenso ab wie in dem Eichen-Hainbuchenwaldes des Münsterlandes von 1960–1981. PERSSON (1980) und RUNGE (1981) führen dies auf die zunehmende Beschattung durch den Baumbestand zurück, in dem *Quercus robur* zunehmend zurückgedrängt wurde. Dabei überrascht zunächst, daß davon auch eine frühjahrsgrüne Art wie *A. nemorosa* betroffen wurde, die gerade die Lichtphase vor der Belaubung ausnutzt. Die gleichzeitige Zunahme von *M. perennis* in den südschwedischen Wäldern, die im Frühjahr fast zusammen mit *A. nemorosa* ihre Blätter entfaltet, aber hochwüchsiger und damit konkurrenzkräftiger ist, zeigt das enge Wechselspiel zwischen dem Einfluß von geänderten Standorts- und Konkurrenzverhältnissen auf die Waldbodenvegetation, das nur durch die langjährige Beobachtung von Dauerprobeflächen aufgeklärt werden kann.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

In den Jahren 1981 und 1982 erfolgte die Erhebung der Geländedaten auf einem Teil der Dauerprobeflächen durch Dipl.-Biol. Gabriele KOTHE und Dipl.-Biol. Marion MOHREN. Für ihre Mitarbeit sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt. Die Untersuchungen wurden durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Schm 319/5) unterstützt.

Literatur

BAIDERIN, V.V. (1980): Experimental modelling of ecological consequences of winter recreations. – Ekologiya 3: 13–21. Moskau.

BARKHAM, J.P. (1980): Population dynamics of the wild daffodil (Narcissus pseudonarcissus). II. Changes in number of shoots and flowers, and the effect of bulb depth on growth and reproduction. – J. Ecol. 68: 635–664. Oxford-Edinburgh.

DIERSCHKE, H. (1972): Zur Aufnahme und Darstellung phänologischer Erscheinungen in Pflanzengesellschaften. – In: VAN DER MAAREL, E., TÜXEN, R. (Red.): Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. Ber. Intern. Symp. Intern. Ver. Vegetationskunde, Rinteln 1970: 291–311. Den Haag.

– (1988): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – Verh. Ges. Ökologie 17: Göttingen. (Im Druck).

–, SONG, Y. (1982): Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. – In: DIERSCHKE, H. (Herausg.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Intern. Symp. Intern. Ver. Vegetationskunde, Rinteln (1981): 513–539. Vaduz.

EGGERT, A. (1985): Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. – Diss. Univ. Göttingen: 222 S.

ERNST, W.H.O. (1979): Population biology of Allium ursinum in northern Germany. – J. Ecol. 67: 347–362. Oxford-Edinburgh.

– (1983): Population biology and mineral nutrition of Anemone nemorosa with emphasis on its parasitic fungi. – Flora 173: 335–348. Jena.

FALKENGREN-GRERUP, U. (1986): Soil acidification and vegetation changes in deciduous forest in southern Sweden. – Oecologia 70: 339–347. Berlin.

FALINSKA, K. (1979): Modifications of plant populations in forest ecosystems and their ecotones. – Pol. Ecol. Studies 5: 89–150. Warschau.

HARTMANN, T. (1982): Zur Biomasseentwicklung von Mercurialis perennis-Beständen in einem Kalkbuchenwald. – Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 99 S.

HUGHES, M.K. (1975): Ground vegetation net production in a Danish beech forest. – Oecologia 18: 251–258. Berlin.

HUTCHINGS, M.J., BARKHAM, J.P. (1976): An investigation of shoot interactions in Mercurialis perennis L., a rhizomatous perennial herb. – J. Ecol. 64: 723–743. Oxford-Edinburgh.

INGHE, O., TAMM, C.O. (1985): Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of Hepatica nobilis and Sanicula europaea on permanent plots during 1943–1981. – Oikos 45: 400–420. Kopenhagen.

KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung. – Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich 38: 128 S. Zürich.

KOTHE, G. (1983): Biometrische Methoden zur Bestimmung der Stoffproduktion von Mercurialis perennis in einem Kalkbuchenwald. – Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 170 S.

– (1988): Biometrische Bestimmung der Biomasse und Blattfläche von Mercurialis perennis-Beständen. – Flora 180: Jena.

KRIEBITZSCH, W.-U. (1987): Zum CO_2- und H_2O-Gaswechsel von Krautschichtpflanzen in einem submontanen Kalkbuchenwald nahe Göttingen. – Habil.-Arb. Univ. Göttingen: 245 S.

– 1988 : CO_2- und H_2O-Gaswechsel von Krautschichtarten eines Kalkbuchenwaldes nahe Göttingen. – Verh. Ges. Ökologie 17: Göttingen. (Im Druck).

LÖHR, E. (1952): Photosynthese von Anemone nemorosa. – Physiol. Plant. 5: 221–227. Lund.

MEIWES, K.J., BEESE, F., PRENZEL, J. (1981): Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. – Mitt. Dt. Bodenkdl. Ges. 32: 609–622. Göttingen.

MUKERJI, S.K. (1936): Contributions to the autecology of Mercurialis perennis. – J. Ecol. 24: 38–91, 317–339. Oxford-Edinburgh.

NEITE, H., WITTIG, R. (1985): Korrelation chemischer Bodenfaktoren mit der floristischen Zusammensetzung der Krautschicht im Stammfußbereich. – Oecol. Plant. 6 (20): 375–385. Paris.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschaft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

PERSSON, H. (1975): Deciduous woodland at Andersby, eastern Sweden: Fieldlayer and below-ground production. – Acta Phytogeogr. Suecica 62: 80 S. Uppsala.
PERSSON, S. (1980): Succession in a South Swedish deciduous wood: a numerical approach. – Vegetatio 43: 103–122. Den Haag.
PETERKEN, G.F., GAME, M. (1981): Historical factors affecting the distribution of Mercurialis perennis in central Lincolnshire. – J. Ecol. 69: 781–796. Oxford-Edinburgh.
RODENKIRCHEN, H. (1986): Auswirkungen von saurer Beregnung und Kalkung auf die Vitalität, Artenmächtigkeit und Nährstoffversorgung der Bodenvegetation eines Fichtenbestandes. – Forstw. Cbl. 105: 338–350. Hamburg-Berlin.
RUNGE, F. (1981): Änderungen der Krautschicht in einem Eichen-Hainbuchenwald im Laufe von 21 Jahren. – Natur u. Heimat 41: 89–93. Münster.
SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE, G., SCHULTZ, R. 1988 : Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. – Verh. Ges. Ökologie 17: Göttingen. (Im Druck).
SCHMUCKER, T., DRUDE, G. (1934): Verbreitungsgesetze bei Pflanzen, besonders Allium ursinum. – Beih. Bot. Cbl. A 52: 540–565. Dresden.
SCHULTZ, R. (1982): Zur Biomasseentwicklung von Anemone nemorosa-Beständen in einem Kalkbuchenwald. – Dipl.-Arb. Univ. Göttingen: 108 S.
SHIRREFFS, D.A. (1985): Biological flora of the British Isles. Anemone nemorosa. – J. Ecol. 73: 1005–1020. Oxford-Edinburgh.
THOMPSON, K., GRIME, J.P. (1979): Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. – J. Ecol. 67: 893–921. Oxford-Edinburgh.
VOSER-HUBER, M.L., NIEVERGELT, B. (1975): Feeding behaviour of roe deer. – Zeitschr. Jagdwissensch. 21: 197–215. Hamburg-Berlin.
WADE, K.M. (1981): Experimental studies on the distribution of the sexes of Mercurialis perennis L. II. Transplanted populations under different canopies in the field. – New Phyt. 87: 439–446. Oxford.
–, ARMSTRONG, R.A., WOODELL, S.R.J. (1981): Experimental studies of the distribution of the sexes of Mercurialis perennis. I. Field observations and canopy removal experiments. – New Phyt. 87: 431–438. Oxford.
WERGER, M.J.A., VAN LAAR, E.M.J.M. (1985): Seasonal changes in the structure of the herb layer of a deciduous woodland. – Flora 176: 351–364. Jena.
WINTERHOFF, W. (1977): Über die Verbreitungslücken einiger Arten im Göttinger Wald. – Mitt. Flor. Soz.Arbeitsgem. N.F. 19/20: 365–375. Todenmann-Göttingen.
WITTIG, R., BALLACH, H.-J., BRANDT, C.J. (1985): Increase of number of acid indicators in the herb layer of the millet grass-beech forest of the Westphalian Bight. – Angew. Bot. 59: 219–232. Göttingen.
WITTIG, R., WERNER, W., NEITE, H. (1985): Der Vergleich alter und neuer pflanzensoziologischer Aufnahmen: Eine geeignete Methode zum Erkennen von Bodenversauerung? – VDI Berichte 560: 21–33. Düsseldorf.

Adresse:
Prof. Dr. Wolfgang Schmidt
Systematisch-Geobotanisches Institut
der Universität Göttingen
Untere Karspüle 2
D-3400 Göttingen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1988

Band/Volume: NS_8

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wolfgang

Artikel/Article: Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen) 327-338