# Waldvegetation der Sassau im Walchensee: Vergleich von Naturwald und Wirtschaftswald, Insel und Halbinsel

# Forest vegetation of Sassau in Lake Walchensee (Bavaria): comparison of natural and managed forest, island and penninsula

Jörg Ewald<sup>1,\*</sup> & Udo Endres<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Fakultät Wald und Forstwirtschaft, Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3, 85354 Freising, Germany, joerg.ewald@hswt.de; <sup>2</sup>Amt für Ernährung Landwirtschaft und Forsten, Rudolf-Diesel-Ring 1a, 83607 Holzkirchen, Germany, udo.endres@aelf-hk.bayern.de \*Korrespondierender Autor

#### Zusammenfassung

Waldbestände, Vegetation und Böden des Naturwaldreservats (NWR, Ausweisung 1978) auf der 2,6 ha großen Insel Sassau im Walchensee wurden an Hand von 20 Dauerflächen mit einem benachbarten Wirtschaftswald (WW) verglichen. Beide Wälder stocken auf Karstplateaus in 800–830 m Seehöhe im kühl-feuchten Klima (6,2 °C, 1.483 mm) der tiefmontanen Stufe.

Das NWR wies mit 48 m² und 450 m³ pro ha ähnliche Grundflächen und Vorräte auf wie der WW. Sein Baumbestand (starke Fichten- und Tannen-Vorwüchse über dichten Buchen-Hauptbestand und individuenreichen Unterstand aus Eiben und Tannen) war jedoch mit 1.400 Stück pro ha etwa doppelt so stammzahlreich mit einer plenterartigen Durchmesserverteilung und ausgeprägter Vertikalstruktur. Mit 26 m³ enthielt das NWR nur halb so viel Totholz pro ha wie der WW, wo wenig zersetzte Hiebsreste vorherrschten. Im NWR gelangte mit 10–15 % der Freilandstrahlung nur etwa halb so viel diffuses Licht an den Waldboden wie im WW.

Die Böden des NWR waren als mächtige Felshumusböden (Tangelrendzinen) mit organischen Auflagen von 30 bis 85 cm über weniger als 10 cm tief entwickelten Mineralböden ausgebildet. 8 von 21 Aufnahmeflächen im WW wiesen vergleichbar geringe Mineralböden mit nur geringfügig schwächeren Auflagen als im NWR auf, während seine tiefer gelegenen von tonigem Lehm mit Moderhumusformen, an zwei Stellen mit beginnender Niedermoorbildung, bedeckt und von Rückelinien betroffen waren.

DCA-Ordination, TWINSPAN-Klassifikation und Tabellenarbeit ergaben acht durch lokale Trennarten unterscheidbare Cluster, wobei NWR und WW klar geschieden blieben. Die Cluster des NWR wiesen außer ihrem Eiben- und Tannenunterstand nur sehr wenige Trennarten auf. Die Vegetation bestand hier fast ausschließlich aus Schattbaumarten und wenigen auf stark vermoderte, ehemalige Totholzstrukturen beschränkten Flecken azidophytischer Moose, die keine eindeutige pflanzensoziologische Zuordnung erlaubten. Die entsprechenden Standorte des WW waren trotz einseitiger Fichtendominanz auf Grund ihrer Artenkombination als Carbonat-Tannenmischwald (*Adenostylo glabrae-Abietetum*) ansprechbar. Auf den lehmigen Böden war eine mäßig artenreiche Ausbildung des Carbonat-Bergmischwaldes (*Aposerido-Fagetum*), auf den Nassstellen ein bodenfeuchter Labkraut-Tannenwald (*Galio-Abietetum*) ausgebildet. Die zahlreichen Trennarten des WW gegen das NWR waren sämtlich Waldarten.

Das NWR Sassau besitzt, wohl auf Grund des durch die Insellage fehlenden Wildverbisses, eine demographisch intakte Eibenpopulation, die in Mitteleuropa ihres gleichen sucht. Über dem wenig verwitterten Kalkgestein häufen sich unvollständig zersetzte Streu, welche gemeinsam mit der schwa-

Manuskript eingereicht am 19. Dezember 2014, angenommen am 05. Juni 2015 Koordinierender Editor: Florian Jansen chen Belichtung im NWR kaum Bodenvegetation aufkommen lässt, und Moderholz zu mächtigen Auflagen, die einen bedeutenden Kohlenstoffspeicher darstellen. Das permanent markierte Dauerflächensystem eröffnet die Möglichkeit den gegen menschliche Einflüsse und Wildverbiss abgeschirmten Waldbestand auf seinem Weg zum "Urwald von morgen" zu beobachten.

#### **Abstract**

Forest stands, vegetation and soils of the strict forest reserve (NWR, designated in 1978) Sassau, an island of 2.6 ha situated in the alpine lake Walchensee, were surveyed on 20 permanent plots and compared to a neighbouring forest under customary management (WW). Both forests are situated on karstic limestone plateaus, 800–830 m a.s.l. under cool and moist climate (6.2 °C, 1483 mm) of the lower montane belt.

With 48 m² and 450 m³\*ha⁻¹, NWR had similar basal area and timber stock as WW. However, with 1,400 trees of >7 cm diameter per ha the NWR stand (few dominant spruce and fir above dense layer of beech and abundant understorey of yew and fir) was stocked twice as densely as WW, exhibited an iversely J-shaped diameter distribution typical for selectively cut forests and a marked vertical structure. With 26 m³ NWR had only half the amount of deadwood found in WW, where undecomposed harvest residues prevailed. Analysis of hemispherical photographs showed that in NWR only 10–15% of the diffuse radiation reached the ground, whereas the amount of light was doubled in WW.

Soils in NWR were folic histosols with median organic layer depths of 30 to 85 cm overlaying shallow mineral soils of only 10 cm. Eight out of 21 plots had comparably feeble mineral soils and similar organic horizons as NWR, whereas the lower lying parts of WW were covered by loam with much shallower moder humus forms, in microsites waterlogged with peat formation, and widely affected by skidding tracks.

DCA-ordination, TWINSPAN-classification und manual table sorting yielded eight compositional clusters defined by local diagnostic species, in which NWR und WW remained neatly separated. Besides their understorey of yew and fir, NWR clusters had very few diagnostic species. Their vegetation consisted of shade tolerant trees and few patches of acidophytic bryophytes dwelling only on strongly decomposed former deadwood structures, which did not allow an unambiguous syntaxonomical assignment. The understorey species of WW sites suggested classification as a mixed fir forest on carbonate substrate (*Adenostylo glabrae-Abietetum*). Loamy soils under WW had a species-poor variant of mixed mountain forest of carbonate substrates (*Aposerido-Fagetum*), waterlogged microsites hygrophytic fir forest (*Galio-Abietetum*). All diagnostic species of WW against NWR were forest species.

Owing to its insular situation and the absence of ungulate browsing, the strict reserve Sassau harbours a demographically intact population of yew that is unique in Central Europe. The poorly weathered limestone is buried in the litter of shade tolerant climax trees, which, alongside the poor light conditions, suppresses ground vegetation, and decaying woody debris yielding organic soils with remarkable carbon stocks. The system of permanently marked plots will allow to monitor the forest shielded from human impact and browsing on its path to mature old growth.

**Keywords:** coarse woody debris, competitive hierarchy, forest structure, humus, mixed montane forest, species richness, strict forest reserve, *Taxus baccata* 

#### 1. Einleitung

Von der Bewirtschaftung freigestellte Wälder sind von höchstem Interesse für Forstwirtschaft, Vegetationskunde und Naturschutz (Albrecht 1990). Sie bilden eine unverzichtbare Referenz für den naturnahen Waldbau, der die Integration und Ausnutzung natürlicher Prozesse anstrebt (Meyer et al. 2001, Meyer 2007). Indem sie Aufschluss geben über die Konkurrenz der Pflanzenarten untereinander, ihre Reaktion auf Störungsereignisse und die daraus resultierenden Sukzessionsprozesse (SCHMIDT & SCHMIDT 2007, Abs et al. 2008), sind sie unverzichtbar für die Ableitung der potentiellen natürlichen Vegetation (TÜXEN 1956).

Schließlich sind sie bedeutende Rückzugsgebiete für all jene Arten, die auf (Mikro-)Habitate angewiesen sind, die nur in Naturwäldern mit ausreichender Dichte und Kontinuität vorkommen (MÜLLER & BUSSLER 2007).

Die Waldgesetze der Mehrzahl der deutschen Länder sehen deshalb seit den 1970er Jahren die Einrichtung von Naturwaldreservaten (auch als "Naturwaldzellen" oder "Bannwälder" bezeichnet) vor, in denen jegliche forstliche Nutzung unterbleibt (MEYER et al. 2007). Nach dem im Bayerischen Wald entwickelten Prinzip "Natur Natur sein lassen" werden seit den 1980er Jahren in deutschen Nationalparken und Biosphärenreservaten nutzungsfreie Kernzonen ausgewiesen (MEYER et al. 2011).

Neben der Bestandsaufnahme und Dauerbeobachtung von Standort, Bestandesstruktur, Vegetation und Fauna stellt der Vergleich mit Wirtschaftswäldern ein wichtige Komponente der Naturwaldforschung dar (TRINAJSTIC 1995, ABS et al. 1999, DETSCH 1999, TABAKU 2000, EWALD 2009, MEYER 2013).

Trotz Freistellung von forstlicher Erschließung und Nutzung unterliegen Naturwaldreservate und Kernzonen indirekten menschlichen Einflüssen wie luftgetragenen Stoffeinträgen, Klimawandel und Schalenwildbeständen, deren Dichte maßgeblich durch die Tragekapazität der umgebenden Landschaft gesteuert wird. Durch das hohe Äsungsangebot von gedüngten landwirtschaftlichen Flächen und die Fütterung liegen die Bestände von Reh und Rothirsch deshalb vielerorts weit über den vermuteten natürlichen Dichten und üben durch selektiven Verbiss erheblichen Einfluss auf Artenzusammensetzung von Waldverjüngung und Bodenvegetation aus (Ellenberg 1985, Liss 1990, Suter 2005). Das Auszäunen von kleinen Repräsentationsflächen in Naturwaldreservaten wurde in Bayern auf Grund der Kosten für Bau und Instandhaltung eingestellt (WALENTOWSKI et al. 2014).

Inseln ohne menschliche Nutzung und mit eingeschränktem Austausch mit umgebenden Wildtierpopulationen bieten sich als Modelle für ungelenkte Dynamik an, wie das berühmte Beispiel der Isle Royal in Kanada belegt (SNYDER & JANKE 1976).

Mit der Insel Sassau im Walchensee verfügt Bayern über ein kleines Schutzgebiet, in dem sich der montane Bergmischwald seit der Ausweisung im Jahre 1978 ohne forstliche Nutzung und Jagd entwickeln kann. Durch das aus Gründen des Vogelschutzes bestehende Betretungsverbot ist die Insel weitgehend frei von Störungen durch Besucher (REGIERUNG VON OBERBAYERN 1978). Abgesehen von der Erfassung grundlegender Daten, darunter wenige exemplarische Vegetationsaufnahmen, auf dem bisherigen Höhepunkt der Naturwaldreservatsforschung in den 1990er Jahren, blieb der Wald auf der Insel bislang unerforscht.

Den Impuls für die vorliegende Untersuchung verdanken wir dem Leiter des Forstbetriebs der Bayerischen Staatsforsten mit Sitz in Bad Tölz, Rudolf Plochmann, dem im Rahmen von Kontrollbegängen die vom umgebenden Festland auffallend abweichenden Waldbilder aufgefallen waren. Da die Insel Sassau nicht zu den von der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft untersuchten Schwerpunktreservaten zählt (WALENTOWSKI et al. 2014), wurden die Untersuchungen im August 2013 im Rahmen eines einwöchigen Projektes mit Studierenden der Hochschule Weihenstephan-Triesdorf (Forstingenieurwesen, Landschaftsarchitektur) realisiert.

Neben der Einrichtung und Erstaufnahme eines Systems permanenter Dauerbeobachtungsflächen auf der Insel wurden auf einer benachbarten, geologisch und morphologisch vergleichbaren Halbinsel Vergleichsaufnahmen in Wirtschaftswäldern mit ortsüblicher forstlicher Nutzung durchgeführt.

Die vorliegende Untersuchung ist den vegetationsökologischen Unterschieden zwischen Naturwaldreservat und Wirtschaftswald gewidmet und soll folgende Fragen beantworten: (1) Wie unterscheiden sich Struktur, Artenzusammensetzung und Artenvielfalt von Baumschicht, Baumverjüngung und Bodenvegetation? (2) Welche ökologischen Bedingungen sind für diese Unterschiede verantwortlich?

## 2. Untersuchungsgebiet

Die Insel Sassau befindet sich bei 47° 35' 31" geographischer Breite und 11° 22' 2" Länge im südöstlichen Teil des Walchensees (Landkreis Bad Tölz). Die Insel ist dem Ostufer des Sees um nur 200 m vorgelagert. Ca. 700 m nördlich der Insel ragt eine morphologisch und geologisch sehr ähnliche 10 ha große Halbinsel, ebenfalls als Sassau bezeichnet, in den See (Abb. 1). Das Gebiet gehört zu den Mittleren Bayerischen Kalkalpen (Wuchsgebiet 15.5, FOERST & KREUTZER 1978, WALENTOWSKI et al. 2001, GAUER & ALDINGER 2005). Als Ausgangsgestein steht norischer Plattenkalk (BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT 2014), ein verkastungsfähiger Hartkalk mit geringen bis mittleren Gehalten an Nicht-Carbonaten, an, der örtlich von den rhätischen Kössener Schichten überlagert wird (KOLB 2012, HOCHSCHULE WEIHENSTEPHAN-TRIESDORF 2014). Der Walchensee liegt in einer tektonischen Senke und wurde zuletzt von einem würmzeitlichen Gletscher überprägt, der, aus dem oberen Isartal kommend, nördlich des heutigen Sees den Sattel des Kesselbergs (858 m) überströmte, das Stammbecken des Kochelsees ausschürfte und, vereint mit den Loben des Loisach- und Isargletschers, über das mächtige Zweigbecken des Starnberger Sees bis vor die Tore Münchens vorstieß. Seine bemerkenswerte Tiefe von 190 m verdankt der See der Tatsache, dass er nur wenige, schwach schüttende natürliche Zuflüsse besitzt. Wie einige andere Plattenkalk-Härtlinge entlang des Seeufers widerstand die Sassau der glazialen Erosion und überragt heute als flacher, ost-westlicher Höhenzug (Länge: 367 m, Breite: 90 m, Fläche 2,6 ha) den 801 m über N.N. gelegenen Seespiegel um 13 m (Abb. 1). Die Ufer fallen nach allen Seiten relativ steil ohne ausgeprägte Flachwasserbereiche in den im Osten 20, im Westen 100 m tiefen See ab (Abb. 1 rechts).

Das Klima ist kühl (6,2 °C Jahresmitteltemperatur) und feucht (1.483 mm Jahresniederschlagssumme) mit ausgeprägtem Sommermaximum und schneereichen Wintern (Referenzperiode 1961–1990, POTSDAM-INSTITUT FÜR KLIMAFOLGENFORSCHUNG 2014). Mit 801–830 m Seehöhe gehören Insel und Seeufer zur tiefmontanen Bergmischwaldstufe (EWALD 1997) mit den Schlußwaldbaumarten Buche (*Fagus sylvatica*), Tanne (*Abies alba*) und Fichte (*Picea abies*). Der Walchensee ist für zeitweise kräftige Föhnwinde aus südlicher Richtung bekannt, die auf Südhänge prallen und dort Vorkommen von xerothermen Relikföhrenwäldern des Verbandes *Erico-Pinion sylvestris* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939 mit *Pinus sylvestris* (HÖLZEL 1996) begünstigen. Auf den umgebenden Gipfeln des Jochberg, Herzogstand, Heimgarten und Simmetsberg ist oberhalb ca. 1.400 m eine subalpine Fichtenwaldstufe mit mehr oder weniger ausgedehnten hochsubalpinen Latschengebüschen ausgebildet (HOCHSCHULE WEIHENSTEPHAN-TRIESDORF 2014).

Die untersuchten Standorte werden im regionalen Klassifikationssystem fast ausnahmslos dem Waldtyp "Komplex der montanen Karstplateaus (FTB223s)" zugeordnet, einem geologisch und morphologisch bedingten Sonderstandort, der sich durch verhältnismäßig ebene Flächen über verkarsteten Hartkalken mit geringmächtigen Mineralböden und einer Tendenz zur Bildung mächtiger Humusauflagen auszeichnet (REGER & EWALD 2011, HOCHSCHULE WEIHENSTEPHAN-TRIESDORF 2014). Die Bildung mächtiger Humusauflagen

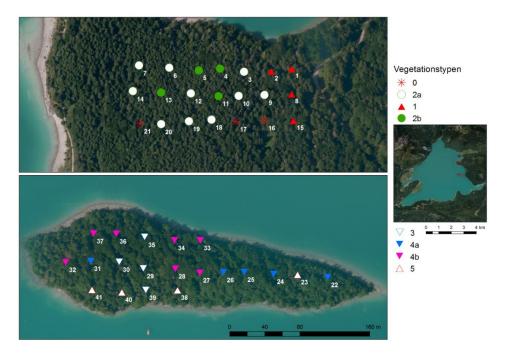


Abb. 1. Links: Blick vom Südhang des Jochbergs oberhalb Sachenbach über den östlichen Walchensee nach Süden; im Mittelgrund die Insel Sassau und die Halbinsel Sassau, die als Vergleichsfläche diente; im Hintergrund ist das Karwendelgebirge zu sehen. Rechts oben: Westteil der Insel von Süden gesehen, im Hintergrund der Herzogstand; rechts unten: Blick auf das Nordufer mit markanten Tannen- und Fichtenüberhältern.

**Fig. 1.** Left: View from Jochberg above Sachenbach overlooking eastern lake Walchensee towards the South; in the middle ground island and peninsula Sassau, which served as a comparison; in the background the Karwendel mountains can be seen. Upper right: Western tip of the island viewed from the South, Herzogstand mountain in the background; lower right: Northern shore with dominant spruce and fir.

(sog. "Tangelhumus") über wenig verwitternden Carbonatgesteinen ist eine Besonderheit der Kalkalpen (BOCHTER 1984), entsprechende Böden werden der Klasse der Skeletthumusböden zugeordnet (AD-HOC-ARBEITSGRUPPE BODEN 2005). Im westlichen Teil der Halbinsel Sassau ist auf Kössener Schichten kleinflächig der Waldtyp "Frischer, montaner Silikat-Bergmischwald (FTB224)" ausgewiesen.

Die Insel Sassau gehörte bis zur Säkularisation im Jahre 1803 zum Kloster Benediktbeuern und diente immer wieder als Rückzugs- und Zufluchtsort in politisch unruhigen Zeiten wie dem Dreißigjährigen Krieg (1618–1648) und dem spanischen Erbfolgekriege (1701–1714). Nahe dem südöstlichen Ufer der Insel befand sich eine Kapelle. Über eine etwaige land- und forstwirtschaftliche Nutzung in der Klosterzeit ist nichts bekannt. Holzbringung und Besatz mit Weidetieren waren durch die isolierte Lage erschwert und auf Grund der geringen Flächengröße wenig lukrativ, können jedoch nicht ausgeschlossen werden. Nach



**Abb. 2.** Luftbildkarten des Walchensees mit den beiden Untersuchungsgebieten; Kartengrundlage: Digitales Orthophoto © Bayerische Vermessungsverwaltung; Definition der Vegetationstypen siehe Beilage S1 und Abbildung. 6.

**Fig. 2.** Aerial photograph of lake Walchensee with the study areas; map based on digital orthophotos courtesy of © Bayerische Vermessungsverwaltung; for definition of vegetation types see Supplement S1 and Figure 7.

der Säkularisation wurde die Insel zunächst dem Kurfürstlichen, ab 1806 der Königlich Bayerischen Forstverwaltung übereignet. Bis 1885 gehörte die Insel zum Forstamt Jachenau, wurde aber bereits 1892 vom königlichen Hofmedicus Dr. Franz von Pfistermeister gekauft und als Feriensitz mit Hütte nahe der Kapelle genutzt (WIKIPEDIA 2014). 1972 kaufte die bayerische Staatsforstverwaltung die Insel zurück, um sie 1978 als Naturwaldreservat gemäß Artikel 18(3) des Bayerischen Waldgesetzes (BAYERISCHE STAATSREGIERUNG 2014) auszuweisen. Zeitgleich wurde die Insel per Verordnung vom 6.3.1978 als Naturschutzgebiet ausgewiesen und mit einem absoluten Betretungsverbot belegt (REGIERUNG VON OBERBAYERN 1978). Seitdem findet dort keine Bewirtschaftung mehr statt.

Der Walchensee wurde 1918 bis 1924 nach Plänen von Oskar von Miller als natürlicher Speicher des Walchenseekraftwerks ausgebaut. So steht das Seewasser über einen unter dem Kesselberg verlaufenden Stollen mit dem Wasserschloss des Kraftwerks in Verbindung und gelangt von dort über Fallrohre in das am Südufer des Kochelsees befindliche Turbinenhaus. Das Wasserrecht erlaubt eine Absenkung des Seespiegels um bis zu 6 m, was u.a. zum zeitweisen Trockenfallen der Inselufer führt. Der See erhält von Süden her künstliche Zuflüsse über Ableitungen und Stollen aus der oberen Isar und dem Rissbach (E.ON WASSERKRAFT GMBH 2010).

#### 3. Material und Methoden

Die Anlage eines Dauerflächenrasters auf der Insel Sassau orientierte sich an den von ALBRECHT (1990) dargestellten Prinzipien mit 25 m Abstand zwischen den markierten Punkten. Von einem willkürlich am Ostrand der Insel gesetzt Startpunkt (Nummer 22) wurde mit Kompass und Maßband zunächst eine Reihe von 11 Punkten in westlicher Richtung eingemessen, von Punkt 27 wurden nach Norden, von den Punkten 28 bis 31 jeweils nach Norden und Süden weitere Rasterpunkte hinzugefügt. Die Rasterpunkte wurden im Gelände mit nummerierten Eichenpflöcken dauerhaft vermarkt (Abb. 2).

Auf der Halbinsel Sassau wurden nach einer groben Vorsondierung des Geländes, ausgehend von dem in der Nordostecke des Rasters gelegenen Punkt 1, sieben Rasterpunkte nach Westen eingemessen, sowie ausgehend von Letzteren zwei weitere Reihen in südlicher Richtung (Abb 2). Die Markierung erfolgte hier nur temporär.

Die Position der Pflöcke wurde mit GPS (Mobile Mapper 7) erfasst. Sie bildeten jeweils die Nordwestecke der 14 x 14 m großen Dauerflächen, die durch Peilen und Messen in südlicher und östlicher Richtung mit Fluchtstangen temporär abgesteckt wurden.

Der Bestand wurde durch Ansprache der Baumart und Kluppen des Brusthöhedurchmessers (BHD) aller innerhalb der Aufnahmefläche befindlichen Bäume (BHD > 7 cm) erfasst, woraus Bestandesgrundflächen und Grundflächenanteile der Baumarten errechnet wurden. Zur Berechnung von Vorräten wurden, möglichst gleichmäßig verteilt über das Durchmesserspektrum, mit einem Vertex-Ultraschallgerät die Höhen von 47 Fichten, 38 Buchen, 14 Tannen, acht Eiben und zwei Bergahornen gemessen. An die Streudiagramme der Höhe gegen den BHD wurden in MS-Excel Polynome ersten Grades angepasst, aus denen die Baumhöhen für alle übrigen Bäume als Funktion ihres BHD geschätzt wurden. Für die Vorratsberechnung wurden baumartenspezifische Formhöhenfunktionen nach KENNEL (1973) verwendet.

Die Aufnahme des Totholzes erfolgte durch Vermessen aller innerhalb der Aufnahmefläche befindlichen liegenden Objekte mit mindestens 0,5 m Länge und 10 cm Durchmesser bzw. 7 cm Durchmesser bei stehendem Totholz nach Startdurchmesser, Länge und Enddurchmesser sowie Zuordnung zu stehend/liegend, Baumart, Objekttyp und Zersetzungsstufe. Aus den Objektdaten wurden Totholzvorräte aufsummiert.

Die Erfassung der Baumverjüngungsdichte (> 20 cm Wuchshöhe) nach Baumart und Größenklassen erfolgte in jeweils vier, in den Ecken der Aufnahmeflächen abgesteckten Teilflächen von 2 x 2 m.

In der Mitte jeder Fläche wurde bei bedecktem Himmel mittels Stativ, Wasserwaage, Kompass und Digitalkamera mit Fisheyeobjektiv ein genordetes Hemisphärenphoto (Abb.3) aufgenommen und mit der Software "Gap Light Analyser (GLA) v2.0" ausgewertet (RIEDEL et al. 2013).

Die Böden wurden in den vier Ecken der Aufnahmeflächen mit einem 1 m langen Pürckhauer-Bohrstock sondiert und die Mächtigkeiten getrennt nach Auflage, Ah- und humusfreiem Mineralbodenhorizont (ohne die nicht verlehmte und verbraunte Zersartzone des Cv) erfasst. Die Mächtigkeiten der vier Einstiche wurden durch Medianbildung pro Fläche aggregiert.

Alle in der Aufnahmefläche siedelnden Farn- und Blütenpflanzen sowie bodenbewohnende Moose wurden auf Artniveau bestimmt, den Schichten (erste und zweite Baum-, Strauch-, Kraut- [einschließlich Gehölzverjüngung bis 1 m] und Moosschicht) mit einer Deckungsschätzung auf der Londo-Skala versehen. Die Daten wurden in die Datenbank Turboveg 2 (HENNEKENS & SCHAMINÉE 2001) eingegeben. Die Auswertung erfolgte durch automatische TWINSPAN-Klassifikation der Präsenz-Absenz-Matrix der Bodenvegetation (HILL 1979), manuelle Sortierung in Excel und Berechnung von Artenzahlen sowie durch DCA-Ordination (HILL & GAUCH 1980) der wurzeltransformierten Artenmatrix der Bodenvegetation (ohne Baumschichten, mit "detrending of rare species") in PCOrd 6 (MCCUNE & MEFFORD 2011).

# 4. Ergebnisse

Mit gut 31 m waren die höchsten gemessenen Baumhöhen für Fichte, Buche und Tanne etwa gleich. Buche und Tanne stellten mit gut 50 cm die dicksten Bäume in beiden Gebieten. Die dickste gemessene Eibe hatte einen BHD von 30 cm, die höchste erreichte 13,3 m. Für Fichte ( $R^2 = 0,66$ ), Tanne (0,63) und Eibe (0,68) waren die polynomischen BHD-Höhenanpassungen straff, für die Buche (0,35), bei stärkeren Unterschieden zwischen NWR (Naturwaldreservat) und WW (Wirtschaftswald), deutlich lockerer. Für Fichte und Buche war die Höhenzunahme über dem BHD etwas steiler als für die Tanne.

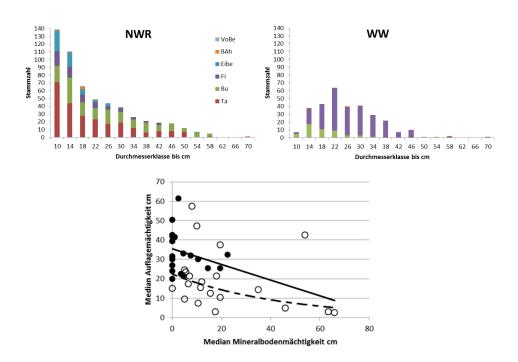


**Abb. 3.** Hemisphärenfotos, Bestandeseindruck und Bodenvegetation der Aufnahmen 23 (NWR, Cluster 5, relativer Lichtdurchlass 14 %) und 3 (WW, Cluster 2a, Lichtdurchlass 21 %); unten rechts: *Carex alba, Mercurialis perennis*.

**Fig. 3.** Hemispherical photos, stand structure and understorey vegetation of plots 23 (left, NWR, cluster 5, relative diffuse radiation 14%) and 3 (right, WW, cluster 2a, radiation 21%).

Gesamt-Vorräte und Grundflächen waren im WW (403 +/- 199 m³\*ha⁻¹, 37,5 +/- 17,2 m²\* ha⁻¹) und im NWR (451 +/- 185 m³\*ha⁻¹, 47,6 +/- 19,7 m²\* ha⁻¹) nicht signifikant verschieden. Mit 1415 +/ 348 Bäumen pro ha wies das NWR jedoch eine hochsignifikant (p < 0,001) höhere Stammzahl als der WW (743 +/- 390) auf. Der Lichtdurchlass, insbesondere der Anteil der diffusen Strahlung, war im WW (19,3 +/- 2,1 %) deutlich und hochsignifikant (p < 0,001) höher als im NWR (14,7 +/- 1,3 %). Das NWR wies auch hochsignifikant (p < 0,001) höhere visuell geschätzte Deckungen der Gehölzschichten B1, B2 und S auf. Der Durchlass an diffusem Licht war signifikant mit der Stammzahl (r = -0,57) und der kumulierten Baumschichtdeckung (r = -0,75), nicht jedoch mit Vorrat und Grundfläche korreliert.

Anteile und Diversität der Baumarten in den beiden Waldbeständen unterschieden sich deutlich. So stellte im WW die Fichte im Mittel 87 % des Vorrats, 86 % der Grundfläche und 82 % der Stammzahl, während Buche, Tanne und Bergahorn nur zu geringen Anteilen beigemischt waren. Im NWR stellten Tanne 45, Buche 33 und Eibe 10 % des Holzvorrats, während die Fichte mit 8,6 % in den Hintergrund trat. Durch Vorkommen von Eibe und Vogelbeere war der Bestand im NWR mit sechs Baumarten etwas artenreicher als im WW.



**Abb. 4.** Oben: Durchmesserverteilung (Stärkeklassen in 4 cm-Stufen) in NWR und WW. Unten: Beziehung zwischen der Mächtigkeit der Mineralböden und der darüber liegenden Humusauflagen; gefüllte Symbole/durchgezogene Trendlinie (linear): NWR; offene Symbole/gestrichelte Trendlinie (exponentiell): WW.

**Fig. 4.** Up: Diameter distribution in NWR and WW. Below: Relationship between depth of mineral soil and of organic layer; full symbols/solid line (linear trend): NWR; open symbols/dashed trend line (exponential): WW.

Das NWR wies eine umgekehrt J-förmige Durchmesserverteilung auf, wie sie für Plenterwälder typisch ist (Abb. 4 oben). Dagegen besaß der WW durch Dominanz der starken Durchmesser bei weitgehendem Fehlen eines schwächeren Unterstandes Merkmale eines Altersklassenwaldes. Auch wies das NWR deutlich mehr starke Bäume mit BHD > 40 cm auf.

WW und NWR unterschieden sich deutlich nach Menge und Qualität des vorhandenen Totholzes (Tab. 1). So wies der WW mit insgesamt 50 m³\*ha⁻¹ einen bemerkenswert hohen Totholzvorrat auf, von dem jedoch fast 70 % allenfalls beginnende Zersetzungsgrade aufwiesen und der sich auf mehr als 3,5 mal so viele, mithin im Durschnitt kleinere Objekte verteilte. Im NWR wurden nur 28 m³\*ha⁻¹ erfasst, davon allerdings 67 % stärker vermodertes Totholz, verteilt auf deutlich weniger, im Durchschnitt größere Objekte. Mit 15 m³ im WW und 18 m³ im NWR unterschieden sich die Vorräte des stärker zersetzten Totholzes kaum. In beiden Beständen entfielen 87 % auf das von Nadelbäumen gelieferte Totholz.

Die Waldböden zeichneten sich in beiden Beständen, besonders jedoch im NWR durch mächtige Tangelhumusauflagen bei gleichzeitig geringer Mineralbodentiefe aus, umfassten jedoch im WW auch einige tiefgründige Lehmböden mit Moderhumusformen. Mächtigkeiten von Humusauflage und Mineralboden standen im NWR, besonders aber im WW in einem gegenläufigen Verhältnis zueinander (Abb. 4 unten). Mit wenigen Ausnahmen beweg-

**Tabelle 1**. Prozentuale Anteile verschiedener Fraktionen nach Objekttyp (Spalten) und Zersetzungsgrad (lines) sowie Gesamtvolumen an Totholz.

**Table 1.** Percentage of fractions by object type (columns) and decomposition class (lines) as well as total stock of deadwood.

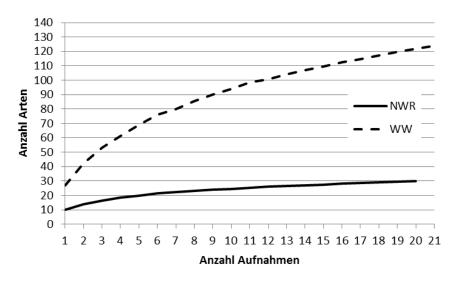
Wirtschaftswald	stehender Baum	liegender Baum	liegender Stammteil/Starkast	Stubben	Hochstubben	gesamt
frisch abgestorben	34,4	0,0	5,4	6,0	1,0	46,8
beginnende Zersetzung	4,8	0,0	13,4	4,1	0,3	22,6
fortschreitende Zersetzung	0,0	0,0	12,4	6,8	0,0	19,2
stark vermodert	0,1	0,0	2,8	8,5	0,0	11,4
gesamt	39,2	0,0	34,1	25,3	1,3	49,7 m³ ha <sup>-1</sup>
Naturwaldreservat						
frisch abgestorben	0,0	0,0	7,8	0,0	0,0	7,8
beginnende Zersetzung	8,9	0,0	10,7	2,5	2,7	24,8
fortschreitende Zersetzung	20,8	0,0	9,8	11,4	0,0	42,0
stark vermodert	0,0	0,0	9,5	15,8	0,0	25,4
gesamt	29,7	0,0	37,8	29,7	2,7	26,3 m³ ha <sup>-1</sup>

ten sich die Humusmächtigkeiten bei vergleichbarer Mineralbodenentwicklung im WW auf deutlich niedrigerem Niveau als im NWR, das außerdem zahlreiche Standorte ohne jeden Mineralboden beherbergte.

Im gesamten Aufnahmematerial wurden 131 Pflanzenarten erfasst, darunter 7 Baumarten und 26 Moosarten. Im NWR wurden insgesamt lediglich 30 Arten angetroffen, im WW dagegen 125. Lediglich sechs Arten waren in ihrem Vorkommen gänzlich auf das NWR beschränkt, während 101 Arten nur im WW festgestellt wurden. Bereits auf der Ebene der einzelnen Aufnahmeflächen war der WW mit 27 Arten pro 196 m² (+/- 16) im Mittel mehr als doppelt so artenreich wie das NWR (10 +/- 3,5). Die Artenakkumulationskurven zeigen deutlich, dass der WW über den gesamten Maßstabsbereich artenreicher war als das NWR und gleichzeitig, abzulesen an der Steigung der Kurven, einen stärkeren Artenwechsel (beta-Diversität) zwischen den Aufnahmen aufwies (Abb. 5).

Zu den Unterschieden in der Gesamtartenzahl ("Artenpool") leisteten verschiedene Artengruppen unterschiedliche Beiträge (Tab. 2). So waren durch Vorkommen von *Erica carnea* und *Vaccinium vitis-idaea* Zwergsträucher ebenso wie Bäume, Sträucher und Moose im NWR gegenüber dem Artenpool des WW über-, Kräuter, Gräser und Farne dagegen unterrepräsentiert. Außerdem stellten Starksäurezeiger (Reaktionszahl 1 und 2, ELLENBERG et al. 2001) mit 21 % aller Arten einen weit überproportionalen Anteil des Artenpools im NWR, in dem echte Kalkzeiger fehlten.

DCA-Ordination und TWINSPAN-Klassifikation belegten übereinstimmend den deutlichen floristischen Abstand zwischen NWR und WW. So kam es auf DCA-Achse 1 (Eigenwert 0,501, Gradientenlänge 3,121, erklärte Varianz 61 %) zu einer klaren Auftrennung der beiden Kollektive. Achse 1 war am engsten mit der kumulativen Baumschichtdeckung (r = 0,813), der Stammzahl (r = 0,783) und, mit umgekehrtem Vorzeichen, dem relativen Genuss an diffuser Strahlung (r = -0.711) korreliert. Dabei standen die Aufnahmen des NWR als kompakte Gruppe den auch auf Achse 2 (Eigenwert 0,164, Gradientenlänge 2,543,



**Abb. 5.** Arten-Akkumulationskurven für die Aufnahmen aus NWR (n = 20) und WW (n = 21).

Fig. 5. Species accumulation curves for plots from NWR (n = 20) and WW (n = 21).

**Tabelle 2.** Artenpool (Gamma-Diversität) von WW und NWR nach Lebensformgruppen und Reaktionszeigerwerten nach ELLENBERG et al. (2001); Artenzahlen (in Klammern: Anteil in %).

**Table 2.** Species pool (gamma diversity) of WW and NWR by life form and indicator value for soil reaction (ELLENBERG et al. 2001); number of species (in brackets: proportion in %).

Lebensform	WW	NWR
Baum	7 (6)	7 (24,4)
Farn	8 (7)	0
Gras	20 (16)	1 (3,5)
Kraut	56 (46)	4 (13,8)
Moos	23 (19)	9 (31)
Strauch	7 (6)	5 (17,2)
Zwergstrauch	1(1)	3 (10,3)

Reaktionszahl	WW	NWR
kein ZW	26 (22)	6 (21)
R1	1(1)	1 (4)
R2	9 (8)	5 (18)
R3	9 (8)	1 (4)
R4	15 (13)	5 (18)
R5	11 (9)	2 (7)
R6	14 (12)	2 (7)
R7	22 (18)	6 (21)
R8	11 (9)	0
R9	1 (1)	0

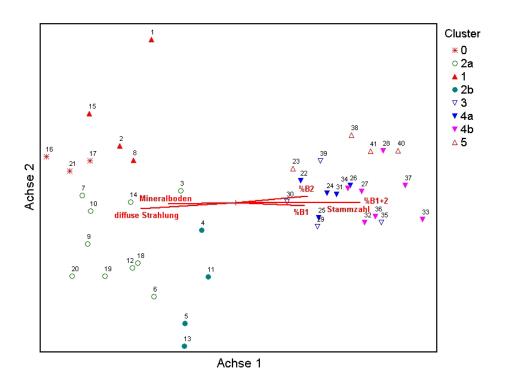
erklärte Varianz 15 %) viel weiter aufgespreiteten Aufnahmen des WW gegenüber. Achse 2 war am engsten mit dem Flächenanteil von Rückegassen (r = -0.277) und dem relativen Genuss an direkter Strahlung (r = -0.248) korreliert.

Erwartungsgemäß wurden die beiden Kollektive in der ersten TWINSPAN-Teilung exakt aufgetrennt. Auf der zweiten Teilungsebene wurden drei Aufnahmen mit zahlreichen Feuchtezeigern (Cluster 0) vom übrigen WW, sowie vier Aufnahmen mit lichtbedürftigen (Zwerg-)Straucharten (Cluster 5) vom übrigen NWR abgetrennt. In der dritten Teilungsebene wurde eine Gruppe mit *Lypopodium annotinum* (Cluster 1) vom WW, sowie eine Gruppe mit *Eurhynchium angustirete* (Cluster 3) vom NWR abgetrennt. Die verbleibenden Cluster 2 und 4 wurden durch manuelle Tabellenarbeit jeweils in artenreichere Subcluster 2a und 4a, sowie trennartenärmere Subcluster 2b und 4b unterteilt (Beilage S1).

Der Literaturvergleich legte allenfalls an den Enden des floristischen Hauptgradienten eindeutige pflanzensoziologische Zuordnungen nahe. Die nicht immer eindeutige Zuordnung der lokalen Typen zu beschriebenen Waldgesellschaften wird im Folgenden diskutiert.

Der im WW vorkommende Cluster 0 ist an Hand der zahlreich vorhandenen Nässe- und Feuchtezeiger nebst zahlreichen basiphilen Arten (Beilage S1, Abb. 8 rechts oben) dem *Galio-Abietetum equisetetosum* Wraber (1955) 1959 zuzuordnen (vgl. EWALD 1997). Angesichts der schwachen Präsenz azidophiler Nadelwaldarten wäre auch eine Zuordnung beim *Alno-Ulmion minoris* Br.-Bl. et Tx. ex Tschou 1948/1949 oder beim Calthion denkbar. Ursache der Vernässung sind tiefgründige, tonige Mineralböden, die den Grund von dolinenartigen Senken im Karstplateau der Halbinsel ausfüllen und an einer Stelle sogar zur Bildung einer Niedermoorauflage geführt haben.

Cluster 1 (WW) und 5 (NWR) sind charakteristische Gemische aus azidophytischen und calciphytischen Arten (Abb. 3 links, Abb. 8 rechts unten), wie sie aus Nadelbaumbeständen auf mächtigen Auflagehumusbildungen über wenig verwitternden Carbonatgesteinen, z. B. auf Bergstürzen (KETTERER & EWALD 1999), Schuttfächern, Felsgraten oder Karstplateaus (EWALD 1997), beschrieben wurden. In der Ordination erhielten diese Aufnahmen hohe Werte auf Achse 2 (Abb. 4). Bäume und Bodenvegetation wurzeln in Tangelhumusauflagen, welche die darunter liegenden Mineralböden fast immer an Mächtigkeit übertreffen (Beilage S1, Abb. 7).



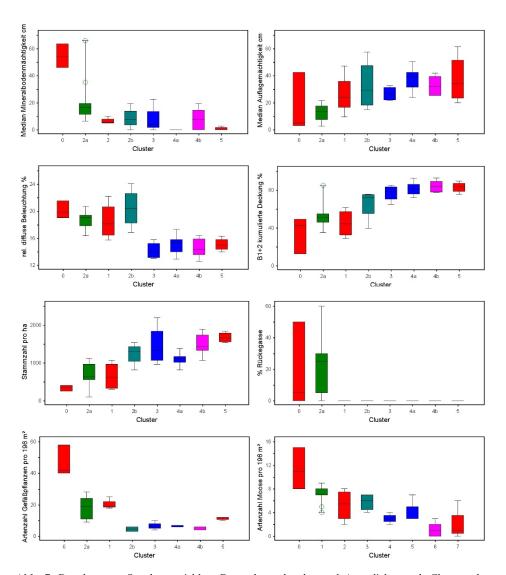
**Abb. 6.** DCA-Ordination; Umweltvariablen mit Korrelation >0,35 als Vektoren dargestellt. **Fig. 6.** DCA ordination joint plot; cutoff correlation >0.35 for displaying environmental variables as vectors.

In Cluster 2a traten zahlreiche, auch in den Nassgallen des Cluster 0 vorkommende Lehm- und Frischezeiger hinzu, was eine Zuordnung beim *Aposerido-Fagetum typicum* Oberd. 1950 ex Oberd. 1957 nahelegt (EWALD 1997, Abb. 8 links). Angesichts hoher Fichtenanteile und Vorkommen von *Vaccinium myrtillus* und *Bazzania trilobata* wäre auch eine Zuordnung beim *Galio-Abietetum typcium* vertretbar. In dieser Einheit übertreffen die Mineralböden die überwiegend als Moder ausgeprägten Auflagen an Mächtigkeit (Abb. 5, Abb. 6) und die Flächen sind vollständig von Rückegassen erschlossen (Abb. 8 links oben).

Cluster 2b stand unter den Aufnahmen aus dem WW, wenn man vom Fehlen der Eibe und geringen Tannenanteilen absieht, dem NWR, insbesondere den artenarmen Clustern 3 und 4, am nächsten (Abb. 6). In zwei Beständen wurden sogar mächtige Tangelhumusauflagen angetroffen (Abb. 7).

Die Cluster 3, 4 und 5 des NWR hoben sich vom WW durch das reiche Eibenvorkommen, Tannenreichtum, sowie mehrschichtige, stammzahlreiche und dicht geschlossene Bestände ab (Beilage S1, Abb. 6).

Cluster 3 und 4 waren, abgesehen von einer gewissen Häufung von *Isothecium alope-curoides*, fast ausschließlich negativ gekennzeichnet (Beilage S1). Unter dem dichten, meist mehrschichtigen Schirm der Schattbaumarten Tanne, Buche und Eibe blieb die Bodenvege tation auf wenige Baumsämlinge (Abb. 9 unten links), *Vaccinium myrtillus* und bevorzugt



**Abb. 7.** Boxplots von Standortsvariablen, Bestandesmerkmalen und Artendichte nach Clustern der Artenzusammensetzung.

Fig. 7. Boxplots of site variables, stand features and species density by compositional clusters.

auf vermodertem Totholz wachsende Moosflecken beschränkt (Abb. 9 unten rechts). Darunter lag bis zu 85 cm mächtiger Tangelhumus (stellenweise bis 85 cm) über extrem schwach entwickelten Mineralböden (Abb. 4 unten, Abb. 7).

Cluster 5 zeichnete sich durch einige wärme- und lichtbedürftige (Zwerg-)Sträucher aus (Beilage S1). Eine Begünstigung durch Seitenlicht vom Inselufer her ist weder durch Strahlungsmessung noch durch Bestandesstruktur quantifizierbar (Abb. 5). Auffallend ist die weitgehende Bindung von *Erica carnea* an relativ steile Südhänge. Über praktisch fehlenden Mineralböden sind mehr oder minder mächtige Tangelhumusauflagen ausgebildet.



Abb. 8. Links oben: Wirtschaftswald mit Rückegasse. Rechts oben: Artenreiche hygrophyile Bodenvegetation im Galio-Abietetum equistetosum (Salvia glutinosa, Listera ovata, Athyrium filix-femina, Ajuga reptans, Plagiominium undulatum). Links unten: Dryopteris carthusiana, Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella, Acer pseudoplatanus und Daphne mezereum im Aposerido-Fagetum. Rechts unten: Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum, Hepatica nobilis im Adenostylo glabrae-Abietetum.

Fig. 8. Upper left: WW with skidding track. Upper right: Species rich hygrophytic vegetation in Galio-Abietetum equistetosum (Salvia glutinosa, Listera ovata, Athyrium filix-femina, Ajuga reptans, Plagio-minium undulatum). Lower left: Dryopteris carthusiana, Vaccinium myrtillus, Oxalis acetosella, Acer pseudoplatanus and Daphne mezereum in Aposerido-Fagetum. Lower right: Vaccinium myrtillus, Lycopodium annotinum, Hepatica nobilis in Adenostylo glabrae-Abietetum.

Neben der Artenzusammensetzung unterschieden sich die Cluster auch hinsichtlich der Artenzahl pro Aufnahmefläche (Abb. 7 unten). So war die Gesamtartenzahl in Cluster 0 weitaus am größten. Die Cluster 2a und 3 wiesen nur etwa eine halb so große, alle übrigen-Clustern, d. h. allen im NWR gelegenen und dem Cluster 2b des WW, nur ein Fünftel der maximalen Artendichte auf. Während die Artendichte der Gefäßpflanzen in den Clustern des NWR überall weniger als halb so hoch war wie im WW, gab es bei der Artendichte der Moose bei gleicher Tendenz mehr Überlappungen zwischen den beiden Kollektiven.



**Abb. 9.** Oben: Bestandesbilder und Bodenvegetation im NWR; unten links: Eibensämling in dichter Buchenstreu; unten rechts: *Leucobryum glaucum* und *Vaccinium myrtillus* an einer Totholzstruktur.

**Fig. 9.** Top: Stand structure and understorey vegetation in NWR; lower left: yew seedling emerging from dense beech litter; lower right: *Leucobryum glaucum* and *Vaccinium myrtillus* dwelling on deadwood structure.

### 5. Diskussion

Der Waldbestand des NWR Sassau unterscheidet sich hinsichtlich Überschirmungsgrad, Baumartenzusammensetzung, Durchmesserverteilung und Schichtigkeit markant vom benachbarten Wirtschaftswald. Durch seinen Stammzahlreichtum ist er, bei durchaus vergleichbarer Bestandesgrundfläche und Vorrat, viel dichter und lässt nur geringe Anteile der eintreffenden Strahlung zum Waldboden dringen, wobei die Unterschiede für die diffuse Strahlung deutlicher sind als für die direkte Komponente. Die hohen Stammzahlen im NWR ergeben sich aus dem Vorhandensein eines dichten Unterstandes aus den Schattbaumarten Eibe, Tanne und Buche. Damit geht eine für Plenterwälder typische Durchmesserverteilung

einher. Nach MAYER et al. (1972, 1979), LEIBUNDGUT (1982), PRUŠA (1985) und KORPEL (1995) ist das Vorherrschen der Plenterphase indessen keineswegs typisch für unberührte Bergmischwälder, sondern tritt hinter die gewöhnlich dominierenden Optimal-, Zerfalls- und Verjüngungsphasen zurück. Über die forstliche Nutzung bis zur Ausweisung im Jahr 1978 ist nichts Genaues bekannt. Wahrscheinlich wurde der Grundstein für die heutige Bestandesstruktur durch selektive Nutzung starker Nadelbäume, die durch vermoderte Stöcke nahe des Nordufers belegt ist, vor der Ausweisung als NWR gelegt. Dies würde die geringe Dichte von großen Altbäumen ebenso erklären wie die relativ geringen Totholzvorräte.

Der benachbarte WW hebt sich deutlich durch seine nur durch einzelne Buchen und Tannen ergänzte Fichtendominanz, weitgehend einschichtige Struktur und Dominanz mittlerer Durchmesserklassen ab, was u.a. einen deutlich höheren Strahlungsgenuss für die Bodenvegetation mit sich bringt. Offenbar werden durchforstungsbedingte Vorratsabsenkungen durch vermehrten Durchmesserzuwachs rasch ausgeglichen. Die relativ hohen, das NWR übertreffenden Totholzvorräte entfallen hier auf Stöcke und Hiebsreste. Zum "Urwald von Morgen" mit hohen Holzvorräten, Totholzanteilen und differenzierten Waldentwicklungsphasen hat die Sassau, ähnlich wie andere seit den 1970er Jahren ausgewiesene NWR, noch einen weiten Weg zurückzulegen. Sehr instruktiv ist ein Vergleich mit dem nur 27 km östlich der Sassau gelegenen "Urwaldrest" im NWR Totengraben bei Wildbad Kreuth, einem auf 970 und 1380 m Meereshöhe gelegenen Carbonat-Bergmischwald (Aposerido-Fagetum). MAGIN (1959) und SCHNELL (2004) fanden hier ähnliche Grundflächen und nur geringfügig höhere Vorräte als im untersuchten WW. Dagegen waren die Stammzahlen viel geringer, der Anteil an Starkholz mit BHD > 40 cm deutlich höher als im NWR Sassau und der Totholzvorrat mit 153 m³\*ha⁻¹ drei- bzw. fünfmal so hoch wie am Walchensee. Gemessen an den von MOTTA et al. (2015) mitgeteilten Referenzwerten ist die Waldstruktur des NWR noch weit von Urwaldresten der Balkanhalbinsel entfernt, wo mit 320 bis 420 m³ha<sup>-1</sup> zwanzigfache Totholzvorräte ermittelt wurden. Ob auf dem bodenkundlich extremen Standort eines Karstplateaus die Baumdimensionen mittlerer Standorte erreicht werden können, erscheint indessen fraglich.

Die ungewöhnliche Rolle der Eibe im NWR ist in erster Linie als Effekt der Insellage zu deuten. Zwar ist das Vorkommen von einzelnen Alteiben in den Nördlichen Kalkalpen, insbesondere rund um den Walchensee, keine Seltenheit, jedoch wird das Ankommen und Aufwachsen von Verjüngung durch Wildverbiss weitestgehend verhindert. Eiben erscheinen somit als Relikte einer wildärmeren Epoche, die nach der Säkularisation mit Einführung der Hofjagd, konsequenter Bekämpfung der Wilderei, Ausrottung der Großräuber und winterlicher Wildfütterung ihr Ende fand (MEISTER 1969). Dadurch blieb nicht nur Eibenverjüngung aus, sondern es folgte eine großflächige Entmischung des Bergmischwaldes auf Kosten der Tanne (BURSCHEL & MOSANDL 1981, LISS 1990), deren Anteil in jüngeren Beständen auf wenige Prozentpunkte zurückfiel (EWALD et al. 2000). Dem Wildverbiss entzogen, bewahrt die Insel Sassau eine von den verbissempfindlichen Schattbaumarten Tanne, Eibe und Buche dominierte Gesellschaft. Das Fehlen nennenswerter nacheiszeitlicher Eibenanteile in Pollenanalysen (FIRBAS 1952, WALENTOWSKI et al. 2001) spricht indessen dagegen, die Insel Sassau als Modell für die ursprüngliche Waldzusammensetzung dieser Höhenstufe der Kalkalpen zu betrachten (vgl. MOSANDL 2007). Man könnte vielmehr umgekehrt schließen, dass bereits die holozäne Waldentwicklung nicht unbeeinflusst von einem gewissen selektiven Schalenwildverbiss verlief. Dass das Verhalten der Eibe auf der Sassau ein durch Insellage und

fehlenden Verbissdruck bedingter Sonderfall ist, geht aus der Untersuchung von EWALD (2007) hervor, der zu Folge die rezenten Vorkommen von *Taxus* in den Bayerischen Alpen an Reliktstandorte mit lichten Beständen gebunden sind.

Die waldkundlichen Befunde von der Insel Sassau und dem benachbarten WW weisen frappierende Parallelen zur im Lake Michigan im südöstlichen Kanada gelegenen Isle Royale auf, wo das Einwandern von Elchen zu Beginn des 20. Jahrhunderts binnen weniger Jahrzehnte zum Ausfall von *Taxus canadensis* und *Abies balsamea*, zur Zunahme von *Picea mariana* und zur Absenkung der Stammzahl bei gleichbleibender Grundfläche führte (SNYDER & JANKE 1976).

Die Felshumusböden der Insel Sassau bestätigen das Vorliegen eines Karstplateaus und warten mit Auflagemächtigkeiten von bis zu 85 cm auf, was angesichts geringer Meereshöhe und buchenreicher Waldbestockung der seit ZÖTTL (1951, 1965) weit verbreiteten Ansicht widerspricht Tangelrendzinen seien an die subalpine Nadelwaldstufe gebunden (vgl. EWALD 2005). Mehr noch als die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation stützt dieser bodenkundliche Befund die Zuordnung der natürlichen Waldgesellschaft beim *Adenostylo glabrae-Abietetum* H. Mayer et A. Hofmann 1969 (EWALD 1997, EWALD 1999, WALENTOWSKI 1998, WALENTOWSKI et al. 2006).

Der WW stockt auf offensichtlich abweichenden Böden. Ökologische Vergleiche zwischen Natur- und Wirtschaftswald können durch unterschiedliche standörtliche Ausgangsbedingungen verzerrt werden (DETSCH 1999), weshalb ALBRECHT (1990) eine feinmaßstäbliche Erfassung der Böden in NWR vorsah. Trotz sorgfältiger Vorauswahl nach Waldtypenkarte und Reliefform ergab die bodenkundliche Inventur Unterschiede im Aufbau der Mineralböden, die bei der Interpretation von Unterschieden berücksichtigt werden müssen. So sind Humuszustand und Bodenvegetation in den Clustern 0 und 2a offensichtlich durch Kleinstandorte mit mehr oder weniger tiefgründigen, nährstoffreichen und örtlich vernässenden Tonlehmen (aus Kössener Schichten, tonigen Zwischenlagen des Plattenkalks oder Grundmoränen) bedingt, hier liegen offensichtlich abweichende, mit dem Karstplateau der Insel nicht vergleichbare Waldgesellschaften vor (Abb. 7 oben). Da sich die Lehmauflagen bevorzugt in etwas tiefer gelegenen Bereichen befinden, die das Karstplateau rinnenartig durchziehen (Abb. 2 oben), dienen sie als Erschließungslinien und weisen deutliche Befahrungsspuren auf (Abb 8 unten links, Abb. 8 oben links).

Schließt man die Aufnahmen der Cluster 0 und 2a aus, verbleiben aus dem WW noch acht Aufnahmen der Cluster 1 und 2b. Deren Vergleich mit dem NWR ergibt etwas geringere Mediane und Rangsummen der Auflagemächtigkeit, die jedoch nicht signifikant sind (u = 58,5, z = -1,093, p = 0,281, Mann-Whitney U-Test). Dabei ist zu beachten, dass die Detektion von Unterschieden im Profilaufbau angesichts der enormen Varianz der Auflagehumusmächtigkeit große Stichproben erfordert (Christophel et al. 2013), die hier nichtgegeben sind. Über das Karstplateau der Halbinsel verteilt haben sich, ganz vergleichbar mit der Insel, auch unter Bewirtschaftung mächtige Felshumusböden mit der typischen Bodenvegetation des *Adenostylo glabrae-Abietetum* erhalten.

Die geringeren Auflagen auf den von Cluster 2a eingenommenen Zwischenflächen sind auf das Vorhandensein verlehmter Mineralböden zurückzuführen, die eine Einmischung der Streu durch Bodenwühler erleichtern. Innerhalb des Clusters deutet sich zwar eine statistisch nicht signfikante Abnahme der Auflagemächtigkeit mit zunehmender Befahrung an (Spearman  $\rho$  = -0,44), jedoch kann die von Christophel et al. (2013) festgestellte Abnahme des Auflagehumus im WW unter diesen Umständen nicht zweifelsfrei festgestellt werden.

Vergleiche von Naturwäldern und Wirtschaftswäldern, bzw. von unterschiedlich behandelten Waldbeständen im Allgemeinen, sind nur valide, wenn gleiche standörtliche Ausgangsbedingungen bzgl. Klima, Relief und Böden gegeben sind. Die vorliegende Studie zeigt, dass die Verwendung von geologischen Karten und Standortskarten bei der Flächenauswahl eine strenge Vergleichbarkeit der Böden nicht garantiert. Erst die replizierte Ansprache von Humusauflagen und darunter liegenden Mineralböden in jeder Aufnahmefläche lieferte entscheidende Gesichtspunkte für die Interpretation der beobachteten Unterschiede in Artenzusammensetzung und Humusform. Dies bestätigt den von ALBRECHT (1990) erhobenen, jedoch nur selten erfüllten Anspruch, die wald- und vegetationskundliche Erfassung von Naturwaldreservaten durch eine möglichst ortsgleiche, feinmaßstäbliche Standorterkundung zu ergänzen.

Im Vergleich zum WW ist die Bodenvegetation im NWR außerordentlich spärlich und artenarm ausgebildet, da der dichte, mehrschichtige Baumbestand kaum Strahlung für den Unterwuchs durchlässt. Dazu kommen mächtige Lagen aus Buchenlaub, die trotz hoher Nadelholzanteile die Moosschicht auf erhöhte Kleinstandorte auf vermodertem Totholz oder Felsdurchragungen zurückdrängen. Außer dem Unterstand aus Eibe und Tanne sind *Isothecium alopecuroides*, ein Laubmoos, das von basischen Rinden an Stammanläufen und Felsen auf den benachbarten Auflagehumus übergeht (SCHMIDT et al. 2011), und die auf südexponierte felsige Kleinstandorte beschränkten (Zwerg-)Sträucher die einzigen positiven Trennarten der Insel.

Ein großer Teil der auf der Insel fehlenden Trennarten des WW sind Lehm- und Feuchtezeiger, die weitgehend auf die bodenkundlich abweichenden Cluster 0 und 2a beschränkt bleiben. Aber auch auf den Felshumusböden des *Adenostylo glabrae-Abietetum* (Cluster 1 und 2b) kommen zahlreiche Nadel- und bevorzugt kalkliebende Laubwaldarten vor, welche auf der Insel ganz fehlen oder doch so selten sind, dass sie durch die Stichprobe nicht erfasst wurden. Angesichts vergleichbarer Auflagemächtigkeiten im WW ist die Artenarmut im NWR also auf Einflüsse des aufstockenden Bestandes (Lichtmangel und Streumenge) zurückzuführen. Trotz relativ intensiver Feinerschließung zeichnet sich der WW nicht durch waldfremde Arten aus. 18 von 39 lokalen Trennarten gegenüber dem NWR, darunter so häufige wie *Oxalis acetosella*, *Carex alba* und *Galium odoratum*, sind nach SCHMIDT et al. (2011) im Alpenraum sogar strikt an Wälder gebunden.

Der relative Artenreichtum der Bodenvegetation des WW ermöglicht die Zuordnung der Cluster zu den in WALENTOWSKI et al. (2006) beschriebenen Waldgesellschaften. Dagegen erlaubt die fragmentarische Artenkombination auf der Insel für sich genommen kaum eine sichere pflanzensoziologische Zuordnung. Vaccinium myrtillus und azidophytische Moose legen eine Zuordnung bei den bodensauren, artenarmen Fichten-Tannen- (Luzulo-Abietenion) oder Buchenwäldern (Luzulo-Fagion) nahe, wobei selbst hierfür viele sonst hochstete Begleiter wie Polytrichum formosum, Dicranella heteromalla und Luzula sieberi weitgehend fehlen.

Verglichen mit den hinsichtlich der Aufnahmemethodik vergleichbaren Ergebnissen von EWALD (2008) erreichten die Artendichten von Gefäßpflanzen und Moosen nur in Cluster 0 (*Galio-Abietetum*) das im nur 17 km westlich gelegenen Werdenfelser Land beobachtetete Niveau. Im Cluster 2a (*Aposerido-Fagetum*) waren sie deutlich, in den übrigen Clustern (*Adenostylo-Abietetum*) weitaus niedriger als in vergleichbaren Gesellschaften des Nachbargebietes. Auch TRINAJSTIC (1995) fand in österreichischen und südosteuropäischen Bergmischwäldern deutlich höhere Artenzahlen, wobei auch er eine etwas geringere Artendichte in Urwaldaufnahmen feststellte. Dagegen stellte ZUKRIGL (1995) ohne Nennung von

Zahlen oder Quellen fest, die Artendichte von Urwäldern und Wirtschaftswäldern unterscheide sich nicht. Die Artenarmut ist nach den von EWALD (2008) abgeleiteten Wirkungsmodellen in erster Linie der durch Beschattung bedingten, geringen Deckung und Biomasse der Bodenvegetation, bei den Moosen zusätzlich der geringen Höhenlage und den relativ hohen Buchenanteilen mit verdämmenden Streulagen zuzuschreiben.

Die Wälder des Naturwaldreservats auf der Insel Sassau sind durch ungewöhnlich starke Konkurrenz um Licht geprägt, im Rahmen derer sich drei Schattbaumarten durchsetzen und die verfügbaren Ressourcen in einem Ausmaß abschöpfen, das anderen Pflanzenarten kaum Lebensmöglichkeiten lässt. In dieser bemerkenswert stringenten Konkurrenzhierarchie (vgl. Shipley & Keddy 1994) spielt die Eibe eine aus keinem anderen Naturwald Mitteleuropas bekannte Schlüsselrolle (vgl. jedoch Thomas & Polwart 2003 zum Konkurrenzverhalten in England). Im gegenwärtigen Plenterstadium der Waldentwicklung beherrscht sie die Verjüngungsschicht und wird vermutlich weiter zunehmen. Diese Entwicklung könnte vor allem auf Kosten der Buche gehen, die im Altbestand noch vorherrscht, nach Mastjahren, wie 2013 beobachtet, massenhaft keimt, ohne jedoch auch nur das Aufwuchsstadium zu erreichen. Dieses Geschehen steht in Widerspruch zum Befund von Motta et al. (2015), die in südosteuropäischen Urwaldresten hohe Buchenanteile in Altbestand und Verjüngung nachwiesen und dies als Charakteristikum von Urwäldern betrachteten.

Die Insel Sassau verdient Aufmerksamkeit als eine der ganz wenigen demographisch intakten natürlichen Eibenpopulationen in Mitteleuropa. Sie zeigt darüber hinaus, dass naturnahe Wälder der Kalkalpen enorme Humusvorräte anhäufen können, deren C-Speicherung durch Wildverbiss (PRIETZEL 2010) und Klimawandel (PRIETZEL & CHRISTOPHEL 2013, 2014) bedroht ist. Mit der Einrichtung und Erstaufnahme eines Dauerflächensystems sind gute Grundlagen für eine weitere Beobachtung geschaffen worden.

# **Danksagung**

Diese Arbeit wäre ohne das bemerkenswerte Engagement einer Vielzahl von Personen nicht möglich gewesen. Dank gebührt Rudolf Plochmann und Karlheinz Wohlmann von den Bayerischen Staatsforsten für die freundliche Aufnahme im Forstbetrieb Bad Tölz. Die Regierung von Oberbayern erteilte die Erlaubnis zur Erforschung des Naturschutzgebietes. Hans-Jörg König-Mandel vom Amt für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten Bad Tölz vermittelte den Kontakt zum Eigentümer des Vergleichsbestandes, der die Aufnahmen freundlich gestattete. Martin Heckner, Katrin Ketterer und Carsten Lorz leiteten die Vermessung sowie die vegetations- und bodenkundlichen Inventuren. Schließlich haben 25 Studierende der Studiengänge Forstingenieurwesen und Landschaftsarchitektur Geländearbeit und Dateneingabe in einem Umfang geleistet, der sonst nicht möglich gewesen wäre.

#### Beilagen und Anhänge

Beilage S1. Differenzierte Vegetationstabelle der Dauerflächen im Naturwaldreservat und Vegleichsflächen im Wirtschaftswald.

**Supplement S1.** Differentiated vegetation table of permanent plots in the strict forest reserve and reference plots in forest under customary management.

#### Literatur

- ABS, C., EWALD, J., WALENTOWSKI, H. & WINTER, S. (2008): Untersuchung der Schattentoleranz von Baumarten auf Grundlage der Datenbank bayerischer Naturwaldreservate. Tuexenia 28: 23–40.
- ABS, C., FISCHER, A. & FALINSKI, J.B. (1999): Vegetationsökologischer Vergleich von Naturwald und Wirtschaftswald, dargestellt am Beispiel des *Tilio-Carpinetum* im Waldgebiet von Bialowieza/Nordost-Polen. Forstwiss. Centralbl. 118: 181–196.
- ALBRECHT, L. (1990): Grundlagen, Ziele und Methodik der waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. Schriftenr. Naturwaldreservat. Bayern 1.
- BAYERISCHE STAATSREGIERUNG (2014): Waldgesetz für Bayern (BayWaldG) in der Fassung der Bekanntmachung vom 22. Juli 2005. URL: http://www.gesetze-bayern.de/jportal/page/bsbayprod.psml?showdoccase=1&doc.id=jlr-WaldGBY2005rahmen&doc.part=X&doc.origin=bs [Zugriff am 28.11.2014].
- BAYERISCHES LANDESAMT FÜR UMWELT (2014): GeoFachdatenAtlas (Bodeninformationssystem Bayern). URL: http://www.bis.bayern.de [Zugriff am 28.11.2014].
- BOCHTER, R. (1984): Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsber. 6: 1–212.
- BURSCHEL, P. & MOSANDL, R. (1981): Nachwuchsprobleme im Bergwald (Regeneration of mountain forests poses problems). Mitteilungen der Deutschen Forschungsgemeinschaft 3 (81): 6–9.
- CHRISTOPHEL, D., SPENGLER, S., SCHMIDT, B., EWALD, J. & PRIETZEL, J. (2013): Customary selective harvesting has considerably decreased organic carbon and nitrogen stocks in forest soils of the Bavarian Limestone Alps. – Forest Ecol. Manag. 305: 167–176.
- DETSCH, R. (1999): Der Beitrag von Wirtschaftswäldern zur Struktur- und Artenvielfalt: ein Vergleich ausgewählter waldökologischer Parameter aus Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern des Hienheimer Forstes (Kelheim, Niederbayern). Wissenschaft und Technik Verlag, Berlin: 215 pp.
- E.ON WASSERKRAFT GMBH (2010): Das Walchenseekraftwerk. Landshut, 15 pp.
- ELLENBERG H. JUN. (1985): Veränderungen der Flora Mitteleuropas unter dem Einfluss von Düngung und Immissionen. Schweiz, Z. Forstwes. 136: 19–39.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scr. Geobot. 18: 1–262.
- EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. – Diss. Bot. 290: 1–234.
- EWALD, J. (1999): Relationships between floristic and microsite variability in coniferous forests of the Bavarian Alps. Phytocoenologia 29: 327–344.
- EWALD, J. (2005): Schlusswaldgesellschaften des Werdenfelser Landes (Bayerische Alpen). Hoppea 66: 377–406.
- EWALD, J. (2007): Ein pflanzensoziologisches Modell der Schattentoleranz von Baumarten in den Bayerischen Alpen. – Forum Geobot. 3: 11–19.
- EWALD, J. (2008): Plant species richness in mountain forests of the Bavarian Alps. Plant Biosys. 142: 594–603
- EWALD, J. (2009): Bimodale Spektren von N\u00e4hrstoffzeigerwerten in Bayerns Nadelw\u00e4ldern. Forstarchiv 80: 189–194.
- EWALD, J., REUTHER, M., NECHWATAL, J. & LANG, K. (2000): Monitoring von Schäden in Waldökosystemen des bayerischen Alpenraumes. Bayerisches Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen Materialien 155, München: 235 pp.
- FIRBAS, F. (1952): Waldgeschichte der einzelnen Landschaften. Band 2. Fischer, Jena: 256 pp.
- FOERST, K. & KREUTZER, K. (1978): Regionale natürliche Waldzusammensetzung und Forstliche Wuchsgebietesgliederung Bayerns (Karte). Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, München.
- GAUER, J. & ALDINGER, E. (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1: 1.000.000. Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpflanzenzücht. 43: 1–324.
- HENNEKENS, S.M. & SCHAMINÉE, J.H.J. (2001): Turboveg, a comprehensive database management system for vegetation data. J. Veg. Sci. 12: 589–591.
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. (1980): Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. Vegetatio 42: 47–58.

- HILL, M.O. (1979): TWINSPAN A FORTRAN-program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, Ithaca: 90 pp.
- HOCHSCHULE WEIHENSTEPHAN-TRIESDORF (2014): WINALP-Waldinformationssystem Nordalpen. URL: http://arcgisserver.hswt.de/winalp/ [Zugriff am 26.11.2014].
- HÖLZEL, N. (1996): Schneeheide Kiefernwälder in den mittleren nördlichen Kalkalpen. Laufener Forschungsber. 3: 1–192.
- KENNEL, E. (1973): Bayerische Waldinventur-Großrauminventur, Aufnahme- und Auswertungsverfahren, 1970/71 Inventurabschnitt 1. Forstl. Forschungsber. München 11.
- KETTERER, K. & EWALD, J. (1999): Waldgesellschaften und Standorte auf dem Eibsee-Bergsturz bei Garmisch-Partenkirchen. Hoppea 60: 627–690.
- KOLB, E. (2012). Interaktive Karte der Gesteinseigenschaften. LWF aktuell 87: 15–17.
- KORPEL', S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer, Stuttgart: 310 pp.
- LEIBUNDGUT, H. (1982): Europäische Urwälder der Bergstufe. P. Haupt, Bern: 308 pp.
- LISS, B.-M. (1990): Beweidungseffekte im Bergwald. Ergebnisse aus fünfjährigen Untersuchungen zur Waldweide unter besonderer Berücksichtigung des Wildverbisses. Forstwiss. Forsch. 40: 50–65.
- MAGIN, R. (1959): Struktur und Leistung mehrschichtiger Mischwälder in den bayerischen Alpen. Mitt. Staatsforstverwalt. Bayerns 30: 3–161.
- MAYER, H., NEUMANN, M. & SCHREMPF, W. (1979): Der Urwald Rothwald in den niederoesterreichischen Kalkalpen. Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt 44: 79–117.
- MAYER, H., SCHLENKER, S. &. ZUKRIGL, K. (1972): Der Urwaldrest Neuwald beim Lahnsattel. Centralbl. Gesamte Forstwes. 89: 149-190.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. (2011): PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 6.0. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- MEISTER, G. (1969): Ziele und Ergebnisse forstlicher Planung im oberbayerischen Hochgebirge. Forstwiss. Centralbl. 88: 65–132.
- MEYER, P. (2007): Naturwaldreservate in Deutschland Stand der Ausweisung, Methoden und Ergebnisse der Erforschung. Forstarchiv 78: 179.
- MEYER, P. (2013): Naturwaldreservate und ihre Erforschung in Deutschland: Erreichtes und Erwartungen. Schriftenr. Landesforstverwalt. Nordrhein-Westfal. 23: 124–129.
- MEYER, P., SCHMIDT, M., SPELLMANN, H., BEDARFF, U., BAUHUS, J., REIF, A. & SPÄTH, V. (2011): Aufbau eines Systems nutzungsfreier Wälder in Deutschland. Nat. Landsch. 86: 243–249.
- MEYER, P., ACKERMANN, J., BALCAR, P., BODDENBERG, J., DETSCH, R., FÖRSTER, B., FUCHS, H., HOFFMANN, B., KEITEL, W., KÖLBEL, M., KÖTHKE, C., KOSS, H., UNKRIG, W., WEBER, J. &. WILLIG, J. (2001): Untersuchung der Waldstruktur und ihrer Dynamik in Naturwaldreservaten. IHW-Verlag, Eching: 107 pp.
- MEYER, P., BÜCKING, W., GELHAR, U., SCHULTE, U. & STEFFENS, R. (2007): Das Netz der Naturwaldreservate in Deutschland. Flächenumfang, Repräsentativität und Schutzstatus im Jahr 2007. Forstarchiv 78: 188–196.
- MOSANDL, R. (2007): Geschichte der Wälder und Forste in Mitteleuropa. Rundgespr. Komm. Ökol. 32: 47–64.
- MOTTA, R., GARBARINO, M., BERRETTI, R., MELONI, F., NOSENZO, A. & VACCHIANO, G. (2015): Development of old-growth characteristics in uneven-aged forests of the Italian Alps. Eur. J. For. Res. 134: 19–31.
- MÜLLER, J. & BUSSLER, H. (2007): Naturwaldreservate als wichtige Referenzflächen zur Beurteilung von Habitatqualitäten und Vollständigkeit von Waldlebensgemeinschaften. Forstarchiv 78: 221–223.
- POTSDAM-INSTITUT FÜR KLIMAFOLGENFORSCHUNG (2014): Klimadaten und Szenarien für Schutzgebiete. URL: http://www.pik-potsdam.de/~wrobel/sg-klima-3/landk/walter/ref/walter\_4146\_ref.png [Zugriff am 28.11.2014].
- PRIETZEL, J. & CHRISTOPHEL, D. (2013): Humusschwund in Waldböden der Alpen. LWF aktuell 97: 44–47.
- PRIETZEL, J. & CHRISTOPHEL, D. (2014): Organic carbon stocks in forest soils of the German Alps. Geoderma 221/222: 28–39.
- PRIETZEL, J. (2010): Schutzwälder der Nördlichen Kalkalpen: Verjüngung, Mikroklima, Schneedecke und Schalenwild. Schweiz. Z. Forstwes. 161: 12–22.

- PRŮŠA, E. (1985): Die böhmischen und mährischen Urwälder ihre Struktur und Ökologie. Vegetace ČSSR. A15. – Academia, Praha: 577 pp.
- REGER, B. & EWALD, J. (2011): Waldtypenkarte Bayerische Alpen. Eine neue Planungshilfe für die Forstpraxis. – AFZ-DerWald 24: 14–16.
- REGIERUNG VON OBERBAYERN (1978): Verordnung über das Naturschutzgebiet "Insel Sassau im Walchensee". Bayerisches Gesetz- und Verordnungsblatt 1978 (Nr. 5: S. 63 65).
- RIEDEL, M., SCHWAB, A. & KOLLMANN, J. (2013): Vergleichende Analyse des Standortfaktors Licht in einem dynamisierten Abschnitt der Donauaue bei Ingolstadt. Tuexenia 33: 111–131.
- SCHMIDT, M. & SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. Forstarchiv 78: 205–214.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U. & EWALD, J. (Eds.) (2011): Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. BfN-Skripten 299: 1–111.
- SCHNELL, A. (2004): Das Urwaldrelikt Totengraben in den Bayerischen Alpen. LWF Wiss. 46: 15–21
- SHIPLEY, B. & KEDDY, P.A. (1994): Evaluating the evidence for competitive hierarchies in plant communities. Oikos 69: 340–345.
- SNYDER, J.D. & JANKE, R.A. (1976): Impact of moose browsing on boreal-type forests of Isle Royale National Park. – Am. Midl. Nat. 95: 79–92.
- AD-HOC-ARBEITSGRUPPE BODEN (2005): Bodenkundliche Kartieranleitung. 5. Aufl. Schweizerbart'sche, E., Hannover: 437 pp.
- SUTER, W. (2005): Vom Verbissprozent zur Walddynamik: Der weite Weg zum Verständnis der Wechselbeziehungen zwischen Wald und Huftieren. Forum Wiss. 2005: 7–16.
- TABAKU, V. (2000): Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. – Cuvillier, Göttingen: 206 pp.
- THOMAS, P.A. & POLWART, A. (2003): Taxus baccata L. J. Ecol. 91: 489-524.
- TRINAJSTIC, I. (1995): Urwald, Naturwald und Wirtschaftswald ein Vergleich der floristischen Struktur. Sauteria 6: 109–132.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. Angew. Pflanzensoziol. 13: 5–42.
- WALENTOWSKI, H. (1998): Die Weißtannen-Waldgesellschaften Bayerns eine vegetationskundliche Studie mit europäischem Bezug, mit waldbaulichen Anmerkungen und naturschutzfachlicher Bewertung. – Diss. Bot. 291: 1–473.
- WALENTOWSKI, H., EWALD, J., FISCHER, A., KÖLLING, C. & TÜRK, W. (2006): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. 2. Aufl. Geobotanica, Freising: 441 pp.
- WALENTOWSKI, H., GULDER, H.-J., KÖLLING, C., EWALD, J. &. TÜRK, W. (2001): Die Regionale natürliche Waldzusammensetzung Bayerns. LWF-Bericht 32: 1–99.
- WALENTOWSKI, H., KUDERNATSCH, T., FISCHER, A. & EWALD, J. (2014): Naturwaldreservatsforschung in Bayern - Auswertung von Vegetationsdaten zur waldökologischen Dauerbeobachtung. – Tuexenia 34: 89–106.
- WIKIPEDIA (2014): Sassau (Walchensee). URL: http://de.wikipedia.org/wiki/Sassau\_%28Walchensee%29 [Zugriff am 26.11.2014].
- ZÖTTL, H. (1951): Die Vegetationsentwicklung auf Felsschutt in der alpinen und subalpinen Stufe des Wettersteingebirges. – Jahrb. Ver. Schutz. Alpenpflanz. -tiere 16: 10-74.
- ZÖTTL, H. (1965): Zur Entwicklung der Rendzinen in der subalpinen Stufe. I. Profilmorphologie. Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 110: 109–114.
- ZUKRIGL, K. (1995): Ergebnisse der Naturwaldforschung in Österreich. Sauteria 6: 133–138.

Beilage S1. Differenzierte Vegetationstabelle der Dauerflächen im Naturwaldreservat und Vegleichsflächen im Wirtschaftswald. Abkürzungen: t1/2: Baumschicht 1/2, sl: Strauchschicht, ml: Moosschicht, d: Trennarten; Deckungsskala

Supplement S2. Differentiated vegetation table of permanent plots in the strict forest reserve and reference plots in forest under customary management. Abbreviations: t1/2: tree layer 1/2, sl: shrub layer, hl: herb layer, ml: bryophyte layer, d: diagnostic

species; cover scale: Londo.				•																																				
Aufnahmenummer TWINSPAN-Cluster		16 0	17 0	21	3 2a	7 2a	9 2a	10 2a	12 1 2a 2		-	18 2a	14 2a	1	2	8	15 1	13 2b	4 2b	5 1 2b 2			35 3	39			25 20 la 4a		27 4b				-				58 4 5 5	0 4		
Meereshöhe m NN		830	830	830	23 088		∠a 0£8	∠a 0£8	2a 2			2a 0£8	<sup>2</sup> a 0£8	830 -	830	830				20 2			810	810 c			+a 47		4018								810 0			
Hangneigung °		0	∞ 7	∞ 4	3	∞ 11	∞ 0	∞ 8	9 (	∞ i 4	∞ 9	∞ 7	∞ 11	∞ 10	∞ 4		∞ 15			∞ ∝ 14 9			∞ 15	∞ 25			$\infty$ $\infty$ 7		∞ 3	∞ 7	∞ 17							° ∞ 8 2		
Hangexposition ° Deckung B1 %		5	so 40	w 40	no 40	nw 45	50	o 55	W V	/ S	nw 30	s 50	nw 85	sw 25	no 50	sw 20	w	no 70		nw v			n 70	s 40			o so		s 80	so 90	sw 70	80				n 80 3	s s	s s		
Deckung B2 %		8	15	40	0	10	1	0	5 2	2 0	35	4	1	5	5		55 15			35 3 35 7				60			20 5		20	30	25							0 7		
Deckung S % Deckung K %		1 65	10 35	4 40	1	1 35	0 25	3 25	2 1	1	2	10 10	1 25	2 80	1 60	1 20	1 15	1	1	1 1	5	3	5 1	10 7	5 10	8 1	10 5 3 1	10	5	10 1	5 1	5 1	15 1	8		10 1	0 1	0 10		
Deckung M %		35	20	65	2	15	3	5	5 5	15		15	15	1	0	10	2	10	2	3 1	1	1	1	1	3	1	1 1	1	1	0	1	1	1	1	1	5	1 1	1 1		
Grundfläche m²*ha-l		19	26	13	48	25	9	46	339	30	2 37	37	40	82	1 59	23	24			7 42			) 51	4 59			22 8		7 40	1 47	8 47	8 51					15 1	1	1	
Stammzahl ha-1		408	357	255	693	510	102	561	1020	612	1122	867	696	867	1071	306	357	1531	1276	1327	1173	696	1480	2194	1173	1122	1378	816	1327	1071	1378	1888	1735	1480	1429	1735	1837	1587		
Vorrat m³*ha-1		190	307	125	550	279	63	551	376	315	341	383	416	984	809	274	290	513	472	390	167	281	475	479	713	565	699	176	436	480	437	518	619	289	535	780	457	117		
Deckung Rückegasse %		0	50	5	20	30	30	5	30	09		0	0	0	0		0			0 0			0	0			0		0	0	0	0				0	0			
Auflage cm		42,5	5	3	21,5	18,5	14,5	12,5	7,5	2.5	17,5	15,5	10,5	24,5	47,3	23,5	9,5	15	57,5	37,5	21.5	32,5	30	22,5	31,5	50,5	24,5 24	42,5	39,5	32	42	33	30	25,5	25,5	61,5	77	41 5		
Ah cm		23	11	9	7,5	0,5	6	5	2 4	6	2,5	6,5	4	2,5	7	5,5	5	0	∞	7,5	4.5	12	0	1,5	0	0	0	0	0	3,5	0	4,5	6,5	2	7	2,5	0		•	
Mineralboden cm		54	46	64	18	12	35	16	11	99	6,5	12	20	5	10	5,5	5	0	∞	20	4.5	23	0	3,5	0	0	0	0	0	7,5	0	4,5	= :	15	20	2,5	0	-	1	
Baumarten Picea abies	t1	*4	4	4	4	2	4	4	5 3	4	3	4	5	2	4	2	5	6	6	4 2	١.				1				1							1				24
Picea abies Picea abies	t2	1 *1	*1	*2 *1							*2	*2	*1 *2		*4	*4			*1	2 **					*4 *1	*1 *	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	. *2	*2	*1		*1	*1		*4	*1	. 2	2 *.		14
Picea abies Picea abies	s1 hl	*1	*1										*1	*1		*1					۱ .			*2		*2 *	2 *2	2 *1		*1	*1		*1			*1 *	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	· *	1	16 17
Fagus sylvatica Fagus sylvatica	t1 t2		. 2	*2	٠	2	1 *1	1	1 1		1	1 *4	2 *1	*4	1 *2	. 2	2	1	1 *2	1 *			6	2	4 *4	5	5 7 1	7	6	8	5 *2	6 *1	4	7 *2	7	7 *4	1 4 6 4	1 4 1 6		32 35
Fagus sylvatica	s1		1	*4	*2			*4	*2 *	1 *1	*2	1		*2		*1	*2	*1	*1	. *		2 *2		1			. *2	2 .		*2	*1		*2				1 .	*	2	24
Fagus sylvatica Abies alba	hl t1		*1	*1 *2	*1 *4	*1				*1	*1			1		*1	*1	· *1	*1	*1 .	. */	*1 4 4	*1	*1	*2	*1 *	1 1	*1 1	*1	*1	*1	*1	*1	•	*1	*2 *	1 * 1 1	1 * I 3		28 23
Abies alba Abies alba	t2																				*/		2	3 *2	-	*4 *4	1 *4	1 1	*2 *4	2	1 *4	1 *2	2 *1 *	•		_	4 1 2 4	1 1		20 19
Abies alba	s1 hl		*1	*1	*1	*1	*1		*	1 .			*1	*1	*1	*1					*1		*1	*1			2 *	*1	*1	*1	*1	_	1				1 *			27
Taxus baccata Taxus baccata	t2 s1																				* ]	1 1 *1	*1 1	*2	1 *2	*2 *		. *1	1 *1	*1	*4 *1	_		*2 *2		*1 *2 *	· *	2 *. l *		11 20
Taxus baccata	hl																				Ŀ		*1	*1		*1	<u> </u>	*1	·		*1		*1			*1 *		-		13
Viscum album s. abietis Acer pseudoplatanus	t1 t1			*1																	1														:					1
Acer pseudoplatanus Acer pseudoplatanus	t2 s1		*1			*4 *1		•	*4		*4										.			*1	*2															3
Acer pseudoplatanus	hl	*1	-	*1		*1 *1			*1			*1	*1	*1	*1	*1	*1		*1		*]	1 *1	*1			*1 *	1 *	*1					. ;	*1		*1	*	1 .	:	23
Sorbus aucuparia Sorbus aucuparia	t2 s1		•				•	•																												. *	·1 .			1
Sorbus aucuparia	hl	*2		*1	·	*1								·	*1	*1				*1 .	1			·					·		· .	•				•		*	1	7
d Cluster 0 Gymnocarpium dryopteris	hl		*1			*1	*1										*1																							6
Phegopteris connectilis Plagiomnium undulatum	hl ml	*1 1	*1 *1							* 1							*1				.																			4
Caltha palustris	hl	*2	*1	*1																																				3
Crepis paludosa Chaerophyllum hirsutum	hl hl	*2 1	*1 *1							•														·																3
Listera ovata	hl	*1	*1	*1														•	•		.					•								•		•				3
Valeriana dioica Cirriphyllum piliferum	hl ml	*1 *1	*1	*1 *1																	:						· ·											 		2
Cirsium palustre Fragaria vesca	hl hl	*2 *1		*1 *1																																				2
Potentilla erecta	hl	*1		*1																																		· ·		2
Sphagnum capillifolium Salvia glutinosa	ml hl	*1 *1	*1	*2													•																							2
Molinia caerulea	hl	1	<u>.</u>	*1		<u>.</u>	<u>.</u>					<u>:</u>		i	<u>.</u>	<u>.</u>			<u>.</u>				<u>.</u>	· ·		<u>.                                      </u>	<u></u>				<u>.</u>	<u>.                                    </u>	<u>:</u>	<u>.                                      </u>		· .				2
d Cluster 0-2a Carex sylvatica	hl		*1	1		*1	*1	*1	*1 *	1 *1	*1	*1	*1																											11
Ajuga reptans Paris quadrifolia	hl hl	*4 *1	*1	1 *1		*1 *1	*1	*1 *1	. * *1 *	1 *1 1 *1			*1 *1																											9
Lysimachia nemorum	hl	1	*1	*2		*1	*1		. *	1 *1	*1																													8
Epipactis helleborine Sanicula europaea	hl hl		*1 *1	*1 *2		· *1	*1		*1	1 *1		*1	· *1							. *							· ·											 		7 5
d Cluster 0-2a-2b Fissidens taxifolius	ml					*1			*1 *	1 .		*1	*1					*1		*1 *																				8
Dryopteris dilatata	hl					*1		*1	. *			*1			<u>.</u>				*1																					6
d Cluster 0-2a-1 Oxalis acetosella	hl	1	*1	1	*1	*1		*2	*1 *	1 *1	*1	*1	*2	*1	*1	*1	*1																			*1				17
Mercurialis perennis Hylocomium splendens	hl ml	*4 1	*1 *1	*1 1	*1	*1	*2 *1	*2	*1 * *1	1 *1 *1		*2 *1	*1 *1	*1	*1 *1	*1 *1	*1 *1								*1											*1				15 14
Carex alba	hl		*4	2		*2		*4	*2 *	2 *1		*2	*1	*1	*1	*1	*2																							13
Galium odoratum Athyrium filix-femina	hl hl		*1 *1	*1 *4		*1	*1 *1	*1 *1	*	1 . *1		*1	*1	*1	*1	-	*1 *1																					 		10 9
Brachypodium sylvaticum Prenanthes purpurea	hl hl	*4	*1	*4	*1	*1 *1		*1 *1	. *	1.			*1 *1	*1	*1	*1 *1								*1												. *	1 .			9
Hepatica nobilis	hl	*1	*1		*1		*1	*1							*1	*1	*1										· ·											· ·		8
Daphne mezereum  Maianthemum bifolium	hl hl	*1 *2	*1 *1	_		*1 *1		*1						*1	*1 *1	*1	*1																							7 7
Viola reichenbachiana	hl		*1	*1		*1			*	1 *1	<u>:</u>		*1	·		*1			· .			<u>:</u>				·	· ·			<u>:</u>		·		<u>.                                      </u>		·		· ·		7
d Cluster 1 Lycopodium annotinum	hl			*1		*1							*2	4	*1	*4	*1		*1																	*1				9
Solidago virgaurea Carex digitata	hl hl						*1						*1	٠	*1	*1	*1 *1																							2
Calamagrostis epigejos	hl	*1		·										*1	*1						:			·							·			·						3
d Cluster 0-3-4a Thuidium tamariscinum	ml	*2	*1	5	*2	*1	*1	*2	*1 *	1 *1	*2	*1	*2	*1	*1	*2	*2	*1	*1	*1 *	ι .	*1	*1	*1	*1	*1 *	1 *	١.							*1	*2				30
Eurhynchium angustirete	ml ml	*1	*1 *1	*4 *1	*1		. *1	. *1	*1 *	1 .	*1 *1	*1 *1	*1 *2		*1 *1	*1	*1	*1 *2	*1	. * *2 *			*1	*1	*1 *1	. *1 *1	1 . 1 *	*1 *1			*1			* 1			. *	1 .		20 24
Dicranodontium denudatum Leucobryum glaucum	ml ml	*1 *1	. 1	· 1	*1	•			-		*1	- 1	*2 *1			*1 *1	·	*2 *1				1 .	:			-	1 *.	*1		•		:	· ·		·			· ·		24 18
d Cluster 3-5 Isothecium alopecuroides	ml																				* ]	1 .	*1			. 1	1 *	l .	*1		*1					*1		. *	1	8
d Cluster 5 Rosa pendulina				-							-	<u> </u>	-								Τ	-						-								*1 *	:1 *		1	
Erica carnea	hl hl																:				:			*1	*2											*1 *	2 *	1 * 1 *	1	6
Vaccinium vitis-idaea Sonstige	hl																				+ -															*1 *	1 .			2
Vaccinium myrtillus	hl	*4 *1	*1	1	*1	*1	*2	*1	*1 *	1 *1	*1	*1 *1	*2 *2	3	*1		*2		*1	. * *1 *		1 *1		*1 *1	*2 *2	*2 *	1 *	*1	*1	*1		#1	*1	* 1		_	2 *	1 *		34
Hypnum cupressiforme Bazzania trilobata	ml ml	*1 *1	*1		*1		*1 *1	*1 *1	*1 * *1 *	ı *1 1 *1	*1 *1	*1 *1	*2		*1 *1	*1 *1		•	•	*1 * *1 *			*1	*1	_	*1 *1 *	· *:	*1	*1 *1			*1	*1 '	*1	*1	*1 *1	. *	1 * 		31 20
Polytrichum formosum Dicranum scoparium	ml ml	*1		*1 *1	*1	*1	*1 *1	*1	*1 * *1 *	1 *1 1 *1	*1 *1	*1 *1	*1 *1	*1	*1 *1	*1 *1	*1	*1		. *	·	*1			*1	. 1					*1		*1			*1 *1				19 16
Rubus fruticosus ag.	hl	*1	*1	*1					*	1 .			*1			*1								*1		. '		*1	*1	*1						*1	*	1 *		13
Rubus idaeus Ranunculus repens	hl hl	*2		*1 *1		*1 *1	*1 *1		. *	1		*1									*]	1 *1		*1												. *	·1 .			8 5
Carex remota	hl		*1 *1	*1 *1			*1		. *	1 . 1						* 1					.																			4
Galium rotundifolium Polygonatum verticillatum	hl hl		*1	*1 *1			*1		*	1 .					*1	*1	*1				:			•											:			 		4
Carex flacca Cirsium oleraceum	hl hl	*4	*1	*1			*1		, je	1 *¹																														3
Deschampsia cespitosa	hl		*1	*1					. *	. "]				*1							:																	· ·		3
Dryopteris carthusiana Dryopteris filix-mas	hl hl	*1	*1	*1						*1			*1				*1							٠																3
Equisetum palustre	hl		*1	*1						*1																													1	3
Frangula alnus Lonicera alpigena	hl hl	*1 *1		*1						*1						*1	:				:			·											:			. * 	1	3
Luzula pilosa	hl	*1	*1	*1 *2		*1 *1																																		3
Rhytidiadelphus triquetrus Rosa arvensis	ml hl		. 1	*2 *1							*1					*1																						· ·		3
Scrophularia nodosa Sorbus aria	hl hl		*1	*1			*1	•	. *	1 *1			*1								.			٠											.					3
Atropa bella-donna	hl						*1									*1																								2
Blechnum spicant Bromus benekenii	hl hl		*1	*1			*1							*1																										2
Galium sylvaticum Homogyne alpina	hl hl			*1		*1		*1	*1																															2
Plagiomnium affine	ml			*1 *1							*1										:			·																2
Sorbus aria Urtica dioica	s1 hl		*1			*1					*1			*1							.			·				•												2 2
Veronica urticifolia	hl	•				*1								*1													<u></u>	•										<u></u>		2
Außerdem jeweils einmal vorl																																								

Außerdem jeweils einmal vorkommend: A16: Calliergonella cuspidata , Cardamine amara , Climacium dendroides , Dactylorhiza fuchsii , Galium album , Knautia dipsacifolia , Lophocolea heterophylla , Mentha longifolia , Pleurozium schreberi , Prunella grandiflora , Ptilium crista-castrensis , Sphagnum palustre , Angelica sylvestris \*2, Equisetum arvense \*2, Eupatorium cannabinum \*2, Sphagnum squarrosum \*4; Aufnahme 17: Anemone nemorosa , Fraxinus excelsior , Hordelymus europaeus , Huperzia selago ; Aufnahme 21: , Agrostis capillaris , Anthoxanthum odoratum , Carex pulicaris , Clinopodium vulgare , Epipactis atrorubens , Hieracium murorum , Oreopteris limbosperma , Plagiochila asplenioides , Platanthera bifolia ; Aufnahme 3: Carex brizoides ; A7: Brachythecium rutabulum ; A9: Carex flava, Juncus effusus ; A10: Phyteuma spicatum ; A19: Cardamine flexuosa ; A20: Carex pendula, Lonicera xylosteum ; A14: Polygonatum multiflorum; A1: Adenostyles alliariae; A2: Adenostyles glabra, Dicranella heteromalla ; A8: Melampyrum pratense, Melica nutans ; A15: Luzula sylvatica s. sieberi ; A38: Crataegus laevigata; A40: Fraxinus excelsior hl; A41: Neottia nidus-avis.