

Auswirkungen des Waldumbaus von Fichtenforsten zu Fichten-Buchen-Mischbeständen auf Vegetation und Humusschicht

Effects of forest conversion of spruce monocultural stands to mixed spruce-beech forests on vegetation and humus layer

Thomas Kudernatsch¹*, Bastian Schauer¹ & Helge Walentowski² 

¹*Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1,
85354 Freising, Germany;*

²*HAWK Hochschule für Angewandte Wissenschaft und Kunst, Fakultät Ressourcenmanagement,
Büsgenweg 1a, 37077 Göttingen, Germany*

**Korrespondierender Autor, E-Mail: thomas.kudernatsch@lwf.bayern.de*

Zusammenfassung

Im Ebersberger Forst, dem größten geschlossenen Waldkomplex der südlichen Münchner Schotterebene, wurden die Effekte des Waldumbaus auf den Humuszustand sowie die Artenzusammensetzung und Diversität der Waldbodenvegetation untersucht. Dabei wurden drei Bewirtschaftungssysteme (Fichtenreinbestandswirtschaft „Z“ vs. Umbau von Fichtenreinbeständen in Fichten-Buchen-Mischbestände mit geringem „L“ bzw. hohem Laubholzanteil „H“) miteinander verglichen. Auf den insgesamt 54 Probeflächen (18 je System) fanden nach standardisierten Methoden Aufnahmen zum Humus (Humusform sowie Auflagemächtigkeit) sowie zur Bodenvegetation (Gefäßpflanzen, Moose) statt.

Dabei zeigte sich, dass mit zunehmendem Buchenanteil der Anteil „ungünstiger“ Humusformen (rohhumusartiger Moder, Moder) zurückgeht, während bei den „günstigen“ Humusformen (mullartiger Moder, F-Mull) eine Zunahme zu verzeichnen ist. Mit diesen Veränderungen geht auch eine signifikant niedrigere mittlere Auflagemächtigkeit (Of/Oh-Horizont) in den zwei Waldumbau-Systemen einher.

Bedingt durch den Waldumbau kam es innerhalb der Bodenvegetation zu Veränderungen der Steigtigkeit bzw. Deckung von Arten. Zu den „Verlierern“ des Waldumbaus (Indikatorarten der Z-Variante) zählen überwiegend Arten saurer, nährstoffarmer und eher kühler Standorte. Bei den „Gewinnern“ (Indikatorarten der L- bzw. H-Variante) handelt es sich dagegen überwiegend um die Naturverjüngung von Laubbaumarten bzw. Arten, die zumindest etwas höhere Ansprüche an die Nährstoffversorgung stellen und ausgesprochen saure Standorte meiden.

Alles in allem beeinflusst das Einbringen der Buche weniger den Gesamtartenpool und dessen qualitative Zusammensetzung (Gamma-Diversität) als vielmehr die Dominanz einzelner Arten. Dadurch kommt es auf den Flächen der H-Variante zu einer signifikanten Zunahme der Evenness bzw. der Shannon-Diversität und somit einer höheren Alpha-Diversität bzw. einer deutlichen Abnahme der Deckung der Mooschicht. Aus dem kleinräumigen Wechsel von Fichten- und Buchenpartien in den Waldumbau-Varianten und den damit einhergehenden standörtlichen Veränderungen resultiert ferner eine erhöhte floristische Heterogenität zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen, was in einer kontinuierlichen Zunahme der Beta-Diversität von der Z- über die L- zur H-Variante zum Ausdruck kommt. Auch die Naturnähe der Vegetation bzw. der Anteil von Arten geschlossener Wälder steigt umbaubedingt an, weshalb die Effekte des Waldumbaus auf die Phytodiversität insgesamt als positiv zu bewerten sind.

Abstract

In the Ebersberger Forest, which is the largest enclosed wooded region in the lowlands of Southern Germany, the effects of forest conversion of spruce monocultural stands into mixed spruce-beech forests on humus and ground vegetation (assessing plant diversity and composition) were examined. Three management systems (pure Norway spruce stands “Z” vs. conversion of pure Norway spruce stands into mixed stands of Norway spruce and European beech with a low “L” or high percentage of hardwood “H”) were compared to one another. On a total of 54 sample areas (18 per system), humus (humus form and thickness of the humus layer) and ground vegetation (vascular plants, bryophytes) were recorded by using standardized sampling methods.

The proportion of "unfavorable" humus forms, designated as raw humus-like moder and moder in the German system, decreased with increasing beech proportion, while the favorable humus forms, designated as mull-like moder and F-mull, showed an increase. Along with these changes, a significant lower average thickness of the organic humus layers (O) considering the fermented (f) and the humus (h) O horizon could be found in the L- and H-system.

The effects of forest conversion caused changes in the constancy and/or cover of species of the understorey vegetation. The “losers” of forest conversion (indicator species of pure spruce stands) were predominantly species indicating acidic and nutrient poor sites and low temperatures. The “winners” (indicator species of L- and H-system), on the other hand, were predominantly the natural regeneration of deciduous trees and indicators of increased nutrient availability and base saturation.

The introduction of beech affected the dominance of single species or species groups, resulting in a significant increase in evenness and Shannon diversity (and thus a higher alpha diversity) or a significant decrease in the cover of the moss layer in the H-system. Changes in total species number (gamma diversity) play a less important role. Due to a mosaic of small patches of spruce and beech dominated parts in the forest conversion variants with heterogeneous site conditions, there is also an increased floristic heterogeneity between the individual sampling plots and thus a continuous increase in beta diversity from the Z- over the L- to the H-system. The degree of naturalness or the proportion of species of closed forests also increases due to conversion. Accordingly, the overall effects of forest conversion on plant diversity can be assessed as positive.

Keywords: beech, forest conversion, humus, *Luzulo-Fagetum*, naturalness, plant diversity, species composition, spruce

1. Einleitung und Fragestellung

Der Wald ist vom Klimawandel in ganz besonderer Weise betroffen. Anders als in der Landwirtschaft können die Kulturen nicht jährlich an veränderte Bedingungen angepasst werden. Waldbestände, die heute begründet werden, müssen viele Jahrzehnte überdauern können. Waldumbau ist daher mehr denn je eine weit vorausschauende Aufgabe und echte Zukunftsvorsorge. So ist nach VON TEUFFEL et al. (2005) der Umbau der immer noch großflächig vorhandenen, nicht standortgemäßen reinen Nadelwälder in naturnähere, standortgerechte und stabile Mischwälder eine der wichtigsten Aufgaben einer modernen, zukunftsorientierten Forstwirtschaft in Deutschland. Die aktuell zunehmenden Schäden durch Stürme, Trockenheit und Borkenkäferbefall, von manchen Politikern und Medien bereits als »Waldsterben 2.0« bezeichnet (WAUER & KLEMMT 2020), zeigen deutlich, dass die Schaffung zukunftsfähiger, klimastabiler Wälder auch in den kommenden Jahrzehnten eine zentrale Herausforderung der Forstwirtschaft bleiben wird. So sollen allein in Bayern im Rahmen der Waldumbauoffensive 2030 bis zum Jahr 2030 rund 200.000 Hektar Waldfläche in zukunftsfähige Wälder umgebaut werden (TREUTLEIN & ACHHAMMER 2018).

Unter Waldumbau werden im Allgemeinen gezielte waldbauliche Maßnahmen v. a. in Reinbeständen verstanden, die durch künstlichen Vorbau oder Förderung der Naturverjüngung eine Mischung der Baumarten im Folgebestand herbeiführen. Das wesentliche Ziel des

Waldumbau ist es, die Stabilität und Elastizität (Puffervermögen) der Waldökosysteme gegenüber biotischen (z. B. Insekten wie Borkenkäfer) und abiotischen Störungen (insb. Klimawandel und dessen Folgen) zu erhöhen (z. B. KNOKE et al. 2008). Daneben soll der Anbau naturnaher standortgerechter Baumarten auch zum Schutz bzw. zur Verbesserung des Bodens und dessen Fruchtbarkeit beitragen. Auch wird durch den ökologischen Waldumbau eine Erhaltung und Verbesserung der Biodiversität in den Waldökosystemen erwartet, wobei hierunter nicht nur die Vielfalt und die indigene Herkunft der Tier-, Pilz- und Pflanzenwelt, sondern beispielsweise auch die strukturelle Vielgestaltigkeit (auf Bestandes- wie auf Landschaftsebene) verstanden wird (VON TEUFFEL et al. 2005).

Der Waldumbau soll also insgesamt einen wesentlichen Beitrag für eine multifunktionale und integrative Waldbewirtschaftung leisten, weshalb er beispielsweise gerne auch als das größte Naturschutzvorhaben in unseren Wäldern dargestellt wird. Bis vor ein paar Jahren gab es aber nur relativ wenige wissenschaftliche Studien, die die Auswirkungen von Waldumbaumaßnahmen auf die Biodiversität (insb. auch auf Ebene der Landschaft) tatsächlich untersucht haben. So postulierten VON TEUFFEL et al. (2005), dass der „ökologische Ertrag“ des Waldumbaus sowohl qualitativ wie auch quantitativ noch nicht hinreichend bekannt ist. Die bis dahin vorliegenden Studien zeigten u. a., dass sich die verschiedenen Wirkungen auf unterschiedlichen Zeitskalen einstellen, sowie abhängig von den Gegebenheiten des Standorts, der jeweiligen Baumartenzusammensetzung oder der Ebene der Betrachtung sind (z. B. Bestandes- vs. Landschaftsebene; FRITZ 2006). Auch wurde beobachtet, dass reine Nadelholzforste bzgl. einzelner Artengruppen durchaus artenreicher sein können als Umbaubestände (z. B. Gefäßpflanzen der Krautschicht und Moose am Boden: ENGELHARD & REIF 2004, MLUV BRANDENBURG 2005, BUDE et al. 2011; Weberknechte der Bodenoberfläche: ENGEL 2001, ENGEL & AMMER 2001). Dies macht deutlich, dass in Umbaubeständen nicht pauschal von höheren Arten- oder Individuenzahlen ausgegangen werden kann, sondern für unterschiedliche Bioindikatoren (Reaktionsindikatoren) durchaus unterschiedliche Entwicklungstendenzen zu erwarten sind, weshalb eine Untersuchung möglichst mehrerer Artengruppen aus unterschiedlichen taxonomischen Einheiten sinnvoll erscheint (PLACHTER 1989, BROCKHAUS 1992).

Ein methodisches Problem bei älteren Studien, die die Auswirkungen der Waldbewirtschaftung auf die Biodiversität untersucht haben, bestand häufig darin, dass meist nur Paarvergleiche angestellt wurden, also einzelne Bestände (bewirtschaftete vs. unbewirtschaftete, gleichaltrige vs. ungleichaltrige), nicht aber ganze Bewirtschaftungssysteme miteinander verglichen wurden (AMMER et al. 2017). Auf Landschaftsebene betrachtet zeichnen sich die verschiedenen Systeme jedoch häufig dadurch aus, dass sie aus Beständen mit unterschiedlichen Entwicklungsphasen bestehen; eine Phase herauszugreifen, ist folglich für das Gesamtsystem wenig aussagekräftig, weshalb nach AMMER et al. (2017) eine zuverlässige Aussage zur Wirkung der Waldbewirtschaftung auf die Biodiversität auf der Skala der Landschaft nur möglich ist, wenn sie sich auf viele Flächen stützt, die möglichst alle relevanten Bestandes-/Entwicklungsphasen umfassen.

Um diese Nachteile zu kompensieren, wurden während der letzten Jahre vermehrt Biodiversitäts-Projekte (auch zum Thema Waldumbau) initiiert und durchgeführt, die eine möglichst lange Zeitspanne überblicken (wodurch auch längerfristige Wirkungen untersucht werden können), die verschiedene Ebenen der Biodiversität (vom Bestand bis zur Landschaft) betrachten sowie möglichst mehrere/viele Artengruppen umfassen (z. B. AMMER et al. 2017, SCHALL et al. 2018, HEINRICHS et al. 2019, HEINRICHS et al. 2020, SCHALL et al. 2020).

Auch das aus Mitteln der Bayerischen Forstverwaltung geförderte und seit dem Jahr 2018 in Umsetzung befindliche Projekt L59 „Auswirkungen von Waldumbaumaßnahmen auf Waldstruktur und Biodiversität“ setzte an diesen Punkten an. In diesem Vorhaben wurden die Effekte des Waldumbaus auf Waldstruktur und Biodiversität anhand verschiedener Bewirtschaftungssysteme (Fichtenreinbestandswirtschaft vs. Umbau von Fichtenreinbeständen in Fichten-Buchen-Mischbestände mit geringem bzw. hohem Laubholzanteil) analysiert. Um die Wirkungen der Waldbewirtschaftung auch auf Ebene der Landschaft erfassen zu können, wurden pro Bewirtschaftungssystem jeweils mehrere Flächen untersucht, die alle relevanten Bestandesphasen repräsentieren (von der initialen Verjüngung über die Stangenholz- bis zur Baumholzphase; vgl. hierzu Kap. 3). Auf den Probeflächen, die sich allesamt im standörtlich sehr homogenen Ebersberger Forst, einem der größten zusammenhängenden Waldgebiete Süddeutschlands, befinden, fanden nach standardisierten Methoden Kartierungen der Waldstruktur, des Humus (Humusform sowie Auflagemächtigkeit) sowie verschiedener, bioindikatorisch aussagekräftiger Artengruppen statt. Die folgenden Ausführungen beschränken sich auf eine Darstellung der Ergebnisse der Humuskartierung sowie der Erfassung der Bodenvegetation (Gefäßpflanzen, Moose), wobei insb. folgende Hypothesen geprüft werden sollen: (1) Durch das Einbringen der Buche und die damit einhergehende Änderung der Streuqualität kommt es zu einer Abnahme der Auflagemächtigkeit (Of-, Oh-Horizont) und einem Wandel der Humusformen. (2) Der Waldumbau, der im Ebersberger Forst seit ca. fünf Jahrzehnten aktiv betrieben wird, wirkt sich auf die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation aus, wobei Laubwald-Arten profitieren, Nadelwald-Präferenten dagegen zurückgehen. (3) Die Waldumbausysteme mit geringem bzw. hohem Buchenanteil weisen aufgrund ihrer größeren Nischenvielfalt eine höhere Alpha-, Beta- und Gamma-Diversität auf als die Fichtenreinbestände. (4) Der Effekt des Umbaus auf Diversität und Artenzusammensetzung steigt mit zunehmendem Buchenanteil der Bestände an.

2. Untersuchungsgebiet

Als Untersuchungsraum wurde der Ebersberger Forst gewählt. Aufgrund seiner vergleichsweise hohen standörtlichen Homogenität (s. u.) und der räumlichen Nähe der Versuchsflächen können beobachtete Unterschiede der Artenvielfalt tatsächlich auf den Waldumbau bezogen werden und es wird ausgeschlossen, dass unterschiedliche Standortfaktoren oder verschiedenartige regionale „species-pools“ dafür verantwortlich sind.

Der Ebersberger Forst liegt etwa 25 Kilometer östlich von München in den Wuchsgebieten 13 „Schwäbisch-Bayerische Schotterplatten- und Altmoränenlandschaft“ und 14 „Schwäbisch-Bayerische Jungmoräne und Molassevorberge“. Der überwiegende Teil des Forstes (und auch das Untersuchungsgebiet im engeren Sinne) ist dem Teilwuchsbezirk 13.2/1 Südliche Münchner Schotterebene (Höhenlage 510–620 m ü. NN) zuzuordnen. Mit einer Größe von rund 90 km² ist der Ebersberger Forst eines der größten zusammenhängenden Waldgebiete Süddeutschlands.

Der südliche Teil des Wuchsgebiets 13 weist durch die größere Nähe zum Alpenrand ein niederschlagsreiches Klima auf. Nach PIK (2009) wird für das im Schnitt auf 572 m ü. NN gelegene FFH-Gebiet 7837-371 „Ebersberger und Großhaager Forst“ für den Referenzzeitraum 1961–1990 eine Jahresmitteltemperatur von 7,3 °C bei 971 mm Jahresniederschlag angegeben.

Durch die hohen Niederschläge weist die Südliche Münchner Schotterebene einen hohen Anteil an tiefergehend entbasten Standorten auf, insbesondere im Bereich älterer Schotter und der Decklehme (JERZ 1993). Natürliche Leitgesellschaft ist daher der bodensaure Hainsimsen-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum* Meusel 1937; AELF EBERSBERG 2011, BAYSF 2016, WALENTOWSKI et al. 2020), mit Buche als Haupt- und Tanne als Nebenbaumart. Die Fichte ist in diesem Wuchsraum als eingebürgerte Baumart anzusehen (WALENTOWSKI et al. 2001).

Trotz der teilweise flachgründigen Böden und der guten Drainage des Untergrunds ist die Wasserversorgung aufgrund der Niederschlagssituation (s. o.) vergleichsweise günstig. Dominierende Standorteinheiten gemäß Standortkartierung der Bayerischen Staatsforsten sind mäßig frische bis ziemlich frische lehmige Sande und Feinlehme. Alle 54 Untersuchungsflächen (vgl. Kap. 3) liegen innerhalb dieser beiden Einheiten, weisen also eine vergleichsweise hohe standörtliche Homogenität auf.

Während der Ebersberger Forst von Natur aus also ein Buchen-dominiertes Wald wäre, ist das heutige Erscheinungsbild des Ebersberger Forstes noch stark durch die seit dem 19. Jahrhundert auf großer Fläche verbreiteten Fichtenforste geprägt, die floristisch dem von ZERBE (1994) beschriebenen *Galio harcynici-Culto-Piceetum* nahestehen. Diese wurden begründet, um die seinerzeit devastierten Wälder wieder in Bestockung zu bringen und den durch die einsetzende Industrialisierung zunehmenden Holzbedarf zu decken. In den 1890er Jahren wurden durch Nonnenfalter-Kalamitäten und zyklonartige Wirbelstürme ausgedehnte Kalamitätsflächen („large-scale disturbances“) verursacht. Die großen Kahlflächen konnten damals wegen den auf den Freiflächen auftretenden Spätfrösten, Vergrasung, Mäuseschäden und Wildverbiss wiederum nur mit Fichtenaufforstungen erfolgreich bestockt werden, die Laubbäume fielen weitgehend aus (SPONHOLZ 1975). Seit Mitte/Ende des 20. Jahrhunderts wird versucht, durch gezielten Waldumbau im Schutz der Nadelholz-Altbestände wieder einen naturnäheren Laub-/Mischwald aufzubauen, um zukünftigen Sturmschäden und Insektenkalamitäten vorzubeugen. Die im Rahmen des Voranbaus bedeutsamste Baumart innerhalb des Ebersberger Forstes ist dabei die Buche.

3. Methodik

3.1 Versuchsdesign

Die Effekte des Waldumbaus auf Biodiversität und Waldstruktur wurden anhand eines Vergleichs der folgenden drei Bewirtschaftungssysteme analysiert:

- Fichtenreinbestandswirtschaft („Z“ – Zero: Buchenanteil = 0 %)
- Umbau von Fichtenreinbeständen in Fichten-Buchen-Mischbestände mit geringem Buchenanteil („L“ – Low: Buchenanteil = 5–10 %)
- Umbau von Fichtenreinbeständen in Fichten-Buchen-Mischbestände mit hohem Buchenanteil („H“ – High: Buchenanteil = 30–50 %)

Um die Wirkungen der jeweiligen Waldbewirtschaftung auch auf Landschaftsebene erfassen zu können, werden innerhalb jedes Bewirtschaftungssystems ferner drei verschiedene Entwicklungsstadien (Altersphasen) unterschieden:

- Verjüngungsnutzungsbestände („VJ“): initiale Verjüngung
- Jungdurchforstungsbestände („JD“): Stangenholzstadium
- Altdurchforstungsbestände („AD“): Baumholzstadium

Die daraus resultierenden neun Varianten (vgl. Abb. 1) werden durch jeweils sechs ein Hektar große Probeflächen repräsentiert, woraus ein Flächenumfang von insg. 54 Probeflächen resultiert.

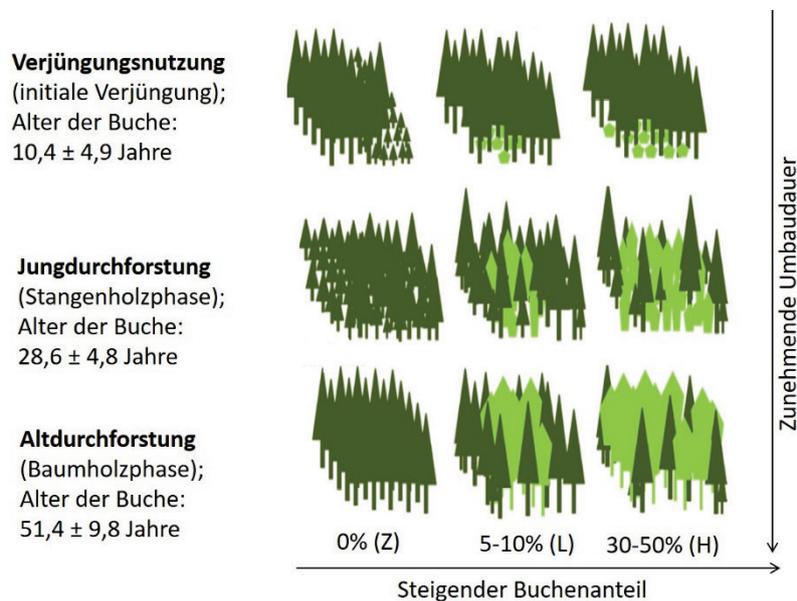


Abb. 1. Versuchsdesign: Je Bewirtschaftungssystem (Z, L, H; Erläuterungen vgl. Tab. 1) und Nutzungsart (Entwicklungsstadium) wurden jeweils sechs Flächen untersucht, woraus ein Gesamtumfang von insgesamt 54 Probeflächen resultiert.

Fig. 1. To analyze the effects of forest conversion on biodiversity, three different management systems (Z, L, H; for explanations see Table 1) and developmental stages were incorporated in the study design, resulting in a total number of 54 plots.

3.2 Auswahl der Probeflächen

Anhand der Forstinventur- bzw. Forsteinrichtungsdaten der Bayerischen Staatsforsten (BaySF) aus den Jahren 2016 bis 2018 wurde eine Vorauswahl potenzieller Untersuchungsbestände (Fichtenreinbestände und Fichten-Buchen-Mischbestände) getroffen, wobei nach Nutzungsart (Jungdurchforstung, Altdurchforstung und Verjüngungsnutzung), Buchenanteil im Altbestand bzw. der Vorausverjüngung (0 %, 5–10 % und 30–50 %) und Bestandesgröße (Mindestgröße 1 ha) gefiltert wurde. Zusätzlich wurde ein Anteil von 5 % „Fremdbaumarten“ (alle Baumarten außer Fichte und Buche) toleriert. Von den dabei ermittelten Beständen wurden die flächenmäßig größten (möglichst geringe Randeffekte) im Gelände begangen und auf ihre Eignung hin überprüft, wobei innerhalb der Waldumbausysteme insbesondere auch auf eine möglichst einheitliche horizontale Struktur (Mischungsform in den allermeisten Fällen Gruppen- bis Horst-weise) geachtet wurde. Sofern eine Eignung der Bestände gegeben war, wurde die konkrete Lage von jeweils ein Hektar großen Probeflächen innerhalb der Bestände festgelegt und über GPS eingemessen. Die Bestände bzw. darin befindlichen Probeflächen erstrecken sich über den gesamten Waldkomplex des Ebersberger Forstes.

Um zu überprüfen, ob die den Waldinventurdaten entnommenen Baumartenanteile (Ebene Bestand) auf den jeweiligen Probeflächen tatsächlich realisiert sind, wurden diese zusätzlich mit Hilfe von Infrarotluftbildern überprüft. Hierfür wurde das Programm Image Color Summarizer (V. 0.76, <http://mkweb.bcgsc.ca/color-summarizer/?home>) verwendet. Mit Hilfe dieser Software lassen sich Pixelcluster nach Farbe kategorisieren und deren Anteile berechnen. Diese Vorgehensweise eignet sich sehr gut für eine Unterscheidung von Laub- und Nadelbäumen, da beide differenzierte Farben im Infrarotspektrum zeigen. Diese Methode war jedoch nur für die ausgewählten Jung- und Altdurchforstungsbestände nutzbar, da in den Verjüngungsnutzungen die Buchen-Vorausverjüngung auf den Luftbildern aufgrund der Überschirmung oftmals nicht sichtbar ist. Hier erfolgte die Überprüfung der Buchenanteile vor Ort.

3.3 Erfassung der Vegetation

Um die Artenzusammensetzung und die Abundanz der Arten auf den Probeflächen zu ermitteln, wurden jeweils zwei Vegetationsaufnahmen je Probefläche durchgeführt. In den Fichten-Buchen-Mischbeständen wurde darauf geachtet, dass sich eine der Aufnahmeflächen in einem Fichten-dominierten, die andere Fläche in einem eher Buchen-dominierten Bestandeteil befindet. Die einzelnen Aufnahmeflächen wiesen eine rechteckige (möglichst quadratische) Form und eine Flächengröße von 400 m² auf. Die Aufnahmeflächengröße liegt damit innerhalb des für Wälder empfohlenen Bereichs (vgl. z. B. DIERSCHKE 1994, FISCHER 2003).

Bei der Auswahl der Aufnahmeflächen im Gelände wurde auf eine ausreichende Homogenität der Flächen Wert gelegt, weshalb insbesondere Rückegassen oder größere Störstellen ausgeschlossen wurden.

Die vegetationskundliche Charakterisierung der Flächen erfolgte in den Monaten Juni/Juli 2020 gemäß der Methode von BRAUN-BLANQUET (1964), wobei alle auf den Aufnahmeflächen vorkommenden Arten von Gefäßpflanzen und Moosen sowie deren Mengen erfasst wurden. Ausgeschlossen blieben auf erkennbaren Sondersubstraten wie Totholz, Stubben oder Steinen wachsende Arten. Im Zweifel wurden Sondersubstrate auf ihre Bedeckung mit Humus geprüft. Mit mehr als 2 cm zersettem Humus bedeckte Sondersubstrate zählten zum Waldboden (vgl. EWALD & FISCHER 1993). Die Mengenschätzung erfolgte gemäß der reinen Deckungsgradskala nach PFADENHAUER (1997) und wurde im Gelände durch die Verwendung der Deckungsvergleichstafeln nach GEHLKER (1976) objektiviert. Die vertikale Strukturierung jeder Fläche wurde durch die getrennte Erfassung von Baumschicht (> 5 m), Strauchschicht (1 bis 5 m) und Feldschicht (< 1 m; Krautschicht und Moose am Boden zusammengefasst, KRAFT & HOBOM 2004) dargestellt. Die Nomenklatur der Pflanzenarten folgt der Referenzliste GermanSL Version 1.3 (JANSEN & DENGLER 2008).

3.4 Kartierung des Auflagehumus

Zur Bestimmung von Humusform und -mächtigkeit wurden in den Probeflächen der Z-Variante jeweils zwei, in den Probeflächen der L- bzw. H-Variante jeweils 4 Humusproben (2x Nadelholz-dominiertes Gebiet, 2x Laubholz-dominiertes Gebiet) genommen. Die Probenahme erfolgte auf oder in unmittelbarer Nachbarschaft der vegetationskundlichen Aufnahmeflächen. Dabei wurden mit einem scharfen Spaten ein Bodenmonolith mit senkrechten Seitenwänden vorsichtig ausgestochen und die verschiedenen Horizonte abgegrenzt. Entsprechend der Horizontabfolge und -mächtigkeit wurden folgende Humusformen unterschieden:

- F-Mull: L/Of/Ah
 - Mullartiger Moder: L/Of/(Oh)/Ah → Oh geringmächtig (bis max. 5 mm), dem Mineralboden filmartig aufliegend
 - Typischer Moder: L/Of/Oh/Ah → Oh < 3cm mächtig, undeutliche Horizontübergänge
 - Rohhumusartiger Moder: L/Of/Oh/Ahe: Oh > 3 cm mächtig, sehr scharfe Horizontübergänge
- Zusätzlich wurde die Mächtigkeit der O-Horizonte gemessen.

3.5 Auswertung der Daten

Im Rahmen der Auswertung wurden für die Feldschicht (Kraut- und Mooschicht) jeder Aufnahme insbesondere folgende Kenngrößen bestimmt/berechnet:

- Mit der Deckung gewichtete mittlere ökologische Zeigerwerte der Pflanzen (Gefäßpflanzen und Moose) nach ELLENBERG et al. (2001)
- Artenzahl (species richness)
- Evenness (vgl. PIELOU 1966)
- Shannon-Diversität (vgl. KREBS 1989)

Ferner wurde über alle Aufnahmen eines Bewirtschaftungssystems der jeweilige Gesamtartenpool sowie die Gesamtartenzahl (im Folgenden als Gamma-Diversität bezeichnet) ermittelt.

Um differenziertere Aussagen zu erhalten, fand bei einzelnen Auswertungen eine Gruppierung der Arten nach Lebensform bzw. Waldbindung statt. Als Lebensformen wurden Moose (Laub- und Lebermoose), Gehölze (Baum- und Straucharten im engeren Sinne) sowie krautige Pflanzen (alle sonstigen Arten) unterschieden. Die Einteilung der Waldbindung der Arten erfolgte gemäß SCHMIDT et al. (2011) mit folgenden Kategorien:

- 1.1 (vorwiegend im geschlossenen Wald)
- 1.2 (vorwiegend an Waldrändern und auf Waldverlichtungen)
- 2.1 (im Wald wie im Offenland)
- 2.2 (auch im Wald, aber Schwerpunkt im Offenland)
- O (Offenland)

Alle Aufnahmen wurden mittels einer DCA (Detrended Correspondence Analysis) ordiniert (vgl. HILL & GAUCH 1980). Die DCA wurde mittels des Computerprogramms PC-ORD 6.0 durchgeführt (MCCUNE & MEFFORD 2011). Zur Interpretation der ersten zwei Achsen wurden die zur Verfügung stehenden Variablen (z. B. Schichtdeckungen, Diversitäts-Indizes, Mächtigkeit des Auflagehumus) sowie die gewichteten Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) als Biplot über das Ordinationsdiagramm gelegt.

Um zu analysieren, welche Arten vom Waldumbau positiv oder negativ (Änderung der Vorkommenshäufigkeit und/oder der Deckung) beeinflusst werden, wurde für die drei Bewirtschaftungssysteme eine Indicator Species Analysis (ISA) gerechnet (DUFRENE & LEGENDRE 1997), wobei die Aufnahmen der Z-, L- bzw. H-Flächen jeweils als Gruppe definiert wurden. Für jede Art kann so festgestellt werden, für welches System sie „typisch“ ist (oder ob sie in allen Systemen mehr oder minder gleich häufig vorkommt). Die Indikatorwerte wurden mit einem Monte Carlo-Test auf Signifikanz getestet. Die ISA wurde ebenfalls mittels PC-ORD 6.0 durchgeführt. Zur Darstellung der standörtlichen Einnischung der Gewinner- bzw. Verlierer-Arten wurden die Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) herangezogen.

Um den Einfluss der Bewirtschaftungssysteme auf die Zielvariablen (vgl. Tab. 1 und Abb. 3) zu untersuchen, wurde der parameterfreie Kruskal-Wallis-Test verwendet. Die Gruppenvergleiche erfolgten mittels des Programms STATISTICA 13 (Dell Inc., 1984-2015). Als Post Hoc-Test kam der von STATISTICA angebotene multiple Vergleichstest nach SIEGEL & CASTELLAN (1988) zur Anwendung.

4. Ergebnisse

4.1 Humusform und -mächtigkeit

Durch das Einbringen der Buche kommt es zu einem Wandel der Humusformen. So ist der Anteil der „ungünstigen“ Humusformen (rohhumusartiger Moder, Moder) in den Waldumbausystemen mit 72 (L) bzw. 61 % (H) deutlich niedriger als in den Fichtenreinbeständen mit 97 % (Abb. 2). Die „günstigen“ Humusformen (mullartiger Moder, F-Mull) sind dabei fast ausschließlich in den Buchen-dominierten Bestandesbereichen ausgeprägt.

Einhergehend mit den Veränderungen der Humusformen ist mit steigendem Buchenanteil auch eine Abnahme der mittleren Aufagemächtigkeit (Of/Oh-Horizont) zu verzeichnen. Während sie auf den Z-Flächen durchschnittlich 5,2 cm beträgt, liegt der Wert auf den L- bzw. H-Flächen nur noch bei 3,6 bzw. 3,3 cm (Tab. 1).

4.2 Zeigerwerte

Hinsichtlich der ELLENBERG-Stickstoff-Zahlen wurden Unterschiede zwischen den drei Bewirtschaftungssystemen gefunden, wobei die Flächen der L- und H-Variante mit durchschnittlich $4,7 \pm 0,8$ bzw. $4,6 \pm 0,9$ signifikant höhere Werte aufweisen als die Flächen der Z-Variante mit $4,0 \pm 0,6$ (Mittelwert \pm Standardabweichung; Abb. 3). Alle anderen Zeigerwerte unterschieden sich nicht.

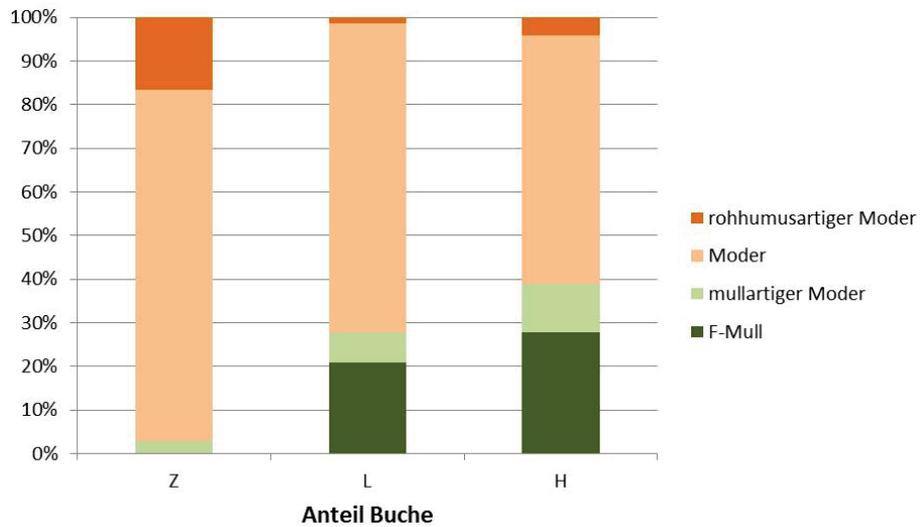


Abb. 2. Anteil der verschiedenen Humusformen am jeweiligen Gesamtprobenumfang (Z: 36 Proben, L/H: jeweils 72 Proben), getrennt nach Bewirtschaftungssystem.

Fig. 2. Proportion of the different humus types within the three management systems (Z: 36 samples, L: 72 samples, H: 72 samples).

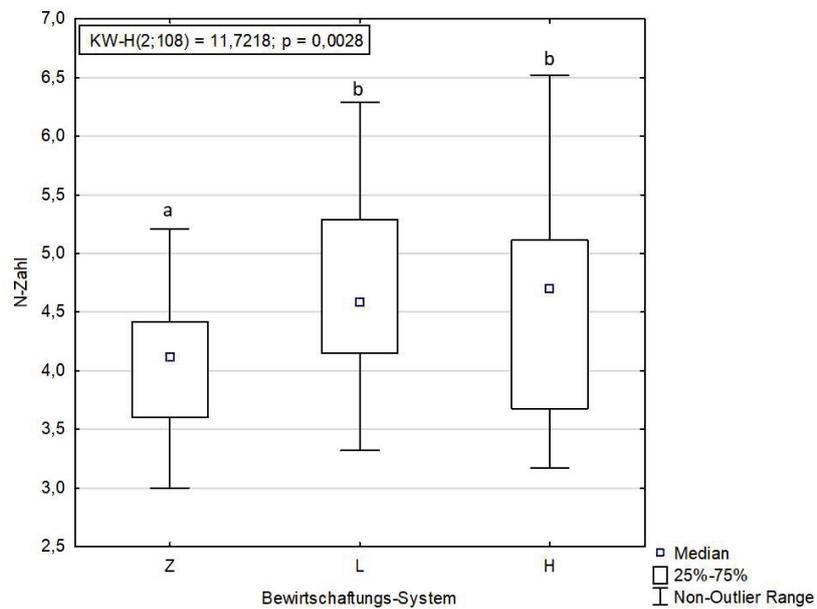


Abb. 3. Box-Plots der gewichteten mittleren Stickstoff-Zahlen pro Aufnahme­fläche in den verschiedenen Bewirtschaftungssystemen (Z, L, H). Die Ergebnisse des Kruskal-Wallis-Tests sowie des Post Hoc-Tests sind im Diagramm dargestellt (verschiedene Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede).

Fig. 3. Box plots of mean weighted nitrogen Ellenberg indicator values in the three different management systems (Z, L, H). The results of the Kruskal-Wallis-test and the post-hoc test are indicated in the diagram (different letters show significant differences).

4.3 Deckung der Kraut- und Moossschicht

Die Deckung der Moossschicht ist auf den Flächen der Z- und L-Variante mit durchschnittlich 69 bzw. 60 % signifikant höher als auf den Flächen der H-Variante mit im Mittel 32 %. Für die Deckung der Krautschicht können hingegen keine Unterschiede zwischen den drei Bewirtschaftungssystemen nachgewiesen werden (Tab. 1).

Tabelle 1. Vergleich der Ausprägung verschiedener Ziel-Variablen in den drei Bewirtschaftungssystemen (Z: Fichtenreinbestandswirtschaft, L: Waldumbau mit geringem Buchenanteil, H: Waldumbau mit hohem Buchenanteil). n = Anzahl Aufnahmeflächen, \bar{x} = arithmetisches Mittel, SD = Standardabweichung, df = Freiheitsgrade, H = Kruskal-Wallis-H-Wert, p = p-Wert, Post Hoc = Ergebnisse Post Hoc-Test (verschiedene Buchstaben bedeuten signifikante Unterschiede).

Table 1. Between-group-comparison (Z: pure spruce stands, L: forest conversion stands with low portions of beech, H: forest conversion stands with high portions of beech) of selected parameters by means of non-parametric Kruskal-Wallis-test. n = number of relevés, \bar{x} = mean, SD = standard deviation, df = degrees of freedom, H = H-value, p = p-value, Post Hoc = results of the post-hoc test (different letters indicate significant differences).

Ziel-Variablen	System	n	\bar{x}	SD	df	H	p	Post Hoc
Auflagemächtigkeit (cm)	Z	36	5,2	1,4	2	25,60	< 0,001	a
	L	36	3,6	1,6				b
	H	36	3,3	1,4				b
Deckung Krautschicht (%)	Z	36	11,2	12,7	2	0,43	> 0,05	–
	L	36	10,5	12,3				
	H	36	13,3	21,3				
Deckung Moossschicht (%)	Z	36	69,3	27,3	2	22,21	< 0,001	a
	L	36	59,7	35,5				a
	H	36	32,1	36,4				b
Artenzahl Feldschicht	Z	36	26,4	7,3	2	1,56	> 0,05	–
	L	36	28,6	6,3				
	H	36	26,3	7,3				
Artenzahl Gehölze	Z	36	4,1	2,6	2	8,40	< 0,05	a
	L	36	5,5	2,6				ab
	H	36	5,9	2,8				b
Artenzahl krautige Pflanzen	Z	36	11,1	5,0	2	0,15	> 0,05	–
	L	36	11,7	4,1				
	H	36	11,2	4,6				
Artenzahl Moose	Z	36	11,2	2,2	2	12,75	< 0,01	a
	L	36	11,4	3,0				a
	H	36	9,3	2,6				b
Evenness	Z	36	0,5	0,1	2	22,52	< 0,001	a
	L	36	0,6	0,2				a
	H	36	0,7	0,2				b
Shannon-Index	Z	36	1,5	0,5	2	22,84	< 0,001	a
	L	36	2,0	0,7				ab
	H	36	2,3	0,7				b

4.4 Diversität

4.4.1 Gesamtdatensatz

Über alle 108 Vegetationsaufnahmen hinweg wurden insgesamt 117 Arten erfasst (s. Anhang E1). Darunter waren 57 krautige Pflanzen, 30 Moose sowie 30 Gehölze. Die häufigsten Arten im Datensatz (in mehr als 70 Aufnahmen erfasst, sortiert nach abnehmender Stetigkeit) waren Gewöhnlicher Dornfarn (*Dryopteris carthusiana*), Pillen-Segge (*Carex pilulifera*), Brombeere (*Rubus fruticosus* agg.), Wald-Sauerklee (*Oxalis acetosella*), Breitblättriger Dornfarn (*Dryopteris dilatata*), Draht-Schmiele (*Deschampsia flexuosa*), Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), Seegras-Segge (*Carex brizoides*; krautige Pflanzen), Zypressen-Schlafmoos (*Hypnum cupressiforme*), Schönes Frauenhaarmoos (*Polytrichum formosum*), Tamarisken-Thujamoos (*Thuidium tamariscinum*), Spitzblättriges Schönschnabelmoos (*Eurhynchium striatum*), Etagenmoos (*Hylocomium splendens*; Moose) sowie Fichte (*Picea abies*), Rot-Eiche (*Quercus rubra*) und Buche (*Fagus sylvatica*; Gehölze). Die durchschnittliche Artenzahl je Aufnahme fläche betrug 27 Arten.

4.4.2 Alpha-Diversität

Mit durchschnittlich 28,6 (L) bzw. 26,3 Arten (H) weisen die Vegetationsaufnahmen innerhalb der Waldumbau-Varianten keinen signifikant höheren Artenreichtum in der Feldschicht auf als die Fichtenreinbestände mit im Mittel 26,4 Arten (Tab. 1).

Eine nach verschiedenen Lebensformen (krautige Pflanzen, Gehölze, Moose) differenzierte Betrachtung ergibt hingegen ein anderes Bild. So fördern zunehmende Buchenanteile die Diversität der juvenilen Gehölze in der Feldschicht, schmälern dagegen den Artenreichtum an Moosen. Die absoluten Unterschiede zwischen den Bewirtschaftungssystemen sind aber nur gering (Tab. 1).

Deutlicher werden die Unterschiede zwischen den Systemen, wenn man als Maß für die Alpha-Diversität neben dem Artenreichtum (s. o.) auch die Evenness (E) betrachtet. Der Vergleich der Bewirtschaftungssysteme zeigt, dass es mit zunehmendem Buchenanteil in den Beständen zu einem Anstieg der Evenness auf den Aufnahme flächen kommt (Tab. 1), wobei die H-Flächen eine signifikant höhere Evenness aufweisen als die Z- bzw. L-Flächen. Ähnliches gilt für die Shannon-Diversität, die neben den Artenzahlen ebenfalls die Gleichverteilung der Arten berücksichtigt.

4.4.3 Ähnlichkeit zwischen den Aufnahme flächen und Beta-Diversität

Zur Darstellung der floristischen Ähnlichkeiten bzw. des Arten-Turnover wird das DCA-Ordinationsdiagramm (Abb. 4) herangezogen. Die erste Achse des Diagramms bildet die Baumartenzusammensetzung der Aufnahme flächen ab. So finden sich die von Fichte dominierten Aufnahme flächen mit entsprechend hoher Deckung der Fichte in der Baumschicht (Pic_BS) auf der linken, die Buchen-dominierten Aufnahme flächen mit hoher Buchen-Deckung (Fag_BS) dagegen auf der rechten Seite des Diagramms. Entsprechend ist die erste Achse negativ mit den Variablen „Deckung der Mooschicht“ (Deck_MS) und „Mächtigkeit des Auflagehumus“ (Auflage) korreliert, welche in den Fichten-Flächen jeweils höhere Werte aufweisen (vgl. hierzu Kap. 4.1 bzw. 4.3). Eine positive Korrelation kann hingegen – neben der Deckung der Buche in der Baumschicht – für die Evenness (E) und die Shannon-Diversität (H; vgl. 4.4.2) der Aufnahme flächen aufgezeigt werden. Neben einem

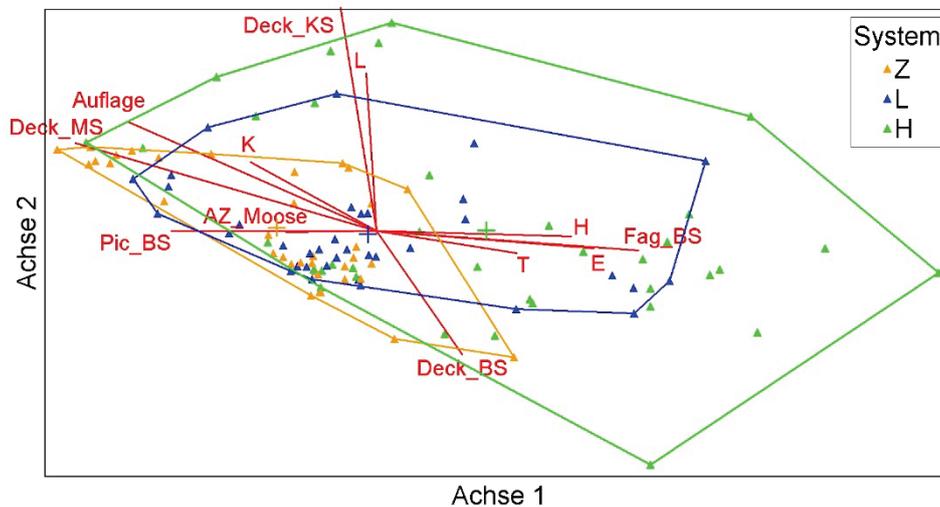


Abb. 4. DCA-Ordinationsdiagramm des Gesamtdatensatzes (108 Aufnahmen). Jedes Bewirtschaftungssystem (Z, L, H) wird durch 36 Vegetationsaufnahmen repräsentiert. Für jedes Bewirtschaftungssystem ist sowohl der durch die ersten zwei Achsen beschriebene „Ordinationsraum“ als auch der Zentroid (+) des jeweiligen Ordinationsraums dargestellt. Um die ersten zwei Achsen interpretieren zu können, wurden die zur Verfügung stehenden Variablen als bi-plot über das Ordinationsdiagramm gelegt (Pic/Fag_BS: Deckung der Fichte/Buche in der Baumschicht, Deck_BS/KS/MS: Deckung der Baum-/Kraut-/Moosschicht, AZ_Moose: Artenzahl der Moose, Auflage: Mächtigkeit des Auflagehumus, T: Temperatur-, K: Kontinentalitäts- und L: Lichtzahl, E: Evenness, H: Shannon-Diversität). Der Anteil der Varianz (relative Euklidische Distanz), der durch die erste bzw. zweite Achse erklärt wird, beträgt 62,3 % bzw. 1,8 %.

Fig. 4. DCA-ordination diagram of the 108 relevés. Each management system (Z, L, and H) is represented by 36 relevés. For each system the ordination “spaces” and the centroids of the ordination “spaces” (+) are shown. The relationships between selected variables and ordination scores are shown as radiating lines (Pic/Fag_BS: cover of spruce/beech in the tree layer, Deck_BS/KS/MS: cover of tree/herb/moss layer, AZ_Moose: number of bryophytes, Auflage: thickness of top soil humus, T: temperature-, K: continentality-, L: light availability-indicator value, E: Evenness, H: Shannon-diversity). The proportion of the variance explained (relative Euclidean distance) of the first and second axis is 62.3% and 1.8%, respectively.

Baumartengradienten wird auf der ersten Achse auch ein Temperaturgradient indiziert (vgl. Vektor der Temperatur (T)- und Kontinentalitäts (K)-Zahl), der auf ein tendenziell kühleres und kontinentaleres Bestandesklima in den Fichten-dominierten Flächen hindeutet.

Die zweite Achse differenziert die Aufnahmefflächen hingegen nach der Belichtungssituation, die ganz maßgeblich durch die Deckung der Baumschicht (Deck_BS) beeinflusst wird. Bei vergleichsweise niedrigerem Bestandesschluss (bevorzugt in den Flächen der Verjüngungsnutzung) ist die Vegetation entsprechend durch eine höhere Deckung der Krautschicht und höhere Licht-Zahlen (L) gekennzeichnet.

Gruppiert man die Aufnahmen entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu den drei Bewirtschaftungssystemen, zeigt sich, dass die Aufnahmen der Z-Variante in der linken Hälfte des Diagramms liegen und den insgesamt kleinsten „Ordinationsraum“ aufweisen, was für eine vergleichsweise hohe floristische Homogenität innerhalb dieser Gruppe spricht. Die größten Unähnlichkeiten zwischen den einzelnen Aufnahmefflächen findet man dagegen innerhalb

der H-Variante, deren „Ordinationsraum“ fast die gesamte Ausdehnung der ersten Achse umfasst. Die Flächen der L-Variante liegen hinsichtlich ihrer floristischen Ähnlichkeit zwischen diesen beiden „Extremen“. Insgesamt ist also festzustellen, dass die Heterogenität zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen und damit der Arten-Turnover von der Z- über die L- hin zur H-Variante kontinuierlich ansteigt, was einer Zunahme der Beta-Diversität entspricht. Als quantitatives Maß hierfür kann die jeweilige Gradientenlänge (bezogen auf die erste Achse, ausgedrückt in SD-Einheiten) verwendet werden. Diese beträgt bei den Fichtenreinbeständen (Z) 1,66, bei den L-Flächen 2,07 und bei den H-Flächen 3,09. Die Flächen der H-Variante besitzen damit fast dieselbe Gradientenlänge wie der Gesamtdatensatz mit 3,20 SD-Einheiten.

4.4.4 Gamma-Diversität

Auch bei der Gamma-Diversität zeigen sich gewisse Unterschiede zwischen den drei Systemen: so wurden in den Fichtenreinbeständen innerhalb der Feldschicht insgesamt 82, in den Waldumbaubeständen dagegen 90 (L) bzw. 93 (H) Arten erfasst. Insgesamt weisen die Umbaubestände mit hohem Buchenanteil also den größten Artenpool und mit 18 Arten die meisten „eigenständigen“ Arten (Arten, die ausschließlich in diesem Lebensraum-Typus vorkommen) auf; bei den Fichtenreinbeständen ist es genau umgekehrt (Abb. 5). Reduziert man den Datensatz hingegen um die Arten, die innerhalb des Gesamtdatensatzes in nur einer oder zwei Aufnahmeflächen vorkommen (vereinzelt vorkommende Arten), sind die Unterschiede zwischen den Systemen merklich geringer und Unterschiede im Artenpool kaum mehr offenkundig (Abb. 5).

Zur Beurteilung der Umbau-Effekte ist neben der Quantität der Artenpools auch die qualitative Zusammensetzung bedeutsam. Die Betrachtung der Waldbindung der Arten nach SCHMIDT et al. (2011) zeigt, dass mit zunehmender Buchenbeimischung der Anteil der Waldarten im engeren Sinne (Kategorien 1.1 und 1.2) leicht zunimmt, der Anteil der schwerpunktmäßig im Offenland vorkommenden Arten bzw. Offenlandarten (Kategorien 2.2 und O) hingegen geringfügig abnimmt (Abb. 6). Der Anteil der sowohl im Wald als auch im Offenland vorkommenden Arten (Kategorie 2.1) bleibt konstant.

4.5 Indikator-Arten

In der Studie sind 8 Arten als „Verlierer“ des Waldumbaues (Indikatorarten der Z-Variante) aufgefallen, darunter die fünf Moosarten Peitschenmoos (*Bazzania trilobata*), Etagenmoos (*Hylocomium splendens*), Großes Muschelmoos (*Plagiochila asplenioides*), Rotstängelmoos (*Pleurozium schreberi*), Tamarisken-Thujamoos (*Thuidium tamariscinum*) sowie die drei Gefäßpflanzenarten Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*), Roter Fingerhut (*Digitalis purpurea*) und Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*). Als „Gewinner“ (Indikatorarten der L- bzw. H-Variante) konnten hingegen fünf Arten ermittelt werden, wobei es sich überwiegend um juvenile Gehölzindividuen von Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*), Hainbuche (*Carpinus betulus*) und Buche (*Fagus sylvatica*) sowie das Wellenblättrige Katharinenmoos (*Atrichum undulatum*) und den Breitblättrigen Dornfarn (*Dryopteris dilatata*) handelt (Tab. 2).

Auffällig ist, dass zu den „Verlierern“ überwiegend Arten gehören, die Säure und/oder Nährstoffarmut indizieren (*Bazzania trilobata*, *Deschampsia flexuosa*, *Digitalis purpurea*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*) und einen Verbreitungsschwerpunkt in kühleren Lagen besitzen (*Bazzania trilobata*, *Hylocomium splendens*, *Plagiochila asplenioides*,

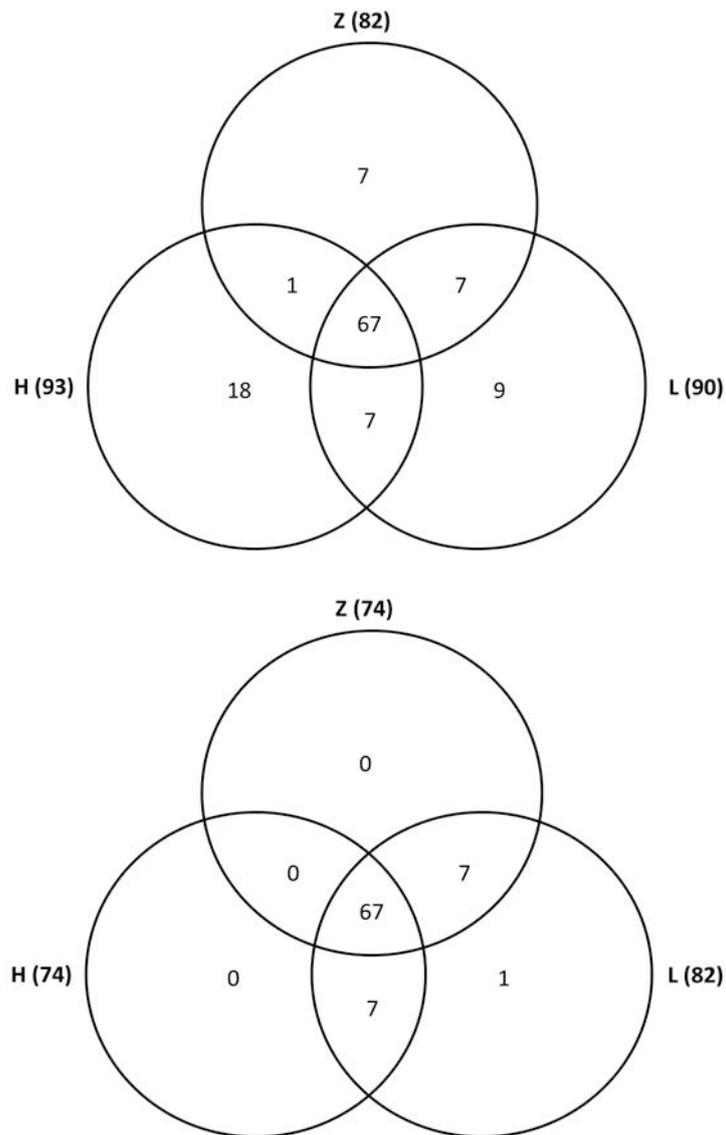


Abb. 5. Venn-Diagramm der in den drei Bewirtschaftungssystemen (Z, L, H) erfassten Artenpools. In der unteren Darstellung sind sehr vereinzelt dokumentierte Arten (Arten, die in nur einer oder zwei Aufnahme­flächen vorkommen) nicht berücksichtigt.

Fig. 5. Venn-diagram of the documented species pools, grouped by management systems (Z, L, H). In the lower diagram, species occurring in only one or two relevés are not considered.

Pleurozium schreberi, *Thuidium tamariscinum*; vgl. Zeigerwerte Tab. 2). Bei den „Gewinnern“ handelt es sich dagegen überwiegend um Arten, die zumindest etwas höhere Ansprüche an die Nährstoffversorgung aufweisen (*Acer pseudoplatanus*, *Dryopteris dilatata*) und ausgesprochen saure Standorte meiden (*Atrichum undulatum*).

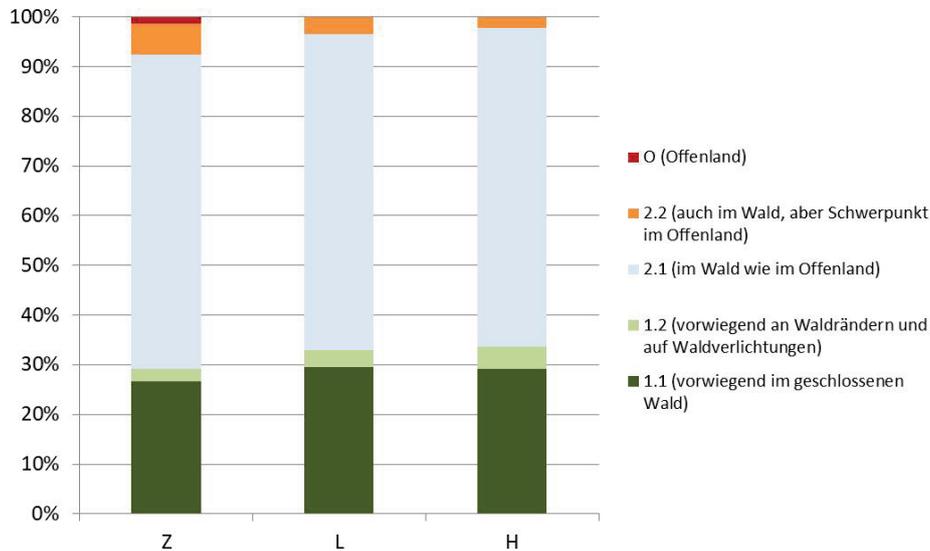


Abb. 6. Waldbindung der Arten gemäß SCHMIDT et al. (2011) innerhalb der drei Bewirtschaftungssysteme (Z, L, H).

Fig. 6. Species associations with forest ecosystems according to SCHMIDT et al. (2011) within the three management systems (Z, L, H).

5. Diskussion

5.1 Standörtliche und floristische Veränderungen

Erwartungsgemäß kommt es mit Einbringung der Buche in Fichten-Reinbestände zu standörtlichen und somit auch floristischen Veränderungen. Ein wesentlicher Effekt der Buchenbeimischung ist, dass es durch die – verglichen mit der Nadelstreu der Fichte – rascher zersetzbare Laubstreu der Buche zu einer sukzessiven Änderung des Humuszustandes und damit auch des Nährstoff- (z. B. Stickstoff) und Säure-Basen-Haushaltes kommt. Ursachen für die langsame Abbaubarkeit der Fichtenstreu sind nach REHFUESS (1990) u. a. erhöhte Gehalte an Wachsen, Harzen, Gerbstoffen und Lignin und niedrige Ca-, Mg- und P-Konzentrationen in den Fichtennadeln.

Die im Rahmen der Untersuchungen festgestellte waldumbaubedingte Abnahme der Auflagemächtigkeit (Of, Oh-Horizont) und ein damit einhergehender Wandel der Humusformen konnte auch in anderen Studien aufgezeigt werden (z. B. FISCHER et al. 2002, MLUV BRANDENBURG 2005, WECKESSER & SCHMIDT 2007). Dadurch kommt es u. a. zu einer vermehrten Mineralisierung und Freisetzung der im Auflagehumus gebundenen Nährstoffe (z. B. WECKESSER & SCHMIDT 2007), verbunden mit einer besseren Nährstoffverfügbarkeit für die Bodenvegetation (GÄRTNER & REIF 2005). Die erhöhten Stickstoff-Zahlen in den Waldumbau-Varianten und die beobachtete Abnahme von Arten nährstoffarmer Standorte (*Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*) bzw. Zunahme von Arten nährstoffreicherer Standorte wie *Acer pseudoplatanus* oder *Dryopteris dilatata* können dadurch erklärt werden. Letztere besitzen somit eine Nährstoffmangelgrenze und können als „gerade noch Moderhumus-ertragend“ bezeichnet werden (WALENTOWSKI & EWALD 2016).

Tabelle 2. Ergebnisse der indicator species analysis (ISA), wobei die Aufnahmen der Z-, L- bzw. H-Variante jeweils als Gruppe definiert wurden. Dargestellt sind die Arten, für die ein signifikanter Indikatorwert ($p < 0,05$) ermittelt wurde. Zusätzlich wird für jede Art die Stetigkeit bzw. mittlere Deckung im jeweiligen Bewirtschaftungssystem sowie die T-, R- und N-Zahl nach Ellenberg angegeben.

Table 2. Results of the indicator species analysis (ISA). Relevés were grouped by management system (Z, L, H). Only species with significant indicator values ($p < 0,05$) are shown. In addition, the constancy and average cover of each species in the three systems and the Ellenberg indicator values for T, R and N are indicated.

Indikator- Art	System	Indikator- Wert	p-Wert	Stetigkeit (Anz. Aufnahmen)			mittlere Deckung (%)			Zeigerwerte			
				Z	L	H	Z	L	H	T	R	N	
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Z	57,7	< 0,01	32	28	21	2,2	0,6	0,7			2	3
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Z	54,8	< 0,01	33	31	18	2,8	0,8	1,1			2	3
<i>Hylacomium splendens</i>	Z	50,3	< 0,05	32	32	22	16,8	7,2	5,7			3	5
<i>Thuidium tamariscinum</i>	Z	44,3	< 0,001	36	36	35	57,9	47,9	25,0			4	4
<i>Pleurozium schreberi</i>	Z	42,5	< 0,05	27	26	15	1,5	0,6	0,5			3	2
<i>Bazzania trilobata</i>	Z	31,9	< 0,05	22	20	9	0,5	0,3	0,1			4	2
<i>Plagiochila asplenoides</i>	Z	24,7	< 0,01	11	3	1	0,2	0,0	0,0			4	6
<i>Digitalis purpurea</i>	Z	20,2	< 0,05	14	2	8	0,2	0,0	0,2			5	3
<i>Dryopteris dilatata</i>	L	48,1	< 0,05	28	30	25	2,2	4,8	1,3				7
<i>Fagus sylvatica</i>	L	34,3	< 0,05	9	25	26	0,1	0,5	0,4			5	
<i>Acer pseudoplatanus</i>	H	49,5	< 0,01	14	19	25	0,2	0,3	1,1				7
<i>Arrichum undulatum</i>	H	19,6	< 0,05	4	7	13	0,1	0,1	0,2				4
<i>Carpinus betulus</i>	H	18,5	< 0,05	3	2	10	0,0	0,0	0,1				6

Die Einbringung der Buche führt aber nicht nur zu Änderungen des Nährstoff-, sondern auch des Säure-Basen-Haushalts. So kommt es durch die veränderte Streuqualität (besser zersetzbare Buchenstreu) zu einer Erhöhung der pH-Werte im Oberboden (REHFUESS 1990, EWALD 2000, WECKESSER & SCHMIDT 2007), wodurch säuretolerante Arten wie im vorliegenden Fall *Bazzania trilobata*, *Deschampsia flexuosa*, *Digitalis purpurea*, *Pleurozium schreberi* oder *Vaccinium myrtillus* in ihrer Vorkommenshäufigkeit zurückgehen. Sie gelten als Zeiger für ungünstigere Waldhumusformen, die Ammonium-Nitrat- oder gar reine Ammonium-Versorgung tolerieren (ELLENBERG et al. 2001, DÜLL & DÜLL-WUNDER 2008, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, WALENTOWSKI & EWALD 2016). Die durch Waldumbauaktivitäten induzierte Abnahme azidotoleranter bzw. Zunahme hinsichtlich der Nährstoffversorgung anspruchsvollerer Arten wurde auch von GÄRTNER & REIF (2005) beobachtet. Auch AUGUSTO et al. (2003) stellten fest, dass Arten saurer und oligotropher Standorte unter Fichte häufiger sind als unter Buche.

Auch die – verglichen mit der Nadelstreu – abweichende Blattbeschaffenheit der Buchenstreu wirkt sich auf die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation aus. Das breitblättrige Buchenlaub, das im Herbst den Waldboden in 3-8facher Schicht zudeckt, wirkt besonders verdrängend. So sind Fichtenreinbestände im Vergleich zu Buchenbeständen vielfach reicher an Moosen, da diese die kleinblättrige, schmale Nadelstreu leicht durchwachsen können (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Ähnliches gilt auch für die Drahtschmiele (*Deschampsia flexuosa*), die in Fichtenforsten häufig hohe Deckungswerte erreicht, da ihre feinborstigen und eingerollten Blattspreiten kaum unter der Nadelstreu leiden (z. B. ZERBE 1993). In bodensauren Buchenwäldern findet man sie dagegen v. a. als Verhagerungszeiger (z. B. an Hangrippen oder an Waldrändern, an denen das herbstliche Buchen-Fallaub ausgeblasen wird). Durch eine Einbringung der Buche werden diese Arten(gruppen) weniger konkurrenzkräftig, wodurch sie – wie auch in unserer Studie – in ihrer Häufigkeit zurückgehen. Der v. a. bei höheren Buchenanteilen beobachtete Rückgang der Moosdeckung und -vielfalt oder der deutliche Stetigkeitsrückgang von *Deschampsia flexuosa* sind dadurch erklärbar. Dass Moose stark an das Vorkommen der Fichte gekoppelt sind und mit zunehmenden Buchenanteilen eher zu den „Verlieren“ zählen, deckt sich z. B. auch mit den Untersuchungen von EWALD (2000), AUGUSTO et al. (2003), ENGELHARD & REIF (2004), GÄRTNER & REIF (2005) oder DENNER (2007).

Die Baumartenzusammensetzung wirkt sich aber nicht nur über den Streufall auf das Vorkommen der Arten und deren Häufigkeit aus, sondern auch über eine Beeinflussung des Licht- und Temperaturhaushalts. So fand z. B. ZERBE (1993) in Fichtenforsten z. T. deutliche höhere Lichtzahlen als in Hainsimsen-Buchenwäldern auf gleichem Standort. Nach GÄRTNER (2004) ist der am Waldboden ankommende Strahlungsanteil ein wichtiger Faktor, der eine Differenzierung der Bodenvegetation durch den Waldumbau verursacht. ENGELHARD & REIF (2004) fanden einen abnehmenden Lichteinfall mit zunehmenden Buchenanteilen in der Überschirmung, verbunden mit einer Abnahme der in den Fichtenbeständen vorkommenden Offenlandarten. Dieser Rückgang von Offenlandarten, die u. a. durch das höhere Lichtangebot in den Fichtenbeständen profitieren, deckt sich mit den Beobachtungen unserer Studie. Betrachtet man allerdings das Ordinationsdiagramm, scheint der Einfluss des Wald-Entwicklungsstadiums (dichte, dunkle Jungbestände vs. locker bestockte und damit lichte Verjüngungsnutzungsbestände) und damit der Deckung der Baumschicht auf das Vorkommen lichtbedürftiger Pflanzenarten wichtiger zu sein, als der Einfluss der Baumartenanteile von Fichte und Buche. So konnten beispielsweise auch BUDDE et al. (2011) keine signifikanten Unterschiede im relativen Lichtgenuss der Krautschicht zwischen Fichten- und

Fichten-Buchen-Mischbeständen finden. Ferner wird die Belichtungssituation stark durch die Waldbewirtschaftung beeinflusst, die somit häufig einen stärkeren Einfluss auf das Lichtangebot am Waldboden hat als die Baumartenzusammensetzung (AUGUSTO et al. 2003).

Ebenso differenziert ist der Faktor Temperatur zu betrachten, der ganz wesentlich durch das Bestandesinnenklima beeinflusst wird. Dass die jeweilige Baumartenzusammensetzung das Mikroklima innerhalb der Bestände und damit den Temperaturhaushalt steuert, wird aus dem Ordinationsdiagramm der Aufnahmen ersichtlich. So wird durch die Bodenvegetation auf der ersten Achse ein Temperaturgradient indiziert, der auf ein tendenziell etwas wärmeres und v. a. atlantischeres Bestandesklima in den Buchen-dominierten Flächen hindeutet. Tatsächlich ist die Buche ein äußerst gestaltungseffektiver „Ökosystem-Ingenieur“, die mit stark schattendem Kronendach ein eigenes, ihr zusagendes Waldbestandsinnenklima ausbildet, das als kühl-feucht und damit vergleichsweise subozeanisch bezeichnet werden kann. An wolkenlosen Sommertagen wird besonders deutlich, dass sie bestandsbildend das Mikroklima maßgeblich beeinflusst und Temperaturextreme abpuffert (HOHNWALD et al. 2020). Fichtenforste sind dagegen temperaturkontinentaler und durch stärkere Aufheizung im Sommer bzw. verstärkte Advektiv- und Strahlungsfröste bei Frostnächten im Herbst und Frühjahr gekennzeichnet. Kahlschläge, Windwürfe oder Insektenkalamitäten verstärken die Temperaturextreme. Durch das kontinentalere Mikroklima in Fichtenforsten werden somit eher Arten des borealen Nadelwaldklimas und der Gebirgsklimate gefördert, denen innerhalb des von ELLENBERG aufgespannten Wärme- bzw. Kontinentalitätsgefälles niedrige Temperatur- bzw. höhere Kontinentalitätszahlen zugeordnet werden (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Eine Beimischung der Buche – zumindest in höheren Anteilen – sollte daher solche Arten, die nicht selten eine Ausweitung ihres Verbreitungsgebiets durch den Fichtenanbau erfahren haben, benachteiligen. Dies deckt sich mit der im Ebersberger Forst gemachten Beobachtung, dass im Zuge des Waldumbaus Arten mit niedrigeren Temperaturzahlen von 3 bis 4 (*Bazzania trilobata*, *Hylocomium splendens*, *Plagiochila asplenioides*, *Pleurozium schreberi*, *Thuidium tamariscinum*) eher zu den Verlierern zählen. Ein weiteres Beispiel für eine Art, deren Bestände insbesondere bei höheren Buchenanteilen zurückgehen, ist *Sphagnum quinquefarium*. Dieser Kühlezeiger ist in Bayern fast ausschließlich auf die Mittelgebirgs- und Gebirgslagen begrenzt und befindet sich im Ebersberger Forst am unteren Rand seines Verbreitungsgebietes.

5.2 Diversität

Häufig wird postuliert, dass eine Erhöhung der Artenvielfalt in der Baumschicht einen „diversitätsfördernden Effekt“ hat (z. B. ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, CAVARD et al. 2011, GAMFELDT et al. 2013). Als Ursache hierfür wird insbesondere eine erhöhte kleinräumige Heterogenität von Strahlungsklima, Bodenchemismus und Hydrologie im Vergleich zum Reinbestand vermutet, wodurch zusätzliche Nischen für die Waldbodenflora entstehen. Dieser Effekt ist in der Regel umso größer, je mehr sich die einzelnen Baumarten hinsichtlich ihrer Auswirkungen auf die eben genannten Parameter unterscheiden (HUUSKONENA et al. 2021). Im Rahmen unserer Untersuchungen wurde allerdings kein klarer positiver Zusammenhang zwischen der Erhöhung der Baumartenvielfalt durch Waldumbau und den Artenzahlen in der Feldschicht gefunden. Auch in anderen Untersuchungen waren weder bei der Kraut- noch bei der Mooschicht signifikante Unterschiede zwischen Fichtenrein- und Fichten-Buchen-Mischbeständen zu finden (z. B. BUDDE et al. 2011), bzw. sogar eine mehr oder minder kontinuierliche Abnahme der Artenzahlen mit zunehmenden Buchenanteilen zu

beobachten (z. B. ENGELHARD & REIF 2004). Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass es durch das Einbringen der Buche in Fichtenreinbestände zwar zu gewissen standörtlichen Veränderungen kommt (siehe oben), ein grundlegender Wandel der standörtlichen Heterogenität und damit der Artenvielfalt/des Artenpools ist – insbesondere unter bodensaurer Bedingungen – damit offenbar jedoch nicht verbunden. Dies wird auch durch den Befund von EWALD (2002) gestützt, wonach Zusammensetzung und Diversität der Waldbodenvegetation in Fichten- und Buchen-Beständen unter vergleichbaren Standortsbedingungen grundsätzlich relativ ähnlich sind. Bei der Untersuchung von Mischbeständen aus Eiche und Nadelbaumarten dürften sich aufgrund der hohen Lichtdurchlässigkeit der Eichenkronen hingegen andere Muster zeigen, als sie für Fichtenreinbestände bzw. Fichten-Buchen-Mischbestände beschrieben wurden (HEINRICHS et al. 2020). Ähnliches gilt für Kiefern-Bestände, bei denen ebenfalls deutlichere Effekte durch eine Buchen-Einbringung zu erwarten wären (BUDE et al. 2011). Die mitunter gefundene Abnahme der Artenzahlen mit zunehmenden Buchenanteilen (z. B. ENGELHARD & REIF 2004) hängt voraussichtlich mit der im Durchschnitt geringeren Transmissivität der Baumschicht von Buchenwäldern zusammen, die zu lichtarmen und homogenen standörtlichen Bedingungen für die Bodenvegetation führt (HEINKEN 1995, MEYER & SCHMIDT 2008), wodurch z. B. Arten mit höheren Lichtansprüchen, die in reinen Fichtenbeständen regelmäßig angetroffen werden können, zurückgedrängt werden (vgl. hierzu auch Absatz zur Gamma-Diversität).

Berücksichtigt man bei der Betrachtung der Alpha-Diversität zusätzlich zu den Artenzahlen noch die Dominanzverhältnisse zwischen den Arten, ergibt sich ein anderes Bild: So setzen sich in unserer Studie die Evenness bzw. die Shannon-Diversität der Waldumbauflächen mit hohen Buchenanteilen von denen der anderen Flächen ab, was einem Anstieg der Alpha-Diversität durch die Waldumbaumaßnahmen entspricht. Dies ist wohl insbesondere darauf zurückzuführen, dass durch den vergleichsweise hohen Buchenanteil innerhalb der H-Variante die Deckung und damit die Dominanz mancher Moosarten (insb. *Thuidium tamariscinum*, *Hylocomium splendens*) bzw. Gefäßpflanzen (z. B. *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*) (deutlich) zurückgeht. Auch GÄRTNER (2004) fand einen – wenn auch nicht signifikanten – Anstieg der Evenness und des ebenfalls dominanzsensitiven Simpson-Index durch den Waldumbauprozess.

Die größten Unterschiede hinsichtlich der Diversität ergeben sich, wenn man die Beta-Diversität der drei Bewirtschaftungssysteme betrachtet. So ist mit steigenden Buchenanteilen (also von der Z-, über die L- zur H-Variante) eine deutliche Zunahme derselben zu verzeichnen. Die räumliche Nähe der Probeflächen zueinander, die standörtliche Homogenität sowie die Tatsache, dass alle drei untersuchten Systeme dieselben Entwicklungsstadien umfassen, lässt den Schluss zu, dass dieser Anstieg tatsächlich mit den Waldumbaumaßnahmen im ursächlichen Zusammenhang steht (vgl. hierzu auch AMMER et al. 2017). Letztlich ist der Anstieg der Beta-Diversität gut erklärbar, da die Aufnahmeflächen in den Waldumbau-Systemen gezielt so angelegt wurden, dass die Flächen sowohl in den Fichten-dominierten, als auch in den Buchen-dominierten Bereichen zum Liegen kamen, was deutliche Unterschiede der Ähnlichkeit zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen innerhalb der L- bzw. H-Variante zur Folge hat. Die zu Beginn der Diskussion beschriebenen standörtlichen Veränderungen führen also nicht nur zu floristischen Unterschieden zwischen den verschiedenen Systemen, sondern erhöhen auch die Heterogenität und den Arten-Turnover innerhalb der Waldumbau-Systeme selber und damit deren Beta-Diversität. Letztlich ist dies ein Ausdruck dafür, dass gemischte Bestände durch weiterreichende ökologische (KNOKE et al. 2008) –

und somit auch floristische – Gradienten als Reinbestände gekennzeichnet sind. Die mittlerweile in vielen Studien innerhalb mitteleuropäischer Wälder festgestellte Abnahme der Beta-Diversität bzw. Zunahme der Homogenität der Vegetation (z. B. NAAF & WULF 2010, HEINRICHS et al. 2014, REINECKE et al. 2014, HEINRICHS & SCHMIDT 2017, PRACH & KOPECKÝ 2018) kann also offenbar durch den Waldumbau und eine damit einhergehende Zunahme der Heterogenität der Bestände abgeschwächt werden.

Etwas überraschend erscheint das gefundene Resultat, dass die Unterschiede hinsichtlich der Gamma-Diversität – insbesondere, wenn man sehr vereinzelt vorkommende Arten von der Betrachtung ausklammert – gering sind. Dies hängt wahrscheinlich damit zusammen, dass Zusammensetzung und Diversität der Waldbodenvegetation in Fichten- und Buchen-Beständen unter vergleichbaren Standortbedingungen relativ ähnlich sind und keine Kulmination der Gesamt-Diversität in Mischbeständen beobachtet werden kann (EWALD 2002). Auch ENGELHARD & REIF (2004) und BUDE et al. (2011) konstatieren, dass die meisten Pflanzenarten, die in reinen Buchen-Beständen vorkommen, auch in gemischten oder reinen Fichten-Beständen gefunden werden können. Häufig wird dieser gemeinsame Artenpool noch durch typische Fichten-Begleiter „angereichert“, wodurch sich Fichtenreinbestände vielfach sogar durch höhere Artenzahlen auszeichnen. Dabei handelt es sich nach ENGELHARD & REIF (2004) häufig um Arten mit Verbreitungsschwerpunkt im Offenland, die von dem höheren Lichtangebot in den Fichten-Beständen profitieren. Auch HEINRICHS et al. (2020) stellen fest, dass in Nadelwäldern viele Gefäßpflanzenarten gefunden werden, die als Generalisten mit höheren Ansprüchen an die Lichtverfügbarkeit charakterisiert werden können, während in Buchen- und Buchen-Nadelholzmischwäldern der Anteil an Arten geschlossener Wälder höher ist (vgl. hierzu auch Ergebnisse unserer Studie).

6. Fazit und Handlungsempfehlungen

Insgesamt kann der Effekt des Waldumbaus im Ebersberger Forst auf die Quantität und qualitative Zusammensetzung der Artenpools (Gamma-Diversität) als eher gering bezeichnet werden. Alles in allem beeinflusst das Einbringen der Buche weniger das Vorkommen bzw. Nicht-Vorkommen der Arten, als vielmehr deren Dominanz, was in einer signifikanten Zunahme der Evenness bzw. der Shannon-Diversität bzw. einer deutlichen Abnahme der Deckung der Moosschicht zum Ausdruck kommt. Durch den kleinräumigen Wechsel von Fichten- und Buchenpartien in den Waldumbau-Varianten mit den damit einhergehenden standörtlichen Veränderungen (z. B. hinsichtlich Humuszustand, Nährstoff-/Säure-Basen-Haushalt, Temperaturbedingungen) kommt es ferner zu einem erhöhten Artenwechsel zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen und somit einer höheren Beta-Diversität.

Unterm Strich sind die intensiven Waldumbaubemühungen im Ebersberger Forst während der letzten Jahrzehnte daher – zumindest aus floristischer und standörtlicher Sicht – als durchweg positiv zu bewerten. Dafür sprechen insb. folgende Gesichtspunkte:

- Höhere Naturnähe der Vegetation durch naturnähere Baumartenzusammensetzung im Altbestand bzw. der Verjüngung sowie ein höherer Anteil echter Waldarten in der Bodenvegetation.
- Steigerung der Alpha- (insbesondere durch ausgeglichene Dominanzverhältnisse der Arten) und v. a. Beta-Diversität innerhalb der Feldschicht.
- Verbesserung des Humuszustandes, verbunden mit einer Revitalisierung der gestörten Stoffkreisläufe.

Während die positiven Effekte auf den Humuszustand schon bei einer Buchen-Beimischung von fünf bis zehn Prozent nachzuweisen waren, traten signifikante Diversitätseffekte erst bei höheren Buchenanteilen (30–50 %) auf. Dies steht im Einklang mit den Befunden von WALENTOWSKI (1998), der den Tipping Point von Tannenwald- zu Buchenwaldzönosen bei 35–40 % Buchenanteil angibt. Insofern erscheint es bei der praktischen Umsetzung von Waldumbaumaßnahmen unter Diversitätsgesichtspunkten ratsam, Buchenanteile von mindestens 30 % im Folgebestand vorzusehen. Zu hohe Buchenanteile können hingegen einen negativen Einfluss auf die Phytodiversität haben, da es mit zunehmender Buchen-Dominanz nicht selten zu einem Rückgang der Artenvielfalt kommt (z. B. ZERBE 1993, WECKESSER 2003, BUDDE et al. 2011). Ferner scheint es vorteilhaft, die Einbringung der Buche möglichst nicht über die gesamte Bestandesfläche mehr oder minder gleichmäßig verteilt, sondern in Gruppen vorzunehmen, um im engen räumlichen Verbund sowohl Fichten- als auch Buchen-dominierte Bereiche (entspricht kleinen „Reinbestandspartien“ innerhalb der Bestände) zu schaffen, wodurch es zu einer größeren räumlichen Heterogenität und somit einem größeren Artenwechsel innerhalb der Bestände kommt. Auch HEINRICHS et al. (2020) betonen, dass Waldumbau mit Buche im Hinblick auf die floristische Diversität (aber auch darüber hinaus) nicht flächendeckend erfolgen sollte; vielmehr sollten immer auch Partien anderer Baumarten erhalten bleiben, um die damit verbundenen positiven Effekte auf die Biodiversität zu nutzen.

Da eine höhere Diversität der Betriebsformen in der Landschaft die Diversität positiv beeinflusst (AMMER et al. 2017, SCHALL et al. 2018) und sich eine Mischung von Reinbeständen der beiden Baumarten Fichte und Buche gegenüber Baumartenmischungen innerhalb eines Bestandes positiv auf die Diversität der Waldbodenvegetation auf Landschaftsebene auswirkt (HEINRICHS et al. 2020), kann es neben dem Waldumbau in Richtung gemischter Wälder mit all seinen Vorteilen (für einen Überblick vgl. z. B. KNOKE et al. 2008) gerade im Ebersberger Forst mit seiner Nähe zum Alpenrand und seinen vergleichsweise hohen Niederschlägen daher durchaus zielführend sein, einzelne Fichtenreinbestände zu erhalten. Dadurch könnte auch an ihrem Arealrand an Nadelholz gebundenen Arten (wie im vorliegenden Fall z. B. *Sphagnum quinquefarium*) zumindest mittelfristig noch ein Auskommen ermöglicht werden. Auch ENGELHARD & REIF (2004) betonen, dass sich unter Fichtenbegleitern durchaus seltene oder gefährdete Arten befinden können, die durch eine Umwandlung sämtlicher Nadelholzreinbestände in Mischbestände ggf. ihren Lebensraum verlieren würden.

Danksagung

Klaus Schreiber half bei der Durchführung der Vegetationsaufnahmen. Katrin Ketterer und Alexander Rumpel übernahmen die Bestimmung der Moose aus der Gattung *Sphagnum*. Dr. Stefan Müller-Kroehling gab fachliche Hinweise zur Humuskartierung. Der Forstbetrieb Wasserburg unterstützte die Durchführung der Studie. Prof. Dr. Wolfgang Schmidt und ein weiterer Gutachter gaben wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Manuskriptes. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

Beiträge der Autoren zum Artikel

T.K. arbeitete als Hauptakteur an allen Bereichen der Studie. B.S. unterstützte T.K. bei der Planung und Durchführung der Studie sowie der Datenauswertung. H.W. diskutierte die Ergebnisse und überarbeitete das von T.K. verfasste Manuskript. Alle Autoren trugen zur Fertigstellung des Manuskripts bei und stimmten der endgültigen Fassung zu.

ORCID iDs

Helge Walentowski  <https://orcid.org/0000-0002-0794-8377>

Anhänge

Anahng E1. Vegetationstabelle der Aufnahmen aus dem Ebersberger Forst aus dem Jahr 2020.

Supplement E1. Relevés carried out in the Ebersberger Forest in 2020.

Literatur

- AELF (AMT FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN) EBERSBERG (2011): Managementplan für das FFH-Gebiet „Ebersberger und Großhaager Forst“ (DE 7837-371), Teil II - Fachgrundlagen. – URL: https://www.lfu.bayern.de/natur/natura2000_managementplaene/7028_7942/index.htm?id=7837_371 [Zugriff am 10.02.2021].
- AMMER, C., SCHALL, P., GOSSNER, M.M. ... FISCHER, M. (2017): Waldbewirtschaftung und Biodiversität: Vielfalt ist gefragt. – AFZ/Der Wald 72: 20–25.
- AUGUSTO, L., DUPOUEY, J-L. & RANGER, J. (2003): Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. – Ann. For. Sci. 60: 823–831.
- BAYSF (BAYERISCHE STAATSFORSTEN) (2016): Naturschutzkonzept für den Forstbetrieb München. – URL: https://www.baysf.de/fileadmin/user_upload/01-ueber_uns/05-standorte/FB_Muenchen/Regionales_Naturschutzkonzept_Muenchen.pdf [Zugriff am 10.02.2021].
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. – Springer, Wien: 865 pp.
- BROCKHAUS, T. (1992): Beurteilung von Gewässern in der Stadt Chemnitz auf der Grundlage der Bioindikation. – Natur und Landschaft 76 (3): 91–99.
- BUDDE, S., SCHMIDT, W. & WECKESSER, M. (2011): Impact of the admixture of European beech (*Fagus sylvatica* L.) on plant species diversity and naturalness of conifer stands in Lower Saxony. – Waldökol. Landschaftsforsch. Naturschutz 11: 49–61.
- CAVARD, X., MACDONALD, S.E., BERGERON, Y. & CHEN, H.Y.H. (2011): Importance of mixedwoods for biodiversity conservation: Evidence for understory plants, songbirds, soil fauna, and ectomycorrhizae in northern forests. – Environ. Rev. 19: 142–161.
- DENNER, M. (2007): Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus in der Dübener Heide und im Erzgebirge auf die Bodenvegetation. Ermittlung phytozönotischer Indikatoren für naturschutzfachliche Bewertungen. – Forstwissenschaftl. Beitr. Tharandt 29: 1–377.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- DÜLL, R. & DÜLL-WUNDER, B. (2008): Moose einfach und sicher bestimmen. Ein illustrierter Exkursionsführer. – Quelle & Meyer, Wiebelsheim: 463 pp.
- DUFRENE, M. & LEGENDRE, P. (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. – Ecol. Monogr. 67: 345–366.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 1334 pp.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scr. Geobot. 18: 1–262.
- ENGEL, K. (2001): Vergleich der Webspinnen (*Araneae*) und Weberknechte (*Opiliones*) in 6 Buchen- und Fichtenbeständen Bayerns. – Arachnol. Mitt. 21: 14–31.
- ENGEL, K. & AMMER, U. (2001): Analyse und Bewertung von Umbaumaßnahmen in Fichtenbeständen anhand ökologischer Gilden der Wirbellosen-Fauna. – Forstw. Cbl. 120: 242–255.
- ENGELHARD, J. & REIF, A. (2004): Veränderungen der Bodenvegetation durch Fichtenanbau auf Standorten des Kalkbuchenwaldes. – Waldökol. online 1: 29–56.
- EWALD, J. (2000): The influence of coniferous canopies on understory vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. – Appl. Veg. Sci. 3: 123–134.
- EWALD, J. & FISCHER, A. (1993): Montane und hochmontane Waldgesellschaften am nördlichen Abfall der Benediktenwand (Bayerische Kalkalpen). – Hoppea, Denkschr. Regensb. Ges. 54: 191–300.

- FISCHER, A. (2003): Forstliche Vegetationskunde – Eine Einführung in die Geobotanik. 3. Aufl. – Eugen Ulmer, Stuttgart: 421 pp.
- FISCHER, H., BENS, O. & HÜTTL, R.F. (2002): Veränderung von Humusform, -vorrat und -verteilung im Zuge von Waldumbau-Maßnahmen im Nordostdeutschen Tiefland. – Forstw. Cbl. 121: 322–334.
- FRITZ, P. (2006): Ökologischer Waldumbau in Deutschland – Fragen, Antworten, Perspektiven. – oekom Verl.: 352 pp.
- GÄRTNER, S. (2004): Auswirkungen des Waldumbaus auf die Vegetation im Südschwarzwald. – Schriftenr. Freiburger Forstl. Forsch. 26: 1–233.
- GÄRTNER, S. & REIF, A. (2005): The response of ground vegetation to structural change during forest conversion in the southern Black Forest. – Eur. J. Forest Res. 124: 221–231.
- GAMFELDT, L., SNÄLL, T., BAGCHI, R. ... BENGTTSSON, J. (2013): Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. – Nat. Commun. 4: 1340.
- GEHLKER, H. (1976): Eine Hilfstafel zur Schätzung von Deckungsgrad und Artmächtigkeit. – Mitt. Flor.-Soz. Arbeitsgem. 20: 427–429.
- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortsbedingungen, Dynamik. – Diss. Bot. 239: 1–311.
- HEINRICHS, S., AMMER, C., MUND, M. ... SCHALL, P. (2019): Landscape-scale mixtures of tree species are more effective than stand-scale mixtures for biodiversity of vascular plants, bryophytes and lichens. – Forests 10: 73. <https://doi.org/10.3390/f10010073>.
- HEINRICHS, S., SCHALL, P., AMMER, C. FISCHER, M. & GOSSNER, M. (2020): Annahmen und Ergebnisse zur Biodiversität im Wirtschaftswald – Neues aus der Biodiversitätsforschung. – WSL Berichte, Heft 100: 15–29.
- HEINRICHS, S. & SCHMIDT, W. (2017): Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years – Appl. Veg. Sci.: 20: 271–281.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2014): 50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) - Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – Tuexenia 34: 9–38.
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. (1980): Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. – Vegetatio 42: 47–58.
- HOHNWALD, S., INDREICA, I., WALENTOWSKI, H. & LEUSCHNER, C. (2020): Microclimatic Tipping Points at the Beech-Oak Ecotone in the Western Romanian Carpathians. – Forests 11: 919. <https://doi.org/10.3390/f11090919>.
- HUUSKONENA, S., DOMISCH, T., FINÉR, L. ... VIIRIB, H. (2021): What is the potential for replacing monocultures with mixed-species stands to enhance ecosystem services in boreal forests in Fennoscandia? – For. Ecol. Manag. 479: 1–21.
- JANSEN, F. & DENGLER, J. (2008): GermanSL – Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – Tuexenia 28: 239–253.
- JERZ, H. (1993): Das Eiszeitalter in Bayern. Erdgeschichte - Gesteine - Boden. – Schweizerbart, Stuttgart: 243 pp.
- KNOKE, T., AMMER, C., STIMM, B. & MOSANDL, R. (2008): Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. – Eur. J. Forest Res. 127: 89–101.
- KRAFT, A. & HOBOM, C. (2004): Zur Pflanzenarten-Vielfalt ausgewählter Laubwaldgesellschaften in Norddeutschland auf der Grundlage synusialer Erhebungen. – Tuexenia 24: 177–189.
- KREBS, C.J. (1989): Ecological Methodology. – Harper & Row, New York: 654 pp.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M.J. (2011): PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Ver. 6. MjM Software. – Gleneden Beach, Oregon, USA.
- MEYER, P. & SCHMIDT, M. (2008): Aspekte der Biodiversität von Buchenwäldern – Konsequenzen für eine naturnahe Bewirtschaftung. – Beitr. NW-FVA 3: 159–192.
- MLUV BRANDENBURG (Ed.) (2005): BMBF-Forschungsverbund „Zukunftsorientierte Waldwirtschaft“: Ökologischer Waldumbau im nordostdeutschen Tiefland. – Eberswalder Forstl. Schriftenr. 23: 1–142.
- NAAF, T. & WULF, M. (2010): Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. – Biol. Conserv. 143: 848–855.
- PFADENHAUER, J. (1997): Vegetationsökologie – ein Skriptum. 2. Aufl. – IHW-Verl.: 448 pp.
- PIELOU, E.C. (1966): The measurement of diversity in different types of biological collections. – J. Theor. Biol. 13: 131–144.

- PIK (POTSDAM-INSTITUT FÜR KLIMAFOLGENFORSCHUNG) (2009): Klimadaten und Szenarien für Schutzgebiete: Bundesland wählen. – URL: http://www.pik-potsdam.de/~wrobel/sg-klima-3/nav_bl.html [Zugriff am 31.01.2021].
- PLACHTER, H. (1989): Zur biologischen Schnellansprache und Bewertung von Gebieten. – Schr.-R. Landschaftspf. Naturschutz 29: 107–135.
- PRACH, J. & KOPECKÝ, M. (2018): Landscape-scale vegetation homogenization in Central European sub-montane forests over the past 50 years. – Appl. Veg. Sci. 21: 373–384.
- REHFUESS, K.E. (1990): Waldböden. Entwicklung, Eigenschaften und Nutzung. 2. Aufl. – Parey, Hamburg: 294 pp.
- REINECKE, J., KLEMM, G. & HEINKEN, T. (2014): Vegetation change and homogenization of species composition in temperate nutrient deficient Scots pine forests after 45 years. – J. Veg. Sci. 25: 113–121.
- SCHALL, P., GOSSNER, M., HEINRICH, S. ... AMMER, C. (2018): The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. – J. Appl. Ecol. 55: 267–278.
- SCHALL, P., HEINRICH, S., AMMER, C. ... GOSSNER, M. (2020): Can multi-taxa diversity in European beech forest landscapes be increased by combining different management systems? – J. Appl. Ecol. 57:1363–1375.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U. & EWALD, J. (Eds.) (2011): Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. – BfN-Skripten 299: 1–111.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, N.J. (1988): Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2. Aufl. – McGraw-Hill Book Comp., New York: 399 pp.
- SPONHOLZ, H.K. (1975): Ebersberger Forst, Geschichte und Gegenwart. – H. Kliempt KG, Ottenhofen/Mkt. Schwaben: 96 pp.
- TREUTLEIN, U. & ACHHAMMER, C. (2018): Waldumbauoffensive 2030 – Bayern weitet Waldumbauprogramm aus. – LWF aktuell 3: 6–9.
- VON TEUFFEL, K., BAUMGARTEN, M., HANEWINKEL, M., KONOLD, W., SAUTER, U.H., SPIECKER, H. & VON WILPERT, K. (Eds.) (2005): Waldumbau für eine zukunftsorientierte Waldwirtschaft – Ergebnisse aus dem Südschwarzwald. – Springer, Berlin: 422 pp.
- 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. (2016): Die Vegetation als Ausdruck des Standortes. – In: AK STANDORTSKARTIERUNG IN DER ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG (Eds.): Forstliche Standortsaufnahme, 7. Aufl.: 221–272. IHW-Verl., Eching bei München.
- WALENTOWSKI, H., FISCHER, A., KÖLLING, C., TÜRK, W., RUMPEL, A. & EWALD, J. (2020): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. 4. überarb. Aufl. – Geobotanica-Verl., Freising: 464 pp.
- WALENTOWSKI, H., GULDER, H.J., KÖLLING, C., EWALD, J. & TÜRK, W. (2001): Die regionale natürliche Waldzusammensetzung Bayerns. – LWF Wissen 32: 1–99.
- WAUER, A. & KLEMM, H.-J. (2020): Klimawandel aus Nord(west)en! – Ergebnisse der WZE 2019 in Bayern zeigen Nord-Süd-Gefälle der Schäden. – LWF aktuell 2: 26–29.
- WECKESSER, M. (2003): Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt. – Diss., Math.-Nat. Fakultät, Georg-August-Univ. Göttingen. Cu-villier, Göttingen: 157 pp.
- WECKESSER, M. & SCHMIDT, W. (2007): Nitrogen net mineralization in mixed and pure stands of European beech (*Fagus sylvatica*) and Norway spruce (*Picea abies*) in the Solling-Hills (Lower Saxony). – Forstarchiv 78: 41–45.
- ZERBE, S. (1993): Fichtenforste als Ersatzgesellschaften von Hainsimsen-Buchenwäldern. Vegetation, Struktur und Vegetationsveränderungen eines Forstökosystems. – Ber. Forschungszentr. Waldökosyst. 100: 173 pp.
- ZERBE, S. (1994): Das *Galio hircynici-Culto-Piceetum* als Fichten-Forstgesellschaft bodensaurer Waldstandorte im deutschen Mittelgebirgsraum. – Tuexenia 14: 73–81.

