

Vegetations- und populationsbiologische Untersuchungen zur Dynamik von Naturwaldzellen und Windwurfflächen in Nordrhein-Westfalen

– Frank Apffelstaedt und Karl-Georg Bernhardt –

Zusammenfassung

In einem als Naturwaldreservat ausgewiesenen, relativ naturnahen Rotbuchenwald (*Galio odorati-Fagetum*) mit kontinuierlicher Waldgeschichte in den Stenweder Bergen (Nordwest-Deutschland) wurde die Vegetation und das Diasporenpotential des Bodens von 135-170jährigen Waldbereichen und von Sukzessionsflächen (ungeräumte Windwurfflächen) vergleichend untersucht.

Die Vegetation der Waldflächen weist das typische Arteninventar eines *Galio odorati-Fagetum* Sougnez et Thill 1959 auf. Die Windwurfflächen zeigen in den schattigen Bereichen eine Artengemeinschaft, die sich dem *Galio aparine-Impatientetum noli-tangere* Tüxen 1975 zuordnen läßt, an sonnigen Standorten hat sich eine *Urtica-Rubus*-Flur entwickelt.

Der Boden sowohl der Wald- als auch der Sukzessionsflächen erweist sich als sehr diasporensreich. Quantitativ dominiert aufgrund sehr großer Diasporenmengen der Flatterbinse (*Juncus effusus*) die soziologische Gruppe der Schlagflurarten (*Epilobietea angustifolii*) bzw. Schlagflurbegleiter. Qualitativ (Artenzahl) überwiegen die Waldarten. Tendenziell ist der Großteil der Arten, die in der Vegetation auftreten, auch im Diasporenvorrat vorhanden, oft in Korrelation mit ihrer Artmächtigkeit. Das Diasporenservoir der Sukzessionsflächen ist gegenüber dem der Waldbereiche größer, im Wald überwiegt die vegetative Ausbreitung und Vermehrung. Eine zweimalige Bodenprobennahme (Frühjahr und Herbst) konnte Hinweise auf den Strategietyp geben, den einige Arten verfolgen. Einige sich fakultativ generativ ausbreitende Arten (z. B. *Stachys sylvatica*, *Milium effusum*, *Rubus* spp.) bilden persistente Diasporenbanken in Abhängigkeit ihres Standorts. Persistente Diasporenbanken von Waldarten zeichnen sich durch ihre relativ geringe Diasporenmenge und durch vergleichsweise große Diasporen aus.

Die Diasporennuntersuchungen in der untersuchten Waldgesellschaft ermöglichen eine Bewertung des Bestandes auf seine Naturnähe und geben Einblick in dessen Nutzungsgeschichte. Der Vergleich zwischen räumlich benachbarten Wald- und Sukzessionsflächen weist auf eine geringe primäre Bedeutung des Diasporenpotentials des Bodens bei der Vegetationsentwicklung auf ungeräumten Windwürfen direkt nach der Störung (Sturm) hin. Gefährdete Arten, deren Etablierung in der Vegetation durch Managementmaßnahmen eine Bereicherung wäre, wurden nicht nachgewiesen. Hierbei ist zu berücksichtigen, daß die Ergebnisse der Diasporennuntersuchung aufgrund der punktuellen Probennahme nur einen Ausschnitt der gesamten Naturwaldzelle zeigen.

Abstract: On forest vegetation and population biology. – Contribution to the investigation of dynamics in natural forest reserves and wind damaged successional areas in Nordrhein-Westfalia.

In a natural forest reserve with a continuous forest history near Osnabrück, northwest Germany, the vegetation and seed content of the soil were studied in the 135-to-170-year-old wooded areas as well as in uncleared wind-damaged areas (successional areas).

The forest vegetation belongs to a *Galio odorati-Fagetum* Sougnez et Thill 1959. Shaded successional areas show a plant community similar to a *Galio aparine-Impatientetum noli-tangere* Tüxen 1975. In sunny areas a *Urtica-Rubus* thicket has developed.

The soil of the both wooded plots and the wind-damaged areas is comparatively rich in buried seeds. Because of the very great seed content of *Juncus effusus*, the sociological group of *Epilobietea angustifolii* predominates in quantity; forest species (*Quercus-Fagetum*), however, are the most numerous. Most of the species occurring in the actual vegetation could also be found in the soil seed pool, often correlating with their cover. Due to the predominance of vegetative dispersal and reproduction in forests, the soil seed content in successional areas examined was larger. Some species may disperse generatively and form persistent seed banks dependent on their sites (shaded or sunny, e. g. *Stachys sylvatica*, *Milium effusum*, *Rubus* spp.). Persistent seed banks of forest plants are characterized by low seed densities and comparatively large diaspores.

Studying the seed pool of the forest soil makes it possible to evaluate these areas with respect to their closeness to a natural state and their forest history. The comparison between neighbouring wooded and wind damaged areas indicates that the soil seed pool is not so important for the development of the vegetation of uncleared wind-damaged areas directly after disturbance (storm). Seeds of endangered or rare species, whose establishment within the vegetation with the help of management activities would be an enrichment, could not be found. So the management of vegetation as part of nature and species conservation seems to be less important too. However, due to the methods employed, the results of this study represent only a sample of the total range of natural forest conditions.

Einleitung

Bisher ist wenig bekannt, wie die natürliche Regeneration in den durch Seneszenz von Bäumen oder durch Sturm und Feuer geschaffenen Lücken natürlicher Waldökosysteme in Mitteleuropa abläuft. Die Lichtungen in den heutigen Wirtschaftsförstern gehen überwiegend auf Kahlschläge und Windwürfe zurück, nicht durch Zusammenbruch von Baumgruppen durch Überalterung. Nach dem Bundeswaldgesetz (§ 11) sind jedoch kahlgeschlagene oder durch Sturmwurf beeinträchtigte Flächen in angemessener Frist wieder aufzuforsten. Der Aufforstung geht in der Regel eine Räumung der Fläche voraus, durch die der natürlichen Entwicklung Einhalt geboten wird.

Gegenstand dieser Untersuchung ist der Vergleich der Vegetation und des Diasporenpotentials eines 135–170jährigen, relativ naturnahen Buchenwaldes mit nicht aufgearbeiteten Windwurfflächen innerhalb dieses Waldes, der eine kontinuierliche Waldgeschichte aufweist und als Naturwaldzelle ausgewiesen ist. Naturwaldzellen, auch Naturwaldreservate, Bannwälder oder Totalreservate genannt, sind ehemals bewirtschaftete naturnahe Waldbestände, die gegenwärtig und zukünftig ihrer ungestörten natürlichen Entwicklung überlassen bleiben. Ein Ziel des Schutzes dieser Wälder ist es, auf Dauer natürliche Waldlebensgemeinschaften und deren Arten- und Formenmannigfaltigkeit wiederherzustellen, urwaldähnliche Wälder entwickeln zu lassen (WOLF & BOHN 1991).

Nur wenige Autoren (z. B. FISCHER 1987) haben bisher das Diasporenpotential von Laubwaldgesellschaften mit einer kontinuierlichen Waldgeschichte erforscht. Zahlreiche Untersuchungen wurden entweder in Koniferenbeständen durchgeführt (z. B. KELLMANN 1970, 1974; MOORE & WEIN 1977; GRANSTRÖM 1982) oder an Waldstandorten, die zuvor unter landwirtschaftlicher Nutzung standen (z. B. OLMSTED & CURTIS 1947; LIVINGSTON & ALLESSIO 1968; HILL & STEVENS 1981). Allen bisher untersuchten Wäldern ist eine sehr intensive Nutzung in der Vergangenheit gemeinsam, im Gegensatz zur Waldgesellschaft der vorliegenden Arbeit. Aus den Studien in diesen Wirtschaftswäldern lassen sich daher nur sehr begrenzt Rückschlüsse auf die Vegetationsdynamik in natürlichen Waldgesellschaften ableiten.

Die unterschiedliche Vegetationsentwicklung auf abgeräumten und belassenen Windwurfflächen wurde bereits von FISCHER et al. (1990) dokumentiert. Der folgende Vergleich zwischen der Vegetationszusammensetzung von Waldflächen und benachbarten Windwurfflächen und deren Diasporenpotential des Bodens sowie die Bedeutung des Diasporenspeichers für die Regeneration der durch Sturm geschaffenen Sukzessionsflächen fand jedoch bisher keine Beachtung.

Das Untersuchungsgebiet

Geographische Lage

Die untersuchte Naturwaldzelle (Nr. 35) liegt auf dem Ostenberg, dem östlichen Ausläufer der Stemweder Berge, eines Höhenzuges, der sich in der Norddeutschen Tiefebene zwischen Dümmer See und Wiehengebirge, etwa 15 km westlich vom Ort Rhaden (Nordrhein-Westfalen, Kreis Minden-Lübbecke), in nordost-südwestlicher Richtung bis zu einer Höhe von 183 m über NN erhebt (Abb. 1).

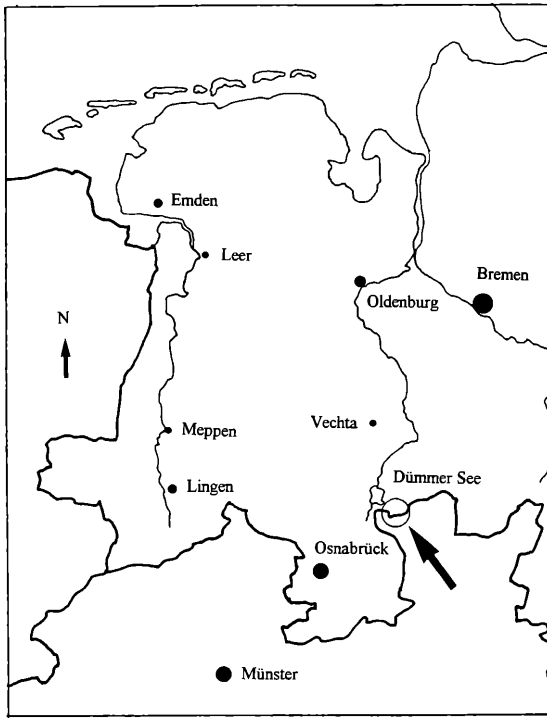


Abb. 1: Geographische Lage der Stemweder Berge im Raum Nordwestdeutschland (Pfeil).

Die Gauß-Krüger-Koordinaten sind: TK 25, Nr. 3516 (Lemförde), ³⁴62,70 R, ⁵⁸13,42 H.

Naturräumlich gehört dieser bewaldete Höhenzug zur Rhaden-Diepenauer Geest (MEISEL 1959; MEYNEN & SCHMITHÜSEN 1959-62). Der größere (südliche) Teil der Stemweder Berge liegt auf dem Gebiet Nordrhein-Westfalens, die Grenze zu Niedersachsen führt durch das nördliche Waldgebiet. Der 135-170jährige Buchenbestand der nordrhein-westfälischen Naturwaldzelle stockt in einer Höhenlage von 100-120 m über NN, das Gelände ist eben bis mäßig nach Norden abfallend. Die Gesamtfläche der Naturwaldzelle beträgt 12,4 ha und beinhaltet eine Kernfläche von 4 ha (4x1 ha), wobei 1 ha davon als Schutz vor Wildverbiß gegattert ist (Abb. 2) (BUTZKE et al. 1981).

Geologie, Boden und Potentielle natürliche Vegetation

Der geologische Aufbau der Stemweder Berge wird durch Schichten aus glaukonithaltigem, kieseligem Kalkstein (Kalkmergel) aus der Oberkreide (Campan) aufgebaut (HESEMANN 1975). Typisch für Kalkmergelgestein ist ein Carbonatgehalt von unter 75% (SCHACHTSCHABEL et al. 1992). Der Höhenzug stellt als Kreideinsel den Rest einer ehemals größeren Kreidescholle dar (Dammer Oberkreidemulde) und verzeichnet damit auch das nördlichste Vorkommen der Oberkreide (WORTMANN 1964, HESEMANN 1975).

Als vorherrschende Bodentypen liegen eutrophe Braunerden vor, die sich durch mittlere Entwicklungstiefe und überwiegend mäßigen Basenreichtum im Oberboden auszeichnen.

Die potentielle natürliche Vegetation der Stemweder Berge wird von Perlgrasbuchenwäldern (*Melico-Fagetum*) und Buchenmischwäldern gebildet (TRAUTMANN 1966), wobei

TRAUTMANN das *Melico-Fagetum* noch als Einheit des *Galio odorati-Fagetum* (Waldmeister-Buchenwald) und des *Hordelymo-Fagetum* (Waldgersten-Buchenwald) auffaßt. Der Höhenzug ragt somit als Buchenwaldinsel innerhalb der potentiellen Vegetation aus der Rhaden-Diepenauer Geestniederung heraus.

Klima und Witterung

Das Untersuchungsgebiet liegt im atlantisch-subatlantisch geprägten Klimabereich.

Die mittlere Jahrestemperatur beträgt 9,6 °C (1972-1993). Die mittlere Niederschlagssumme/Jahr liegt bei 693 mm (1972-1993). Das Untersuchungsjahr 1994 zeichnete sich durch eine lange, heiße und trockene Sommerperiode aus. Trotz dieser Trockenperiode lag die Jahressumme der Niederschläge (851 mm) um 158 mm über dem langjährigen Mittel (WETTERAMT ESSEN). Besonders die Monate Januar, März und September waren mit sehr hohen Niederschlagsmengen für diesen Überschuß verantwortlich.

Bestandesgeschichte des Waldes

Historische Aufzeichnungen belegen, daß der Wald des Osterberges mindestens seit Mitte des 16. Jahrhundert durch einen hohen Anteil an Rotbuche geprägt ist (HESMER & SCHROEDER 1963), wahrscheinlich aber schon seit Einzug der Buche in den Naturraum während der Bronzezeit (FIRBAS 1949, 1952). Aus diesen historischen Beschreibungen geht hervor, daß das Gebiet viele Jahrhunderte hindurch landesherrlicher Privatbesitz des Fürstentums Minden gewesen ist und daher relativ schonend bewirtschaftet wurde. Von den Gemeinschaftswaldungen der Stewweder Berge, die im 16.-18. Jahrhundert durch waldschädigende Nutzungen wie Waldweide und Plaggenwirtschaft sowie durch Rodungen, besonders zu Kriegszeiten, starke Verwüstungen zeigten, scheint sich der gute Waldzustand des Osterberges abgehoben zu haben (HESMER & SCHROEDER 1963; WINDHORST 1969).

Der heutige Buchenbestand geht woviegend auf die natürliche Verjüngung des früheren Waldes zurück, einzelne Lücken in den Verjüngungsflächen wurden durch Pflanzung (z. T. mit Eiche, Fichte, Lärche) aufgefüllt. 1885 war der Bestand im wesentlichen verjüngt und wies im Südteil der Fläche Buchen im Alter von 10-25 Jahren auf, im Nordteil einen 25-60jährigen Buchen-Stangenholzbestand. 1952 war der Gesamtbestand voll geschlossen (BUTZKE et al. 1981).

Mit Einrichtung der Naturwaldzelle im Jahr 1974 ist jegliche forstwirtschaftliche Nutzung des Waldes eingestellt worden, seitdem bleibt der Waldbestand der ungestörten biologischen Entwicklung überlassen. Durch Sturmereignisse im November 1972 und Januar 1976 sind im ehemals geschlossenen, heute 135-170jährigen Bestand größere Windwürfe entstanden, wodurch der Wald stark aufgelichtet worden ist. Ein weiterer Orkan im August 1987 riß erneut Lücken in den Buchenbestand und vergrößerte vorhandene Lichtungsbereiche um ein Vielfaches, so daß nun Sukzessionsflächen unterschiedlichen Alters vorhanden sind. Ein Teil dieser Windbruchflächen sind Bestandteil der vorliegenden Untersuchung. Die Lage der Sukzessionsflächen innerhalb der Naturwaldzelle ist Abb. 2 zu entnehmen.

Untersuchungsmethoden

Erfassung der Vegetation

Zur pflanzensoziologischen Einordnung des untersuchten Buchenwaldes erfolgten insgesamt zehn Vegetationsaufnahmen auf jeweils 625 m² (25x25m) großen Aufnahmeflächen innerhalb des geschlossenen Buchenbestandes (Flächen W 1-10 in Abb. 2) und 8 Aufnahmen auf den Sukzessionsflächen nach BRAUN-BLANQUET (1964). Die Vegetation der Sukzessionsflächen wurde jeweils auf 100 m² großen Flächen aufgenommen (Sf 1 - Sf 7). Die Heterogenität der Lichtungen durch umgestürzte Bäume erlaubte keine größeren Aufnahmeflächen und führte häufiger zur Auswahl nicht quadratischer Probeflächen. Die Flächen Sf 1 - Sf 3 liegen innerhalb des 1000 m² großen Lichtungsbereiches S I (Abb. 2), die Flächen Sf 4 -

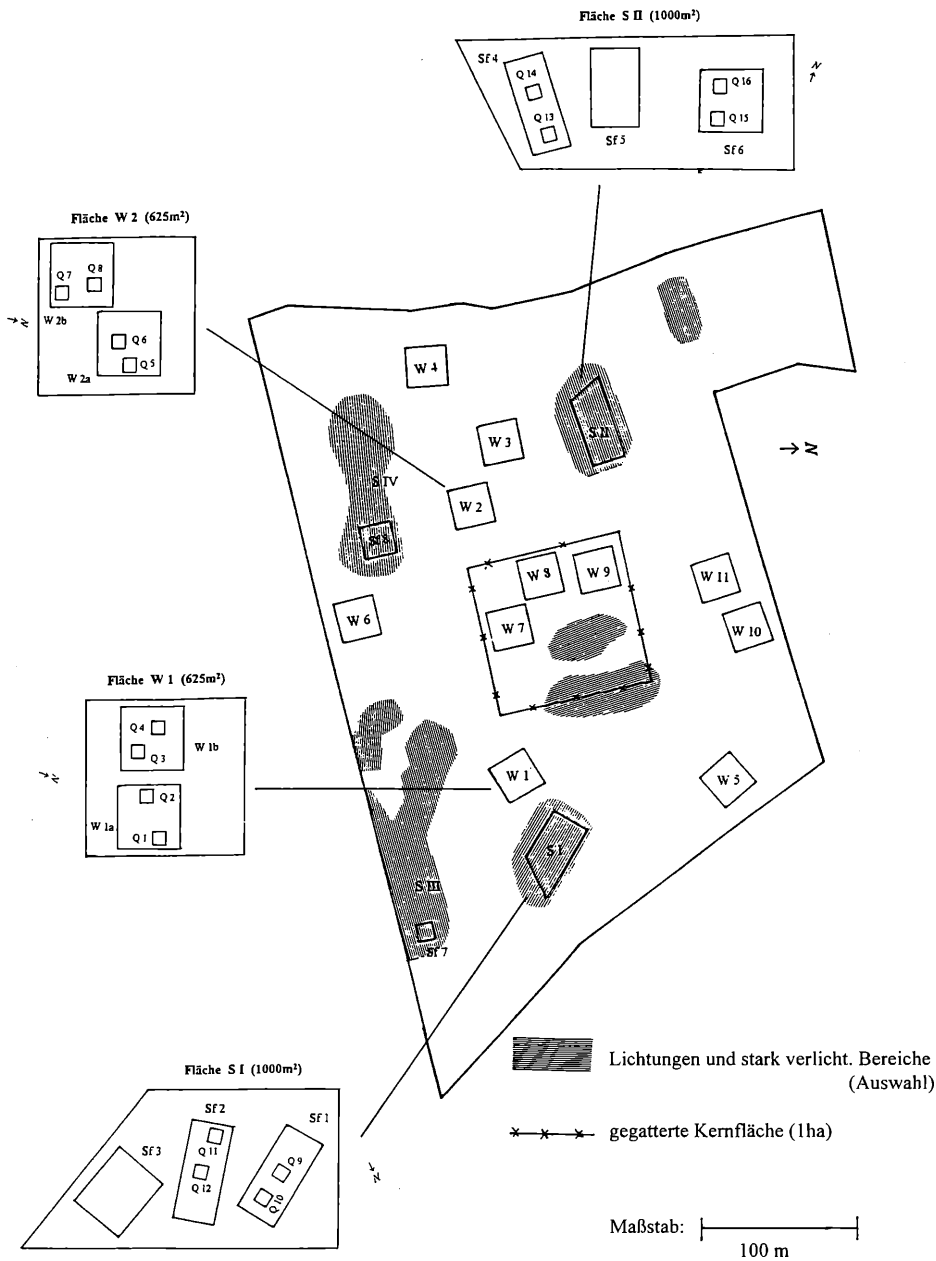


Abb. 2: Lage der Aufnahmeflächen im Untersuchungsgebiet sowie Anordnung der Probeflächen (100 m²) und -quadrate (1 m²) der Diasporenuntersuchung.

Sf 6 sind Teilflächen der ebenfalls 1000 m² großen Sukzessionsfläche S II (Abb. 2). Die Größenangaben beziehen sich auf die abgesteckte Flächenabgrenzung, die Gesamtfläche dieser Sukzessionsbereiche umfaßt jeweils 1500–2000 m².

Bei der Abschätzung der Deckungswerte von Arten wurde die verfeinerte Skalierung von BARKMAN et al. (1964) verwendet:

r				Mittl. Abundanzwert
	1	Individuum / Aufnahme­fläche, sehr sporadisch		
+	2–5	Individuen / Aufnahme­fläche, Deckung	<5%	0,1%
1	6–50	Individuen / Aufnahme­fläche,	<5%	2,5%
2m	50	Individuen / Aufnahme­fläche,	< 5%	2,5%
2a		Individuen­zahl beliebig, Deckung	5–15%	10,0%
2b		“	16–25%	20,0%
3			26–50%	37,5%
4			51–75%	62,5%
5			76–100%	87,5%

Zur Typisierung der Phytozönosen und des Diasporen­vorrates einzelner Flächen wird das jeweilige Arteninventar soziologischen Artengruppen zugeordnet.

Unterschieden werden (vgl. DIERSCHKE 1988):

- Schlagpflanzen (*Epilobietea angustifolii*)
- Ruderalpflanzen u. ä. (*Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea*)
- Grünlandpflanzen i. w. S. (*Molinio-Arrhenatheretea*)
- Waldpflanzen (*Quercu-Fagetea* i. w. S.)

Bei der Berechnung der prozentualen Anteile einzelner Artengruppen werden die Deckungsgradsummen (ohne Baumschicht) berücksichtigt. Es gelten die genannten mittleren Abundanzwerte (nach TÜXEN & ELLENBERG 1937).

Erfassung des Diasporenreservoirs im Boden

Probennahme

Zur Erfassung des Diasporen­vorrates im Boden wurden nach der Methode von BERNHARDT & HURKA (1989) in den 625 m² großen Waldaufnahme­flächen W 1 und W 2 (Abb. 2), in denen zuvor jeweils zwei 100 m² große Areale abgegrenzt wurden (W 1a/W 1b bzw. W 2a/W 2b), und in den 100 m² großen Sukzessionsbereichen Sf 1 und Sf 2 (auf Lichtung S I) sowie Sf 4 und Sf 6 (auf Lichtung S II) je zwei 1 m² große Quadrate abgegrenzt (Abb. 2). Aus den insgesamt 16 Quadraten (8 im Wald, 8 auf Lichtungen) wurden nach dem Zufallsprinzip je 30 Proben mit dem Bohrstock (nach Pürckhauer) aus einer Tiefe von 15 cm entnommen, die Proben eines Quadrates als Mischprobe in Plastiktüten gefüllt und trocken gelagert.

Die Entnahme der Bodenproben erfolgte Mitte April (Frühjahrsprobe) und Mitte Oktober 1994 (Herbstprobe).

Ausspülverfahren

Die Erfassung des Diasporen­reservoirs des Bodens erfolgte durch das Trennen der Samen und Früchte vom Bodenmaterial im Ausspülverfahren (ROBERTS 1981; BERNHARDT 1987; BERNHARDT & HURKA 1989). Von jeder Mischprobe wurden je 2 x 250 ml Bodenmaterial (Parallelproben) mit einem Wasserstrahl durch einen Siebsatz mit sechs verschiedenen Maschenweiten (2; 1; 0,71; 0,5; 0,2; 0,1 mm) gespült. Die in den jeweiligen Sieben zurückbleibenden Fraktionen wurden auf Filterpapier geschwemmt. Aufgrund der großen Menge an feinen Bodenpartikeln wurden die Fraktionen der Siebe mit den kleinsten Maschenweiten (0,2 und 0,1 mm) nach der Siebtrennung in einem Glasbehälter mit einem Wasserstrahl aufgewirbelt, die Überstände dekantiert und ebenfalls auf Filterpapier gespült. Diese Methode eignet sich zur Trennung der schweren mineralischen Partikel von den leichteren organischen Bestandteilen, in denen sich die Diasporen befinden (ROBERTS 1981).

Aus den unterschiedlichen Fraktionen der Siebe wurden unter dem Binokular die enthaltenen Diasporen direkt ausgezählt, determiniert und einem Keimfähigkeitstest unterzogen, um den Anteil der tatsächlich keimfähigen Diasporen abzuschätzen.

Zerstörte und beschädigte Samen und Früchte sind nicht berücksichtigt worden. In die Auswertung gingen nur die Diasporen von Spermatophyten ein, die nach ihrem äußeren Erscheinungsbild und nach einem leichten Drucktest als offensichtlich lebensfähig – „apparently viable“ (vgl. ROBERTS & RICKETTS 1979) betrachtet werden konnten.

Test auf Keimfähigkeit

Im Keimfähigkeitstest wurden die offensichtlich lebensfähigen Diasporen in geschlossenen Petrischalen auf Filterpapier ausgelegt, durch Einsprühen mit destilliertem Wasser ständig feuchtgehalten und für 30 Tage im Gewächshaus ausgestellt. Die Minimumtemperatur im Gewächshaus lag nachts bei 14 °C, tagsüber bei 18 °C, die maximale Temperatur bei etwa 24 °C. Sowohl bei der Frühjahrs- als auch bei der Herbstprobe war eine Zusatzbeleuchtung mit einer Lichtphase von 12 Std. eingeschaltet. Als erfolgreiche Keimung wurde der erkennbare Durchbruch der Radikula gewertet (vgl. ISTA 1966; BERNHARDT 1987; URBANSKA 1992).

Bei keimfähigen, aber schwer identifizierbaren Samen wurde der Keimling bis zu seiner Bestimmbarkeit herangezogen, z. B. bei der Unterscheidung der Samen verschiedener *Juncus*-Arten. Die Samen von *Juncus effusus* und *J. conglomeratus* wurden zusammengefaßt, da sie aufgrund ihrer morphologischen Ähnlichkeit bei der verwendeten Vergrößerung unter dem Binokular nicht zu unterscheiden sind (vgl. FISCHER 1987). Im folgendem werden diese Diasporen nach der ersten Art bezeichnet, da unter den keimfähigen Individuen *Juncus effusus* dominierte (95%).

Vegetationscharakter

Tabelle 1 gibt eine Übersicht der Vegetationsverhältnisse im geschlossenen Altholzbestand der Naturwaldzelle Ostenberg. Pflanzensoziologisch läßt sich der Wald als *Galio odorati-Fagetum* Sougnez et Thill 1959 em. im Sinne von DIERSCHKE (1989) beschreiben. DIERSCHKE unterscheidet bei den artenreichen Buchenwald-Gesellschaften Nordwestdeutschlands drei Assoziationen: Das *Carici-Fagetum* Moor 1952 auf relativ extremen, warm-trockenen Kalkhängen, das *Hordelymo-Fagetum* Kuhn 1937 basenreicher Rendzinen bis Braunerden und das *Galio odorati-Fagetum* Sougnez et Thill 1959 basenärmerer Braun- und Parabraunerden. Das bisher häufig als Einheit gesehene, umfassendere *Melico-Fagetum* wird aufgegeben (DIERSCHKE 1989; OBERDORFER 1992). Gegenüber dem *Hordelymo-Fagetum* wird das *Galio odorati-Fagetum* vorwiegend negativ abgegrenzt (Fehlen anspruchsvoller Arten); es gibt also keine eigenen Assoziationscharakterarten. Anhand der Vegetationsaufnahmen (Tab. 1) ist ersichtlich, daß anspruchsvolle Arten wie *Hordelymus europaeus*, die Geophyten *Allium ursinum*, *Arum maculatum*, *Anemone ranunculoides*, *Corydalis* spp., *Dentaria* spp. und *Mercurialis perennis* sowie *Daphne mezereum* im Untersuchungsgebiet fehlen. Allerdings zeigt die Vegetation mit dem Auftreten von *Primula elatior*, *Brachypodium sylvaticum* und *Sanicula europaea* leichte Anklänge an das artenreichere *Hordelymo-Fagetum*. Den floristischen Kern der untersuchten Waldgesellschaft bildet eine hochstete Artengruppe mit folgenden mäßig anspruchsvollen Waldpflanzen: *Galium odoratum* und *Melica uniflora* als Verbandscharakterarten sowie *Lamium galeobdolon*, *Anemone nemorosa* und *Viola reichenbachiana*. Zu ihnen gesellen sich *Milium effsum* als weiterer Mullbodenzeiger sowie die hygrophilen Arten *Circaea lutetiana*, *Stachys sylvatica*, *Impatiens noli-tangere*, *Athyrium filix-femina* und *Carex remota*.

Mit auffällig hoher Abundanz und Stetigkeit bestimmt der Agriophyt *Impatiens parviflora* das Vegetationsbild der gesamten Naturwaldzelle.

Auf Standorten des *Galio odorati-Fagetums* erreicht *Fagus sylvatica* ihren besten Wuchs (DIERSCHKE 1989a). Im Untersuchungsgebiet bildet die Rotbuche einen strauch- und moosarmen Hallenwald mit einer maximalen Baumhöhe von 33 m. Neben der vorherrschenden Buche entwickelt sich in der Baumschicht die Esche (*Fraxinus excelsior*), besonders in den

Tab. 1: Vegetation der Waldflächen (Galio odorati-Fagetum)

Lfd. Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Geländenummer	Wa 1	Wa 2	Wa 3	Wa 4	Wa 5	Wa 6	Wa 7	Wa 8	Wa 9	Wa 10		
Aufnahmetermin (1994)	06.07.	06.07.	11.07.	13.07.	13.07.	11.07.	08.07.	08.07.	08.07.	13.07.		
Flächengröße (m ²)	625	625	625	625	625	625	625	625	625	625		
Exp./Neigung	NW/3°	NW/5°	NW/5°	NW/2°	NO/3°	SO/2°	NW/3°	nw/10°	nw/12°	nw/15°		
Deckung: (%)												
Baumschicht	90	95	95	90	90	85	90	85	85	85		
Strauchschicht	2	0	<1	0	<1	2	15	20	25	5		
Krautschicht	90	85	80	85	95	90	70	75	70	80		
Mooschicht/ auf Totholz	0/<1	<1/<1	<1/<1	0/1	0/<1	<1/<1	0/<1	0/<1	0/<1	<1/<1		
Totholz (%) liegend/steh.	<1/0	1/<1	<1/0	1/<1	1/<1	<1/0	4/<1	<1/0	<1/0	<1/0		
Artenzahl	30	23	25	28	25	30	21	19	25	27	Stetigkeit	
Baumschicht											Anz.	Klasse
<i>Fagus sylvatica</i>	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	5.5	10	V
Strauchschicht												
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1	-	+1	-	+1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	8	IV
<i>Fraxinus excelsior</i>	1.1	-	-	-	+1	1.1	1.1	1.1	1.1	-	6	III
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	-	-	-	-	-	+1	2a1	2b4	2b1	-	4	II
<i>Sambucus nigra</i>	-	-	-	-	-	+1	+1	+1	r.1	-	4	II
<i>Rubus idaeus</i>	1.1	-	-	-	-	-	+1	1.1	-	-	3	II
<i>Sambucus racemosa</i>	-	-	-	-	r.1	-	-	+1	r.1	-	3	II
<i>Ilex aquifolium</i>	-	-	-	-	-	+1	-	-	-	r.1	2	I
Krautschicht												
VC												
<i>Galium odoratum</i>	2a4	2a4	2a4	2b4	2m1	2m1	2a1	2m1	2m1	2a1	10	V
<i>Melica uniflora</i>	3.4	2a1	2m1	2m1	2m1	3.4	2a1	1.1	1.1	2m1	10	V
OC												
<i>Fagus sylvatica</i>	2m1	2m1	2m1	2m1	1.1	2m1	1.1	+1	1.1	2m1	10	V
+KC												
<i>Milium effusum</i>	2m1	2m1	2m1	1.1	1.1	2a1	1.1	1.1	1.1	1.1	10	V
<i>Hedera helix</i>	1.1	1.1	2a1	2a1	1.1	2a4	3.4	2b4	2b4	2a1	10	V
<i>Oxalis acetosella</i>	2a3	2b3	2b3	2a1	2a1	2a1	2a3	2m1	2a3	2b1	10	V
<i>Impatiens noli-tangere</i>	2m1	2m1	-	2a1	3.5	2m1	2a1	2m1	2b1	2b1	9	V
<i>Circaea lutetiana</i>	2m1	-	-	1.1	2m1	2m1	2m1	1.1	2m1	2m1	8	IV
<i>Viola reichenbachiana</i>	+1	2m1	-	2m1	1.1	2m1	+1	-	2m1	1.1	8	IV
<i>Lamium stragale</i>	1.1	2a1	2a1	2b1	1.1	2a1	-	-	2m1	-	7	IV
<i>ssp. galeobdolon</i>												
<i>Dryopteris filix-mas</i>	1.1	-	+1	-	1.1	-	r.1	+1	+1	+1	7	IV
<i>Anemone nemorosa</i>	2m3	1.2	v	v	v	v	v	-	v	v	6	III
<i>Stachys sylvatica</i>	1.1	1.1	-	-	2m1	2m1	+1	-	+1	-	6	III
<i>Primula elatior</i>	+1	1.1	r.1	1.1	1.1	-	-	-	1.1	-	6	III
<i>Carex remota</i>	-	-	r.1	r.1	1.1	r.1	-	-	-	r.1	5	III
<i>Carex sylvatica</i>	-	+1	-	-	1.1	r.1	-	-	+1	-	4	II
<i>Pulmonaria obscura</i>	1.1	1.2	-	+1	-	-	-	-	-	-	4	II
<i>Quercus robur</i>	r.1	-	-	+1	-	1.1	-	-	-	+1	4	II
<i>Fraxinus excelsior</i>	2m1	+1	-	-	-	1.1	-	-	-	-	3	II
<i>Festuca gigantea</i>	-	-	r.1	-	r.1	-	-	-	-	+1	3	II
<i>Ilex aquifolium</i>	-	-	-	r.1	-	+1	-	-	-	-	2	I
<i>Polygonatum multiflorum</i>	1.2	1.2	-	-	-	-	-	-	-	-	2	I
<i>Actaea spicata</i>	-	-	-	1.1	-	-	-	-	-	-	1	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	+1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+
<i>Ranunculus ficaria</i>	-	2m2	-	-	-	-	-	-	-	-	1	+
<i>Scrophularia nodosa</i>	-	-	-	-	-	r.1	-	-	-	-	1	+
<i>Sanicula europaea</i>	-	-	-	2m1	-	-	-	-	-	-	1	+
Übrige												
<i>Athyrium filix-femina</i>	2m1	1.1	1.1	r.1	2m1	1.1	1.1	1.1	1.1	2m1	10	V
<i>Vicia sepium</i>	2m1	1.1	+1	2m1	2m1	2m1	1.1	+1	1.1	1.1	10	V
<i>Rubus idaeus</i>	1.1	-	1.1	-	1.1	r.1	1.1	1.1	1.1	1.1	8	IV
<i>Urtica dioica</i>	2m1	-	1.1	1.1	2m1	2m1	1.1	-	1.1	+1	8	IV
<i>Mycelis muralis</i>	+1	+1	1.1	1.1	+1	1.1	-	-	-	1.1	7	IV
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+1	-	+1	+1	-	-	-	-	-	+1	4	II
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	2m1	-	2m1	1.1	2m1	2m1	2a1	3.5	2a1	2a1	9	V
<i>Dryopteris dilatata</i>	1.1	-	2m1	1.1	+1	r.1	-	+1	-	2m1	7	IV
<i>Sambucus nigra</i>	-	+1	1.1	-	-	+1	r.1	-	-	+1	5	III
<i>Deschampsia cespitosa</i>	-	-	-	+1	-	-	-	-	-	-	1	+
AC Carici-Fagetum												
<i>Campanula trachelium</i>	-	-	-	-	-	+1	-	-	-	-	1	+
A												
<i>Frangula alnus</i>	-	-	-	+1	-	-	-	-	-	r.1	2	I
P												
<i>Lonicera periclymenum</i>	-	-	2m1	-	-	-	2m1	-	-	-	2	I
Stör-/Verlichtungszeiger												
AL												
<i>Geranium robertianum</i>	2a1	2a1	2a1	2a1	2m1	2m1	2m1	2m1	2m1	2a1	10	V
<i>Impatiens parviflora</i>	2a1	2a1	2b1	2a1	3.5	2a1	2a1	2a1	2b1	2b1	10	V
AR												
<i>Galium aparine</i>	2m1	-	1.1	-	-	-	-	-	1.1	-	3	II
S												
<i>Sambucus racemosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	r.1	1	+
Mooschicht												
<i>Mnium hornum</i>	-	v	v	-	-	v	-	-	-	v		
<i>Brachythecium rutabulum</i>	v	v	-	-	-	-	-	-	-	-		
<i>Polytrichum formosum</i>	-	-	-	-	-	v	-	-	-	v		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	-	v	-	-	-	-	-	-	-	-		

VC = Verbandscharakterart des *Fagion sylvaticae*
 OC = Ordnungscharakterart der *Fagetalia sylvaticae*
 KC = Klassencharakterart der *Quercus-Fagetalia*
 A = Charakterart der *Alnetalia glutinosae* (Erlenbruchwälder)
 P = Charakterart der *Pruno-Rubion* (Brombeer-Schlehenhecken)

S = Charakterart der *Sambuco-Salicion* (Traubenholundergebüsche)
 AL = Charakterart der *Alliarion* (Waldverlichtungsgesellschaften)
 AR = Charakterart der *Artemisietea* (Stickstoff-Krautfluren)

Tab. 2: Vegetation der Sukzessionsflächen

Lfd. Nummer	11	12	13	14	15	16	17	18		
Geländenummer	Sf1	Sf2	Sf3	Sf4	Sf6	Sf5	Sf7	Sf8		
Aufnahmedatum (1994)	14.07.	14.07.	14.07.	14.07.	15.07.	15.07.	15.07.	15.07.		
Flächengröße (m ²)	100	100	100	100	100	100	100	400		
Exp./Neigung	NO/3°	NO/3°	NO/3°	NW/5°	NW/5°	NW/5°	SO/0°	SO/0°		
Deckung (%)										
Strauchschicht	4	6	20	20	5	30	55	85		
Krautschicht	100	98	90	98	98	80	70	15		
Moosschicht/ auf Totholz	2/1	1/ < 1	< 1/4	0/4	0/5	2/6	< 1/1	< 1/ < 1		
Totholz (%) - liegend/steh.	1/0	2/0	15/0	5/0	6/0	10/0	15/0	15/0		
Artenzahl	24	24	18	20	16	23	33	25		Stetigkeit
Baumschicht									Anz.	Klasse
<i>Fagus sylvatica</i>	-	-	-	-	-	-	-	+1	1	I
Strauchschicht										
<i>Rubus idaeus</i>	1.1	1.1	2a1	2a1	+1	2b1	2a1	1.1	8	V
<i>Fagus sylvatica</i>	1.1	r.1	+1	r.1	-	+1	2a1	-	6	IV
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	-	1.1	-	2a1	2a1	2a1	2a1	4.5	6	IV
<i>Sambucus nigra</i>	-	-	+1	-	+1	-	-	+1	3	II
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	r.1	-	-	-	-	2a1	-	2	II
<i>Sambucus racemosa</i>	-	-	-	-	r.1	-	-	-	1	I
Krautschicht										
VC <i>Galium odoratum</i>	2m3	2m3	2m1	1.1	-	2m1	2m1	2m1	7	V
<i>Melica uniflora</i>	2b2	2a2	2a1	1.1	-	3.4	2a1	2m1	7	V
OC+KC <i>Milium effusum</i>	2a2	2a2	1.1	1.1	1.1	2a1	2a1	2m1	8	V
<i>Hedera helix</i>	1.1	2a3	2a3	1.1	1.1	1.1	2a3	2a1	8	V
<i>Circaea lutetiana</i>	2m1	2a1	2m1	+1	1.1	2m1	2m1	-	7	V
<i>Lamium galeobdolon</i> ssp. <i>galeobdolon</i>	1.1	1.1	1.1	2m1	-	2m1	2m1	2m1	7	V
<i>Carex sylvatica</i>	1.1	1.1	+1	+1	-	1.1	2a1	1.1	7	V
<i>Impatiens noli-tangere</i>	2b4	3.3	2a1	2b3	2b4	2m1	-	-	6	IV
<i>Fagus sylvatica</i>	+1	+1	-	+1	-	1.1	2m1	1.1	5	IV
<i>Oxalis acetosella</i>	2m3	2m1	-	1.1	-	2m1	-	2a1	5	IV
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+1	r.1	+1	-	+1	r.1	-	-	5	IV
<i>Pulmonaria obscura</i>	+1	1.1	1.1	-	2a1	-	1.1	-	5	IV
<i>Scrophularia nodosa</i>	+1	+1	-	r.1	r.1	+1	-	-	5	IV
<i>Stachys sylvatica</i>	2a3	2m1	-	2m1	-	-	2m1	-	4	III
<i>Mycelis muralis</i>	-	-	-	-	-	r.1	1.1	1.1	3	II
<i>Primula elatior</i>	1.1	1.1	-	-	-	-	-	+1	3	II
<i>Viola reichenbachiana</i>	-	-	-	-	-	1.1	2m1	2m1	3	II
<i>Festuca gigantea</i>	-	-	-	-	-	1.1	1.1	-	2	II
<i>Carex remota</i>	r.1	-	-	-	-	-	-	+1	2	II
<i>Fraxinus excelsior</i>	-	-	-	-	-	-	2m1	-	1	I
<i>Dryopteris carthusiana</i>	-	-	-	-	-	-	-	+1	1	I
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	-	-	-	-	-	-	r.1	-	1	I
Übrige										
<i>Urtica dioica</i>	2a3	2a3	2a1	3.4	3.4	1.1	1.1	2m1	8	V
<i>Vicia sepium</i>	1.1	2m1	1.1	1.1	-	2m1	2m1	2m1	7	V
<i>Rubus idaeus</i>	1.1	1.1	1.1	2m1	1.1	2m1	-	-	6	IV
<i>Athyrium filix-femina</i>	+1	1.1	1.1	1.1	1.1	-	-	1.1	6	IV
<i>Geum urbanum</i>	-	-	-	-	-	-	1.1	-	1	I
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	+1	1.1	-	2m1	1.1	2m1	1.1	1.1	7	V
<i>Dryopteris dilatata</i>	-	-	-	-	-	r.1	-	1.1	2	II
AC Carici-Fagetum										
<i>Campanula trachelium</i>	-	-	-	-	-	-	1.1	-	1	I
Stör-/Verlichtungszeiger										
AL <i>Impatiens parviflora</i>	2a1	2m1	2a1	2m1	2m1	2a1	2m1	2a1	8	V
AL <i>Geranium robertianum</i>	2m1	2m1	2a1	2m1	-	2a1	2m1	2m1	7	V
AR <i>Galium aparine</i>	2m1	2m1	-	2m1	2a1	1.1	1.1	2m1	7	V
AL <i>Lapsana communis</i>	-	-	-	-	-	-	1.1	-	1	I
AL <i>Torilis japonica</i>	-	-	-	-	-	-	1.1	-	1	I
-- <i>Cirsium arvense</i>	-	-	-	-	-	-	1.1	-	1	I
AR <i>Cirsium vulgare</i>	-	-	-	-	-	-	-	+1	1	I
P <i>Sonchus arvensis</i>	-	-	-	-	-	-	r.1	-	1	I
Arten waldnaher Staudenfluren										
E <i>Epilobium angustifolium</i>	-	-	-	-	1.1	-	-	+1	2	II
AT <i>Carex spicata</i>	-	-	-	-	-	-	r.1	-	1	I
Arten v. Wiesen- und Weideges.										
-- <i>Taraxacum officinale</i> agg.	-	-	-	-	-	-	+1	+1	2	II
-- <i>Dactylis glomerata</i>	-	-	-	-	-	-	1.1	-	1	I
M <i>Rumex acetosa</i>	-	r.1	-	-	-	-	-	-	1	I
Moosschicht										
<i>Brachythecium rutabulum</i>	v	v	-	-	-	v	v	v		
<i>Polytrichum formosum</i>	-	-	-	-	-	v	-	v		
<i>Eurhynchium praelongum</i>	-	v	-	-	-	v	-	-		
<i>Atrichum undulatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	v		
<i>Mnium hornum</i>	-	-	-	-	-	-	-	v		
<i>Dicranella heteromalla</i>	-	-	-	-	-	-	-	v		

VC = Verbandscharakterart des *Fagion sylvaticae*
 OC = Ordnungscharakterart der *Fagetalia sylvaticae*
 KC = Klassencharakterart der *Quercio-Fagetalia*
 H = Assoziationscharakterart des *Hordelymo-Fagetum*
 P = Charakterart der *Pruno-Rubion*

E = Charakterart der *Epilobietea angustifolia*
 AT = Charakterart der *Atropetalia*
 AL = Charakterart der *Alliarion*
 M = Charakterart der *Molinio-Arrhenatheretea*
 AR = Charakterart der *Artemisietea vulgaris*

aufgelichteten Bereichen des Waldes, relativ stark, vereinzelt sind *Quercus robur* und *Q. petraea* eingestreut.

In der schwach ausgebildeten Strauchschicht treten neben *Fagus sylvatica* und *Fraxinus excelsior* noch *Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus* agg., *Ilex aquifolium*, *Sambucus nigra* und *S. racemosa* auf.

Luftbildern aus dem Jahr 1985 und 1991 ist zu entnehmen, daß alle untersuchten Windbruchflächen während der Stürme der 70er Jahre (1972 und 1976) entstanden sind, diese jedoch bei einem erneuten Orkan im Jahr 1987 erheblich vergrößert wurden.

Die Physiognomie dieser Sukzessionsflächen ist aufgrund der umgestürzten, oft quer über der Lichtung liegenden Baumriesen sehr unübersichtlich. Im Bereich der entstandenen Wurzelteller-Krater haben sich vorwiegend *Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Impatiens parviflora* und *I. noli-tangere* sowie teilweise *Sambucus nigra*, *S. racemosa* und *Rubus idaeus* angesiedelt.

Die Vegetation der Schlagflächen läßt sich pflanzensoziologisch nicht eindeutig zuordnen (Tab. 2). Das erste Sukzessionsstadium, wie es von Rodungsflächen (DIERSCHKE 1988) und abgeräumten Windwurfflächen (FISCHER et al. 1990) eines Wirtschaftswaldes bekannt ist, eine krautige Pionierphase mit hohem Anteil lichtbedürftiger Pflanzen der *Epilobietea angustifolii*-Gesellschaften, läßt sich auf den Untersuchungsflächen (S I – S IV, Abb. 2) nur lokal erkennen. Nach ELLENBERG (1986) wären für die lehmigen, feuchten Braunerden der Naturwaldzelle Schlag-Klettenfluren (*Arctietum nemorosi*) mit *Arctium nemorosum* typisch; diese Art ist lediglich an der Südgrenze der Naturwaldzelle am Wegrand vorhanden. Neben einem Anteil typischer Waldarten zeigen die beschatteten Schlagflächen des Untersuchungsgebietes ein Gemisch von Arten aus Waldverlichtungsgesellschaften (*Galio aparine* – *Impatientetum noli-tangere* Tüxen 1975, vgl. TÜXEN & BRUN-HOOL 1975), der *Artemisietea vulgaris*- und *Galio-Urticetea*-Gesellschaften (vgl. POTT 1992) sowie wenigen Schlagpflanzen, in vollsonnigen Bereichen haben sich vorwiegend *Urtica-Rubus*-Krautfluren (vgl. KNAPP & JESCHKE 1991) entwickelt. Abbildung 3 veranschaulicht die soziologischen Spektren der einzelnen Aufnahmeflächen.

Abb. 4 verdeutlicht das Lebensformspektrum der Windwurfflächen insgesamt im Vergleich zu den Waldaufnahmeflächen. Der relativ geringe Deckungsanteil der Phanerophyten von nur 3,5% (ungewichtet 4,4%) und der hohe Anteil an Nanophanerophyten von 20% deutet an, daß die Sukzession der Windwurfbereiche noch nicht über ein Gebüschstadium hinaus fortgeschritten ist. Die Phanerophyten des geschlossenen Waldbereiches nehmen aufgrund der gegenüber strukturreichen Wäldern schwach ausgebildeten Strauchschicht (Hallenwald) einen relativ kleinen Deckungsanteil ein (vgl. ELLENBERG 1956; BRAUN-BLANQUET 1964). Die störungsanzeigenden Therophyten erreichen auf den Lichtungen höhere Deckungsanteile, v. a. durch die Abundanzen der *Impatiens*-Arten und des epizoochoren *Galium aparine*.

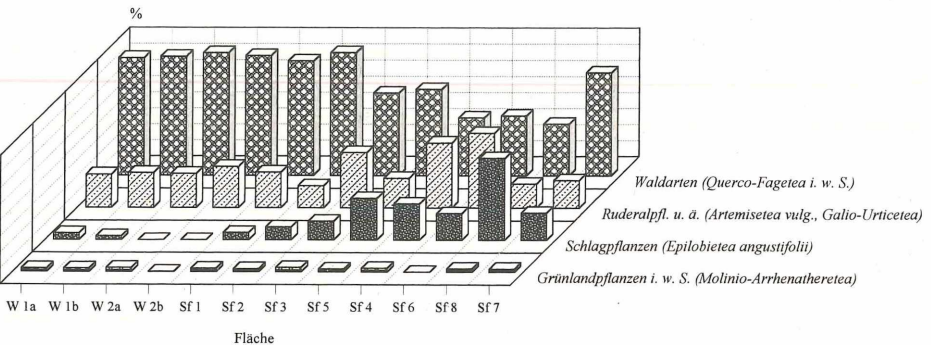


Abb. 3: Soziologische Spektren der Sukzessionsflächen Sf1–Sf8 im Vergleich zu den Waldflächen W1 und W2.

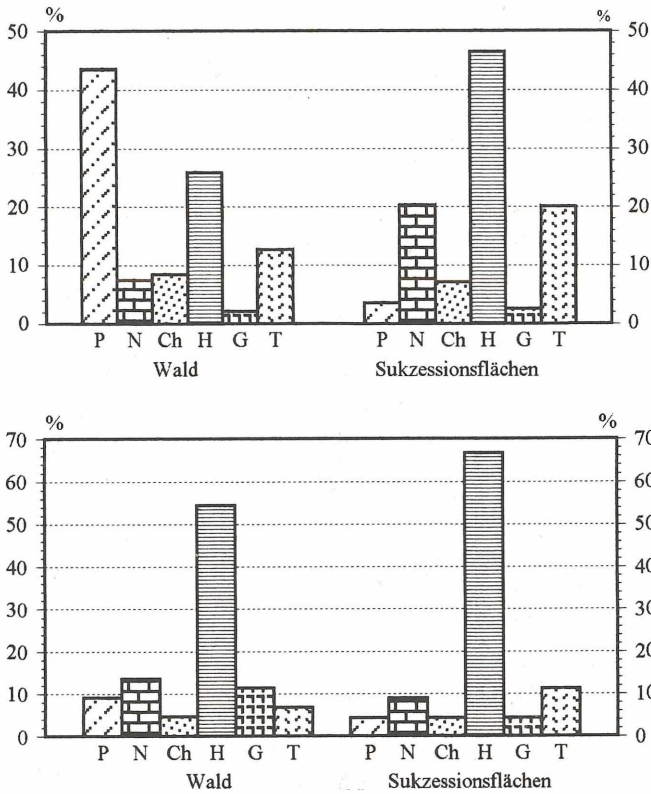


Abb. 4: Lebensformspektren

Oben: Anteile der Arten mit Berücksichtigung der Artmächtigkeit (gewichtet)

Unten: Anteile der Arten nach Präsenz

P = Phanerophyten, N = Nanophanerophyten, Ch = Chamaephyten, H = Hemikryptophyten, G = Geophyten, T = Therophyten

Das Diasporenreservoir des Bodens

Unter dem Begriff Diasporenreservoir wird die Gesamtheit der potentiell keimfähigen Samen und Früchte des Bodens verstanden (vgl. ROBERTS 1981). Die Bezeichnungen „potentielle Vegetation“ (KROPÁČ 1966; MILES 1985), Diasporengesellschaft und Diasporen-Pool (URBANSKA 1992) werden synonym gebraucht. Als Diasporenbank wird die Gesamtheit der Ausbreitungseinheiten (Propagulen) bezeichnet, die eine bestimmte Sippe an einem Standort vertreten (URBANSKA 1992).

Insgesamt wurden in den Frühjahrs- und Herbstproben der Wald- und Sukzessionsflächen Diasporen von 50 verschiedenen Arten gefunden, von denen 17 Species zu den Waldpflanzen (*Quercus-Fageteta*) gehören, 10 zur Gruppe der Schlag- und Vorwaldarten (*Epilobietea angustifolii*), 7 zu den Ruderalpflanzen (*Artemisietea vulg.*, *Galio-Urticetea*), 6 Species zu den Grünlandpflanzen (*Molinio-Arrhenatheretea*) und 10 Arten zu weiteren Vegetationsklassen (Sonstige), die aufgrund zahlreicher Einzelfunde nicht weiter berücksichtigt werden.

Im Diasporenreservoir der Waldflächen und der Sukzessionsflächen Sf 1 und Sf 2, deren krautige Vegetation sehr ähnlich ist, dominieren die Schlagflurpflanzen, vor allem durch die hohen Abundanzen von *Juncus effusus*; alle weiteren Schlagarten sind oft nur vereinzelt zu finden. Dieser Schlagflurbegleiter, wahrscheinlich einst aus der feuchten Geest des Umlandes der Steweder Berge in die Untersuchungsflächen eingetragene, nimmt in den genannten Probeflä-

chen 75–97% des gesamten Diasporenpotentials der Frühjahrsproben und 67–93% der Herbstproben ein. An der Diasporenmenge aller Schlagarten ist *Juncus effusus* zumeist zu mehr als 97% beteiligt. Alle weiteren Species dieser soziologischen Gruppe sind oft nur vereinzelt vertreten. An der übrigen Diasporenmenge haben die *Quercu-Fagetea*-Arten den größten Anteil (Abb. 5 u. 6). Ruderale Arten, Species aus dem Grünland (*Molinio-Arrhenatheretea*) sowie solche aus anderen Vegetationseinheiten spielen im Diasporenvorrat eine unbedeutende Rolle.

Die Verteilung der Arten des Diasporenreservoirs auf die soziologischen Gruppen steht im Kontrast zum Vegetationsbild. Im Pflanzenbestand dominieren die Waldpflanzen vor den ruderalen Arten, die vor allem durch *Impatiens parviflora* und *Geranium robertianum* vertreten sind (Abb. 3). Die Species der Schlagflur und des Grünlandes haben nur geringe Deckungsanteile. 9 Arten der aktuellen Vegetation der Waldflächen W 1 und W 2 sind in deren Diasporengesellschaft nicht vertreten. Es sind überwiegend Waldarten: *Fraxinus excelsior*, *Lamium galeobdolon*, *Anemone nemorosa*, *Primula elatior*, *Pulmonaria obscura*, *Hedera helix*, *Quercus robur*, *Polygonatum multiflorum* und *Mycelis muralis*. Andererseits treten im geschlossenen Waldbestand zahlreiche Arten im Diasporenvorrat auf, die nicht Bestandteil der aktuellen Vegetation sind, von denen allerdings einige nur Einzelfunde darstellen. Abgesehen von diesen Einzelindividuen sind es die anemochoren Arten der *Epilobietea angustifolii*, *Juncus effusus*, *Betula pendula*, *Epilobium angustifolium*, *Epilobium montanum* und *Gnaphalium sylvaticum*, außerdem *Scrophularia nodosa*, *Carex remota*, *Hypericum perforatum*, *Crepis capillaris*, *Glechoma hederacea* und *Juncus articulatus*.

Das Diasporenreservoir von *Juncus effusus* erreicht in den Frühjahrs- und Herbstproben jeweils etwa die gleiche Größenordnung (Abb. 5 u. 6). Diese Konstanz und die hohe Anzahl an sehr kleinen Diasporen ist typisch für Arten mit einer dauerhaft angelegten Samenbank – „persistent seed bank“ – (vgl. THOMPSON & GRIME 1979; GRIME 1981; ROBERTS 1981). Im

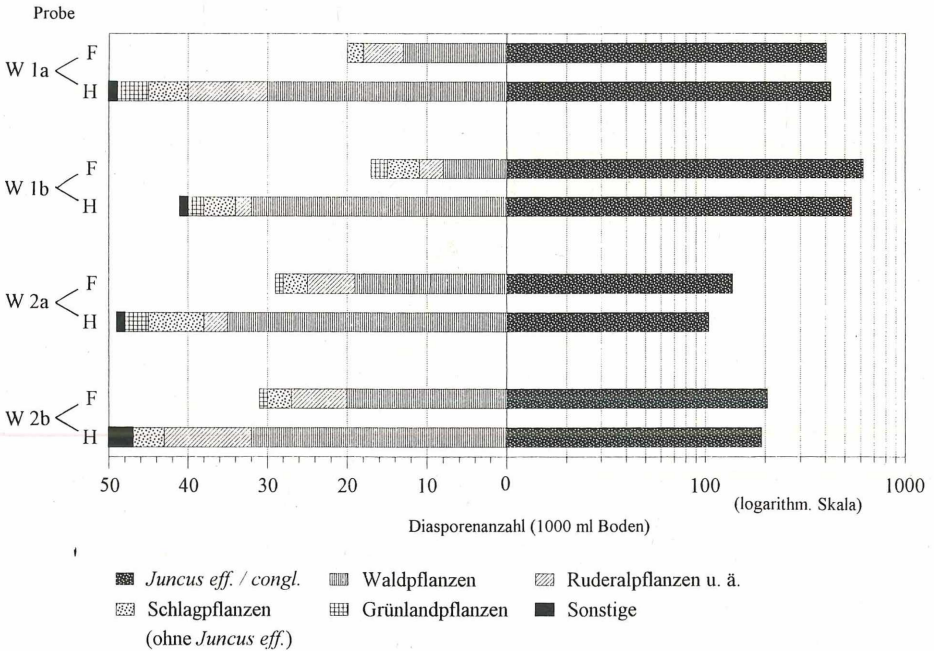


Abb. 5: Gesamtanzahl der Diasporen und deren Verteilung auf die soziologischen Gruppen in den Proben der Waldflächen. F = Frühjahrsprobe, H = Herbstprobe
Die Diasporenmengen der beiden Probenquadrate jeder Untersuchungsfläche sind jeweils zu einer Probe (= 1000 ml Boden) zusammengefaßt worden.

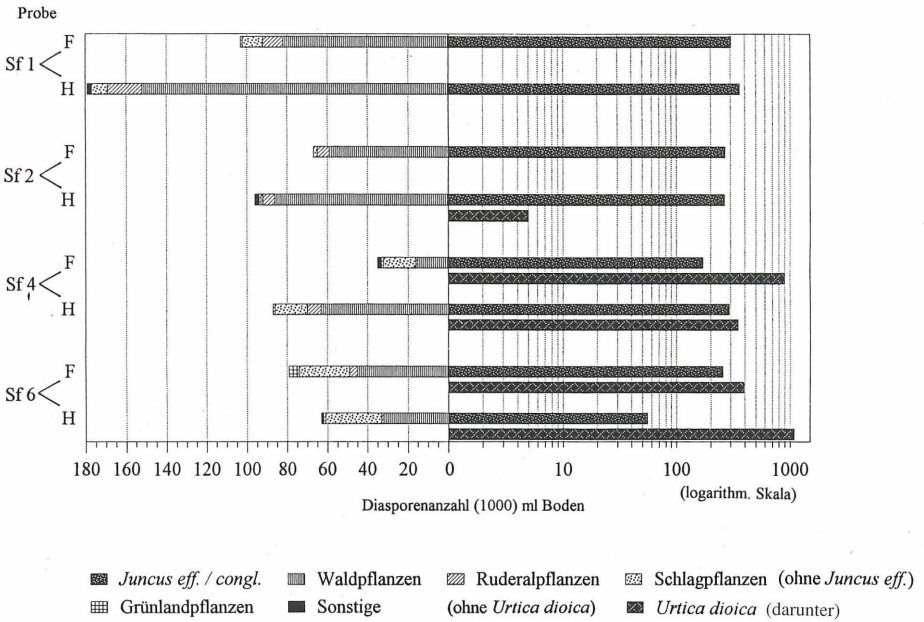


Abb. 6: Gesamtanzahl der Diasporen und deren Verteilung auf die soziologischen Gruppen in den Proben der Sukzessionsflächen. F = Frühjahrsprobe, H = Herbstprobe
Die Diasporenmengen der beiden Probenquadrate jeder Untersuchungsfläche sind jeweils zu einer Probe (= 1000 ml Boden) zusammengefaßt worden.

Diasporenpool der vollsonnigen Sukzessionsflächen Sf 4 und Sf 6 verliert *Juncus* die Dominanz, insbesondere in der zweiten Fläche ist die pterometeorochore *Urtica dioica* sehr zahlreich vorhanden (Abb. 6).

Der Diasporenvorräte der übrigen Arten bzw. der soziologischen Gruppen, ohne Berücksichtigung der genannten dominanten Species, sind in der Frühjahrsprobe kleiner als in der Herbstprobe (Abb. 5 u. 6).

Die abundantesten Arten, deren Diasporen nur im Herbst nachgewiesen wurden, sind *Galium aparine*, eine Pionierart, die in der kurzlebigen Diasporenbank verbleibt und zumeist unmittelbar nach der Ansiedlung aufläuft (BERNHARDT et al. 1991), *Circaea lutetiana*, *Impatiens noli-tangere*, *Epilobium angustifolium*, *Hypericum perforatum* und *Pimpinella saxifraga*.

Insbesondere die zoochoren Arten *Stachys sylvatica*, *Melica uniflora* und *Rubus idaeus* sowie *Oxalis acetosella* und *Urtica dioica* weisen im Herbst einen deutlich höheren Diasporenvorrat auf (Tab. 3).

Die Diasporenbanken einiger Arten sind im Boden der Sukzessionsflächen um ein Vielfaches höher als unter den Waldflächen. Deutliche Unterschiede zeigen *Urtica dioica*, die Waldarten *Stachys sylvatica*, *Scrophularia nodosa*, *Impatiens noli-tangere* und *Circaea lutetiana*, *Galium aparine* sowie *Rubus idaeus*, auch *Sambucus racemosa*, *Rubus fruticosus* agg. und *Melica uniflora* weisen im Boden der Schlagflächen größere Diasporenmengen auf (Tab. 3). Demgegenüber liegen die Propagulen des autochoren *Oxalis acetosella* und von *Juncus effusus* im Boden der Waldflächen in größeren Mengen vor. Weitere Arten mit geringerem Schwerpunkt im Diasporenpotential der Waldflächen sind in Tabelle 3 aufgeführt.

Tab. 3: Vergleich der Diasporenmengen der Frühjahr- und Herbstprobe
(Ausspülverfahren, ohne Einzelindividuen)

Art	Diasporenanzahl		Frühjahr		Herbst		Größe der Diasporen (mm)
	Waldflächen	Schlagflächen	Wald	Schlag	Wald	Schlag	
<i>Juncus effusus</i>	2629	1973	1365	999	1264	974	0,5-0,7
<i>Urtica dioica</i>	8	2729	2	1283	6	1445	1
<i>Stachys sylvatica</i>	3	204	3	79	-	125	1,5-2
<i>Scrophularia nodosa</i>	9	78	2	43	7	35	0,5-1
<i>Oxalis acetosella</i>	64	14	20	5	44	9	2,5-3
<i>Melica uniflora</i>	31	43	3	24	28	19	3,2-3,5
<i>Impatiens noli-tangere</i>	5	61	-	1	5	60	4-5
<i>Geranium robertianum</i>	35	30	18	14	17	16	2,5
<i>Milium effusum</i>	10	53	5	25	5	28	2,5
<i>Rubus idaeus</i>	4	56	1	23	3	33	1,8-3
<i>Carex sylvatica</i>	19	36	9	13	10	23	4-5
<i>Fagus sylvatica</i>	19	13	7	8	12	5	15-20
<i>Circaea lutetiana</i>	2	25	-	-	2	25	3-4
<i>Betula pendula</i>	13	8	4	3	9	5	0,8-1
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	6	15	4	9	2	6	2,5-3,5
<i>Carex remota</i>	12	7	5	4	7	3	3,5
<i>Galium aparine</i>	-	17	-	5	-	12	2,3-4,2
<i>Crepis capillaris</i>	9	6	1	4	8	2	2,2-3
<i>Sambucus racemosa</i>	1	12	1	5	-	7	4-5
<i>Epilobium montanum</i>	1	8	-	8	4	-	1-1,4
<i>Impatiens parviflora</i>	3	3	1	2	2	1	4-5
<i>Viola reichenbachiana</i>	5	1	3	1	2	-	2,1-2,5
<i>Pimpinella saxifraga</i>	-	4	-	-	-	4	2-2,5
<i>Galium odoratum</i>	3	-	1	-	2	-	2-3
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	2	1	1	2	1	-	3,5-4
<i>Juncus articulatus</i>	3	-	2	-	1	-	0,35-0,5
<i>Hypericum perforatum</i>	3	-	-	-	3	-	1-1,3

Abb. 5 u. 6 verdeutlichen, daß das Diasporenpotential aller Waldarten in den Sukzessionsflächen um das 2–5fache höher liegt als in den Waldflächen. Auch die Schlagarten, die neben *Juncus effusus* auftreten, weisen mit Ausnahme der Fläche Sf 2 eine größere Diasporenmenge auf als im geschlossenen Waldbestand.

Sowohl in den Proben der Waldflächen als auch in Schlagflurproben ist tendenziell der Großteil der Arten, die in der Vegetation auftreten, auch im Diasporenvorrat vorhanden, oft in Korrelation mit ihrer Artmächtigkeit mit entsprechend hoher oder niedriger Diasporenzahl. Als Beispiel seien *Stachys sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Impatiens noli-tangere* und *Urtica dioica* angeführt. Im aktuellen Pflanzenbestand fehlende Arten oder solche mit geringem Deckungsgrad sind vielfach nicht oder nur sporadisch in der Diasporengesellschaft zu finden. Eine generelle Übereinstimmung zwischen Präsenz bzw. Deckungsanteil von Arten in der aktuellen Vegetation und der Präsenz im Diasporenpotential ist jedoch nicht erkennbar. Denn typischerweise besitzt *Juncus effusus* als Art mit langlebigen Samen, die nur vereinzelt im Pflanzenbestand auftritt, die größte (persistente) Diasporenbank (vgl. THOMPSON & GRIME 1979). Eine weitere Ausnahme bildet *Scrophularia nodosa*.

Für eine Waldgesellschaft erweisen sich die untersuchten Flächen als sehr diasporenreich. Auf eine Fläche von 1 m² hochgerechnet entsprechen die in Tab. 3 angegebenen Diasporen-

mengen der oberen 15 cm des Oberbodens einer Diasporendichte von 70.000 – 190.000 pro m² in den Walduntersuchungsflächen und von etwa 100.000 – 360.000 Diasporen/m² in den Sukzessionsflächen, wenn man eine gleichmäßige Verteilung der Propagulen im Boden voraussetzt. THOMPSON (1986) weist allerdings auf die Unregelmäßigkeit der Diasporenverteilung im Boden hin, so daß die Hochrechnung der Diasporenmenge der Proben auf einen Quadratmeter nur grobe Schätzungen sein kann. Selbst bei Nichtberücksichtigung der in den meisten Proben äußerst dominanten Art *Juncus effusus* bzw. von *Urtica dioica* in den Flächen Sf 4 und Sf 6 erreichen die übrigen Arten eine Dichte von etwa 5.000 bis 15.000 Diasporen/m² (Wald) bzw. von ca. 10.000 bis rund 53.000 Diasporen/m² (Schlagflächen).

FISCHER (1987) hat in Waldböden eines *Melico-Fagetum typicum*, das er als Synonym zum *Asperulo-Fagetum* (= *Galio odorati-Fagetum*) versteht, Diasporenmengen von nur 9.000 pro m² in den oberen 6 cm und etwa 25.000 Diasporen/m² in den oberen 20 cm des Bodens nachgewiesen. Bei einem Anteil der *Juncus*-Species von 75–85% umfaßt das Diasporenreservoir der übrigen Arten in einer Tiefe von 0–20 cm nur 3750 bis 6250 Ausbreitungseinheiten auf einer Fläche von 1 m².

Der Diasporenspeicher anderer Waldgesellschaften des gemäßigten Klimas umfaßt noch kleinere Mengen von einigen 100 bis mehreren 1000 Diasporen/m² in den oberen 15 cm des Bodens. Die Untersuchungen von PETER (1893), OOSTING & HUMPHREYS (1940), OLMSTEAD & CURTIS (1947), KELLMANN (1970), MOORE & WEIN (1977), BROWN & OOSTERHUIS (1981), HILL & STEVENS (1981) und KRAMER & JOHNSON (1987) zeigen, daß sowohl in Böden unter Laubwaldgesellschaften als auch unter Nadelholzbeständen das Diasporenreservoir selten mehr als 5.000 keimfähige Diasporen in den oberen 15 cm des Bodens unter 1 m² Fläche enthalten sind.

Test auf Keimfähigkeit

Insgesamt keimten nur 22 der 50 Arten, die im gesamten Diasporenreservoir gefunden wurden. (Tab. 4). Vor allem die Einzelindividuen und Arten mit geringer Diasporenanzahl zeigten keine Reaktion. Auch die Diasporen der steten Arten *Oxalis acetosella*, *Fagus sylvatica* und *Betula pendula* verzeichneten keinen Keimungserfolg. Eine nicht erfolgte Keimung bei mehr als der Hälfte der Arten des gesamten Diasporenpotentials des Keimfähigkeitstest und

Tab. 4: Test auf Keimfähigkeit

(Weder in der Frühjahrs- noch in der Herbstprobe gekeimte Arten sind nicht aufgeführt)

Art	Frühjahrsprobe			Herbstprobe		
	Individuenzahl	gekeimte Diasporen	Keimrate (%)	Individuenzahl	gekeimte Diasporen	Keimrate (%)
<i>Juncus effusus</i>	2364	2275	96	2238	1932	86
<i>Urtica dioica</i>	1285	327	25	1451	67	5
<i>Stachys sylvatica</i>	82	34	41	125	38	30
<i>Scrophularia nodosa</i>	45	32	71	42	26	62
<i>Melica uniflora</i>	27	4	15	47	9	19
<i>Geranium robertianum</i>	32	16	50	33	2	6
<i>Milium effusum</i>	30	12	40	33	18	55
<i>Rubus idaeus</i>	24	11	46	36	7	19
<i>Carex sylvatica</i>	22	7	32	33	20	61
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	13	6	46	8	4	50
<i>Carex remota</i>	9	3	33	10	7	70
<i>Epilobium montanum</i>	8	2	25	4	4	100
<i>Impatiens noli-tangere</i>	-	-	-	65	1	2
<i>Sambucus racemosa</i>	-	-	-	7	1	14

eine geringe Anzahl von Arten mit einer Keimrate von über 50% lassen jedoch nicht den Schluß zu, daß alle nicht gekeimten Diasporen lebensunfähig sind, da die Bedingungen zur Überwindung von Dormanzzuständen (z. B. Frost, fluktuierende Temperaturen etc.) im Gewächshaus nicht gegeben waren und der Beobachtungszeitraum auf 30 Tage begrenzt war, so daß die tatsächliche Lebens- und Keimfähigkeitsrate höher liegen kann. Zum Beispiel ist zur Aufhebung der Dormanz von *Oxalis*-Diasporen eine Frostperiode erforderlich (Lichtfrostkeimer) (vgl. KINZEL 1920; GRIME et al. 1981; GRIME et al. 1988), Diasporen des Lichtkeimers *Urtica dioica* benötigen zur optimalen Keimung fluktuierende Temperaturen über 20°C.

Die höchste Keimrate unter den abundanten Arten der Diasporengesellschaft erreicht *Juncus effusus* mit 96% (86% in der Herbstprobe). Unter den weiteren zahlreich vertretenen Species weisen in der Frühjahrsprobe nur noch die Lichtkeimer *Scrophularia nodosa* und *Geranium robertianum* eine Keimrate von mehr als 50% auf. Der Großteil der *Juncus*- und *Scrophularia*-Diasporen war bereits nach maximal 4 Tagen ausgekeimt. Die beiden Arten zeigen eine typische Korrelation zwischen geringer Keimungszeit und hoher Keimungsrate. Baum- und Straucharten zeichnen sich demgegenüber durch hohe Keimungszeiten, assoziiert mit sehr geringer Keimungsrate aus (GRIME et al. 1981). Die hohen Keimraten bei *Juncus effusus* und *Scrophularia nodosa* sowohl im Frühjahr als auch im Herbst deuten auf persistente Diasporenbanken hin.

Diskussion

Die vorwiegend vegetative Fortpflanzungs- und Ausbreitungsstrategie beim Großteil der Arten, insbesondere bei zahlreichen Waldkräutern (*Quercus-Fagetee*-Arten), führt zu einer gegenüber anderen Pflanzengesellschaften geringen Diasporengesamtmenge, die bei Nichtberücksichtigung der äußerst dominanten Arten *Juncus effusus* und *Urtica dioica* bleibt, v. a. im Boden des geschlossenen Waldbestandes. In vielen Arbeiten zum Diasporenpotential unter Waldbeständen wird immer wieder hervorgehoben, daß die Species früherer Sukzessionsstadien, in Waldschlägen vor allem die der *Epilobietee*- und Vorwaldgesellschaften, quantitativ sowie qualitativ den größten Anteil am Diasporengesamtpotential des Bodens besitzen (vgl. OOSTING & HUMPHREYS 1940; LIVINGSTON & ALLESSIO 1968; KELLMANN 1970, 1974; STRICKLER & EDGERTON 1976; ARCHIBOLD 1978; BROWN & OOSTERHUIS 1981; FENNER 1985; FISCHER 1987). Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß lediglich quantitativ die Schlag- und Vorwaldarten dominieren – im Boden der Sukzessionsfläche S II (Sf 4 und Sf 6, Abb. 2) sind es die Ruderalarten –, diese Dominanz jedoch nur durch jeweils eine Art (*Juncus effusus* bzw. *Urtica dioica*) erreicht wird. Die *Quercus-Fagetee* stellen in den meisten Untersuchungsflächen, selbst im Boden der Schlagflächen, nicht nur den größten Anteil der restlichen Diasporenmenge, sondern weisen im Vergleich zu allen anderen soziologischen Artengruppen, die im Diasporenpool vertreten sind, die höchste Artenzahl auf.

Die Naturwaldzelle am Ostenberg unterlag in Vergangenheit keinen massiven Eingriffen, wie HESMER & SCHROEDER (1963) und WINDHORST (1969) aufzeigen. Eine relativ schonende Waldwirtschaft mehrere Jahrhunderte hindurch und die Nichträumung der Windwurfflächen gaben nur wenigen Pionierarten anderer Pflanzengesellschaften eine Etablierungschance, da gering gestörte Bereiche vorwiegend durch die krautigen Waldarten besiedelt bleiben und im Boden liegende, keimfähige und eingewehte Diasporen nicht in keimungsgünstige Positionen gelangen (vgl. MOORE & WEIN 1977; FISCHER et al. 1990). Lange Perioden ohne Störung reduzieren den Artenreichtum von Pionierarten früherer Sukzessionsstadien, da deren Vorrat an keimfähigen Diasporen nicht wieder aufgefüllt wird und mit der Zeit verschwindet (vgl. MILES 1979; FENNER 1987). Die geringen Bodenstörungen im Untersuchungsgebiet bewirken somit eine höhere Affinität zwischen dem Arteninventar der aktuellen Vegetation und des Diasporenspeichers als in Forsten mit massiver Nutzung, in den Wald- wie auf den Sukzessionsflächen.

Anhand der Untersuchungsergebnisse ist zu erkennen, daß sich mehrere Arten fakultativ, unter den vollsonnigen Standortbedingungen der Schlagflächen insbesondere durch eine ver-

mehrte Blütenbildung, generativ ausbreiten und fortpflanzen, bei gegenteiligen Lebensbedingungen jedoch vorwiegend vegetative Ausbreitung und Reproduktion eintritt. Die persistenten Diasporenbanken dieser Arten (z. B. *Stachys sylvatica*, *Milium effusum*, *Rubus* spp.) zeichnen sich dadurch aus, daß sie relativ geringe Diasporenmengen umfassen, zumal nicht alle erfaßten Diasporen keimfähig sind, und dadurch, daß die Ausbreitungseinheiten relativ groß und somit eher untypisch sind für dauerhafte Diasporenbanken (vgl. THOMPSON & GRIME 1979).

Im Vergleich zum lichtliebenden Wurzelkriechpionier *Urtica dioica* und zum Schlagflurbegleiter *Juncus effusus* werden von zahlreichen *Quercus-Fagetum*-Arten, z. B. *Fagus sylvatica*, *Melica uniflora*, *Carex sylvatica*, *Carex remota*, *Oxalis acetosella* und *Milium effusum*, große Diasporen ausgebildet. Eine geringe Reproduktionsleistung und eine Korrelation zwischen vergleichsweise kleiner Anzahl und relativ großen Samen ist ein charakteristisches Merkmal der Waldgesellschaften (NEWELL 1978; FENNER 1985; FENNER 1987). Die Samengröße steht dabei in klarer Beziehung zum Grad der Schattentoleranz (COOK 1980; FENNER 1985; NAKAGOSHI 1985) und erhöht unter den schattigen Standortverhältnissen die Etablierungschance der Keimlinge in der Litterschicht durch verstärkte Nährstoffzufuhr (SALISBURY 1942; GRIME & JEFFREY 1965; THOMPSON 1987).

Die Waldarten investieren somit als K-Strategen im Vergleich zu den Pionierarten (r-Strategen) mehr Energie in die Erhöhung der Überlebensrate weniger Keimlinge und deren Etablierung in der Vegetation und nicht in massenhafte Reproduktion (vgl. BROWN & SOUTHWODD 1987).

Walddynamik und Naturschutzaspekte

Aus Beobachtungen in Resten mittel-, ost- und nordeuropäischer „Urwälder“ (KOOP 1982; LEIBUNDGUT 1982), darunter sind nicht Primärwälder, sondern naturnahe, lange Zeit anthropogen unbeeinflusste Wälder zu verstehen, z. B. im Nationalpark Bialowieza, in dem seit etwa 1400 n. Chr. keine Holznutzung stattgefunden hat, erfolgt die natürliche Regeneration in Form einer zyklischen Sukzession (vgl. DIERSCHKE 1994), in der auf eine Verjüngungsphase eine Optimalphase, eine Terminal- (Alters-) sowie eine Zerfallsphase folgen, an die sich nach altersbedingtem Zusammenbruch des Waldbestandes erneut ein Verjüngungsstadium anschließt (vgl. ELLENBERG 1986). Die zyklische Regeneration erfolgt natürlicherweise jedoch nicht großflächig, sondern in kleineren oder größeren Lücken des Bestandes, die durch altersbedingten Ausfall von einzelnen Baumindividuen oder Baumgruppen entstehen („gap“ oder „patch dynamics“, SHUGART 1984; PICKETT & WHITE 1985). Mitteleuropäische „Urwälder“ bestehen also aus zyklisch sich ändernden Mosaiksteinen, deren Entwicklungsphasen desynchron zueinander ablaufen und in einer Schlußwaldgesellschaft räumlich nebeneinander vorliegen. REMMERT (1991) dokumentiert diese mosaikartige Struktur im Mosaik-Zyklus-Konzept.

Langjährige Beobachtungen zur Entwicklung der Vegetation nach Windwurf existieren nicht, FISCHER et al. (1990) haben lediglich die ersten 5 Jahre nach einem Windwurfereignis im Nationalpark Bayerischer Wald dokumentiert. Bisherige Untersuchungen in Mitteleuropa konzentrieren sich auf Wälder der Optimal- und Terminalphase. Leider ist auch im Untersuchungsgebiet die Vegetationsentwicklung direkt nach den Sturmereignissen nicht dokumentiert worden, so daß zur Zeit nur aus dem Vergleich des räumlichen Nebeneinanders verschiedener Vegetationsausbildungen (Entwicklungsphasen) Rückschlüsse auf ein zeitliches Nacheinander gezogen werden können, ohne daß diese indirekten Ableitungen zu einem vollwertigen Ersatz für die direkte Beobachtung werden können. Auf die Fehlermöglichkeiten bei dieser Methode haben bereits ELLENBERG (1956) und BRAUN-BLANQUET (1964) hingewiesen.

Für den Verlauf der Vegetationsentwicklung auf Windwurfflächen direkt nach einem Sturmereignis scheint das Diasporenpotential des Bodens eine geringe Rolle zu spielen. Wie FISCHER et al. (1990) gezeigt haben, gelangen durch den Baumfall nur wenige Individuen in kei-

mungsgünstige Positionen, da der Großteil der oberen Bodenschicht unbeeinflusst bleibt. Das Fehlen von Arten typischer Schlagflur- und Vorwaldgesellschaften im Gegensatz zu den massiv beeinträchtigten abgeräumten Windwurfflächen sind eindeutige Hinweise auf diesen Effekt. So ist jedoch anzunehmen, daß auch im Boden lagernde Diasporen von Waldarten ebenso ungünstige Keimbedingungen erhalten und nach dem Umstürzen von Bäumen oder Baumgruppen lediglich im Bereich der Wurzeltellerkrater eine generative Regeneration aus dem Diasporenspeicher möglich ist.

Für die Anwendung im Naturschutz, insbesondere unter dem Aspekt des Schutzes gefährdeter Arten, scheint der Diasporenspeicher des untersuchten naturnahen, autochtonen Buchenwaldes im Gegensatz zu Diasporenbanken anderer Pflanzengesellschaften (vgl. FISCHER 1987; POSCHLOD & BINDER 1992), z. B. ehemaliger Feuchtwiesen und -wälder (JANIESCH et al. 1991) oder Ackerrandstreifen (BERNHARDT 1991), geringere Bedeutung zu haben. Zum einen waren keine persistenten Diasporenbanken seltener sowie gefährdeter Arten nachzuweisen, deren Aktivierung zur Etablierung in der Vegetation eine Bereicherung wäre. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung aus einer punktuellen Probennahme hervorgehen, somit nur einen sehr kleinen Ausschnitt des Diasporenservoirs des gesamten Untersuchungsgebietes darstellen, und die Präsenz weiterer, eventuell gefährdeter Arten nicht auszuschließen ist. Zum anderen erscheint die Aktivierung persistenter Diasporen bestimmter Arten als Starthilfe für die Regeneration der Waldgesellschaft nach Störungen (Sturmwurf) nicht notwendig. Im Gegenteil, wie die Ergebnisse dieser Untersuchungen und die von FISCHER et al. (1990) gezeigt haben, wirkt sich zumindest unter schattigen Bedingungen eine möglichst geringe Beeinträchtigung der Bodenoberfläche der Windwurfflächen begünstigend auf die Erhaltung des Dormanzzustandes im Boden lagernder Diasporen von Schlag- und Ruderalarten und die weitgehende Erhaltung der Waldbovegetation aus.

Diasporenterminologien in Waldgesellschaften können jedoch zur Bewertung ihrer Naturnähe herangezogen werden, da ein geringer Anteil an Diasporen von Ruderalarten oder Schlagflurarten im Boden als Hinweis auf die Naturnähe der Bestände gewertet werden kann (vgl. PIROZNIKOW 1983; FISCHER 1987). Die höhere Artenzahl der Waldpflanzen gegenüber den übrigen soziologischen Artengruppen im Diasporenpool des Bodens der Naturwaldzelle bestätigt die genannte Korrelation.

Für die Revitalisierung halbnatürlicher, naturferner und künstlicher Waldgesellschaften, in denen die Artengemeinschaften deutlich vom Naturzustand abweichen bzw. standortfremde oder nicht einheimische Arten die Pflanzengesellschaft bestimmen (vgl. DIERSCHKE 1994), können Diasporenterminologien Aufschluß über Pflanzen der ehemaligen Waldgesellschaft geben und als Grundlage für Managementmaßnahmen dienen (vgl. JANIESCH et al. 1991). Ein Vergleich der Diasporenspeicher naturnaher Wälder mit dem naturferner Waldgesellschaften wäre in diesem Zusammenhang von Interesse.

Danksagung

Unser Dank gilt Frau Schulte von der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten (LÖBF) in Recklinghausen für die Erwirkung der Betretungsgenehmigung für die Naturwaldzelle beim Ministerium für Umwelt, Raumordnung und Landwirtschaft des Landes Nordrhein-Westfalen (MURL) sowie für die Bereitstellung von Material über bisherige Untersuchungen im betreffenden Gebiet, für Karten- und Luftbildmaterial.

Literatur

- ARCHIBOLD, O. W. (1978): Buried viable propagules as a factor of postfire regeneration in northern Saskatchewan. – *Can. Journal of Botany* 57: 54–58.
- BARKMAN, J. J., DOING, H., SEGAL, S. (1964): Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – *Acta bot. neerl.* 13: 394–419.

- BERNHARDT, K.-G. (1987): Untersuchungen zur Biologie der Begleitflora mediterraner Wein- und Getreidekulturen im westlichen Sizilien. – Dissert. Bot. 103: 141 S.
- (1991): Die Samenbank und ihre Anwendung im Naturschutz. – Verh. Gesellsch. Ökologie 20/2: 883–892.
- , HURKA, H. (1989): Dynamik des Samenspeichers in einigen mediterranen Kulturböden. – Weed Research 29: 247–254.
- , FORSTREUTER, U., BRUNS, S. (1991): Der Einfluß der Bearbeitungsmethoden und des Samenspeichers auf die Zusammensetzung der Begleitvegetation von Mais- und Rübenäckern am Beispiel des Osna-brücker Landes. – Landwirt. Jahrbuch 68 (2/91).
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl.. – Wien: 865 S.
- BROWN, A. H. F., OOSTERHUIS, L. (1981): The role of buried seed in coppiced woods. – Biol. Conservation 21: 19–38.
- BROWN, V. K., SOUTHWOOD, T. R. E. (1987): Secondary succession: patterns and strategies. – In: GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J., EDWARDS, P. J.: Colonization, Succession and stability. Blackwell Scientific: 315–337.
- BUTZKE, H., GENSSLER, H., KRAUSE, A., ROST, F., WACHTER, H., WOLF, G., WOLFF-STRAUB, R., ZAK, K., ZESCHWITZ, E. v. (1981): Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen, Teil III: Westfälische Bucht. – Schriftenr. Landesanstalt Ökol., Landesentw. Forstplanung NRW 6: 97 S.
- COOK, R. (1980): The Biology of Seeds in the Soil. – In: SOLBRIG, O. T. (ed.): Demography and Evolution in Plant Populations: 107–129.
- DIERSCHKE, H. (1988): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. – Tuexenia 8: 307–326.
- (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. 1: 107–148. Göttingen.
- (1994): Pflanzensoziologie. – UTB für Wissenschaft. Ulmer, Stuttgart: 683 S.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – In: WALTER, H. (Hrsg.): Einführung in die Phytologie, Bd. 1, Grundlagen der Vegetationsgliederung, Teil 1. Stuttgart: 136 S.
- (1986): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. – 4. verb. Auflage. – Ulmer, Stuttgart: 989 S.
- FENNER, M. (1985): Seed ecology. – Chapman & Hall, London, New York: 151 S.
- (1987): Seed characteristics in relation to succession. – In: GRAY, A. J., CRAWLEY, M. J., EDWARDS, P. J.: Colonization, Succession and Stability. Blackwell Scientific: 103–114.
- FIRBAS, F. (1949, 1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen, Bd. I und Bd. II, – Jena: 480 S., 256 S.
- FISCHER, A. (1987): Untersuchungen zur Populationsdynamik am Beginn von Sekundärsukzessionen. – Dissert. Bot. 110. Stuttgart: 234 S.
- , ABS, G., LENZ, F. (1990): Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf. Ansätze einer „Urwaldforschung“ in der Bundesrepublik. – Forstwiss. Centralblatt 109: 309–326.
- GRANSTRÖM, A. (1982): Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963. – Canadian Journal of Botany 60: 1815–1821.
- GRIME, J. P. (1981): The role of seed dormancy in vegetation dynamics. – Annals of applied Biology 98: 556–558.
- , JEFFREY, D. W. (1965): Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. – Journal of Ecology 53: 621–642.
- , HODGSON, G., HUNT, R. (1988): Comparative plant ecology. A functional approach to common British species. – Unwin Hyman, London: 742 S.
- HESEMANN, J. (1975): Geologie Nordrhein-Westfalens. – Paderborn: 416 S.
- HESMER, H., SCHROEDER, F.-G. (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. – Decheniana Beihefte 11: 304 S.
- HILL, M. O., STEVENS, P. A. (1981): The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. – Journal of Ecology 69: 693–709.
- ISTA (International Seed Testing Association) (1966): Internationale Vorschriften für die Prüfung von Saatgut. – Proc. of the Int. Seed testing Association (ISTA) 31 (h). Wageningen.

- JANIESCH, P., MELLIN, C., LEMM, R. v., WOLF, D. (1991): Die Aktivierung von Samenbanken ehemaliger Feuchtwiesen und -wälder als Grundlage für Renaturierungen. – Verh. Ges. f. Ökologie 20/1: 347–351.
- KELLMAN, M. C. (1970): The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. – Canadian Journal of Botany 48: 1383–1385.
- (1974): Preliminary seed budgets for two plant communities in coastal British Columbia. – Journal of Biogeography 1: 123–133.
- KINZEL, W. (1920): Neue Tabellen zu Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung. – Ulmer, Stuttgart: 80 S.
- KNAPP, H. D., JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – Schriftenreihe f. Vegetationskunde 21, Naturwaldreservate: 21–54.
- KOOP, H. (1982): Waldverjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandörtliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung. – In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern Ber. internat. Sympos. Rinteln 1981: 235–273. Vaduz.
- KROPÁČ, Z. (1966): Estimation of weed seeds in arable soil. – Pedobiologia 6: 105–128.
- LEIBUNDGUT, H. (1982): Europäische Urwälder der Bergstufe. – Haupt, Bern: 306 S.
- LIVINGSTON, R. B., ALLESSIO, M. L. (1968): Buried viable seed in successional field and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. – Bull. Torrey Bot. Club 95: 58–69.
- MEISEL, S. (1959): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 85, Minden. Naturräumliche Gliederung Deutschlands – Geographische Landesaufnahme 1:200 000, Bundesanstalt für Landeskunde (Hrsg.).
- MEYNEN, E., SCHMITHÜSEN, J. (1959–1962): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands, Band 2: 1091 S.
- MILES, J. (1979): Vegetation dynamics. – Chapman and Hall, London: 80 S.
- (1985): Soil in the ecosystem. – Special Publ. Number 4 of the Brit. Ecol. Soc.: 407–427
- MOORE, J. M., WEIN, R. W. (1977): Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. – Canadian Journal of Botany 55: 2408–2412.
- NAKAGOSHI, N. (1985): Buried viable seeds in temperate forests. – In: WHITE, J. (ed.): The Population Structure of Vegetation. Junk, Dordrecht. Handbook of vegetation science 3: 551–570.
- NEWELL, S. J. (1978): Reproductive Strategies in Herbaceous Plant Communities during Succession. – Ecology 59 (2): 228–234.
- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV: Wälder und Gebüsche Text- u. Tabellenband (A+B). 2. Aufl.: Gustav Fischer, Jena, Stuttgart, New York. – 282 S. u. 580 S. (A+B).
- OLMSTED, N. W., CURTIS, J. D. (1947): Seeds of the forest floor. – Ecology 28: 49–52.
- OOSTING, H. J., HUMPHREYS, E. (1940): Buried viable seeds in a successional series of old fields and forest soils. – Bull. Torrey Bot. Club 67 (4): 253–273.
- PETER, A. (1893): Culturversuche mit „ruhenden“ Samen. – Nachr. Königl. Ges. Wiss. Göttingen Mitt. 17: 673–691.
- PICKETT, S. T. A., WHITE, P. S. (eds.) (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. – Academic Press, Orlando FL.: 472 S.
- POSCHLOD, P., BINDER, G. (1992): Die Bedeutung der Diasporenbank in Böden für den botanischen Arten- und Biotopschutz – Literatúrauswertung und Forschungsdefizite. – In: HENLE, K., KAULE, G. (Hrsg.), Arten- und Biotopschutzforschung für Deutschland: S. 180–192.
- POTT, R. (1992): Die Pflanzengesellschaften Deutschlands. – UTB für Wissenschaft, Stuttgart: 427 S.
- REMMERT, H. (1991): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz. – Laufener Seminarbeiträge 5/91: 5–15.
- ROBERTS, H. A. (1981): Seed Banks in Soils. – In: COAKER, T. H. (ed.): Advances in Applied Biology, 6: 1–55.
- , RICKETTS, M. E. (1979): Quantitative relationship between the weed flora after cultivation and the seed population in the soil. – Weed Research 19: 269–275.
- SALISBURY, E. J. (1942): The reproductive capacity of plants. – Bell, London.
- SCHACHTSCHABEL, P., BLUME, H.-P., BRÜMMER, G., HARTGE, K.-H., SCHWERTMANN, U. (1992): Lehrbuch der Bodenkunde, 13. Aufl. – Stuttgart: 491 S.
- SHUGART, H. H. (1984): A theory of forest dynamics. – Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo: 278 S.
- STRICKLER, G. S., EDGERTON, P. J. (1976): Emergent seedlings from coniferous litter and soil in eastern Oregon. – Ecology 57: 801–807.

- THOMPSON, K. (1986): Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acidic grassland. – *Journal of Ecology* 74: 733–738.
- (1987): Seeds and seed banks. – *New Phytologist* 106: 23–34.
- , GRIME, J. P. (1979): Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in ten Contrasting Habitats. – *Journal of Ecology* 67: 893–921.
- TRAUTMANN, W. (1966): Erläuterungen zur Karte der potentiellen natürlichen Vegetation der Bundesrepublik Deutschland 1:200 000, Blatt 85 (Minden). – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 1: 137 S.
- TÜXEN, R., BRUN-HOOL, J. (1975): *Impatiens noli-tangere*- Verlichtungsgesellschaften. – *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. N. F.* 18: 133–155. Stolzenau.
- TÜXEN, R., ELLENBERG, H. (1937): Der systematische und der ökologische Gruppenwert. Ein Beitrag zur Begriffsbildung und Methodik in der Pflanzensoziologie. – *Mitt. d. Florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen* 3: 171–184.
- URBANSKA, K. M. (1992): Populationsbiologie der Pflanzen. – UTB für Wissenschaft, Gustav Fischer, Stuttgart – Jena: 374 S.
- WINDHORST, H.-W. (1969): Forstgeographie des Stewweder Berges. – *Diss. Philosoph. Fak. Westf. Wilhelms- Univ. Münster*: 170 S.
- WOLF, G., BOHN, U. (1991): Naturwaldreservate in der Bundesrepublik Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. – *Schriftenreihe f. Vegetationskunde* 21: 9–19.
- WORTMANN, H. (1964): Gliederung, Lagerung und Verbreitung der Unterkreide im nördlichen Wiehengebirgsvorland. – *Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf.* 7: 331–352.

Dipl. Biol. Frank Apffelstaedt
Blumenhaller Weg 85
49080 Osnabrück

PD Dr. habil. Karl-Georg Bernhardt
Ernst Moritz Arndt-Universität
Botanisches Institut u. Bot. Garten
Grimmer Str. 88
17487 Greifswald