

Technische Universität München
Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt
Department für Ökologie - Fachgebiet Waldernährung und Wasserhaushalt

**Wurzelentwicklung, Ernährung, Mykorrhizierung und “positive
Kleinstandorte” der Fichtenverjüngung (*Picea abies* [L.] Karst.)
auf Schutzwaldstandorten der Bayerischen Kalkalpen**

Roland Baier

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für
Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München zur Erlangung
des akademischen Grades eines

Doktors der Forstwissenschaft
(Dr. rer. silv.)
genehmigten Dissertation.

Vorsitzender:

Univ.-Prof. Dr. R. Mosandl

Prüfer der Dissertation:

1. Univ.-Prof. Dr. A. Göttlein
2. Univ.-Prof. Dr. U. Ammer
3. Ao. Univ.-Prof. Dr. K. Katzensteiner, Universität für Bodenkultur Wien/Österreich

Die Dissertation wurde am 02.11.2005 bei der Technischen Universität München eingereicht
und durch die Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung
und Umwelt am 24.01.2006 angenommen.

„Der Unterschied des ursprünglichen Waldzustandes (sogenannten Urwaldes) und des künstlichen, durch die Cultur erzeugten, oder überhaupt unter menschlicher Einwirkung stehenden, ist ebenso wie für die Geschichte der Vegetation, als für deren Form von großer Bedeutung“ (Sendter 1854).

Vorwort

Diese Studie wurde dankenswerter Weise vom Bayerischen Staatsministerium für Landwirtschaft und Forsten finanziert. Die zugrundeliegenden Einzelstudien beschäftigen sich mit den ökophysiologischen Ursachen der bisher oft gescheiterten künstlichen Verjüngung der Baumart Fichte auf den für Schutzwaldsanierungsflächen typischen Mull-Rendzinastandorten im Dolomitgebiet der Bayerischen Kalkalpen.

Die Arbeit besteht aus zwei Teilen: Der Teil A fügt in einer Synthese alle wichtigen Einzelaspekte der vier im Teil B anliegenden, eigenen Publikationen zusammen. Zusätzlich werden Daten zur Wurzelentwicklung und einem Teilaspekt der Mykorrhizierung vorgestellt und diskutiert. Im Teil A werden insbesondere folgende Fragen beantwortet: i) Wie ist die Wurzelentwicklung, Ernährung und Mykorrhizierung der Fichtenverjüngung (*Picea abies* [L.] Karst.) auf ausgewählten Schutzwaldstandorten der Bayerischen Kalkalpen zu beurteilen und welche "positiven Kleinstandorte" nutzt die Fichtennaturverjüngung? ii) Was sind die Hauptgründe für die beobachteten Wuchsstockungen der Fichte auf degradierten Dolomitstandorten? iii) Was kann hieraus für die Forstpraxis bezüglich der künftigen Verjüngung der Fichte auf Schutzwaldstandorten abgeleitet werden?

Der Teil B beinhaltet schließlich die vier Publikationen: Publikation I "Baier R, Ettl R, Hahn C, Göttlein A (2005) Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on different seedbeds of the Bavarian Limestone Alps – a bioassay" ist bei der Zeitschrift *Annales of Forest Science* zur Publikation angenommen. Publikation II "Baier R (2004) Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen – Ergebnisse eines Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen" ist bereits in der *Schweizerischen Zeitschrift für das Forstwesen* gedruckt. Publikation III "Baier R, Ingenhaag J, Blaschke H, Göttlein A, Agerer R (2005) Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in top soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps ist bei *Mycorrhiza* zur Veröffentlichung angenommen und Publikation IV "Baier R, Meyer J, Göttlein A (2005) Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps" ist beim *European Journal of Forest Research* im Druck.

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	I
Zusammenfassung	VII
Abstract	XI
TEIL A: Synthese	1
1. Einleitung	1
2. Ökologische Grundlagen und derzeitiger Kenntnisstand zur Fichtenverjüngung auf Schutzwaldstandorten	4
2.1. Schutzwaldsanierung in den Bayerischen Kalkalpen	4
2.2. Klima	5
2.3. Geologie	7
2.4. Bodenbildung und Systematik der Humusformen	9
2.4.1. <i>Mineralböden</i>	10
2.4.2. <i>Organische Auflagen</i>	11
2.4.3. <i>Humusformensystematik</i>	14
2.5. Ökologische Eigenschaften der Böden und Baumernährung	17
2.6. Waldgeschichte und heutige Vegetationsdynamik	20
2.6.1. <i>Waldgeschichte</i>	20
2.6.2. <i>Heutige Vegetationsdynamik</i>	21
2.7. Nutzungsgeschichte, Standorts- und Vegetationsveränderungen	22
2.7.1. <i>Nutzungsgeschichte</i>	23
2.7.2. <i>Standortsveränderungen</i>	25
2.7.3. <i>Vegetation und deren Veränderungen</i>	29
2.8. Verjüngungsökologie und künstliche Verjüngung der Fichte	30
2.8.1. <i>Naturverjüngung</i>	30
2.8.2. <i>Künstliche Verjüngung der Fichte</i>	33
2.9. Wissensbasis für weiterführende Studien	39
3. Ziel der Arbeit und konzeptionelles Vorgehen	41
3.1. Ziel der Arbeit	41
3.2. Konzeptionelles Vorgehen – Haupt- und Detailfragen	41
4. Material und Methoden	45
4.1. Untersuchungsflächen	45

4.2.	Untersuchungsansätze	48
4.2.1.	<i>Wurzelentwicklung und Verteilung im Boden</i>	48
4.2.2.	<i>Ernährung und Biomasseentwicklung</i>	48
4.2.3.	<i>Mykorrhizierung</i>	50
4.2.4.	<i>Verjüngungsnischen der Naturverjüngung</i>	51
4.3.	Analytische Methoden	51
4.3.1.	<i>Wurzeluntersuchungen</i>	51
4.3.2.	<i>Bodenuntersuchungen</i>	53
4.3.3.	<i>Ernährungskennwerte</i>	54
4.3.4.	<i>Mykorrhizierung</i>	55
4.4.	Statistik	56
5.	Ergebnisse	59
5.1.	Wurzelentwicklung	59
5.2.	Horizontale Verteilung der Mykorrhizen auf Sanierungsflächen	62
5.2.1.	<i>Biomasse und Ernährung</i>	63
5.2.2.	<i>Mykorrhizierung</i>	66
6.	Diskussion	71
6.1.	Wurzelentwicklung und Verteilung im Boden	71
6.2.	Ernährung und Biomasseentwicklung	75
6.2.1.	<i>Bewertung der Bodeneigenschaften</i>	75
6.2.2.	<i>Einfluß von Wachstumssubstrat und Kleinstandort</i>	76
6.2.3.	<i>Möglichkeiten und Grenzen von Düngemaßnahmen</i>	83
6.3.	Mykorrhizierung	86
6.3.1.	<i>Vertikale Verteilung in den Bodenhorizonten</i>	86
6.3.2.	<i>Horizontale Verteilung auf Sanierungsflächen</i>	88
6.4.	Verjüngungsnischen der Fichtennaturverjüngung	95
7.	Resümee	98
8.	Empfehlungen für die Forstpraxis	103
8.1.	Altbestände auf flachgründigen Dolomitstandorten	103
8.2.	Sanierungsflächen auf flachgründigen Dolomitstandorten	105
9.	Forschungsanregungen	109
	Literatur	111

TEIL B: Liste der Publikationen	125
Publikation I	125
Baier R, Ettl R, Hahn C, Göttlein A (2005) Early development and nutrition of Norway spruce (<i>Picea abies</i> [L.] Karst.) seedlings on different seedbeds of the Bavarian Limestone Alps – a bioassay. (<i>Annales of Forest Science</i> ; zur Publikation angenommen)	
Publikation II	155
Baier R (2004) Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte (<i>Picea abies</i> [L.] Karst.) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen – Ergebnisse eines Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen. (gedruckt in der <i>Schweizerischen Zeitschrift für das Forstwesen</i> 155 (9), S. 378-391.)	
Publikation III	195
Baier R, Ingenhaag J, Blaschke H, Göttlein A, Agerer R (2005) Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in top soil horizons of a young Norway spruce (<i>Picea abies</i> [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps. (<i>Mycorrhiza</i> ; zur Publikation angenommen)	
Publikaton IV	219
Baier R, Meyer J, Göttlein A (2005) Regeneration niches of Norway spruce (<i>Picea abies</i> [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. (<i>European Journal of Forest Research</i> ; im Druck)	
Danksagung	249

Zusammenfassung

Die Fichte ist eine in naturnahen Wäldern weit verbreitete und aufgrund ihrer wintergrünen Krone eine bedeutende Schutzwaldbaumart der Bayerischen Kalkalpen. Daher nimmt die Fichte mit rd. 30% den größten Anteil unter den seit 1987 im Rahmen der Schutzwaldsanierung ausgebrachten Bäumen ein. Auf flachgründigen, südexponierten Dolomit-Rendzinen mit Mull-Humus zeigen die gepflanzten Fichten jedoch eine extrem geringe Vitalität und Wuchsstockungen ohne positive Entwicklungstendenz. Damit konnte hier mit der Baumart Fichte das langfristige Sanierungsziel nicht erreicht werden und es stellen sich Fragen nach Gegenmaßnahmen und der zukünftigen Verwendung der Fichte. Die vorliegende Arbeit hatte daher das Ziel, die wichtigsten ökophysiologischen Faktoren, die zu diesem Phänomen führen zu identifizieren und Handlungsempfehlungen für die Forstpraxis abzuleiten.

Hierzu wurden auf insgesamt 12 Sanierungsflächen und in Schutzwäldern Untersuchungen an jungen gepflanzten und naturverjüngten Fichten durchgeführt. Typische, degradierte Sanierungsflächen mit Mull-Humus, aber auch naturnahe Waldzustände mit weitgehend ungestörten Moder-Humusformen wurden dabei in das Flächenkonzept einbezogen. Die Wurzelentwicklung wurde anhand von Wurzelgrabungen und Bildanalyseverfahren, sowie okular beurteilt. Untersuchungen zur Ernährung umfaßten Bodenanalysen, Nadelanalysen und die Erhebung von Biomassedaten sowohl an Keimlingen, die gezielt auf Problemböden angezogen wurden, als auch an Fichten auf Sanierungsflächen. Darüber hinaus wurden die Anatomotypen von Mykorrhizen bestimmt und erstmals die Verteilung von Explorationstypen in verschiedenen Bodenhorizonten und auf verschiedenen Kleinstandorten von Sanierungsflächen untersucht. Mykorrhizauntersuchungen fanden zudem an frischen Baumschulcontainerpflanzen statt. Zusätzlich wurden wichtige Umweltfaktoren in Bergmischwäldern erhoben und deren Bedeutung für "positive Kleinstandorte" bzw. Verjüngungsnischen der Naturverjüngung bestimmt.

Entsprechend der insgesamt geringeren Biomasseentwicklung, waren die Wurzeln der gepflanzten Bäume auf Mull-Rendzinen etwa 4-5 mal leichter und kürzer und zeigten daher eine weit geringere Bodenerschließung als jene von gepflanzten Fichten auf Rendzinen mit sauren Moderauflagen. Vermutlich wirkte das ungünstige bodenchemische Milieu des Mineralbodens in Mull-Rendzinen (hohe pH-Werte, geringe Nährelementverfügbarkeit) als physiologische Barriere, welche das Auswurzeln der im sauren Substrat angezogenen Container-Bäume behinderte. Aufgrund der ernährungsphysiologisch günstigen Bedingungen

im mächtigen Auflagehumus befand sich dort die höchste Feinstwurzeldichte. Anzuchtbedingte starke bis extreme Hauptwurzeldeformationen traten an 45-55% der untersuchten Bäume, unabhängig von den Standortsbedingungen am Pflanzort, auf. Zudem waren die hangseitigen Wurzelgesamtlängen (für Durchmesser >5 mm) kürzer als die der talseits austreichenden Wurzeln. Dies könnte langfristig die Stabilität von Sanierungsaufforstungen im Hinblick auf Schneebewegungen gefährden.

Sowohl die Keimlinge auf Ah-Horizonten als auch gepflanzte und naturverjüngte Fichten auf Mull-Rendzinen zeigten geringe Gesamtbiomassen (für die Keimlinge) bzw. Nadelmassen und damit eine insgesamt geringe Vitalität. Trotz der Konzentrationseffekte in den kleinen Nadeln, ergab sich für Fichten auf Mull-Rendzinen starker, bodenbedingter N-, P-, häufig Mn- und seltener K-Mangel. Aufgrund niedriger Nadelmassen war die interne Nährelementspeicherung gering und der Triebgrößenzuwachs dementsprechend niedrig. Höhere N-Gesamtgehalte und leichter mineralisierbare N-Formen in den organischen Auflagen von Rendzinen führten zu einer günstigeren N-Verfügbarkeit. Humusaufgaben wiesen außerdem höhere Gehalte an extrahierbarem P und K auf als die Mineralböden. Bei saurem pH-Wert und einem engeren (Ca+Mg)/K-Verhältnis und damit abnehmendem Ionenantagonismus für K in den Humusaufgaben war dort die P- und K-Verfügbarkeit höher. Außerdem stieg die Mn-Verfügbarkeit an. Keimlinge und Naturverjüngungsfichten auf mächtigen, sauren Humusaufgaben waren daher bei einer höheren Nährelementverfügbarkeit und mit größeren Gesamtbiomassen (Keimlinge) bzw. Nadelmassen vitaler als die Vergleichskollektive auf Mineralböden. Bei größeren Nadeln zeigten Fichten auf organischen Auflagen bereits abgeschwächten N- und P-Mangel, seltener K- und Mn-Mangel. Ihre Zuwächse waren aufgrund der Möglichkeit einer Verlagerung aus dem größeren Nährstoffpool im Speicherparenchym höher. Besonders günstig hinsichtlich der Ernährung und der Biomasseentwicklung von Keimlingen erwies sich stark zersetztes Totholz. Nach Düngemaßnahmen zeigte die Fichte nur eine kurzzeitige Reaktion im Triebgrößenzuwachstum und in der Erhöhung der Nadelspiegelwerte. Die Düngereaktion war zudem bei vitaleren Bäumen auf Moderaufgaben größer.

In Moder-Rendzinen befanden sich die meisten Mykorrhizen in der organischen Auflage. Ordinationsverfahren zeigten eine spezifische vertikale Verteilung der Mykorrhizagattungen und ihrer Explorationstypen in Abhängigkeit von bodenchemischen Eigenschaften der untersuchten Horizonte. So bevorzugte die Art *Cenococcum geophilum* den Auflagehumus, während *Lactarius* spp., *Tomentella* spp. und *Craterellus tubaeformis* häufiger im Mineralboden vorkamen. *C. geophilum* war aufgrund der hohen Konkurrenzkraft unter diesen

Umweltbedingungen die dominante Art. Die short-distance Explorationstypen fanden sich v.a. in der organischen Auflage, wohingegen contact und medium-distance Typen den Ah-Horizont bevorzugten. Diese räumliche Differenzierung der Gattungen und der Explorationstypen war mit hoher Wahrscheinlichkeit auf die unterschiedliche Sensitivität gegenüber Umweltfaktoren und auf verschiedene Strategien der Nährstoffakquisition der Mykorrhizen zurückzuführen. Auflagehumusverlust und Humusformenänderung kann daher zu einer Änderung der Mykorrhizazönose führen. Die frisch aus der Baumschule stammenden, im Container angezogenen und optimal ernährten Fichten zeigten einen hohen Mykorrhizierungsgrad, jedoch lediglich mit einem einzigen Mykorrhizotyp. Dieser wird vermutlich innerhalb kurzer Zeit nach dem Verpflanzen von besonders konkurrenzkräftigen Mykorrhizen der Sanierungsflächen verdrängt. Fichten einer Windwurflläche konnten vermutlich noch die standortsangepaßten Mykorrhizen des Altbestandes übernehmen und zeigten aufgrund der aktuell hohen Mineralisation des Humus sehr gute Ernährungskennwerte und Zuwächse, einen hohen Mykorrhizierungsgrad und sehr gleichmäßige Anteile der drei Explorationstypen contact, short-distance und medium-distance. Fichten auf Sanierungsflächen mit Mull-Humus und auf Tangel-/Moderauflagen zeigten trotz bestehender Unterschiede in Ernährung und Zuwachs keine nachweisbare Differenzierung bezüglich der erhobenen Mykorrhizakennwerte.

Mit Hilfe einer binär-logistischen Regressionsanalyse konnte gezeigt werden, dass die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Fichtenanwuchs in montanen, südexponierten Bergmischwäldern von mehreren wichtigen Umweltfaktoren bestimmt wird. Daher kam an besonders günstigen Verjüngungsnischen die Naturverjüngung bereits im Montanbereich in Rotten vor. Als besonders vorteilhaft für die Verjüngung erwiesen sich Hindernisse und rauhe Oberflächen, die den Schneebewegungen entgegenwirken. Die Wahrscheinlichkeit von Fichtenanwuchs nahm dagegen bei geringmächtigen (<3 cm) Humusauflagen ab. Totholz trat selten auf (v.a. in Form alter Stöcke), wurde jedoch immer von Fichtenverjüngung eingenommen. Der Deckungsgrad des Säurezeigers Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*) nahm mit der Mächtigkeit des Auflagehumus zu.

Aus dieser Arbeit ergeben sich insgesamt folgende ökophysiologische Konsequenzen für gepflanzte Fichten auf degradierten Sanierungsflächen: Nach optimaler Ernährung und Anzucht in einem sauren Substrat wird die Fichte in einen basischen Ah-Horizont mit geringer Nährelementverfügbarkeit und neuen, unter den extremen Umweltbedingungen besonders konkurrenzkräftigen, Mykorrhizen verpflanzt. Bodenbedingte Nährelementmängel, absterbende "Pflanzgartenmykorrhizen" und eine wahrscheinlich geringe Tendenz, in das

basische Milieu der Ah-Horizonte auszuwurzeln, führen zu einem irreversiblen physiologischen Streß. Wegen der ungenügenden Nachlieferung von Nährelementen aus dem Boden werden diese im Baum zum Großteil aus dem erst gering ausgebildeten Speicherparenchym (v.a. aus alten Nadeln) in die jährlich neu gebildete Biomasse verlagert. Nach dem Verpflanzen auf die Sanierungsfläche nimmt der Zuwachs zunächst kontinuierlich ab, wobei nach meist 3-4 Jahren, bei dann weitgehend erschöpftem, internem Nährelementdepot (es sind nur noch 2-3 Nadeljahrgänge erhalten), die Wuchsstockung einsetzt. Mit den nur noch geringen Zuwächsen, ihrer Kleinnadeligkeit und dem damit insgesamt geringen Nährelementbedarf sichern sich diese kniehohen Pflanzen im "Hungerstadium" dann für mehrere Jahre das Überleben unter den extremen Umweltbedingungen, ohne sich positiv entwickeln zu können. Selbst im Schutz von Verbauungen oder durch Düngemaßnahmen ist eine Erholung kaum möglich. Abgesehen von wenigen Kleinstandorten ist daher die Klimaxbaumart Fichte auf den flachgründigen, gering bis unbestockten Schutzwaldsanierungsflächen im Hauptdolomitgebiet mit Mull-Rendzinen nicht mehr standortgemäß. Um wieder den Klimaxwald mit Fichte zu erhalten, sind längere, sekundäre Sukzessionsstadien mit Pionierbaumarten, Humusaufbau und Regeneration angepaßter Mykorrhizen notwendig.

Für die Forstpraxis wird daher empfohlen auf degradierten Sanierungsflächen mit Mull-Rendzinen in Zukunft auf die Fichte weitgehend zu verzichten und diese statt dessen durch Pionierbaumarten (Kiefer, Lärche und Latsche) zu ersetzen. Für einen schnellen Auflagehumusaufbau sollten diese Vorwälder möglichst dicht begründet werden. Kleinstandorte zur künstlichen Verjüngung der Fichte beschränken sich auf humusreiche Partien (Heidelbeere als Zeigerpflanze) um alte Stöcke. Die Düngung (NPK-Kopfdüngung) ist am wirkungsvollsten an vitalen Fichten bei naturnahen Humusformen. Dagegen ist diese wenig sinnvoll bei Fichten auf Mull-Rendzinen mit Wuchsstockungen, insbesondere dann, wenn kein Bestandesschluß zu erwarten ist. Absterbende, rd. 50-100 jährige Fichtenbestände sollten ebenso mit Pionieren umgebaut werden. Altbestände auf flachgründigen Rendzinen mit intakten Humusformen und daher noch günstigen Voraussetzungen für die Verjüngung der Fichte sollten möglichst in Verjüngung genommen werden. Dies gilt v.a. für die sehr labilen Fichtenreinbestände. Für eine standortstypische Mykorrhizierung und zur Vermeidung von Nährstoffverlusten sollten Kalamitätsflächen möglichst schnell und flächig bestockt und die vorhandene Naturverjüngung geschont werden.

Abstract

Norway spruce is a widespread tree species in mountainous vegetation types and within protection forests, it is of importance in reducing snow movement due to its dense and green crown during wintertime. Therefore, with approx. 30% spruce, comprises the greatest percentage of young trees planted since 1987 on protection forest sites of the Bavarian Limestone Alps. However, artificially regenerated spruces in south exposed reforested areas, which are characterised by shallow soils derived from dolomite (rendzic leptosols, "rendzinas") with "Mull"-humus forms, have extremely low vitality, low growth rates, and no tendencies of recovery. Hence, on such redevelopment areas, the long-term aim to regenerate spruce is not fulfilled and questions about countermeasures and the suitability of spruce for the reforestation of such sites arise. Therefore, the objectives of the present work were to identify the most important eco-physiological factors which cause this phenomenon and to make recommendations for the forestry practice.

For this study, investigations were carried out on 12 protection forest sites with young planted and naturally regenerated spruces. Therefore, degraded protection forest sites with "Mull" humus and near-to-nature forests with unaltered "Moder" humus forms were included in the study. The root development was determined by means of root excavations and picture analysis as by eyepiece. Investigations of tree nutrition included soil analyses, needle analyses and the determination of biomass data, both from seedlings which were planted in problem soils, and from spruces on protection forest sites. The anatomotypes of mycorrhizae were determined, and the vertical distribution of exploration types in soil horizons and on different micro-sites of protection forest sites was studied for the first time. Moreover, mycorrhizal analyses were carried out on fresh containerised nursery-spruces. Important environmental factors were recorded in mixed-mountain-forests and their importance for "positive micro-sites" of the natural regeneration (saplings) determined.

The root weights of planted spruces on "Mull"-rendzinas were about 4-5 times lower and root lengths were shorter and, showed less intensive soil penetration than roots of spruces planted on rendzinas with thick acid "Moder" humus forms. The unfavourable chemical environment of the mineral soils of "Mull"-rendzinas presumably acted as a physiological barrier and hindered root development of the originally containerised spruces grown in acid substrates. On account of the relative high nutrient availability, and therefore of the favourable conditions in the thick organic layers, the highest fine root density was found there. Due to the nursery conditions, heavy to extreme primary root deformations were observed in 45-55% of

all examined trees, independent of the soil properties of the planting site. Moreover, the overall root lengths (diameters >5 mm) on the up-slope side of the trees were shorter than those of roots orientated to the down-slope side. In the long-run, this could endanger the stability of afforested redevelopment areas against snow movement.

Both the seedlings on Ah horizons and the planted as well as the naturally regenerated spruces on “Mull”-rendzinas showed limited biomass development (for the seedlings) and/or needle weights and therefore a low overall vitality. Despite concentration effects in the small needles, the spruces on “Mull”-rendzinas showed heavy nutrient deficiencies especially for N, P, Mn, and rarely for K. On account of the low total needle masses, their internal nutrient stores were small and correspondingly the shoot increments were low. Higher N-concentrations and more easily decomposable N-forms in the organic layers would lead to an enhanced N-availability. In addition, organic layers were characterised by higher contents of extractable P and K than the mineral soils. Due to acid pH-values and a decreasing (Ca+Mg)/K ratio and therefore a decreasing ion-antagonism for K, P- and K-availability was higher in organic layers. In addition, the Mn-availability increased in organic layers. Thus, seedlings and naturally regenerated plants on thick, acid organic layers showed a higher vitality and possessed a higher total biomass (seedlings) and needle mass than spruces on “Mull”-rendzinas. Moreover, their larger needles indicated a less pronounced deficiency of N, P, and rarely of K and of Mn and their shoot increments were higher on account of the ability to translocate nutrients from the higher nutrient pool in the parenchyma. In addition, highly decayed deadwood was very favourable with regard to the nutrition and the biomass development of the seedlings. Manuring measures resulted only in a short-term increase of needle nutrient concentrations and growth rates. Moreover, the manuring effects were more marked on vital trees growing on “Moder” sites.

The abundance of ectomycorrhizae (ECM) was highest in the organic soil layers of “Moder”-rendzinas compared to the mineral soil horizons. The ordination of the ECM communities and of the exploration types revealed segregation in dependency on differences in soil horizon properties. While *Cenococcum geophilum* preferred the organic soil layers, *Lactarius* spp., *Tomentella* spp., and *Craterellus tubaeformis* were generally most abundant in the mineral soil horizons. *C. geophilum* was the predominant species, possibly due to enhanced competitiveness under the prevailing site conditions. The short-distance exploration types preferentially colonised the organic soil layer, whereas the contact types together with medium-distance types were primarily associated with the underlying A-horizons. The spatial niche differentiation of ECM genera and exploration types was probably caused by the soil

horizon specific physico-chemical properties and the eco-physiological strategies for nutrient utilization by the ECM. Therefore, it appears likely that a shift in humus forms induced by clearcuttings would have long lasting impacts on ECM community structure. The fresh, containerised nursery spruces showed a high degree of mycorrhization, but only with one ECM type. This ECM type would probably be replaced within a short time after transplanting, especially due to very competitive ECM on degraded protection forest sites. Spruces regenerated after storm events were presumably able to take over the site-adapted ECM of the mature stand and, due to the high mineralisation of humus layers, had good nutritional status and increments, a high degree of mycorrhization, and very regular portions of the three exploration types: contact, short-distance and medium-distance. In spite of existing differences in nutrition and growth, spruces on degraded protection forest sites with "Mull" humus forms and on thick organic "Tangel/Moder" layers showed no provable differentiation in ECM characteristics.

A binary logistic regression analysis revealed that the spruce sapling establishment probability in mountainous, south exposed, mixed-mountain-forests is determined by different important site factors. Therefore, natural regeneration occurred mostly in clusters at positive regeneration niches. More spruce saplings were found near hindrances and on rough surfaces than would be expected from a random occurrence of saplings. These microsite types may have certain characteristics, such as protection against snow gliding, that promote spruce establishment. On the other hand, the sapling establishment decreased on thin humus layers (<3 cm). Decayed dead wood was scarce in mountain forests, but was favoured by spruce saplings. The coverage of bilberry (*Vaccinium myrtillus*) as an indicator species for acidic soil conditions increased with the thickness of organic layers.

From the present work, the following eco-physiological consequences for spruces planted on degraded protection forest sites can be deduced: After optimal nutrition and acidic growing substrates in the nursery, the spruce is transplanted into a basic Ah horizon with impaired nutrient availability. Soil-induced nutrient deficiencies, the die-back of "nursery-ECM" and hindered root development may lead to nonreversible physiological stress. Because of the insufficient availability of nutrients from the soil, these nutrients are translocated from the small developed parenchyma (presumably old needles) into newly formed biomass. After transplanting, increments decrease continuously and, in most cases, within 3-4 years the increments decline following the exhaustion of the nutrient depot (stored in the 2-3 remaining needle age-groups). With the small increments, small needles, and therefore low nutrient requirement, these knee-high plants in the "hunger stage" can survive for several years under

extreme environmental conditions. Even with protection of obstacles or through manuring measures, recovery is not possible. Therefore, spruce as a climax species is not appropriate for the site conditions in degraded protection forest sites on dolomite with “Mull”-rendzinas. In contrast, succession stages with pioneer tree species, which build-up thick organic layers and the regeneration of site-adapted ECM would result in a climax forest with spruce.

For forestry practice on degraded protection forest sites with “Mull”-rendzinas, it is recommended to abandon spruce for reforestation measures in the future and to use densely planted pioneer species (pine, larch, and mountain pine) instead. Artificial regeneration of spruce should be limited to micro-sites with thick organic layers (bilberry as an indicator species) around old stumps. Fertilising (NPK head fertilising) is most effective for vital spruces in the case of unaltered thick humus forms. On the other hand, manuring is not reasonable in cases with poorly growing spruces on “Mull”-rendzinas without an expected closing of the canopy. Declining spruce stands (approx. 50-100 years) on such sites should be converted equally with pioneer species. Old stands on shallow rendzinas with intact humus forms and favourable preconditions for the regeneration of spruce should be regenerated within a short time. This holds especially for the very labile pure spruce stands. For the protection of the site-adapted ECM and to avoid nutrient losses, calamity sites should be regenerated as fast as possible, in particular with respect to the existing natural regeneration.

TEIL A: Synthese

1. Einleitung

Montane Bergwälder der Alpen sind seit der Bronzezeit vom Menschen besiedelt und zumindest seit dem Mittelalter intensiv durch Weidewirtschaft und später zusätzlich durch Holznutzungen überprägt (Küster 1995). Hierdurch unterscheiden sich die Wälder der Alpen deutlich von außereuropäischen, erst in post-kolumbianischer Zeit besiedelten alpinen Ökosystemen. Unsere heutigen Schutzwälder sind daher mehr oder weniger stark vom Menschen beeinflusste Sekundärwälder (Kräuchi et al. 2000).

Während bis heute die Bedeutung der Schutzwälder für die Holzproduktion im Vergleich zur frühen Neuzeit kontinuierlich abnahm, stieg gleichsam mit dem Bevölkerungswachstum die Relevanz der Alpen als Siedlungs-, Wirtschafts- und Erholungsraum, sowie als wichtiges Reservoir für Wasser und für die biologische Diversität (Nagy et al. 2003). Im gleichen Zug traten, v.a. nach Extremereignissen im frühen 19. Jahrhundert, die vielfältigen Schutzfunktionen der Bergwälder vor Naturkatastrophen verstärkt in den Vordergrund (Kräuchi et al. 2000).

Mit Beginn der Waldschadensdiskussion zu Beginn der 80'er Jahre des letzten Jahrhunderts stieg zunehmend die Besorgnis in der Öffentlichkeit und im wissenschaftlichen Fachpublikum über den zukünftigen Schutzerfüllungsgrad bayerischer Bergwälder. Dies war insbesondere bedingt durch die oftmals sehr mangelhafte Verjüngungssituation in Verbindung mit Überalterung und sehr hohen Kronenverlichtungsgraden (Gampe 1989, Mettin 1977). In der Folge begann ab 1984 das Schutzwaldsanierungsprogramm der Bayer. Staatsforstverwaltung und wurden begleitend zahlreiche Forschungsprojekte z.B. zum Einfluß von Beweidung, zur Verjüngung des noch geschlossenen Bergmischwaldes und zur Wirkung von Verbauungen initiiert (Ammer 1990, Liss 1990, Mosandl 1984).

Die Untersuchungen zu Waldschäden und hierbei auch zur Ernährungssituation in älteren Fichtenbeständen konzentrierten sich aus heutiger Sicht auf Sekundärwaldgesellschaften, die durch menschliche Nutzung und bereits veränderte Standortseigenschaften überprägt waren (Liu et al. 1995, Bosch 1986). Obschon eine von Mößmer (1986) durchgeführte Großrauminventur den Schwerpunkt der Vitalitätseinbußen der Fichte auf Hauptdolomitstandorten zeigte, konnten erst in jüngster Vergangenheit standortsstratifizierte Ansätze einen Zusammenhang zwischen den Bodeneigenschaften und der Baumvitalität bzw.

der Ernährungssituation in kalkalpinen Wäldern belegen (Ewald 2005, Ewald et al. 2000, Haupolter 1997a).

Die Hauptaktivität im heutigen Schutzwaldmanagement liegt in der Stabilisierung dieser Wälder, insbesondere durch Verjüngungsmaßnahmen. Hierbei besteht Übereinstimmung, dass waldbauliche Aktivitäten mit natürlichen Prozessen im Einklang stehen müssen und diese weitgehend nachahmen sollten (Kräuchi et al. 2000, Ott et al. 1997). Während nun für technische Maßnahmen eine Reihe von Empfehlungen vorliegen (BStELF 1997, Mößner et al. 1994, Schönenberger et al. 1990) und auch der negative Einfluß von Schalenwild auf die Waldverjüngung vielfach belegt ist (z.B. Ammer 1996a, Liss 1990), wurde den ökophysiologischen Zusammenhängen bei der Verjüngung extremer Schutzwaldstandorte und -sanierungsflächen bisher wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

Diese Arbeit entstand daher aus einer für die Sanierung von Schutzwäldern bedeutenden Fragestellung: Die Fichte ist heute die führende Baumart in den Schutzwäldern des Bayerischen Alpenraumes. Da ihre wintergrüne Krone neben der Kroneninterzeption auch zu einer ungleichmäßigen Schneeablagerung im Bestand führt und so der Bildung von Lawinen entgegenwirkt, ist die Fichte eine unentbehrliche Baumart des „idealen“ Schutzwaldes (Ammer 1990). In der das gesamte bayerische Alpengebiet umfassenden und von 1986-1989 durchgeführten Schutzwaldsanierungsplanung ist daher die Fichte mit einem Bestockungsanteil von rd. 30% als Hauptbaumart in der Verjüngung vorgesehen. Obwohl verhältnismäßig wenig verbissanfällig (Gampe 1989), zeigten Kontrollinventuren bestehender Sanierungsflächen Wuchsstockungen bei jungen, gepflanzten Fichten, die weit über das natürliche Maß hinausgehen. Hiervon sind v.a. ehemals beweidete, flachgründige Rendzinen aus Dolomit mit Mull- oder F-Mull-Humusformen der montanen Höhenstufe betroffen. Die gepflanzten Fichten zeigen kontinuierliche Höhenzuwachseinbußen nach dem Verpflanzen, bis hin zu minimalen Höhentrieben von wenigen Millimetern, Chlorosen, Kleinnadeligkeit und nur schütterer Benadelung. Zum Teil sterben die nur kniehohen Pflanzen nach 10-15 Jahren ab (Abb. 1).



Abb. 1: Schadbilder einer chlorotischen Fichte eine Vegetationsperiode nach dem Verpflanzen (links) und einer 17-jährigen Fichte mit extremen Wuchsstockungen (rechts) auf einer typischen Schutzwaldsanierungsfläche (Aufnahmen August 2004, Fischbachkopf, Karwendel, Hauptdolomit, Südexposition, ehemals stark beweidet)

Die Ursachen dieses Phänomens und die Frage nach der zukünftigen Verwendung der Schutzwaldbaumart Fichte in diesen Standortsbereichen sind daher von aktueller forstpraktischer Bedeutung, insbesondere im Hinblick auf einen effizienten Mitteleinsatz und einen zukünftig hohen Aufforstungserfolg in der Schutzwaldsanierung. Aufgrund des sehr kurzen Beobachtungszeitraumes lagen bisher jedoch erst wenige Erfahrungen über die Eignung der Fichte für die Schutzwaldsanierung vor (Kornprobst 2004, pers. Mittlg.), bzw. wurde diese bisher aus vegetationskundlichen bzw. populationsökologischen Studien abgeleitet (Hölzel 1996, Michiels 1993, Thiele 1978).



Im Rahmen dieser Arbeit werden mögliche ökophysiologische Gründe für die beobachteten Wuchsstockungen bei Jungfichten auf südexponierten, montanen Schutzwaldsanierungsflächen im Dolomitgebiet untersucht und hieraus Empfehlungen für die Forstpraxis abgeleitet.

2. Ökologische Grundlagen und derzeitiger Kenntnisstand zur Fichtenverjüngung auf Schutzwaldstandorten

2.1. Schutzwaldsanierung in den Bayerischen Kalkalpen

Im Bayerischen Alpenraum sind bei einer Gesamtwaldfläche von ca. 250.000 ha derzeit rd. 147.000 ha als Schutzwälder ausgewiesen. Davon wurden im Rahmen des Schutzwaldsanierungsprogrammes seit 1987 ca. 13.000 ha Sanierungsflächen ausgeschieden. Dies sind Flächen, auf denen der Schutzwald seine Schutzfunktionen heute nicht mehr erfüllen kann und aktive Maßnahmen erforderlich sind (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2001). Geplant sind hierbei Pflanzungen auf einer reduzierten Fläche von rd. 2.800 ha und Verbauungen auf 450 ha, welche innerhalb eines kalkulierten Zeitraumes von etwa 50 Jahren durchgeführt werden sollen. Bis heute wurden auf etwa 50% der Sanierungsflächen Maßnahmen begonnen und Erstmaßnahmen auf 22% der Fläche abgeschlossen. Demgegenüber stehen die negativen Ergebnisse einer Erfolgskontrolle der 1987 begonnenen Pflanzmaßnahmen: Eine im Jahr 2000 durchgeführte Stichprobeninventur auf 36 Dauerbeobachtungsflächen ergab, dass von diesen Flächen nur rund 6% das Sanierungsziel voll erreichten, 25% zufriedenstellend waren, aber 69% als nur mäßig bis schlecht eingestuft werden mußten. Eine in dem selben Jahr zusätzlich durchgeführte Kontrolle durch die zuständigen Revierleiter erfasste rd. 500 Flächen. Hier war das Gesamtbild günstiger, doch auch diese Selbstkontrolle ergab, dass auf 38% der Sanierungsflächen das Sanierungsziel nur mäßig bis schlecht erreicht wurde (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2001). Als besonders ungünstig erwies sich dabei die Entwicklung der Baumart Fichte auf den in den Mittleren Bayerischen Kalkalpen weit verbreiteten Hauptdolomitstandorten (siehe auch Kap. 2.8.2.).

Neben dem hohen Verbißdruck erschweren die extremen Umweltbedingungen den Aufforstungserfolg. 85% der Sanierungsflächen liegen im Montanbereich mit Schwerpunkt im Mittel- und Hochmontan in (ehemals) Bergmischwald-, Fichten-Laubbaum-, sowie auch in kiefernreichen Altbeständen (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2001). Mit 58% der Fläche dominieren sonnseitige Ober- bis Mittelhänge bei einer Hangneigung von 30°-40° (BStELF 1997). Hauptbodentyp ist die Rendzina mit der Humusform Mull. Der Beschirmungsgrad ist niedrig (5% unbeschirmt; 7% bis 0,2; 27% von 0,2-0,4 und 49% von 0,4-0,6), bei einem hohen Durchschnittsalter des Altbestandes von 112 Jahren (BStELF 1997). An 65% der Bäume des verbliebenen Altbestandes wurden zudem Vitalitätsschäden angesprochen. Die bedeutendsten Erosionsformen sind nach Laatsch und Grottenthaler (1973)

Schneeschurf auf 47% der Flächen und Humusschwund auf 27%. Aktuell sind noch 17% der Sanierungsfläche durch Weide belastet, wenngleich die meisten Sanierungsflächen früher beweidet wurden (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2001). Typische Ausgangssituationen für Sanierungsaufforstungen sind daher steile, flachgründige und durch ehemalige Beweidung, Rodung und Kahlschläge überprägte, lichte bis weitgehend unbestockte Sekundärwälder (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2005, mdl. Mittlg.; Hölzel 1996, Michiels 1993, Gampe 1989).



Die Schutzwaldsanierungsmaßnahmen in den Bayerischen Alpen finden schwerpunktmäßig in der montanen Höhenstufe unter extremen Umweltbedingungen auf meist anthropogen beeinträchtigten Standorten statt. Neben dem Verbißdruck, erschweren nach bisheriger Erfahrung Südexposition, Steilheit, flachgründige Rendzinen und die fehlende bis geringe Restbestockung den Aufforstungserfolg.

2.2. Klima

Nach Walentowski et al. (2004) ist das Klima des Wuchsgebietes 15. „Bayerische Alpen“ „alpid“: kühl bis sehr kalt, sehr niederschlagsreich mit einer langen perhumiden Jahreszeit. Da die Jahresmitteltemperatur und die Meereshöhe straff korrelieren, können Temperaturwerte gut mit den von Fliri (1975) angegebenen Höhengradienten interpoliert werden. Für die 23 bayerischen Meßstationen errechnete hieraus Ewald (1997) spezifische Temperaturgradienten für den bayerischen Alpenraum von 0,31K/100 Höhenmeter für Januar, 0,59K/100 Höhenmeter für Juli und einen Gradienten des Jahresmittels von 0,48K/100 Höhenmeter. Der flache Verlauf im Januar ist auf Inversionswetterlagen zurückzuführen.

Neben den Julischen Alpen sind die Nördlichen Kalkalpen mit Niederschlägen zwischen 1200 bis 2500 mm die niederschlagsreichsten Gebiete Mitteleuropas. Die Stauwirkung der Alpen und die folgende feuchtadiabatische Abkühlung führen zu Steigungsregen. Im Gegensatz zur Temperatur unterliegt das Niveau des Niederschlagsanstiegs mit der Höhe starken regionalen Schwankungen und variiert in den Nördlichen Kalkalpen im Bereich von 37-51 mm/100 Höhenmeter, im Mittel bei 39 mm/100 Höhenmeter (Ewald 2001). Diese höhere Variation des Niederschlags ist von der Abschirmung durch gegen Norden aufragende und vorgelagerte Gebirgsstöcke bedingt. Relative „Trockeninseln“ bilden das Tiroler Oberinntal mit rd. 800

mm/a und das durch das Ester- und Ammergebirge abgeschirmte Werdenfelser Land mit 1300 mm/a in den Tallagen. Gegen den Alpenrand hin steigen die Niederschläge z.B. am Walchensee auf rd. 1700 mm an (Hölzel 1996). Näherungsweise kann die von Enders (1979) im Nationalpark Berchtesgaden abgeleitete Höhenfunktion der Jahresniederschläge ($N=100 \times [221,7+7,9 \times z+0,505 \times z^2]^{1/2}$; mit z =Höhe über NN in 100 m) für das Niederschlagsniveau auf Untersuchungsflächen herangezogen werden. Der Jahresgang des Niederschlags ist durch ein Sommermaximum gekennzeichnet. So fallen in der Montanstufe rd. 60% des Jahresniederschlags in der Vegetationszeit von Mai bis September, wobei bei einer hohen Gewitterhäufigkeit in den Sommermonaten oft Starkregenereignisse auftreten. Der Anteil des Schnees am Jahresniederschlag variiert vom Hangfuß bis in die Gipfelregionen von 15% bis zu 50 % (Ewald 2001, Arbeitskreis Standortkartierung 1985).

Als einfache Maßzahl für die Wasserbilanz eines Gebietes dient der Humiditätsindex nach Martonne (Rapp und Schönwiese 1995) $i=\bar{N}[\text{mm}]/(\bar{T}[\text{°C}]+10)$; N =durchschnittliche Jahresniederschläge, T =Jahresmitteltemperatur). Im Montanbereich der Bayerischen Alpen ist dieser mit Werten zwischen 100-140 sehr hoch. Zum Vergleich: In Gesamtdeutschland variiert dieser Index zwischen 30 bis 50. Mit seiner stark positiven klimatischen Wasserbilanz zählt der Alpenraum somit zu den humidesten Gebieten in Deutschland.

Schutzwaldsanierungsflächen zeigen eine enge Bindung an sonnseitige Lagen. Im Rahmen der beschriebenen Höhengradienten führt die Exposition zur Abwandlung der Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse. Aufgrund der Steilheit und geringen Abschattung ist auch während der Wintermonate der Strahlungsgenuß an Südhängen sehr hoch. Südhänge sind daher schneearm und auch während der Wintermonate häufig aper. Dies führt zu durchschnittlich relativ hohen, aber aufgrund der fehlenden Schneedecke am Südhang auch zu stärker schwankenden Bodentemperaturen (Geiger 1961). So beobachtete ich im Rahmen einer Vorstudie zur Mykorrhizierung auf einem schneefreien Südhang in 950 m ü. NN bereits im Februar aktives Feinstwurzelwachstum an jungen Fichten. Zusätzlich zur edaphischen Trockenheit flachgründiger Südhänge während der Vegetationsperiode, können (v.a. im Spätwinter/Frühjahr) hohe Evaporationsverluste, bei großem Strahlungsgenuß in Verbindung mit Bodenfrösten, bei der Fichte zu Trockenstreß und Frosttrocknis führen (Liu et al. 1995). Bei Südexposition mit längerer Vegetationszeit verschieben sich auch die Höhengrenzen der Waldgesellschaften um rd. 100 m nach oben (Ewald 1997). Außerdem dienen die schneefreien Südhänge dem Wild bevorzugt als Einstands- und als Äsungsflächen, so dass sich für diese meist eine sehr hohe Verbißbelastung ergibt.

Eine Besonderheit bilden die häufigen, aus SW bis SO stammenden, Föhnwinde (bis hin zu Föhnstürmen wie z. B. im Herbst 2002) die v.a. im Spätwinter und auch im Herbst an südexponierten Föhnprallhängen zu hohen Temperaturen und großen Sättigungsdefiziten der Luft führen. Der Föhn verlängert so zusätzlich die Vegetationszeit am Südhang. Außerdem können im Gebirge durch die Hangwind-Zirkulation und das Berg-Tal-Wind-System (Häckel 1990) waldfeindliche Kleinstandorte entstehen. So weist Bischoff (1987) erstmals auf die an das Relief angepasste, von Berg zu Tal verlaufende Öffnungen im Wald hin, auf denen bevorzugt Kaltluft vom Subalpin- bis in den Montanbereich strömt. Diese „Windgassen“ stellen neben Schneegleitflächen mikroklimatisch bedingte, dauerhaft waldfreie Standorte dar.



Die südexponierten Schutzwaldsanierungsflächen sind gekennzeichnet durch eine kürzere Dauer der Schneebedeckung, eine höhere Einstrahlung und höhere Bodentemperaturschwankungen, mit der Gefahr von Bodenfrost im Spätwinter. Außerdem ergeben sich bei flachgründigen Standorten in Südexposition häufiger Trockenphasen.

2.3. Geologie

Dolomitstandorte ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$) bilden das klassische Ausgangssubstrat für Problemflächen der Schutzwaldsanierung mit Wuchsstockungen der Fichte. Diese werden daher nachfolgend besonders charakterisiert.

Die triassischen Meeresablagerungen der Bayerischen Kalkalpen wurden in die Tethysgeosynklinale sedimentiert und anschließend während der jüngeren Kreide und im Tertiär aufgefaltet und angehoben (Bayerisches Geologisches Landesamt 1981). Die Alpine Trias unterscheidet sich in der Stratigraphie deutlich von der nördlich des Vindelizischen Landes (dieses lag im Raum der heutigen Molasseablagerungen) gelegenen Germanischen Trias (Rutte 1992). Die Bayerischen Kalkalpen gehören vorwiegend dem Bayerisch-Tiroler (Vorarlberger) Faziesbereich an, der im Norden vom Kalkalpenrand, im Westen vom Lech und im Süden und Osten vom Inn begrenzt wird und dem sich im Osten der deutlich verschiedene Berchtesgadener Faziesraum anschließt. Vereinfacht ergibt sich von Norden nach Süden folgende Abfolge: Nach einem Band mit stark wechselnden Gesteinen der Allgäu- und Lechtaldecke folgt die Muldenzone mit weichen rhätischen und jurassischen

Sedimenten, flankiert von Hartkalken. Im Süden schließt sich dann die eigentliche kalkalpine Zone mit Hauptdolomit und Plattenkalk an (Ewald 1997).

Die ältesten Schichtglieder der Alpinen Trias bilden Skyth (Buntsandstein), Anis und Ladin (weitgehend Muschelkalk). Im nachfolgenden Karn (Keuper) kam es zum bedeutendsten Umschwung in der Sedimentation. Durch zunehmenden Festlandeinfluß wurden wiederholt terrigene Sedimente in die von Seichtmeer-Milieu geprägte, ostalpine Tethysgeosynklinale abgelagert, und die Karbonatsedimentation wurde zeitweise unterbrochen (Bayerisches Geologisches Landesamt 1966). Die sandigen bis feindetritischen Materialien stammen von nördlich (Vindelizisches Land) und südlich (im Bereich des heutigen Afrika) gelegenen Abtragungsgebieten. In dieser Zeit entstanden die rd. 250 m mächtigen Raibler Schichten mit dem Raibler Dolomit. Darüber folgt der sehr gleichförmige, norische (Keuper) Hauptdolomit, der unter sehr viel weniger wechselhaften Flachmeerbedingungen ausgefällt wurde. Sowohl die Mächtigkeit (bis zu 2000 m im Süden) als auch die große Verbreitung machen ihn zum Hauptgestein der Bayerisch-Tiroler Kalkalpen (Rutte 1992). Der tektonisch sehr beanspruchte und dabei brekziierte, hellbraun-graue Hauptdolomit zerfällt aufgrund seiner Struktur bevorzugt in polygonale Bruchstücke (Bayerisches Geologisches Landesamt 1966). Dieses Gestein stellt so auch den bedeutendsten Schuttbildner in den Kalkalpen (Rutte 1992). In Bereichen starker tektonischer Beanspruchung zerfällt der Hauptdolomit (auch der Raibler Dolomit) in die feinsandig-schluffige „Dolomitasche“ (Hölzel 1996). Diese kann auf den ersten Blick im Bodenprofil von Rendzinen einen verlehmteten T-Horizont vortäuschen, stellt jedoch reines ICv-Material dar.

Mit bis zu 99% $\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$ sind der Hauptdolomit und der Raibler Dolomit sehr rein und daher arm an Lösungsrückstand, sowie verwitterungsresistenter als Kalke (Baier 1998, Hölzel 1996, Bosch 1986). Gegenüber Kalken ist damit eine vergleichsweise geringere Bodenbildung vorbestimmt. Mitunter können jedoch bituminöse, tonreiche Einschaltungen mit Mächtigkeiten im Zentimeter- bis Meterbereich auftreten, welche die Standortsqualität verbessern (Hölzel 1996).

Der sehr poröse und kluffreiche Untergrund im Hauptdolomit bedingt, dass Wasser schnell abgeführt wird und hangparallel streichende Schichten v.a. oberflächennah entwässern. Wegen der hohen Niederschläge neigen die Hauptdolomitstandorte daher zeitweise zu feuchten, aber auch zu trockenen Verhältnissen. Dieser geologisch bedingte, unausgeglichene Wasserhaushalt auf Hauptdolomit ist aufgrund der kurzen Wasserhaushaltsphasen wohl am passendsten als „wechselnd trocken“ zu bezeichnen. Beim Ausstreichen der Schichten können

auch Hangquellmoore und damit an den steilen Hängen Mosaike von großflächigen Trocken- und kleinen Naßstandorten entstehen.

Außerdem treten in den Bayerischen Kalkalpen nach eigenen Beobachtungen häufig rezente äolische Einträge in Form von Glimmerfragmenten in der organischen Auflage auf. Auf diese hatte interessanterweise bereits Sendter (1854) hingewiesen: „Es mengt sich nämlich daselbst in die Verwitterungskrume eines in der Regel aus Kalkmasse bestehenden Gesteins eine auffallende Menge von Glimmerplättchen ein“ und „Es ist an den meisten Punkten durchaus nicht anzunehmen, dass er Rückstand hier ursprünglich eingelagerter ausgewitterter Glimmergesteine sey“. Sendter nahm jedoch irrtümlicher Weise noch an, dass es sich hierbei um fluviatile Ablagerungen handelte.



Der Dolomit, flächenmäßig bedeutend v.a. der Hauptdolomit, ist im Vergleich zu anderen kalkalpinen Substraten reiner, verwitterungsresistenter und somit von naturaus ein physikalisch-chemisch besonders ungünstiges Substrat der Bodenbildung.

2.4. Bodenbildung und Systematik der Humusformen

„Die reinen Dolomite verwittern noch schwieriger als Kalk und geben einen sehr steinreichen, erdarmen Boden von geringer Fruchtbarkeit. Vorspringende Felsnasen ragen vielfach völlig unbewachsen hervor“ (Ramann 1911, zit. in Hölzel 1996). „Auf Sonnseiten ist der Dolomit-Verwitterungsboden flachgründig, trocken, grusig; auf Schattseiten lehmreich und gut“ (Rebel 1922). Der Bodenkunde wie auch der Forstpraxis waren, wie die beiden Zitate belegen, die ungünstigen standörtlichen Eigenschaften der Dolomitsubstrate, insbesondere an Südhängen, seit langem bekannt. Daneben machten bereits 1888 Ebermayer (zit. in Bochter 1984) und 1908/1909 v. Leiningen auf mächtige Humusbildungen in den Bayerischen und z.T. auch den Tiroler Kalkalpen aufmerksam, die sie übereinstimmend als „Alpenhumus“ bezeichneten. Einen Überblick über die Böden der Alpen geben Gracanin (1972), Bochter (1984), sowie Biermayer und Rehfuss (1985). Eine vereinfachte Darstellung der Eigenschaften der für die Forstpraxis in den Kalkalpen wichtigsten Böden geben Baier und Göttlein (2004). Ein umfassende Bewertung der standörtlichen Ungunst der Böden aus Dolomit und die ökologische Charakterisierung der teils mächtigen Humusaufgaben blieben jedoch bis heute weitgehend aus.

2.4.1. Mineralböden

In kalkalpinen Rendzina Terra fusca-Bodengesellschaften treten im kleinräumigen Wechsel O/C-Böden, Rendzinen, Terra fusca-Rendzinen bis hin zur reinen Terra fusca, häufig mit Übergängen (Subtypen) zur Braunerde auf. Nach Jenny (1941) wird die Pedogenese durch ein Faktorenbündel aus Klima, Organismen, Topographie, Ausgangsgestein und der Zeit bestimmt. In Abb. 2 sind die wichtigsten Einflußfaktoren modifiziert für die Bayerischen Kalkalpen dargestellt. Für den Faktor Zeit ist i.d.R. anzunehmen, dass ältere Bodenbildungen durch die glaziale Überprägung weitgehend verloren gegangen sind und daher der früheste „Startzeitpunkt“ der Pedogenese im Holozän liegt.

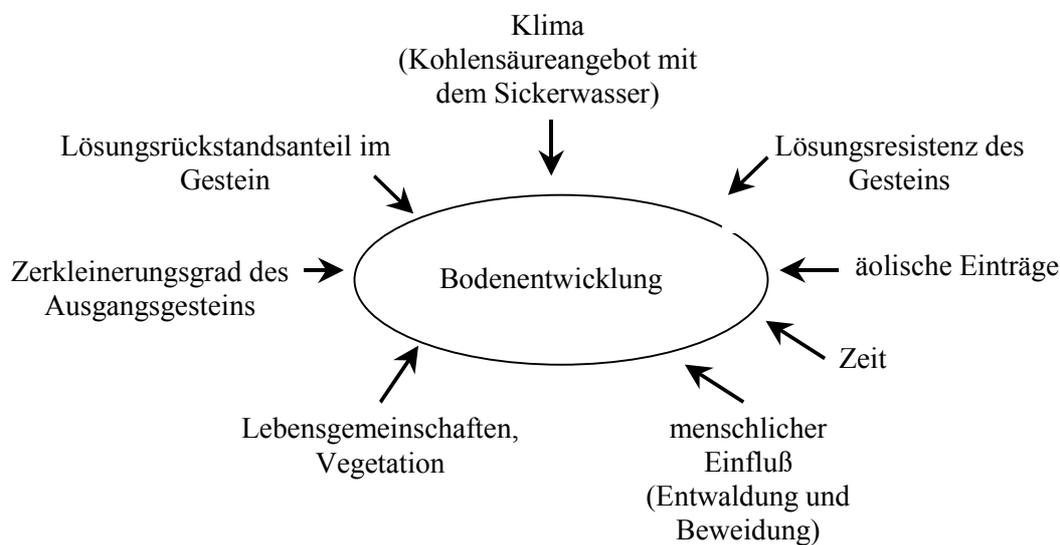


Abb. 2: Einflußfaktoren auf die Bodenbildung in den Kalkalpen

Der bedeutende menschliche Einfluß auf die Bodenbildung, bei Jenny (1941) noch nicht aufgeführt, wurde zusätzlich in die Darstellung aufgenommen und wird v.a. in Kap. 2.7.2. im Detail beschrieben.

Meist bedeckt die Hänge eine unterschiedlich mächtige Schicht aus Hangschutt oder Moränenablagerungen. Nach Rehfuss (1990) und Scheffer et al. (1960, 1962) verläuft die Pedogenese auf karbonatreichen Gesteinen um so rascher, je stärker das Gestein zerkleinert, je höher der Gehalt an Nichtkarbonaten und je höher die Auflösungsgeschwindigkeit des Gesteins ist. In den Alpen ist die Karbonatlösung beschleunigt, da die Böden permanent bei teilweise hohen Humusvorräten von kühlem, kohlensäurereichem Sickerwasser perkoliert werden. Biermayer und Rehfuss (1985) konnten daher für einen NNW-exponierten Hang nachweisen, daß bei stark aufgearbeiteten, glazigenem Hauptdolomitschutt die Bildung von

rezenten, flachgründigen *Terrae fuscae* möglich ist. Dabei bestehen jedoch expositionsabhängige Unterschiede. So weisen Nordhänge geringere Temperaturen, höhere Wassergehalte und eine tiefgründigere sowie länger anhaltende Durchfeuchtung auf als die trockeneren Südhänge. Da die Karbonatlösung bei höheren Temperaturen und niedrigerer Feuchte geringer ist, verläuft die Pedogenese folglich auf Südhängen, und hier gerade in Oberhangposition mit groben Schutten, deutlich langsamer als in Nordexpositionen.

Neben den holozänen in situ-Bildungen liefern auch die äolischen Sedimente (Kap. 2.3.) einen Beitrag zur Pedogenese kalkalpiner Böden (Baier 1998, Zech und Völkl 1979, Franz und Solar 1961). Durch die Beimischungen der silikatischen Schluffe sinkt der Tongehalt ab, so dass die von der Arbeitsgruppe Boden (1994) geforderten 65 Masse-% für T-Horizonte oft nicht erreicht werden und daher Übergangshorizonte (z.B. Bv-T) ausgeschieden werden müssen. Deshalb treten häufig Subtypen der *Terra fusca* auf. Da der Humus aufgrund der – trotz des Klimas - hohen biologischen Aktivität zum Großteil als Ca-Humate gegen Abbau stabilisiert ist (Rehfuess 1990), werden in den kalkalpinen Rendzinen die geforderten Humusgehaltsgrenzen von 30 Masse-% für Ah-Horizonte häufig überschritten. Diese müssten folglich als Oh-Horizonte ausgeschieden werden, obwohl sie sich morphologisch (Krümelgefüge) und chemisch deutlich von diesen unterscheiden. Bei den im Rahmen dieser Arbeit analysierten Bodenproben auf Hauptdolomit zeigte sich, dass die morphologischen Ah-Horizonte Humusgehalte bis zu 40% erreichten, die Stickstoffgehalte aber signifikant geringer und die pH-Werte (schwach sauer bis basisch) höher waren als in den ausgeschiedenen Oh-Horizonten. Für eine ernährungsphysiologische Untersuchung wäre es daher nicht sinnvoll, solche Ah-Horizonte streng systematisch zu behandeln und als organische Auflage zu bezeichnen. Ein weiteres bodensystematisches, aber v.a. auch ein ökologisches Bewertungsproblem ist ebenfalls gesteinsbedingt. Häufig besteht der Ah-Horizont von Dolomit-Rendzinen aus einer Mischung von organischer Substanz und feinsandig-schluffiger Dolomitverwitterung, also eigentlich ICv Material. Obwohl ebenfalls als Ah auszuscheiden, besteht hier ein markanter Unterschied zu einem von silikatischen Lösungsrückständen dominierten und damit ökologisch günstigeren Ah.

2.4.2. Organische Auflagen

In naturnahen Bergmischwäldern der Bayerischen Kalkalpen bestimmt neben den vielfältigen Mineralböden v.a. auch das Nebeneinander unterschiedlicher Humusformen (Mull, F-Mull und Moder) und als Besonderheit der Tangelhumus (als Humusform der O/C-Böden) die standörtliche Variabilität. So ergaben eigene Humuskartierungen in vier naturnahen, mäßig

trockenen, südexponierten Bergmischwäldern (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) auf Hauptdolomit, mit je 100 systematischen Aufnahmepunkten, folgende Verteilung der Auflagehumusmächtigkeiten: 40-80% (Mittelwert 54%) der Aufnahmepunkte waren über 15 cm mächtig, 19-32% (MW 28%) hatten Mächtigkeiten von 3-15 cm und bei 13-29% (MW 18%) umfasste die Humusauflage bis zu 3 cm. Eine Auswertung nach Humusformen ergab für den F-Mull eine durchschnittliche Mächtigkeit von 2,3 cm, des dazugehörigen Ah-Horizontes von 18,4 cm. Für Moder ergab sich ein Verhältnis von Auflage- zu Ah-Mächtigkeit von 6,7 cm zu 16,5 cm und für Tangelhumus ein solches von 28,0 cm zu nur noch 3,0 cm.

Wie dieses Beispiel darlegt, steht die Bildung der organischen Auflagen in naturnahen Ökosystemen im engen Zusammenhang mit der Ausbildung des Mineralkörpers. Bereits in montanen Lagen der Bayerischen Kalkalpen kann die Anhäufung der organischen Substanz der Karbonatlösung weit vorausziehen. Es entstehen mächtige (>10 cm bis über 100 cm) organische Auflagen, sog. „Tangelhumus“ (Arbeitsgruppe Standortkartierung 2003). Der Körnung des Substrates kommt dabei eine bedeutendere Rolle zu als der (heutigen) Vegetation. Diese Zusammenhänge beschreibt bereits v. Leiningen (1909) treffend: „Am gleichen Orte, vielleicht nur unmittelbar daneben auf feinkörnigem Verwitterungsboden (...) treffen wir milden Humus in dünner Schicht oder gar nur humosen Boden, auf rohen Schuttböden (...) Humusmassen von bedeutender Tiefe (...). Dies kann abgesehen von den physikalischen und floristischen Faktoren doch nur an der Form liegen, in welcher der Mineralboden als Fels, Schutt- oder Verwitterungsboden auftritt“.

Bestehen also günstige Bedingungen für die Karbonatlösung so bilden sich unter Beteiligung von Bodenwühlern sehr humose Ah-Horizonte, denen häufig L-Of-Horizonte (F-Mull) und in naturnahen, strukturreichen Bergmischwäldern vor allem Moderdecken aufliegen - die Bildung von Tangelhumus unterbleibt in diesen Fällen. Tangelhumus entsteht folglich primär dann, wenn aufgrund des Ausgangsgesteins die organische Auflage nicht in den Mineralboden eingearbeitet werden kann. Deshalb sind ein fehlendes feinkörniges Ausgangsgestein und ein damit nur gering entwickelter Mineralboden die Voraussetzungen für die Bildung dieser mächtigen Auflagen (Kolb und Baier 2001, Bochter 1984). Der Anteil bzw. die Verbreitung von Tangelhumus folgt also sowohl im Subalpin, als auch auf mäßig trockenen, flachgründigen Bergmischwaldstandorten der Verbreitung von anstehendem Fels oder groben Schutten. Die Substratheterogenität bedingt so ein Humusformenmosaik. Die Zunahme der Humusvorräte mit der Meereshöhe wird daher m.E. weniger vom Klima beeinflusst als von Liu et al. (1994) für den Versuchsstandort „Wank“ angenommen bzw. darf

nur für gleiche Bodentypen und nicht flächenbezogen ohne Kenntnis der (gesteinsbedingten) Humusformenverteilung beurteilt werden.

Tangelhumus dürfte in der subalpinen Höhenstufe folgendermaßen entstehen (Kolb und Baier 2001): In einer Sukzessionsabfolge siedelt sich auf den nur gering entwickelten Böden zunächst eine anspruchslose Vegetation an. Dieser Dryas- und später Polsterseggenphase, folgen Alpenrose und Latsche. Mit dem Aufwachsen der organischen Substanz im Latschengebüsch verbessern sich die Nährstoffverfügbarkeit und die Wasserspeicherkapazität. So tritt nach eigenen Beobachtungen in den frühen Latschenstadien noch Kaliummangel auf, in älteren Latschenbeständen dagegen nicht mehr (siehe auch Kap. 2.5.2). In einer weiteren Sukzessionsphase siedelt sich schließlich die Fichte an, die geschlossene Bestände bilden und die Latsche ausdunkeln kann. Diese Theorie wird durch Pollenanalysen in Tangelprofilen (Weber 1999) wie auch durch vegetationskundliche Sukzessionsstudien im Wimbachgries (Thiele 1978) gestützt. Außerdem entspricht der direkt dem Fels bzw. groben Lockergestein aufliegende, tiefschwarze und schmierige Oh3 bzw. Ovh morphologisch dem Oh unter *Carex firma* in "Polsterrendzinen". Allerdings könnten die schwarzen, feinsubstanzreichen Oh-Horizonte im Tangelhumus jedoch auch Phasen verstärkter Humusmineralisation z.B. in Folge von Störungen entstammen (Humusdegradationsphasen nach Hartmann 1965) oder Folge des sehr hohen Alters sein.

Da sich nicht sofort Wälder auf reinem Fels eingestellt haben können, müßte Tangelhumus in Bergmischwäldern der Montanstufe prinzipiell über ähnliche Sukzessionsstadien entstanden sein.

Der Faktorenkomplex aus geringer Tendenz zur Lösungsrückstandsanreicherung, schwer abbaubarer Streu und kurzer Vegetationszeit führt also unter subalpinen und montanen Klimabedingungen zur Anhäufung von organischer Substanz über dem Gestein (Scheffer-Schachtschabel 2002, Rehfuss 1990). Für die Tangelhumusbildung dürfte außerdem das über viele Waldgenerationen eingetragene Totholz einen wichtigen Beitrag geliefert haben.

Im Gegensatz zu Sanierungsflächen bzw. degradierten Bergmischwaldstandorten (vgl. Kap. 2.7.2.) kommt Mullhumus in naturnahen Bergmischwäldern nur in geringerem Umfang und vor allem in lichterem Bestandesteilen mit hohem Bodenvegetationsdeckungsgraden und/oder in steileren Partien mit Schneerosion vor. In ungestörten Bergmischwäldern sind dagegen auf flachgründigen Standorten Moderauflagen weit verbreitet. Im Gegensatz zum Mull findet sich Moder vor allem an Kleinstandorten, an denen die Anreicherung von organischer Substanz nicht durch Massenverlust gestört wird. Mächtige, stark durchwurzelte

Moderauflagen treten so z.B. oberhalb von querliegendem Totholz auf. Außerdem bildet eine dichte Verjüngung in Altbeständen ein ausgezeichnetes Hindernis gegen Schneeabtragung, verhindert den Flächenaustrag der Streu und begünstigt so ebenfalls die Ausbildung von Moder.

Interessant und auch von forstpraktisch-waldbaulicher Bedeutung ist zudem der Bildungszeitraum der Humusauflagen. Aufgrund pollenanalytischer Untersuchungen schätzt Mayer (1961) das Alter von Tangelhumus auf 3000-4000 Jahre. Zöttl (1965) unterstellt für dystrophen, mächtigen Tangelhumus eine Bildungszeit von 1000 Jahren. Schlechte Abbaubedingungen und eine hohe Nachlieferungsrate an Streu können andererseits in kurzer Zeit zu Tangelhumus führen. So entstehen nach Bochter (1984) 20 cm mächtige Auflagen bereits nach 200 Jahren. Eine schnelle Humusanreicherung gerade unter Latsche wurde auch von Michiels (1993) beschrieben. Mittels C^{14} -Analysen bestimmte Weber (1999) für ein 74 cm umfassendes Tangelhumusprofil auf Raibler Dolomit unter Alpenrosen-Latschengebüsch (*Rhododendro-Pinetum mughi*) in 1700 m ü.NN den beachtlichen Bildungszeitraum von rd. 5800 Jahren (seit 3800 v. Chr.). Eine zusätzlich von mir durchgeführte C^{14} -Analyse im Oh3 einer Tangelaufgabe eines O/mC-Bodens an diesem Standort ergab für ein 41 cm mächtiges Profil (Horizontabfolge: L +41 cm – Of +38 cm – Oh1 +35 cm – Oh2 +27 cm – Oh3 +10 cm – (T-Bv –3 cm, als Spaltenfüllung)) ein Alter 1500 Jahren (Bildung seit 500 n. Chr.). Mächtige Tangelhumusauflagen >30 cm könnten sich demnach wie von Zöttl (1965) beschrieben innerhalb von rd. 1000 Jahren bilden. Das zum Teil sehr hohe Alter ohne nennenswerte Residualtonanreicherung und ohne erkennbare Dynamikumkehr legt die Vermutung nahe, dass es sich bei Tangelhumus häufig – Störungen ausgeschlossen - um das Klimaxstadium der Bodenbildung auf Festgestein bzw. Grobskelett handeln könnte.

Für Moderauflagen konnte Prietzel (2005) zeigen, dass sich diese nach Ausschluß des Schalenwildes in gezäunten Altbeständen und bei ausreichend dichter, geschlossener Verjüngung nach rd. 30 Jahren (wieder) aus Mullhumusformen bilden können.

2.4.3. Humusformensystematik

Die Moderauflagen der Rendzinen haben mit höheren pH- und Basensättigungswerten und einem oft fließenden Übergang in einen mächtigen, biologisch aktiven Ah-Horizont wenig mit Moderauflagen auf (podsoligen) Braunerden saurer Silikatstandorte gemeinsam. Der Moder der Kalkalpen entspricht häufig dem von Hartmann (1965) am Beispiel von Trockenstandorten beschriebenen und auch in *Seslerio-Fageten* der Bayerischen Kalkalpen vorkommenden "Zwillingshumus": Hier sind ein für die Humusform Mull typischer,

humusreicher und krümeliger Ah-Horizont mit einer organischen Auflage, charakterisiert durch Arthropodenaktivität, vereinigt. In den frischeren Bergmischwäldern der Kalkalpen hemmt jedoch nicht Trockenheit den Abbau der organischen Substanz, sondern eine kurze Vegetationszeit bei gleichzeitig hohem Streueintrag. Den ökologischen Eigenheiten dieser Rendzina-Humusauflagen würde also die Bezeichnung "Zwillings-" bzw. "Amphi-Humus" besser gerecht werden als Moder.

Die genaue Definition und Systematik von Tangelhumus ist derzeit noch in der Diskussion (Katzensteiner 2005, Kolb und Baier 2001). Hierbei ist gerade die Abgrenzung vom Rohhumus und, insbesondere im Bezug auf die Mächtigkeit, vom Moder bedeutend. Im Vergleich zur Bodenkundlichen Kartieranleitung (Arbeitsgruppe Boden 1994) liefert die Forstliche Standortaufnahme (Arbeitsgruppe Standortkartierung 2003) eine detailliertere Beschreibung von Tangelhumus. Demnach wird der typische Tangelhumus ab einer Mächtigkeit von 10 cm (nach Rehfuess (1990) ab 15cm) bis 30 cm ausgeschieden, mehr als 30 cm mächtige Humuspakete werden als schwer zersetzbarer, mächtiger Tangelhumus bezeichnet. Der typ. Tangelhumus findet sich nach dieser Beschreibung v.a. in der Bergmischwaldzone, der mächtige Tangelhumus dagegen in den Fichten-Hochlagenwäldern und Latschenfeldern. In diesem soll nach der Arbeitsgruppe Standortkartierung (2003) der Of- gegenüber dem Oh-Horizont dominieren, wenngleich nach bisherigen Untersuchungen und Beobachtungen in den Bayerischen Kalkalpen der Of-Horizont regelmäßig geringmächtiger ist als der Oh-Horizont (Baier 1998). Außerdem kommen >30 cm umfassende Tangelauflagen auch im Montanbereich vor. Auf die heute zum Teil noch verwendete Bezeichnung "Tangelrendzina" sollte verzichtet werden, da es sich vor allem um reine O/C-Böden ohne jegliche Rendzinacharakteristika handelt.

Im Gegensatz zu Rohhumus beträgt die Basensättigung, bei insgesamt sehr hohen Kationenaustauschkapazitäten, selbst in mächtigem Tangelhumus auf Karbonatgestein selten unter 90%. Dies unterscheidet Tangelauflagen deutlich von Rohhumus auf armen Silikaten. Vergleichbar dem Moder dominiert bei Tangelhumus zudem der Abbau durch Arthropoden gegenüber pilzlicher Zersetzung (Hartmann 1965, Kubiena 1953). Daher auch die Dominanz des Oh gegenüber dem Of. Tangelhumus ist daher keinesfalls mit Rohhumus zu vergleichen, sondern eher ein nicht in den Mineralboden eingearbeiteter mächtiger Moder.

Aufgrund der vergleichbaren ökologischen und chemischen Eigenschaften fällt es auch schwer, eine mächtigkeitsbedingte Grenze zw. Tangel und Moder zu ziehen. So ist z.B. ein zusammenhängendes, dem Fels aufliegendes Tangelpaket unter Latsche an den Rändern

regelmäßig geringmächtiger als in der Mitte des Gebüsches. Aus humusdynamischer Sicht wäre es demnach sinnvoller, zunächst auf die Bezeichnung Tangel zu verzichten und Humusauflagen über Karbonatgestein ihrer Morphologie entsprechend als “Litho-Moder” zu bezeichnen (Katzensteiner 2005). Charakteristika einer weiteren Differenzierung sind jedoch noch zu erarbeiten. So nennt Rehfuess (1990) Tangelauflagen >30 cm „dystroph”. Ab dieser Mächtigkeit ist die Vegetation deutlich vom Gestein losgelöst, und nach eigenen Beobachtungen nimmt der Deckungsgrad von Zwergsträuchern (v.a. die Heidelbeere) zu und das Humuspaket ist meist in L-Of-Oh1-Oh2-Oh3 untergliederbar. Ein Vorschlag wäre demnach diese Humusform als “dys-Litho-Moder” und im Gegensatz dazu geringmächtige Auflagen als “eu-Litho-Moder” zu bezeichnen. Einem Vorschlag Bochter’s (1984) folgend, der das Präfix Tangel für einen Humustyp erst ab einer Mächtigkeit von 30 cm vergibt, könnten die “dystrophen” Auflagen auch als “Tangel-Litho-Moder” bezeichnet werden. Ob über Silikatgestein ebenfalls “Litho-Moder” oder evtl. “Litho-Mor bzw. -Rohhumus” auftritt und gegebenenfalls dessen weitere Differenzierung, ist noch eine offene Frage. Eine Analyse von bis zu 25 cm mächtigen Humusauflagen über Silikatgestein (Amphibolit am Hohen Bogen, 950 m ü.NN, nordexponiert, Blockfichtenwald) ergab jedoch, dass diese saurer waren und ihre Basensättigung meist deutlich unter 50% lag. Da Unterschiede zu Tangelauflagen auf Karbonatgestein zu bestehen scheinen, sollte daher ergänzend zur Humusform das Ausgangsgestein genannt werden.



Auf südexponierten Sanierungsflächen im Hauptdolomit ist die „Mineral“-Bodenbildung gesteins- und expositionsbedingt gehemmt. Invers zur Entwicklung des Mineralbodens sind in naturnahen Wäldern auf groben Schutten oder auch auf anstehendem Fels die Bildung mächtiger, z.T. sehr alter Humusauflagen und die Anreicherung hoher Auflagehumusmengen begünstigt.

2.5. Ökologische Eigenschaften der Böden und Baumernährung

Auf südexponierten Dolomitstandorten treten nicht nur verbreitet Schutzwaldsanierungsflächen, sondern vielfach auch wenig vitale Altbestände auf. Dieses für Dolomitstandorte typische und daher als "Dolomitphänomen" bezeichnete Erscheinungsbild (Hölzel 1996), wurde bereits 1968 von Glatzel für das benachbarte Österreich beschrieben.

Zahlreiche Studien in den Bayerischen (Ewald 2005, Ewald et al. 2000, Zollner 2000, Liu et al. 1994, Gulder und Kölbl 1993, Binder 1992, Mößnang 1992, Gampe 1989, Bosch 1986, Kreutzer 1970, Zech 1968) und den benachbarten Tiroler (Herman 1994, Haupolter 1999) Kalkalpen belegen für Fichten einen Nährstoffmangel. Häufig tritt eine Unterversorgung mit Stickstoff (N) und Phosphor (P), z.T. aber auch mit Kalium (K), Eisen (Fe) und Mangan (Mn) auf.

Abb. 3 zeigt vereinfacht den Zusammenhang zwischen Humusvorräten, Mineralbodenentwicklung und Nährelementverfügbarkeit der drei für die Kalkalpen typischen Böden: O/C-Boden mit mächtiger Tangelaufgabe, Mull-Rendzina und Braunerde-Terra fusca. Flachgründige Rendzinen weisen eine sehr hohe Basensättigung (um 100%), eine Dominanz von Kalzium (Ca) und Magnesium (Mg) an den Austauschplätzen (beide Elemente bilden meist 99% des Kationenbelages) und hohe pH-Werte um 7,0 auf. Folge dieser bodenchemischen Eigenschaften ist die verminderte Verfügbarkeit von K, P, Fe und Mn (Marschner 1995). Dies gilt insbesondere für Mull-Rendzinen als Hauptbodentyp der Sanierungsflächen, da diesen die saure organische Auflage verloren gegangen ist (siehe unten und Kap. 2.7.2.). Des Weiteren ist auf Südhängen aufgrund der geringen Wasserspeicherfähigkeit die Nährelementverfügbarkeit bei einem zeitweise angespannten Wasserhaushalt eingeschränkt (Liu et al. 1994). Insbesondere Kalium kann in diesen Trockenphasen verstärkt in Tonmineralen fixiert sein (Scheffer-Schachtschabel 2002).

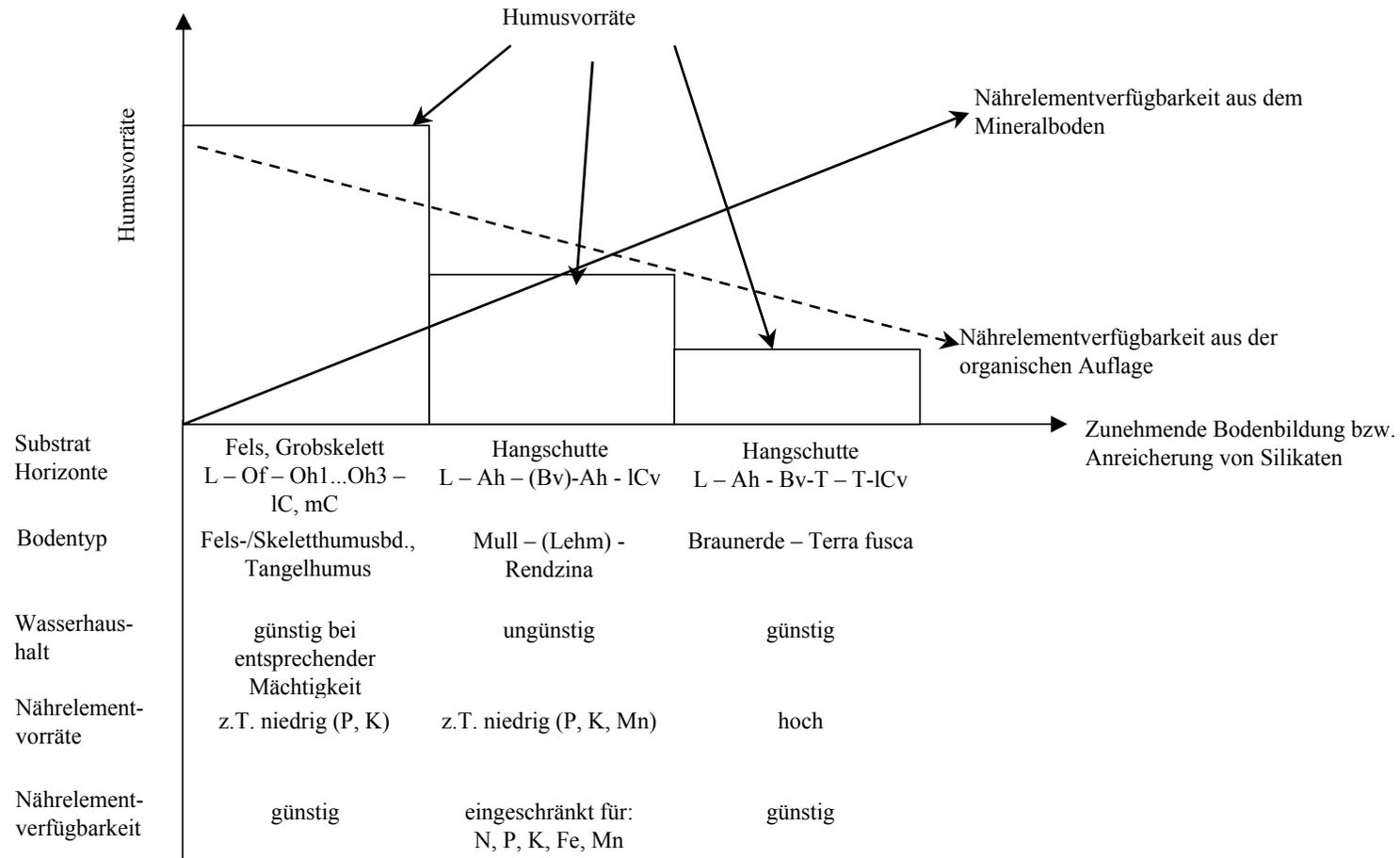


Abb. 3: Vereinfachte Darstellung des Zusammenhanges zwischen der Bodenbildung, dem Humusvorrat und ökologischen Eigenschaften typischer Bodentypen der Kalkalpen (aus Baier und Göttlein 2004).

Außer für Ca und Mg sind die Gesamtvorräte an Nährelementen und hier v.a. an P und K, aber auch an Mn niedrig (Baier und Kolb 2005, Scheffer-Schachtschabel 2002, Hauptolter 1997b, Zech 1968), an N dagegen meist hoch. Auffallend ist der häufige N-Mangel trotz hoher N-Bodenvorräte und enger C/N-Verhältnisse. In den Rendzinen führt zwar die hohe biologische Aktivität in den Ah-Horizonten zu großen Vorräten an organischer Substanz (siehe 2.4.2.), doch ist diese in stabilen Ca-Humaten gegen Mineralisation geschützt (Rehfuess 1990).

In den weiter entwickelten Braunerde-Terrae fuscae aus feiner aufgearbeiteten Hangschutten sinken die Gesamthumusvorräte des Bodens im Vergleich zu den Rendzinen weiter ab, d.h. mit steigender Verlehmung wird das Verhältnis von silikatischer Feinerde zu Humus sehr viel größer (vgl. Scheffer et al. 1960). Insgesamt geht damit die Nährelementverfügbarkeit aus der organischen Substanz zurück, gleichzeitig verbessert sich jedoch die Standortsqualität mit der Zunahme an Kalklösungsrückstand. Diese führt zu einer höheren Wasserspeicherkapazität, höheren Nährelementvorräten (insbesondere an Kalium) und bei leichter Versauerung des Oberbodens zu einer verbesserten Nährelementverfügbarkeit.

Auf die überragende Bedeutung der Humusaufgaben für die Waldernährung hat bereits früh Ebermayer (1876) hingewiesen. Neben azidophilen Kräutern und Sträuchern auf mächtigem Tangelhumus der Subalpinstufe, können im Montanbereich auf diesen organischen Auflagen auch wüchsige Bergmischwälder mit Bergahorn stocken. So stellte v. Leiningen 1909 fest, daß „Alpenhumus auch auf meterdicken Schichten schöne Waldbestände aller Art zu tragen (vermag), welche häufig aus ihm alleine ihre Nährstoffe schöpfen“. Nach Tschermak (1921) handelt es sich dabei um „Fichtenbestände oder Mischungen von Fichten, Buchen und Tannen“. Die Wachstums- und Ernährungsbedingungen auf organischen Auflagen sind daher vergleichsweise gut. Der Wasserhaushalt von Tangelhumus ist bisher noch nicht vollständig geklärt. Er ist aber auch nach der Schneeschmelze oder nach Starkregen selten wassergesättigt, so daß es sich nicht um einen organischen Naßboden handelt (Bochter 1984). Nach eigenen pF-Messungen ist die nutzbare Feldkapazität von Oh-Horizonten der von Hochmoor-H-Horizonten vergleichbar (Baier 1998). Desgleichen fand Katzensteiner (2000) in ca. 15 cm mächtigem Alpenmoder einen hohen Anteil pflanzenverfügbaren Wassers. Je nach Mächtigkeit kann Tangelhumus daher ein bedeutender Wasserspeicher im Ökosystem sein (Strunk 1992). Nach eigenen Beobachtungen war selbst im August des Trockenjahres 2003 der Oh3, der Kontaktbereich zum Gestein, eines mächtigen Tangelhumus noch feucht, und es kamen dort Regenwürmer vor. Der pH umfasst den weiten Bereich von ca. 3 im L-Of bis 7 im Oh3 bei einer hohen Basensättigung nahe 100 %. Die Gesamt- und kurzfristig

mobilisierbaren Vorräte an P und K sind auch in mächtigen Auflagen sehr niedrig, die Pflanzenverfügbarkeit ist jedoch wegen der sauren Reaktion hoch. Tangelhumus hat also keineswegs die von der Arbeitsgruppe Standortkartierung (2003) beschriebenen chemischen Eigenschaften von Hochmoortorf.

Die ökologischen Eigenschaften von Moderauflagen, v.a. die günstige Nährelementverfügbarkeit, dürften mit denen des Tangelhumus vergleichbar sein (siehe Kap. 2.4.3.).

Zusätzlich können die Böden durch die äolischen Einträge mit Nährelementen angereichert werden. Von Leiningen (1909) quantifizierte das durch die „Verstaubung“ eingetragene silikatische Material in Tangelhumusaufgaben auf 1800 bis 17000 kg/ha, je nach Nähe zu den kristallinen Liefergebieten.



Typische Schutzwaldsanierungsflächen auf Dolomitstandorten sind durch eine naturgegebene, standörtliche Ungunst geprägt. Die bis heute nur gering entwickelten, flachgründigen Rendzinen mit Ah-Horizonten von meist unter 20 cm Mächtigkeit, zeichnen sich durch geringe Bodenvorräte an Nährelementen (vor allem an P, K und Mn), hohe pH-Werte, eine geringe Wasserspeicherkapazität und durch eine – insbesondere für die Baumart Fichte – eingeschränkte Nährelementverfügbarkeit aus. Hohe Humusvorräte in Moderdecken und/oder im Tangelhumus verbessern die Nährstoffverfügbarkeit und den Wasserhaushalt. Auf Kleinstandorten mit anstehendem Fels ist der Auflagehumus sogar alleiniges Wachstumsssubstrat. Aus standortkundlicher Sicht zählen diese Schutzwaldbereiche zu den schwierigsten und empfindlichsten in ganz Bayern.

2.6. Waldgeschichte und heutige Vegetationsdynamik

2.6.1. Waldgeschichte

Pollenanalytische Methoden zeichnen ein quantitatives Bild der die Lagerstätte umgebenden anemogamen Vegetation. Einen Überblick über die Vegetationsentwicklung in den Alpen gibt Kral (1979). Ausgehend von den Steppentundren des frühen Spätglazials kam es ab ca. 10000

Jahren vor Heute (b.p.) zu einer, in mehrere Stufen gegliederten, Wiederausbreitung der Wälder (Walentowski et al. 2004). Für die Waldentwicklung waren Faktoren wie die Entfernung des Refugiums, die Wandergeschwindigkeit (Samenverbreitung), Konkurrenz, sowie die Pioniereigenschaften und, damit eng verbunden, auch die Standortsansprüche der Baumarten bedeutend. Eine Schlüsselstellung nimmt die mit den Waldentwicklungsphasen einhergehende Bodenentwicklung ein.

Im Präboreal bildeten sich v.a. Wald- und Bergkiefernwälder, an der Waldgrenze Lärchen-Zirben-Wälder. Im Boreal (8000 b.p.) folgt die Einwanderung von Hasel, Ulme und Linde, aus dem Osten kommend tritt die Fichte hinzu. Im wärmeren Atlantikum, der Eichenmischwaldzeit, bildeten sich am Alpenrand in tieferen Lagen Eichenwälder aus. Im Älteren Atlantikum (7000 b.p.) wird die Fichte montan zur herrschenden Baumart, im Jüngeren Atlantikum (ab etwa 6000 b.p.) bis an die Waldgrenze (Ewald 1997). In diese Zeit fällt zudem die Einwanderung der Tanne, die ihre maximale Ausbreitung jedoch erst im Subboreal (3500 b.p.) in den „Fichten-Tannenwäldern“ erreicht. Etwa mit der Tanne wandert im Atlantikum die Buche ein. Ab 2500 b.p. (Älteres Subatlantikum) bildet sich der montane Fichten-Tannen-Buchen-Bergmischwald aus.

Die von Kral (1979) dargestellte Vegetationsentwicklung stimmt auch sehr gut mit den von Weber (1999) auf 1700 m ü.NN analysierten Pollenprofilen von tiefsubalpinem Tangelhumus überein. Der direkt dem Felsen aufliegende Humus aus dem Tiefenbereich von 74–60 cm (gemessen von der Humusoberfläche) entstand in einem Zeitraum von 5800 b.p. bis ca. 3500 b.p.. Dort dominierten Fichtenpollen mit 20-30%, *Pinus*-, *Abies*- und *Fagus*-Pollen erreichten jeweils rund 10%. In der Tiefenstufe von 50-30 cm (2000 b.p. bis 500 b.p.) nehmen Kulturzeiger (Spitzwegerich), Getreide und die Brennessel zu. Größere Zunahmen der Nichtbaumpollen fallen in die Zeit frühmittelalterlicher Rodungen im Zusammenhang mit den Klostergründungen (Ewald 1997). Seit dieser bajuwarischen Landnahme nimmt auch der Kiefernanteil wieder deutlich zu (Hölzel 1996). In weiten Bereichen der Bayerischen Alpen blieben die Bergmischwälder jedoch zunächst bis ins 16. Jahrhundert weitgehend vom Menschen unbeeinflusst (siehe Kap. 2.7.).

2.6.2. Heutige Vegetationsdynamik

Der postglazialen Waldgeschichte vergleichbar verläuft die aktuelle primäre Vegetationsentwicklung auf Rohböden. So wies Thiele (1978) für das Wimbachgries nach, dass einem Polsterseggenstadium auf Protorendzina nach etwa 250-350 Jahren der Rostseggen-Schneeheide-Alpenrosenbusch mit einzelnen Fichten auf „Tangel-

Moderrendzinen“ folgt. Nach insgesamt 1200-1500 Jahren kann nach Thiele (1978) auf einer Schuttflur ein Bergmischwald entstehen. Analog könnte daher im Postglazial die Kiefer/Latsche in weiten Teilen der Bayerischen Alpen durch Bildung organischer Auflagen der Wegbereiter für die Fichte und die späteren Bergmischwälder gewesen sein. Ein ähnliches Bild ergibt sich auch für die sekundäre Sukzession auf ehemals beweideten, nun gestörten Standorten. Nach Michiels (1993) verläuft die Vegetationsdynamik in Rasen aufgelassener Almflächen bzw. in degradierten Schutzwaldsanierungsflächen mit Mull-Rendzinen folgendermaßen: Dort erfolgt die Wiederbewaldung nicht direkt über die Fichte, sondern es kommt zunächst zur Ausbreitung und zum Schluß von Latschengebüschen. Nach der Akkumulation von Humusaufgaben stellen sich im Latschengebüsch Fichte, Vogelbeere und Bergahorn ein. Michiels (1993) nennt dies die *Picea*-Phase des *Rhododendro-Mugetum*. Bei ausreichender Nähe von Samenbäumen folgen Buche und Tanne, bis schließlich die Latsche ausgedunkelt und vollständig vom Bergmischwald abgelöst wird. Über die genauen ökophysiologischen Faktoren, die diese natürlichen Sukzessionsabläufe steuern, bestehen nach Michiels (1993) noch erhebliche Wissenslücken, auf die jedoch in der vorliegenden Arbeit im Besonderen eingegangen werden wird.



Ähnlich der postglazialen Waldentwicklung etablieren sich die Fichte und später der Bergmischwald auf Rohböden nach primären oder auf degradierten, flachgründigen Rendzinen erst nach sekundären Sukzessionsstadien. Eine direkte Wiederbewaldung mit der Klimaxbaumart Fichte ist auf diesen Standorten kaum möglich.

2.7. Nutzungsgeschichte, Standorts- und Vegetationsveränderungen

Der heutige Zustand der Wälder, gerade auf schwierigen Standorten, ist vielerorts Folge negativer, standortsdegradierender historischer Wirtschaftsweisen (Haupolter 1997a, Hölzel 1996). Während die Rodungen für Almen im späten Mittelalter weitgehend abgeschlossen waren, konnten sich abgelegene, urwaldähnliche Bestände zunächst noch bis in das 18. Jahrhundert erhalten. Hinsichtlich der früheren Waldbewirtschaftung ist zwischen den Wäldern in geistlichem Besitz, der industriellen Nutzungen für Salinen und Bergwerken weltlicher Eigentümer und der Bewirtschaftung im Staatswald zu unterscheiden.

2.7.1. Nutzungsgeschichte

Die schwerpunktmäßig im westlichen Oberbayern gelegenen klösterlichen Besitzungen (z.B. Werdenfelser Land, Ettal, Benediktbeuern) unterschieden Bannwälder (für die Bedarfsdeckung des Klosters), Freiberge (für die bäuerliche Nutzung) und im geringeren Anteil Heimhölzer (siedlungsnahe, bestimmten Höfen zugeordnete Wälder) (Ewald 1997). Zugängliche Freiberge wurden vielfältig und – trotz klösterlicher Forstordnungen – unregelmäßig geplentert, geschneitelt, streugerecht und als Waldweide genutzt. Viele abgelegene Klosterwälder blieben jedoch bis in das 19. Jahrhundert als Urwälder erhalten. Diese Klosterwaldungen gingen im Zuge der Säkularisation 1803 an den Bayerischen Staat über und wurden seitdem nach dessen Grundsätzen bewirtschaftet.

Geregelter, intensiver und bereits seit dem 17. Jahrhundert auf Nachhaltigkeit bedacht war dagegen die Bewirtschaftung in den sog. Salinenwäldungen (z.B. Salinen Reichenhall, Schellenberg, Frauenreuth, Traunstein) und in den Wäldern der Hüttenwerke (z.B. Bergen). Diese lagen im östlichen Oberbayern und reichten von Berchtesgaden über die Saalforsten und Ruhpolding bis zum Tegernsee. Deren Geschichte und Auswirkung auf das heutige Waldbild wurde ausführlich von Zierhut (2003), Knott (1988) und von Bülow (1962) untersucht. Mit der Entdeckung einer neuen Solequelle in Reichenhall im Jahr 1613 reichte die Holzversorgung der Saline aus den 55.000 ha Wald im Einzugsgebiet der Saalach nicht mehr aus. Daher wurden mittels Soleleitungsbau 1619 die Tochtorsaline Traunstein und 1810 zusätzlich die Saline Rosenheim gegründet und so die Sole nahe an die bis dato wenig genutzten Wälder geleitet. Mit der Salinenwirtschaft waren große Anstrengungen verbunden, neue Holzreserven zu erschließen. Hierzu erfolgte der triftfähige Ausbau der Bäche mit Klausen und die Erschließung mit Wegen. Zusätzlich wurde das Holz über Riesen, Holzstürze (z.B. Königssee) und durch Winterzug des vorgetrockneten Holzes auf Ziehwegen gebracht (Gödde 1997). Das Brennholz für die Salinen wurde in aufwändiger Weise und unter hohen Ernteverlusten (bis 25%) mit der „Maishacke“ zu Klafter aufgearbeitet, eine Besserung ergab erst die Einführung der Säge 1786 (Zierhut 2003). Typische Wirtschaftsweise des 17. Jahrhunderts waren in der Saline Traunstein zunächst Kahlschläge mit 5-7 ha Größe, später Saumkahlschläge von 0,5 bis 1 ha Ausdehnung. Ab 1740 wurden auch hier die letzten Urwälder in den schwer zugänglichen Lagen genutzt. Verbreitete Nebennutzungen in den Salinenwäldern und existentiell für die bäuerliche Bevölkerung waren die Waldweide, die Streunutzung und die landwirtschaftliche Zwischennutzung der Schlagflächen für 10 bis 15 Jahre als Weide, den sog. „Maisweiden“ (Mais=frische und ältere Schlagflächen mit Jungwuchs). Aus diesen entstanden nicht selten neue Lichtalmen. Für die noch nicht

genutzten Wälder in vorsalinischer Zeit ermittelte Zierhut (2003) eine Baumartenzusammensetzung von 37% Fichte, 29% Tanne und 22% Buche. Gegen Ende der Salinenzeit nahm durch die gezielte Förderung die Fichte auf 67,5% zu, die Tanne auf 12,4% und die Buche auf 19,1% ab. Aus den totholzreichen, mehrschichtigen Beständen mit ca. 865 fm/ha entstanden so bis zum 19. Jahrhundert einschichtige, fichtenreiche oder Fichtenreinbestände mit nur rd. 2/3 der ursprünglichen Vorratshöhe. Mit dem 1.1.1868 wurde der Sonderstatus der Salinenwälder aufgehoben und diese dem „Staatsforstärar“ überwiesen (Gödde 1997).

Ausführlich beschäftigte sich Meister (1969a, 1969b) mit einer Analyse für den Staatswald. Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts hatte auch hier die Begründung von Fichtenbeständen z.T. auch mit Tanne und geringen Laubbaumanteilen höchste Priorität. Schließlich wurden das höhere Kalamitätsrisiko, der negative Einfluß auf den Boden und folglich die geringere Produktionskraft von Fichtenbeständen im Vergleich zum Bergmischwald erkannt. Seit Mitte des 19. Jahrhunderts war daher die Begründung von Fichten-Tannen-Buchenbeständen das oberste Ziel für die bayerischen Staatswälder im Gebirge. Dies wurde auch in den Forsteinrichtungsoperaten der Forstämter deutlich hervorgehoben. Trotzdem wurden aus Kostengründen häufig Kahlschläge (bzw. oft auch eine kurz Abfolge der aufeinander folgenden Schläge „Vorbereitungshieb-Angriffshieb-Läuterung zur Entnahme des ehemaligen Unterstandes“) und Saumhiebe bis in die 60'er Jahre des vergangenen Jahrhunderts fortgeführt (Meister 1969a, Kornprobst 2004, pers. Mittlg.). Zum Teil kam auch der für die Verjüngung günstigere, von der Erstmaßnahme (Schirmschlag) bis zum letzten Abtriebshieb (Entnahme des Schutzgestänges) etwa 20 Jahre umfassende Dunkelschlag zur Anwendung.

Vereinfacht läßt sich demnach bis 1840 im westlichen, von klösterlichen Besitzungen geprägten, oberbayerischen Gebirge plenterartige Schlagführung und in den östlichen Salinengebieten Kahlschlag mit kurzzeitigen Überhalt des Schutzgestänges unterscheiden. Ab 1840 dominierte dann in den gesamten Staatswäldern der Kahlschlag.

Trotz dieser Hiebsführung und soweit nicht, wie in den Salinenwäldern das Nadelholz aktiv gefördert wurde, konnte sich bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts der Bergwald noch ausreichend zum Mischwald verjüngen. Dies belegen Reste naturnaher Fichten-Tannen-Buchen-Altbestände. Diese konnten, wie dieser mäßig trockene Bergmischwald (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) in Abb. 4 zeigt, auch auf flachgründigen, südexponierten Rendzinen aus Hauptdolomit bis heute die volle Schutzfunktion bewahren. Dem Ziel der Begründung gemischter Bestände im Staatswald stand dann jedoch in eklatanter Weise der

dramatische Anstieg der Schalenwildbestände ab 1850 gegenüber. Unabhängig von der waldbaulichen Hiebsführung ist seitdem die Verjüngung der Wälder beeinträchtigt, verbunden v.a. mit einer zunehmenden Tendenz zur Entmischung und mit einem Rückgang der Tannenanteile (Bernhart 1990, Meister 1969a). Ein Indiz für den hohen Stellenwert, den die Jagd damals (wie heute) einnahm, sind die noch erhaltenen und im Frohndienst mühevoll angelegten Jagdreitwege der ehemaligen Hofjagdreviere.



Abb. 4: Rest eines naturnahen, strukturreichen Bergmischwaldes auf Hauptdolomit (Aufnahme August 2004 nahe Wildbad Kreuth)

Naturnahe, gestufte Mischwälder bieten eine optimale Schutz erfüllung gegenüber Naturgefahren (Kräuchi et al. 2000, Schreyer und Rausch 1978). Wie seit nunmehr 150 Jahren ist auch heute die Bewirtschaftung des Staatswaldes auf die Wiederherstellung naturnaher Bestände ausgerichtet. Zudem – und entgegen den Befürchtungen zu Beginn der Waldschadensdiskussion – ist heute belegt, dass die Verjüngung des Bergmischwaldes bei entsprechenden waldbaulichen Verfahren in gezäunten Flächen oder bei geringen Verbiß problemlos möglich ist (Mosandl 1991, 1984).

Dagegen führt die hohe Schalenwildbelastung immer noch zu erheblichen Entmischungsprozessen (Ammer 1996a) und

verhindert in weiten Bereichen der Bayerischen Alpen die nötige Vorausverjüngung von Schutzwäldern oder Sukzessionsstadien auf Almen und in Sekundärbeständen (Hölzel 1996, Michiels 1993). In überalterten, verlichteten Wäldern fördert dies die Vergrasung, den Humusschwund und führt zur progressiven Entwicklung von neuen Lücken und schließlich von Lawinenbahnen (Laatsch 1977). Dort ist dann eine zielgerichtete Verjüngung oft nur noch mit Hilfe technischer Verbauungen möglich (Mößmer et al. 1994). Zudem ist belegt, dass für die Entmischung des Bergwaldes der Äsungsdruck des Schalenwildes weit schwerer wiegt, als der Verbiß bei Waldweide (Liss 1990).

2.7.2. Standortveränderungen

Die genannten historischen Eingriffe führten zu Veränderungen in der Struktur der Bestände, in der Ertragsfähigkeit, in der Baumartenzusammensetzung und, wie im Fall der sekundären

Kiefernwaldgesellschaften, sowie auf Sanierungsflächen auch in der möglichen Eignung der Standorte für bestimmte Baumarten. Einerseits resultieren wiederholte forstliche Nutzungen auf Grenzstandorten alleine über den Biomasseentzug in einem erheblichen Nährstoffexport aus den ohnehin nährstofflimitierten Ökosystemen (Katzensteiner 2003, Ewald et al. 2000, Hauptolter 1997a), andererseits können nachfolgende Humusverluste zur zusätzlichen Minderung der Nährstoffvorräte führen (Bochter et al. 1981). Mit dem Schwund der Humusaufgabe geht zusätzlich ein Verlust an leicht verfügbaren Nährstoffen und an Wasserspeicherfähigkeit einher.

Die Humusformenvielfalt und die Humusvorräte in Bergwäldern der Bayerisch-Tiroler Kalkalpen werden nicht nur durch die unterschiedliche Beschaffenheit des Ausgangsgesteins (Kap. 2.4.2.), sondern zudem durch die Waldbehandlung gesteuert. Die für die Nährstoffverfügbarkeit besonders bedeutende organische Auflage reagiert dabei besonders dynamisch gegenüber Veränderungen des Waldbestandes. Aufgrund der großen Bedeutung für geneigte Dolomit- und Kalksteinhänge wurde der Humusschwund von Laatsch und Grottenthaler (1973) als besondere Erosionsform charakterisiert und von Bochter et al. (1981) quantitativ untersucht. Die Autoren konnten für den Nationalpark Berchtesgaden belegen, dass bei wiederholten (drei) Kahlschlägen 30-40% und bei Lichtalmen 20-30% des ursprünglichen Humusvorrates verloren gingen. In vier von mir untersuchten naturnahen Bergmischwäldern auf Hauptdolomit (vgl. Kap. 2.4.2.) ergaben sich hohe Auflagehumusvorräte von 80-140 t/ha. Zusätzlich wurden auf vergleichbarem Standort vier angrenzende bzw. nahe gelegene, 55-110 Jahre alte, z.T. absterbende, aus Kahlschlag hervorgegangene Fichtenreinbestände untersucht. Mächtige Stöcke bezeugen, dass der Vorbestand hier ebenfalls ein vergleichbarer, vorratsreicher Bergmischwald war. Hier dominiert heute die Humusform (F-) Mull auf im Mittel 86% der Fläche, auf 9% kommt Moder vor, Tangel dagegen nur noch auf 5% der Fläche. Im Gegensatz zum naturnahen Bergmischwald mit teils flächigen Tangelhumus fiel auf, dass diese Humusform in den absterbenden Fichtenbeständen nur geschützt um alte Stöcke des Vorbestandes auftrat. Korrespondierend zur Änderung der Humusform nahmen auch die Auflagehumusvorräte auf nur noch 8-17 t/ha, bzw. 6-21% des Vorrates im Bergmischwald ab.

Welche Auswirkungen dies für die Wasserspeicherfähigkeit hat, veranschaulicht nachfolgende, vereinfachte Modellrechnung aus erhobenen Bodendaten dieser Bestände: Bei einem angenommenen mittleren Auflagehumusvorrat von 110 t im Bergmischwald und einer Lagerungsdichte von 0,08 t/m³, sowie einer Wasserspeicherfähigkeit von 80 Vol-% (pF 0-Wert eines Tangel Oh-Horizontes, aus Baier 1998) errechnet sich nach der Formel 110 t/ha :

0,08 t/ha x 0,8 ein maximales Wasserspeichervermögen von 1100 m³/ha bzw. 110 l/m². Für dieselbe maximale Wasserspeicherfähigkeit des Auflagehumus in den Fichtenreinbeständen und bei einer etwas geringeren Lagerungsdichte von nur 0,06 t/ha ergibt sich bei 12,5 t/ha Vorrat nur rd. 165 m³/ha oder 16,5 l/m² bzw. nur noch 15% des Bergmischwaldwertes. Interessant ist in dem Zusammenhang die zusätzliche Wasserspeicherung in Totholz. In den vier Bergmischwäldern wurden rd. 60-100 m³ dickes (>10 cm Durchmesser) und stark zersetztes, durchwurzelbares Totholz erreicht, in den geschädigten Fichtenreinbeständen dagegen nur 5-25 m³ schwach zersetztes Totholz aus Durchforstungsmaßnahmen. Nimmt man nun vereinfacht für das stark zersetzte Totholz die selbe Wasserspeicherkapazität an wie für Oh-Horizonte und geht von dem Maximalwert von 100 m³ aus, so können im Bergmischwald zusätzlich 80 m³/ha oder 8 l/m² im Totholz gespeichert sein. Dies entspricht folglich bereits rd. der Hälfte der gespeicherten Wassermenge in Humusauflagen abgängiger Fichtenreinbestände. Totholzanreicherung könnte in diesen totholzarmen Beständen, optimale Zersetzungsbedingungen vorausgesetzt, also den Wasserhaushalt deutlich verbessern. Außerdem trägt es langfristig bedeutend zum Humusaufbau bei. So fand ich bei der Humuskartierung im Bergmischwald in rd. 15% der Humusziegel noch deutlich erkennbare Totholzreste.

Die relativ hohe Wasserspeicherfähigkeit der großen Auflagehumusvorräte könnte die höhere Wuchsleistung der Urwälder im Vergleich zu den Folgebeständen erklären (Zierhut 2003). Dies belegen darüber hinaus auch frühe Beschreibungen allzu „nasser“ Urwälder oder urwaldartiger Bestände, wie z.B. die Revierbeschreibung des königlichen Salinenrevieres Rottach von 1831 (zitiert in Meister 1969a): „Auch läßt sich nach dem zweyten Abtriebe eine frühere Regeneration erwarten; denn eine unbezweifelte Ursache verspäteten Anfluges der Urwaldungen liegt 1 tens in dem großen Grade von Feuchtigkeit den sie bergen.“ Dass sich zu starke Standortsveränderungen auch negativ auswirken – und zu der heutigen weiten Verbreitung trockener Standorte, gerade auf Südhängen geführt haben können - war jedoch bereits 20 Jahre später bekannt: „Der Abtrieb einzelner Waldungen an steilen Gehängen, namentlich auf Kalkboden, hat vor allem zur Folge, dass die reichen Dammerdevorräthe, die unter dem Schutz des Waldes angehäuft waren, entblösst und ihres Schutzes beraubt werden. Was nun überbleibt, ist der kahle Fels, ein für allemal untauglich zur Waldproduction. (...) Die Gefahr der Abholzung auf Kalkboden liegt in der Vertrocknung. Ich habe an einer solchen Stelle selbst die Samenbäume, die man in der einfältigen Absicht, Nachwuchs zu erzeugen, hat stehen lassen, im nächsten Jahre sammt und sonders verdorrt gefunden“ (Sendter 1854).

Im Gegensatz zum Humusaufbau (vgl. Kap. 2.4.2.) können dieser Humusformenwandel und der Verlust an Auflagehumusvorräten sehr schnell ablaufen. So fand Schörry (1980), dass sich bereits vier Jahre nach einem starken Schirmhieb in einem frischen Karbonat-Bergmischwald (Bodentyp: Braunerde-Terra fusca aus Hauptdolomithangschutt) auf 81% der Fläche Mull und F-Mull, sowie auf 19% Moder vorkamen. Die unbehandelte Kontrolle wies dagegen lediglich 59% Mull/F-Mull und noch auf 41% Moder auf. Vermutlich wird die Mineralisation neben der verstärkten Erwärmung und größeren Bodenfeuchte auch durch die mit der Auflichtung rasch zunehmenden Vergrasung und die Bildung von humuszehrenden Rhizo-Humusformen (Graswurzelfilz-Moder) beschleunigt. Für die schnelle Umsetzung des Humus könnten jedoch vor allem die günstigen chemischen Eigenschaften, wie die vergleichsweise hohen pH-Werte und die hohe Basensättigung, bei gleichzeitig hoher biologischer Aktivität in den Ah-Horizonten verantwortlich sein. Nach Auflichtung oder Kahlhieben herrschen damit günstige Startbedingungen für Mineralisationsprozesse. Der Abbau von „Alpenhumus“ wurde bereits von v. Leiningen (1909) in einem Mineralisationsversuch untersucht. Er führte den schnelleren Umsatz im Vergleich zum Rohhumus auf den Eintrag von Kalk über die „Verstaubung“ und Hangzugwasser zurück. So verwundert es nicht, dass auf einer Wiebke Windwurffläche vom Frühjahr 1990 in einem subalpinen Fichtenwald (1500 m ü.NN, Südexposition, Hauptdolomit) im Sommer 2005 auf Moder- und Tangelhumusaufgaben Brennessel (!) und Himbeere als Mineralisationszeiger auftraten – das Humuskapital folglich bis heute kontinuierlich verloren geht. Neben der Freilage bei Kahlschlägen oder der Öffnung des Kronendaches beschleunigen auch die Erosion bei der Holzernte (Treiben des Holzes!), durch Viehtritt (v.a. auf den Maisweiden) und durch Schneeswurf den Humusschwund.

Neben den Nährstoffverlusten durch Biomasseentzug und Humusschwund kann auch die Beweidung zu zusätzlichen Nährstoffentzügen und schließlich zur Begünstigung heliophiler Magerrasenarten führen (Ewald 2000). Neu ist dagegen, dass auch die seit langem überhöhten Schalenwildbestände durch die Verhinderung der Verjüngung zur Degradation der Böden geführt haben können. So fanden Binkley et al. (2003) in einer *Artemisia-Pinus*-Gesellschaft der Rocky Mountains innerhalb gezäunter Flächen leicht erhöhte Oberbodenvorräte an organischen Kohlenstoff und Stickstoff, aber signifikant höhere austauschbare Vorräte an Ca, Mg, K und extrahierbarem P. Auf seit 14 Jahren gezäunten Flächen einer schottischen Heide zeigte sich bei Harrison und Bardgett (2004) eine Abnahme der pH-Werte und signifikant höhere Gehalte an pflanzenverfügbarem Stickstoff. Die Autoren nehmen an, dass mit Zunahme der Verjüngung die Stickstoffmineralisation, die N-Versorgung und schließlich das

Baumwachstum steigen. Entgegengesetzt zu den dargestellten Degradationsprozessen kann die Reduktion des Schalenwildes in den Bayerischen Kalkalpen über die einsetzende (Laubbaum-)Verjüngung bzw. über Sukzessionsstadien den Humusaufbau fördern und damit eine Bodenverbesserung einleiten. Dies dürfte sich gerade auf den besonders armen Standorten positiv auswirken (Prietzl 2005).

2.7.3. Vegetation und deren Veränderungen

Ein heutiges, standorts-vegetationsbasiertes Bild der Bergmischwälder in den Bayerischen Alpen zeichnet Ewald (1997); vergleichbar für die Tiroler Kalkalpen Haupolter (1997a). Einen systematischen Überblick über die Schneeheide-Kiefernwälder gibt Hölzel (1996). In der montanen Stufe (rd. 500 m ü.NN bis 1400 m ü.NN nordseitig bzw. bis 1500 m ü.NN bei Südexposition) kommen an steilen, durch edaphische Trockenheit geprägten Hängen thermophile Kalk-Buchenwälder vor. Typische Schutzwaldsanierungsflächen der montanen Höhenstufe liegen im *Seslerio-Fagetum* (Felshang-Bergmischwald), *Aposerido-Fagetum* (Karbonat-Bergmischwald) oder im *Calamagrostio-Pinetum* (randalpischer Buntreitgras-Kiefernwald in Hanglagen) (Ewald 1997, Hölzel 1996). Das *Seslerio-Fagetum* nimmt steile, flachgründige Dolomitrendzinen mit Felsdurchragungen ein. Diese Waldgesellschaft steht im engen Kontakt zum *Calamagrostio-Pinetum* in Föhnlagen und dem *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* in weniger extremen Reliefbereichen. Der letztere, mäßig trockene Karbonat-Bergmischwald dominiert auf flach- bis mittelgründigen Rendzinen in den Dolomitgebieten und ist die häufigste Waldgesellschaft der Bayerischen Kalkalpen. Trotz dieser Standortverhältnisse hat hier jedoch die Fichte in naturnahen Wäldern noch geschätzte Anteile von 20-40 % an der Baumartenzusammensetzung. Ewald (1997) nimmt an, dass dieser Vegetationstyp auch auf frischeren Standorten durch längere anthropogene Auflichtungen entstehen kann. Andererseits kann der mäßig trockene Karbonat-Bergmischwald aufgrund der in Kap. 2.7.2. dargelegten negativen menschlichen Einflüsse auch zu *Seslerio-Fagetum* degradieren. Außerdem handelt es sich auch im Falle der Buntreitgras-Kiefernwälder auf Grenzstandorten im Hauptdolomit zum überwiegenden Teil um hochgrasdominierte Brachestadien ehemaliger Streunutzungs-, Kahlschlags- und Weidewälder (Haupolter 1997a, Hölzel 1996).

Diese Sekundärgesellschaften besitzen jedoch i.d.R. noch die Tendenz zur Rückentwicklung zu Bergmischwäldern. Natürliche waldfreie Standorte der montanen Höhenstufe bleiben auf sehr steile Einhänge von Gräben, Rutschbereiche, Lawinenbahnen und Schuttreißen beschränkt (Hölzel 1996, Michiels 1993). Nach heutigem Stand des Wissens würden sich –

hohen Schalenwildverbiß ausgeschlossen - Lücken und vergraste Bereiche in den genannten Bergmischwäldern bzw. Buntreitgras-Kiefernwäldern über z.T. sehr lange andauernde sekundäre Sukzessionsstadien natürlich wiederbewalden. Neben der Latsche dürften hierbei auch Laubbaumpionierarten, allen voran Mehlbeere und Bergahorn, eine bedeutende Rolle spielen.



Historische Nutzungseinflüsse wie z.B. Kahlschlag, Beweidung, Streurechen und auch Wildverbiß führten in den verschiedenen Besitzarten zu einer erheblichen Verschlechterung der von naturaus armen Standorte und zu einem Wandel der Waldvegetation. Biomasseentzug, Totholzabnahme und Humusschwund bewirken einen erheblichen Verlust an Nährstoffgesamtvorräten und an Wasserspeicherfähigkeit. Gerade der Auflagehumus ist ein sehr fragiles Gut der Bergmischwälder. Dessen Mineralisation kann im Gegensatz zum langwierigen Aufbau in bislang ungestörten Ökosystemen sehr schnell ablaufen. Da gerade auf den flachgründigen Standorten mit z.T. anstehendem Fels auch hohe Auflagehumusvorräte vorkommen, sind diese besonders gefährdet zu degradieren.

2.8. Verjüngungsökologie und künstliche Verjüngung der Fichte

2.8.1. Naturverjüngung

Im Hinblick auf verjüngungsökologische Fragen unterscheiden sich die montane und subalpine Höhenstufe deutlich. Beide werden jedoch häufig zum „Bayerischen Hochgebirge“ zusammengefasst. Dagegen bildet der Montanbereich definitionsgemäß die Bergmischwaldzone oder „Bergstufe“, die in den Bayerischen Alpen durch das Vorkommen der Buche definiert ist und bis 1400 m ü.NN, bzw. bei Südexposition bis 1500 m ü.NN reicht (Ewald 1997). Erst ab dem Subalpin spricht man vom Gebirgswald oder der „Gebirgsstufe“ (Ott et al. 1997, Leibundgut 1986). Diese liegt zwischen der Buchenstufe und der potentiellen Waldobergrenze bei 1900-2000 m ü.NN. Die subalpinen Fichtenwälder sind lückig, die säulenförmig wachsenden Bäume zu Trupps aggregiert und dadurch an große Schneemengen angepaßt. Diese Waldstruktur ist daher für die Bayerischen Alpen ebenfalls ein gutes Kriterium, um den Montanbereich von der subalpinen Stufe zu trennen. Im Gegensatz zur veränderten Baumartenzusammensetzung und Bestandesstruktur fällt die floristische

Trennung zwischen der hochmontanen und subalpinen Höhenstufe schwerer. So können Pflanzenarten aus beiden Bereichen am Vegetationsaufbau beteiligt sein, wobei der montane Florencharakter meist überwiegt (Ellenberg 1982).

Anders als für den Subalpinbereich der Zentral- und Zwischenalpen (Ott et al. 1997, Brang 1996, Leibundgut 1986) gibt es bisher nur wenige ökologische Untersuchungen über die Fichtennaturverjüngung in montanen Lagen der Bayerischen Kalkalpen. Am besten sind hier die waldbaulichen Steuerungsmöglichkeiten für Bergmischwälder auf tiefgründigen Rendzina-Terra fusca- bis Terra fusca-Standorten, insbesondere die Abhängigkeit der Verjüngung von der Bestandesstruktur und der Eingriffsstärke untersucht (Ammer 1996b, Mosandl 1991). Im Vergleich zum Subalpin ist die Fichte in der montanen Höhenstufe weniger auf direkte als vielmehr auf das Angebot an diffuser Strahlung angewiesen (Brang 1996). Im Montanbereich ist die Fichte die lichtbedürftigste Baumart des Bergmischwaldes (Ammer 1996b).

Neben dem Licht haben jedoch auch andere Umweltfaktoren wie Temperatur, Feuchte oder pilzliche Pathogene einen wichtigen Einfluß auf Jungpflanzen (Brang 1998). So ist für eine erfolgreiche Fichtennaturverjüngung, gerade bei den extremen Standortsbedingungen, das Vorkommen von "safe sites" – das sind Kleinststandorte, die eine ungestörte Keimung, hohe Überlebensraten und gutes Wachstum ermöglichen - bedeutend (Harper 1977). Der Verjüngungserfolg der Fichte hängt extrem von der Qualität des Keimbettes ab (Mori et al. 2004, Brang et al. 2003, Brang 1998, Simard et al. 1998). Dies liegt daran, dass die Fichte im Gegensatz zu Baumarten mit größeren Samen, wie z.B. der Buche oder dem Bergahorn, nur über sehr kleine Samen mit geringem Nährstoffvorrat für den Keimling verfügt (Greene et al. 1998, Knapp und Smith 1982). Daher wird die Keimung der Fichte auch stärker von der Konkurrenzvegetation beeinträchtigt, die den Anschluß der Radikula zum Boden verhindert. Bergahorn und Buche verjüngen sich im Gegensatz zur Fichte auch in vergrasteten Partien des Bergmischwaldes leichter. Bei den auf tiefgründigeren Lehmrendzinen stockenden und daher standörtlich eher günstigen Waldwitwenblumen-Buntreitgras-Kiefernwäldern mit Pfeifengras (*Calamagrostio-Pinetum knautietosum*, *Molinia*-Fazies) wirkt zudem vor allem der dichte Wurzelfilz von *Molinia* extrem verjüngungshemmend auf die Fichte (Hölzel 1996).

Mögliche Keimbette (z.B. Mineralboden, organische Auflage oder Totholz für die Rannenverjüngung) sind extrem verschieden in ihren physiko-chemischen Eigenschaften, wie Wasserspeicherkapazität und Nährstoffverfügbarkeit. Für Südhänge der schweizerischen Zwischenalpen mit podsoligen Braunerden ist belegt, dass die Keimung auf dem

Mineralböden wegen einer konstanteren Bodenfeuchte erfolgreicher ist, wohingegen sich bereits etablierte Keimlinge auch auf Humusaufgaben gut entwickeln konnten (Brang 1996). Vergleichbare Studien fehlen jedoch bisher für die Bayerischen Kalkalpen. Da die Fichte an saure Böden mit mächtigen Humusaufgaben angepasst zu sein scheint (Schmidt-Vogt 1991), ist diese Fragestellung gerade für die kalkalpinen Verhältnisse mit einem kleinräumigen Waldbodenmosaik aus sauren Humusaufgaben und basischen Mineralböden wichtig, insbesondere auch im Hinblick auf die Ernährung und Entwicklung der Keimlinge. Die für die Fichte bekannte Rannen-, Moderholz- oder Kadaververjüngung tritt heute auf Südhängen und insbesondere auf Schutzwaldsanierungsflächen nur sehr selten auf (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2005, mdl. Mittlg.). Als Gründe hierfür werden der häufige Wechsel zwischen oberflächlicher Austrocknung und Befeuchtung des Totholzes und die daraus folgende unzureichende Zersetzung am Südhang diskutiert (Ott et al. 1997). Die positiven Eigenschaften des Totholzes gerade im Hinblick auf die Ernährung junger Fichten sind jedoch bisher nicht vollständig geklärt (Brang et al. 1998, Eichrodt 1969).

Für die Verjüngung im Gebirge spielt der Einfluß des Schnees eine entscheidende Rolle. Wenngleich der Schwarze Schneeschimmel (*Herpotrichia juniperi* (Duby) Petrak) an Südhängen aufgrund der kürzeren Schneedeckendauer bis in das Frühjahr hinein weniger schädigend wirkt als an Nordhängen (Ott et al. 1997, Butin 1989), so wirken an den Steilhängen vor allem mechanische Einwirkungen durch Schneegleitvorgänge verjüngungshemmend (Ammer 1990, Rebel 1922). Für die ungestörte Entwicklung der Fichtennaturverjüngung ist daher besonders in der Aufwuchsphase ein ausreichender Schutz vor Schneebewegungen unerlässlich. Außerdem führt Lüscher (1990) die anfänglich bevorzugte Entwicklung der Wurzel gegenüber dem Sproßwachstum für die Fichtennaturverjüngung in den Zentralalpen darauf zurück, dass so spätere Phasen der Schneebruchgefährdung schneller durchwachsen werden können.

Gegenüber den verhältnismäßig günstigen Bedingungen für eine ausreichende Verjüngung der Fichte in den Bergmischwäldern ist diese auf den Schutzwaldsanierungsflächen, trotz des ausreichenden Strahlungssangebotes, weder in der Lage sich erfolgreich zu etablieren, noch geschlossene Bestände zu bilden. Hierbei haben zum einen Schäden durch die extremen Schneebewegungen aufgrund des Verlustes an natürlichen Hindernissen einen bedeutenden Einfluß (Michiels 1993). Auf den in dieser Arbeit im Vordergrund stehenden flachgründigen, degradierten Schutzwaldsanierungsflächen mit Mull-Rendzinen fallen dagegen ganze Fichtenpopulationen aus, ohne dass äußere Ursachen hierfür erkennbar sind. Dabei handelt es sich um durch Humusschwund gekennzeichnete Bergmischwaldstandorte (insbesondere des

Seslerio-Fagetum (Felshang-Bergmischwald) und des *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* (mäßig trockener Karbonat-Bergmischwald) und aus diesen hervorgegangene ärmere Subassoziationen des Buntreitgras-Kiefernwaldes und deren Kontaktgesellschaften. Wie in Kap. 2.6.2. beschrieben, kann sich hier die Naturverjüngung der Fichte erst nach Sukzessionsstadien von Pionierbaumarten, wie z.B. der Latsche, ansiedeln.

Schon früh wurde die herausragende Bedeutung der Mykorrhiza für die Bäume in den Hochlagen herausgestellt (Moser 1956). Unbestritten ist heute der positive Einfluß der Ektomykorrhizen (ECM) auf die Pflanzenernährung, insbesondere für die Stickstoff- und Phosphoreignung, die Wasserversorgung, die Trockentoleranz, die Abwehr von Pathogenen und auf stark sauren Böden auch auf die Komplexierung von Schwermetallen (Smith und Read 1997, Marschner 1995). Dabei wird die Symbiose mit den ECM als Anpassung der Bäume an nährstofflimitierte Ökosysteme verstanden, in denen die meisten Nährelemente, insbesondere Stickstoff und Phosphor, gebunden in der organischen Substanz vorliegen (Read und Perez-Moreno 2003, Smith und Read 1997). Gerade auf armen Standorten ist daher eine standortsangepaßte Mykorrhizierung von großer Bedeutung für eine erfolgreiche Entwicklung der Fichtennaturverjüngung (Grossnickle 2000). Untersuchungen zur Bedeutung der Mykorrhiza auf Schutzwaldsanierungsflächen fehlten aber bislang.

2.8.2. Künstliche Verjüngung der Fichte

Zweifellos ist die künstliche Verjüngung bisher die Hauptmaßnahme zur langfristigen Wiederherstellung gering oder unbestockter Schutzwaldsanierungsflächen und damit zur Sicherung der vielfältigen Waldfunktionen. Tatsächlich lagen jedoch zum Startzeitpunkt der Sanierungsmaßnahmen 1987 nur wenige praktische Erfahrungen mit der künstlichen Verjüngung dieser standörtlich extremen Flächen vor.

Mit der Verjüngungspraxis in den Salinenwäldern beschäftigte sich ausführlich Zierhut (2003). Demnach erfolgte eine erfolgreiche Verjüngung der Bestände bis zum Ende des 18. Jahrhunderts ausschließlich über Naturverjüngung über i.d.R. schmal geführte Saumkahlschläge. Da der Erfolg der Naturverjüngung, insbesondere in Beständen im Umgriff von Almen zurück ging, was auf die zunehmende Weidebelastung zurückgeführt wurde, führte man ab 1781 die künstliche Verjüngung, insbesondere die mit enormem Aufwand betriebene Fichtensaat in den Salinenwäldern ein. Der Erfolg war jedoch häufig nur mäßig. So waren nach Zierhut (2003) viele "auflaufende Saaten mattwüchsig und gelb verfärbt". Bei den Saaten sollte zwar autochthones Saatgut verwendet werden, aus Kostengründen wurde trotz allem Saatgut fremder Herkunft eingesetzt. Viele Fichtenreinbestände aus salinarischer Zeit

sind daher nicht autochthon. Darüber hinaus gibt es einen Bericht über noch frühere Saatversuche von 1596 auf Almflächen. Das Scheitern der hier ebenfalls vergilbten Verjüngungspflanzen wurde auf Trockenschäden zurückgeführt (Zierhut 2004, mdl. Mittlg.). Im Gegensatz zu heute, war die Saat jedoch noch bis zum Ende des 19./Beginn des 20. Jahrhunderts weit verbreitete Verjüngungspraxis nach Kahlschlägen (Anonymus 1897). Die Gründe für den Rückgang und die heute fehlende Erfahrung mit Saaten im Gebirge dürften in den hohen Kosten für das knappe Saatgut zu suchen sein. Die künstliche Verjüngung mittels Pflanzung nahm dagegen in den Salinenwäldern einen geringeren Umfang ein. Hierbei wurde die Fichtennaturverjüngung samt Wurzelballen im angrenzenden Innensaum erworben und auf den Kahlschlag verpflanzt. Aus Sicht der Genetik, der Wurzelentwicklung und der standortsangepaßten Mykorrhizen dürfte dies ein sehr erfolgreiches Verjüngungsverfahren gewesen sein. Zudem wurden bereits kleinere fliegende Saatbeete angelegt (Zierhut 2004, mdl. Mittlg.).

Gampe (1989) untersuchte den Erfolg erster Sanierungsbemühungen in den Bayerischen Alpen. Seit Ende der 40'er (ca. 100 ha erfolgreiche Waldbrandaufforstungen nach dem Trockenjahr 1947) bis zu den 60'er Jahren des 20. Jahrhunderts gab es demnach nur geringfügige Sanierungspflanzungen. Größere Aufforstungen waren im Rahmen des 1969 von den Staatsministerien des Inneren (Wasserwirtschaft) und für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten beschlossenen "Alpenplanes" zur Aufforstung von Lichtweideflächen, zur Verjüngung vergreister Bergwälder und dem Umbau von wasserwirtschaftlich ungünstigen Beständen vorgesehen. Von den seit 1948 angelegten 1500–2500 ha waren jedoch bis 1985 nur ca. 800–1000 ha entwicklungsfähiger Schutzwald übrig geblieben. Der Schwerpunkt dieser erfolgreichen Aufforstungen lag im Allgäu, das im Vergleich zu den Mittleren Bayerischen Kalkalpen weniger Hauptdolomiteile aufweist und damit standörtlich günstiger ist. Die detaillierte Verjüngungsanalyse Gampe's (1989) stützte sich auf die Inventur von 31 erfolgreichen Sanierungsprojekten, d.h. die möglichen Einflußfaktoren in Extrembereichen mit gescheiterten Sanierungsaufforstungen blieben weitgehend außer Acht. Dennoch ergaben sich bereits aus dieser Studie geringere Zuwächse für auf flachgründigen Karbonatstandorten gepflanzte Fichten, eine schütterere Benadelung und N- und P-Mangel. Als Gründe hierfür wurden damals noch Immissionseinflüsse, evtl. verstärkt durch die standörtliche Ungunst vermutet. Ähnlich ungünstig wie bei gepflanzten Fichten erwies sich die Vitalität der Naturverjüngung, so dass insgesamt auf eine geringe natürliche Wiederbewaldungstendenz von Extremstandorten geschlossen wurde. Diese Folgerungen wurden auch durch spätere Arbeiten bestätigt (Hölzel 1996, Michiels 1993).

Widersprüchlich hierzu sind dagegen die Einordnung der Fichte als Baumart mit hohem Pioniercharakter durch Gampe (1989) und Schiechtl (1973; zit. in Gampe 1989) und die hieraus gefolgerte gute Verwendungsmöglichkeit für Sanierungsaufforstungen. Eventuell verleitete der oft noch hohe Fichtenanteil in den an die Sanierungsflächen angrenzenden Bergmischwäldern zu dieser Annahme. Erst Michiels (1993) ordnet die Fichte nach seinen Sukzessionsstudien als Klimax- bzw. Schlußwaldbaumart ein und weist ausdrücklich darauf hin, dass bei Aufforstungen in sonnseitigen Rasengesellschaften, also den “Problemfällen” der Schutzwaldsanierung, die Verjüngung der Fichte wenig erfolgversprechend ist und hier zunächst Pionierbaumarten eingebracht werden sollten. Entgegen dieser Hinweise schlägt das “Handbuch zur Sanierung von Schutzwäldern im bayerischen Alpenraum” (BStELF 1997) vor, dass Pionierbaumarten v.a. dann verwendet werden sollten, wenn ein langfristiges Vorgehen bei der Waldverjüngung möglich ist. Da jedoch die Wiederbewaldung der meisten Schutzwaldsanierungsflächen bzw. die Waldentwicklung möglichst schnell erfolgen sollte (die Sanierungsmaßnahmen waren für einen, für Gebirgsverhältnisse vergleichsweise kurzen, Zeitraum von nur rd. 50 Jahren geplant (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2001)), wurden hier die bereits bekannten Zusammenhänge zwischen Baumartenwahl und Standort zugunsten einer vermeintlich günstigeren zeitlichen Komponente des Sanierungserfolges aufgegeben. Zudem dürfte auch die geringere Schutzwirkung der Vorwaldbaum- und -straucharten gegen Lawinen bei der Entscheidung für die hochstämmige und wintergrüne Fichte eine Rolle gespielt und dazu geführt haben, dass diese weiterhin auf extremen Schutzwaldsanierungsflächen ausgebracht wurde. Der zu Beginn der Schutzwaldsanierungsplanung ursprünglich geplante Fichtenanteil von 30% (Kap. 1.) wurde daher seit 1987 auch bei den tatsächlich ausgebrachten Pflanzen auf Sanierungsflächen realisiert (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2001).

Aufgrund der technischen Vorteile, wie z.B. Lagerung mit geringeren Trockenschäden an den Wurzeln, geringerer Pflanzschock, einfacher Transport und flexiblere Pflanzzeiten und somit vor allem aus Kostengründen, werden heute in der Schutzwaldsanierung, bis auf seltene Ausnahmen, Container-(Ballen-)Pflanzen autochthoner Herkunft aus Tieflagenanzucht verwendet (Mayer und Ott 1991). Demgegenüber wurde vielfach auf den Vorteil von Hochlagenpflanzgärten hingewiesen, da somit die Klimabedingungen am Anzuchts- und späteren Pflanzort ähnlich sind und zudem auch eine angepaßte Mykorrhizierung erreicht werden kann (Gampe 1989, Göbl und Heumader 1989). Aufgrund der komplexen Beziehungen zwischen Baum, Pilz und Umwelt fehlt bisher der Nachweis einer erfolgreichen nachträglichen Mykorrhizierung bereits verpflanzter Fichten auf Sanierungsflächen. So

ergaben auch eine im Rahmen einer Vorstudie zu dieser Arbeit durchgeführte Literaturstudie und eine Expertenbefragung in der Schweiz, in Österreich und in Deutschland, dass eine nachträgliche künstliche Mykorrhizierung der mattwüchsigen Fichten auf Schutzwaldsanierungsflächen wenig erfolgversprechend ist (Agerer 2002, mdl. Mittlg.; Egli 2002, mdl. Mittlg.; Göbl 2002 mdl. Mittlg.). Obwohl die Technik der künstlichen Impfung, einschließlich der Herstellung des Inokulums, bereits weit entwickelt ist, gibt es im Handel derzeit keine geeigneten Pilzstämme für die Fichte (Kottke 2002, mdl. Mittlg., Kesel et al. 1999). Außerdem sind bestimmte Pilze überhaupt nicht zur vegetativen Vermehrung geeignet (Heyser 2002, mdl. Mittlg.). Die heute erhältlichen Mischinokulate (z. B. „EktoMax[®]“) oder problemlos kultivierbare „Standard-Pilze“ (z. B. *Pisolithus tinctorius*, *Rhizopogon spec.*) sind nicht im Freiland geeignet – die Pilzpartner werden i.d.R. verdrängt, bzw. bilden keine Mykorrhizen aus (Egli 2002, mdl. Mittlg.; Egli 1985).

Für die Anzucht der Container-Pflanzen werden zumeist saure Substrate wie Rindenkompost, Pflanzgartenerde, Torf oder Walderde vom Aufforstungsort (nur in der Schweiz) z.T. unter Zugabe von Langzeitdüngern empfohlen (BStELF 1997, Schönenberger et al. 1990). Das Anzuchtsubstrat bayerischer Sanierungspflanzen unterscheidet sich daher hinsichtlich des Boden-pH und der Nährstoffverfügbarkeit deutlich vom späteren Pflanzort mit hohen pH-Werten, erschwerter Nährstoffverfügbarkeit und fehlenden Humusaufgaben.

Zudem ist bereits seit langem bekannt, dass bei der Anzucht von Ballenpflanzen irreversible Wurzeldeformationen (Spiralwuchs und Netzbildung) auftreten können, welche die zukünftige Bestandesstabilität beeinträchtigen (Schönenberger et al. 1990, Strohschneider 1987). Heutige Anzuchtmethoden wie Topf-in-Topf-Systeme, der Sterntainer oder der „Luftwurzelschnitt“ (air pruning) lassen jedoch eine bessere Wurzelentwicklung erwarten. Bei letzterem Verfahren wachsen die Wurzelspitzen durch Löcher im Container an die Luft, vertrocknen und bilden dort verzweigte Sekundärwurzeln aus. Außer der Anzucht in Containern könnte auch die zunächst häufig angewandte Locheisenpflanzung, bei der der umgebende Boden mit einer Eisenstange verdrängt wird, zu den beobachteten Wurzeldeformationen beigetragen haben.

Bis auf einzelne Wurzelgrabungen durch Revierleiter und einen Wurzelauszugversuch fehlen jedoch bisher Untersuchungen zur Wurzelentwicklung bei Fichten auf bayerischen Schutzwaldsanierungsflächen (Encke 2002). Angesichts der sehr geringen Ausfallprozente von Containerfichten fünf Jahre nach Beginn eines Aufforstungsversuches im Kalkalpin kommt Binder (1992) zu dem Schluß, dass - bezogen auf den noch kurzen

Untersuchungszeitraum - Ballenpflanzen gut für Aufforstungen unter diesen klimatisch extremen Bedingungen geeignet sind. Methodisch bedingt konnten jedoch keine Wurzelgrabungen durchgeführt werden.

Ebenso wie bei der Naturverjüngung verhindert die Schneedynamik (Schneegleiten und – kriechen, Lawinen) bei stärkeren Hangneigungen und Verlichtungen des Altbestandes und vor allem in Südexposition die künstliche Verjüngung der Flächen. Dabei ist vor allem die Fichte empfindlich gegenüber Schneebewegungen, da sie mit zunehmendem Alter ihre Elastizität verliert und dann ab einem bestimmten Durchmesser gebrochen, gespalten oder entwurzelt wird (Ammer 1989). So zeigten auch die von Gampe (1989) untersuchten Sanierungsaufforstungen starke Gleitschnees Schäden. Natürliche Hindernisse imitierend, sollten daher temporäre oder permanente Verbauungen den Schutz vor Schneedynamik gewährleisten und das Aufwachsen der Verjüngung solange ermöglichen, bis der neue Waldbestand selbst Schutzaufgaben übernehmen kann. Heute sind die technischen Grundlagen für die verschiedenen Verbauungen gegen Lawinen und Gleitschnee (z.B. Schneerechen, Bermen, Pfähle, Schwellen, Dreibeinböcke) einschließlich Haltbarkeit der Werke oder Schutzreichweite weitgehend erarbeitet und bekannt, in der Praxis verbreitet und ihre positive Wirkung gegenüber den schneespezifischen Schäden auf die Verjüngung belegt (BStELF 1997, Mößmer et al. 1994, Schönenberger et al. 1990).

Als Folge der vielen negativen Umwelteinflüsse sollten bei Sanierungsaufforstungen so weit als möglich natürliche “positive Kleinstandorte” für die Verjüngung ausgenutzt werden (BStELF 1997, Ammer 1989). Hierzu zählen sämtliche Standorte, die Schneebewegungen reduzieren z.B. in der Nähe der Restbestockung und von alten Stöcken, Querliegern oder Felsen. Der natürlichen Verjüngung in der subalpinen Höhenstufe entsprechend, werden diese Kleinstandorte auch bereits im Montanbereich dicht mit Rotten, 20 bis 40 Pflanzen umfassende Baumtrupps, bepflanzt. Diese sollten sich schließlich gegenseitig schützen und einen strukturreichen Nachfolgebestand bilden (Strobel 1997, Ott et al. 1997, Schönenberger et al. 1990).

Demgegenüber weisen selbst im Schutz von Verbauungen erwachsende Fichten auf den Hauptdolomitstandorten Wuchsstockungen, Kleinnadeligkeit und Ausfälle auf – ebenso wie Bäume ohne Schutz vor Schneebewegungen (Ammer 2005, mdl. Mittlg.; Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2004, mdl. Mittlg.). Dies ist ein eindeutiger Beleg dafür, dass auf diesen Flächen zusätzlich andere Faktoren das Wachstum der Verjüngungspflanzen behindern. Eigene Triebblängenrückmessungen an diesen Fichten ergaben einen typischen, abnehmenden

Verlauf der Zuwächse: Von zunächst rd. 16 cm Baumschulzuwachs sinkt dieser auf 12 cm im nächsten Jahr und 3-4 cm im zweiten Jahr, bis schließlich Wuchsstockungen mit nur noch geringen Zuwächsen im Millimeterbereich bis maximal rd. 2 cm auftreten. Trotz ihrer Wuchsstockung und der mit der Zeit abnehmenden Benadelung können die meist nur kniehohen Fichten über Jahre auf den Sanierungsflächen überleben, obwohl keine positive Entwicklungstendenz mehr zu erwarten ist. Unter diesen Standortsbedingungen sind daher hohe Überlebensraten der Bäume nicht gleichzusetzen mit einem großen Aufforstungserfolg. Mit den Wuchsstockungen gehen ausgeprägte Nährelementmängel der gepflanzten Fichten einher (siehe auch Kap. 2.5.1.). Nach eigenen Beobachtungen treten bereits ein Jahr nach dem Verpflanzen auf Sanierungsflächen auf Hauptdolomit mit Mull-Rendzinen deutliche Chlorosen über alle Nadeljahrgänge (Stickstoffmangel) auf (Abb. 1). So zeigten auch die bei Binder (1992) und Gampe (1989) untersuchten gepflanzten Fichten ausgeprägten N- und P-Mangel, Kleinnadeligkeit, bei insgesamt nur bis zu drei Nadeljahrgängen. Düngemaßnahmen sollten diese Standortsungunst ausgleichen und speziell bei Aufforstungen die kritische Anwuchs- und Jugendphase der Sanierungspflanzen verkürzen (Glatzel 1971). Dies gilt insbesondere im Hinblick auf die begrenzte Standzeit temporärer Verbauungen. Bisherige Düngeversuche in der Schutzwaldsanierung führten jedoch nicht bzw. nicht längerfristig zu erhöhten Nährelementgehalten in den Nadeln und größeren Zuwächsen (Zollner 2000, Binder 1992, Gampe 1989).



Die noch geringe Erfahrung mit Sanierungsaufforstungen am Ende der 80'er Jahre des vergangenen Jahrhunderts und eine anfängliche Überschätzung des Pioniercharakters der Klimaxbaumart Fichte führten zu hohen Fichtenanteilen auf Sanierungsflächen im Hauptdolomitgebiet. Auf großer Fläche stocken hier heute Fichtenkulturen auf flachgründigen Mull-Rendzinen. Diese sind nicht entwicklungsfähig, durch Nährelementmängel gekennzeichnet und müssen in den meisten Fällen als gescheitert betrachtet werden. Auch der Schutz durch Verbauungen und Düngemaßnahmen erbrachten keine Verbesserung dieser Situation. Ähnlich dem Minimumgesetz für die Nährelementversorgung gibt es auf diesen extremen Standorten keinen gegenseitigen Ersatz von verjüngungsfördernden Umweltfaktoren. Diese müssen vielmehr jeweils gleichzeitig verwirklicht sein um eine ungestörte Entwicklung der Natur- wie auch der Kunstverjüngung zu ermöglichen.

2.9. Wissensbasis für weiterführende Studien

Auf der Grundlage der in diesem Kapitel vorgestellten, bisherigen Untersuchungen kann als Basis für weiterführende Studien folgender Wissensstand abgeleitet werden:

- 1) Geringe Nährelementvorräte, ungünstige bodenchemische Eigenschaften und die hieraus folgende geringe Nährstoffverfügbarkeit auf flachgründigen Karbonatstandorten der Bayerischen Kalkalpen gelten bisher als die Hauptursachen für die mangelhafte Ernährung und die geringe Vitalität von Fichtenaltbeständen.
- 2) Schutzwälder auf südexponierten Dolomitstandorten stocken naturgemäß auf armen Standorten, da hier die Pedogenese (Klima, Ausgangsgestein) nur extrem langsam verläuft.
- 3) Die meist in Folge menschlicher Einflüsse verlichteten oder unbestockten Schutzwaldsanierungsflächen besitzen geringere Auflagehumusvorräte und Totholz mengen als geschlossene Bergmischwälder auf vergleichbaren Standorten.
- 4) Die heutige Baumartenzusammensetzung auf vielen Schutzwaldsanierungsflächen (z.B. *Calamagrostio-Pinetum*, randalpischer Buntreitgras-Kiefernwald in Hanglagen) ist die Folge einer Standortsdegradation.

- 5) Naturnahe Altbestände in diesen Standortsbereichen besitzen dagegen einen hohen natürlichen Fichtenanteil (20-40%) und weisen zudem eine vitale Naturverjüngung der Fichte auf.
- 6) Auf degradierten Standorten mit Mull-Rendzinen unterbleibt dagegen weitgehend die natürliche Wiederbewaldung mit der Fichte.
- 7) Für ein ungestörtes Wachstum unter den extremen Umweltbedingungen auf Schutzwaldstandorten ist die Fichte besonders in der Jugendphase auf günstige Kleinstandorte angewiesen.

3. Ziel der Arbeit und konzeptionelles Vorgehen

3.1. Ziel der Arbeit

Heute besteht eine breite geschichtliche, forstpraktische und ökologische Wissensbasis über kalkalpine Wälder und deren Verjüngung mit der Fichte (v.a. Kap. 2.8. und 2.9.). Dennoch fehlen Studien zu dem bisher ungeklärten, erst mit den Sanierungsbemühungen seit Ende der 80'er Jahre aufgetretenen Phänomen der fehlgeschlagenen Fichtenverjüngung auf den stark verlichteten bis entwaldeten Schutzwaldsanierungsflächen im Dolomitgebiet.



Aufbauend auf den bisherigen Wissensstand, ist es das Ziel dieser Arbeit, die für die Verjüngung der Fichte auf typischen Schutzwald- und Sanierungsstandorten ökophysiologisch wichtigen Einflußfaktoren zu klären. Damit werden die Hauptgründe für die beobachteten Wuchsstockungen der Fichte auf degradierten Dolomitstandorten aufgezeigt.

3.2. Konzeptionelles Vorgehen – Haupt- und Detailfragen

Abb. 5 gibt einen Überblick über die untersuchten Haupt- und Detailfragen dieser Studie. Dabei wird auf die einschlägigen eigenen Publikationen I-IV im Teil B dieser Arbeit bzw. die zusätzlich vorgestellten, bisher in kein Publikationsmanuskript eingearbeiteten Daten verwiesen.

Eine ungestörte **“Wurzelentwicklung und Verteilung im Boden”** ist eine wichtige physiologische Voraussetzung für die Entwicklung eines Baumes (Lyr et al. 1992). Über die Wurzelbildung in Gebirgslagen gibt es bisher nur sehr wenige Arbeiten (Lüscher 1990). Wurzelgrabungen an Schutzwaldsanierungspflanzen und die Beurteilung von Deformationen (z. B. Strohschneider 1987) fehlten ebenso fast vollständig. Daher wurden wichtige Parameter der Wurzelentwicklung von gepflanzten Fichten, wie durchschnittliche Gesamtlängen und -gewichte, deren Verteilung am Hang und vorhandene Deformationen analysiert und die mögliche Abhängigkeit von der Humusform (Moder- vs. Mullhumusform) beurteilt. Da die Verteilung der Wurzeln im Boden vom Nährstoffangebot abhängt (Puhe 2003) wurde zudem die Dichte der Feinstwurzeln im Ah und im Auflagehumus von Moder-Rendzinen untersucht (→ Publikation II und zusätzliche Daten im Kap. 5.1.).

Ernährung und Biomasseentwicklung?

Einfluß von Wachstumssubstrat und Kleinstandort?

I, II, +

Möglichkeiten und Grenzen der Düngung?

II

Wurzelentwicklung und Verteilung im Boden?

+, II

Verjüngungsnischen der Naturverjüngung?

IV

Mykorrhizierung?

Vertikale Verteilung der Mykorrhizen in Bodenhorizonten?

III, I

Horizontale Verteilung der Mykorrhizen auf Sanierungsflächen?

+

Legende:

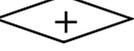
	Nummer der Publikation im Teil B
	zusätzliche, bisher in keiner Publikation verwendete Daten

Abb. 5: Haupt- (rot) und Detailfragen (schwarz) dieser Arbeit zur Fichtenverjüngung auf Schutzwaldstandorten.

Die Bergwälder der Bayerischen Alpen wurden über Jahrhunderte vom Menschen beeinflusst und ihre Standorte verändert (Kap. 2.7.). Eine wesentliche Folge dieser Nutzungen ist u.a. ein, gegenüber naturnahen Waldzuständen, bedeutender Verlust von Auflagehumusvorräten und an Totholz. Daher ist es wichtig festzustellen, wie sich diese Veränderungen auf die Fichtenernährung auswirken. Einen Schwerpunkt bildeten daher Untersuchungen zu „**Ernährung und Biomasseentwicklung**“ in Abhängigkeit von der Qualität des **Wachstumssubstrates bzw. des Kleinstandortes**“ der Fichtenverjüngung auf Schutzwaldstandorten (→ Publikationen I, II und zusätzliche Daten im Kap. 5.2.1.). Im Vordergrund dieser Fragestellung stand v.a. die Ernährung und das Wachstum der Fichte auf sauren Humusaufgaben, auf stark zersetztem Totholz und auf basischen Mineralböden. Hierzu wurde ein Biotest mit Fichtenkeimlingen durchgeführt und Fichten auf unterschiedlichen Kleinstandorten von Schutzwaldsanierungsflächen hinsichtlich ihres Ernährungszustandes charakterisiert.

Düngemaßnahmen werden in der Sanierungspraxis als einfaches Mittel angesehen um die standörtliche Ungunst auszugleichen und die Ernährungsprobleme der Fichten rasch zu beheben. Bisher lagen aber keine allgemein zugänglichen Resultate über die langfristige

Wirksamkeit und daraus abgeleitete, mögliche Anwendungsempfehlungen vor. Daher wurde der von der Schutzwaldsanierungspraxis häufig gestellten Frage zu „**Möglichkeiten und Grenzen der Düngung**“ nachgegangen (→ Publikation II). Hierbei wurde insbesondere die Langzeitwirkung von NPK und Biosol in Baum und Boden, sowie die Abhängigkeit der Düngewirkung vom Standort und der Vitalität des Baumes untersucht.

Die standortstypische **“Mykorrhizierung”** ist v.a. auf schwierigen Standorten eine grundlegende Voraussetzung für die Vitalität und die ungestörte Entwicklung von Verjüngungen (Smith und Read 1997, Grossnickle 2000). So vermutete auch Michiels (1993), dass eine ungünstige Mykorrhizierung die Ursache für die unzureichende Wiederbewaldung von degradierten Standorten mit der Fichte sein könnte. Untersuchungen zur Mykorrhizazönose auf Schutzwaldstandorten fehlten bisher vollständig. Daher zeigt die Studie zur **„vertikalen Verteilung der Mykorrhizen in Bodenhorizonten“** in noch intakten Moder-Rendzinen eines weitgehend naturnahen Bestandes zunächst die ungestörte Mykorrhizierung von Verjüngungsfichten in Bergwäldern auf (→ Publikationen III und I). Hierbei wurde erstmals die von Agerer (2001) vorgeschlagene Klassifikation nach Explorationstypen für eine ökologische Analyse angewendet. Aus der horizontspezifischen vertikalen Verteilung der Mykorrhizen wurde deren jeweilige Strategie der Nährstoffaufnahme in Abhängigkeit von den physiko-chemischen Eigenschaften der Bodenhorizonte abgeleitet und damit auch die Folge eines Humusformenwandels auf die Mykorrhizazönose abgeschätzt.

Im Gegensatz zu der weiten Verbreitung von Moderauflagen in ungestörten Bergwäldern sind degradierte, verlichtete Sanierungsflächen durch ein flächiges Vorkommen von Mull-Humusformen gekennzeichnet. Zudem fehlt häufig der Altbestand, der für die Weitergabe bestimmter standortstypischer Mykorrhizen an Jungbäume wichtig ist. In diesem Zusammenhang ist daher der Einfluß der jeweiligen Humusform und auch des zurückliegenden Zeitraumes seit der Entwaldung auf Kennwerte der Mykorrhizierung von Bedeutung. Daher wurde zusätzlich auch die **„horizontale Verteilung der Mykorrhizen auf Sanierungsflächen“**, insbesondere von Explorationstypen und von Gattungen/Arten untersucht (→ zusätzlichen Daten im Kap. 5.2.2.). Auf der Grundlage dieser Studie wurde v.a. dargestellt, inwieweit sich die Mykorrhizazönose von Sanierungsflächen von der von intakten Bergwäldern unterscheidet und welche Faktoren hierfür bedeutend sind.

Nach eigenen Beobachtungen tritt die Fichtennaturverjüngung nicht erst im Subalpin, sondern bereits in montanen Schutzwäldern bevorzugt in kleinen Rotten auf. Dabei ist davon

auszugehen, dass sich unter den Extrembedingungen in südexponierten, steilen Schutzwäldern die Naturverjüngung bevorzugt an solchen Kleinstandorten einstellt die sich durch eine Kombination besonders günstiger Umweltfaktoren auszeichnen (Ott et al. 1997). In einer waldbaulichen Studie zu „**Verjüngungsnischen der Naturverjüngung**“ wurde der Einfluß von Umweltfaktoren auf die Fichtenverjüngung bestimmt und es wurden wichtige Hinweise für das bisher in der Schutzwaldsanierung angewandte Konzept der „positiven Kleinstandorte“ gewonnen (→ Publikation IV). Zudem dienten die für Fichtennaturverjüngung als bedeutsam herausgearbeiteten Umweltfaktoren als Referenz zu den Schlußfolgerungen der hier vorgestellten anderen Untersuchungen.



Im Rahmen dieser Arbeit wurden Detailstudien zur Wurzelentwicklung und zu Ernährung und Biomasseentwicklung in Abhängigkeit von den Eigenschaften typischer Böden und von Düngemaßnahmen durchgeführt. Studien zur Mykorrhizierung und hier v.a. zum Einfluß des aktuellen Waldzustandes auf die Mykorrhizazönose und zu günstigen Verjüngungsnischen von Fichten auf Schutzwaldstandorten gehörten ebenfalls zum Untersuchungskonzept. Da die Verjüngung der Fichte in naturnahen Bergmischwäldern i.d.R. problemlos erfolgt und diese auffallend vital ist, werden hierbei insbesondere diejenigen Faktoren herausgearbeitet, in denen sich naturnahe Bestände von degradierten Sanierungsstandorten unterscheiden.

4. Material und Methoden

4.1. Untersuchungsflächen

Nr. Fostamt	Name	Untersuchung	Manuskript bzw. +	Meereshöhe ü.NN	Exposition	Neigung	Status	Nutzung
1	Marquartstein	Rottauer Alm	EM-K, D, vMyk, Wu I, II, III, + zusätzl. Daten	1050-1100	S	25-30°	SF	H, (W)
2	Mittenwald	Fischbachkopf	EM-K, D, hMyk, Wu I, II, + zusätzl. Daten	1350-1550	S	25°-35°	SF	H, W
3	Garmisch-Partenkirchen	Wank	hMyk + zusätzl. Daten	1320	S	35	SF	H, W
4	Oberammergau	Kuchelberg	hMyk + zusätzl. Daten	1350	S	30	SF	H, W
5	Oberammergau	Kuhalm	hMyk + zusätzl. Daten	1450	SW	25°	SF	H, W
6	Oberammergau	Kuhalm	hMyk + zusätzl. Daten	1460	SW	20°	SF	H
7	Kreuth	Äußerer Stolzenberg	NVJ-Nischen	960	SSW	25°	SW	H
8	Kreuth	Innerer Stolzenberg	NVJ-Nischen	950	SSW	20°	SW	H
9	Kreuth	Langenberg	NVJ-Nischen	950	SSE	25°	SW	H
10	Kreuth	Rinneneck	NVJ-Nischen	1020	S	35°	SW	H
11	Kreuth	Sonneneck	NVJ-Nischen	870	S	25°	SW	H
12	Kreuth	Rothmartelgraben	NVJ-Nischen	1100	S	30°	SW	H

Nr. Fostamt	Name	Geologie	Böden	Humusformen	Vegetation	Bestand	Lage
1	Marquartstein	Rd	O/C, R, BR, BT	(Tangel, Mull) Moder	AFc	FT	47°48'00"N, 12°22'30"O
2	Mittenwald	Hd	O/C, R	(Tangel) Mull	AFf	F	47°31'04"N, 11°20'54"O
3	Garmisch-Partenkirchen	Hd	O/C, R	(Tangel) Mull	AFc	FK	47°30'16"N, 11°07'49"O
4	Oberammergau	Hd	O/C, R	(Tangel) Mull	AFc	F	47°32'27"N, 10°57'46"O
5	Oberammergau	Hd	O/C, R	(Tangel) Mull	AFf	F	47°32'37"N, 11°02'31"O
6	Oberammergau	Hd	O/C, R	Tangel (Moder, Mull)	AFf	WW	47°33'02"N, 11°02'39"O
7	Kreuth	Hd	O/C, R	Tangel, Moder (Mull)	AFc	FB	47°37'50"N, 11°52'10"O
8	Kreuth	Hd	O/C, R, BR, BT	(Tangel) Moder, Mull	AFc	FBT	47°37'42"N, 11°52'45"O
9	Kreuth	Hd	O/C, R	Tangel, Moder, Mull	AFc	FB	47°37'12"N, 11°47'07"O
10	Kreuth	Hd	O/C, R	Tangel, Moder, Mull	AFc	FBT	47°36'19"N, 11°49'40"O
11	Kreuth	Hd	O/C, R, BR, BT	(Moder) Mull	AFc	FB	47°37'16"N, 11°41'55"O
12	Kreuth	Hd	O/C, R	Tangel, Moder, Mull	AFc	FBT	47°37'18"N, 11°41'06"O

Tab. 1: Überblick über die naturräumlichen Charakteristika der Versuchsflächen, die dort durchgeführten Untersuchungen und die entsprechende Darstellung in Manuskripten bzw. neuen, zusätzlichen Daten.

(Abkürzungen: EM-K=Ernährungsmechanismen-Keimlingsstest; D=Düngeversuch; vMyk=vertikale Verteilung der Mykorrhizen; Wu=Wurzeluntersuchungen; hMyk=horizontale Verteilung der Mykorrhizen; NVJ-Nischen=Verjüngungsnischen der Naturverjüngung; SF=Sanierungsfläche; SW=Schutzwald; H=Holznutzung; W=ehemals beweidet; (W)=vermutlich nicht beweidet; Rd=Raibler Dolomit; Hd=Hauptdolomit; O/C=Fels-/Skeletthumusboden; R=Rendzina; BR=Braunerde-Rendzina; BT=Braunerde-Terra fusca; ()=Humusform selten vorkommend; AFc=Aposerido-Fagetum caricetosum albae; AFf= Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae; FT=Fichten-Tannen-Bestand; F=Fichtenreinbestand; FK=Fichten-Kiefern-Bestand; WW=Windwurffläche eines Fichtenaltbestandes; FB=Fichten-Buchen-Bestand; FBT=Fichten-Buchen-Tannen-Bestand).

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Einzelstudien wurden auf insgesamt 12 Versuchsflächen auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen durchgeführt (Tab. 1). Die meist sehr steilen Flächen waren hauptsächlich südexponiert und umfassten einen Höhenbereich von 870-1550 m ü. NN, also die montane Höhenstufe bis zur Untergrenze des Subalpinbereiches. Hieraus ergibt sich eine Spanne der Jahresmitteltemperatur/-niederschläge zwischen 5,5 °C/1800 mm (870 m ü. NN) und 2,5 °C/2150 mm (1550 m ü. NN) (interpoliert nach Fliri 1975 und Enders 1979). Das Ausgangsmaterial der Bodenbildung war i.d.R. Hauptdolomit, auf der Fläche 1 Rottauer Alm Raibler Dolomit.

Die Flächen waren gekennzeichnet durch ein kleinflächiges Bodenmosaik. Am flächenmäßig bedeutendsten waren auf den räumigen bis weitgehend unbestockten, durch frühere Holznutzung und Beweidung überprägten Schutzwaldsanierungsflächen flachgründige Mull-Rendzinen. O/C-Böden und Tangelhumus kamen dort meist nur (noch) unter Altbäumen, abgestorbenen Altbäumen oder um alte Stöcke vor. Auf der Fläche Rottauer Alm traten kleinräumig auch weiter entwickelte Braunerde-Rendzinen und Braunerde-Terra fuscae auf. In dem wenig lückigen und vermutlich nicht beweideten Wald (trotz des Sanierungsflächennamens!) war Moder die Haupthumusform. Eine Besonderheit stellte die Fläche 6 Kuhalm dar. Hier handelte es sich um eine beim Sturm Wiebke 1990 entstandene Windwurffläche eines vormaligen ca. 200-jährigen Fichtenreinbestandes. Auf dieser quasi „über Nacht“ entstandenen „jungen“ Sanierungsfläche trat noch großflächig Tangel-/Moderhumus auf, der jedoch aktuell mineralisiert wird (vgl. Kap. 2.7.2.).

Im Vergleich zu den Sanierungsflächen wiesen die nur durch Holznutzung und nicht durch Beweidung überprägten Bergmischwälder insgesamt noch mächtigere organische Auflagen auf. Lediglich die beiden Schutzwälder 8 Innerer Stolzenberg und 11 Sonneneck waren durch weiter entwickelte Böden und durch fehlende oder seltene Tangelvorkommen gekennzeichnet.

Bei den Sanierungsflächen handelte es sich um ehemalige, nun degradierte Standorte des montanen, mäßig trockenen Karbonat-Bergmischwaldes (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) und um dessen Höhenvikariante, den hochmontanen Karbonat-Bergmischwald mäßig frischer Standorte (*Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae*). In diesen räumigen Weide-Wäldern mit stark zerstreut vorkommenden Altfichten und -kiefern (Fläche 3 Wank) dominierten als Folgegesellschaften heliophile Rasen. Lediglich die Flächen 1 Rottauer Alm und die Windwurffläche 6 dürften noch weitgehend das ursprüngliche standörtliche Potenzial aufweisen. Sämtliche untersuchten Schutzwälder waren typische Flächen des mäßig

trockenen Karbonat-Bergmischwaldes (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*). Insgesamt wurden mit der Auswahl der Flächen die häufigste Waldgesellschaft der Bayerischen Kalkalpen bzw. deren Degradationsstadien abgedeckt.

Die Verjüngung der zwischen Ende der 80'er und Beginn der 90'er Jahre ausgewiesenen Sanierungsflächen erfolgte mit in Kleinrotten zu 20 Stück gepflanzten Container-Fichten verschiedener Baumschulen aus dem Flach- und Voralpenland. Die Fichten wurden dabei stets mitten in die Rasenflächen gepflanzt, künstliche Verjüngung um Stöcke („Stockachselpflanzung“) fand sich auf diesen Flächen nicht. Auf der Rottauer Alm wurden die Fichten im Flächenverband gepflanzt. Zusätzlich kam auf den Sanierungsflächen Naturverjüngung vor, die sich bevorzugt um alte Stöcke einstellte und deutlich vitaler war (größere Triebhängenzuwächse, keine Chlorosen, größere Nadeln, mehr Nadeljahrgänge) als die gepflanzten Fichten. Naturverjüngung in Rasen zeigte dagegen die selben Symptome wie gepflanzte Fichten. Auf der Windwurffläche 6 und in den Bergmischwald-Schutzwäldern kam nur vitale Naturverjüngung der Fichte vor.

Insgesamt wurden damit 3 Typen von Ausgangssituationen ausgewählt:

- (i) Die Flächen 2-5 repräsentieren typische und infolge des intensiven menschlichen Einflusses degradierte Sanierungsflächen der Bayerischen Kalkalpen, die künstlich mit Fichte verjüngt wurden. Diese Fichten zeigten das gewohnte Bild: geringe Vitalität, Wuchsstockungen, Entnadelung, z.T. Absterben, insgesamt also eine deutlich negative Dynamik in der Entwicklung.
- (ii) Die Sanierungsflächen 1 Rottauer Alm und 6 Kuhalm zeichnen sich dagegen durch eine vergleichsweise geringe Überprägung durch den Menschen und noch relativ günstige Standortbedingungen aus. Nach heutigen Gesichtspunkten müßte der Fichten-Tannen-Altbestand der Rottauer Alm nicht zwingend als Sanierungsfläche ausgewiesen werden. Da jedoch zu Beginn des Schutzwaldsanierungsprogrammes vor dem Hintergrund der Waldschadensdiskussion große Unsicherheit darüber herrschte ob nicht auch solche relativ geschlossenen Altbestände in naher Zukunft abgängig sein würden, wurden z.T. auch diese in die Sanierungsplanung aufgenommen (Funktionsstelle Schutzwaldsanierung 2004). Im Vergleich zu den Flächen 2-5 sind die gepflanzten Fichten hier vitaler und besitzen eine positive Entwicklungstendenz. Daher bot sich die Fläche Rottauer Alm sehr gut als Repräsentationsfläche von noch sehr naturnahen Wald- und v.a. Humuszuständen an. Zudem war eine Teilfläche Bestandteil des im Rahmen eines Vorgängerprojektes Mitte der 90'er Jahre angelegten

Düngeversuches (Zollner 1990). Einen ebenfalls bis vor kurzem wenig veränderten, aber nun durch Humusschwund gekennzeichneten Zustand mit ausschließlich Fichtennaturverjüngung stellt die junge, 1990 nach Windwurf entstandene Sanierungsfläche 6 Kuhalm dar.

- (iii) Die Schutzwälder repräsentierten naturnahe, forstwirtschaftlich genutzte Bergmischwaldbestände mit initialer Fichtennaturverjüngung in kleinen Bestandeslücken. Daher waren diese hervorragend geeignet, die Naturverjüngungsnischen der Fichte zu studieren.

4.2. Untersuchungsansätze

4.2.1. Wurzelentwicklung und Verteilung im Boden

Ergänzend zu den Ernährungs- und Biomassekennwerten und entsprechend der Anlage des Düngeversuches (→ Publikation II), wurden auf der Fläche 1 Rottauer Alm mit Moderdecken 36 und auf der Fläche 2 Fischbachkopf mit Mullhumus 18 Wurzelgrabungen an Fichten durchgeführt. Im Rahmen dieser Arbeit werden daher zusätzliche Daten zu deren Gewichten, Längen und Verteilung der Wurzeln am Hang, sowie zu vorhandenen Deformationen vorgestellt.

Um der ernährungsphysiologisch bedeutenden Frage nachzugehen welche Bodenhorizonte die Fichte aufgrund des alkalischen Milieus im Ah Horizont natürlicherweise bevorzugt, wurde an den Fichten der Rottauer Alm (Fläche 1) mit Moderhumus die jeweilige Feinstwurzeldichte (<1mm) in den Bodenhorizonten Of, Oh und Ah bestimmt (→ Publikation II).

4.2.2. Ernährung und Biomasseentwicklung

Hierzu diente zum einen ein Biotest mit Fichtenkeimlingen (→ Publikation I). Da dessen Ergebnisse meist einfacher zu interpretieren sind als reine Boden- oder Nadelanalysen, ist ein solcher Test ein hilfreiches diagnostisches Mittel zur Beurteilung der Nährstoffverfügbarkeit in Problemböden (Mead 1984). Hierzu wurden autochthone Fichtenkeimlinge während einer Vegetationsperiode in den ungestörten und frischen kalkalpinen Bodensubstraten Mineralboden-Ah (n=22 Schälchen), organische Auflage (L-Of-Oh von Moder-/Tangelhumus) (n=28 Schälchen) und stark zersetztem Totholz (n=7 Schälchen) angezogenen. Sämtliche Proben wurden auf den Sanierungsflächen 1 Rottauer Alm und 2 Fischbachkopf

geworbenen. Je Schälchen wurden rd. 50 Keimlinge gepflanzt. Nach Beginn der Vegetationsruhe (im Oktober) wurden deren Biomasseentwicklung (Wurzel-, Sproß- und Nadelgewichte) und Ernährungskennwerte (absolute Nährelementmengen je Keimling, Nährelementrelationen in den Nadeln und im Gesamtkeimling) bestimmt. Die Biomasseentwicklung und Ernährung wurde dann als ein wichtiges Indiz für die Nährstoffverfügbarkeit in diesen Bodensubstraten gewertet.

Zusätzlich wurden in dem in → Publikation II dargestellten Düngeversuch, als Referenz zu den in Moder-/Mull-Rendzinen gepflanzten Fichten der Flächen 1 Rottauer Alm und 2 Fischbachkopf, auch 12 Naturverjüngungsfichten auf Tangel-/Moderhumus untersucht. Damit wurde ebenfalls dem Einfluss des Kleinstandes bzw. des Wachstumssubstrates auf Ernährungskennwerte (Nadelspiegelwerte, Nährelementverhältnisse in den Nadeln, Nährelementmengen in 100 Nadeln) nachgegangen.

Desgleichen wurden die hier zusätzlich vorgestellten Ergebnisse der Studie zur horizontalen Verteilung der Mykorrhizen auf den Sanierungsflächen 2-6 (Details siehe unten) zur Klärung von Ernährungsfragen herangezogen. Neben der Mykorrhizierung wurden hierbei auch die Triblängenzuwächse 2003 und die Ernährungskennwerte (Hundertnadelgewichte, Nadelspiegelwerte, Nährelementverhältnisse) von gepflanzten und naturverjüngten Bäumen auf Mull-Rendzinen und auf mächtigen Tangel-/Moderhumusaufgaben untersucht.

Zur Bestimmung des Düngeeinflusses auf Ernährung und Biomasseentwicklung wurde ein, in einem vorhergehenden Projekt auf den Flächen 1 Rottauer Alm und 2 Fischbachkopf angelegter und bisher nicht ausgewerteter Düngeversuch herangezogen (→ Publikation II). Die sieben Jahre zuvor gedüngten Fichten auf der Rottauer Alm (NPK- und Biosol-Variante) und am Fischbachkopf (nur Biosol) konnten dabei mit unbehandelten Kontrollbäumen verglichen werden. Zur differenzierten Beurteilung der Dünge Reaktion wurden je Variante insgesamt 6 wüchsige und 6 mattwüchsige Bäume untersucht. Einschließlich der Bäume der Kontrollflächen ergaben sich so für die Rottauer Alm insgesamt 36 und für den Fischbachkopf 18 Bäume. Dabei wurden ebenso Ernährungs- (Nadelspiegelwerte, Nährelementverhältnisse in den Nadeln, Nährelementmengen in 100 Nadeln) und Biomassekennwerte (Gesamtnadelmassen je Baum, Triblängenzuwächse seit der Düngung) erhoben. Zusätzlich wurde untersucht ob im Boden noch ein länger anhaltender Düngeeffekt anhand erhöhter Gesamtgehalte bzw. extrahierbarer Fraktionen (für Kalium) der gedüngten Elemente N, P und K nachzuweisen ist. Der Unterschied in den Auflagehumusformen zwischen beiden Flächen ermöglichte die Beurteilung des Düngeerfolges in Abhängigkeit von

der standörtlichen Situation.

4.2.3. Mykorrhizierung

Für diese mikrobiologischen Studien wurde einerseits die vertikale Verteilung von an 24 Fichten der Rottauer Alm (Fläche 1) geworbenen Ektomykorrhizagattungen und von deren Explorationstypen in den Of-, Oh- und Ah-Bodenhorizonten der Moder-Rendzina untersucht (→ Publikation III). Die Explorationstypenklassifikation (Agerer 2001) ordnet die Ektomykorrhizen je nach Ausbildung des extramatrikalen Myceliums den vier Typen contact, short-, medium- und long-distance zu. Da die abziehenden Hyphen und Rhizomorphen je nach Gestalt und Auftreten unterschiedliche Eigenschaften für Nährstofftransport und -aufnahme, sowie für die Vergrößerung des erschließbaren Bodenvolumens aufweisen (Smith und Read 1997), übernehmen die Explorationstypen verschiedene ökophysiologische Funktionen für den Baum. Zusätzlich zur Mykorrhizierung wurden ausgewählte bodenchemische Parameter der untersuchten Bodenhorizonte erhoben und deren Einfluß auf die Mykorrhizazönose analysiert.

Da die Fichtenkeimlinge im oben genannten Biotest (→ Publikation I) auf frischen, ungestörten Substraten angezogen wurden, konnte dieser gleichzeitig dazu verwendet werden das Inokulumspotenzial in den drei verschiedenen Bodenproben zu bestimmen (Egli et al. 2002). Bei den noch sehr jungen Mykorrhizen der Fichtenkeimlinge wurden soweit möglich Morphotypen oder Arten und ebenfalls die zugehörigen Explorationstypen bestimmt und deren Vorkommen in den drei getesteten Substraten analysiert.

In dieser Arbeit werden die Daten zur horizontalen Verteilung der Mykorrhizen auf den Sanierungsflächen bzw. deren Abhängigkeit vom Kleinstandort zusätzlich vorgestellt. Hierzu wurden auf vier degradierten Sanierungsflächen (Flächen 2-5) jeweils drei (insgesamt 12), auf Mull-Rendzinen wachsende, Naturverjüngungsfichten (Kollektiv NVJ Hu- SF, rd. 15 Jahre alt), Naturverjüngungsfichten dieser Flächen auf Tangelhumus bzw. mächtigen Moderauflagen um alte Fichtenstöcke (NVJ Hu+ SF, ebenso rd. 15 Jahre alt) und vor 10-15 Jahren in Mull-Rendzinen gepflanzte Fichten aus Containeranzucht (Pfl. Hu- SF) beprobt. Zusätzliche Kollektive mit geringerem Stichprobenumfang bildeten 6 vitale Naturverjüngungsfichten der Windwurffläche 6 Kuhalm (NVJ Hu+ WW, ca. 15-jährig) und 6 frische, 4-jährige, sich noch im Container befindende Fichten aus Baumschulanzucht (BS Cont.). Da aufgrund des hohen Bestimmungsaufwandes für die Mykorrhizen die Probenanzahl insgesamt beschränkt war und v.a. typische Verhältnisse auf degradierten

Sanierungsflächen repräsentativ erhoben werden sollten, konnte von den Bäumen auf der Windwurffläche und von denen aus der Baumschule nur eine geringere Anzahl von je 6 Wiederholungen beprobt werden. Neben den Triebhöhenzuwächsen 2003 und den Ernährungskennwerten (siehe oben 4.2.2.), wurden hinsichtlich der Mykorrhizierung soweit möglich Gattungen, Arten und Explorationstypen bestimmt und deren Vorkommen innerhalb der Kollektive analysiert.

4.2.4. Verjüngungsnischen der Naturverjüngung

Diese waldbauliche Studie wurde in sechs, als Schutzwälder ausgewiesenen, Bergmischwäldern (Flächen 7-12) mit kleinen, ungezäunten Lücken und mit initialem Fichtenanwuchs durchgeführt (→ Publikation IV). Auf insgesamt 480 systematisch verteilten 0,5 m² großen Aufnahmekreisen mit und ohne Fichtenanwuchs (als abhängige Variable), wurden die sechs metrisch bzw. nominal skalierten Umweltfaktoren (als unabhängige Variablen) Deckung der Bodenvegetation, Auflagehumusmächtigkeit, Abstand zu den vier am nächsten gelegenen Hindernissen, Mikro- und Makrorelief und Übershirmungsklasse erhoben und deren Einfluß auf die Fichtenverjüngung analysiert. Zusätzlich wurden die Deckungsgrade von sechs ausgewählten säurezeigenden Pflanzen geschätzt und ihre Abhängigkeit von der Auflagehumusmächtigkeit bestimmt.

4.3. Analytische Methoden

4.3.1. Wurzeluntersuchungen

Da die hier zusätzlich vorgestellten Daten zur Wurzelentwicklung bisher in keine Publikation eingearbeitet wurden (vgl. Kap. 3.2. und 4.2.1.), wird die entsprechende Methodik nachfolgend ausführlich erläutert.

Da sich bei Bäumen unter 1 m Höhe die meisten Wurzeln innerhalb der maximalen Astlänge befinden (Lüscher 1990), wurde der gesamte Wurzelballen innerhalb der Kronenprojektionsfläche der zu untersuchenden Bäume geworben. An den Wurzeln wurde mittels Kerbe am Wurzelanlauf die Bergseite markiert. Die Wurzeln wurden bis zur Reinigung bei 5°C im Kühlraum gelagert. Die sehr aufwändige Reinigungsprozedur zum Entfernen des dichten Graswurzelfilzes und der zum Teil noch immer vorhandenen Reste des Baumschulballens (Fläche 2 Fischbachkopf) erfolgte nach dem Einweichen der Proben über 24 Stunden in Leitungswasser. Schließlich wurden die Wurzeln manuell mit einer Pinzette

und unter gelegentlichem Spülen mit Leitungswasser über einem 2 mm Sieb gereinigt.

Anschließend erfolgte die Analyse der Wurzelkennwerte mittels WinRhizo™Pro Version 4b Bildanalyse-Software der Firma Regent Instruments Inc., Quebec, Canada (vgl. Abb. 6). Hierzu wurden die gereinigten Wurzeln mit einer Digitalkamera aus vier verschiedenen, im 90° Winkel zueinander stehenden Bildern von der Seite her aufgenommen. Die Richtungen wurden sowohl vom Berg und vom Tal, als auch von links und von rechts (von talwärts aus gesehen) auf die Pflanze blickend vorgegeben. Ein Meterstab mit schwarz-weiß Skala wurde als Maßstab mit abgebildet. Diese Bilder wurden schließlich mit dem Programm Adobe Photoshop® in Grautöne umgewandelt, kodiert (dies ermöglicht eine automatisierte Auswertung der Bilder) und im .tif-Format abgespeichert. Dabei wurden 5 cm vom Metermaß in das Bild übernommen und als Balken eingezeichnet (siehe Abb. 6, unten links). Dieser Maßstab ermöglichte dann die Kalibrierung des WinRhizo™-Programmes. Dabei wurden die Durchmesserklassen <2 mm, 2–5 mm, 5–10 mm, 10–20 mm, 20–50 mm, 50– 100 mm und >100 mm definiert.

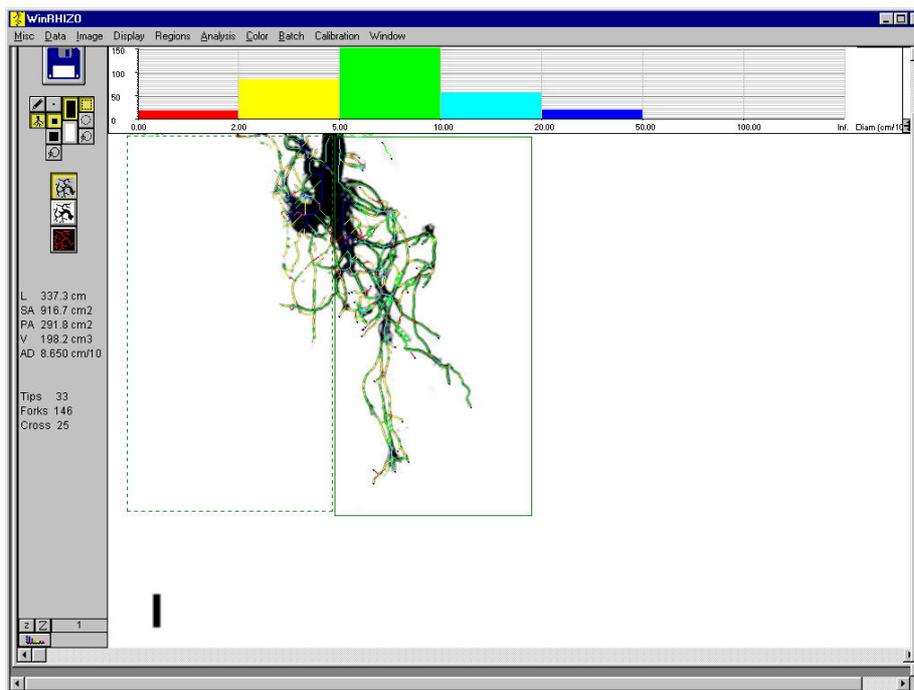


Abb. 6: Screen-Shot einer Bildanalyse mit WinRhizo™Pro

Die Aufnahme zeigt eine getrennte Auswertung berg- und talwärts verlaufender Wurzeln und das dazugehörige Histogramm.

Die Analyse liefert potenziell folgende Ergebnisse: Länge nach Durchmesserklassen, Gesamtlänge, durchschnittlicher Wurzeldurchmesser, Anzahl der Wurzelspitzen, Anzahl der Verzweigungen, Projektionsfläche, Oberfläche und Wurzelvolumen. Für diese Studie wurden

ausschließlich die Längen nach Durchmesserklassen und die Gesamtlängen als Mittelwert aus den Analysen der vier Aufnahmen berechnet. Da die Wurzeln unter den Umweltbedingungen auf Sanierungsflächen (Schneegleiten) wichtige Verankerungsfunktionen übernehmen, ist die Verteilung der Wurzeln am Hang wichtig. Zusätzlich wurden daher die „Links-rechts-Aufnahmen“, die den Blick auf die berg- und talseits orientierten Wurzeln wiedergeben, in der Sproßachse unterteilt und getrennt ausgewertet (Abb. 6). So konnten die Gesamtlängen der jeweils berg- und talseits verlaufenden Wurzeln über den Mittelwert aus den beiden Aufnahmen (zwei Berg- und zwei Talbilder) ermittelt werden.

Zur Einschätzung möglicher Veränderungen der Wurzeln durch die Containeranzucht wurde an den noch frischen Wurzeln zusätzlich der Deformationsgrad der Haupt- und Seitenwurzeln in Anhalt an die Definitionen der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) okular angesprochen (Nörr 2003). Anschließend wurden die Wurzeln bei 45°C getrocknet und ihr Gewicht bestimmt.

Für die Untersuchung zur Verteilung der Wurzeln in Humusauflage und Mineralboden (→ Publikation II) wurden die Horizonte Of, Oh und Ah getrennt und nach dem Wässern der Proben die Feinstwurzeln (Durchmesser kleiner 1 mm) aussortiert und deren Längen nach dem gleichen Verfahren bestimmt.

Ebenso wurden im Rahmen der Untersuchungen zur Mykorrhizierung (→ Publikationen I, III und zusätzliche Daten) und im Keimlingsbiotest (→ Publikation I) die Wurzeln sorgfältig gereinigt und die Feinstwurzellänge (<1 mm) und auch die Wurzelspitzenanzahl mit Hilfe von WinRhizo™ bestimmt. Im Gegensatz zum oben beschriebenen Bildverfahren wurden hier die Wurzelfragmente der einzelnen Proben berührungsfrei in einem Wasserbad verteilt, gescanned und dann analysiert.

4.3.2. Bodenuntersuchungen

Umfangreiche Bodenanalysen wurden im Rahmen des Keimlingsbiotests (→ Publikation I) und des Düngeversuches (→ Publikation II) durchgeführt. In der Studie zur vertikalen Verteilung der Mykorrhizen wurden ebenfalls ausgewählte bodenchemische Kennwerte der Horizonte Of, Oh und Ah erhoben (→ Publikation III). Die Ausscheidung von Bodentypen und -horizonten erfolgte dabei im Anhalt an die Bodenkundliche Kartieranleitung (Arbeitsgruppe Boden 1994).

Für die Laboranalysen wurden die Proben zunächst bei 45°C getrocknet, gesiebt und ein Aliquot gemahlen. Die Analysen erfolgten vorwiegend nach den Vorgaben des BMELF

(1990): Der pH-Wert wurde in H₂O und 1 m KCl mittels Hamilton-Glaselektrode bestimmt. Die Gesamtelementgehalte an P, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu und Zn wurden mittels Salpetersäure-Druckaufschluß und nachfolgender Messung am ICP-IES (Perkin Elmer Optima 3000) ermittelt. Die Analyse der Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte erfolgte nach der Dumas-Methode durch vollständige oxidative Verbrennung am LECO CHN-1000. Karbonatgebundener, anorganischer Kohlenstoff wurde an allen Proben mit pH-Werten >6,2 an einer Scheibler-Anlage unter Verwendung von 10% HCl-Lösung bestimmt (Schlichting et al. 1995).

Da davon ausgegangen wurde, dass bei gleicher Methode die sauren organischen Auflage- und basischen Mineralbodenhorizonte besser vergleichbar sind, wurden die extrahierbaren Kationen Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Al und H einheitlich mittels Ausschütteln im 1 m NH₄Cl-Extrakt (2 Stunden am Rotationschüttler) und nachfolgender Messung am ICP-IES Perkin Elmer Optima 3000 bestimmt. Da hierdurch in den basischen Dolomit-Mineralböden die Kationenaustauschkapazität (KAK) durch Lösung von Ca und von Mg aus Karbonaten erhöht werden kann, wurde auf die Berechnung der KAK und der Basensättigung verzichtet. Kalium, auf das es in dieser Arbeit besonders ankam, wird durch diese Methode jedoch vermutlich für saure und basische Horizonte gleichermaßen extrahiert.

Pflanzenverfügbare P wurde im 1%-Zitronensäureextrakt und nachfolgender Messung am ICP-IES Perkin Elmer Optima 3000 bestimmt (Schlichting et al. 1995). Für die basischen Mineralböden ist hierbei zu berücksichtigen, dass pflanzenverfügbare P durch die Lösung von Ca-Phosphaten (Apatit) überschätzt werden kann (vgl. Kap. 6.2.1.).

4.3.3. Ernährungskennwerte

Ernährungskennwerte wurden innerhalb des Düngeversuches (→ Publikation II), beim Keimlingsbiotest (→ Publikation I) und bei der Untersuchung zur horizontalen Verteilung von Mykorrhizen auf Sanierungsflächen erhoben.

Die Nadelproben (1. Nadeljahrgang) der Fichten auf Sanierungsflächen bzw. die Keimlinge wurden dabei jeweils in der Vegetationsruhe (Oktober) geworben (Arbeitsgruppe Standortskartierung 2003). Die Nadeln der älteren Fichten auf Sanierungsflächen bzw. die Primärnadeln, die Sprosse und die Wurzeln der Keimlinge wurden bei 45°C getrocknet. Ein gemahlenes Aliquot diente zur Bestimmung der Elementgehalte an Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Al, Cu, Zn und P mittels HNO₃-Druckaufschluß und Messung am ICP-IES Perkin Elmer Optima 3000. C und N wurden am LECO CHN-1000 bestimmt. Die 100-Nadelgewichte

wurden nach Trocknung bei 105°C ermittelt.

4.3.4. Mykorrhizierung

Die Mykorrhizierung wurde in den Studien zur vertikalen (→ Publikation III) und horizontalen (→ zusätzliche Daten) Verteilung auf Sanierungsflächen, sowie im Keimlingsbiotest (→ Publikation I) mit vergleichbarer Methodik untersucht.

Da die Daten zur horizontalen Verteilung auf Sanierungsflächen hier zusätzlich vorgestellt werden (vgl. Kap. 3.2. und 4.2.3.), wird die entsprechende Methodik im Folgenden ebenfalls ausführlich beschrieben: Wegen der großen Heterogenität der Wurzelverteilung wurden mit einem Probenahmerohr (Innendurchmesser 2 cm, 15 cm Länge) neun Teilproben je Baum entlang eines Kreises mit halben Kronenradius entnommen und zur Einzelbaumprobe vereinigt. Diese wurde in Plastikbeutel verpackt, in einem Kühlrucksack mit Kühlakkus ins Institut gebracht und weiterhin kühl (5°C) und dunkel gelagert. Innerhalb von höchstens drei Tagen nach der Probenahme, wurden die frischen Proben für die Weiterbehandlung für 24 Stunden in Leitungswasser gewässert und weiterhin im Kühlschrank belassen. Anschließend wurden aus den eingeweichten Proben unter einem Binokular (Leica, Wild M5) und mit Hilfe von Präparationsnadel und Feinpinzette die Fremdwurzeln (Kiefer und Gräser) anhand der unterschiedlichen Morphologie entfernt, die Mykorrhizen freigelegt, gereinigt und in FAA (Formaldehyd-Ethanol-Eisessig-Gemisch) fixiert (Agerer 1991). In einem weiteren Schritt wurden (ebenfalls unter dem Binokular) die Morphotypen in den einzelnen Proben bestimmt und deren jeweilige Abundanzklasse in den sechs Prozentintervallen 0, 1-5, 5-20, 20-50, 50-80 und 80-100 geschätzt (Agerer 1987-2002). Desweiteren wurde die Gesamtbesetzung der Wurzelspitzen mit vitalen Mykorrhizen in 10%-Stufen bzw. als 0,1-1 Werte angegeben. So bedeutet ein Wert von 0,5, dass 50% der Spitzen mykorrhiziert waren. Für die weitere Differenzierung der ECM Morphotypen in Anatomotypen wurden mit einem Lichtmikroskop (Leica, Dialux 22) Mantel-, Hyphen- und Rhizomorphenpräparate angefertigt und diese soweit wie möglich weiter nach Arten bzw. Gattungen unterschieden. Danach wurden die Anatomotypen in die entsprechenden Explorationstypenklassen eingeteilt und deren Abundanz nach den selben Intervallen wie für die Morphotypen über die Gesamtprobe geschätzt (Agerer 2001, Agerer 2002).

Schließlich wurde die Feinstwurzellänge (<1mm) und die Wurzelspitzenanzahl in der einzelnen Probe mit Hilfe von WinRhizo™ bestimmt (siehe oben).

Für die beprobten Kollektive wurden schließlich der Mykorrhizierungsgrad der

Wurzelspitzen (Anteil mykorrhizierter Wurzelspitzen an der Gesamtzahl vitaler Wurzelspitzen) und die Mykorrhizadiversität (Anzahl nachgewiesener Mykorrhizaformen, als Sammelbegriff für die unterschiedenen Morphotypen, Gattungen bzw. der Art *Cenococcum geophilum* Fr.) ermittelt. Für die Berechnung der Abundanzwerte wurde zunächst die absolute Anzahl besetzter Spitzen in der Probe über die Multiplikation der Gesamtspitzenzahl (aus WinRhizo™) mit dem jeweiligen Mykorrhizierungsgrad berechnet und schließlich mit der Klassenmitte der geschätzten Abundanz gewichtet. Hieraus ergab sich die aufsummierte Besetzung der Wurzelspitzen je Zentimeter Feinstwurzellänge mit den vier Explorationstypen. Zusätzlich wurde die Besetzung der Wurzelspitzen je Zentimeter Feinstwurzellänge mit den einzelnen Explorationstypen, jedoch aufgelöst nach den verschiedenen Mykorrhizaformen, bestimmt.

4.4. Statistik

In den Detailstudien dieser Arbeit wurden, angepaßt an die jeweilige Fragestellung und entsprechend den gestellten Voraussetzungen für die Durchführung eines bestimmten Testes, verschiedene uni- und multivariate statistische Verfahren verwendet.

Bei univariaten Gruppenvergleichen wurde zunächst die Normalverteilung im Datensatz mittels Shapiro-Wilk-Test und die Varianzhomogenität mit dem Bartlett-Test geprüft (Lozan und Kausch 2004). Bei Erfüllung dieser Voraussetzungen erfolgten Stichprobenvergleiche mittels Varianzanalyse und multiplem Vergleich von Mittelwerten nach Tukey (→ Publikation II). Da die Voraussetzungen für einen parametrischen Test im Rahmen des Keimlingsbiotestes (→ Publikation I) und der Untersuchung zur horizontalen Verteilung der Mykorrhizen auf den Sanierungsflächen (→ zusätzliche Daten) nicht erfüllt waren, erfolgten hier die Mehrgruppenvergleiche (>2 Gruppen, da 3 Wachstumssubstrate bzw. 5 verschiedene Baumkollektive getestet wurden) mittels des verteilungsfreien Kruskal-Wallis-H-Testes. Bei signifikanten Unterschieden wurde zusätzlich der parameterfreie Nemenyi-Test durchgeführt. Dieser Post-Hoc-Test deckt auf, zwischen welchen Gruppen nun genau diese signifikanten Unterschiede bestehen. Die statistischen Auswertungen der Studie zur Wurzelentwicklung (→ zusätzliche Daten) erfolgten ebenfalls parameterfrei mit dem Mann-Whitney-U-Test (2 Gruppen, da 2 Flächen bzw. die berg- und talseitigen Wurzellängen verglichen wurden). Diese drei parameterfreien Verfahren haben insgesamt den Vorteil, dass sie auch bei einer ungleichen Besetzung der Gruppen verwendet werden können (Lozan und Kausch 2004).

Im Keimlingsbiotest (→ Publikation I) wurde zusätzlich die Abhängigkeit der

Gesamtnährelemente in den Keimlingen von ausgewählten Bodenkennwerten und in der Studie zu den Verjüngungsnischen der Naturverjüngung (→ Publikation IV) die Beziehung zwischen dem Deckungsgrad von Säurezeigern und der Humusmächtigkeit mittels Spearman Rang-Korrelation untersucht.

Zur Herausarbeitung von wenigen Hauptdimensionen der Variabilität in dem multivariaten Datensatz der Studie zur vertikalen Zusammensetzung der Mykorrhizazönose nach Gattungen und Explorationstypen in Bodenhorizonten und deren Abhängigkeit von verschiedenen bodenchemischen Parametern (→ Publikation III), wurden Ordinationsverfahren angewendet (Jongman et al. 1995). Für die Gattungen wurde eine Entzerrte Korrespondenzanalyse (DCA) und, nach Prüfung der Gradientenlänge (<2) innerhalb einer vorangestellten DCA, schließlich für die Explorationstypen eine Hauptkomponentenanalyse (PCA) durchgeführt (Hill und Gauch 1980). Das Bestimmtheitsmaß der Korrelation zwischen den Ordinationsdistanzen und denen im Originaldatensatz zeigte den Anteil erklärter Varianz und damit die Qualität der Datenreduktion in der DCA (McCune et al. 2002). Für die Interpretation der PCA dienten ebenfalls der Anteil erklärter Varianz und zusätzlich der Eigenwert der betrachteten Achse. Bei beiden Analysen wurde dann die Bedeutung der einzelnen Achsen, insbesondere der Einfluß von Bodeneigenschaften (diese wurden zusätzlich in die graphischen Darstellungen eingebildet) auf die Mykorrhizazönose beurteilt.

Mit Hilfe einer schrittweisen binär-logistischen Regression wurde bei der Untersuchung der Verjüngungsnischen der Naturverjüngung (→ Publikation IV) die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Fichtenanwuchs in Abhängigkeit von den erhobenen Umweltvariablen berechnet. Dieses robuste Verfahren hat den Vorteil, dass die multivariate Normalverteilung der unabhängigen Variablen nicht vorausgesetzt wird und auch nominal skalierte Daten nach Dummy-Codierung verwendet werden können (Backhaus et al. 2003). Zunächst wurden eventuell bestehende Abhängigkeiten zwischen den Umweltfaktoren mittels Spearman Rang-Korrelation und zusätzlich mit Hilfe der Toleranzwerte ($1-R^2$) einer multivariaten Regressionsanalyse geprüft (Knoke 2003). Im Ergebnis vermindern negative Parameter der Logit-Funktion die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Fichtenanwuchs, positive Werte erhöhen diese dagegen. Effektkoeffizienten ("odds ratios") geben schließlich die Wichtigkeit der Umweltfaktoren für die Wahrscheinlichkeit des Auftretens von Fichtenanwuchs an. Im Anschluß wurde zusätzlich eine Diskriminanzanalyse zur Bestätigung der Ergebnisse der binär-logistischen Regression durchgeführt (Knoke 2003).

Die statistischen Analysen dieser Arbeit erfolgten mit SPSS 11.5/12.0 für Windows (SPSS

Inc., Chicago, IL, USA) und mit dem Programm STAtEasy 2000 für Windows (Lozan Inc., Hamburg, Deutschland). Dieses beinhaltet gegenüber SPSS zusätzlich den Nemenyi-Test. Für die Ordinationsverfahren DCA und PCA wurde das Softwarepaket PC-Ord4 für Windows verwendet (McCune et al. 2002).

Die graphischen Darstellungen erfolgten ebenfalls in SPSS und PC-Ord4. In Boxplots wurden Ausreißer (Kreise), Extremwerte (Sterne), die Spannweite, das 1. und 3. Quartil und der Median dargestellt. Ausreißer sind Fälle mit Werten, die zwischen 1,5 und 3 Boxlängen vom oberen oder unteren Rand der Box entfernt sind. Die Boxlänge entspricht dem Interquartilbereich. Extremwerte sind dagegen Fälle mit Werten, die mehr als 3 Balkenlängen von der oberen oder unteren Kante des Balkens entfernt sind.

5. Ergebnisse

Ergänzend zu den Ergebnissen der vier Publikationen im Teil B, werden hier zusätzlich Daten zur Wurzelentwicklung und zur horizontalen Verteilung der Mykorrhizen auf den Sanierungsflächen vorgestellt (vgl. Kap. 3.2.). Die wichtigsten Ergebnisse von Teil B werden hier nicht wiederholt, sondern in einem kurzen Absatz, unter Verweis auf die einschlägigen Publikationen, Tabellen und Abbildungen, beschreibend zusammengefasst und dem entsprechenden Diskussionsteil vorangestellt.

5.1. Wurzelentwicklung

Wie in Kap. 4.2.1. erläutert, wurden im Rahmen des Düngeversuches auf den beiden Flächen Fischbachkopf und Rottauer Alm (→ Publikation II) an den 17 Jahre alten, gepflanzten Fichten ergänzend Wurzelgrabungen durchgeführt.

		Fischbachkopf	Rottauer Alm
	n=	18	36
Wurzelgesamtlänge	[cm]	78 <i>b</i>	329 <i>a</i>
Wurzelgesamtwicht	[g]	13 <i>b</i>	64 <i>a</i>

Tab. 2: Mittlere Wurzelgesamtwichte und –gesamtlängen der untersuchten Bäume auf den Flächen Fischbachkopf und Rottauer Alm (Unterschiedliche kursive Buchstaben in einer Zeile markieren signifikant verschiedene Werte).

Tab. 2 zeigt wichtige Kennwerte der Wurzelentwicklung auf den beiden Flächen Fischbachkopf und Rottauer Alm. Auf der relativ naturnahen Fläche Rottauer Alm mit Moderhumusaufgaben waren die Wurzelgewichte und –längen signifikant um die Faktoren 5 bzw. 4 höher, als auf der ehemals beweideten, heute stark degradierten Fläche Fischbachkopf.

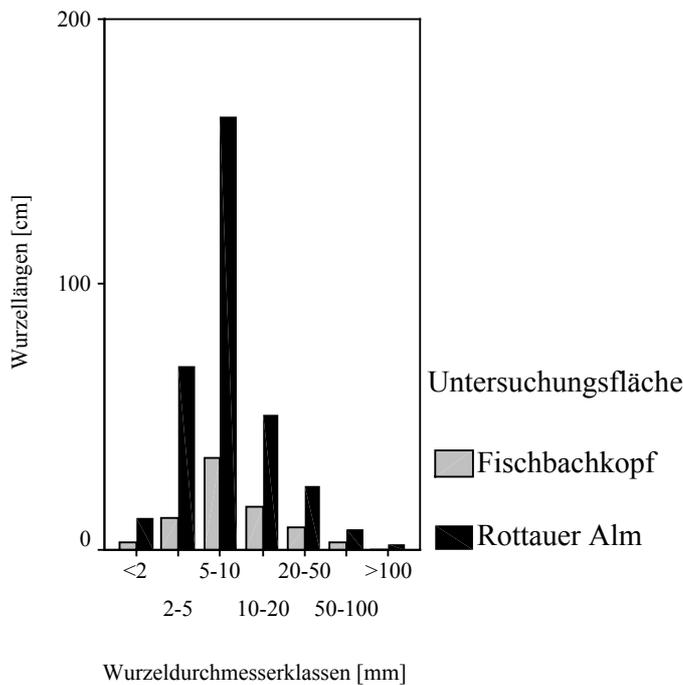


Abb. 7: Mittlere Wurzellängen je Baum nach Durchmesserklassen.

waren. Nach dem Maximum im Bereich 5-10 mm nehmen die Wurzellängen zu den dickeren Wurzeln hin ab.

Wie in Kap. 4.3.1. beschrieben, wurden die Längen der berg- und talseits ausstreichenden Wurzeln mittels Bildanalyse getrennt bestimmt. Da wie oben dargestellt die Wurzellängen ab >5 mm Durchmesser vermutlich mit den geringsten Verlusten erhoben wurden und diese Dimensionen auch bereits wichtige Verankerungsfunktionen übernehmen können, beschränkte sich die Auswertung auf dieses Kollektiv (Abb. 8). Auf den beiden Flächen verlaufen mehr Wurzeln Richtung Tal als hangaufwärts. Dieser Unterschied ist für die Fläche Fischbachkopf signifikant. Korrespondierend zu den

Die Wurzellängen über den einzelnen Durchmesserklassen sind in Abb. 7 wiedergegeben. Erwartungsgemäß waren diese auf der Rottauer Alm durchgehend am höchsten. Auffallend sind die geringen Längen in den Durchmesserklassen bis 5 mm. Vermutlich wurden diese dünneren Wurzeln probenahme- und reinigungsbedingt z.T. nicht erfasst, wobei jedoch beide Kollektive gleich betroffen

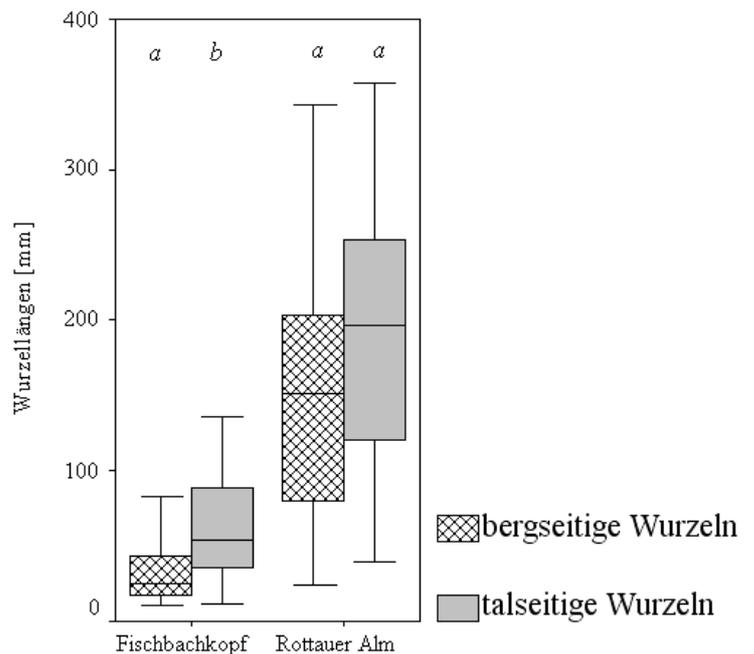


Abb. 8: Boxplots der berg- und talseits verlaufenden Wurzellängen (>5 mm) der beiden Flächen Fischbachkopf und Rottauer Alm (unterschiedliche kursive Buchstaben über den Box-Plots markieren signifikant verschiedene Werte innerhalb einer Fläche).

höheren Gesamtwurzellängen waren diese auf der Rottauer Alm jeweils am längsten.

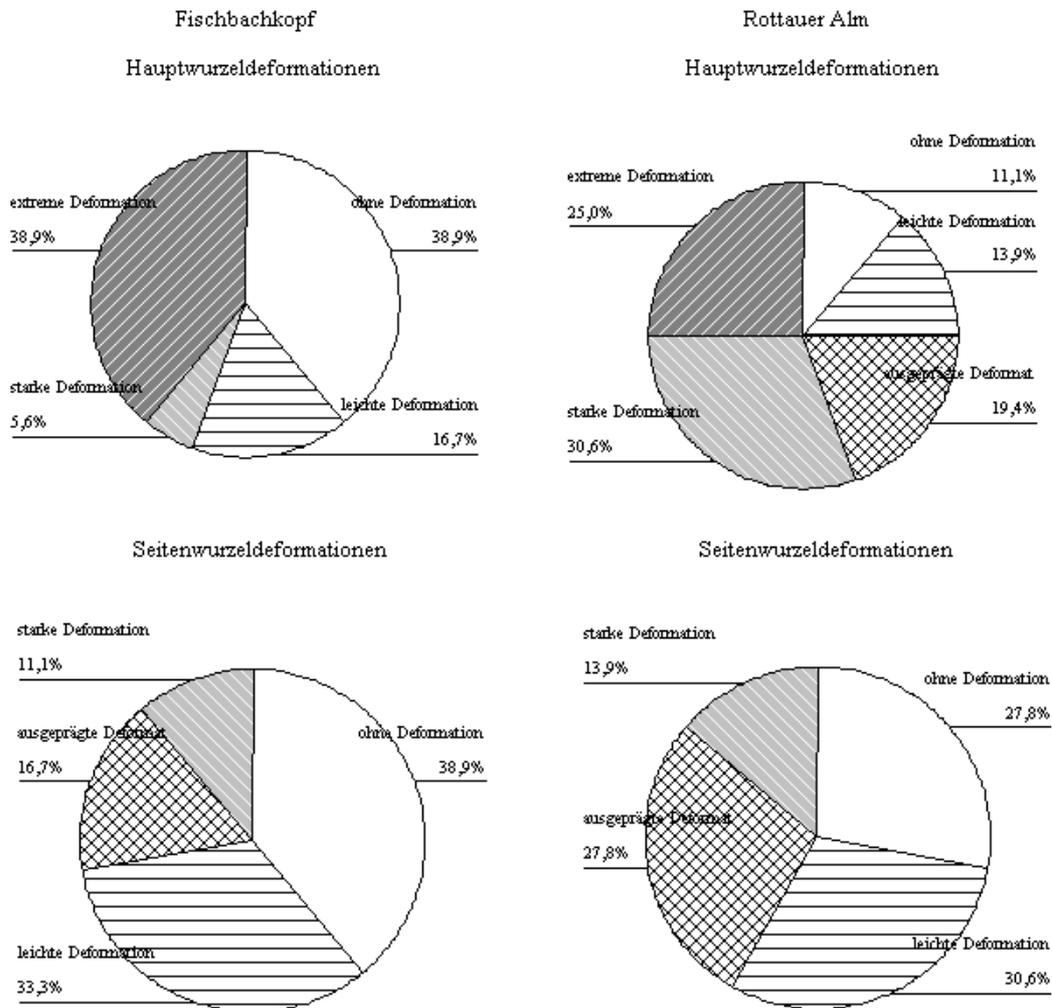


Abb. 9: Prozentuale Anteile der okular angeschätzten Haupt- und Seitenwurzeldeformationen auf den beiden Versuchsflächen.

Sämtliche ergrabenen Wurzeln stammten aus Container-Anzucht. Zum Teil waren beim Reinigen noch Reste des Containermaterials und der tiefschwarz-humosen Pflanzgartenerde zu finden. Hauptwurzeldeformationen (Abweichen der Vertikalwurzeln von ihrer ursprünglichen Wuchsrichtung in die Tiefe) sind schwerwiegender als Seitenwurzeldeformationen (Abweichen der Horizontalwurzeln seitwärts oder nach oben). Extreme Hauptwurzeldeformationen erlauben keine Regeneration des Wurzelsystems mehr. Insgesamt war jedoch kein einheitlicher Flächentrend erkennbar (Abb. 9). So zeigten rd. 45-55% der untersuchten Bäume starke bis extreme Deformationen der Hauptwurzel und ca. 28-42% ausgeprägte bis starke Seitenwurzeldeformationen. Häufige, hier nicht dargestellte Deformationsarten waren Spiralwuchs und Stauchungen.

Abb. 10 zeigt typische Wurzelbilder und deren natürliche Anordnung im Boden. Die Wurzeln der Fläche Fischbachkopf neigten trotz des selben Alters zu einer viel geringeren Tiefen- wie auch Seitenerschließung. Deutlich ist bei diesen noch der Hauptwurzelschnitt als Folge der Verschulung in den Container zu erkennen. Aufgrund der Humusform (F-) Mull lag der Hauptwurzelschnitt im Ah. Bei den Fichten auf der Rottauer Alm mit Moderauflage befand sich eine große Anzahl an Wurzeln in der organischen Auflage. Oft bildete sich dort durch Adventivbewurzelung oberflächennah ein zweites Wurzelstockwerk aus (roter Pfeil).

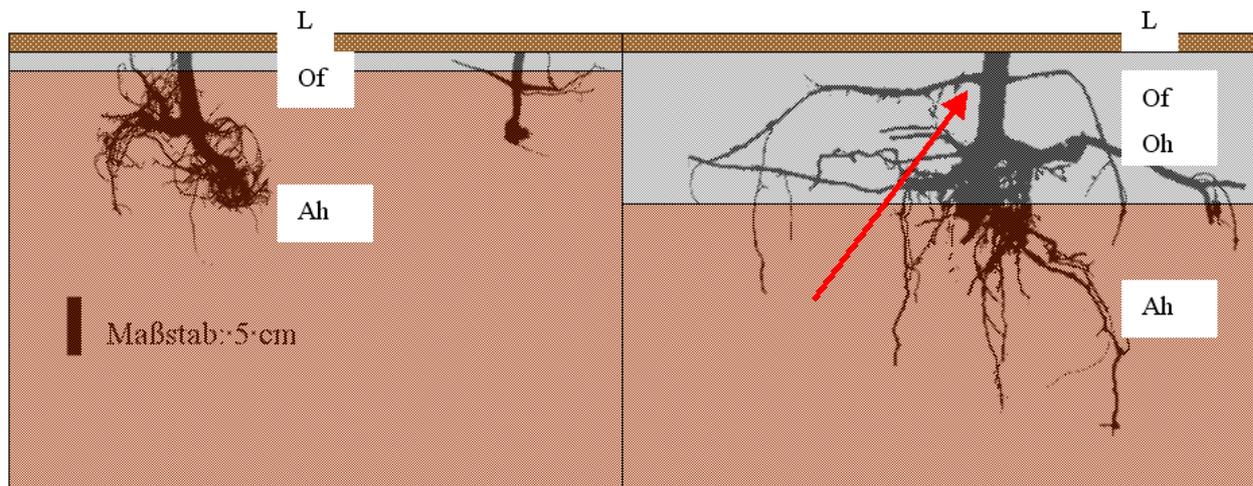


Abb. 10: Typische Wurzelbilder der untersuchten Bäume mit Einblendung der Bodenhorizonte (links: Fischbachkopf; rechts: Rottauer Alm; roter Pfeil: Adventivwurzeln)

5.2. Horizontale Verteilung der Mykorrhizen auf Sanierungsflächen

Eine hier zusätzlich vorgestellte Detailstudie diente der Erfassung der horizontalen Verteilung der Mykorrhizen auf Sanierungsflächen bzw. von deren Abhängigkeit vom Kleinstandort und der Art der Verjüngungspflanze (Kap. 4.2.3.). Hierzu wurden Naturverjüngungsfichten (NVJ) die auf Mull-Rendzinen (Hu-) von Sanierungsflächen (SF) wuchsen, NVJ-Fichten auf Tangelhumus (Hu+) um alte Fichtenstöcke und vor 10-15 Jahren in Mull-Rendzinen gepflanzte Fichten (Pfl) aus Baumschulanzucht beprobt. Weitere Kollektive bildeten auffallend vitale Naturverjüngungsfichten der beim Sturm Wiebke 1990 entstandenen Windwurffläche 6 Kuhalm (WW) auf Tangelhumus und, als Referenz zu den gepflanzten Bäumen, frische Fichten aus Baumschulanzucht (BS), die sich noch im Container (Cont.) befanden und noch nicht verpflanzt waren.

Kollektiv	n	Baumhöhen			Zuwachs 2003		Hundertnadelgew.
		min. [cm]	max. [cm]	MW [cm]	[mm]		[g]
NVJ Hu+ SF	12	30	106	62	52	<i>b</i>	0,105 <i>b</i>
NVJ Hu+ WW	6	23	37	31	71	<i>b</i>	0,119 <i>b</i>
NVJ Hu- SF	12	27	69	40	21	<i>c</i>	0,074 <i>c</i>
Pfl Hu- SF	12	29	63	41	16	<i>c</i>	0,075 <i>c</i>
BS Cont.	6	23	30	26	157	<i>a</i>	0,199 <i>a</i>

5.2.1. Biomasse und Ernährung

(Abkürzungen: NVJ Hu+ SF=Naturverjüngung auf Tangelhumus von Sanierungsflächen; NVJ Hu+ WW=Naturverjüngung auf Tangelhumus der Windwurflläche; NVJ Hu- SF=Naturverjüngung auf Mull-Rendzinen der Sanierungsflächen; Pfl Hu- SF= gepflanzte Container-Fichten auf Mull-Rendzinen von Sanierungsflächen; BS Cont.=frische Baumschulware im Container)

Obwohl naturgemäß kleine Bäume auch geringere Höhenzuwächse leisten, erreichten die Baumschulpflanzen (BS Cont.) die signifikant höchsten Jahreshöhenzuwächse 2003 von rd. 16 cm und die höchsten Hundertnadelgewichte (Tab. 3). Die Naturverjüngungsfichten auf Tangel der Windwurflläche (NVJ Hu+ WW) und die Naturverjüngung auf Tangel der Tab. 3: Mittlere Baumhöhen, Höhenzuwächse 2003 und Hundertnadelgewichte der beprobten Baumkollektive (unterschiedliche kursive Buchstaben in Spalten markieren signifikant verschiedene Werte).

Sanierungsflächen (NVJ Hu+ SF) blieben zwar deutlich dahinter zurück, wiesen aber die zweit höchsten dieser Biomassekennwerte auf. Die signifikant niedrigsten Zuwächse 2003 von lediglich ca. 1,5-2 cm leisteten naturverjüngte (NVJ Hu- SF) sowie gepflanzte (Pfl Hu- SF) Fichten auf Mull-Rendzinen der Sanierungsflächen. Auch deren Hundertnadelgewichte

Element	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu	Zn
Grenzwert ^(*)	13	1,2	3,5	1	0,75	20	50	2	15
Einheit	[mg/g]					[µg/g]			
NVJ Hu+ SF	11,93 <i>bc</i>	0,94 <i>c</i>	4,34 <i>bc</i>	4,38 <i>b</i>	1,11 <i>c</i>	21,13 <i>a</i>	104,89 <i>c</i>	2,19 <i>b</i>	43,85 <i>b</i>
NVJ Hu+ WW	17,98 <i>a</i>	1,22 <i>b</i>	5,40 <i>b</i>	5,37 <i>b</i>	1,07 <i>c</i>	32,99 <i>a</i>	336,24 <i>b</i>	3,95 <i>a</i>	72,14 <i>a</i>
NVJ Hu- SF	13,98 <i>b</i>	0,86 <i>c</i>	4,01 <i>c</i>	4,91 <i>b</i>	1,59 <i>ab</i>	20,62 <i>a</i>	66,89 <i>c</i>	2,28 <i>b</i>	53,19 <i>ab</i>
Pfl Hu- SF	11,40 <i>c</i>	0,84 <i>c</i>	3,45 <i>c</i>	5,16 <i>b</i>	1,76 <i>a</i>	28,03 <i>a</i>	50,55 <i>c</i>	2,49 <i>b</i>	53,07 <i>ab</i>
BS Cont.	19,92 <i>a</i>	2,55 <i>a</i>	8,12 <i>a</i>	10,86 <i>a</i>	1,28 <i>bc</i>	32,58 <i>a</i>	629,27 <i>a</i>	0,69 <i>c</i>	50,58 <i>b</i>

Tab. 4: Mittelwerte der Nährelementgehalte im 1. Nadeljahrgang der beprobten Baumkollektive (^(*) Grenzwerte zum Mangel nach Arbeitsgruppe Standortskartierung 2003; Grenzwertunterschreitungen sind mit Grauton unterlegt; unterschiedliche kursive Buchstaben in Spalten markieren signifikant verschiedene Werte).

waren am signifikant niedrigsten. Insgesamt folgte der Zuwachs 2003 dem Trend der Hundertnadelgewichte.

Korrespondierend zu den Biomassekennwerten zeigten die BS Cont. Fichten die signifikant höchsten, vergleichsweise sehr hohen Gehalte der Nährelemente N, P, K, Ca und Mn (Tab. 4). Gemessen an den üblichen Grenzwerten litten diese Bäume dagegen unter Cu-Mangel. Fast ebenso hohe N Gehalte zeigten die NVJ Hu+ WW Bäume. Diese waren auch mit P, K und Mn gut versorgt, obwohl die Gehalte bereits deutlich hinter den Werten der BS Cont. Fichten zurückblieben. Für Cu und Zn wiesen die NVJ Hu+ WW die höchsten Werte auf. Auffallend waren die höheren K- und Mn-Gehalte und die signifikant niedrigeren Mg-Gehalte der beiden Kollektive NVJ Hu+ WW und NVJ Hu+ SF im Vergleich zu den Kollektiven auf Mull-Rendzinen NVJ Hu- SF und Pfl Hu- SF. Die auf Tangelhumus der Sanierungsflächen erwachsenen Bäume NVJ Hu+ SF litten unter N und P Mangel, diejenigen auf Mull-Rendzinen NVJ Hu- SF wiesen dagegen lediglich eine Mangelversorgung mit P auf. Ebenfalls im Einklang mit den geringen Nadelgewichten und Zuwächsen war die insgesamt signifikant niedrigste und mangelhafte Ernährung für N, P und K der Pfl Hu- SF Bäume bei den gleichzeitig höchsten Mg-Nadelspiegelwerten. Zudem lag bei diesen Bäumen Mn nahe am Mangelbereich.

Elementverhältnisse	N:P	N:K	N:Ca	N:Mg	K:Ca	K:Mg
Bereiche harmonischer Ernährung ^(*)	6-12	1-3	2-20	8-30	0,8-2,4	2,2-6,4
NVJ Hu+ SF	13,8 <i>a</i>	2,9 <i>a</i>	2,8 <i>ab</i>	10,8 <i>b</i>	1,1 <i>a</i>	4,1 <i>bc</i>
NVJ Hu+ WW	14,9 <i>a</i>	3,6 <i>a</i>	3,4 <i>a</i>	16,9 <i>a</i>	1,0 <i>a</i>	5,2 <i>ab</i>
NVJ Hu- SF	16,5 <i>a</i>	3,7 <i>a</i>	3,0 <i>ab</i>	9,5 <i>b</i>	0,8 <i>a</i>	2,7 <i>bd</i>
Pfl Hu- SF	13,8 <i>a</i>	3,5 <i>a</i>	2,3 <i>bc</i>	6,7 <i>b</i>	0,7 <i>a</i>	2,1 <i>d</i>
BS Cont.	7,8 <i>b</i>	2,5 <i>a</i>	1,8 <i>c</i>	15,6 <i>a</i>	0,7 <i>a</i>	6,4 <i>a</i>

Tab. 5: Mittelwerte der Nährelementverhältnisse im 1. Nadeljahrgang der beprobten Baumkollektive ^(*)Bereiche harmonischer Ernährung nach Hüttl 1992; unausgewogene Verhältnisse sind mit Grauton unterlegt; unterschiedliche kursive Buchstaben in einer Spalte markieren signifikant verschiedene Werte).

Ausgeglichene Nährelementverhältnisse in den Nadeln sind von hoher pflanzenphysiologischer Bedeutung und erlauben eine differenziertere Beurteilung der Ernährungssituation. Tab. 5 gibt diese mit den dazugehörigen Bereichen der harmonischen Ernährung nach Hüttl (1992) wieder. Bis auf die BS Cont. Bäume war das N/P-Verhältnis zu hoch und unausgewogen. Bei einer sehr guten N-Versorgung der Nadeln und gleichzeitig ausreichenden P-Nadelgehalten (Tab. 4) des NVJ Hu+ WW Kollektivs konnte P nicht in ausreichendem Maße zugeführt werden, so dass sich auch hier eine unausgewogene P-Versorgung zeigte. Die NVJ Hu- SF Bäume auf Mull-Rendzinen wiesen in den sehr kleinen Nadeln ausreichende N-Nadelspiegelwerte auf. Dies deutet auf einen Konzentrationseffekt für N hin. Aufgrund der unzureichenden P-Verfügbarkeit kam es offensichtlich nicht zu einer

adäquaten P-Anreicherung in den Nadeln. Zusätzlich zu den geringen Nadelgehalten, verdeutlicht so der N/P-Quotient die schlechte Verfügbarkeit von P auf diesen Mull-Rendzinen. Das N/K-Verhältnis war bei allen Kollektiven nicht signifikant verschieden. Bis auf die BS Cont. und die NVJ Hu+ SF Bäume war dieses ebenfalls zu hoch. Im Einklang mit den hohen Ca-Spiegelwerten war N/Ca lediglich bei den Baumschulpflanzen zu niedrig. Bei einer unzureichenden N-Versorgung und gleichzeitig hohen Mg-Nadelspiegelwerten war das N/Mg-Verhältnis der Pfl Hu- SF Bäume zu niedrig. Ihre niedrigen K/Ca- und K/Mg-Werte belegen auch eine unharmonische Ernährung mit K. In der Summe zeigten die in Mull-Rendzinen gepflanzten Bäume Pfl Hu- SF die ungünstigsten Nährelementverhältnisse.

Element	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu	Zn
Einheit	[mg/100 Nadeln]					[µg/100 Nadeln]			
NVJ Hu+ SF	1,21 <i>c</i>	0,09 <i>c</i>	0,46 <i>c</i>	0,46 <i>c</i>	0,12 <i>b</i>	2,20 <i>c</i>	11,91 <i>c</i>	0,23 <i>b</i>	4,65 <i>c</i>
NVJ Hu+ WW	2,15 <i>b</i>	0,14 <i>b</i>	0,65 <i>b</i>	0,63 <i>b</i>	0,13 <i>b</i>	3,96 <i>b</i>	40,34 <i>b</i>	0,47 <i>a</i>	8,59 <i>b</i>
NVJ Hu- SF	1,04 <i>cd</i>	0,06 <i>c</i>	0,29 <i>d</i>	0,36 <i>c</i>	0,12 <i>b</i>	1,49 <i>c</i>	4,76 <i>c</i>	0,16 <i>bc</i>	3,92 <i>c</i>
Pfl Hu- SF	0,85 <i>d</i>	0,06 <i>c</i>	0,26 <i>d</i>	0,38 <i>c</i>	0,13 <i>b</i>	2,02 <i>c</i>	3,76 <i>c</i>	0,19 <i>bc</i>	3,88 <i>c</i>
BS Cont.	3,97 <i>a</i>	0,51 <i>a</i>	1,62 <i>a</i>	2,16 <i>a</i>	0,25 <i>a</i>	6,49 <i>a</i>	125,36 <i>a</i>	0,14 <i>c</i>	10,08 <i>a</i>

Tab. 6: Mittelwerte der Nährelementmengen in 100 Nadeln des 1. Nadeljahrganges der beprobten Baumkollektive (unterschiedliche kursive Buchstaben in einer Spalte markieren signifikant verschiedene Werte).

In Tab. 6 sind die absoluten Nährelementmengen in 100 Nadeln des jüngsten Nadeljahrganges dargestellt. Den hohen Nadelgewichten und –spiegelwerten entsprechend, waren diese bis auf Cu im BS Cont. Kollektiv durchgehend signifikant am höchsten. Die NVJ Hu+ WW Bäume wiesen für N, P, K, Ca, Fe, Mn, und Zn die signifikant zweithöchsten, für Cu die signifikant höchsten Werte auf. Die ebenfalls verhältnismäßig großnadeligen NVJ Hu+ SF Fichten (Tab. 3) auf Tangelaufgaben zeigten für K signifikant höhere Mengen als die NVJ und gepflanzte Fichten auf Mull-Rendzinen (NVJ Hu- SF bzw. Pfl Hu- SF) und signifikant höhere N Werte als die Pfl Hu- SF Bäume. Für P, Ca, Fe, Mn, Cu und Zn waren die in 100 Nadeln gespeicherten Mengen des NVJ Hu+ SF Kollektives lediglich tendenziell, nicht jedoch signifikant gegenüber diesen beiden anderen Kollektiven erhöht.

Insgesamt zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit der Biomasseentwicklung und Ernährung vom Standort bzw. vom untersuchten Kollektiv. In der Gesamtschau der Ernährungskennwerte wurde für alle Fichten ausser den Baumschulpflanzen hauptsächlich eine Schwäche bei der P- und auch bei der N- und K-Versorgung deutlich. Die Ausstattung der Fichten mit den Mikronährelementen Mn, Cu und Zn war auf den sauren Humusaufgaben der SF und auf dem Windwurf günstiger. Trotz der verschiedentlich aufgedeckten Ernährungsschwächen für N, P und K besaßen die wüchsigen Naturverjüngungsfichten der

Tangelhumusaufgaben auf dem Windwurf (NVJ Hu+ WW) und auch diejenigen auf den SF (NVJ Hu+ SF) wegen der höheren Nadelgewichte auch größere interne Nährelementreserven. Am ungünstigsten waren die kleinnadeligen, gepflanzten Fichten auf Mull-Rendzinen (Pfl Hu- SF) mit N, P und K ernährt, bei einem gleichzeitigen Überschuß an Magnesium.

5.2.2. Mykorrhizierung

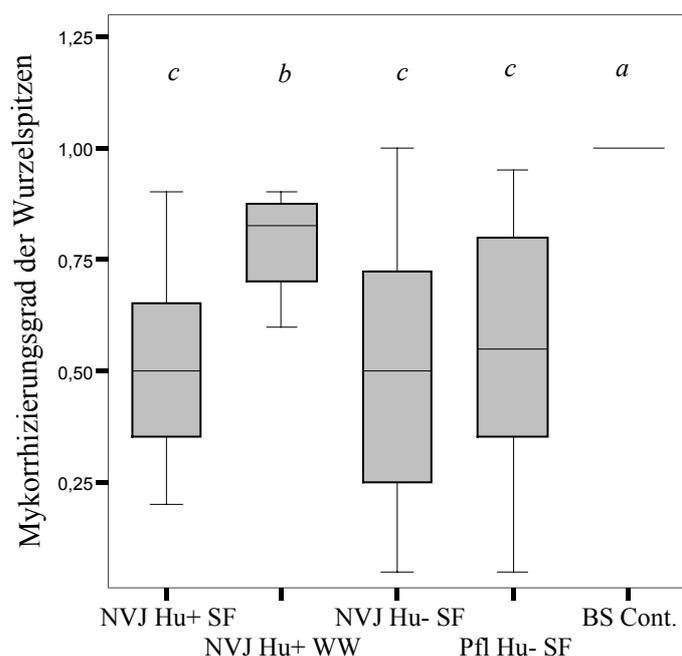


Abb. 11: Boxplots des Mykorrhizierungsgrades der Wurzelspitzen nach untersuchten Kollektiven (unterschiedliche kursive Buchstaben über den Boxplots markieren signifikant verschiedene Werte).

Der Mykorrhizierungsgrad, gemessen am Anteil mykorrhizierter Wurzelspitzen an der Gesamtzahl vitaler Wurzelspitzen, liegt mit einem Median von 1,0 bei den BS Cont. Pflanzen signifikant über dem der anderen Kollektive (Abb. 11). Hier waren ausnahmslos alle Wurzelspitzen der untersuchten Bäume mykorrhiziert. Während die NVJ Hu+ WW Fichten der Windwurflläche mit einem Median von 0,8 ebenfalls noch sehr hohe Mykorrhizierungsgrade erreichten, lagen die NVJ Hu+ SF, NVJ Hu- SF und Pfl Hu- SF mit einem Wert von ca. 0,5 signifikant niedriger.

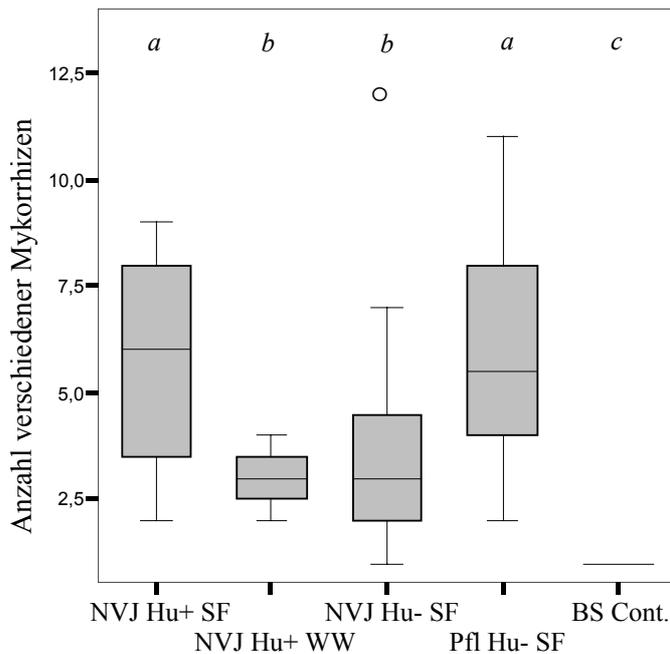


Abb. 12: Boxplots der Anzahl nachgewiesener Mykorrhizaformen nach untersuchten Kollektiven (unterschiedliche kursive Buchstaben über den Boxplots markieren signifikant verschiedene Werte).

Bei den NVJ Hu+ SF und Pfl Hu- SF waren signifikant rd. mehr als doppelt so viele Mykorrhizaformen nachweisbar als bei den NVJ Hu+ WW und NVJ Hu- SF Bäumen (Abb. 12). Die signifikant niedrigste Diversität wiesen die Baumschulpflanzen BS Cont. auf, die ausnahmslos mit lediglich einer einzigen Mykorrhizaform ausgestattet waren.

In Abb. 13 ist die Besetzung der Wurzelspitzen je Zentimeter Feinstwurzellänge für die einzelnen Explorationstypen und die zugehörigen Mykorrhizaformen dargestellt. Einige Ektomykorrhizen (ECM) konnten keiner Gattung oder Art eindeutig zugeordnet werden, sind jedoch bestimmten Gattungen oder Arten sehr ähnlich und werden daher als sog. confer oder cf. Typen bezeichnet. Zusätzlich bildeten die indet Typen (individual indeterminates) eine Sammelgruppe für ECM, die keiner Gattung oder Art zugeordnet werden konnte. Aufgrund ihrer anatomischen Eigenschaften repräsentieren sie jedoch trotzdem eindeutig einen bestimmten Explorationstyp. Aufgrund des Sammelgruppencharakters dieser Mykorrhizaformen wurde auf deren Darstellung in Abb. 13 verzichtet. Da an den BS Cont. Fichten nur ein einziger indet contact Mykorrhizatyp auftrat, ist dieses Kollektiv nicht in Abb. 13 dargestellt.

Die Einteilung in Explorationstypen beruht auf Dichte, Aufbau und Reichweite des extramatrikalen Myceliums und der Rhizomorphen der ECM (Agerer 2001) (vgl. Kap. 4.2.3.).

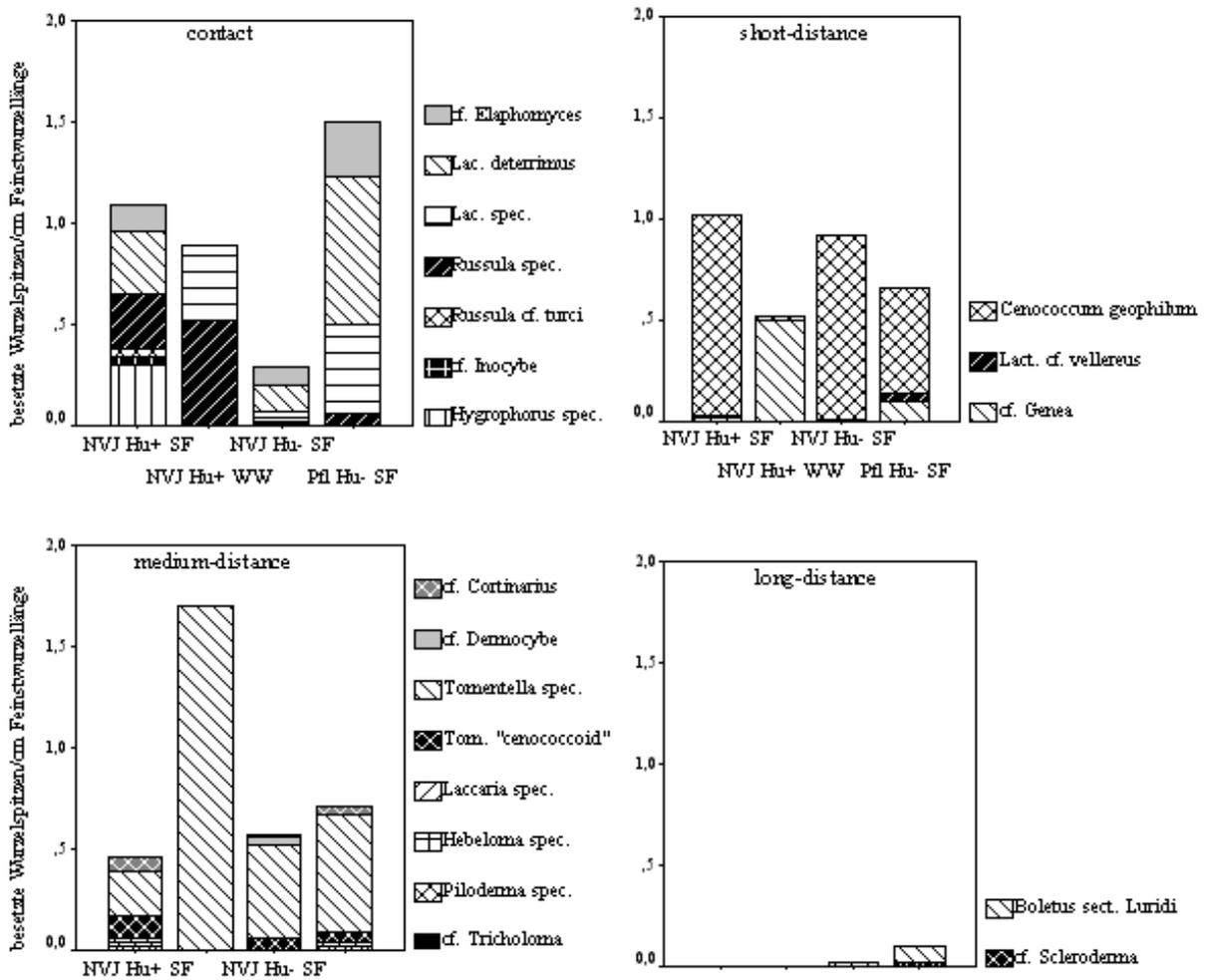


Abb. 13: Besetzung der Wurzelspitzen je Zentimeter Feinstwurzellänge mit den Explorationstypen und den zugehörigen Mykorrhizaformen nach untersuchten Kollektiven (indet Typen sind nicht dargestellt).

Contact Typen (z.B. ECM der Gattungen *Lactarius* und *Russula*) mit glattem Mantel und nur wenigen abziehenden Hyphen stehen typischerweise in engem Kontakt mit den umgebenden Bodensubstraten. Die short-distance Typen (z.B. *Cenococcum geophilum*) sind von einer dichten Hülle kurz abziehender Hyphen umgeben, ohne Rhizomorphen auszubilden. Diese können daher eine locker gelagerte Umgebung besonders effektiv erschließen. Die medium-distance Typen (z.B. Arten der Gattung *Tomentella*) bilden meist haarige, wenig ausdifferenzierte Rhizomorphen mit einer geringen Reichweite. Long-distance Typen (z.B. die Gattung *Boletus*) zeichnen sich dagegen durch hoch differenzierte Rhizomorphen mit größerer Reichweite aus, von denen zusätzlich fächerartig abziehende Hyphen Kontakt zum Bodensubstrat herstellen.

Wie bereits aus der Analyse der Mykorrhizaformen-Diversitäten (Abb. 12) zu erwarten war, traten die Mykorrhizaformen in unterschiedlicher Stetigkeit auf (Abb. 13). Unter den contact

Typen waren bei den Bäumen auf den älteren Sanierungsflächen (NVJ Hu+ SF, NVJ Hu- SF und Pfl Hu- SF) v.a. die Art *Lactarius deterrimus* Gröger und cf. *Elaphomyces* vertreten. Bei den Bäumen der vergleichsweise jungen, nach Windwurf entstandenen Sanierungsfläche (NVJ Hu+ WW) überwogen dagegen ECM der beiden Gattungen *Russula* und *Lactarius*. Bei den short-distance Typen dominierte auf den Sanierungsflächen eindeutig die konkurrenzkräftige ECM *Cenococcum geophilum*, auf der Windwurffläche dagegen cf. *Genea*, eine Mykorrhizaform, die auch in geringen Anteilen an den Pfl Hu- SF Bäumen vorkam. Die größte Gruppe der medium-distance Typen bildete eine ECM der Gattung *Tomentella*. Long-distance Typen kamen nur in sehr geringem Umfang auf den Mull-Rendzinen (NVJ- SF und Pfl Hu- SF) vor.

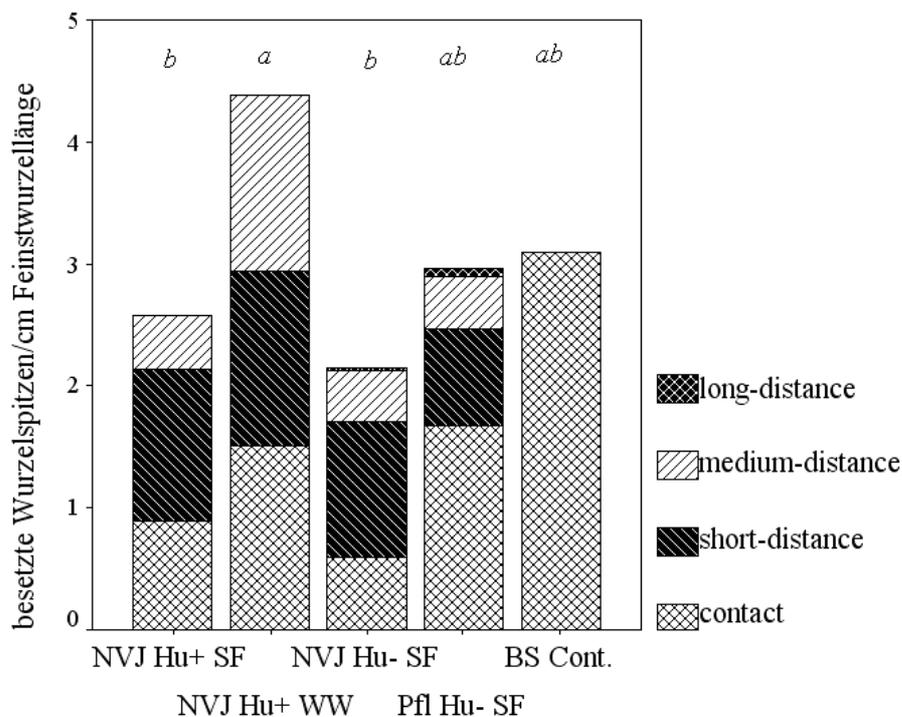


Abb. 14: Aufsummierte Besetzung der Wurzelspitzen je Zentimeter Feinstwurzellänge mit den Explorationstypen nach untersuchten Kollektiven (unterschiedliche kursive Buchstaben über den Balken markieren signifikant verschiedene Gesamtbesetzungen der Wurzelspitzen/cm Feinstwurzellänge).

Die relative Abundanz, hier ausgedrückt als ECM/cm Feinstwurzellänge (<1 mm), war aufgrund des hohen Mykorrhizierungsgrades (Abb. 11) in Verbindung mit einer großen Wurzelspitzenzahl bei den NVJ Hu+ WW Bäumen signifikant höher als bei den anderen Kollektiven (Abb. 14). Die Naturverjüngungsfichten auf Tangelhumus (NVJ Hu+ SF) und auf Mull-Rendzinen (NVJ Hu- SF) der Sanierungsflächen wiesen dagegen die geringste Besetzung je Zentimeter Feinstwurzellänge auf. Die BS Cont. und Pfl Hu- SF Fichten unterschieden sich bzgl. dieses Merkmals von keiner Gruppe signifikant.

Auffallend war die sehr gleichmäßige Verteilung der drei Explorationstypen contact, short-, und medium-distance an den Fichten der Windwurffläche (NVJ Hu+ WW). Wie bereits oben beschrieben, fand sich dagegen an den Baumschulpflanzen (BS Cont.) nur eine einzige Mykorrhizaform vom contact Typ. Die bereits vor 10-15 Jahren gepflanzten Fichten aus Containeranzucht der Sanierungsflächen zeigten ebenfalls noch einen relativ hohen Anteil an contact Typen (Abb. 13). Dabei handelte es sich jedoch um andere Mykorrhizaformen als bei den BS Cont. Bäumen. An den Naturverjüngungsfichten der Sanierungsflächen (NVJ Hu+ SF und NVJ Hu- SF) dominierten dagegen short-distance Typen.

6. Diskussion

6.1. Wurzelentwicklung und Verteilung im Boden

Korrespondierend zu den auffallend großen Triebgrößenzuwächsen und Nadelmassen (→ Publikation II, Abb. 1), wiesen die Fichten der Rottauer Alm mit Moderauflage signifikant höhere Wurzelgewichte und -längen auf, als die wenig vitalen, kümmernden Fichten auf der ehemals beweideten, durch Humusschwund gekennzeichneten Fläche Fischbachkopf mit Mullhumus (Kap. 5.1., Tab. 2, Abb. 7 und Abb. 10). Auf beiden Flächen war jedoch ein hoher Anteil der Bäume von starken bis extremen Wurzeldeformationen betroffen (Kap. 5.1., Abb. 9).

Die Wurzelbildung der Fichte reagiert sehr plastisch auf edaphische Faktoren (Puhe 2003, Lyr et al. 1992). Eine gestörte Wurzelmorphologie und -verteilung führt zu einer geringeren Stabilität, einer verminderten Wasser- und Nährelementaufnahme und schließlich zu einer gehemmten Entwicklung von gepflanzten Fichten (Grossnickle 2000).

Die mangelhafte Ernährung in Verbindung mit Wuchsstockungen, die schwache Reaktion auf Düngung (Publikation II) und schließlich die ungenügende Wurzelentwicklung auf der Fläche Fischbachkopf im Vergleich zu den gleich alten Fichten der Rottauer Alm können Folge verschiedenartiger, ungünstiger Umweltfaktoren sein.

Die Wurzelentwicklung wird durch Bodenfaktoren, insbesondere durch das Nährelementangebot und durch die Wasserverfügbarkeit gesteuert; bereits ein starker pH-Gradient (nicht nur der absolute pH-Wert an sich) kann die Erschließung des Bodens durch die Wurzel beeinflussen (Marschner 1995). Obgleich die Containerpflanzen in nährstoffreichem, saurem Substrat angezogen wurden, fehlte am Fischbachkopf eine umgebende, saure organische Auflage. Hier wurden die Fichtenwurzeln nach dem Verpflanzen in das alkalische, bodenchemisch ungünstige Milieu des Mineralbodens gezwungen (Kap. 6.2.1.). Bisher ist zwar nur die verminderte Wurzelentwicklung in stark sauren Mineralböden mit hohen Aluminiumkonzentrationen in der Bodenlösung belegt (Puhe 2003), doch könnte auch ein alkalischer Mineralboden als physiologische Barriere fungieren und eine Regeneration des Wurzelwerks nach dem Verpflanzen längerfristig behindern. Nach Puhe (2003) ist reduziertes Wachstum von Langwurzeln ein guter Indikator für eine eingeschränkte Nährstoffverfügbarkeit oder toxische Bodenbedingungen im Wurzelraum. Andererseits ist die Durchwurzelung in nährstoffreicheren Bodenzonen, wie z.B. auf sauren

Standorten in alten Wurzelröhren des Vorbestandes, intensiver (Puhe 2003). So befanden sich auch die meisten Wurzeln der Fichten am Fischbachkopf immer noch im ursprünglichen Anzuchtsubstrat des Ballens, das selbst 17 Jahre nach dem Verpflanzen noch deutlich zu erkennen war.

Auf der Fläche Rottauer Alm bildeten sich dagegen nach der Container-Pflanzung, bei noch vorhandener Moderauflage, häufig Adventivwurzeln aus (Kap. 5.1, Abb. 10), für deren Induktion günstige exogene Faktoren gegeben sein müssen (Lyr et al. 1992). Die Überdeckung der Stammbasis beim Verpflanzen mit der vorhandenen Moderauflage und die Nachlieferung an Streu aus dem Bestand regte die jungen Bäume zur Ausbildung eines neuen, zweiten Wurzelstockwerkes in der Humusauflage an. Dies führte so zu einer, von der bisherigen Entwicklung im Container, unabhängigen Regeneration des Wurzelwerks.

Zudem befand sich in der Moderauflage der Rottauer Alm die höchste Feinstwurzelichte im Oh-Horizont (→ Publikation II, Abb. 2 unten). Auch Kutschera und Lichtenegger (2002) beschreiben den höchsten Feinwurzelbesatz der Fichte im Übergangsbereich von der Auflage zum Mineralboden. An dem vergleichbaren Hauptdolomitstandort "Wank" fand Sandhage-Hofmann (1993) mit rd. 70% Anteil ebenso die meisten Feinstwurzeln von Altfichten in der organischen Auflage bei gleichzeitig engem, und damit hinsichtlich des Ionenantagonismus günstigem Ca/K-Verhältnis der Bodenlösung. Auf einer sauren Parabraunerde am Versuchsstandort "Höglwald" befanden sich dagegen nur rd. 20% der Feinstwurzeln eines Fichtenaltbestandes in der Moderauflage (Wittkopf 1995). Die Tiefenverlagerung des Hauptwurzelbereiches findet mit zunehmendem Baumalter statt, jedoch nur dann, wenn im Unterboden günstige Bodenbedingungen herrschen (Puhe 2003). Da die von Sandhage-Hofmann (1993) untersuchten Altfichten den Schwerpunkt ihrer Feinstwurzeln immer noch in der organischen Auflage aufweisen, ist dies ein Zeichen für die ernährungsphysiologische Ungunst des Mineralbodens.

Neben den ungünstigen Bodenbedingungen am Fischbachkopf könnten die in Folge der Höhenlage tieferen Bodentemperaturen und die kürzere Vegetationszeit an der Obergrenze des Hochmontan die Entwicklung der Wurzeln beeinträchtigt haben (Köstler et al. 1968, Röhrig 1966). Es ist jedoch meines Erachtens unwahrscheinlich, dass sich die klimatischen Faktoren so stark auswirkten und alleine zu diesen großen Unterschieden in der Wurzelentwicklung zwischen den beiden Versuchsflächen führten. Außerdem zeigten gebirgsökologische Arbeiten, daß Jungfichten unter diesen Umweltbedingungen zunächst weniger in das oberirdische und dafür mehr in das Wurzelwachstum investieren (Ott et al.

1997, Lüscher 1990). Selbst bei einer insgesamt verringerten Biomasseproduktion in diesen Höhenlagen, sollte dieser Trend sich dahingehend auswirken, dass kräftige Wurzelsysteme anstelle der tatsächlich beobachteten, nur faustgroßen Wurzelballen ausgebildet werden.

Neben der Bodenchemie als möglicher Einflußgröße, können natürliche Abänderungen der Wurzelmorphologie auch Folge physikalischer Bodeneigenschaften, insbesondere von Skelettreichtum, sein (Grossnickle 2000, Polomski und Kuhn 1998). Eine okulare Bewertung der ausschließlich anzuchtbedingten Deformationen ist dann schwierig. So dürften vor allem kleine Pflanzen weniger Deformationen aufweisen, da hier bei gering entwickelten Wurzeln das "Risiko" solcher Veränderungen der Wurzelmorphologie durch Bodenskelett noch gering ist. Da ein hoher Prozentsatz der Pflanzen beider Probeflächen Spiralwuchs und Stauchungen, sowie einen deutlichen Hauptwurzelschnitt aufwiesen – also eindeutige Folgen der Container-Anzucht –, wurden die Deformationen für diese Arbeit trotzdem beurteilt (vgl. Kap. 4.3.1.).

Systematische Studien zur Wurzelentwicklung auf Sanierungsflächen beschränkten sich bisher auf einen Wurzelanzugsversuch (Encke 2002). Dabei wird die Kraft gemessen, die nötig ist, um die Pflanzen aus dem Boden zu ziehen. Dieses destruktive Verfahren ist jedoch wenig geeignet, um die Wurzelmorphologie zu beurteilen. Im Schnitt zeigte jede zweite Fichte starke bis extreme Wurzeldeformationen (Kap. 5.1., Abb. 9). Trotz der insgesamt günstigeren Wurzelentwicklung hinsichtlich größerer Längen und Gewichte traf dies auch für die Bäume der Rottauer Alm zu. Wurzeldeformationen bei Ballenpflanzen wurden bereits durch frühere Untersuchungen belegt (Schönenberger et al. 1990, Strohschneider 1987). Diese früh angelegten Änderungen der Wurzelmorphologie bleiben über das gesamte Baumleben erhalten. So konnte Nörr (2003) anhand umfangreicher Wurzelgrabungen an Standorten außerhalb der Bayer. Alpen irreversible Deformationen an bis zu 40-jährigen Fichten nachweisen. Um die (ehemaligen) Ballen der von uns untersuchten Pflanzen fanden sich z.T. noch Reste von Bitumen-Container. Da diese zu Beginn der Schutzwaldsanierung nicht vor dem Verpflanzen entfernt wurden und unter den Klimabedingungen auf den Sanierungsflächen auch kaum verrotteten, dürften sich diese besonders ungünstig auf die Wurzelentwicklung ausgewirkt haben (vgl. BStELF 1997). Container-Pflanzen bieten demnach zwar eine Reihe technischer Vorteile (Kap. 2.8.2.), doch ist bei den Pflanzen aus "erster Container-Generation" zu Beginn des Schutzwaldsanierungsprogramms mit anzuchtbedingten Deformationen zu rechnen. Die geringen Ausfallprozente von Containerfichten innerhalb eines vergleichsweise kurzen Zeitraumes nach dem Verpflanzen auf Sanierungsflächen (Binder 1992) sind demnach nicht alleine und v.a. nicht für alle

Standorte ein Indiz für eine gute Eignung von Containerpflanzen. Ungeachtet einer möglichen Hemmung der späteren Wurzelentwicklung nach dem Verpflanzen aufgrund der edaphischen Ungunst von Rendzinen mit Mullhumus, dürfte die heutige Qualität von Sanierungspflanzen, die nach modernen Anzuchtmethoden in neuen Containertypen bereitgestellt werden, günstiger sein. Dies sollte jedoch im Detail überprüft werden.

Das Verhältnis “Berg- zu Tal-Wurzellängen” (Kap. 5.1., Abb. 8) zeigte zudem, dass zusätzlich zu den irreversiblen Deformationen auch die natürliche Verteilung der Wurzeln gepflanzter Bäume am Hang gestört sein könnte. Untersuchungen hierzu sind selten. Für Fichtennaturverjüngung in Steillagen der Zentralalpen konnte jedoch Lüscher (1990) zeigen, dass die meisten Wurzeln junger Bäume hangaufwärts ausstreichen. Diese horizontale Wurzelverteilung bietet mechanische Vorteile (Verankerung) und wird vermutlich chemotaktisch gesteuert, indem die Wurzeln dem nährstoffreicheren Hangzugwasser entgegenwachsen (Kutschera 2003; mdl. Mittlg.). Die hier untersuchten Bäume zeigten dagegen eine symmetrische (Rottauer Alm) bis signifikant asymmetrische Verteilung der Wurzellängen (>5 mm Durchmesser) zugunsten der Richtung “Tal” (Fischbachkopf). Dasselbe Bild ergab eine hier nicht dargestellte Analyse für Wurzeln mit mehr als 10 mm Durchmesser. Damit kann auch ausgeschlossen werden, dass evtl. einzelne, stärkere Wurzeln diese Verankerungsfunktionen übernehmen. Diese horizontale Wurzelverteilung könnte eine Fehlbildung sein und dazu führen, dass Schutzwaldsanierungspflanzen ab einer bestimmten Dimension noch anfälliger gegenüber der ohnehin hohen Gefahr der Entwurzelung infolge von Schneebewegungen werden (Ammer 1989, Gampe 1989).



Die Wurzeln der Bäume auf Mull-Rendzinen zeigen eine geringere Bodenerschließung. Vermutlich wirkt hier das ungünstige Milieu des Mineralbodens als physiologische Barriere. In Folge kann die effektive Nährelement- und Wasseraufnahme und somit auch die ungestörte Biomasseproduktion behindert sein. Bei den vitaleren Bäumen in sauren Moderauflagen bildet sich dagegen eine höhere Wurzelbiomasse. Im mächtigen Auflagehumus befinden sich auch die meisten Feinstwurzeln. Anzuchtbedingte Wurzeldeformationen bleiben jedoch unabhängig von den Standortsbedingungen am Pflanzort und der Vitalität der Bäume erhalten. Zudem könnte die natürliche Ausrichtung der Wurzeln gestört und langfristig die Stabilität von Sanierungsaufforstungen gefährdet sein.

6.2. Ernährung und Biomasseentwicklung

6.2.1. Bewertung der Bodeneigenschaften

Die im Rahmen des Biotests (→ Publikation I, Tabellen 2, 3 und 4) und des Düngeversuchs (→ Publikation II, Tabellen 2, 3 und 4) untersuchten Mineralbodenhorizonte, organischen Auflagen und Totholz zeigten erwartungsgemäß deutliche Unterschiede in den Bodenkennwerten.

Die Ah-Horizonte der Rendzinen waren durch hohe C-Gehalte und schwach saure bis alkalische pH-Werte im Karbonatpufferbereich gekennzeichnet. Deren hoher Gehalt an organischer Substanz wird unter anderem durch die hohe biologische Aktivität (siehe Kap. 2.4.2.) in Verbindung mit der Bildung von stabilen Ca-Humaten bedingt (Rehfuess 1990). Daraus resultieren auch die meist hohen N-Gehalte in den Ah-Horizonten (Kilian et al. 1994, Gulder und Kölbl 1993). Nach den Ergebnissen der Bayerischen Waldbodeninventur (Gulder und Kölbl 1993) wären auch die P-Gesamtgehalte als hoch einzustufen gewesen. Im Gegensatz dazu ergab der Vergleich mit Daten der Österreichischen Waldbodeninventur speziell für karbonatbeeinflusste Standorte (Mutsch 1992) meist niedrige bis höchstens mittlere P-Gesamtgehalte. Wie auch die Untersuchungen von Hauptolter (1997b) zeigten, ist dies für die Dolomit-Rendzinen typisch. Außerdem wiesen die Mineralböden im Vergleich mit Gulder und Kölbl (1993) nur sehr niedrige Gehalte an zitronensäureextrahierbarem P auf, obwohl methodisch bedingt zusätzlich Kalziumphosphate (Apatite) gelöst worden sein könnten. Da sich aber im Keimlingsbiotest trotz der höheren P-Gesamtgehalte in den Mineralböden im Vergleich zu den organischen Auflagen sehr viel niedrigere extrahierbare P-Gehalte ergaben und sich diese auch in der schlechtesten P-Ernährung der Keimlinge widerspiegelten, konnte die methodisch bedingte Lösung von P aus Apatiten nicht sehr hoch gewesen sein (→ Publikation I, Tab. 3, 4 und Abb. 2; Kap. 6.2.2.). Die K-Gesamtgehalte waren dagegen meist mittel, zum Teil auch hoch (Gulder und Kölbl 1993, Mutsch 1992). Gleichzeitig war die Belegung der Austauschplätze mit den zweiwertigen Kationen Ca und Mg sehr hoch, während die extrahierbaren Gehalte an dem einwertigen und daher eintauschschwächeren K absolut und prozentual nur niedrige bis mittlere Werte erreichten (Scheffer-Schachtschabel 2002, Kilian et al. 1994). Die Gehalte an Gesamt-Mn und austauschbarem Mn waren ebenfalls sehr niedrig (Gulder und Kölbl 1993). Geringe Mn-Werte im reinen Dolomit fand auch Hauptolter (1997b). Ebenso lagen die Fe-Gesamtgehalte (Mutsch 1992) wie auch die extrahierbaren Fe-Gehalte (Gulder und Kölbl 1993) sehr niedrig.

Die untersuchten organischen Moder- und Tangelhumusauflagen waren im Vergleich zu den Mineralböden deutlich saurer und zeigten die höchsten N-Gehalte. Diese waren auch im Vergleich mit den N-Gehalten von Humusformen der Bayerischen Waldbodeninventur (Gulder und Kölbel 1993) hoch. Die Gesamtgehalte der anderen Elemente waren dagegen bis auf einzelne Ausnahmen für P und K (→ Publikation II, Tab. 3) im Vergleich zum Mineralboden niedriger. Dagegen waren die leicht verfügbaren, extrahierbaren P-, K-, Fe- und Mn-Fraktionen in den organischen Auflagen stets höher als in den Ah-Horizonten.

Totholz, als ein wichtiger Bestandteil naturnaher Bergmischwälder, zeigte die sauersten pH-Werte. Seine N-Gehalte lagen im Bereich der Vergleichswerte von Ah-Horizonten der Rendzinen. Vergleichbar den organischen Auflagen, zeichnete sich Totholz durch hohe extrahierbare Gehalte an P, Fe und Mn aus. Für K besaß Totholz sogar die höchste extrahierbare Fraktion. Mit zunehmender Zersetzung sinkt in Totholz die Dichte und nehmen die Gehalte an N, P und K zu (Laiho und Prescott 2004, Arthur und Fahey 1989). Der Stickstoffgehalt steigt in Folge der Tätigkeit von asymbiotisch lebenden, stickstoffbindenden Bakterien und holzabbauenden Pilzen. Dabei nimmt die N-Fixierungsrate mit zunehmendem Holzabbau und damit steigender -feuchte zu (Laiho und Prescott 2004, Brunner und Kimmins 2003).

Stark zersetztes Totholz und auch die Oh-Horizonte zeichnen sich zudem durch sehr hohe Wasserspeicherkapazitäten aus, die mit jenen von Torf vergleichbar sind (Katzensteiner 2000, Baier 1998, Strunk 1992, Bochter 1984 Eichrodt 1969). Die Wasseraufnahme in Humusauflagen kann zwar nach Austrocknung wegen der starken Hydrophobie zunächst vermindert sein (Scheffer-Schachtschabel 2002). Dieser Effekt dürfte jedoch v.a. in geschlossenen Beständen aufgrund des günstigen Bestandesinnenklimas und wegen der hohen und länger anhaltenden Niederschläge in den Kalkalpen eher vernachlässigbar sein.

6.2.2. Einfluß von Wachstumssubstrat und Kleinstandort

Unterschiedliche Bodeneigenschaften führten zu verschiedenartigen Biomasseentwicklungen und Ernährungscharakteristika von Fichtenkeimlingen auf den drei untersuchten Wachstumssubstraten Mineralboden Ah-Horizonte von Rendzinen, L-Of-Oh von Tangelhumus und stark zersetztem Totholz (→ Publikation I, Abb. 1 und 2, sowie Tabellen 7 und 8). Ebenso zeigten Fichten, die auf Mull-Rendzinen und bzw. mächtigen Humusauflagen wuchsen Unterschiede in Biomasse- und Ernährungskennwerten (→ Publikation II, Tabellen 5, 6 und 7, sowie Abb. 1 und Kap. 5.2.1., Tabellen 3, 4, 5 und 6).

Hohe pH-Werte und eine geringe Wasserspeicherkapazität sind nach Marschner (1995) die Hauptumweltfaktoren, welche die Mobilität von Nährstoffen in Rendzinen einschränken. Nährelementmängel sind für Fichten auf kalkalpinen Rendzinen vor allem für N, P, K, Fe und Mn belegt (Kap. 2.5.) und werden gleichfalls auf die geringe Verfügbarkeit, wegen niedriger Vorräte und ungünstiger bodenchemischer Eigenschaften, zurückgeführt (Ewald 2005, Haupolter 1997a, Flückiger und Braun 1995, Bosch 1986). Die geringe Vitalität und hohe Kronentransparenz von Fichtenbeständen ist daher auf diesen Standorten vermutlich in weiten Bereichen natürlich (Ewald et al. 2000), kann aber auch durch standortsdegradierende, frühere Nutzungen bedingt sein (Haupolter 1997a).

In einer Gesamtschau der Einzelstudien ergeben sich aus dem Biotest mit Keimlingen (→ Publikation I) und den Untersuchungen an Fichten auf Sanierungsflächen (Publikation II und Kap. 5.2.1.) folgende gleichlaufende Trends für die Ernährung und die Biomasseentwicklung: Sowohl die Keimlinge auf Ah-Horizonten, wie gepflanzte und naturverjüngte Fichten auf Mull-Rendzinen zeigten geringe Gesamtbiosmassen (für die Keimlinge) bzw. Nadelmassen (Kleinnadeligkeit, wenig Nadeljahrgänge, sog. "Hungerstadien") und damit eine insgesamt geringe Vitalität. Trotz möglicher Konzentrationseffekte in den kleinen Nadeln, ergaben die Nadelanalysen für Fichten auf Mull-Rendzinen N-, starken P-, häufig Mn- und seltener K-Mangel. Die niedrigen Nährelementspiegelwerte trotz der Konzentrationseffekte, in Verbindung mit geringem Wachstum, sind daher als extremer Mangel zu bewerten (Lyr et al. 1992, Steenbjerg 1951, 1954). Dagegen war die Versorgung mit Ca und Mg sehr hoch und jene mit Fe, Cu und Zn ausreichend. In Verbindung mit den niedrigen Nadelmassen waren die interne Nährelementspeicherung gering und die Triebblängenzuwächse niedrig. Aufgrund der eingeschränkten Verfügbarkeit der Mangel Elemente auf Mull-Rendzinen ist in Verbindung mit der geringen Biomasseentwicklung dieser Bäume auch die jährliche Aufnahme rate aus dem Boden niedrig.

Keimlinge und Naturverjüngungsfichten auf mächtigen Humusaufgaben zeigten dagegen hohe Gesamtbiosmassen (Keimlinge) bzw. Nadelmassen (große Nadeln und mehr Nadeljahrgänge) und damit gute Vitalität und eine positive Entwicklungstendenz. Bei größeren Nadeln indizierten die Nadelanalysen von Fichten auf Humusaufgaben bereits abgeschwächten N- und P-Mangel, seltener K- und Mn-Mangel. Ein solcher Nährelementmangel ohne Vorliegen von Konzentrationseffekten und bei stärkerem Wachstum ist daher als leichter Mangel zu bewerten (Lyr et al. 1992). Die Versorgung mit Fe, Cu und Zn war ebenso ausreichend und die Ca- und Mg-Nadelspiegelwerte nahmen ab. Mit den größeren 100-Nadelgewichten und

höheren Gesamtnadelmassen speichern Naturverjüngungsfichten auf Humusauflagen insgesamt größere Nährelementmengen in der Biomasse und zeigen höhere Triebhöhenzuwächse als vergleichbare Pflanzen auf Mull-Rendzinen. Die Nährelementaufnahmeraten von Fichten in Humusauflagen sind daher höher als bei Fichten in Mineralböden.

Die Verfügbarkeit der einzelnen Nährelemente in Abhängigkeit von den Bodeneigenschaften wird ausführlich anhand der Ergebnisse des Keimlings-Biotestes in Publikation I diskutiert. So führten höhere N-Gehalte und leichter mineralisierbare N-Formen in den organischen Auflagen zu der günstigeren N-Verfügbarkeit. Diese wiesen außerdem höhere Gehalte an extrahierbarem P und K auf als die Mineralböden. Bei saurem pH-Wert, einem engeren $(Ca+Mg)/K$ -Verhältnis und damit abnehmendem Ionenantagonismus für K in den Humusauflagen, war dort die P- und K-Verfügbarkeit höher. Außerdem stieg die Mn-Verfügbarkeit an. Die bessere Verfügbarkeit von N, P, K und Mn in den Humusauflagen war daher für die Ernährung und Biomasseentwicklung der Keimlinge bedeutender, als die höheren Gesamtvorräte dieser Elemente (pro cm^3) in den Mineralböden. Daher ist bei Humusschwund neben der quantitativen Minderung der Nährelementvorräte durch Mineralisation der organischen Auflage – sowie auf früheren Kahlschlägen zusätzlich durch Biomasseentzug - auch der nachfolgende Verlust an Nährstoffverfügbarkeit gravierend.

Die bodenchemischen Eigenschaften der Ah-Horizonte im Biotest erklärten sehr gut die mangelhafte N-, P-, K- und Mn-Ernährung und die geringe Vitalität der Fichten auf den Mull-Rendzinen. Zusätzlich zu der bodenchemischen Ungunst könnten die geringere Wasserspeicherkapazität der Mull-Rendzinen bei fehlender organischer Auflage (Michiels 1993), die Konkurrenzvegetation (Binder 1992) und bei gepflanzten Fichten die gestörte Wurzelentwicklung (Kap. 6.1.) die Nährelementaufnahme mindern. Da auch die spärlich vorhandenen Naturverjüngungsfichten auf Mull-Rendzinen starken Nährelementmangel und Wuchsstörungen zeigten, kann nicht die gestörte Wurzelentwicklung von Container-Bäumen alleine die schlechte Ernährung erklären. Die Beseitigung der Konkurrenzvegetation wirkte sich bei Binder (1992) nicht in höheren Zuwächsen der über diese Vegetation bereits hinausragenden Fichten aus. Vermutlich ist daher die Konkurrenz um Licht bei Jungpflanzen größer, als die um Nährstoffe. Die Rolle des Wasserhaushaltes wird derzeit noch im Rahmen einer, diese Arbeit begleitenden, Freilandstudie untersucht. Aufgrund der höheren Speicherkapazität von mächtigen Humusauflagen (Kap. 6.2.1.), ist für diese eine höhere Wasserverfügbarkeit zu erwarten, als für skelettreiche Rendzinen. Da jedoch gleichzeitig die

bodenchemisch bedingte Nährelementverfügbarkeit in den O-Horizonten höher ist, kann der genaue Beitrag des Wasserhaushaltes zu Ernährung und Wachstum nicht isoliert hergeleitet werden.

Trotz der guten Ernährungskennwerte von Keimlingen in den organischen Auflagen des Biotests zeigten die Naturverjüngungsfichten auf Humusaufgaben den oben beschriebenen Mangel. Doch äußerte sich die höhere Verfügbarkeit von Nährelementen in den organischen Auflagen der Sanierungsflächen in den größeren Nadelmassen und Zuwächsen und damit Aufnahmemengen der Fichten. Als eine „slow-growing later climax“ Baumart kann sich die Fichte besonders an eine nährstoffarme Umwelt anpassen und speichert dann eher Nährelemente (bei Jungbäumen v.a. in der Nadelbiomasse), als dass eine Erhöhung von Nadelspiegelwerten eintritt (Grossnickle 2000). Das vergleichsweise hohe interne Nährelementdepot in der (Nadel-)Biomasse der Fichten auf Humusaufgaben gewährleistet dann mittels Verlagerungsprozesse eine ausreichende Nährelementversorgung während des erhöhten Bedarfes in der - bei Fichten relativ kurzen - Wachstumsphase (Sardans et al. 2005, Van den Driessche 1984, Dyrenkov und Glatzel 1976). In dieser Zeit kann die interne Verlagerung von Nährelementen größer sein als die Nachlieferung aus dem Boden. Schließlich erlaubt dies die höheren Triebgrößenzuwächse im Vergleich zu den Fichten auf Mull-Rendzinen. Da die nur schütter benadelten Bäume der Mull-Rendzinen wenig verlagern können, müssten diese folglich einen größeren Anteil aus dem Boden aufnehmen (Miller 1984). Daher war auch der Vorrat an gespeicherten Nährelementen in der (Nadel-)Biomasse ein besseres Kriterium für die Vitalität, als die absolute Höhe der Gehalte in den Nadeln. Da verschiedene Fichtenherkünfte über Jahre deutliche Unterschiede im Nährelementbedarf aufweisen können, ist zudem fraglich, ob die aktuell geltenden Mangelgrenzen für Fichten auf kalkalpinen Standorten überhaupt geeignet sind (Evers 1973, 1976).

In Übereinstimmung mit den Ergebnissen dieser Arbeit fand Prietzel (2005) im Kalkalpin eine deutliche Erhöhung der Nadelspiegelwerte junger Fichten für P, Mn, Fe und Cu in gezäunten Flächen, in denen sich im Zuge der sich etablierenden Verjüngung Mull- in Moderaufgaben verwandelten. In den ungezäunten, degradierten Außenbereichen mit typischen Mull-Rendzinen war die Versorgung der Fichten mit diesen Mangel-elementen dagegen schlechter. Eine Verbesserung der Ernährungssituation für N, P und Mn und eine Erhöhung der Wasserspeicherfähigkeit mit der Anhäufung von organischer Substanz im Zuge aufeinander folgender Sukzessionsstadien stellte auch Thiele (1978) im Wimbachgries fest. Diese zunehmende Verbesserung der Standortbedingungen erklärt auch die Beobachtungen

Michiels (1993), wonach die erfolgreiche Etablierung der Fichte auf degradierten Mull-Rendzinastandorten erst nach einem Latschenpionierstadium und nach der Akkumulation von Humusaufgaben erfolgen kann (Kap. 2.6.2.). Aufgrund der positiven Eigenschaften befinden sich in den organischen Auflagen auch die höchsten Feinstwurzeldichten (vgl. Kap. 6.1.). Schließlich wird die Verfügbarkeit für die anderen Nährelemente außer Ca und Mg auf Dolomitstandorten sehr durch die Anreicherung von organischer Substanz (Glatzel 1968) bzw. die Auflagehumusvorräte bestimmt. Dem geringen Nachteil der Festlegung von Nährelementen in organischer Bindung, steht daher in den Humusaufgaben der Rendzinen der Vorteil saurer pH-Werte und eines verringerten Überangebotes an Ca und Mg gegenüber. Aus Sicht des Waldökosystems und im Besonderen für die Fichte ist daher die Bildung von Auflagehumus eine Investition zur Verbesserung von Wasserhaushalt und Nährstoffverfügbarkeit. Im Gegensatz zu inaktiven Humusformen armer Silikatstandorte ist daher die Anhäufung von organischer Substanz in mächtigen Tangel- und Moderauflagen auf kalkalpinen Rendzinen positiv zu bewerten (vgl. auch Kap. 2.4.3.). Im extremen Fall der Tangelhumusbildung ist dies auch die einzige Möglichkeit, wie Wald reine Fels- oder Blockstandorte besiedeln kann.

In den mächtigen organischen Auflagen wurden z.T. über viele Waldgenerationen Nährelemente akkumuliert, so dass andererseits Umsetzungsprozesse nach Störungen, wie Kahlschlag oder Windwurf, zu einer höheren Nährstoffverfügbarkeit und –verlusten führen können (Katzensteiner 2003). Daher zeigten Fichten auf Tangelaufgaben der Windwurflläche auch die höchsten N- und P-Gehalte (NVJ Hu+ WW, Kap. 5.2.1., Tab. 4), was wohl ebenso auf die aktuell hohen Mineralisationsraten (hier wachsen Brennesseln!) nach der Störung zurückzuführen war. Zwar hat Ewald (2005) recht, dass in der organischen Substanz auch Nährelemente relativ fest gebunden werden, doch ist dies keine Erklärung für die geringe Vitalität der Fichte auf armen kalkalpinen Standorten. Vielmehr weisen gerade naturnahe, intakte Bergmischwälder auf flachgründigen Hauptdolomitstandorten auch sehr hohe Auflagehumusvorräte auf (Publikation IV, Tab. 3 und Kap. 2.7.2.). Erst degradierende Einflüsse (z.B. Kahlschlag und Beweidung) führten hier zu einem Humusschwund und hohen Flächenanteilen der Humusform Mull. Diese Veränderungen dürften um so gravierender sein, je länger sich eine Fläche nicht verjüngt und je flachgründiger bzw. je höher der Fels-/Block- und damit Tangelanteil auf den Flächen ist (vgl. Kap. 2.4.2. und 2.4.3.). So waren z.B. die über längere Zeit nach Kahlschlag durchgeführten Maisweiden (Zierhut 2003) auf diesen Standorten besonders ungünstig. Daher liegen heute auch die schwierigsten Sanierungsflächen in steilen, flachgründigen und durch ehemalige Beweidung, Rodung und

Kahlschläge gekennzeichneten Bereichen wo sich der Humusschwund besonders negativ auswirken konnte (Kap. 2.1.). Ehemalige mäßig trockene Bergmischwaldstandorte (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) dürften so zu Felshang-Bergmischwäldern (*Seslerio-Fagetum*) oder zu sekundären Kiefernwaldgesellschaften (*Calamagrostio-Pinetum*), den verbreitetsten aktuellen Vegetationseinheiten der Sanierungsflächen, degradiert sein (Ewald 1997, Haupolter 1997a, Hölzel 1996) (Kap. 2.7.3.). In der heutigen kahlschlagfreien Wirtschaft sind v.a. Fichtenreinbestände ohne Vorausverjüngung gefährdet nach Windwurf oder Borkenkäferbefall durch Humusschwund verhältnismäßig rasch zu degradieren. Dagegen sind die Bergmischwälder weniger anfällig gegenüber plötzlichen Störungen. Hier verhindert allerdings bis heute der hohe Schalenwildverbiß die ausreichende Verjüngung der meist alten Bestände (Ammer 1996a), die noch aus einer Zeit stammen, in der sich Buche und Tanne ungehindert verjüngen konnten. Der Nährstoffverlust verläuft in diesen Bergmischwäldern mit zunehmender Verlichtung und bei ausbleibender Verjüngung eher schleichend (Prietzl 2005).

Zusammenfassend kann gefolgert werden, dass selbst naturnahe, auflagehumusreiche Wälder auf flachgründigen Dolomitstandorten nährstofflimitiert sind. Die geringe natürliche Vitalität der Wälder auf diesen Standorten kann aber durch den Humusverlust und die Nährstoffexporte in Folge früherer oder aktueller Nutzungen (Katzensteiner 2003, Haupolter 1997a) und der fehlenden Verjüngung noch verschärft werden. Im Gegensatz zu Rendzinen kann auf weiter entwickelten Terra fusca-Rendzina oder Braunerde-Terra fusca Standorten der Anteil der Humusform Mull natürlicherweise zunehmen (siehe auch Publikation IV, Tab. 3). Auf diesen Standorten mit höheren Nährstoffvorräten und einer größeren Wasserspeicherkapazität im Mineralboden stocken dann, auch ohne mächtige Humusaufgaben, relativ wüchsige und hinsichtlich des Nährstoffhaushaltes weniger zur Degradation neigende Wälder (*Aposerido-Fagetum typicum*).

Die Urwälder der Bayerischen Kalkalpen waren sehr reich an Totholz (Zierhut 2003, Meister 1969a). Totholz kann gerade unter nährstofflimitierten und, wegen der hohen Wasserspeicherkapazität, auch unter trockenen Standortsbedingungen eine wichtige Rolle im Nährstoffhaushalt spielen (Laiho und Prescott 2004). Im Keimlings-Biotest zeichnete sich stark zersetztes Totholz durch eine hohe N-, K-, Mn- und Zn-Verfügbarkeit aus. Nach Arthur und Fahey (1989) stellt das Totholz einen bedeutenden Speicherpool für Basenkationen im Ökosystem dar. Je nach der Vorratshöhe von Totholz in den von Arthur und Fahey (1989) vorgestellten Ökosystemen schwankte demnach der K-Anteil im Totholz im Vergleich zum K

in der organischen Auflage von ca. 3,0-53%. Selbst bei geringen Anteilen am Gesamtvorrat, könnte dem Totholz in den Wäldern auf Dolomit, wegen der höheren K-Verfügbarkeit im Vergleich zum Mineralboden, eine bedeutende Rolle zukommen. Für die physiologischen Vorteile von Totholz sprechen auch eigene Beobachtungen, nach denen stark zersetzte Stämme und alte Stöcke immer intensiv von der Fichte durchwurzelt werden. Selbst in erst verhältnismäßig frisch abgestorbenen, liegenden Stämmen bildete die Fichte ein dichtes Wurzelgeflecht zwischen der noch vorhandenen Rinde und dem erst leicht zersetzten Holz. Mit zunehmendem Abbau trägt dann Totholz langfristig und wegen der günstigen Eigenschaften qualitativ hochwertig zum Humusaufbau bei. Neben der wichtigen Bedeutung des Totholzes als Strukturelement am Waldboden gegen Schneebewegungen und Humuserosion dürfte die Totholzabnahme in diesen Wäldern auch den Nährstoffkreislauf und den langfristigen Humusaufbau beeinträchtigt haben.

Im Zusammenhang mit der geringen Vitalität der Wälder auf Dolomitstandorten, kurz dem "Dolomitphänomen", wird wegen der Unterschiede zu Kalkstandorten auch die besondere Rolle des Mg-Reichtums in den daraus entstandenen Böden diskutiert. Die Rolle des Mg am Dolomitphänomen ist jedoch bis heute ungeklärt. Eine direkte toxische Wirkung von hohen Mg Konzentrationen wurde bisher nur bei Kulturpflanzen (Sonnenblume) beobachtet (Baumeister und Ernst 1978), eine Schädigung von natürlichen Pflanzenpopulationen auf Dolomit konnte nur bei sehr hohen Mg-Konzentrationen nachgewiesen werden (Kinzel 1982). Nach Glatzel (1968) könnte ein Überangebot an Mg den P- und N-Stoffwechsel in der Fichte stören und deren niedrigen Nadelgehalte auf Dolomitstandorten erklären. Krapfenbauer (1969) verweist zudem auf den, wegen der verbreiteten Flachgründigkeit, meist ungünstigen Wasserhaushalt der Dolomitstandorte. Nach Marschner (1995) kann Mg Überschuß in Verbindung mit Wasserstreß zu physiologischen Störungen führen. Außerdem ist Mg in den Nadeln von Fichten auf Rendzinen zu 90% wasserlöslich, Ca dagegen zu 90% in Ca-Oxalaten gebunden (Marschner 1995). Dies liegt vermutlich an der sehr viel höheren Löslichkeit von Mg-Oxalat gegenüber Ca-Oxalat (Weast 1983). Daher dürfte für Mg kein so effektiver Schutzmechanismus durch Ausfällung in den Nadeln bestehen, wie für Ca. Im Vergleich zu den Keimlingen auf Auflagehumus und Totholz, lagerten jene auf den Mineralböden zudem vergleichsweise hohe Ca- und Mg-Mengen in den Wurzeln ein (→ Publikation I, Abb. 2). Dies könnte ein Zeichen dafür sein, dass die Fichte versucht, eine Überversorgung mit passiv aufgenommenen Ca und Mg durch Speicherung in der Wurzel zu mindern. Auch die Nährelementrelationen offenbaren, gemessen an den Vergleichswerten von Hüttl (1992), einen Überschuß an Ca und Mg, der bei den Keimlingen im Mineralboden (Ah) zu

durchgehend unausgewogenen Verhältnissen dieser Elemente zu N und zu K führte. Sehr hohe Mg-Nadelspiegelwerte und Mg-Überschuß im Verhältnis zu N traten auf den Sanierungsflächen mit Mull-Rendzinen bei allen gepflanzten Fichten auf. N-Mangel bei gleichzeitig hohen Mg-Gehalten gepflanzter Fichten auf Hauptdolomit stellte auch Binder (1992) fest. Hauptolter (1997a) fand steigende Mg-, aber abnehmende P-Nadelspiegelwerte der Fichten mit zunehmender Kronenverlichtung. Doch fehlt auch hier der Beleg für einen möglichen physiologischen Einfluß von Mg, da die hohen Mg-Nadelgehalte mit den beschriebenen anderen, ungünstigen Eigenschaften der Rendzinen interkorrelieren. Die geringe Vitalität der Bestände könnte daher alleine auf die schwierige Verfügbarkeit dieser Elemente aufgrund der physikalisch-chemischen Ungunst des Dolomit (geringe Bodenbildung, Wechsell Trockenheit und ungünstiges Ionenmilieu) im Vergleich zu anderen kalkalpinen Substraten zurückzuführen sein. Eine weitere Klärung des Dolomitphänomens und speziell der physiologischen Wirkung hoher Mg-Konzentrationen könnten jedoch ein Vergleich von Fichten auf Kalk- und Dolomitstandorten bei sonst vergleichbaren Standortsbedingungen oder gezielte Mg-Düngeversuche auf Kalkstandorten erbringen.

6.2.3. Möglichkeiten und Grenzen von Düngemaßnahmen

Die Auswertung des Düngeversuches ergab den besten Düngeerfolg für NPK bei vitalen Fichten der Fläche Rottauer Alm mit Moderauflagen. Die Dünge Wirkung führte nur kurzzeitig zur Erhöhung der Zuwächse und der Nadelspiegelwerte, steigerte jedoch das interne Nährelementdepot in größeren Nadelmassen (→ Publikation II, Abb. 1, Tab. 5 und 7). Die Reaktion der ohnehin wenig vitalen Fichten am Fischbachkopf auf Düngung war dagegen gering. Zudem waren bereits die ungedüngten Kontrollbäume auf der Rottauer Alm sehr viel vitaler als am Fischbachkopf.

Insgesamt belegte die positive Dünge Reaktion der Fichten, dass die gedüngten Elemente auf diesen Dolomitrendzinen im Minimum waren (Glatzel 1968). Wie bereits unter Kap. 6.1. beschrieben, kann die geringe Dünge Wirkung am Fischbachkopf einerseits auf die geringe Wurzelentwicklung und damit auf die unzureichende Aufnahme der gedüngten Nährstoffe zurückgeführt werden. Andererseits zeigten vitalere Fichten, deren Wurzelentwicklung vermutlich günstiger ist (Melzer 1962), die stärkere Dünge Reaktion. Daher könnten auch Düngeversuche in Fichtenaltbeständen auf vergleichbaren Standorten, aber mit voll entwickelten Wurzeln, zu einer Vitalisierung der verlichteten Wälder geführt haben (Bachmann et al. 2000, Hauptolter 1997b, Flückiger und Braun 1995, Katzensteiner 1993). Dagegen war die Dünge Wirkung bei jungen Fichten, in Übereinstimmung mit den

Ergebnissen dieser Arbeit, meist gering (Binder 1993, Gampe 1989). Geringe Bodenerschließung und fehlender Wurzelkontakt dürfte sich v.a. auf die Aufnahme des im Boden wenig mobilen P auswirken (Marschner 1995). So empfiehlt auch Grossnickle (2000) die Düngung erst bei bereits größeren Pflanzen mit weiter entwickelten Wurzeln.

Neben der unzureichenden Wurzelentwicklung kann auch die, im vorhergehenden Kap. 6.2.2. beschriebene, veränderte Nährstoffverfügbarkeit in Folge des Humusschwundes die Aufnahme der aus dem Dünger freigesetzten Nährelemente hemmen. So werden vermutlich zusätzliche K-Gaben, wegen der Dominanz von Ca und Mg an den Austauschplätzen des Ah-Horizontes und des dort hohen Ionenantagonismus, nur schwer aufgenommen. Bei hohem Mineralboden-pH wird P in Ca-Phosphaten festgelegt. Dies dürfte ein weiterer Grund für die bessere Düngewirkung auf der Rottauer Alm mit sauren Moderauflagen und den darin vorhandenen hohen Feinstwurzeldichten sein; auch erklärt dieser Umstand die größere Düngewirkung in Altbeständen bei noch vorhandenen Humusaufgaben.

In Übereinstimmung mit Hauptolter (1997b) konnte gezeigt werden, dass gerade der lösliche NPK Dünger bei den hohen Niederschlägen sehr schnell verloren geht und die Fichte die hohen Nährstoffgaben nicht ausnützt. Nach Grossnickle (2000) ist die an nährstoffarme Verhältnisse angepasste Fichte auch überhaupt nicht in der Lage, ein plötzlich hohes Nährstoffangebot auszuschöpfen. Außerdem führen Düngemaßnahmen in Kulturen nur zu einem vorübergehenden Mehrzuwachs und einer kurzzeitigen Erhöhung der Nadelspiegelwerte, da in den jungen Bäumen noch zu wenig Speicherorgane gebildet sind, um diese Nährstoffe zu deponieren (Rehfuess 1997). Schließlich erhöhte sich insbesondere bei den mit NPK gedüngten Bäumen aber langfristig der wichtige, interne Nährelementpool in der Nadelbiomasse (vgl. Kap. 6.2.2. und auch Katzensteiner 1993).

Aus den großen Nährstoffverlusten in Folge hoher Niederschläge, der nur geringen Aufnahmekapazität der Fichten und dem nur kurzzeitigen Effekt einer Düngung kann, speziell für die Düngung in der Schutzwaldsanierung, eine häufige Wiederholung der Maßnahmen mit kleinen Düngegaben abgeleitet werden. Wie bei Krapfenbauer (1969) und Glatzel (1968) zeigte NPK die beste Düngewirkung. Im Gegensatz zu der Bestandesdüngung bei Hauptolter (1997b) ist bei der Kopfdüngung, wegen der noch vergleichsweise geringen Aufwandsmenge (30-45 g/Pflanze), auch nicht mit einer hohen Nitratbelastung des Sickerwassers zu rechnen. Biosol war dagegen weniger geeignet, was an zu geringen Gehalten an dem Mangellement P in Biosol liegen könnte. So stellte auch Hauptolter (1997b) bei Biosoldüngung zwar eine Verbesserung der N-Ernährung, nicht jedoch eine solche für P

fest.

Düngemaßnahmen sind jedoch nicht in jedem Fall sinnvoll. Der Düngeerfolg ist um so größer, je vitaler der zu düngende Baum und je mehr der ursprüngliche Waldbodencharakter mit Auflagehumus erhalten ist. Bei dieser günstigen Ausgangssituation kann die Düngung zwar den Sanierungszeitraum verkürzen, ist aber im Hinblick auf das Überleben und den Kulturerfolg der ohnehin vitalen Pflanzen nicht nötig. Auf den extrem degradierten Dolomitstandorten mit Mullhumus und nur wenig vitalen Fichten scheint eine Düngung dagegen nur dann sinnvoll, wenn dieser zusätzliche Aufwand angesichts der bereits hohen Investitionen (z.B. bei Verbauungen) gering ist. Zusätzlich sollte für den Bestand langfristig ein Bestandesschluß und die Bildung von Auflagehumus zu erwarten sein. Eigene zusätzliche Untersuchungen (Kap. 2.7.2.) in vier mattwüchsigen (Bonität V nach Hochgebirgsertragstafel Guttenberg), 55-110 Jahre alten, licht bis räumdigen, nach Kahlschlag des Vorbestandes begründeten, Fichtenbeständen ergaben extreme Zuwachseinbußen dieser Bäume in Trockenjahren ohne Regeneration in der Folgezeit. Auf solchen degradierten, flachgründigen Mullrendzinen entnadeln die Fichten in Folge dieses Extremereignisses "Trockenjahr" und sterben schließlich nach Jahren des Überdauerns ab. Studien zu pathogenen Nadel- und Stammfäulepilzen und Isoenzymanalysen ergaben, dass weder Pilze noch die Herkunft für dieses Phänomen verantwortlich sein können (Blaschke 2005, mdl. Mittlg.; Konnert 2005, mdl. Mittlg.). Vielmehr führten die Standortveränderungen nach Kahlschlag zu verminderter Nährelementverfügbarkeit und extremer Abnahme an Wasserspeicherkapazität (Kap. 2.7.2). In Folge von Wasserstreß und Nährelementengpässen wird bei den Fichten eine unumkehrbare "Abwärtsspirale" ausgelöst. Ohne Dichtschluß und Auflagehumusbildung erreicht folglich die Fichte auf solchen Standorten nur ein mittleres Alter und bleibt eine gefährdete, nicht mehr standortgemäße Baumart. Für den vergleichbaren, durch ehemalige Beweidung degradierten Hauptdolomitstandort "Elendalm" kommt auch Bosch (1986) zu dem Schluß, dass der in Auflösung befindliche 80-jährige Fichtenbestand bei mangelhafter N, P, K, Mn und Fe Versorgung nicht standortgerecht ist. Selbst wenn der später eintretende Wasserstreß mittels K-Düngung (Marschner 1995) gemindert werden könnte, scheint hier die Düngung in jüngeren Altersphasen langfristig wenig erfolgversprechend.

Sinnvoller sind dagegen die von Haupolter (1997b) vorgeschlagenen Düngemaßnahmen in zur Verjüngung anstehenden, aber wenig vitalen Altbeständen mit Nährelementmängeln. Hier eignet sich besonders Biosol (Bachmann et al. 2000, Haupolter 1997b), das jedoch um zusätzlichen P-Gaben ergänzt werden sollte. Die Düngegaben können einerseits durch den

Altbestand besser aufgenommen und quantitativ auch stärker in der noch großen Biomasse gespeichert werden. Aus dieser werden die Nährelemente dann langfristig z.B. über den Streufall und dem Auflagehumus freigesetzt. Im Vorgriff von Verjüngungsmaßnahmen könnten damit nährstoffarme Ökosysteme insgesamt mehr mit Nährelementen angereichert werden, als bei späteren Düngemaßnahmen an Jungpflanzen ohne Altbestand.



Fichten auf degradierten Schutzwaldsanierungsflächen mit Mull-Rendzinen zeigen einen bodenbedingten Mangel an N, P, Mn und K, Kleinnadeligkeit, geringe Nadelgesamtmassen und Wuchsstockungen. In organischen Auflagen steigt dagegen die Verfügbarkeit dieser Mangellemente an. In naturnahen Ökosystemen dieser Standortbereiche dürfte zudem Totholz aufgrund der hohen Wasserspeicherkapazität, der hohen Nährelementverfügbarkeit (insbesondere für K) und dank des Beitrags zum langfristigen Humusaufbau bedeutend sein. Düngemaßnahmen an den wenig vitalen, unter den heutigen Umweltbedingungen nicht mehr standortgemäßen Fichten der Sanierungsflächen sind in den meisten Fällen langfristig nicht sinnvoll.

6.3. Mykorrhizierung

6.3.1. Vertikale Verteilung in den Bodenhorizonten

Die Zusammensetzung der Mykorrhizazönose nach Gattungen und Explorationstypen zeigte eine vertikale Veränderung in Abhängigkeit von den Eigenschaften der drei untersuchten Horizonte Of, Oh und Ah von Moder-Rendzinen, wobei die Abundanz der Mykorrhizen in der organischen Auflage am höchsten war (→ Publikation III, Abb. 2, 3, 4 und 5). In Übereinstimmung hierzu fanden sich an den Keimlingen, die in den organischen Auflagen wuchsen, signifikant mehr short-distance Typen als in den Ah-Horizonten. Dort kamen dagegen v.a. medium-distance und auch contact Typen vor (→ Publikation I, Tab. 6).

Der Verbreitungsschwerpunkt der Fichte liegt in von Natur aus nährstofflimitierten Ökosystemen mit oft mächtigem Auflagehumus (Schmidt-Vogt 1991). Da in der organischen Auflage die meisten Nährstoffe organisch gebunden sind, ist dies der Hauptort der Mineralisation und N-Mobilisierung (Smith und Read 1997, Tamm 1991). Gerade hier

spielen die Eigenschaften der ECM als Primärersetzer eine wichtige Rolle, da sie in Konkurrenz mit freilebenden Destruenten Nährstoffe direkt aus der organischen Auflage für den Baum erschließen können und so auch für den gesamten Nährelementkreislauf im Ökosystem eine Schlüsselstellung einnehmen (Read und Perez-Moreno 2003, Gadgil und Gadgil 1971). Aufgrund dieser Eigenschaften fördern ektomykorrhizierte Baumarten sogar die Auflagehumusbildung. Bereits 1971 zeigten Gadgil und Gadgil, dass bei dem nach den beiden Autoren benannten „Gadgil effect“ der Streuabbau im Bestand nach Ausschluß ektomykorrhizierter Wurzeln von *Pinus radiata* deutlich zunahm. Eine erste Erklärung für den „Gadgil effect“ ist daher, dass Ektomykorrhizen mit saprotrophen Pilzen konkurrieren (Bending 2003) und, da mit Kohlenhydraten vom Baum versorgt, Stickstoff effizienter erschließen können als die kohlenstofflimitierten Saprophyten (Ekblad und Nordgren 2002). Unter Beteiligung der Ektomykorrhizen steigt schließlich das C/N – Verhältnis in der zurückbleibenden organischen Substanz an, die Mineralisation wird dadurch gebremst, und es kommt zur Bildung von Auflagehumus. Koide und Wu (2003) belegten den „Gadgil effect“ erneut für *Pinus resinosa* und wiesen überdies nach, dass der zusätzliche Wasserentzug durch Mykorrhizen, insbesondere während Trockenphasen, die Aktivität saprotropher Mikroorganismen herabsetzen kann. Dies kann zusätzlich die Bildung von mächtigen „Trocken“-Moderauflagen (siehe auch Kap. 2.4.3.) über biologisch aktiven Ah-Horizonten z.B. in südexponierten *Seslerio-Fageten* der Bayerischen Kalkalpen erklären. Mittels Symbiose kann das „Doppellebewesen“ Baum-Pilz somit neue, auch sehr nährstoffarme, Lebensräume erschließen. Daher kommen die mit Ektomykorrhizen assoziierten Bäume (bei uns aus den Familien *Pinaceae* und *Fagaceae* wie Kiefer, Fichte, Buche und Eiche) v.a. auf mittleren bis armen Standorten mit geringem Nährelementumsatz vor (Read und Perez-Moreno 2003). Dort treten dann bei reduziertem Streuabbau die für diese Ökosysteme typischen Auflagehumusformen auf. Bereits zu Beginn des 20. Jh. ging der bekannte russische Forstwissenschaftler Morosow (1928) davon aus, dass die Böden integraler Bestandteil und Ausdruck der aufwachsenden Waldvegetation sind und die Baumarten die Humusformen und Humusmengen von Böden bestimmen. Insgesamt ist daher die Anhäufung von Auflagehumus aus Sicht der Baum-Pilz-Symbiose positiv zu sehen (vgl. Kap. 6.2.2.).

Mit einem Verlust des Altbestandes und seiner Mykorrhizazönose (vgl. auch nachfolgendes Kap. 6.3.2.) kann deshalb einerseits die Humusmineralisation wegen der Verschiebung der Konkurrenz zugunsten der Bodenmikroorganismen zusätzlich gefördert werden und bleibt andererseits die Nachlieferung an organisch gebundenen Nährstoffen – als wichtige Nährstoffquelle der hierauf spezialisierten Ektomykorrhizen - über den Streufall aus. Da sich

zeigte, dass die Mykorrhizen bestimmte Bodenhorizonte bevorzugen und auch sehr sensitiv auf Änderungen der physikalisch-chemischen Bodeneigenschaften reagieren (Kottke 2002), ist vermutlich bereits mit dem Humusformenwandel alleine eine Veränderung der Mykorrhizazönose verbunden. Daneben können die vertikale Verteilung in den Bodenhorizonten und damit auch die Nährstoffaufnahme durch die Mykorrhizen verändert werden. Dies kann v.a. aus der unterschiedlichen Verteilung der Explorationstypen in den Bodenhorizonten gefolgert werden kann (Agerer 2001, Brownlee et al. 1983). Wegen der schwachen N-Mineralisation, ist die direkte Aufnahme von organischen N-Formen durch Mykorrhizen v.a. in alpinen, nährstofflimitierten Ökosystemen bedeutend (Kaye und Hart 1997). So könnten z.B. die contact und medium-distance Explorationstypen im Ah-Horizont DON als zusätzliche N-Quelle nutzen. Die vertikale Verteilung der Mykorrhizen wäre damit insgesamt eine Anpassung zur Minimierung von Nährstoffverlusten aus dem Ökosystem.

6.3.2. Horizontale Verteilung auf Sanierungsflächen

Die bisher vorgestellten Ergebnisse zu Ernährung (Kap. 5.2.1.) und Mykorrhizierung (Kap. 5.2.2.) von naturverjüngten und gepflanzten Fichten ließen deutliche Unterschiede in Abhängigkeit vom Kleinstandort (Mull-Rendzina, Tangelhumus) der Sanierungsflächen, von der Anzucht und, bei den auf der Windwurffläche natürlich verjüngten Bäumen, vom Zeitraum seit der Entwaldung bis zur Verjüngung erkennen.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen im alten Wald (Kap. 6.3.1.) herrschen bei fehlendem Altbestand und bei Veränderung der Standortbedingungen auf den Sanierungsflächen ganz neue Voraussetzungen für die Mykorrhizabildung. So ist vielfach belegt, dass mit dem Verlust des Altbestandes (z.B. nach Kahlschlag) und der dann fehlenden Kohlenhydratversorgung durch den Wirtsbaum die ECM absterben und somit ein Rückgang des Inokulumspotenzials für Jungbäume und insgesamt eine nachhaltige Veränderung der ECM Zönose verbunden ist (Jones et al. 2003, Dickie et al. 2002). Da im Auflagehumus die größte Mykorrhizadichte herrscht, geht mit diesem zusätzlich Inokulumspotenzial verloren (Jones et al. 2003). Zusätzlich kann der Humusformenwandel, der mit einer Veränderung der physikalisch-chemischen Bodeneigenschaften einhergeht, zum Verlust von spezifischen Mykorrhizen führen (→ Publikation III, vorhergehendes Kap. 6.3.1.). Für degradierte, seit langem unbestockte Sanierungsflächen bedeutet dies, dass sich möglicherweise gegenüber dem früheren Wald andere, an diese neuen Umweltbedingungen besonders angepasste Mykorrhizen eingestellt haben können.

Die optimalen Bedingungen (Wasser- und Nährstoffversorgung) in den Baumschulen führen dazu, dass sich im Pflanzgarten nur wenige, konkurrenzkräftige Mykorrhizen durchsetzen (Smith und Read 1997, Kropp und Langlois 1990). Daher waren auch die hervorragend ernährten Fichten aus Baumschulanzucht (Tab. 4, BS Cont.) mit ihren hohen Nadelgewichten und den für die Baumschulpflanzen typischen, großen Triebblängenzuwächsen zu 100% mykorrhiziert, jedoch nur mit einem einzigen indet contact Mykorrhizatyp. Diese sehr vitalen Baumschulpflanzen aus Tieflagenanzucht sind dann nach dem Verpflanzen neuen, für sie absolut unwirtlichen Umweltbedingungen ausgesetzt. Der physiologische Streß ("Pflanzchock") führt vermutlich dazu, dass die Baumschulmykorrhizen innerhalb kürzester Zeit (Monate!) nach dem Verpflanzen auf Sanierungsflächen absterben und in der Folgezeit durch, unter diesen Standortsbedingungen, konkurrenzkräftigere Mykorrhizapilze ersetzt werden (Kottke 2002, Göbl und Ladurner 2000, Le Tacon 1988, Prigent und Hawey 1988, Egli 1985). Gleich verarmtes, ursprüngliches Mykorrhizainventar vorausgesetzt, kommen deshalb an den ebenfalls aus Containeranzucht stammenden Pfl Hu- SF Bäumen der Sanierungsflächen 10-15 Jahre nach dem Verpflanzen auch andere Mykorrhizen vor (siehe auch unten). Daher kann auch die absterbende und damit fehlende Mykorrhiza zunächst für den Stickstoffmangel unmittelbar nach dem Verpflanzen verantwortlich sein (vgl. Abb. 1). Wegen des folgenden Nährelementmangels aufgrund des bodenchemisch ungünstigen Milieus der Mull-Rendzinen (Kap. 6.2.2.) bzw. der beschränkten Nährelementreserven im Wurzelballen verläuft auch die Ausbildung neuer Mykorrhizen nur langsam (Jones et al. 2003). Dies kann für den Baum außerdem eine zusätzliche Investition für den neuen Pilzpartner in Form von Kohlehydraten bedeuten, ohne dass dieser bereits Nährstoffe liefert (Smith und Read 1997). In dieser Phase der Baum-Pilz-Beziehung kann dann der Baum zusätzlich geschwächt werden (Marschner 1995).

Mykorrhizen verfolgen unterschiedliche Überlebensstrategien und besiedeln Bäume entweder über Sporen, Sklerotien oder über, mit lebenden Bäumen verbundene, Hyphen (Smith und Read 1997). Damit wird auch ihre Möglichkeit der Ausbreitung und Wiederbesiedlung nach Katastrophen bestimmt (Jones et al. 2003). So wird auf die Bedeutung von "refuge trees", also Altbäumen mit Trittsteinfunktion für Mykorrhizapilze, bei Verjüngungsmaßnahmen hingewiesen (Kottke 2002). Diese können entweder bereits im Bestand verteilte Einzelbäume oder Baumgruppen (z.B. die in Bayern bekannten Buchen-"Rebel"-Gruppen für die Einbringung von Buchenvorausverjüngung in Fichtenreinbestände) oder die auf der Fläche belassene Restbestockung der gleichen zu verjüngenden Baumart sein. Für die Verbreitung des Inokulums von lebenden Bäumen über Hyphen ist aber ein direkter Kontakt zum

Jungbaum erforderlich. Deshalb ist in diesen Fällen die Entfernung zum Altbaum bzw. die Größe von Lücken oder Kahlflächen für eine erfolgreiche Mykorrhizierung entscheidend (Cline et al. 2005). So konnte Egli et al. (2002) nachweisen, dass zehn Jahre nach einem Windwurf die Anzahl infektiöser ECM an Fichtennaturverjüngung, die sich erst Jahre nach dem Sturmereignis einstellten, in der Mitte der Windwurffläche signifikant geringer war als im 200 Meter entfernten Fichtenaltbestand und gerade solche Arten fehlten, die eine Mycelverbindung zum lebenden Altbaum für eine Infektion benötigen. Diese können sich erst wieder einstellen, wenn im Rahmen der Sukzession der Anschluß zu einem umgebenen Altbestand erfolgt. Andere Bedingungen herrschten dagegen bei den Naturverjüngungsfichten (NVJ Hu+ WW) auf der Windwurffläche der vorliegenden Studie. Diese waren vermutlich z.T. bereits als Vorausverjüngung vorhanden oder hatten sich unmittelbar nach dem Windwurf eingestellt. Die Diversität der Mykorrhizen dieses Kollektivs war hier vermutlich geringer, weil versuchsbedingt weniger Bäume auf nur einer Fläche aufgenommen werden konnten (Abb. 12). Doch hatten diese Bäume hohe Zuwächse (Tab. 3), waren sehr gut ernährt (Tab. 4) und hatten einen hohen Mykorrhizierungsgrad (Abb. 11), bei einer sehr gleichmäßigen Verteilung der Explorationstypen und einer gleichzeitig hohen Anzahl besetzter Wurzelspitzen je cm Feinstwurzellänge (Abb. 14). Damit waren diese Fichten hinsichtlich der Mykorrhizierung am günstigsten unter allen Vergleichspopulationen zu bewerten. Auffällig war zudem, dass hier bei den short-distance Typen cf. *Genea*, bei den Bäumen auf den seit langem unbewaldeten Sanierungsflächen dagegen die unter Extrembedingungen konkurrenzkräftigere Art *Cenococcum geophilum* dominierte (siehe auch unten). Obwohl aus den vorliegenden Daten nicht beurteilt werden kann, wann sich die Mykorrhizen genau einstellten, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Naturverjüngungsfichten (NVJ Hu+ WW) noch Mykorrhizen des Altbestandes übernehmen konnten. Bis vor kurzem herrschte zwar die Auffassung, dass Pilze an Altbäumen (sog. „late-stage-fungi“) mitunter keine geeigneten Partner für Jungbäume bilden können, da diese auf besondere „early-stage“-Arten angewiesen sind (Kropp und Langlois 1990). Heute ist aber belegt, dass sich die Mykorrhizen von Jung- und Altbäumen weitgehend überlappen und sich lediglich die Abundanzen innerhalb der Zönose mit zunehmendem Alter des Wirtsbaumes ändern (Jones et al. 2003). Für die Bäume auf der Windwurffläche ergeben sich damit zwei Effekte: Einerseits wurden hier aufgrund der Mineralisation verstärkt Nährelemente freigesetzt (vgl. Kap. 6.2.2.), andererseits bestand aber auch die Möglichkeit, die standortsangepaßten Mykorrhizen des Altbestandes zu übernehmen. Daher ist es für die Vermeidung von Nährelementverlusten bei Verjüngungsmaßnahmen oder plötzlichen Störungen sehr wichtig, dass genügend Jungbäume

mit bereits standortsangepaßten Mykorrhizen vorhanden sind. Falls dann eine Freifläche entsteht, können die freiwerdenden Nährstoffe besonders effektiv aufgenommen werden (Jasper 1994). Dies unterstreicht die Bedeutung einer Vorausverjüngung, gerade in den sehr labilen Fichtenreinbeständen auf armen Standorten (Kap. 6.2.2.). Daher sollte die vorhandene Naturverjüngung nach Katastrophen auch möglichst geschont (Egli et al. 2002) und durch Pflanzung ergänzt bzw. sollten Flächen ohne Vorausverjüngung sofort künstlich bestockt werden.

Neben dem physiologischen Zustand des Wirtsbaumes und dem Inokulumspotenzial ist auch die ökologische Amplitude der Mykorrhizapilze entscheidend, die ihr Optimum unter verschiedenen Umweltbedingungen besitzen. So reagieren die Mykorrhizen sehr sensitiv auf Boden-pH, Angebot und Qualität der organischen Substanz sowie Trockenheit und Strahlung (Bidartondo et al. 2001, Smith und Read 1997, Perrin et al. 1996). Daneben kann auch ihr unterschiedliches Nährstoffaneignungsvermögen zur Bevorzugung bestimmter Bodenhorizonte führen (→ Publikation III). Im Vergleich zu den Baumschulpflanzen, haben sich auch bei den vor rd. 10-15 Jahren gepflanzten Fichten auf den Sanierungsflächen (Pfl Hu- SF) bereits mehrere verschiedene, nun aber andere Mykorrhizen eingestellt (Abb. 13 und 14). Auffallend war jedoch der verhältnismäßig hohe Anteil an contact-Typen, insbesondere der Gattung *Lactarius*. In Übereinstimmung mit → Publikation III könnte dies an der Präferenz dieser Gattung für hohe pH-Werte und der contact Typen allgemein für Ah-Horizonte liegen. Die Gattung *Russula* bevorzugt dagegen saure Böden (Kottke 2002) und kommt v.a. in den organischen Auflagen der NVJ Hu+ SF und NVJ Hu+ WW Bäume vor (Abb. 13). Bei den short-distance Typen dominierte, außer auf der Windwurffläche, die Art *Cenococcum geophilum*. *C.g.* besitzt auf gestörten Standorten, wegen des langen Überlebens von Sklerotien im Boden und wegen der Mykorrhizabildung mit dem in Magerrasen häufig vorkommendem Knöllchen-Knöterich (*Polygonum viviparum* L.), Pioniercharakter (Smith und Read 1997). Daher könnte *C.g.* gerade auf den Sanierungsflächen die Erstbesiedelung übernehmen, sich aber nicht gegen bereits vorhandene, konkurrenzkräftigere Mykorrhizen (hier cf. *Genea*) der vitalen Fichten auf der Windwurffläche durchsetzen. Außerdem bevorzugte *C.g.* in der vorhergehenden Studie den Of-Horizont (→ Publikation III, Abb. 3). Dies kann an der sehr hohen Toleranz von *C.g.* gegenüber Trockenheit und hohen Temperaturen liegen (Smith und Read 1997). Die Pioniereigenschaft und die hohe Konkurrenzkraft unter den extremen Umweltbedingungen können folglich *C.g.* auf Sanierungsflächen fördern. Daher ist *C.g.* auch ein weit verbreiteter Mykorrhizapilz auf Extremstandorten und an Stadtbäumen (Pigott 1982). Die Gattung *Tomentella*, als dominante

Vertreter der medium-distance Typen, bevorzugt vermutlich hohe pH –Werte, aber auch eine hohe Basensättigung (Brand et al. 1992) und kommt daher sowohl an den Fichten auf Mullrendzinen (Hu- Bäume), wie auch an den Kollektiven auf den basenreichen Auflagehumushorizonten (Hu+ Bäume) vor (Abb. 13).

Auffallend war, dass long-distance Typen mit hoch differenzierten Rhizomorphen, mit deren Hilfe über größere Distanzen Stoffe geleitet (Agerer 2001) und Bäume vernetzt werden können, an den Fichten weitgehend (Abb. 13) bzw. in der vorhergehenden Studie (→ Publikation III) ganz fehlten. Dagegen kamen long-distance Typen an zufällig mitbeprobten Kiefernwurzeln am Untersuchungsstandort “Wank” häufig vor. Die Gattung *Pinus* ist bekannt für ihre Pioniereigenschaften (Ellenberg 1982), und so ist auch *Pinus mugo* die wichtigste Pionierbaumart auf degradierten Schutzwaldsanierungsflächen (Michiels 1993). Wie Untersuchungen zeigten, besitzen die Mykorrhizapartner von *Pinus* ssp. die Fähigkeit, direkt aus Sporen zu keimen und long-distance Typen auszubilden, welche dann eine Vernetzung der Einzelbäume über große Distanzen ermöglichen (Engel et al. 1996, Paz Martin 1996, Massicotte et al. 1994). Sekundär könnten diese *Pinus*-Begleiter auch auf andere Bäume, z.B. auf die Fichte übergehen und diese in das Mykorrhizanetzwerk der Kiefer einbinden (Molina und Trappe 1994). Die Fähigkeit, direkt mittels Sporen inokuliert werden zu können, und durch ein leistungsfähiges Mykorrhizanetz über weite Distanzen verbunden zu sein, prädestiniert die Vertreter der Gattung *Pinus* als Pionierbäume. Neben dem auf Sanierungsflächen wichtigen Humusaufbau unter Latschen, könnten diese somit auch über ihr Mykorrhizanetz die spätere Sukzession der Fichte fördern (vgl. Kap. 2.6. und 6.2.2.). Außerdem sehen Read und Perez-Moreno (2003) und Smith und Read (1997) in den mit der Sukzession zunehmenden organisch gebundenen N-Mengen im Auflagehumus die treibende Kraft für die Ansiedlung der hierauf spezialisierten ektomykorrhizierten Bäume in den späteren Sukzessionstadien.

Trotz der bisher diskutierten möglichen Einflußfaktoren auf die Mykorrhizazönosen der einzelnen Kollektive, fällt es schwer, einen Zusammenhang zwischen Kennwerten der Mykorrhizierung und der Baumernährung nachzuweisen. Am deutlichsten zeigte sich dieser noch bei den NVJ Hu+ WW Bäumen (siehe oben). Vielleicht ist hier auch die sehr gleichmäßige Besetzung der Wurzelspitzen mit den drei Explorationsypen, die jeweils andere Strategien der Nährstoffaufnahme besitzen (→ Publikation III), von Vorteil. Dagegen wiesen die Bäume mit Nährstoffmangel ungleiche Anteile der Explorationstypen, die niedrigsten Mykorrhizierungsgrade und die geringste absolute Besetzung der Wurzelspitzen auf (Abb.

14). Neben der möglicherweise ohnehin nicht standortsangepaßten Mykorrhizierung, können bei diesen schlecht ernährten Fichten vermutlich nur wenige Mykorrhizen ausreichend vom Baum versorgt werden (Marschner 1995). Die Baumschulpflanzen hatten zwar ebenso hohe Mykorrhizierungsgrade wie die vitalen Naturverjüngungsfichten (NVJ Hu+ WW), aber weniger besetzte Wurzelspitzen je cm Feinstwurzellänge. Eventuell bilden die Baumschulpflanzen bei der sehr guten Nährstoffversorgung im Pflanzgarten weniger Wurzelspitzen aus (Polomski und Kuhn 1998). Auch war hohe Diversität kein Zeiger für eine gute Ernährung des Wirtsbaumes. So besaßen die vitalen Baumschulpflanzen nur einen, vermutlich sehr konkurrenzkräftigen, Mykorrhizotyp. Umgekehrt zeigten schlecht ernährte Bäume der Sanierungsflächen (Pfl Hu- SF) auch eine größere Anzahl verschiedener Mykorrhizen. Außerdem unterschieden sich die vitaleren Bäume NVJ Hu+ SF auf Tangelhumus nicht auffallend von den anderen untersuchten Kollektiven Pfl Hu- SF und NVJ Hu- SF auf den Sanierungsflächen. Neben der Diversität und der absoluten Besetzung ist v.a. wichtig, inwieweit die einzelnen Mykorrhizapilze an die jeweiligen Umweltbedingungen angepaßt sind und wie effizient sie die Nährstoffquellen bei interspezifischer Konkurrenz für den Wirt erschließen können (Smith und Read 1997). Zwar ist die unterschiedliche Fähigkeit Nährstoffe aufzunehmen für einzelne Pilze aus Laborversuchen belegt (Abuzinadah und Read 1989), doch ist es bis heute nicht möglich, ihre physiologische Funktion im Freiland zu bestimmen. Außerdem zeigen bereits einzelne Isolate von Mykorrhizapilzen eine sehr weite physiologische Bandbreite (Jones et al. 2003) und es können selbst anatomisch gleiche Mykorrhizen verschiedene Arten umfassen, die nur mit molekularbiologischen Methoden unterschieden werden können (Peter et al. 2001). Daher lassen sich bis heute nur wahrscheinliche funktionale Konsequenzen einer veränderten Mykorrhizazönose abschätzen (Jones et al. 2003). Trotz dieser Einschränkungen bei der Interpretation der vorgestellten Daten kann aber aus dem Vergleich mit anderen Studien geschlossen werden, dass sich die Mykorrhizazönose der Windwurffläche von jener auf den seit langem entwaldeten Sanierungsflächen unterscheidet und zwar selbst bei den ebenfalls auf Tangelhumus wachsenden NVJ Hu+ SF. Ob bei letzteren seltene, hier nicht erfasste Mykorrhizen (Taylor 2002) oder aber die positiven Eigenschaften der Humusaufgabe an sich (Kap. 6.2.2.) die höhere Vitalität gegenüber den schlecht ernährten Bäumen auf Mull-Rendzinen bedingen, bleibt jedoch offen. Zudem kann abgeleitet werden, dass sich die einseitige Mykorrhizierung der Baumschulpflanzen negativ auf die Entwicklung nach dem Verpflanzen auswirken muß.

Die interspezifische Konkurrenz der Mykorrhizen, sowie der Einfluß des physiologischen Zustandes des Wirtsbaumes und der jeweiligen Standortbedingungen machen es auch

unmöglich einen geeigneten Pilzpartner für eine erfolgreiche, nachträgliche künstliche Mykorrhizierung der mattwüchsigen Fichten auf Mull-Rendzinen zu finden (vgl. hierzu auch Kap. 2.8.2.). Als besonders erfolgversprechend gilt zudem die Anzucht in Hochlagen (Göbl und Heumader 1989) oder in fliegenden Saatbeeten im Wald, da sich hier die standortsangepaßten Pilze von alleine einstellen können (Kottke 2002, mdl. Mittlg.). Idealerweise müßten aus Sicht einer optimalen Mykorrhizierung daher Jungpflanzen in einem Altbestand angezogen und auch auf Pflanzorte mit vergleichbaren Umweltbedingungen gebracht werden. Daher bietet auch die Hochlagenanzucht für degradierte Sanierungsflächen mit Mull-Rendzinen ebenfalls keine Lösung. Die Hochlagenanzucht wäre wohl noch am besten geeignet für die rasche Wiederbestockung von Windwürfen oder in verlichteten Altbeständen, wo die ursprünglichen Standortsbedingungen (Humusaufgaben) noch vorhanden sind. Die frühere Wirtschaftsweise in den Salinenwäldern, bei der Naturverjüngungsfichten aus dem Waldinnensaumbereich auf die Kahlfläche verpflanzt wurden (Zierhut 2004, mdl. Mittlg.), nutzte damit (unbeabsichtigt) die natürliche, standortsangepaßte Mykorrhiza aus.



In Wäldern mit Moderauflagen bildet sich aufgrund der unterschiedlichen physikalisch-chemischen Bodeneigenschaften und der verschiedenen Strategien der Nährstofferschließung eine spezifische vertikale Verteilung der Mykorrhizen in den Bodenhorizonten aus. Humusschwund kann daher zu einer Änderung der Mykorrhizazönose und damit des Nährstoffhaushaltes im Ökosystem führen. Neben der Änderung der Humusform und der damit fehlenden Möglichkeit der vertikalen Differenzierung bedeutet der Verlust des Altbestandes auf den Sanierungsflächen auch einen Rückgang an Inokulumspotenzial für bestimmte Mykorrhizapilze. Fichten, die nach einem Windwurf noch Mykorrhizen des Altbestandes übernehmen konnten, sind daher im Hinblick auf eine standortsangepaßte Mykorrhizierung günstiger zu beurteilen, als Fichten auf den lange entwaldeten bzw. lückigen Sanierungsflächen. Die optimalen Bedingungen in der Baumschule führen zu einem sehr einseitigen, wenig an die neuen, extremen Umweltbedingungen des Pflanzortes angepaßten Mykorrhizaspektrum.

6.4. Verjüngungsnischen der Fichtennaturverjüngung

“Positive Kleinstandorte”, die eine erfolgreiche Etablierung der Fichtennaturverjüngung in naturnahen, südexponierten Bergmischwäldern erlauben, werden von mehreren Umweltfaktoren bestimmt (→ Publikation IV, Abb. 1, Tab. 4 und 6). So zeigten die Ergebnisse der binär-logistischen Regressionsanalyse, dass das Vorkommen von Hindernissen und rauen Oberflächen die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von Fichtennaturverjüngung erhöhten, hohe Deckungsgrade der Bodenvegetation und eine geringmächtige organische Auflage diese jedoch minderten.

Bei ausreichendem Strahlungsangebot in den ungezäunten, kleinen Lücken der sechs naturnahen, mäßig trockenen Bergmischwälder (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) auf steilen, südexponierten Hauptdolomitstandorten, trat die Fichtennaturverjüngung in den günstigen Verjüngungsnischen bereits im Montanbereich geklumpt auf. Die ungleichmäßige räumliche Verteilung der Verjüngung in Rotten wurde bisher v.a. für die subalpine Höhenstufe beschrieben (Ott et al. 1997, Strobel 1997). Die hier vorgestellte Studie zeigte daher, dass auch in den untersuchten montanen Bergmischwäldern extreme Umweltbedingungen herrschen können und zu dieser spezifischen horizontalen Struktur der Verjüngung führen.

Wie bereits aus anderen Studien (Michiels 1993, Ammer 1990, Gampe 1989) abzuleiten war, erwies sich ein ausreichender Schutz vor Schneebewegung durch Hindernisse oder rauhe Oberflächen als wichtigste Einflußgröße auf die gegenüber Schneeschäden sehr empfindliche Fichtenverjüngung (vgl. Kap. 2.8.1.). Die Ergebnisse unterstützen zudem die bisherige Sanierungspraxis der künstlichen Verbauung und der Pflanzung in kleinen Rotten auf Sanierungsflächen (BStELF 1997, Schönenberger et al. 1990), veranschaulichen aber auch die große Bedeutung von Hindernissen für die Verjüngung von montanen Bergwäldern. Hierbei bietet vor allem Totholz - in Form von alten Stöcken bzw. stärkeres stehendes und liegendes Totholz - Schutz und ist so ein wichtiges verjüngungsförderndes Strukturelement des Waldbodens (Kupferschmid-Albisetti 2003, Senn und Schönenberger 2001, Ott et al. 1997). Außerdem bilden sich um Hindernisse im Winter häufig kleine Mulden, die verstärkt als Akkumulationslagen für die auf der Schneedecke verwehten Fichtensamen dienen können.

Die organische Auflage ist das häufigste Keimbett in ungestörten Bergmischwäldern. Fichtenanwuchs trat in dieser Untersuchung auf Kleinstandorten mit geringmächtigen Humusaufgaben (<3 cm) seltener auf, als auf mächtigen organischen Auflagen. Dies stimmte sehr gut mit den Ergebnissen des Keimlingsbiotests und der daraus abgeleiteten

unterschiedlichen Nährstoffverfügbarkeit in Humusauflagen im Vergleich zu Mineralböden (→ Publikation I, Kap. 6.2.2.) und dem Auftreten von vitaler Naturverjüngung auf Sanierungsflächen um alte Stöcke mit Tangelhumusauflagen (→ Publikation II und Kap. 5.2.) überein. Für Südhänge der schweizerischen Zwischenalpen mit podsoligen Braunerden zeigte Brang (1996), dass die Keimung auf dem Mineralboden wegen einer konstanteren Bodenfeuchte erfolgreicher war, als auf den Humusauflagen. In den Bayerischen Kalkalpen könnten aufgrund der höheren Niederschläge die Keimbedingungen für die Fichten auch auf Humusauflagen besser sein, als in den niederschlagsärmeren Zwischenalpen. Selbst wenn jedoch die Überlebensprozente bei der Keimung auf den organischen Auflagen geringer sein sollten, so bieten diese für bereits etablierte Keimlinge bessere Ernährungs- und damit zukünftige Entwicklungsbedingungen, als die bodenchemisch ungünstigen Mineralböden.

Totholz war in den untersuchten Bergmischwäldern selten, aber wo es auftrat (insbesondere in Form alter Stöcke) fand sich immer Fichtenanwuchs darauf. Wie der Keimlingsbiotest zeigte, ist Totholz, neben seinen bekannt positiven Eigenschaften, wie z.B. längere Vegetationszeit aufgrund früheren Ausaperns, Schutz vor Konkurrenzvegetation und Pathogenen und hohe Wasserspeicherkapazität (Brang et al. 2003, Eichrodt 1969) unter diesen Standortsbedingungen auch ein sehr gutes Substrat hinsichtlich der Baumernährung (→ Publikation I, Kap. 6.2.2.). Zwar wird heute die Bedeutung von Totholz für die degradierten Sanierungsflächen als gering erachtet (vgl. Kap. 2.8.1.), doch heißt dies nicht, dass die Verjüngung auf Totholz in ungestörten südexponierten Waldökosystemen der Bayerischen Kalkalpen keine Rolle spielen würde. Heutige Wälder haben nutzungsbedingt sehr an Totholzvorräten eingebüßt. Zudem fehlt in den stark verlichteten Altbeständen bzw. den nur noch gering bestockten Schutzwaldsanierungsflächen die Beschattung und damit das günstige Waldinnenklima, welches eine konstantere Feuchte und damit optimale Zersetzungsbedingungen für das Totholz bietet (Mai 2000). Zusätzlich wird in den bereits stark verlichteten Beständen mit zunehmender Schneebewegung auch eine „negative Totholzdynamik“ ausgelöst. Das nur noch wenig anfallende Totholz wird dann vom Schnee verlagert, zermürbt und so auch der für die Zersetzung wichtige Bodenkontakt, das „Verwachsen“ des Totholzstammes mit dem Boden, verhindert. Im Gegensatz zu solchen Sanierungsflächen tritt Rannenverjüngung nach eigenen Beobachtungen in Resten südexponierter, naturnaher, struktur- und totholzreicher Bergmischwälder durchaus häufig auf.

Wenngleich mit dem retrospektivem Ansatz der Studie an bereits älterem Fichtenanwuchs die

Bodenvegetationsverhältnisse zum Zeitpunkt der Keimung schwer zu beurteilen waren, spielte vermutlich auch die Konkurrenzvegetation eine bedeutende Rolle. So verhindert dichte, glatte Grasvegetation, dass die Keimlingswurzel Bodenanschluß erhält und begünstigt zudem Schneegleiten (Ott et al. 1997). Andererseits stieg mit zunehmender Humusmächtigkeit auch der Deckungsgrad der Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus*), die sich daher gut als Zeiger für mächtige, saure organische Auflagen eignet. Da die Fichtensamen durch die Heidelbeere hindurch fallen und Bodenkontakt erreichen können, ist diese auch keine so große Konkurrenz für die Fichtenverjüngung wie die Gräser. Vielmehr nutzt die Heidelbeere als typischer Fichtenbegleiter unter diesen Umweltbedingungen dieselben Kleinstandorte wie die Fichte.



Aufgrund der extremen Umweltbedingungen an steilen, südexponierten Hängen tritt Fichtennaturverjüngung bereits in montanen Bergmischwäldern in Rotten an besonders günstigen Kleinstandorten auf. Die optimalen Verjüngungsnischen sind gekennzeichnet durch die Nähe zu einem Hindernis bzw. durch rauhe Geländeoberflächen, die Schneegleitvorgänge vermindern, mächtige organische Auflagen und eine geringe Deckung der Bodenvegetation. Das Totholz –heute sowohl auf Sanierungsflächen als auch in Bergmischwäldern sehr selten – ist selbst ein bedeutender Kleinstandort für die Verjüngung und bietet darüberhinaus wichtigen Schutz vor Schneebewegungen.

7. Resümee

In einer vereinfachten Darstellung (Abb. 15) werden unter Einbeziehung der hier neu gewonnen Erkenntnisse und der im Kap. 2. vorgestellten Grundlagen die möglichen ökologischen Veränderungen, die beim Übergang vom naturnahen Bergmischwald zu den degradierten Sanierungsflächen auftreten, gezeigt. Entsprechend der Zielsetzung dieser Arbeit (Kap. 3.1.), werden dabei die für die Fichte ökophysiologisch wichtigen Faktoren herausgestellt und die mit hoher Wahrscheinlichkeit eintretenden Folgen für die Fichtenverjüngung abgeleitet.

Abb. 15 verdeutlicht, dass naturnahe Bergmischwälder (z.B. *Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) ohne nachteilige Veränderungen der Humusformen, der Nährelementverfügbarkeit, der Mykorrhizierung und der positiven Kleinstandorte durchwegs günstig zu beurteilen sind. Außerdem sind sie sehr stabil gegenüber natürlichen Störgrößen wie Windwurf und Borkenkäfer. Hierbei entstehen meist nur Bestandeslücken, die kaum größere Schneebewegungen erwarten lassen. Die Fichtenverjüngung wird nach Störungen v.a. gefördert durch: ein höheres Strahlungsangebot (Ammer 1996b), den vorhandenen Hindernissen in Form von stehendem und liegendem Totholz oder von Wurzeltellern, die günstigen Ernährungsbedingungen in den Humusauflagen, die geringere Deckung der Konkurrenzvegetation damit insgesamt durch eine größere Anzahl an Verjüngungsnischen. Zusätzlich günstig ist die standortstypische und an die einzelnen Bodenhorizonte angepasste Mykorrhizierung und die ungestörte Wurzelentwicklung. Bei optimalen Zersetzungsbedingungen aufgrund des Bestandesinnenklimas, bildet stärkeres Totholz ein gutes Wachstumssubstrat für Rannenverjüngung und einen zusätzlichen Speicher für leicht verfügbares K. Totholz ist zudem ein wichtiger Nährelementpuffer nach Störungen, da aus ihm die Nährelemente nicht so schnell verloren gehen wie aus der organischen Auflage. Querliegendes Totholz vermindert zudem einen Verlust an organischer Substanz durch Schneerosion der frischen Streu. Überdies ist in den Bergmischwäldern die K-Verfügbarkeit wegen höherer Einträge mit dem Bestandesniederschlag bei gleichzeitig höherer Verfügbarkeit in den organischen Auflagen verbessert. Wegen des kurz geschlossenen K-Kreislaufes über die organische Auflage, bildet sich bei Altfichten auch die von Puhe (2003) beschriebene höchste Feinstwurzeldichte im Bereich des Kronentraufs aus. Die hohen Humusvorräte verbessern die Wasserspeicherkapazität, und der Oberflächenabfluß dürfte in den strukturreichen Beständen nur gering sein. In der Summe konnte sich wegen dieser positiven Einflußfaktoren selbstregulierend, auch auf den flachgründigen, nährstofflimitierten

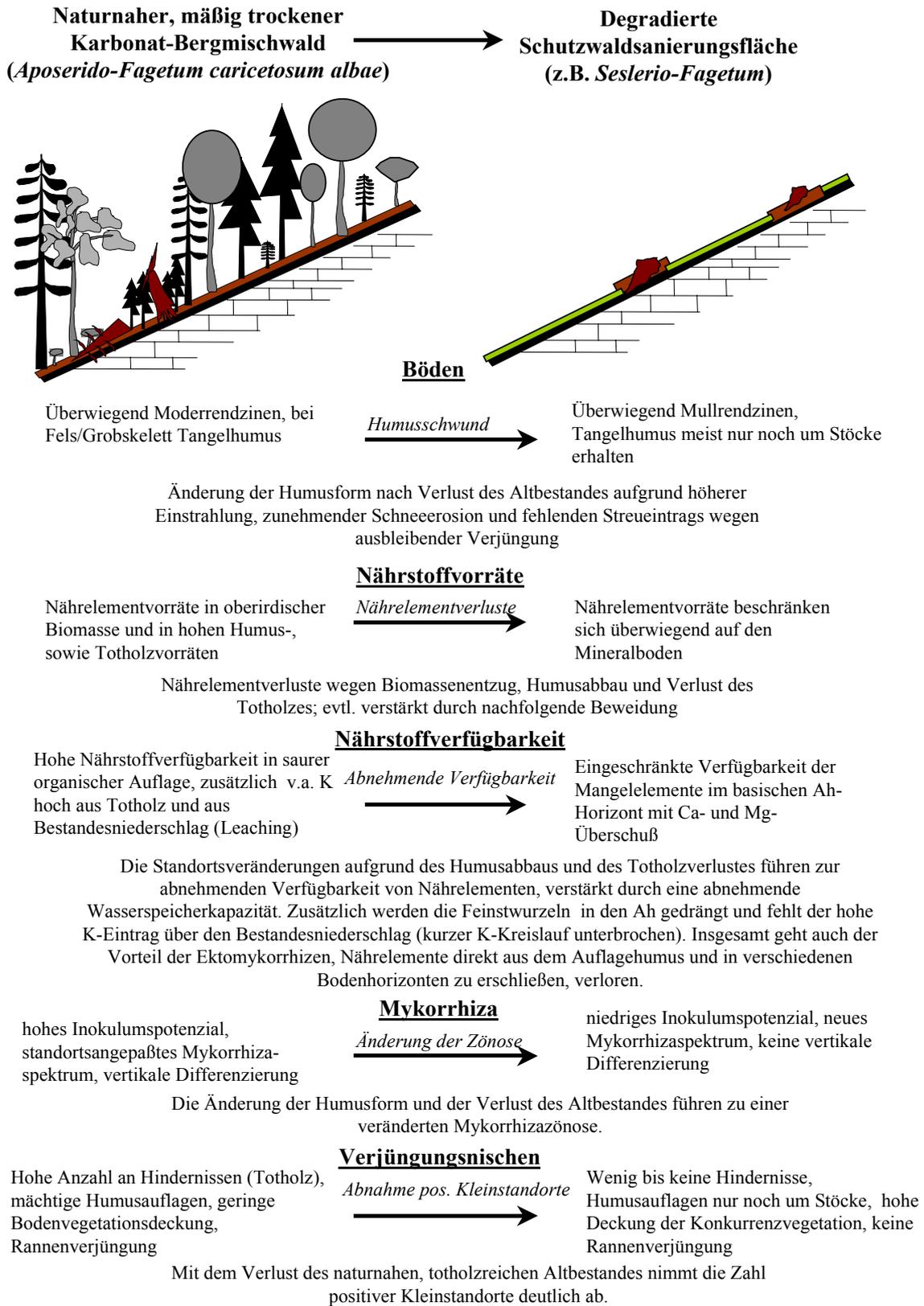


Abb. 15: Mögliche Veränderungen von bedeutenden Einflußgrößen und deren Ursachen beim Übergang vom naturnahen Bergmischwald zur degradierten Schutzwaldsanierungsfläche.

Standorten eine gegen Nährstoffverluste weitgehend stabile Waldvegetation einstellen. Im Gegensatz zu Störungen im Rahmen der natürlichen Dynamik, sind diese Bergmischwälder extrem empfindlich gegenüber einer großflächigen und länger anhaltenden Unterbrechung der

Waldbestockung, z.B. in Folge von Kahlschlag und (seit rd. 1850 meist verbißbedingt) ausbleibender natürlicher Verjüngung. Mit dem Humusschwund, der Totholzabnahme, dem Verlust der ursprünglichen Mykorrhizazönose und der insgesamt verminderten Nährelementverfügbarkeit ist eine Entwicklung zu einer neuen Vegetationseinheit verbunden. Für die Naturverjüngung der Fichte bleiben auf den degradierten Sanierungsflächen mit einer gegenüber dem Altbestand veränderten Mykorrhizazönose dann nur noch wenige Kleinstandorte übrig, bevorzugt alte Stöcke, um die herum sich die organische Auflage erhalten konnte. Selbst Rannenverjüngung stellt sich auf dem noch verbliebenen oder durch Absterben der Restbestockung neu hinzukommenden Totholz kaum ein, weil dieses unter den neuen Klimabedingungen der Freifläche nicht optimal zersetzt wird. Wegen der zu geringen Zahl positiver Verjüngungsnischen, des bodenchemisch ungünstigen Milieus der Mull-Rendzinen und evtl. auch wegen ihrer geringeren Wasserspeicherkapazität ist eine natürliche Wiederbewaldung durch die Fichte kaum mehr möglich. Hier kann nur eine sekundäre Sukzession über Pionierbaumarten (allen voran der Latsche) mit Humusaufbau und längerfristig über Ausbildung einer standortstypischen Mykorrhizazönose wieder zum Schlußwald mit der Klimaxbaumart Fichte zurückführen (vgl. Michiels 1993). Die Humusakkumulation und die daraus folgende Verbesserung der Standortsbedingungen mit vorteilhafter Mykorrhizierung (vgl. Read und Perez-Moreno 2003) sind damit die bedeutenden sukzessionssteuernden Faktoren hin zum Klimaxwald auf degradierten Standorten der Bayerischen Alpen. Dies ist auch als Antwort auf die von Michiels (1993) gestellten offenen Fragen zur Vegetationsdynamik dieser Standorte zu sehen. Die Dauer der Wiederbewaldung kann zwar durch Pflanzmaßnahmen verkürzt werden (vgl. Kap. 8.2.), doch werden natürliche Sukzessionsabläufe heute immer noch durch den Einfluß des Schalenwildes gestört (vgl. Hölzel 1996).

Vergleichsweise schwierig gestalten sich die Bedingungen für die auf Sanierungsflächen (z.B. potenzielles *Seslerio-Fagetum*) künstlich eingebrachte, gepflanzte Container-Fichte aus Tieflagenanzucht. Ein bedeutender Unterschied zur Naturverjüngung ist zunächst die Wahl des Pflanzortes. Bei der Naturverjüngung erfolgt die natürliche Selektion günstiger Verjüngungsnischen durch ein meist großes Angebot an Keimlingspflanzen und unter den einwirkenden Umweltfaktoren. Bei der künstlichen Verjüngung richtete sich die Wahl des Pflanzortes, bei einer nur beschränkten Zahl an Verjüngungspflanzen, bisher nach für bedeutend erachteten Standortsbedingungen (BStELF 1997). Daher ist deren optimale Auswahl unerlässlich. Aufgrund der bisherigen Fehleinschätzung ihres "Pioniercharakters" wurde die Fichte daher v.a. im Hauptdolomitgebiet auf einem Großteil der Mull-

Rendzinastandorte, z.T. jedoch auch unter Ausnutzung natürlicher bzw. nach Einbringung künstlicher Hindernisse, gepflanzt (vgl. Kap. 2.8.2.). Aus den Erkenntnissen dieser Arbeit ergeben sich aber für diese gepflanzten Fichten folgende Konsequenzen: Nach optimaler



Abb. 16: Schadbild einer nach der Verlagerung von Nährelementen im unteren Kronenbereich verbrauchten und vergilbten Fichte (Aufnahme Oktober 2005 Ettaler Berg, Hauptdolomit).

Ernährung und Anzucht in einem sauren Substrat wird die Fichte in einen basischen Ah-Horizont mit geringer Nährelementverfügbarkeit verpflanzt. Zusätzlich haben sich auf den Sanierungsflächen neue, unter den extremen Umweltbedingungen besonders konkurrenzkräftige, Mykorrhizen eingestellt, welche die "Pflanzgartenmykorrhizen" verdrängen. Bodenbedingte Nährelementmängel, zusätzlich verstärkt durch das Absterben der Mykorrhizen und eine wahrscheinlich geringe Tendenz, in das basische Milieu der Ah-Horizonte auszuwurzeln, führen zu einem hohen, vermutlich irreversiblen physiologischen Streß der gepflanzten Fichten. Wegen der nur ungenügenden

Nachlieferung von Nährelementen aus dem Boden werden diese im Baum zum Großteil aus dem erst gering ausgebildeten Speicherparenchym (v.a. aus alten Nadeln) in die jährlich neu gebildete Biomasse (v.a. in die neuen Nadeln) verlagert. Diese Umverteilung der Nährstoffe erfolgt daher bevorzugt vom Kroneninneren in die Peripherie und in die oberen Kronenbereiche (siehe Abb. 16).

Die an Nährelementen verarmten, älteren Nadeln werden am Ende der Vegetationsperiode braun und fallen ab. Nach dem Verpflanzen auf die Sanierungsfläche nehmen die Zuwächse kontinuierlich ab, wobei bereits nach 3-4 Jahren, bei weitgehend erschöpftem, internem Nährelementdepot (es sind dann nur noch 2-3 Nadeljahrgänge vorhanden; siehe Abb. 1) die Wuchsstockungen einsetzen können. Mit den nur noch geringen Zuwächsen, ihrer Kleinnadeligkeit und dem damit insgesamt geringen Nährelementbedarf sichern sich diese kniehohen Pflanzen im "Hungerstadium" dann für mehrere Jahre das Überleben unter den extremen Umweltbedingungen. Selbst im Schutz von Verbauungen oder durch

Düngemaßnahmen ist eine Erholung kaum möglich. Abgesehen von wenigen Kleinstandorten ist daher die Klimaxbaumart Fichte auf den flachgründigen, gering bis unbestockten Schutzwaldsanierungsflächen im Hauptdolomitgebiet mit Mull-Rendzinen nicht mehr standortsgemäß.



Bergmischwälder sind unter den beschriebenen Umweltbedingungen, insbesondere gegenüber Nährstoffverluste, sehr stabile Ökosysteme. Längere waldfreie Phasen führen zu einer extremen Standortsdegradation und neuen Waldgesellschaften. Auf den degradierten Sanierungsflächen mit Mull-Rendzinen ist daher die Fichte aufgrund ökophysiologischer Probleme nicht mehr standortsgemäß. Nur längere, sekundäre Sukzessionsstadien mit Pionierbaumarten, Humusaufbau und Regeneration angepaßter Mykorrhizen führen wieder zum Klimaxwald mit Fichte.

8. Empfehlungen für die Forstpraxis

„Da der Urwald in seinem Moder stets die disponiblen Voräthe an unorganischen Nahrungsmitteln der Bäume unversehrt erhält, so fehlt ihm die wesentlichste Veranlassung zum Baumwechsel. (...) Wenn man (aber) mit dem Abtrieb einer Baumart dem Boden zugleich die specifischen Bedingungen ihrer fernen Existenz entzogen hat, so bleibt nichts übrig, als auf solange Zeit bis der natürliche Verwitterungsprocess diese Vorräthe wieder ergänzt hat, eine Baumart mit anderen Nahrungsbedürfnissen anzubauen.“ (Sendter 1854).

Dieses Zitat belegt, dass die in dieser Arbeit dargelegten negativen Auswirkungen und die Folgen einer Standortsdegradation auf Dolomitstandorten in ihrer Gesamtheit bereits vor rd. 150 Jahren alleine durch Beobachtung bekannt waren, jedoch in der Folgezeit nicht beachtet wurden (vgl. auch Meister 1969a). Aus dem Zitat ergeben sich auch die beiden heute noch geltenden Handlungsoptionen: So kann aus dem ersten Satz die hohe Bedeutung des Waldbodens, insbesondere der Humusvorräte, in Altbeständen abgeleitet werden. Der zweite Satz gibt dagegen konkrete Hinweise zur Baumartenwahl auf den degradierten Schutzwaldsanierungsflächen. Zudem decken sich die aus dieser Arbeit ableitbaren Empfehlungen weitgehend mit der in Michiels (1993) dargestellten Vegetationsdynamik auf Schutzwaldsanierungsflächen, die hier nicht wiederholt werden sollten. Vielmehr werden diese Empfehlungen nachfolgend um die hier gewonnenen ökophysiologischen Hintergründe und damit neuen Erkenntnisse erweitert.

8.1. Altbestände auf flachgründigen Dolomitstandorten

In den Altbeständen hat der Schutz des Waldbodens und der Humusvorräte oberste Priorität. In Übereinstimmung mit Michiels (1993) können intakte Altbestände, aber auch verlichtete Bergmischwälder mit noch vorhandenen Humusvorräten, direkt mit den Klimaxbaumarten und somit auch mit der Fichte verjüngt werden.

Die noch günstigen Bedingungen für eine Bestandeserneuerung begründen eine sehr hohe Verjüngungsdringlichkeit für diese – bisher in der Praxis meist unangetasteten – Wälder. Die zukünftige Verjüngung und Pflege der Schutzwälder in den Bayerischen Alpen sollte auf einer vorausschauenden Planung, unter Beachtung neu einzuführender Prioritäten und auf der Basis eines situationsgerechten Maßnahmenkataloges, erfolgen (siehe Kap. 9.). Eine wichtige Grundlage sollten hierzu unbedingt die bis heute nicht beachteten Standortverhältnisse und v.a. auch die Qualität des Auflagehumus bilden.

Ausgehend von den Ergebnissen dieser Arbeit können für ausgewählte Ausgangssituationen auf flachgründigen, noch bewaldeten Rendzinastandorten folgende Empfehlungen gegeben werden:

Fichtenreinbestände

Wegen der großen Anfälligkeit gegenüber Kalamitäten (z.B. Föhnstürme, Borkenkäferbefall) und der damit einhergehenden Gefahr der großflächigen Bodenfreilegung mit darauf folgendem Humusschwund, muß in Fichtenreinbeständen auf Rendzinen und Fels-/Skeletthumusböden (Tangelhumus) ein ausreichender Vorausverjüngungsvorrat geschaffen werden.

Fehlt in diesen Reinbeständen im Katastrophenfall eine ausreichende Vorausverjüngung, müssen Pflanzmaßnahmen mit der Fichte (und den anderen Mischbaumarten) sofort durchgeführt werden. Damit besteht noch die Möglichkeit einer standortstypischen Mykorrhizierung, und es können Nährelementverluste durch die Humusmineralisation ausgenutzt und abgepuffert werden. Zudem ist die bereits vorhandene Naturverjüngung wegen ihrer indigenen Mykorrhizen unbedingt zu schonen. Zum Zweck eines möglichst schnellen Bestandesschlusses sollte die Pflanzung in Katastrophenfällen nicht geklumpt in Rotten, sondern stammzahlreich im Flächenverband erfolgen. Hier sind bei dem vorhandenen Auflagehumuskapital auch die im sauren Substrat angezogenen Container-Fichten gut geeignet. Hinsichtlich einer optimalen Mykorrhizierung wäre auch eine Hochlagenanzucht in Altbeständen sinnvoll. Aufgrund günstiger Bedingungen im vorhandenen Auflagehumus ist hinsichtlich der Wurzelentwicklung, sowie Mykorrhizierung und Ernährung eine gute Entwicklung der Kultur, mit vergleichsweise hohen Zuwächsen, zu erwarten. Zudem kann der Verjüngungszeitraum mit, unter diesen Bedingungen wirkungsvolleren, Düngemaßnahmen verkürzt werden. Nach eigenen Beobachtungen differenzieren sich solche Bestände aufgrund der vielfältigen kleinstandörtlichen Unterschiede später in ausreichendem Maß von alleine aus. Im Hinblick auf die geringen Nährelementvorräte im Boden sollte, entgegen der heute gängigen Praxis (z.B. Hubschrauberbringung), der hohe Biomasseentzug in Folge einer meist vollständigen Räumung dieser Flächen verringert werden. Dazu sollten die Bäume auf großflächigen Windwürfen oder in Borkenkäfernestern als Prophylaxe geschält oder bei einer geplanten Holzbringung zumindest bei einem hohem Durchmesser gezopft und so möglichst viel Ast-, Reisig- und Nadelmasse auf der Fläche belassen werden. Damit kann auch langfristig wieder ein Totholzvorrat aufgebaut werden, und es entsteht zudem ein Schutz für die Verjüngung gegen Schneebewegungen.

Bergmischwälder

Bergmischwälder sind im Vergleich zu den Fichtenreinbeständen weniger anfällig gegenüber plötzlichen Störungen. Hier erfolgt die Standortsdegradation meist schleichend über die zunehmende Verlichtung durch allmähliches Absterben des Altbestandes, über Zunahme der Schneebewegungen, Humusmineralisation und –erosion durch Schneeschlurf und auch über die ausbleibende Verjüngung an sich. Neben den ohnehin nötigen, großflächigen jagdlichen Anstrengungen für eine ausreichende Naturverjüngung kann hier die Fichte nach aktuellen kleinräumigen Windwürfen bzw. nach Borkenkäferbefall von Altfichtentrupps/-gruppen erfolgreich künstlich eingebracht werden. Bei Pflanzungen in bereits bestehende Lücken von seit längerem verlichteten Altbeständen (oft sind dies bereits Sanierungsfälle) ist jedoch ein gewisses “Fingerspitzengefühl” nötig: Einerseits ist darauf zu achten, dass nicht zu dicht überschirmte Bereiche mit zu geringem Strahlungsangebot als Pflanzorte für die sehr lichtbedürftige Fichte gewählt werden. Andererseits kann aber gerade in den offenen, stark vergrasteten Partien mit optimalem Strahlungsangebot bereits ein solch hoher Auflagehumusschwund stattgefunden haben, dass hier die Fichte ebenfalls nicht mehr geeignet ist. Vor der Einbringung der Fichte in ältere Bestandeslücken ist daher zunächst deren Humusform zu prüfen. In (Teil-)Bereichen mit Mull-Humusformen bietet sich dann, als Alternative zur Fichte, die Tanne an, die nach eigenen Beobachtungen gut mit diesen Standortverhältnissen zurecht kommt. Bei günstigen Voraussetzungen gilt für die Entwicklung der Kultur und zusätzliche Düngemaßnahmen dasselbe, wie für die Fichtenreinbestände. Zudem kann die Fällung absterbender Bäume als Querleger die Verjüngung fördern. Dies wäre jedoch bei abgestorbenen Buchen, die gerade in warmen, südexponierten Bergmischwäldern ein bevorzugtes Bruthabitat für die FFH-Art Alpenbock (*Rosalia alpina*) bilden, zunächst mit Naturschutzexperten abzuklären. Insgesamt sollte auch hier in Zukunft auf Biomasseentzug weitgehend verzichtet und der Totholzvorrat gesteigert werden.

8.2. Sanierungsflächen auf flachgründigen Dolomitstandorten

Im Gegensatz zu den gefährdeten Wäldern auf Dolomit-Rendzinen, die als “potenzielle Sanierungsflächen von morgen” einzustufen sind, sind die heute bereits bestehenden, gering bis unbestockten Sanierungsflächen mit Mull-Rendzinen die aktuellen Problemfälle der Schutzwaldsanierung. Auf diesen degradierten Standorten ist die Fichte heute am Rande ihrer Verbreitung und nicht mehr standortsgemäß. Mit dem Verzicht auf die Fichte und einer

geeigneten, am heutigen Naturpotenzial orientierten Baumartenwahl erfolgt insgesamt ein zielgerichteter Mitteleinsatz. Aus schutztechnischer Sicht muß daher in diesen Standortbereichen in Zukunft (zunächst) auf den hohen Schutzerfüllungsgrad der hochstämmigen und wintergrünen Fichte verzichtet und es muß auf Pionierbaumarten ausgewichen werden. Dem Nachteil des dann längeren Zeitraumes bis zur Einbringung bzw. bis zum natürlichen Einwandern der Fichte, steht der Vorteil des sehr viel höheren Aufforstungserfolges bei diesem Vorgehen gegenüber.

Im Gegensatz zu Schutzwaldaltbeständen (siehe oben) bestehen für Sanierungsflächen bereits die beiden Prioritäten “dringlich” und “vordringlich”. Diese sollten um eine Kategorie erweitert werden, die keine technischen Verbauungen oder künstliche Verjüngungsmaßnahmen erfordert. Dies sind bereits degradierte, seit langem entwaldete Sanierungsflächen, die sich hinsichtlich der Standortbedingungen nicht weiter verschlechtern können, seit langem stabil sind, also keine Blaikenbildung erwarten lassen, und von denen keine Naturgefahr ausgeht. Ohne zusätzlichen Aufwand könnten solche Flächen alleine durch jagdlichen Einsatz einer natürlichen Sukzession überlassen werden. Ergänzend wäre es gerade im Hinblick auf die bereits getätigten hohen Investitionen sinnvoll, auf ausgewählten Sanierungsflächen kleine Weiserzäune für das jagdliche Monitoring einzurichten.

Für die flachgründigen, degradierten Rendzinastandorte können folgende Empfehlungen gegeben werden:

Naturferne, degradierte Sanierungsflächen mit Mullrendzinen

Hier ist in Zukunft auf die Fichte weitgehend zu verzichten. Ähnlich der nacheiszeitlichen Wiederbewaldung ist der ursprüngliche Auflagehumusvorrat über ein künstlich eingeleitetes Pionierstadium mit Kiefer, Latsche und Lärche wieder aufzubauen. Die Laubholzpioniere Mehlbeere und Bergahorn werden sich auf diesen Flächen – niedrige Schalenwildbestände vorausgesetzt – i.d.R. von alleine einstellen. Insbesondere nach Dichtschluß kann sich im Schutz dieser Pionierbestockung eine organische Auflage bilden. So verbessern sich die Ernährungsbedingungen für die Fichte und langfristig auch die Voraussetzungen für eine fichtentypische Mykorrhizazönose. Die Zeitdauer bis zur Anreicherung einer entsprechenden Humusauflage hängt von der Dichte der Begründung mit Pionierbaumarten und der zusätzlich auftretenden Naturverjüngung ab. Bei optimalen, dichten Bestandesbedingungen könnten sich nach ca. 30-50 Jahren diese Standorte so weit verbessert haben, dass sich die Fichte im Rahmen der Sukzession von alleine einstellt (vgl. Abb. 17). Fichten und Mischbaumarten können dann aber bei ausbleibender Naturverjüngung auch in die Humusaufgaben der “neuen”

Moder-Rendzinen hineingepflanzt werden. Zusätzlich sollte in diesen Bereichen das ohnehin



Abb. 17: Flächige, vitale Fichtennaturverjüngung in einem ca. 50-jährigen, auf einer ehemaligen Weide mit Mull-Rendzinen dicht begründeten Kiefernvorwald mit heute geschlossener Auflagehumusdecke (Aufnahme September 2005 nahe dem Achenpaß, Hauptdolomit).

nur noch spärlich vorhandene Totholz aus der Restbestockung erhalten werden. Vereinzelt treten auf diesen Sanierungsflächen noch “reliktische” positive Kleinstandorte, v.a. humusreiche Partien um alte Stöcke, auf. An diesen kann mittels Stockachselpflanzung in Rotten ein kleiner Fichtenanteil künstlich eingebracht werden. Häufig findet sich hier jedoch bereits vitale Naturverjüngung. Als Zeiger für diese mächtigen Humusauflagen eignet sich sehr gut die Heidelbeere. Da der Schutz vor Schneebewegungen nicht alleine eine erfolgreiche Verjüngung der Fichte gewährleisten kann, sollte auch auf Mull-Rendzinastandorten mit Verbauungen auf die Fichte verzichtet werden. Es besteht zudem keine Möglichkeit, durch Änderung

der Anzuchtmethoden den Aufforstungserfolg für die Fichte in diesen Standortsbereichen zu erhöhen.

Für bereits bestehende, wenig vitale Fichtenkulturen mit Wuchsstockungen gibt es nur beschränkte Möglichkeiten der Revitalisierung. Nach heutigem Stand des Wissens ist eine nachträgliche künstliche Mykorrhizierung dieser Bäume nicht sinnvoll. Da Düngemaßnahmen nur bei noch vitalen Fichten und bei baldigem Bestandesschluß mit Auflagehumusbildung langfristig erfolgreich sind, können diese ebenfalls kaum zur Rettung der abgängigen Fichten beitragen.

Absterbende, mittelalte Fichtenbestände

Auf den südexponierten Hauptdolomitstandorten mit degradierten Mull-Rendzinen treten verbreitet auch kleinflächig absterbende, bereits rd. 50-100-jährige Fichtenbestände auf (vgl. Kap. 6.2.3.). In diesen meist nach Kahlschlag begründeten Beständen ist die Fichte heute ebenfalls nicht mehr standortsgemäß. Hier sollte genauso ein Umbau mit Laubbaumpionieren

(Mehlbeere und Bergahorn), sowie mit Kiefer, Lärche und Latsche erfolgen. Einzelne, vitalere Fichten an günstigen Kleinstandorten sollten belassen und gezielt gefördert werden.

9. Forschungsanregungen

- ◆ Eine zentrale Voraussetzung für nachhaltig wirksame Schutzwälder sind Verjüngungs- und Pflegemaßnahmen (Seitz und Ammer 2000). Um in Zukunft eine gezielte Lenkung des (knappen) Mitteleinsatzes zu besonders sinnvollen Objekten und Maßnahmen zu ermöglichen, sollte für Schutzwälder des bayerischen Alpenraumes ein neu einzuführendes Planungsinstrument zur bestandesweisen Erfassung prioritärer Pflege- und Verjüngungsbestände entwickelt werden (vgl. Frehner et al. 2005). Insbesondere sollten beim zukünftigen Schutzwaldmanagement die im bayernweiten Vergleich schwierigsten Standortverhältnisse (!) und ihre unterschiedliche Degradationsneigung beachtet werden.
- ◆ Auf großer Fläche stocken in der montanen Höhenstufe der Bayerischen Alpen über 100-jährige, oft nicht autochthone Fichtenreinbestände, die sich quasi “über Nacht” durch Sturmwurf oder bei Borkenkäferbefall in kurzer Zeit und auch längerfristig in Folge der (zu erwartenden) Klimaerwärmung zu Sanierungsfällen entwickeln können. Ziel muß es demnach sein, diese Fichtenreinbestände möglichst bald wieder zu Bergmischwäldern zu verjüngen. Hinsichtlich möglicher Verjüngungsverfahren von Fichtenreinbeständen auf schwierigen Standorten bestehen aber noch erhebliche Wissenslücken. In Ergänzung zu der hier vorliegenden Arbeit und in Anlehnung an bisherige Studien in der Schweiz ist demnach ein Forschungsansatz mit Fichten-, Buchen- und Tannensaatversuchen in kleinen, höhenlinienparallelen Schlitzhieben (geringe Tendenz zur Schneebewegung) sinnvoll. Neben der grundsätzlichen Klärung der für den Saaterfolg wesentlichen Umweltfaktoren, wären die Düngung des Altbestandes und die Einbeziehung von Kalk- und Dolomitstandorten (zur Klärung des “Dolomitphänomens” bei diesen drei Baumarten) zusätzliche, sinnvolle Varianten für das Untersuchungskonzept. Nach einer Standorts- und Bestandesinventur vor dem eigentlichen Versuchsbeginn sollte mit dieser interdisziplinären Studie und mit dem Ziel von Dauerversuchsflächen der Wandel des Fichten- zum Bergmischwaldökosystem mit allen wichtigen Komponenten (z.B. Bestandescharakteristika, Kennwerte der Bodenfruchtbarkeit, Wasserspeicherkapazität, Baumernährung) untersucht werden.
- ◆ Neben den genannten Pionierbaumarten kommt auch die, hinsichtlich der zukünftigen Schutzwirkung sogar günstigere, Tanne als Baumart für Sanierungsmaßnahmen in Frage. Altannen zeigen eine bisher oft unterschätzte, weite Standortsamplitude und sind nach eigenen Beobachtungen auch auf sehr flachgründigen Dolomitstandorten vitaler als

Altfichten. Desgleichen sind auch gepflanzte Tannen auf Mull-Rendzinen im Hauptdolomit wüchsiger als die Fichte, diese zeigen jedoch große Verbißschäden. Daher wäre es sinnvoll, mittels einer Inventur bestehender Tannenpflanzungen oder mit Hilfe von gezielten Versuchsaufforstungen in Zäunen, der Frage der Standortseignung der Tanne auf Mull-Rendzinen nachzugehen. In das Versuchskonzept einer Versuchsaufforstung könnte zudem die in der Schutzwaldsanierung bisher nicht verwendete, ebenfalls hochstämmige Berg-Spirke (*Pinus mugo* ssp. *uncinata*) aufgenommen werden. Diese kommt nach Untersuchungen von Hölzel (1996) gerade bei hoher Schneedynamik in *Calamagrostio-Pineten* (Buntreitgras-Kiefernwälder) auf sehr flachgründigen Standorten vor. Es sollte daher geprüft werden, ob evtl. auch diese Baumart zukünftig als Pionier auf Extremstandorten eingesetzt werden und vielleicht sogar eine bessere Schutzwirkung gewährleisten kann, als die niederliegende Latsche.

- ◆ Eine Detailstudie dieser Arbeit belegte die vertikale Differenzierung der Ektomykorrhizazönose in den Of-, Oh- und Ah-Horizonten einer Moder-Rendzina. Nach eigenen Beobachtungen treten aber auch in mächtigen Tangelhumusauflagen im Bereich des Überganges zum Fels-/Groskskelett, aber auch direkt als Gesteinsüberzug, regelmäßig dichte Mycelmatten von ECM auf. Dies deutet ebenfalls auf eine Spezialisierung bestimmter ECM auf die dort auftretenden Nährelementfraktionen hin. Aufbauend auf die vorliegende Arbeit und die beschriebenen Beobachtungen wäre daher eine Studie zur Bedeutung der Mykorrhizen und hier v.a. der Explorationstypen für die Nährstoffdynamik mächtiger Tangelhumusauflagen mit ihren großen Gradienten möglicher Stickstoffformen (organisch gebunden vs. gelöst) sinnvoll.

Literatur

- Abuzinadah RA, Read DJ (1989) Carbon transfer associated with assimilation of organic nitrogen sources by silver birch (*Betula pendula* Roth.). *Trees* 3(1), S. 17-23.
- Agerer R (1987-2002) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*. Schwäbisch Gmünd : Einhorn.
- Agerer R (1991) Characterization of Ectomycorrhiza. in: Norris JR, Read DJ, Varma AK (eds) *Techniques for the Study of Mycorrhiza. Methods in Microbiology Vol. 23*, London : Academic Press, S. 26-73.
- Agerer R (2001) Exploration types of ectomycorrhizae – A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza* 11, S. 107 – 114.
- Agerer R (2002) A proposal to encode ectomycorrhizae for ecological studies. In: Agerer R (Hrsg.) *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, 12. Lieferung, Schwäbisch Gmünd : Einhorn. S. 57i-62i.
- Ammer C (1996a) Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *For. Ecol. Manag.* 88, S. 43-53.
- Ammer C (1996b) Konkurrenz um Licht – zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. *Forstl. Forschungsber. München* 158, 198 S.
- Ammer U (1989) Der Wald im Bayerischen Alpenraum – Situation, Tendenzen, Prognosen. Informationsbericht 4/89 des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, München, S. 11-28.
- Ammer U (1990) Auswirkungen des Bestockungswandels und der Waldschäden auf die Schutzfunktion des Bergwaldes gegenüber Schneebewegungen. *Beiheft Forstwiss. Cbl.* 40, S. 102-111.
- Anonymus (1897) *Waldstandsübersichtsbuch und Wirtschaftsplan des kgl. Forstamtes Fischbachau für den Zeitraum 1897-1908*.
- Arbeitsgruppe Boden (1994) *Bodenkundliche Kartieranleitung*. Stuttgart : Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 392 S.
- Arbeitsgruppe Standortkartierung (2003) *Forstliche Standortsaufnahme*. Eching : IHW-Verlag, 352 S.
- Arbeitskreis Standortkartierung (1985) *Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland*. Münster-Hiltrup : Landwirtschaftsverlag, 170 S.
- Arthur MA, Fahey TJ (1989) Mass and nutrient content of decaying boles in an Engelmann spruce – subalpine fir forest, Rocky Mountain National Park, Colorado. *Can. J. Fr. Res.* 20, S. 730-737.
- Bachmann M, Preuhsler T, Pretzsch H (2000) Lassen sich stark geschädigte Schutzwaldbestände durch organische Spezialdünger nachhaltig vitalisieren?

- Forstarchiv 71, S. 183-189.
- Backhaus K, Erichson B, Plinke W, Weiber R (2003) Multivariate Analysemethoden. Berlin, Heidelberg : Springer, 818 S.
- Baier R (1998) Böden aus Raibler Schichten in den Nördlichen Kalkalpen – Entstehung, Eigenschaften und Einfluß einer Klimaerwärmung auf die potenzielle Standortsqualität für Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.). Diplomarbeit, Lehrstuhl für Bodenkunde der LMU; unveröffentlicht, 186 S.
- Baier R, Göttlein A (2004) Böden der Kalkalpen – Entstehung, Eigenschaften und Bedeutung für die forstliche Praxis. AFZ/Der Wald 9, S. 481-483.
- Baier R, Kolb E (2005) Ein Beitrag zu Genese und Ökologie kalkalpiner Böden unter besonderer Berücksichtigung von „Tangelhumus“. (in Vorbereitung).
- Baumeister W, Ernst W (1978) Mineralstoffe und Pflanzenwachstum. Stuttgart, New York : Gustav Fischer, S. 416.
- Bayerisches Geologisches Landesamt (1966) Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25 000, Blatt Nr. 8236 Tegernsee. München : Bayerisches Geologisches Landesamt, 304 S.
- Bayerisches Geologisches Landesamt (1981) Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500 000. München : Bayerisches Geologisches Landesamt, 168 S.
- Bending GD (2003) Litter decomposition, ectomycorrhizal roots and the „Gadgil“ effect. New Phytol. 158, S 228 – 229.
- Bernhart A (1990) Entwicklung der Bestockung im Bergwald Oberbayerns seit 1860. Beiheft Forstwiss. Cbl. 40, S. 19-29.
- Bidartondo MI, Baar J, Bruns TD (2001) Low ectomycorrhizal inoculum potential and diversity from soils in and near ancient forests of bristlecone pine (*Pinus longaeva*). Can. J. Bot./Rev. Can. Bot. 79(3), S. 293-299.
- Biermayer G, Rehfuss KE (1985) Holozäne Terrae Fuscae aus Carbonatgesteinen in den Nördlichen Kalkalpen. Z. Pflanzenern. Bodenkunde 148, S. 405-416.
- Binder F (1992) Aufforstungen in Waldschadensgebieten – Untersuchungen zur künstlichen Verjüngung von Beständen im Frankenwald, Fichtelgebirge und in den Bayerischen Kalkalpen. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 119, 224 S.
- Binkley D, Singer F, Kayer M, Rochelle R (2003) Influence of elk grazing on soil properties in Rocky Mountain National Park. For. Ecol. Manag. 185, S. 239-247.
- Bischoff N (1987) Pflege des Gebirgswaldes. Leitfaden für die Begründung und forstliche Nutzung von Gebirgswäldern. Bundesamt für Forstwesen und Landschaftsschutz, Bern. EDMZ Bern, 379 S.
- Bochter R (1984) Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten- Beitrag zu Genese, Ökologie und Systematik. Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsberichte 6, 212 S.
- Bochter R, Neuerburg W, Zech W (1981) Humus und Humusschwund im Gebirge. Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsberichte 2, 110 S.

- Bosch C (1986) Standorts- und ernährungskundliche Untersuchungen zu den Erkrankungen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in höheren Gebirgslagen. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 75, 241 S.
- BMELF [Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Ed.], Bundesweite Bodenzustandserfassung im Wald – Arbeitsanleitung. BMLF, Bonn, 1990.
- Brand F, Taylor AFS, Agerer R (1992) Quantitative Erfassung bekannter Ektomykorrhizen in Fichtenversuchsflächen nach Behandlung mit saurer Beregnung und Kalkung. Bericht BMFT-Projekt Nr. 0339175F.
- Brang P (1996) Experimentelle Untersuchungen zur Ansamungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Beiheft Schweiz. Z. Forstw. 77, 375 S.
- Brang P (1998) Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. Can. J. For. Res. 28, S. 626-639.
- Brang P, Moran J, Puttonen P, Vyse A (2003) Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs. Forestry Chronicle 79 (2), S. 273-279.
- Brownlee C, Duddridge JA, Malbari A, Read DJ (1983) The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming interplant connections and providing pathways for assimilate and water transport. Plant and Soil 71, S. 433-443.
- Brunner A, Kimmins JP (2003) Nitrogen fixation in coarse woody debris of *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* forests on northern Vancouver Island. Can. J. For. Res. 33, S. 1670-1682.
- BStELF [Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten] (1997) Handbuch zur Sanierung von Schutzwäldern im bayerischen Alpenraum. 233 S.
- Bülow, G von (1962) Die Sudwälder der Saline Reichenhall. Mittlg. der Staatsforstverwaltung Bayerns 33, 316 S.
- Butin H (1989) Krankheiten der Wald- und Parkbäume. Stuttgart : Thieme, 216 S.
- Cline ET, Ammirati JF, Edmonds RL (2005) Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? New Phytol. 166 (3), S. 993-1010.
- Dickie IA, Xu X, Koide RT (2002) Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. New. Phytol. 156, S. 527-535.
- Dyrenkov SA, Glatzel G (1976) Mineralstoffernährung der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.): Konzentrationseffekte in Folge von Nadelverlusten. Mittlg. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung 25, S. 59 – 68.
- Ebermayer E (1876) Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues. Berlin : Julius Springer, 300 S.
- Egli S (1985) 6. Nordamerikanische Mykorrhizakonferenz: Beitrag zum Stand der Forschung.

- Schweiz. Z. Forstwes. 136. S. 429 – 431.
- Egli S, Peter M, Falcato S (2002) Dynamics of ectomycorrhizal fungi after windthrow. For. Snow Landsc. Res 77 (1/2), S. 81-88.
- Eichrodt R (1969) Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Beiheft Schweiz. Z. Forstw. 45, 122 S.
- Ekblad A, Nordgren A (2002) Is growth of soil microorganisms in boreal forests limited by carbon or nitrogen availability? Plant and Soil 242, S. 115 – 122.
- Ellenberg H (1982) Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. Stuttgart : Ulmer, 989 S.
- Encke BG (2002) Bodenparalleles Wurzelzugverfahren misst Verwurzelungskraft. AFZ/Der Wald 5, S. 228-231.
- Enders G (1979) Theoretische Topoklimatologie. Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsberichte 1, 92 S.
- Engel H, Dermek A, Klofac W, Ludwig E, Brückner T (1996) Schmier- und Filzröhrlinge in Europa. Verlag H. Engel.
- Evers FH (1973) Genetische Unterschiede im Mineralstoffgehalt der Nadeln junger Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.). Mittlg. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung 23, S. 67 – 71.
- Evers FH (1976) Über bleibende Differenzierungen im Mineralstoffgehalt der Nadeln bei verschiedenen Klonen der Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.). Mittlg. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung 27, S. 60 – 65.
- Ewald J (1997) Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. Berlin, Stuttgart : J- Cramer. 234 S.
- Ewald J (2000) Long-term impact of forest pasture on the understorey of mountain forests in the Tegernsee Alps (Bavaria). Z. Ökologie u. Naturschutz 9. S. 161-170.
- Ewald J (2001) Regionale natürliche Waldzusammensetzung im Wuchsgebiet 15 Bayerische Alpen. In: Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (Hrsg.) Die regionale natürliche Waldzusammensetzung Bayerns. Berichte aus der LWF 32, 98 S.
- Ewald J (2005) Ecological background of crown condition, growth and nutritional status of *Picea abies* (L.) Karst. in the Bavarian Alps. Eur J For Res 124, S. 9-18.
- Ewald J, Reuther M, Nechwatal J, Lang K (2000) Monitoring von Schäden in Waldökosystemen des bayerischen Alpenraums. Bayer. Staatsmin. für Landesentwickl. Umweltfragen, Materialien 55, 235 S.
- Fliri F (1975) Das Klima der Alpen im Raume Tirols. Monograph. Z. Landeskunde Tirols, Innsbruck, 454 S.
- Flückiger W, Braun S (1995) Revitalisation of an protective forest by fertilisation. Plant and Soil 168-169, S. 481-488.

- Ford ED (2000) *Scientific Method for Ecological Research*. Cambridge : University Press, 584 S.
- Franz H, Solar F (1961) Das Raxplateau und seine Böden. *Mittlg. d. Öster. Bodenkdl. Ges.* 6, S. 81-101.
- Frehner M, Wasser B, Schwitter R (2005) *Nachhaltigkeit und Erfolgskontrolle im Schutzwald. Wegleitung für Pflegemassnahmen in Wäldern mit Schutzfunktion*. Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft (BUWAL) (Hrsg.), Bern, Schweiz, 560 S.
- Funktionsstelle Schutzwaldsanierung (2001) *Schutzwaldsanierung 1987-2000 – Bilanz 2001*, unveröffentlicht, 23 S.
- Gadgil RL, Gadgil PD (1971) Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature* 233, S. 133.
- Gampe S (1989) Über Sanierungsaufforstungen in den Bayerischen Alpen. *Mittlg. aus der Staatsforstverwaltung Bayerns* 44, 213 S.
- Geiger R (1961) *Das Klima der bodennahen Luftschicht*. Braunschweig : Friedr. Vieweg & Sohn, 639 S.
- Glatzel G (1968) Probleme der Beurteilung der Ernährungssituation von Fichte auf Dolomitböden. *Mittlg. d. Öster. Bodenkdl. Ges.* 12, S. 14–46.
- Glatzel G (1971) Ein Versuch zur Frage der Mineralstoffernährung von Fichtenpflanzungen in Hochlagen. *Cbl. ges. Forstw.* 88, S. 195-223.
- Göbl F, Heumader J (1989) Biologische Forstpflanzenanzucht. *ÖFZ* 12, S. 104 – 109.
- Göbl F, Ladurner H (2000) Mykorrhizen und Pilze der Hochlagenaufforstung Haggen. *Mittlg. d. Forstl. BVA Wien* 173, S. 7–99.
- Gödde G (1997) Die Holzbringung aus dem Einzugsbereich des Königssees. *Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsbericht* 38, 79 S.
- Gracanin Z (1972) Die Böden der Alpen. In : Ganssen R (Hrsg.) *Bodengeographie*. Stuttgart : K.F. Koehler Verlag.
- Greene DF, Zasada JC, Sirois L, Kneeshaw D, Morin H, Charron I, Simard MJ (1999) A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Can. J. For. Res.* 29, S. 824-839.
- Grossnickle SN (2000) *Ecophysiology of Northern Spruce Species – The Performance of Planted Seedlings*. Ottawa, Ontario, Canada : NRC Research Press. 406 S.
- Gulder HJ, Kölbel M (1993) *Waldbodeninventur in Bayern*. Forstl. Forschungsber. München Nr. 132, 243 S.
- Häckel H (1990) *Meteorologie*. Stuttgart : UTB Eugen Ulmer, 402 S.
- Harper JL (1977) *The Population Biology of Plants*. New York : Academic Press. 892 S.

- Harrison KA, Bardgett RD (2004) Browsing by red deer negatively impacts on soil nitrogen availability in regenerating native forest. *Soil Biol. Biochem.* 36, S. 115-126.
- Hartmann F (1965) *Waldhumusdiagnose auf biomorphologischer Grundlage*. Wien, New York : Springer, 88 S.
- Hauptolter M (1997a) Mineralstoffernährung und Baumvitalität auf Standorten sensibler Bergwaldökosysteme der nördlichen Kalkalpen Tirols. Abschlußbericht Teil I. Institut für Waldökologie, BOKU Wien, 156 S.
- Hauptolter M (1997b) Bodenmelioration degradiertes Waldstandorte der nördlichen Kalkalpen Tirols. Abschlußbericht Teil II. Institut für Waldökologie, BOKU Wien, 94 S.
- Hauptolter M (1999) Zustand von Bergwäldern in den nördlichen Kalkalpen Tirols und daraus ableitbare Empfehlungen für eine nachhaltige Bewirtschaftung. Diss. Univ. f. Bodenkultur, Wien. 316 S.
- Herman F (1994) Nährstoffgehalte von Fichtennadeln sowie Schadstoffgehalte in Fichtennadel und -borkenproben des Untersuchungsgebietes Achenkirch. In: Herman F, Smidt S (Hrsg.) *Ökosystemare Studien im Kalkalpin*. Wien, Berichte FBVA 78, S. 59-71.
- Hill MO, Gauch HG (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, S. 47-58.
- Hölzel N (1996) Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. *Laufener Forschungsberichte* 3, 192 S.
- Hüttl RF (1992) Die Blattanalyse als Diagnose- und Monitoringinstrument in Waldökosystemen. *Freiburger Bdkdl. Abh.* 30, S. 31-59.
- Jasper DA (1994) Management of mycorrhizas in revegetation. In: Robson AD, Abbott LK, Malajczuk D (Hrsg.) *Management of mycorrhizas in agriculture, horticulture and forestry*, Kluwer Academic Publishers, S. 211-219.
- Jenny H (1941) *Factors of soil formation: a system of modern soil science*. New York, London : McGraw-Hill Book Company, 281 S.
- Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR (1995) *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge: University Press.
- Jones MD, Durall DM, Cairney JWG (2003) Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157, S. 399-422.
- Katzensteiner K (1993) Die Waldsanierungsversuche Lech. *ÖFZ*, Nr. 3, S. 35-38.
- Katzensteiner K (2000) Wasser- und Stoffhaushalt von Waldökosystemen in den Nördlichen Kalkalpen. *Forstliche Schriftenreihe Universität für Bodenkultur, Wien*, Bd. 15, 159 S.
- Katzensteiner K (2003) Effects of harvesting on nutrient leaching in a Norway spruce (*Picea abies* Karst.) ecosystem on a Lithic Leptosol in the Northern Limestone Alps. *Plant and Soil* 250, S. 59-73.

- Katzensteiner K (2005) Unveröffentlichte Zusammenfassung der vorläufigen Ergebnisse des Treffens der Europäischen Humusforschungsgruppe in San Vito (Italien) vom 11.-14.07.2005.
- Kaye JP, Hart SC (1997) Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Tree* 12 (4), S. 139-143.
- Kilian W, Mutsch F, Neumüller A (1994) Bodenuntersuchung. In: Neumüller A (Hrsg.) *Gesundenuntersuchung für den Wald*, Österreichischer Forstverein, Wien.
- Kinzel H (1982) *Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel*. Stuttgart : Ulmer, 534 S.
- Knapp AK, Smith WK (1982) Factors influencing understory seedling establishment of engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. *Can. J. Bot.* 60, S. 2753-2761.
- Knoke T (2003) Eine Bewertung von Nutzungsstrategien für Buchenbestände (*Fagus sylvatica* L.) vor dem Hintergrund des Risikos der Farbkernbildung – Eine waldbaulich-forstökonomische Studie. *Forstl. Forschungsberichte München* 193.
- Knott H (1988) *Geschichte der Salinen und Salinenwälder von Berchtesgaden*. Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsbericht 12, 55 S.
- Koide RT, Wu T (2003) Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytol.* 158, S. 401 – 407.
- Kolb E, Baier R (2001) Tangel - die wenig bekannte Humusform. Exkursionsführer zur Jahrestagung der Arbeitsgemeinschaft Forstliche Standorts- und Vegetationskunde (AFSV) im Werdenfelser Land vom 19.-22.09.2001, S. 20-24.
- Köstler JN, Brückner E, Bibelriether H (1968) *Die Wurzeln der Waldbäume*. Berlin, Hamburg : Parey, 284 S.
- Kottke I (2002) Mycorrhizae – Rhizosphere Determinants of Plant Communities. In: Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U (Hrsg.) *Plant Roots – The Hidden Half*. New York, Basel : Marcel Dekker, S. 919-932.
- Kral F (1979) Spät- und postglaziale Vegetationsgeschichte der Alpen aufgrund bisheriger Pollenanalysen. Wien, 175 S.
- Krapfenbauer A (1969) Böden aus Dolomit und Serpentin in ihrer Auswirkung auf die Waldernährung. *Cbl. ges. Forstw.* 86, S. 189-219.
- Kräuchi N, Brang P, Schönenberger W (2000) Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manag.* 132, S. 73-82.
- Kreutzer K (1970) Manganmangel der Fichte (*Picea abies* Karst.) in Süddeutschland. *Forstwiss. Cbl.* 89 (5), S. 275-299.
- Kropp B, Langlois CG (1990) Ectomycorrhiza in reforestation. *Can. J. For. Res.* 20, S. 438 – 451.
- Kubiena WL (1953) *Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas*. Stuttgart : Ferdinand Enke, 392 S.

- Kupferschmid-Albisetti AD (2003) Succession in a protection forest after *Picea abies* die-back. PhD-thesis, ETH no. 15228, 238 S.
- Küster H (1995) Geschichte des Waldes – Von der Urzeit bis zur Gegenwart. München : C.H. Beck, 267 S.
- Kutschera L, Lichtenegger E (2002) Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher. Graz : Stocker. 604 S.
- Laatsch W (1977) Zur Struktur und Bewirtschaftung der Wälder im Bayerischen Alpenraum. Forstwiss. Cbl. 96, S. 89-93.
- Laatsch W, Grotenthaler W (1973) Labilität und Sanierung der Hänge in der Alpenregion des Landkreises Miesbach. Bayer. Staatsministerium für Ernährung Landwirtschaft und Forsten, 57 S.
- Laiho R, Prescott CE (2004) Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. Can. J. For. Res. 34, S. 763-777.
- Le Tacon F (1988) Field results from ectomycorrhizal inoculation in France. Lalonde M, Piché Y (Hrsg.) Candian Workshop on Mycorrhizae in Forestry. C. R. B. F., Faculté de Foresterie et de Géodésie, Université Laval. Québec. S. 51 – 74.
- Leibundgut H (1986) Unsere Gebirgswälder. Bern, Stuttgart : Haupt. 84 S.
- Leinigen, W von (1908) Über Humusablagerungen in den Kalkalpen. Naturwissenschaftliche Zt. für Forst- und Landwirtschaft, S. 529-538.
- Leinigen, W von (1909) Über Humusablagerungen in den Kalkalpen. Naturwissenschaftliche Zt. für Forst- und Landwirtschaft, S. 8-32, 160-173, 249-273.
- Liss BM (1990) Beweidungseffekte im Bergwald – Ergebnisse aus fünfjährigen Untersuchungen zur Waldweide unter besonderer Berücksichtigung des Wildverbisses. Beiheft Forstwiss. Cbl. 40, S. 50-65.
- Liu JC, Firsching BM, Payer HD (1995) Untersuchungen zur Wirkung von Stoffeinträgen, Trockenheit, Ernährung und Ozon auf die Fichtenerkrankung am Wank in den Kalkalpen. GSF-Bericht 18/95, 236 S.
- Liu JC, Keller T, Runkel KH, Payer HD (1994) Bodenkundliche Untersuchungen zu Ursachen des Nadelverlustes der Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Kalkstandorten der Alpen. Forstwiss. Cbl. 113, S. 86 – 100.
- Lozan JL, Kausch H (2004) Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Hamburg : Wissenschaftliche Auswertungen.
- Lüscher F (1990) Untersuchung zur Höhenentwicklung der Fichtennaturverjüngung im inneralpinen Gebirgswald. Dissertation ETH Zürich Nr. 8879. 138 S.
- Lyr H, Fiedler HJ, Tranquillini W (1992) Physiologie und Ökologie der Gehölze. Jena, Stuttgart : Fischer. 620 S.
- Mai W (1997) Naturverjüngung auf Moderholz – Ergebnisse einer Literaturstudie. Bayerische

- Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, unveröffentlichter Abschlußbericht, 55 S.
- Marschner H (1995) Mineral nutrition of higher plants. London : Academic Press. 889 S.
- Massicotte HB, Molina R, Luoma DL, Smith JE (1994) Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. II. Patterns of host-fungus specificity following spore inoculation of diverse hosts grown in monoculture and dual culture. *New Phytol.* 126, S. 677-690.
- Mayer H (1961) Märchenwald und Zauberwald im Gebirge. *Jb. d. Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen- und Tiere* 26, S. 22-37.
- Mayer H, Ott E (1991) Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege. Stuttgart, New York : Fischer, 587 S.
- McCune B, Grace JB, Urban DL (2002) Analysis of Ecological Communities. Glenaden Beach, Oregon : MjM Software Design.
- Mead DJ (1984) Diagnosis of Nutrient Deficiencies in Plantations. In: Bowen GD, Nambiar EKS (Hrsg.) *Nutrition of Plantation Forests*. London : Academic Press, S. 259-288.
- Meister G (1969a) Ziele und Ergebnisse forstlicher Planung im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstwiss. Cbl.* 88, S. 97-130.
- Meister G (1969b) Überlegungen zur künftigen Betriebsgestaltung im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstwiss. Cbl.* 88, S. 203-230.
- Melzer EW (1962) Die stochastischen Beziehungen zwischen Sproß- und Wurzelsystem des Baumes. *Arch. Forstw. Bd.* 11, S. 822-838.
- Mettin C (1977) Zustand und Dynamik der Verjüngung der Hochlagenwälder im Werdenfelser Land. Dissertation LMU München, 161 S.
- Michiels HG (1993) Die Stellung einiger Baum- und Straucharten in der Struktur und Dynamik der Vegetation im Bereich der hochmontanen und subalpinen Waldstufe der Bayerischen Kalkalpen. *Forstl. Forschungsberichte München Nr.* 135, 300 S.
- Miller HG (1984) Dynamics of Nutrient Cycling in Plantation Ecosystems. In: Bowen GD, Nambiar EKS (Hrsg.) *Nutrition of Plantation Forests*. London : Academic Press, S. 53-76.
- Molina R, Trappe JM (1994) Biology of the ectomycorrhizal genus *Rhizopogon*. I. Host associations, host-specificity and pure culture synthesis. *New Phytol.* 126, S. 653-675.
- Mori A, Mizumachi E, Osono T, Doi Y (2004) Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manag.* 196, S. 287-297.
- Morosow GF (1928) *Die Lehre vom Walde*. Neudamm : Neumann, 368 S.
- Mosandl R (1984) Löcherhiebe im Bergmischwald. Ein waldbauökologischer Beitrag zur Femelschlagverjüngung in den Chiemgauer Alpen. *Forstl. Forschungsberichte München Nr.* 61, 298 S.
- Mosandl R (1991) Die Steuerung von Waldökosystemen mit waldbaulichen Mitteln – dargestellt am Beispiel des Bergmischwaldes. *Mittlg. Staatforstverwaltung Bayerns*

- 46, 246 S.
- Moser M (1956) Die Bedeutung der Mykorrhiza für Aufforstungen in Hochlagen. Forstwiss. Cbl. 75, S. 9–18.
- Mößmer EM, Ammer U, Knoke T (1994) Technisch-biologische Verfahren zur Schutzwaldsanierung in den oberbayerischen Kalkalpen. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 145, 135 S.
- Mößmer R (1986) Verteilung der neuartigen Waldschäden an der Fichte nach Bestandes-Standortsmerkmalen in den Bayerischen Alpen. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 73, 144 S.
- Mößnang M (1992) Elementgehalte von Fichten entlang eines Höhenprofils im Bayerischen Alpenraum. Abschlußbersicht des Lehrstuhl für Forstpflanzenzüchtung und Immissionsforschung LMU München, unveröffentlicht, 96 S.
- Mutsch F (1992) Lithogene Hauptnährstoffe. In: Kilian W (Hrsg.) Österreichische Waldbodenzustandsinventur, Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt, Wien, 168, Band I, 144 S.
- Nagy L, Grabherr G, Körner Ch, Thompson DBA (Hrsg.) (2003) Alpine Biodiversity in Europe. Berlin, Heidelberg, New York : Springer, 477 S.
- Nörr R (2003) Wurzeldeformationen – ein Risiko für die Bestandesstabilität. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 195, 196 S.
- Ott E, Frehner M, Frey HU, Lüscher P (1997) Gebirgsnadelwälder. Bern, Stuttgart, Wien : Paul Haupt. 287 S.
- Paz Martin M (1996) The Genus *Rhizopogon* in Europe. Societat Catalana de Micologia.
- Perrin E, Parlade X, Pera J (1996) Receptiveness of forest soils to ectomycorrhizal associations. Mycorrhiza 6, S. 469 – 476.
- Peter M, Ayer F, Egli S, Honegger R (2001) Above- and below-ground community structure of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. Can. J. Bot. 79, S. 1134-1151.
- Pigott CD (1982) Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. New Phytol 92, S. 513-517.
- Polomski J, Kuhn N (1998) Wurzelsysteme. Bern, Stuttgart, Wien : Haupt. 290 S.
- Prégent G, Hawey R (1988) The use of mycorrhizal seedlings for reforestation viewed from the perspective of the Service de la Régénération Forestière du Québec. Lalonde M, Piché Y (Hrsg.) Candian Workshop on Mycorrhizae in Forestry. C. R. B. F., Faculté de Foresterie et de Géodésie, Université Laval. Québec. S. 45 – 48.
- Prietzl J (2005) Auswirkungen hoher Schalenwilddichte auf die Bodenfruchtbarkeit bewaldeter Hauptdolomitstandorte in den Bayerischen Kalkalpen. Vortragskurzfassung zum 9. Statuseminar des Kuratoriums der Bayerischen Staatsforstverwaltung am 12. Mai 2005, Zentrum Wald, Forst, Holz Weihenstephan,

- Waldforschung aktuell, 4 S.
- Puhe J (2003) Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review. *For. Ecol. Manag.* 175, S.253-273.
- Rapp J, Schönwiese CD (1995) Atlas der Niederschlags- und Temperaturtrends in Deutschland 1891-1990. Frankfurter geowissenschaftliche Arbeiten, Serie B, Meteorologie und Geophysik 5. Frankfurt am Main : Institut für Meteorologie und Geophysik, 254 S.
- Read DJ, Perez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytol.* 157, S. 475 – 492.
- Rebel K (1922) Waldbauliches aus Bayern. Bd. I, Huber : München, 293 S.
- Rehfuess KE (1990) Waldböden. Hamburg, Berlin : Parey. 294 S.
- Rehfuess KE (1997) Düngeversuche zum Anbau von Douglasie auf durch frühere Streunutzung degradierten Standorten in der Oberpfalz. *Forstwiss. Cbl.* 116, S. 65–78.
- Röhrig E (1966) Die Wurzelentwicklung der Waldbäume in Abhängigkeit von den ökologischen Verhältnissen. *Forstarchiv* 10, S. 217-229 u. 237-249.
- Rutte E (1992) Bayerns Erdgeschichte - Der geologische Führer durch Bayern. München : Ehrenwirth, 304 S.
- Sandhage–Hofmann A (1993) Wachstum und Nährstoffversorgung von Feinwurzeln unterschiedlich geschädigter Fichten auf Böden aus Kalkgestein (Wank–Massiv). Abschlußbericht, Lehrstuhl für Bodenkunde und Bodengeographie, Universität Bayreuth. 242 S.
- Sardans J, Peñuelas J, Rodà F (2005) Changes in nutrient use efficiency, status and retranslocation in young post-fire regeneration *Pinus halepensis* in response to sudden N and P input, irrigation and removal of competing vegetation. *Trees - Structure and Function* 19 (3), S. 233–250.
- Scheffer F, Welte E, Meyer B (1960) Die Rendsinen der mitteldeutschen Berg- und Hügellandschaften (Leine-Weser-Bergland): 1. Mitteilung: Genese und Verbreitungsbedingungen der Rendsinen. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde* 90, S. 18-36.
- Scheffer F, Welte E, Meyer B (1962) Die Rendsinen der mitteldeutschen Berg- und Hügellandschaften (Leine-Weser-Bergland): 2. Mitteilung: Fraktur, Nichtkarbonatgehalt und spezifische Auflösungsgeschwindigkeit des Kalkgesteins als bestimmende Größen der Bodenentwicklungsgeschwindigkeit. *Zeitschrift für Pflanzenernährung, Düngung, Bodenkunde* 98, S. 1-17.
- Scheffer-Schachtschabel (2002) Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart: Enke, 593 S.
- Schlichting E, Blume HP, Stahr K (1995) Bodenkundliches Praktikum. Berlin, Wien : Blackwell Wissenschaft.

- Schmidt-Vogt H (1991) Die Fichte, Bd. II/3. Parey, Hamburg, Berlin. 996 S.
- Schönenberger W, Frey W, Leuenberger F (1990) Ökologie und Technik der Aufforstung im Gebirge – Anregungen für die Praxis. Ber. Eidgenössische Forschungsanstalt WSL 325, 58 S.
- Schörry R (1980) Bodenformen und Ansammlungserfolg der Fichte im Bergmischwaldversuch Ruhpolding. Diplomarbeit Lehrstuhl für Bodenkunde der LMU München, unveröffentlicht, 82 S.
- Schreyer G, Rausch V (1978) Der Schutzwald in der Alpenregion des Landkreises Miesbach. Bayerisches Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (Hrsg.), 186 S.
- Seitz R, Ammer U (2000) Untersuchungen zur Bedeutung von Nutzungs- und Pflegeeingriffen zur Aufrechterhaltung der landeskulturellen Leistungen von Bergwaldbeständen im Alpenraum. TU München, Lehrstuhl für Landnutzungsplanung und Naturschutz, unveröffentlicher Abschlußbericht.
- Sendter O (1854) Die Vegetations – Verhältnisse Südbayerns nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie und mit Bezugnahme auf Landescultur. München : Literarisch – artistische Anstalt. 910 S.
- Senn J, Schönenberger W (2001) Zwanzig Jahre Versuchsaufforstung Stillberg: Überleben und Wachstum einer subalpinen Aufforstung in Abhängigkeit vom Standort. Schweiz. Z. Forstwesen 152, S. 226 – 246.
- Simard MJ, Bergeron Y, Sirois L (1998) Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. J. Veg. Science 9, S. 575-582.
- Smith SE, Read DJ (1997) Mycorrhizal Symbiosis. London : Academic Press, 605 S.
- Steenbjerg F (1951) Yield curves and chemical plant analyses. Plant and Soil III; S. 97-103.
- Steenbjerg F (1954) Manuring, plant production and the chemical composition of the plant. Plant and Soil V, S. 226-242.
- Strobel G (1997) Waldwachstumskundliche Untersuchungen an Fichten-Rotten der subalpinen Höhenstufe. Schweiz. Z, Forstwes. 148 (1), S. 45-72.
- Strohschneider I (1987) Wurzeldeformationen infolge verschiedener Pflanzverfahren. ÖFZ Nr. 3, S. 20 -21.
- Strunk H (1992) Die Bedeutung von Fels- und Skeletthumusböden für Hangstabilität und Wasserhaushalt in den Kalkalpen. Bonner Geogr. Abh. 85, S. 149-166.
- Tamm CO (1991) Nitrogen in terrestrial ecosystems. Ecological Studies 81. Heidelberg, New York : Springer.
- Taylor AFS (2002) Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection. Plant and Soil 244, S. 19-28.
- Thiele K (1978) Vegetationskundliche und pflanzenökologische Untersuchungen im Wimbachgries. Bayerisches Landesamt für Umweltschutz, Aus den

- Naturschutzgebieten Bayerns 1, 73 S.
- Tschermak L (1921) Alpenhumus (das Gesetz seiner Bildung). Cbl. ges. Forstw. 47, S. 65-75.
- Van den Driessche R (1984) Nutrient Storage, Retranslocation and Relationship of Stress to Nutrition. In: Bowen GD, Nambiar EKS (Hrsg.) Nutrition of Plantation Forests. London : Academic Press, S. 181-206.
- Walentowski H, Ewald J, Fischer A, Kölling C, Türk W (2004) Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Freising : Geobotanica.
- Weast RC (1983) (Hrsg.) Handbook of Chemistry and Physics 64th edition 1983-1984. Boca Raton : CRC Press.
- Weber K (1999) Vegetations- und Klimageschichte im Werdenfelser Land. Augsburgener Geographische Hefte Nr. 13, 111 S.
- Wittkopf S (1995) Wurzelintensität im Fichten-Buchenmischbestand im Vergleich zum Reinbestand. Diplomarbeit LMU München, unveröffentlicht, S. 64.
- Zech W (1968) Kalkhaltige Böden als Nährsubstrat für Koniferen. Dissertation LMU München, 165 S.
- Zech W (1970) Besonderheiten im Ernährungszustand chlorotischer Fichten auf kalkreichen Böden, Forstwiss. Cbl. 89, S. 1-9.
- Zech W, Völkl W (1979) Beitrag zur bodensystematischen Stellung kalkalpiner Verwitterungslehme. Mittlg. d. Deut. Bdkdl. Ges. 29, S. 661-668.
- Zierhut M (2003) Die Geschichte der Traunsteiner Salinenwälder. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 194, 661 S.
- Zollner A (2000) Möglichkeiten und Grenzen der organischen Düngung mit Biosol zur Unterstützung der Schutzwaldsanierung. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, Abschlußbericht, unveröffentlicht.
- Zöttl H (1965) Zur Entwicklung der Rendzinen in der subalpinen Stufe - 2. Chemisch-biologische Dynamik. Zeitschrift für Pflanzenernährung und Bodenkunde 110, S 115-134.

TEIL B: Liste der Publikationen

Die Arbeit basiert zum Großteil auf den vier nachfolgenden, von begutachteten Fachzeitschriften gedruckten, angenommenen oder bei diesen eingereichten Publikationen. In der Synthese (Teil A) wird auf diese mit der entsprechenden römischen Ziffer verwiesen:

Publikation I

Baier R, Ettl R, Hahn C, Göttlein A (2005) Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) seedlings on different seedbeds of the Bavarian Limestone Alps – a bioassay (*Annales of Forest Science*; zur Publikation angenommen).

Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings on different seedbeds in the Bavarian Limestone Alps – a bioassay

Roland Baier^{1,*}, Rasmus Ettl¹, Christoph Hahn², and Axel Göttlein¹

Authors addresses:

Roland Baier, Rasmus Ettl, and Axel Göttlein:

¹Technische Universität München, Department of Ecology, Forest Nutrition and Water Resources, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, Germany.

Christoph Hahn:

²Ludwig-Maximilians-Universität München, Faculty of Biology, Department of Biology I, Mycological Biodiversity, Menzingerstr. 67, D-80638 Munich, Germany

***Corresponding author:**

Roland Baier, Fachgebiet Waldernährung und Wasserhaushalt, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, Germany, Phone: +49-(0)8161-71-4733, Fax: +49-(0)8161-714748,
e-mail: baierr@forst.tu-muenchen.de

Abstract

The development and nutrition of Norway spruce seedlings growing under controlled conditions in three different seedbed types (mineral Ah horizon, organic layer, highly decayed dead wood) obtained from two protective forest sites in the Bavarian Limestone Alps was investigated for one growing season. The seedlings showed clear responses to the three natural seedbed types in biomass development and nutritional status. Their biomass was significantly lower in mineral soils and organic layers as compared to decayed dead wood. The seedlings in organic and in decayed wood substrates had significantly higher contents of N, P, K, Mn, Zn (only decayed wood), and more balanced nutrient relations as compared to the seedlings grown in mineral soils. It was indicated that the acid organic layers and highly decayed dead wood represents a good seedbed for spruce natural regeneration, especially in regard to the impaired nutrient availability on alkaline dolomite sites in the Bavarian Limestone Alps.

Picea abies / decayed woody debris / organic layer / mineral soil / seedbed

1. INTRODUCTION

Germination, survival, and growth of seedlings depends on “safe sites” [31]. Site conditions like e.g. temperature, moisture, pathogenic fungi, or light are important factors for Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedling development in natural forests [5, 14]. It has recently been shown that the recruitment of a new spruce generation strongly depends on the quality of the seedbed [42, 15, 14]. This applies in particular for spruce, because spruce is a species with small seeds and therefore is more substrate-restricted than other tree species [26, 34].

The centre of the geographical extension of Norway spruce is located in nutrient poor, infertile environments, and spruce grows typically under acid soil conditions with thick organic layers [46]. Mountain forests of the Bavarian Limestone Alps are characterised by a highly heterogeneous forest floor [23]. Baier et al. [9] found that the spatial distribution of spruce saplings in those forests was not random and varied among different microsite types. In addition, young, naturally regenerated Norway spruces on thick humus layers exhibited a better nutrition status than trees growing on shallow mineral soils without humus layers [7].

Potential seedbed substrates (e.g. organic layer, mineral soil, or coarse woody debris/nurse logs) are highly differentiated in physical (e.g. water storage capacity) and chemical properties. These differences in soil chemistry and plant nutrient availability are of great importance for seedling biomass responses [17, 41]. Higher nutrient concentrations in spruce seedlings have been attributed to improved growth in the field, which indicates the importance of ade

quate nutrient supply to maintain physiological activity and growth [27]. However, the regeneration ecology of spruce on decayed wood, in particular with regard to the benefits of decayed wood on spruce nutrition is insufficiently known [15, 22]. Furthermore, the positive properties of humus layers on seedling establishment of spruce are at the moment not fully understood [29, 30].

Increased understanding about the relationship between chemical properties of mineral soil, organic layer, and decayed woody debris on the one hand and the development and nutrition of Norway spruce seedlings on the other may have practical applications for the improvement of future methods of natural or artificial regeneration. To elucidate this relationship, we established a bioassay with Norway spruce seedlings growing for one growing season under controlled conditions on fresh, undisturbed seedbed samples. The spruce seedlings were analysed for biomass, mycorrhization, and nutrient content. This study therefore aims at analysing the influence of the three most common seedbeds in mountainous forests on Norway spruce seedling biomass development, and nutrition.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. Study sites and soil substrate sampling

Table I. Characteristics of the two study sites “Rottauer Alm“ and “Fischbachkopf” (¹)according to German soil classification; ²)according to FAO soil classification; ³)according to Ewald 1997).

	Rottauer Alm	Fischbachkopf
Sea level/exposition/location/ inclination	1,100m a.s.l./south exposed/47°48'00"N, 12°22'30"O/25°	1,350m a.s.l./south exposed/47°31'04"N, 11°20'54"O/25°-35°
Average annual temperature	4.8°C	2.5°C
Average annual precipitation	1,900mm	2,150mm
Bedrock	dolomite	
Soils	Rendzina, Tangelhumus ¹ rendzic leptosols, eutric leptosols ²)	
Potentially natural vegetation	Moderately dry, mixed mountain forest <i>Aposerido-Fagetum caricetosum albae</i> ³)	Degraded moderately fresh, mixed mountain forest <i>Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae</i> ³)
Forest stand	Age: 160 – 220 years; low canopy density; tree composition: 82 % <i>Picea abies</i> , 11 <i>Abies alba</i> , and 7 % <i>Sorbus aria</i> ; sparse natural regeneration status: protective forest	Age: 150 – 300 years; low canopy density; tree composition: 100 % <i>Picea abies</i> , sparse natural regeneration status: protective forest
Stand history	Former clear cuts and impact of grazing	

Samples of organic layers, mineral soils, and highly decayed coarse woody debris were taken from two, southern exposed mountainous (1100-1350 m a.s.l.) protective forests “Rottauer Alm” and “Fischbachkopf” (*table 1*). Stand structure, management and utilisation history (former wood pasture), soils, and the forest floor represented typical situations for reforestation sites in the Bavarian Alps. The pasture woodlands were characterised by a low tree density, evident by large canopy openings, sparse dead wood, and a highly heterogeneous thickness of the organic layer. The spruce dominated, steep mountain slopes were located on *Aposerido-Fagetum* forest sites [23]. All soils were derived from dolomite ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$), a very pure (low clay mineral content) sediment, with a porous bedrock [11]. The soils belonged to the type “Rendzina” (according to the German soil classification; [6]) or alternatively to the type rendzic leptosols (according to the FAO classification; [18]). In addition, thick humus layers “Tangelhumus” or eutric leptosols (>15cm up to 35cm, mainly built up from spruce litter) were found protected near old trees or stumps. Mineral soils with thin “mull-humus” layer (up to 1 cm, only fresh litter of gramineous and herbaceous plants) or bare mineral soil without any organic layer appeared in large canopy gaps (see also [9]).

Within an area of about one hectare per site, 14 randomly distributed samples of organic layers and mineral soils were collected in May 2003. Organic layers were taken approximately 50 cm apart from the stems of old spruces. Mineral soil samples were collected in the centre of wide canopy gaps. The organic layers (abbreviation: organic) included the horizons L (=litter), Of (=fermentation), and Oh (=humification), the mineral substrate (abbreviation: mineral) consisted of Ah (=upper mineral soil, rich in humus) horizons without any organic layer [6]. As a result of intensive historic forest utilisation, decayed coarse woody debris (abbreviation: decayed wood) was exceedingly scarce. To obtain data for dead wood, we collected 7 samples within the two study sites from highly decayed coarse spruce logs (decay class V, [48]). Accumulated litter on logs influences seedling growth [30]. Therefore, we paid attention to sample pure dead wood without any litter on the logs.

All substrate samples were collected in duplicate: One undisturbed fresh sample as growing substrate for spruce seedlings, and close-by, one sample for chemical analysis. A substrate cube according to the size of a polyethylene pot (103 mm long x 103 mm wide x 64 mm deep) was carefully cut out with a knife. Thereafter, the fresh samples were packed at once into the pots which had five small perforations for water drainage. All 63 fresh soil samples (28 mineral, 28 organic, 7 decayed wood) were stored in a fridge at 5°C until germinated spruce seeds were potted. The soil samples for chemical analyses were taken with a soil coring frame (10 cm x 10 cm x 10 cm) and filled into plastic bags.

2.2. Soil processing and soil chemistry

The 63 samples for chemical analyses were dried at 45°C for 5 days and sieved through a 2 mm sieve. An aliquot of the mixed sample was milled. Soil pH was measured in 1 M KCl, using a Hamilton glass electrode [12]. C and N were analysed according to the Dumas-method after complete oxidative combustion with the CHN-analyser LECO CHN-1000. Inorganic C (from all samples with a pH >6.2) derived from carbonates was detected by a Scheibler equipment using 10% HCl-solution [45]. Total element contents of P, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu, and Zn were measured after HNO₃ digestion [12] by a ICP-IES (Perkin Elmer Optima 3000).

The cations Ca, Mg, K, Na, Fe, and Mn of all three substrates were extracted with 1 M NH₄Cl for 2 h on a rotation shaker [12, 40]. The slightly acid NH₄Cl solution increases Ca and Mg concentration in alkaline mineral soils by dissolving carbonates [12]. Thus, cation exchange capacity and base saturation, which were of minor importance for this study, were not calculated. Potassium, which was of major interest for our survey, however, is extracted with this method in the same comparable extent for acid organic samples as for alkaline mineral soils.

“Plant available” phosphorus was determined for all samples with 1% citric acid extraction [45]. It has to be considered, that with this method plant available P could be slightly overestimated in alkaline soils by dissolving Ca-phosphates. All elemental concentrations in the extracts were measured by a ICP-IES (Perkin Elmer Optima 3000).

2.3. Plant growing conditions

We used Norway spruce seeds of the provenience “No. 840 29, Bavarian Limestone Alps, altitude range 900-1,300m a.s.l.”. At 12-05-03, seeds were watered for 8 h until swelling and then placed on moist vermiculite for germination. Once the radicle reached 1 cm length (after three days), the seeds were cleaned with de-ionised water. Then, 50 germinated spruce seeds were evenly planted into the polyethylene pots with the undisturbed fresh growing media. The pots were placed in a laboratory room with daylight and with a constant temperature of 20°C. The pots were watered three times a week to keep substrates moist.

2.4. Plant biomass and chemical analysis

At the beginning of October, after almost four and a half months of growing, 35 seedlings of each pot were harvested for plant analysis. About 15 seedlings were left in the pot for mycorrhizal analysis. Seedlings were carefully removed from the pot, and roots were cleaned with de-ionised water. Then, primary needles, shoots, and roots of the seedlings were separated using a scalpel, and the three parts were pooled for each pot to obtain adequate plant material for analysis. Total root length and the number of forks per root were measured using the soft

ware package WinRhizoTM (Version 4b, Regent Instruments Inc., Canada). All pooled parts were dried at 45°C for five days, weighed, and the average dry biomass per seedling was calculated. Thereafter, needles, shoots, and roots were ground in a mill for elemental analysis. Total C and N were analysed with the CHN-analyser LECO CHN-1000. Total element concentrations of P, Ca, Mg, K, Fe, Mn, Cu, and Zn were analysed after HNO₃ digestion by a ICP-IES (Perkin Elmer Optima 3000).

2.5. Sampling and identification of ectomycorrhizae (ECM)

In mid of October 2003, the 15 remaining seedlings of each pot were harvested for mycorrhizal analysis. The pots were emptied, substrate samples were soaked in water (24h, 5°C), and afterwards the roots were carefully removed, cleaned with the aid of a dissecting microscope (Leica, Wild M5) [2], and were fixed as a specimen in FEA (formaldehyde-ethanol-acetic acid solution). All root tips (only living root tips occurred) of the pooled samples were counted and the total abundance of their ectomycorrhizal morphotypes was determined with the aid of the dissecting microscope [1]. For differentiation of the morphotypes into anamorphs, mantle-, hyphae-, and rhizomorph preparations were carried out to identify the ECM if possible, at the genus or even at the species level. This was done with a light microscope (Leica, Dialux 22) (see also Agerer [2]). Rhizomorph preparations were used particularly in regard to distinguish long-distance types and medium-distance types [4]. In a following step, ECM were classified into groups of exploration types [3,4]. The following characteristics were calculated: The total number of mycorrhizal root tips per root, the absolute morphotype/species/exploration type abundance per root (defined as number of ECM of each type per root), the relative morphotype/species/exploration type abundance per root (defined as number of ECM of each morphotype/species and exploration type per total number of mycorrhizal root tips [%]), and the degree of mycorrhization (defined as total number of ECM root tips per total number of root tips [%]).

2.6. Statistical analysis

First of all, we tested normal distribution within the dataset with the Shapiro-Wilk-Test and homogeneity of variance with the Bartlett-Test [39]. Due to differences in the homogeneity of variance and deviance from normal distribution within the samples, the non-parametric Mann-Whitney-U-Test was used to prove significant differences of the three substrate types among the two study sites, as well as among the seedlings grown on them in a pairwise comparison. Due to non-significant differences among the samples, the three substrates obtained from the two sites were pooled together. Then, we analysed differences of chemical properties, of biomass, and of mycorrhization or of elemental characteristics of the seedlings grown in the three

substrates with univariate statistical methods. Therefore, the non-parametric Kruskal-Wallis-H-test (software package SPSS 12.0 for Windows, SPSS Inc.) was used to prove significant differences of the three types. If significant differences among the three types occurred, a multiple comparison was carried out with the non-parametric Nemenyi-test (software package STATeasy 2000 for Windows, Lozan Inc.) to identify the significantly different types [39]. These tests are adapted to unequal allocated data sets and offered therefore an appropriate analysis of our three types with 7 dead wood, 22 mineral soil, and 28 organic layer samples [39]. To investigate dependencies between chemical properties of substrates and nutrient contents in seedlings, the parameter free Spearman rank correlation analysis was carried out with SPSS 12.0 [39].

3. RESULTS

3.1. Soil substrate properties

From the initially 63 samples, 6 samples of the mineral soil substrates had to be excluded after soil analyses due to exceeding high humus contents for Ah horizons, proving these samples to be transition-horizons to organic layers [6]. Compared to rendzic leptosols in lowland ecosystems, mean contents of organic C (C_{org}) of 183mg/g in mineral Ah horizons were still high and accordingly the bulk density was low. However, these properties are typical for soils of the Bavarian Alps derived from dolomite (*table II*).

Table II. Mean values of selected physical and chemical characteristics of the soil substrates (C_{org} =organic C; values within columns followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$).

soil substrate	<i>n</i>	bulk density [g/cm ³]	pH range [KCl]	mean pH [KCl]	C_{org} [mg/g]	C:N ratio
mineral	22	0.32 a	6.6-7.3	6.8 a	183 c	21 c
organic	28	0.17 b	2.9-6.2	4.3 b	429 b	25 b
decayed wood	7	0.13 b	3.5-4.1	3.7 b	468 a	48 a

With pH values of 6.6-7.3, the mineral substrates were moderately acidic to moderately basic and within the range of carbonate buffers. Organic layers and highly decayed dead wood had a low bulk density and showed accentuated acidic pH values. C:N ratios were low in mineral soils, increased significantly in organic layers, and in the dead wood.

Except for N, all mean elemental concentrations and, as a result of the higher bulk density, mean elemental stocks per soil volume were highest in mineral soils (*table III*).

Table III. Mean values of total element concentrations ([mg/g]) and total element soil stocks ([mg/cm³]) of the substrates studied (values within columns followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$).

soil substrate	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu	Zn
element concentrations [mg/g]									
mineral	9,7 b	0,72 a	3,84 a	107,3 a	54,8 a	13,420 a	0,348 a	0,009 a	0,095 a
organic	17,6 a	0,60 b	0,95 b	26,6 b	5,9 b	3,626 b	0,068 b	0,009 a	0,075 a
decayed wood	10,2 b	0,40 c	1,07 b	28,0 b	12,7 b	1,961 c	0,060 b	0,008 a	0,079 a
element soil stocks [mg/cm ³]									
mineral	3,1 a	0,23 a	1,31 a	33,0 a	17,0 a	4,714 a	0,129 a	0,003 a	0,031 a
organic	2,9 b	0,11 b	0,15 b	4,3 b	0,9 b	0,581 b	0,011 b	0,002 b	0,015 b
decayed wood	1,4 c	0,05 c	0,14 b	3,5 b	1,6 b	0,244 c	0,008 b	0,001 b	0,010 b

In contrast, N concentration was highest in organic substrates. Unexpected were the high contents of N and of K in dead wood.

Table IV shows mean values of NH₄Cl-extractable elements. Extractable Ca and Mg concentrations and soil stocks decreased significantly from mineral soils and organic layers to decayed wood. Because dolomite is the soil forming bedrock, the concentration of extractable Mg was high in mineral and organic substrates. In contrast to these elements, extractable K concentrations increased significantly from mineral soil to organic layers, and even more to dead wood. Consequently, the ratio of Ca and Mg to K decreased significantly by a factor of about 6, respectively. Furthermore, the mean stocks of extractable K were highest in decayed wood. Similarly to the extractable K concentrations, the citric acid-extractable P concentrations increased significantly from mineral soil to organic layers and dead wood.

The soil stocks of extractable P were highest in organic substrates, followed by dead wood and decreased significantly in mineral Ah horizons. Thus, high pH values were accompanied in mineral soils by high (Ca+Mg)/K ratios, high soil stocks of total N and P, but with low concentrations of extractable P and K.

Table IV. Mean values of extractable cations (NH₄Cl-extraction), (Ca+Mg) : K ratio, and plant available P (citric acid-extraction) and stocks of extractable nutrients (values within columns followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$).

soil substrate	Ca	Mg	K	Fe	Mn	(Ca+Mg) : K	P
	NH ₄ Cl-extraction [$\mu\text{mol IE/g}$]					ratio	citric acid-extraction [mg/g]
mineral	368.84 <i>a</i>	155.63 <i>a</i>	3.61 <i>c</i>	0.04 <i>b</i>	0.47 <i>a</i>	145.67 <i>a</i>	0.026 <i>b</i>
organic	385.61 <i>a</i>	119.55 <i>b</i>	5.62 <i>b</i>	0.13 <i>a</i>	0.53 <i>a</i>	89.87 <i>b</i>	0.084 <i>a</i>
decayed wood	183.79 <i>b</i>	40.19 <i>c</i>	9.73 <i>a</i>	0.09 <i>b</i>	0.82 <i>a</i>	23.09 <i>c</i>	0.092 <i>a</i>
	extractable element stocks [$\mu\text{mol IE/cm}^3$]					extractable P stocks [mg/cm^3]	
mineral	116.74 <i>a</i>	49.29 <i>a</i>	1.21 <i>a</i>	0.01 <i>b</i>	0.17 <i>a</i>	-	0.010 <i>b</i>
organic	69.53 <i>b</i>	19.77 <i>b</i>	1.06 <i>b</i>	0.02 <i>a</i>	0.12 <i>b</i>	-	0.014 <i>a</i>
decayed wood	23.63 <i>c</i>	5.32 <i>c</i>	1.28 <i>a</i>	0.01 <i>b</i>	0.11 <i>b</i>	-	0.012 <i>a</i>

3.2. Relationship between growing substrate, biomass development, and mycorrhization

Figure 1. Mean values of root, shoot, and needle weights added up to total weights of seedlings in dependence on the growing substrate (different letters in plant tissues and above total weights mark significantly different values ($p \leq 0.05$) between substrates).

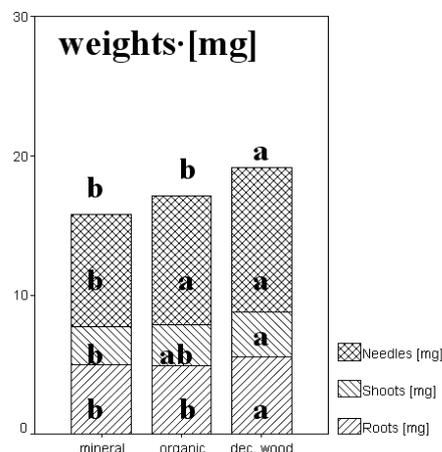


Figure 1 illustrates the development of biomass for the plant components root, shoot, and needle, and for whole seedlings after the first growing season. Our results demonstrated that the seedling biomass was significantly lower in mineral soils (15.92 mg) and in organic layers (16.77 mg) as compared to decayed dead wood (19.72 mg). Seedlings growing in decayed dead wood had the highest root weight within all three tested soil substrates and significantly higher values of needle and shoot weights than seedlings in mineral soils. Also the weights of spruce needles in organic substrates were significantly higher than for seedlings grown in mineral soil substrates. Seedlings in decayed wood furthermore had the significantly highest root length, as well as the highest number of root tips and forks per root (table V).

Table V. Selected root characteristics and root:(shoot+needle) ratio of seedlings originating from the three substrate types (values within columns followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$).

soil substrate	root length [cm]	number of root tips/root	number of forks/root	root/(shoot+needle) ratio
mineral	14.6 b	40 b	42 b	0.47 a
organic	14.3 b	43 b	42 b	0.39 b
decayed wood	19.7 a	64 a	58 a	0.45 ab

Seedlings in organic and mineral soil were not distinguishable for these root characteristics. The root/(shoot+needle) ratio was significantly lower in organic seedbed compared to mineral seedbed, while decayed dead wood was intermediate.

Mean number of mycorrhizal root tips per root was highest in decayed wood, whereas the degree of mycorrhization was very low for all three samples until harvest of the seedlings, but tendentially higher in organic layers. Differences in mycorrhization data were significant for the abundance of ECM types (*table VI*).

We determined the species *Cenococcum geophilum* Fr. (*C.g.*) and distinguished the two *Tomentella*-like morphotypes TOM-01 and TOM-02. As a result of the initiated and thus rudimentary infection of the root tips, numerous morphotypes were indeterminable (indet types). Corresponding to the exploration type classification according to Agerer [3], contact, short-distance, and medium-distance types could be found. The short-distance types were formed by *C.g.* and TOM-02, whereas the morphotype TOM-01 constituted the largest group of medium-distance types. Indet morphotypes belonged with their main proportion to contact types, but as well to the short- and medium-distance exploration types. Viewed on the distribution in soil substrates, *C.g.* and the short-distance types favoured significantly the organic and dead wood substrates. Contact types were significantly more associated with the decayed wood, and medium-distance types with mineral Ah horizons.

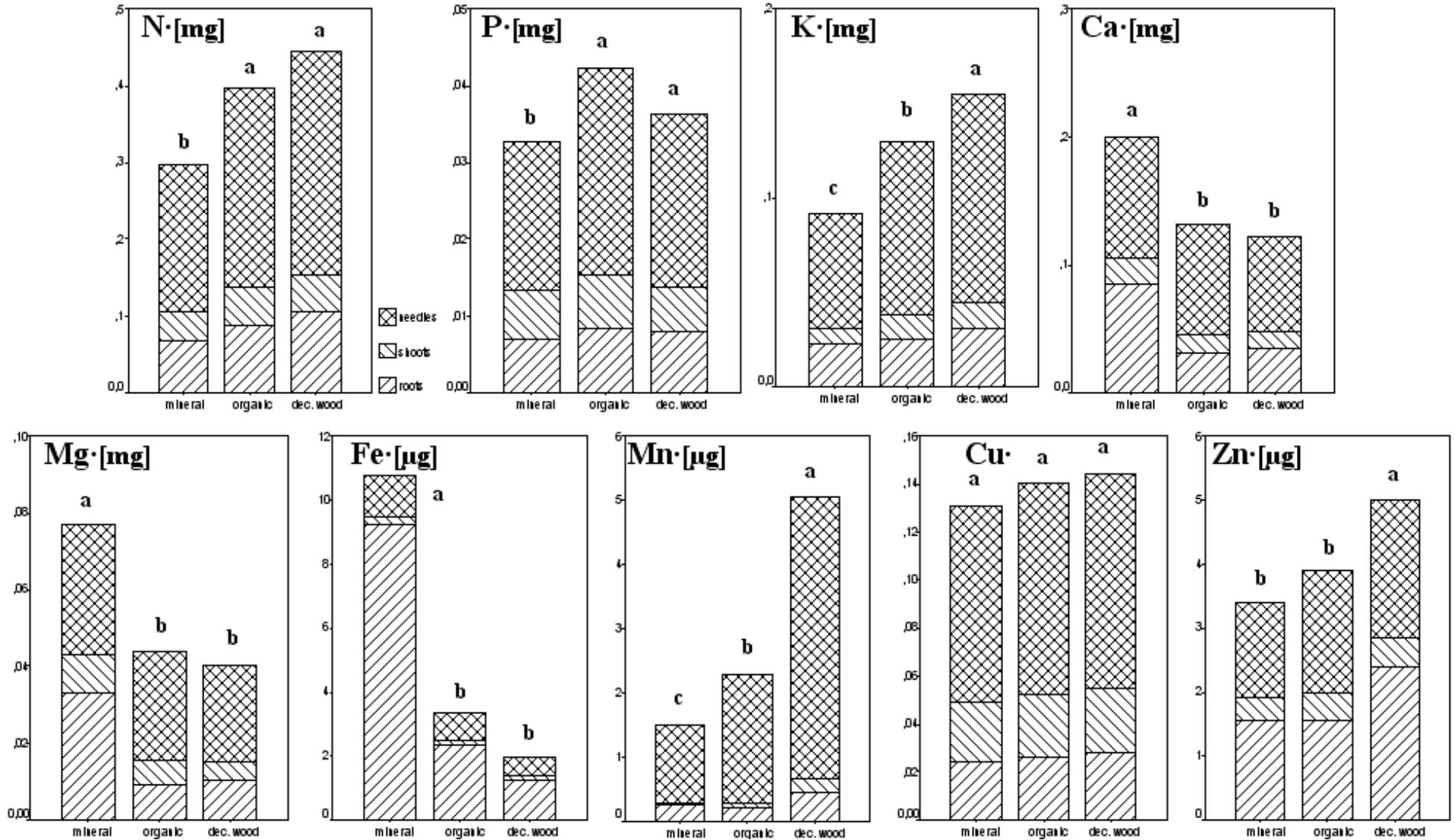
Table VI. Mycorrhizal root tips, degree of mycorrhization, and relative and as well as absolute abundance (in italics) of species, of morphotypes and of exploration types (values within columns followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$).

soil substrate	myc. root tips/root	degree of myc. [%]	abundance of species and morphotypes								abundance of exploration types					
			<i>Cenococcum geophilum</i>		TOM-01		TOM-02		indet morphotypes		short-distance types		medium-distance types		contact types	
			relative [%]	<i>absolute</i>	relative [%]	<i>absolute</i>	relative [%]	<i>absolute</i>	relative [%]	<i>absolute</i>	relative [%]	<i>absolute</i>	relative [%]	<i>absolute</i>	relative [%]	<i>absolute</i>
mineral	5,40 a	14 a	1	<i>0,0 b</i>	72	<i>3,9 a</i>	0	<i>0,0 a</i>	27	<i>1,5 a</i>	4	<i>0,2 b</i>	72	<i>3,9 a</i>	24	<i>1,3 b</i>
organic	7,60 a	17 a	33	<i>2,5 a</i>	26	<i>2,0 ab</i>	10	<i>0,8 a</i>	31	<i>2,4 a</i>	43	<i>3,3 a</i>	36	<i>2,7 ab</i>	21	<i>1,6 b</i>
decayed wood	8,42 a	13 a	53	<i>4,4 a</i>	0	<i>0,0 b</i>	0	<i>0,0 a</i>	47	<i>4,0 a</i>	53	<i>4,4 a</i>	0	<i>0,0 b</i>	47	<i>4,0 a</i>

3.3. Seedling nutrition in relation to chemical properties of the growing substrates

Nutrient partitioning of the total contents of macro- and micro-nutrients at the end of the experiment for seedlings grown in the three tested substrates is shown in *figure 2*. For a couple of elements, similar trends as for biomass were observed. Thus, seedlings in organic and in particular in decayed wood substrates had significantly higher contents of N, P, K, and Mn compared to the seedlings in mineral soils. Also for Zn there were higher contents in organic layers and decayed wood, the latter being significant. For Cu there were no significant differences. In contrast, significantly higher values were observed in seedlings originating from mineral soils for Ca, Mg, and Fe compared to the other two substrates. Remarkable was the contrary total acquisition of Fe and Mn. Furthermore, Fe was preferentially accumulated in roots, while Mn in needles.

Figure 2. Partitioning of total contents of macro- and micro-nutrients in roots, shoots, and needles of the seedlings added up to total contents (pictured are mean values; different letters above total element contents mark significantly different values ($p \leq 0.05$) between substrates)



The nutrient relations in needles were fairly comparable with the nutrient relations in whole seedlings (*table VII*). Comparing the three seedbeds, predominantly unbalanced nutrient relations were observed for seedlings in mineral substrates. For these seedlings, only the N:P ratio was in the range of harmonic nutrition. Although N concentration was low, the high N:K ratio revealed an insufficient nutrition with K in mineral soils. On the other hand, the low ratios of N and K over Ca and Mg documented the excessive supply with Ca and Mg on mineral soils derived from dolomite. In consequence of the low total contents of P in seedlings in decayed wood (*figure 2*), the N:P ratio showed an inadequate P nutrition.

The higher concentrations of N and K, combined with low concentrations of Ca and Mg resulted in ranges of harmonic element relations for N to K, Ca, and Mg as well as for K to Ca, and Mg in needles of seedlings growing in decayed wood and in organic layers. Only the N:K ratio of element contents in whole seedlings in organic layers was slightly unbalanced.

Soil characteristics had varying relevance for seedling nutrition (*table VIII*). Elemental concentrations of N in the substrates was highly correlated with the seedling N content, whereas N stocks in soils were not correlated. The correlation of extractable P concentrations and stocks with the P accumulation in seedlings was high.

Table VII. Element concentration relations in needles and whole plants for seedlings grown in the three substrates (values within columns followed by different letters are significantly different at $p \leq 0.05$; grey shaded: disharmonic relations; *)ranges of harmonic relations according to Hüttl [33]).

element relations	N:P	N:K	N:Ca	N:Mg	K:Ca	K:Mg
range of harmonic element relations*)	6-12	1-3	2-20	8-30	0.8-2.4	2.2-6.4
soil substrate	needles					
mineral	9,7 <i>b</i>	3,2 <i>a</i>	1,9 <i>b</i>	5,7 <i>c</i>	0,6 <i>c</i>	1,8 <i>c</i>
organic	9,5 <i>b</i>	2,8 <i>b</i>	3,0 <i>a</i>	9,2 <i>b</i>	1,1 <i>b</i>	3,2 <i>b</i>
decayed wood	12,9 <i>a</i>	2,6 <i>b</i>	3,9 <i>a</i>	11,6 <i>a</i>	1,5 <i>a</i>	4,4 <i>a</i>
	seedling					
mineral	9,0 <i>b</i>	3,2 <i>a</i>	1,5 <i>b</i>	3,9 <i>b</i>	0,5 <i>c</i>	1,2 <i>c</i>
organic	9,5 <i>b</i>	3,1 <i>a</i>	3,0 <i>a</i>	9,0 <i>a</i>	1,0 <i>b</i>	3,0 <i>b</i>
decayed wood	12,4 <i>a</i>	2,9 <i>a</i>	3,6 <i>a</i>	11,1 <i>a</i>	1,3 <i>a</i>	3,9 <i>a</i>

In contrast, the total P concentration was of minor importance and even for the total soil stocks, negatively correlated with the P nutrition. Similarly to P, the values of K contents in seedlings were correlated with an increasing extractable concentration of this element and negatively correlated with an increasing (Ca+Mg)/K ratio (*tables IV and VIII*). Therefore, the total elemental concentration and stocks of K were of minor relevance for the K nutrition. Ca and Mg in seedlings followed well the high total soil stocks and high extractable concentra

tions and stocks of these elements (*tables III and IV*). A high correlation was obtained for the Fe contents in seedlings and the Fe concentrations in the growing substrate, whereas the extractable nutrient fractions of Fe showed a negative correlation with seedling Fe nutrition. Mn nutrition responded conversely and was negatively correlated with the Mn concentrations and stocks in the substrates. In general, high pH values in the substrate corresponded with low seedling contents of N, P, K, Mn, Cu, and Zn, but with high amounts of Ca, Mg, and Fe.

Table VIII. Rank correlation coefficients matrix (Spearman's ρ) between equivalent total nutrient contents in seedlings and different soil specific nutrient values, and between total nutrient contents in seedlings, (Ca+Mg/K) ratios, and pH (KCl) in soil samples (** $p \leq 0.001$; * $p \leq 0.01$; * $p \leq 0.05$; n.s. = not significant; n.d. = not determined).

<i>soil specific value</i>	Total nutrient contents in seedlings								
	N	P	K	Ca	Mg	Fe	Mn	Cu	Zn
<i>total concentration</i>	0,46 ***	-0,08 <i>n.s.</i>	-0,52 ***	0,55 ***	0,66 ***	0,66 ***	-0,47 ***	0,13 <i>n.s.</i>	-0,05 <i>n.s.</i>
<i>total element stocks</i>	-0,06 <i>n.s.</i>	-0,22 *	-0,40 ***	0,60 ***	0,70 ***	0,60 ***	-0,44 ***	0,06 <i>n.s.</i>	0,00 <i>n.s.</i>
<i>extractable concentrations</i>	n.d. -	0,58 ***	0,51 ***	0,34 **	0,57 ***	-0,42 ***	-0,02 <i>n.s.</i>	n.d. -	n.d. -
<i>extractable element stocks</i>	n.d. -	0,51 ***	0,18 <i>n.s.</i>	0,60 ***	0,72 ***	-0,23 *	-0,12 <i>n.s.</i>	n.d. -	n.d. -
<i>extractable (Ca+Mg)/K</i>	-0,55 ***	-0,27 *	-0,53 ***	0,39 ***	0,22 *	0,26 *	-0,51 ***	-0,33 **	-0,30 **
<i>pH [KCl]</i>	-0,77 ***	-0,47 ***	-0,70 ***	0,64 ***	0,62 ***	0,60 ***	-0,70 ***	-0,24 *	-0,37 ***

4. DISCUSSION

The biomass development and nutrition of seedlings in their first growing season was strongly related to the natural seedbed substrates (*figures 1 and 2*). Our data suggest, that differences in growth of the seedlings were caused by the substrate specific availability of nutritional elements.

High pH values and low soil moisture contents are the main environmental factors which impair nutrient mobility in calcareous soils [41]. Major nutritional constraints on shallow dolomite soils of the Bavarian-Tyrolian Limestone Alps are known for N, P, K, Fe, and Mn for spruce saplings as well as for adult spruce trees [7, 24, 28, 32, 53]. The shallow rendzic leptosols (rendzinas) derived from dolomite are especially characterised by the dominance of Ca and Mg on cation exchange places and therefore by an unbalanced supply with other nutrients [25].

4.1. Soil properties and seedlings responses

The accumulation of thick organic residua uncoupled from the mineral soil horizons leads to altered soil properties, especially acid soil conditions, changing solubility of nutrients, and an decreasing excess of Ca and Mg [41, 43, 44]. Hence, on dolomite sites the availability and uptake mechanisms of other nutrients than Ca and Mg highly depend on the accumulation of the organic layer [25]. In addition, downed decayed woody debris is, not for our human influenced study sites but in near to natural mountainous forests of the Bavarian Limestone Alps, an other typical structural element on the forest floor [9]. In general, the progressing decay of dead wood is accompanied by the loss of density and increasing nutrient concentrations for N, P, and K [38]. Nitrogen increases in logs due to the activity of asymbiotic nitrogen-fixing bacteria and wood-decaying fungi [38]. The nitrogen fixation rate increases with decay and moisture content of dead wood [16]. In addition to soil chemistry, the water storage capacity of organic layers and highly decayed dead wood is higher than in mineral soils, and nearly comparable to peat [13, 22, 49].

Although N contents in mineral soils were as high as in dead wood, and C:N ratios were low, N availability seems quite different from dead wood substrates. In Ah horizons of rendzic leptosols, N is mainly organically bound N in stable Ca-humic compounds [41]. As a result of the reduced mineralization of stable N in Ah horizons, the N availability is low [43]. In our case, seedlings in the organic substrates and dead wood had the highest N contents. The organic layer is considered to be the most important site of mineralisation processes and nitrogen mobilisation [47]. Hence, the higher N availability of the organic layer might result from

an enhanced N mineralization in fresh organic material with higher N contents [44]. Astonishing were the high contents of N in seedlings growing in dead wood. We speculate that nitrogen fixation was high due to a high moisture content in the highly decayed woody substrate. The high water storage capacity of dead wood in combination with a high amount of released, available N by bacteria would be able to explain the high N contents in spruce seedlings. However, until now the proportion of fixed nitrogen in coarse woody debris and the loss by vegetation uptake is unknown [16].

K does not strongly compete for binding sites compared to divalent cations e.g. Ca and Mg which have a higher affinity to cation exchange sites [41, 44]. High Ca and Mg contents in soils result in ion-antagonism with K [35, 43, 53]. Thus, with increasing extractable (Ca+Mg)/K ratio in mineral soils, acquisition of K by seedlings decreased (*table VIII*). Our data revealed that the acid dead wood had high amounts of extractable K, but low amounts of Ca and Mg (*table IV*). Therefore, as a result of the reduced ion antagonism seedlings on dead wood showed an improved potassium uptake as compared to mineral soil horizons.

At the same time, Ca-phosphates in mineral horizons are difficult to dissolve and hence result in low plant available P in alkaline soil [44]. Hence, high total soils stocks of P were of minor relevance for P acquisition by seedlings compared to extractable P concentrations and soil stocks (*table VIII*). Therefore, the plant available P was not overestimated by the citric acid solution and our soil extraction method was efficient enough to explain the observed variation of P contents within the seedlings.

Noticeable were the contrary contents as well as concentrations in plant tissues of Fe and Mn (*figure 2*). In general, the availability of Fe and Mn depends on the pH-value, the presence of chelating compounds, and redox conditions [41]. According to Baumeister and Ernst [10], Fe is characterised by a low mobility in plant tissues and by high concentrations in the roots. In alkaline soils with a high organic matter content, Fe availability to roots might be enhanced by high concentrations of organic Fe chelates, but high concentrations of HCO_3^- may affect translocation from the root to the needles by high pH values in the root cells [41, 44]. Mn deficiency is common on well-aerated rendzic leptosols, because the solubility of Mn^{2+} decreases with increasing pH and high levels of CaCO_3 due to the precipitation of Mn calcite [41]. Therefore, the Mn availability increases in the acid organic and dead wood substrates compared to mineral Ah horizons due to lower pH-values and probably by longer periods with anaerobic microsites in this substrates. The Mn deficiency in spruce stands might therefore decrease with an increasing organic matter build-up during stand development [36]. In summary, our results were in accordance with other findings in the Bavarian Limestone Alps,

showing that Mn deficiency on shallow alkaline sites occurs more often than Fe deficiency [7, 36].

The solubility of inorganic zinc decreases with increasing pH and decreasing organic matter content [41]. This accounts for the fact that we found highest Zn contents in seedlings in dead wood. Similarly, Baier [7] found higher Zn concentrations in needles of spruce saplings growing on eutric leptosols compared to spruces on rendzic leptosols. Cu acquisition by plants is only slightly related to soil pH [44], hence Cu contents of seedlings in all three substrates varied only slightly.

The values of elemental concentrations in the primary needles (data not shown) were at least twice as high as compared to the nutrient thresholds for needles of adult spruce trees and therefore were deemed to be inappropriate to classify the nutritional status of seedlings. Nutrient relations are more constant in plant tissues and of importance for physiological processes [33]. Hence, we used this approved parameter for macro-nutrients as indicator to evaluate the nutritional status of the seedlings (*table 7*). In mineral soil the surplus of Ca and Mg resulted in a disharmonic nutrition as indicated by unfavourable nutrient relations. For seedlings originating from mineral soil Ca and Mg contents were highest in roots as compared to needles. This might be an indication that these seedlings attempt to avoid an excess supply with Ca and Mg by storing the surplus in roots. According to Marschner [41], in needles of spruces growing on rendzic leptosols more than 90% of Mg is water soluble, but 90% of Ca is oxalate-bound Ca. Therefore, an oversupply with Mg might be more harmful than a surplus of Ca. Until now however, these special nutritional features on Mg rich dolomite sites are not well understood [41].

4.2. Mycorrhization of the seedlings

The extramatrical mycelia of ECM radiating into the soil act as a transport system and increase the exploited soil volume [47]. We used the “exploration types“ according to Agerer [3] that distinguish the extramatrical mycelia systems of ECM with regard to density, organization and reach, assuming that they represent distinct ecophysiological strategies, e.g. for nutrient acquisition. Tedersoo et al. [50] demonstrated a clear preference of individual ECM fungi for different substrate qualities. We found significantly more mycorrhizal root tips of *Cenococcum geophilum* and of short-distance types in the organic substrates and in dead wood as compared to mineral Ah horizons. By contrast, the Ah horizons were dominated by medium-distance and contact types (*table VI*). These results are in accordance with the vertical distribution of different exploration types in the organic layer and the mineral soil under a

young spruce stand of the Bavarian Limestone Alps [8]. The contact types, due to their smooth surface, are well equipped to explore the substrate in Ah soil horizons with its narrow pores. The same might be true for the heterogeneous dead wood. Here, loose material adequate for short-distance types alternates with woody residua of higher compaction as potential niche for contact types. Thus, the quality of the growing media might have an important effect on the ECM fungi community [20, 51]. With respect to differences in specific enzymes of ECM exploration types to release and transport nutrients [3], the spatial niche differentiation of spruce ECM fungi between typical substrates of mountainous forests, is likely to be of importance for spruce nutrition. The inoculum potential of soils is influenced by the time span between the possibility to colonise a new seedling and the persistence of ECM fungi in soils and/or the species-specific colonisation strategies [47]. A study of Egli et al. [21] showed that ten years after a windthrow event the number of infective ECM fungi had decreased significantly. The high number of young and indeterminable morphotypes made it impossible to judge if the same reduction of species richness applies for mineral soil substrates originating from the centre of wide canopy openings distant from trees. On the other hand, *Cenococcum geophilum* is characterised by the persistence of sclerotia in soil [19] and by associations in this ecosystem with herbaceous plants as host such as *Polygonum viviparum* [47]. Hence, *Cenococcum geophilum* might have pioneering capabilities to colonise seedlings very effectively, it has been shown that this species appears to be very competitive in organic layers [8].

4.3. Seedbed qualities of the studied substrates

Compared to mineral soils with their adverse soil conditions, the organic layers and dead wood might have advantages for spruce nutrition and growth. Thick litter accumulations on the forest floor are often viewed as detrimental to conifer seedling survival because they are prone to drying and prevent the root systems of the seedlings from quickly reaching mineral soil [14]. However, Hanssen [29] found a positive influence of increasing humus thickness on regeneration of spruce. We suggest that due to enhanced nutrient availability and higher water storage capacity, dead wood and organic layers represent a good seedbed for naturally regenerating spruce in mountainous forests of the Bavarian Limestone Alps. Seedlings on these substrates are characterised by a higher biomass, by longer roots (for dead wood), and exhibited a better as well as more balanced nutrient supply. In addition, nutrient acquisition respectively nutrient concentrations in young plant tissues of these substrates were higher and therefore increases the rate of dry matter build-up [10]. These results are in accordance with Baier et al. [9], who found that naturally-regenerated spruce saplings preferably occurred more of

ten clustered on dead wood and around hindrances with thick humus layers whereas spruces on exposed mineral soil without organic layers were scarce. The role of organic layers for spruce nutrition on alkaline dolomite sites is underlined by the spatial distribution of fine roots in soils. Baier [7] found the highest proportion of fine roots in the organic layer (about 70-75%). In contrast, Wittkopf [52] found only 20% of the fine roots in the organic layers of an acid soil derived from silicate.

5. CONCLUSION

Near-to-nature mountainous forests of the vegetation type *Aposerido-Fagetum* are characterised by a great variation in humus forms and microsites [23]. Former wood pasture and clear cuts on these steep mountain slopes with shallow mineral soils led to nutrient losses, organic layer decrease, and low amounts of coarse woody debris [32, 37]. To promote natural regeneration and the growth of planted seedlings on dry, south exposed dolomite sites formerly altered by human activities, we recommend the enhancement of the amount of dead wood and the establishment of thick organic layers. In near-to-nature forest ecosystems, coarse woody debris plays a minor role in the nutrient cycles compared with other aboveground litter [38]. But under the site conditions mentioned above, highly decayed coarse woody debris is important for retaining moisture and in the long run for soil organic matter build-up. In addition, dead wood provides microsites that enhance the early establishment of spruce natural regeneration [9].

Acknowledgements: The project B63 “Nutrition of Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) on dolomite sites of the Bavarian Limestone Alps” was financed by the Bavarian Ministry of Forestry and Agriculture. The authors would like to thank Fernando Sirera Sirera and Manuela Dörhöfer for root and seedling preparation and excellent laboratory measurements. The authors would like to thank Dr. Helmut Blaschke for his advises in seed treatment and PD Dr. Jörg Prietzel for his useful editorial comments. Last but not least the authors wishes to thank MSc. Mr. Jared David May for the language editing of the manuscript.

REFERENCES

- [1] Agerer R., Colour Atlas of Ectomycorrhizae, Einhorn, Schwäbisch Gmünd, 1987-2002.
- [2] Agerer R., Characterisation of Ectomycorrhiza, in: Norris J.R., Read D.J., Varma A.K. (Ed.), Techniques for the Study of Mycorrhiza, Methods in Microbiology 23, Academic Press, London, 1991, pp. 26-73.

- [3] Agerer R., Exploration types of ectomycorrhizae – A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance, *Mycorrhiza* 11 (2001) 107–114.
- [4] Agerer R., A proposal to encode ectomycorrhizae for ecological studies, in: Agerer R. (Ed.), *Colour Atlas of Ectomycorrhizae*, 12th delivery, Einhorn, Schwäbisch Gmünd, 2002, pp. 57i-62i.
- [5] Ammer C., Konkurrenz um Licht – zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald, *Forstl. Forschungsber* 158, München, 1996.
- [6] Arbeitsgruppe Boden, *Bodenkundliche Kartieranleitung*, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1994.
- [7] Baier R., Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte (*Picea abies* L. [Karst.]) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen – Ergebnisse eines Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen, *Schweiz. Z. Forstwes.* 155 (9) (2004) 378-391.
- [8] Baier R., Ingenhaag J., Blaschke H., Göttlein A., Agerer R., Community structure, vertical distribution in soil horizons, and exploration types of ectomycorrhizae in a young, planted Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) stand of the Bavarian Limestone Alps, (2005, submitted).
- [9] Baier R., Meyer J., Göttlein A., Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) saplings on moderately dry dolomite sites of the Bavarian Limestone Alps, *Eur J For Res*, (2005, accepted).
- [10] Baumeister W., Ernst W., *Mineralstoffe und Pflanzenwachstum*, Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 1978.
- [11] Bayerisches Geologisches Landesamt, *Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500 000*, Bayerisches Geologisches Landesamt, München, 1981.
- [12] BMELF [Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, Ed.], *Bundesweite Bodenzustandserfassung im Wald – Arbeitsanleitung*, BMLF, Bonn, 1990.
- [13] Bochter R., Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten - Beitrag zu Genese, Ökologie und Systematik, *Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte* 6, 1984.

- [14] Brang P., Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps, *Can. J. For. Res.* 28 (1998) 626-639.
- [15] Brang P., Moran J., Puttonen P., Vyse A., Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs, *Forestry Chronicle* 79 (2) (2003) 273-279.
- [16] Brunner A., Kimmins J.P., Nitrogen fixation in coarse woody debris of *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* forests on northern Vancouver Island, *Can. J. For. Res.* 33 (2003) 1670-1682.
- [17] Brunner I., Rigling D., Egli S., Blaser P., Response of Norway spruce seedlings in relation to chemical properties of forest soils, *For. Ecol. Manag.* 116 (1-3) (1999) 71-81.
- [18] Buol S.W., Hole F.D., McCracken R.J., Soutard R.J., Soil genesis and classification, Iowa State University Press, Ames, 1997.
- [19] Cairney J.W.G., Chambers S.M. (Ed.), Ectomycorrhizal fungi: key genera in profile, Springer, Berlin, 1999.
- [20] Dahlberg A., Community ecology of ectomycorrhizal fungi: an advancing interdisciplinary field, *New Phytol.* 150 (2001) 555-562.
- [21] Egli S., Peter M., Falcato S., Dynamics of ectomycorrhizal fungi after windthrow, *For. Snow Landsc. Res* 77 (1/2) (2002) 81-88.
- [22] Eichrodt R., Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Beiheft Schweiz. Z. Forstw. 45, 1969.
- [23] Ewald J., Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortsbindung und Verbreitung, J-Cramer, Berlin, Stuttgart, 1997.
- [24] Flückiger W., Braun S., Revitalisation of an protective forest by fertilisation, *Plant Soil* 168-169 (1995) 481-488.
- [25] Glatzel G., Probleme der Beurteilung der Ernährungssituation von Fichte auf Dolomitmöden, *Mitteilungen d. Öster. Bodenkdl. Ges.* 12 (1968) 14-46.
- [26] Greene D.F., Zasada J.C., Sirois L., Kneeshaw D., Morin H., Charron I., Simard M.J., A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species, *Can. J. For. Res.* 29 (1998) 824-839.

- [27] Grossnickle S.N., Ecophysiology of Northern Spruce Species – The Performance of Planted Seedlings, NRC Research Press, Ottawa, Ontario, Canada, 2000.
- [28] Gulder H.J., Kölbel M., Waldbodeninventur in Bayern, Forstl. Forschungsber. München 132, 1993.
- [29] Hanssen K.H., Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway, For. Ecol. Manag. 180 (2003) 199-213.
- [30] Harmon M.E., The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs, Can. J. For. Res. 17 (1987) 1475-1479.
- [31] Harper J.L., The Population Biology of Plants, Academic Press, New York, 1977.
- [32] Haupolter M., Zustand von Bergwäldern in den nördlichen Kalkalpen Tirols und daraus ableitbare Empfehlungen für eine nachhaltige Bewirtschaftung, PhD-Thesis, Univ. Vienna, 1999.
- [33] Hüttl R.F., Die Blattanalyse als Diagnose- und Monitoringinstrument in Waldökosystemen, Freiburger Bdkdl. Abh. 30 (1992) 31-59.
- [34] Knapp A.K., Smith W.K., Factors influencing understory seedling establishment of engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming, Can. J. Bot. 60 (1982) 2753-2761.
- [35] Krapfenbauer A., Böden aus Dolomit und Serpentin in ihrer Auswirkung auf die Walder-nährung, Cbl. ges. Forstw. 86 (1969) 189-219.
- [36] Kreutzer K., Manganmangel der Fichte (*Picea abies* Karst.) in Süddeutschland, Forst-wiss. Centralbl. 89 (5) (1970) 275-299.
- [37] Laatsch W., Grottenthaler W., Labilität und Sanierung der Hänge in der Alpenregion des Landkreises Miesbach, Bayer. Staatsministerium für Ernährung Landwirtschaft und Forsten, 1973.
- [38] Laiho R., Prescott C.E., Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a syntesis, Can. J. For. Res. 34 (2004) 763-777.
- [39] Lozan J.L., Kausch H., Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler, Wissenschaftliche Auswertungen, Hamburg, 2004.

- [40] Luehr B., Böhmer A., Comparison between percolation and extraction with 1 M NH₄Cl solution to determine the effective cation exchange capacity (CEC_{eff}) of soils, *J. Plant Nutr. Soil Sci.* 163 (2000) 555-557.
- [41] Marschner H., Mineral nutrition of higher plants, Academic Press, London, 1995.
- [42] Mori A., Mizumachi E., Osono T., Doi Y., Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan, *For. Ecol. Manag.* 196 (2004) 287-297.
- [43] Rehfuess K.E., Waldböden, Parey, Hamburg, Berlin, 1990.
- [44] Scheffer-Schachtschabel, Lehrbuch der Bodenkunde, Enke, Stuttgart, 2002.
- [45] Schlichting E., Blume H.P., Stahr K., Bodenkundliches Praktikum, Blackwell Wissenschaft, Berlin, Wien, 1995.
- [46] Schmidt-Vogt H., Die Fichte, Parey, Hamburg, Berlin, 1991.
- [47] Smith S.E., Read D.J., Mykorrhizal Symbiosis, Academic Press, London, 1997.
- [48] Sollins P., Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington, *Can. J. For. Res* 12 (1982) 18-28.
- [49] Strunk H., Die Bedeutung von Fels- und Skeletthumusböden für Hangstabilität und Wasserhaushalt in den Kalkalpen, *Bonner Geogr. Abh.* 85 (1992) 149-166.
- [50] Tedersoo L., Koljalg U., Hallenberg N., Larsson K.-H., Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest, *New Phytol.* 159 (2003) 153-165.
- [51] Wallenda T., Kottke I., Nitrogen deposition and ectomycorrhizas, *New Phytol.* 139 (1998) 169-189.
- [52] Wittkopf S., Wurzelintensität im Fichten-Buchenmischbestand im Vergleich zum Reinbestand, Master-Thesis LMU Munich, 1995.
- [53] Zech W., Kalkhaltige Böden als Nährsubstrat für Koniferen, PhD-Thesis LMU Munich, 1968.

Publikation II

Baier R (2004) Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen – Ergebnisse eines Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen. (gedruckt in der *Schweizerischen Zeitschrift für das Forstwesen* 155 (9), S. 378-391)

**Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte
(*Picea abies* [L.] Karst.) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen
– Ergebnisse eines Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen**

Von Roland Baier

Keywords: *Picea abies*, fertilisation, NPK, Biosol, Bavarian Limestone Alps, dolomite

Abstract

At two dolomite sites in the Bavarian Limestone Alps we studied the benefits of NPK- and Biosol-fertilisation on young, planted Norway spruces and how Norway spruce is naturally adapted on this nutrient poor environment. Based on our results we deduced recommendations for forest practice.

Auf zwei Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen wurde untersucht, wie sich NPK- und Biosol-Düngegaben auf junge, gepflanzte Fichten auswirken und inwieweit die Fichte an diese nährstoffarmen Standorte adaptiert ist. Hieraus wurden Empfehlungen für die Forstpraxis abgeleitet.

1 Einleitung und Fragestellung

In der Montanstufe der Bayerischen Kalkalpen dominieren mäßig trockene bis mäßig frische, extrem vergraste Karbonat-Bergmischwälder (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae* bis *Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae*) (EWALD, 1997). Diese sind aufgrund fehlender Vorausverjüngung – vielfach bedingt durch überhöhte Schalenwildbestände – häufig verlichtet und überaltert. Darüber hinaus sind viele Standorte durch Beweidung und/ oder wiederholter forstlicher Nutzung (ehemalige Kahlschläge) degradiert und verändert. In beiden Fällen dienen Pflanzmaßnahmen der langfristigen Sicherung dieser Schutzwälder. Zahlreiche Studien in den Bayerischen (ZECH, 1968; BOSCH, 1986; GULDER & KÖLBEL, 1993; MÖBNANG, 1992; LIU et al., 1994; EWALD et al., 2000; ZOLLNER, 2000) und den benachbarten Tiroler (HERMAN, 1994; HAUPOLTER, 1999) Kalkalpen belegen für Fichten auf diesen flachgründigen Standorten einen bodenbedingten Nährstoffmangel. Flächenmäßig ist insbesondere die Unterversorgung mit Stickstoff und Phosphor von Bedeutung.

Darüber hinaus zeigen junge, gepflanzte Fichten auf südexponierten Schutzwaldsanierungsflächen insbesondere auf Hauptdolomitstandorten über das natürliche Maß hinausgehende Wuchsstockungen. Ein Verjüngungsziel mit mindestens 30 % Fichte scheint dort gefährdet. Dies ist besonders gravierend, da die Fichte aufgrund ihrer wintergrünen Krone neben der Kroneninterzeption auch zu einer ungleichmäßigen Schneeablagerung im Bestand führt und so der Bildung von Lawinen entgegenwirkt. Auf bayerischen Dolomitstandorten treten vielfach wenig vitale Altbestände auf. Dieses für Dolomitstanorte typische und daher als "Dolomitphänomen" bezeichnete Erscheinungsbild (HÖLZEL, 1996), wurde bereits 1968 von GLATZEL für das benachbarte Österreich beschrieben. Düngeversuche an Fichtenalt-

1997B & 1999) und Jungbeständen (KRAPPENBAUER, 1969; GLATZEL, 1971) sollten diese Standortsungunst ausgleichen und speziell bei Aufforstungen die kritische Anwuchs- und Jugendphase der Sanierungspflanzen verkürzen.

Auch im Bayerischen Alpenraum wurde in einem früheren Projekt die Wirkung organischer und mineralischer Düngemittel (Biosol und NPK) auf Ernährung und Triebblängenzuwachs von Schutzwaldsanierungspflanzen vergleichend untersucht (ZOLLNER, 2000). Dabei war auffällig, dass innerhalb einer Behandlungseinheit die gepflanzten Jungfichten sehr unterschiedlich im Sproßlängenwachstum reagierten. Manche Bäume sprachen sehr gut auf Düngung an, andere dagegen wenig. Die NPK-Düngung erbrachte regelmäßig die deutlichste Reaktion.

Andererseits entwickelten Bäume natürliche Anpassungsmechanismen an schwierige Umweltverhältnisse. Strategien wie langsames Wachstum bei geringem Nährstoffangebot (MARSCHNER, 1995) oder frühe Investition in ein gut ausgebildetes Wurzelsystem (LÜSCHER, 1990) als Schlüssel einer ungehinderten späteren Entwicklung zählen hierzu.

Ausgehend von diesen Beobachtungen wurde mittels boden- und ernährungskundlichen Methoden auf zwei ausgewählten Düngeversuchsflächen von 1995 (ZOLLNER, 2000) folgenden Fragen nachgegangen:

- Wie wirkt die Düngung nach 7 Jahren auf Boden, Ernährung und Biomasseentwicklung?
- Können physiologische Anpassungen der Fichten auf kalkalpinen Standorten erkannt werden?
- Welche Folgerungen ergeben sich hieraus für die Forstpraxis?

2 Beschreibung der Versuchsanlagen und Methodik

2.1 Flächenauswahl und Düngeprogramm

Die Auswahl der Untersuchungsflächen orientierte sich an den Ergebnissen des Vorgängerprojektes (ZOLLNER, 2000). Der Versuchsstandort Rottauer Alm (durchschnittlicher Pflanzenzustand) erlaubte den Vergleich von NPK-Düngung mit einem vergleichsweise moderat wirkenden organischen Düngemittel (Biosol). Mit der Fläche Fischbachkopf wurde die in ihrer Gesamtreaktion auffälligste, da mit gering benadelten, nur wenig vitalen Fichten bestockte Fläche ausgewählt. Hier kam nur Biosoldünger zur Anwendung. Die beiden Flächen repräsentieren mögliche Ausgangssituationen für Sanierungsfälle. Die Rottauer Alm entspricht dem mehr oder weniger intakten „Waldbodentyp“, die Fläche Fischbachkopf dem durch starke Vergrasung und Almwirtschaft veränderten „Weidebodentyp“.

Die Dünger wurden 1995 einzelbaumweise in Form einer Kopfdüngung ausgebracht (Tab. 1). Nach Herstellerangaben betragen die % - Anteile der Elemente N/P/K in Biosol 7/1,5 und 3,5 und im NPK-Dünger 12/12/17. Um einen Vergleich mit flächigen Düngeverfahren, Depositi-onswerten oder Bodenvorräten zu erlauben, wurden diese auf fiktive ha-Werte hochgerech-net.

Tabelle 1: Kurzbeschreibung der beiden Versuchsflächen (¹eigene Jahringzählungen incl. Pflanzgartenanzucht; ²nach ZOLLNER, 2000; ³zum Vergleich berechnet aus Herstellerangaben und einer gedüngten Fläche je Baum von 25 * 25 cm bis 30 * 30 cm)

Table 1: Characteristics of the two study sites (¹tree ring countings incl. years in nursery; ²ZOLLNER, 2000; ³for comparison calculated with manufacturers specifications and a fertilized area per tree from 25 * 25 cm to 30 * 30 cm)

	Rottauer Alm	Fischbachkopf
Forstamt	Marquartstein	Mittenwald
Wuchsbezirk	15.6 „Chiemgauer Alpen und Saalforstamt Unken“	15.5 „Mittlere Bayerische Kalkalpen“
Lage / Exposition	1050 m ü.NN / südexponierter Hang	1550 m ü.NN / südexponierter Hang
Mittlere Jahrestemperatur	4,8 °C	2,5°C
Mittlerer Jahresniederschlag	1900 mm	2150 mm
Geologie	Raibler Dolomit	Hauptdolomit
Böden (nach ARBEITSGRUPPE BODEN, 1994)	Skelett - Humus – Boden (O / C – Boden), Rendzina, Braunerde – Rendzina, Braunerde – Terra fusca	Rendzina
Humusform	Moder	(F-) Mull
Vegetation (nach EWALD, 1997)	Mäßig trockener Karbonat – Bergmischwald (<i>Aposerido-Fagetum caricetosum albae</i>)	Degradierter hochmontaner Karbonat - Bergmischwald mäßig frischer Standorte (<i>Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae</i>)
Nutzungsgeschichte	Vermutlich ohne, höchstens geringer Weideeinfluß	Starker Weidedruck
Alter, Sortiment und Herkunft der Pflanzen ^{1, 2)}	17 Jahre, 4-jährige verschulte Containerpflanzen, Alpenherkunft	17 Jahre, 4-jährige verschulte Containerpflanzen, Alpenherkunft
Pflanzverband	Flächenverband im Abstand von ca. 1,5 * 1,5 m	Rottenverband mit 20 Bäumchen je Rotte
Pflanzengröße 2001	60 cm (Minimum 30 cm, Maximum 100 cm)	42 cm (Minimum 24 cm, Maximum 64 cm)
Düngegabe je Pflanze ²⁾	120 g Biosol und 120 g NPK	100 g Biosol
Jahr der Düngung ²⁾	1995	1995
Aufwandsmenge nach Elementen / ha ³⁾	13 – 19 t/ha Gesamtmenge N _{Biosol} : 900 – 1300 kg/ha N _{NPK} : 1600 – 2300 kg/ha P _{Biosol} : 195 - 285 kg/ha P _{NPK} : 1600 – 2300 kg/ha K _{Biosol} : 455 - 665 kg/ha K _{NPK} : 2200 – 3200 kg/ha	11 – 16 t/ha Gesamtmenge N _{Biosol} : 800 – 1100 kg/ha P _{Biosol} : 165 – 240 kg/ha K _{Biosol} : 385 – 560 kg/ha

2.2 Untersuchungsgebiete

Tab. 1 informiert auch über die wichtigsten Charakteristika der Aufforstungsflächen. Diese liegen im Wuchsgebiet 15 „Bayerische Kalkalpen“ (ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG, 1985) in einem Höhenbereich von 1050 bis 1550 m ü. NN. Das Klima ist „randalpin“ (Ewald, 2001), die Jahresmitteltemperatur liegt bei 2,5 – 4,8 °C (interpoliert nach Fliri (1975)) und die mittleren Jahresniederschläge zwischen 1900 und 2150 mm. Diese wurden mit der Höhenfunktion $N = 100 \cdot [221,7 + 7,9 \cdot z + 0,505 \cdot z^2]^{1/2}$ (mit z = Höhe über NN in 100 m) berechnet (ENDERS, 1979). Trotz der hohen Niederschläge sind sommerliche Trockenphasen nicht auszuschließen (LIU et al., 1994). Eine Besonderheit sind die aus SW bis SO stammenden Föhnwinde, die auf südexponierten Prallhängen die edaphische Trockenheit fördern.

Im Untersuchungsgebiet treten vor allem Meeresablagerungen der Alpenen Trias auf (BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT, 1981). Der im Karn (Keuper) sedimentierte Raitaler Dolomit bildet das Ausgangsgestein der Bodenbildung auf der Fläche Rottauer Alm. Im Nor (ebenfalls Keuper) wurde der Hauptdolomit (Fischbachkopf) unter weniger wechselhaften Flachmeerbedingungen ausgefällt. Er ist das Hauptgestein der Bayerisch-Tiroler Kalkalpen. Beide Dolomite verwittern feinsandig-schluffig. Gerade der Hauptdolomit ist sehr rein und daher arm an Lösungsrückstand (BOSCH, 1986).

Bedeutend für die Bodenbildung sind außerdem (rezente) äolische Einträge (FRANZ & SOLAR, 1961; ZECH & VÖLKL, 1979; BAIER, 1998). Aufgrund dieses silikatischen Fremdmaterials treten auf der Fläche Rottauer Alm keine reinen, sondern Subtypen der Terra fusca (z.B. Braunerde – Terrae fuscae) auf. Zusätzlich kommen mächtige Humusaufgaben über Lockergestein (Skelett-Humus- bzw. O/C-Böden, sog. „Tangelhumus“) vor. Nach BOCHTER (1984) entstehen diese bevorzugt bei fehlender Feinerde. Die Untersuchungsflächen liegen in der höhenzonalen Stufe des mittelmontanen Fichten-Tannen-Buchenwaldes (Rottauer Alm) bis zur Untergrenze des subalpinen Fichtenwaldes (Fischbachkopf). Definitionsgemäß gehören diese zur montanen Bergwaldzone („Bergstufe“), die sich ökologisch deutlich von dem darüber folgenden, buchenfreien subalpinen Gebirgswald („Gebirgsstufe“) unterscheidet (LEIBUNDGUT, 1986; BRANG, 1996; OTT et al., 1997; EWALD, 1997 & 1999).

Bedeutend ist die unterschiedliche Nutzungsgeschichte der beiden Flächen. Während die Untersuchungsfläche Fischbachkopf einem vermutlich jahrhundertlangen, intensiven Weidedruck ausgesetzt ist, wurde die Fläche Rottauer Alm (trotz des Sanierungsflächennamens) nicht oder nur geringfügig durch Waldweide belastet.

2.3 Untersuchte Baumkollektive und Probenahme

Die beiden Versuchsflächen wurden 1995 angelegt (ZOLLNER, 2000). Bei der Rottauer Alm handelte es sich um eine Aufforstung von rd. 0,5 ha Größe im Flächenverband. Zur Vermeidung von Randeffekten (Düngemiteleintrag in benachbarte Parzellen), die bei einer Blockversuchsanlage in dem steilen Gelände zu erwarten gewesen wären, wurden die NPK-, Biosol- und Kontrollfläche räumlich getrennt angelegt. Dem geringeren Nachteil der fehlenden räumlichen Wiederholungen (zum Ausgleich kleinstandörtlicher Unterschiede) wurde bei der Probenahme durch die einzelbaumbezogene Bodenansprache Rechnung getragen. Die Rottauer Alm war die einzige Versuchsfläche, auf der NPK- und Biosoldünger am selben Standort verglichen werden konnten. Daher wurden nur dort die sehr aufwendigen Feinstwurzelstudien durchgeführt. Bei der Fläche Fischbachkopf handelte es sich um eine Aufforstung von Baumrotten im Abstand von rd. 10 m verteilt auf ca. 1,5 ha. Dort wurden zu Versuchsbeginn Rotten markiert und zufällig zu düngende Rotten und ungedüngte Kontrollrotten ausgewählt. Wie einleitend dargelegt bildeten sich im Düngeversuch Gruppen unterschiedlicher Düngereaktion heraus. Um diese zu erfassen, wurden Kollektive unterschiedlicher Düngereaktion als „relative Zuwachsgruppen“ gebildet. Hierzu diente der Quotient aus der Summe der Triebhöhenzuwächse (1996 - 2001) nach der Düngemaßnahme zur Größe vor der Düngung. Dadurch werden unterschiedliche Ausgangsgrößen der Pflanzen als Einflußfaktor auf die Düngereaktion eliminiert. Ausgewählt wurden je Düngevariante 40 unverbissene Pflanzen mit ähnlichen Übershirmungsverhältnissen. Schließlich bildeten die sechs „mattwüchsigsten“ (geringer Triebhöhenzuwachs bezogen auf die Ausgangsgröße vor der Düngung) bzw. „wüchsigsten“ (hoher Triebhöhenzuwachs nach der Düngung bezogen auf die Ausgangsgröße) Pflanzen ein zu beprobendes Kollektiv. Da am Fischbachkopf die Kontrollbäume sehr einheitlich waren, wurde hier auf die Kollektivbildung verzichtet. Für einen zusätzlichen Vergleich, wurden je Fläche die Nadelproben von sechs ungedüngten Naturverjüngungsfichten gewonnen.

Tabelle 2: Bodenreaktion, Gesamtgehalte an C, N und P, C/N-Verhältnis und austauschbare bzw. extrahierbare Kationen untersuchter Rendzinen im Vergleich zu Daten aus REHFUESS (1990; verändert)

Table 2: Soil pH-values, total contents of C, N, and P, C:N ratios and exchangeable resp. extractable cations of the examined Rendzic Leptosols compared to datas of REHFUESS (1990; modified).

Mull- Rendzina- Hauptdolomit REHFUESS	Tiefen- stufe [cm]	Hori- zont	pH-Wert [CaCl ₂]	C [%]	N [%]	C/N	P [mg/g]	BaCl ₂ -austauschbare Kationen in [mmol IE/kg] und in [%]-Anteilen der KAK													
								Ca	Mg	K	Na	Fe	Mn	Al	H						
	-11	Ah	6,8	16	1,02	16	1,19	607	77	154	20	4	1	2	0	-	-	21			
	-32	AhCv	7,1	8	0,52	14	1,00	459	84	80	15	3	1	2	0	-	-	4			

Mull- Rendzina- Fischbach- kopf Moder- Rendzina- Rottauer Alm	Tiefen- stufe [cm]	Hori- zont	pH-Wert [KCl]	C [%]	N [%]	C/N	P [mg/g]	NH ₄ Cl-extrahierbare Kationen in [µmol IE/g] und [%]-Anteilen der Kationen															
								Ca	Mg	K	Na	Fe	Mn	Al	H								
	L	L/Of	6,92	46	1,23	37	0,79	164	63	82	32	3	3	4,3	2	0,3	0	1,2	0	0,8	0	0,0	0
	0-5	Ah1	7,09	16	1,14	14	0,90	244	68	104	29	3	1	4,2	1	0,2	0	0,3	0	0,7	0	0,0	0
	5-10	Ah1	7,13	15	0,94	16	0,85	253	69	106	29	3	1	4,4	1	0,2	0	0,3	0	0,7	0	0,0	0
	10-20	Ah2	7,06	13	0,85	15	1,48	257	69	108	29	3	1	4,4	1	0,2	0	0,3	0	0,6	0	0,0	0
	L/Of	L/Of	5,88	49	1,94	25	1,11	176	68	71	27	3	2	4,2	2	0,2	0	0,9	0	0,8	0	0,0	0
	0-5	Oh	6,83	39	1,62	24	1,10	300	68	129	29	3	1	4,3	1	0,2	0	0,5	0	0,6	0	0,0	0
	5-10	Ah1	7,06	18	0,96	19	0,89	234	68	102	30	3	1	4,2	1	0,2	0	0,3	0	0,7	0	0,0	0
	10-15	Ah2	7,34	15	0,67	23	0,52	178	70	69	27	3	1	4,2	2	0,2	0	0,3	0	0,7	0	0,0	0

Im Einzelbaumansatz wurden Informationen über Boden, Ernährung, Biomasseentwicklung und Wurzeldichte (nur Rottauer Alm) gewonnen:

Bodenkundliche Aufnahmen

Für die Interpretation kleinstandörtlicher Unterschiede wurde an jedem Probebaum der Boden in Anhalt an die Definitionen der ARBEITSGRUPPE BODEN (1994) beschrieben. Um den rezenten Düngeeinfluß zu untersuchen wurden an sechs Bodenpaaren gedüngte (Probe am Baum entnommen) vs. ungedüngte (Probe ca. 50 cm rechts vom Baum entnommen) Proben verglichen. Vorratsberechnungen und Vergleiche waren aufgrund der sehr heterogenen Lagerungsdichten und Skelettanteile nicht möglich. Zusätzlich wurden auf der Fläche Rottauer Alm die Elementgehalte der Horizonte aus den Wurzelbeprobungen untersucht. Für die Laboranalysen wurden die Proben bei 45 °C getrocknet, gesiebt und ein Aliquot gemahlen. Die Analysen erfolgten nach BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (1990): pH-Wert in H₂O und 1 m KCl mit Glaselektrode; Gesamtelementgehalte mittels Salpetersäure-Druckaufschluß und Messung am ICP-OES Perkin Elmer Optima 3000; Kohlenstoff- und Stickstoffgehalte durch vollständige oxidative Verbrennung am CHN-1000-Analyser LECO. Da bei gleicher Methode die sauren organischen Auflage- und basischen Mineralbodenhorizonte besser vergleichbar sind wurden extrahierbare Kationen einheitlich mittels 1 m NH₄Cl-Extrakt und Messung am ICP-OES Perkin Elmer Optima 3000 bestimmt. Da hierdurch in basischen Böden die Kationenaustauschkapazität (KAK) durch Lösung von Karbonaten und damit Kalzium und Magnesium erhöht wird, wurde auf die Berechnung der KAK und der Basensättigung verzichtet. Das gedüngte Kalium, auf das es besonders ankam, wird durch diese Methode für saure und basische Horizonte gleichermaßen extrahiert.

Oberirdische Biomasse und Ernährungskennwerte

Die zur Beprobung bestimmten Bäume wurden nach Ende der Vegetationszeit (Oktober 2002) am Wurzelanlauf abgesägt und komplett in das Labor verbracht. Dort wurden je Baum sämtliche jüngsten Jahrestriebe abgetrennt und bei 45 °C getrocknet. Ein Aliquot dieses 1. Nadeljahrganges diente zur Bestimmung der Elementgehalte an C, N, Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Al, Cu, Zn, und P mittels Standardmethoden. Die 100-Nadelgewichte wurden nach Trocknung bei 105 °C ermittelt. Die gesamten restlichen Nadeln je Baum wurden bei 45 °C getrocknet und gewogen.

Wurzeluntersuchungen (nur Rottauer Alm)

Nach LÜSCHER (1990) befindet sich bei Jungfichten im Gebirge die Hauptwurzelmasse oberhalb des Baumes und bei einer Baumgröße bis ca. 1 m auch noch innerhalb der Kronenprojektionsfläche. Aus diesem Grund und weil im Gebirge bei Einzelbaumdüngung der Dünger wegen Abwaschungsgefahr stets oberhalb der Pflanze ausgebracht wird, wurden die Wurzelproben ebenfalls oberhalb des Baumes gewonnen. Dazu wurden hangseits eines jeden Baumes auf einem Halbkreis mit halbem Kronenradius und dem Wurzelanlauf als Zentrum fünf Bohrungen gleichmäßig verteilt. Die Wurzelproben wurden bis einschließlich dem Ah-Horizont mit dem Probenentnahmerohr der Fa. *Eijkelkamp*[®] gewonnen. Anschließend wurden je Einstich die Horizonte Of, Oh und Ah getrennt und horizontweise zu Baum-Mischproben vereinigt. Nach Wässern der Proben wurden die Fichtenfeinstwurzeln (Durchmesser kleiner 1 mm) aussortiert und deren Längen mit Hilfe der WinRhizoTM - Bildanalyse – Software (Version 4b, Fa. Regent Instruments Inc., Quebec, Canada) bestimmt. Hierzu wurden Digitalbilder mit Maßstab (für die Kalibrierung der Software) aufgenommen, in Grautöne umgewandelt (Adobe Photoshop[®]), kodiert (dies ermöglicht eine automatisierte Auswertung der Bilder) und im .tif-Format abgespeichert.

Tabelle 3: Stickstoff-, Phosphor- und Kaliumgehalte, sowie extrahierbares Kalium der gedüngten (D) und ungedüngten (ND) Standorte im Vergleich (höhere Gesamtgehalte der gedüngten Bereiche sind grau hinterlegt).

Table 3: Nitrogen, phosphorous and potassium contents, as well as extractable potassium of fertilized (D) versus unfertilized (ND) sites (higher total contents of fertilized plots are grey shaded).

Fläche / Bodentyp/ Dünger	Horizont	N [%]		P [mg/g]		K [mg/g]		K extrahierbar			
		D	ND	D	ND	D	ND	D		ND	
								μmol IE/g	%	μmol IE/g	%
Rottauer Alm	L/Of	2,12	1,94	1,20	1,11	2,43	2,88	3	3	3	2
Rottauer Alm	Oh	1,82	1,62	1,11	1,10	2,31	2,96	3	2	3	1
Rendzina Biosol	Ah1	0,85	0,96	0,71	0,89	1,52	2,45	3	1	3	1
Rendzina Biosol	Ah2	0,24	0,47	0,36	0,52	0,95	1,39	3	1	3	1
Rottauer Alm	L/Of	2,22	2,12	1,19	0,94	2,27	1,72	3	2	3	2
Rottauer Alm	Oh1	1,98	2,02	1,18	0,93	2,41	2,10	3	1	4	1
Tangelhumus Biosol	Oh2	1,54	1,62	1,08	0,88	2,42	2,08	4	1	3	1
Tangelhumus Biosol	Ah	0,49	1,22	0,54	0,77	1,15	1,87	3	1	4	0
Rottauer Alm	L/Of	1,43	2,01	1,05	1,03	2,17	1,59	3	2	3	2
Rottauer Alm	Oh	1,62	1,78	1,06	0,98	2,10	1,78	3	1	3	1
Rendzina NPK	Ah1	1,18	1,31	0,96	0,90	1,89	1,77	3	1	3	1
Rendzina NPK	Ah2	0,66	0,81	0,72	0,70	1,46	1,62	3	1	3	1
Rottauer Alm	L/Of	2,06	2,12	0,96	0,92	1,53	1,59	3	4	3	2
Rottauer Alm	Oh1	2,32	2,02	1,10	0,86	1,79	1,43	3	4	4	1
Tangelhumus NPK	Oh2	1,92	1,62	1,08	0,85	2,39	1,78	4	2	4	1
Tangelhumus NPK	Ah	0,98	1,22	0,76	0,72	1,70	1,73	4	1	3	1
Fischbachkopf Rendzina Biosol	L/Of	1,48	1,23	0,56	0,65	1,30	1,95	3	6	3	3
Fischbachkopf Rendzina Biosol	Ah	1,14	1,45	0,95	1,15	3,20	4,48	3	1	4	1
Fischbachkopf Rendzina Biosol	Ah	0,94	1,34	0,78	1,10	2,89	4,41	3	1	4	1
Fischbachkopf Rendzina Biosol	Ah	0,85	1,12	0,95	1,00	3,72	4,32	3	1	3	1
Fischbachkopf Rendzina Biosol	L/Of	1,51	1,47	0,54	0,47	1,71	1,37	3	6	4	6
Fischbachkopf Rendzina Biosol	Ah	0,99	1,23	0,83	0,83	7,61	6,96	3	1	3	1
Fischbachkopf Rendzina Biosol	Ah	0,94	1,17	0,79	0,81	7,72	6,71	3	1	3	1
Fischbachkopf Rendzina Biosol	Ah	0,81	1,02	0,83	0,78	7,86	6,67	3	1	4	1

Statistik

Die Bearbeitung der Daten und Darstellung der Graphiken erfolgte mit SPSS (Version 11.5). Für die Mehrfachvergleiche der nicht verbundenen Stichproben diente der Tukey-Mittelwertvergleichstest. Als Fehlerbalken wird im wesentlichen der Standardfehler des Mittelwertes angegeben. Dieser Schätzwert des wahren Mittelwertes in der Grundgesamtheit ist ebenfalls besonders für kleine Stichproben geeignet (LOZAN & KAUSCH, 1998).

3 Ergebnisse

3.1 Böden

Tab. 2 zeigt bodenchemische Kennwerte typischer Böden der Untersuchungsflächen im Vergleich zu einer Rendzina aus Hauptdolomit nach REHFUESS (1990). Die untersuchten kalkalpinen Böden zeichneten sich aus durch:

- eine schwach saure (v.a. organische Auflagen Rottauer Alm) bis schwach alkalische (Mineralböden) Bodenreaktion im Karbonatpufferbereich
- einen hohen Anteil extrahierbaren Kalziums und (da Dolomit) Magnesiums
- dagegen einen geringen Kaliumanteil an den Basenkationen, aber biogene Anreicherung dieses Elementes im Oberboden
- hohe Humus- und, korrespondierend dazu, Stickstoffgehalte

In dieser Studie wurde auf eine exakte Ermittlung der Kationenaustauschkapazitäten und der Basensättigungswerte zugunsten einer Vergleichbarkeit der unterschiedlichen Horizonte bzgl. dem extrahierbaren Kalium verzichtet. Nach REHFUESS (1990) und GULDER & KÖLBEL (1993) besitzen diese Böden aber hohe Kationenaustauschkapazitäten und Basensättigungswerte um 100 %.

Die einzelbaumbezogene Bodenansprache nach ARBEITSGRUPPE BODEN (1994) ergab für die Fläche Rottauer Alm v.a. Rendzinen und Braunerde-Rendzinen mit Moderhumus (selten kamen dagegen O/C-Böden und Braunerde-*Terrae fuscae* vor), auf der Fläche Fischbachkopf Rendzinen mit F-Mull.

In der Auswertung wurde den gedüngten Elementen Stickstoff, Phosphor und Kalium besonderes Augenmerk geschenkt. Zur Beurteilung des Verbleibs der Düngergabe im Boden bestanden zwei Möglichkeiten: Zum einen wurden die Nährelemente in einem Paarvergleich am Einzelbaum (Düngefläche am Baum vs. ungedüngter Bereich direkt neben dem Baum) verglichen. Zusätzlich konnten die mittleren Elementgehalte in den Horizonten Of, Oh und Ah aus der Wurzelprobenahme der Fläche Rottauer Alm herangezogen werden. Tab. 3 zeigt die Ergebnisse des Paarvergleiches gedüngt – ungedüngt. Außer für Phosphor auf der Rottauer Alm war bzgl. der untersuchten Elementgesamtgehalte kein einheitlicher Trend zwischen den gedüngten und ungedüngten Bodenpaaren zu erkennen. Die Kaliumdüngung führte nicht zu höheren extrahierbaren Kaliumanteilen. Im Flächenvergleich waren die niedrigen Stickstoff- und höheren Kaliumgesamtgehalte auf der Fläche Fischbachkopf auffallend.

Tabelle 4: Gesamtnährelementgehalte (Mittelwerte) im Of-, Oh- und Ah-Horizont der Fläche Rottauer Alm und homogene Untergruppen gemäß dem Mittelwertvergleichstest nach Tukey.

Table 4: Total nutrient concentrations (mean values) in Of-, Oh-, and Ah-horizons of the study site Rottauer Alm and homogeneous subgroups according to the mean value-test of Tukey.

	Of - wüchsiges Kollektiv			Of - mattwüchsiges Kollektiv		
	NPK	Biosol	Kontrolle	NPK	Biosol	Kontrolle
N [mg/g]	16,70 <i>a</i>	19,26 <i>a</i>	16,44 <i>a</i>	16,86 <i>a</i>	15,84 <i>a</i>	17,30 <i>a</i>
P [mg/g]	1,10 <i>a</i>	1,02 <i>a</i>	0,87 <i>a</i>	0,95 <i>a</i>	1,01 <i>a</i>	0,94 <i>a</i>
K [mg/g]	2,11 <i>a</i>	1,86 <i>a</i>	2,81 <i>ab</i>	1,69 <i>a</i>	2,26 <i>a</i>	3,54 <i>b</i>
	Oh - wüchsiges Kollektiv			Oh - mattwüchsiges Kollektiv		
	NPK	Biosol	Kontrolle	NPK	Biosol	Kontrolle
N [mg/g]	15,52 <i>ab</i>	18,87 <i>b</i>	14,52 <i>a</i>	16,31 <i>ab</i>	15,92 <i>ab</i>	15,07 <i>a</i>
P [mg/g]	1,14 <i>a</i>	1,05 <i>a</i>	0,90 <i>a</i>	1,02 <i>a</i>	1,18 <i>a</i>	1,08 <i>a</i>
K [mg/g]	2,47 <i>a</i>	2,18 <i>a</i>	4,36 <i>b</i>	1,96 <i>a</i>	2,65 <i>a</i>	4,37 <i>b</i>
	Ah - wüchsiges Kollektiv			Ah - mattwüchsiges Kollektiv		
	NPK	Biosol	Kontrolle	NPK	Biosol	Kontrolle
N [mg/g]	11,53 <i>a</i>	11,49 <i>a</i>	10,34 <i>a</i>	10,74 <i>a</i>	11,51 <i>a</i>	11,71 <i>a</i>
P [mg/g]	0,96 <i>a</i>	1,05 <i>a</i>	0,92 <i>a</i>	0,79 <i>a</i>	1,02 <i>a</i>	0,89 <i>a</i>
K [mg/g]	2,11 <i>a</i>	2,56 <i>ab</i>	4,74 <i>ab</i>	1,93 <i>a</i>	2,62 <i>ab</i>	5,63 <i>b</i>

In Tab. 4 sind die Ergebnisse des Mittelwertvergleichstest der Gesamtelementgehalte (Druckaufschluß) der Horizonte Of, Oh und Ah aus der Wurzelbeprobung der Rottauer Alm dargestellt. Dieser ergab höhere Stickstoffgehalte v.a. im Oh des Biosol-wüchsig-Kollektives. Die Phosphorwerte waren tendenziell, aber nicht signifikant bei den wüchsigen Kollektiven der NPK- und Biosol-Varianten erhöht. Kalium hatte die höchsten Werte auf der nicht gedüngten Kontrollfläche. Da die einzelbaumbezogene Bodenansprache dort einen höheren Anteil bereits weiter entwickelter Braunerde-Rendzinen mit höherem, kaliumreichen Kalklösungsrückstandsanteil bzw. äolischen Einträgen ergab, kann dies den hohen Kaliumgehalt im Boden erklären. Insgesamt war die Düngung nicht deutlich im Boden nachzuweisen.

3.2 Ernährungskennwerte

Die Beurteilung der Ernährungssituation erfolgte anhand der Gehalte in [mg/g], deren Relationen zueinander und der absoluten Nährelementmengen je 100 Nadeln des 1. Nadeljahrganges.

Nachfolgende Tab. 5 gibt einen Überblick über die Nadelspiegelwerte und die dazugehörigen Grenzwerte zum Mangelbereich (nach dem ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (1996)).

Für die Rottauer Alm ergab sich eine ausreichende Ernährung mit den Makronährelementen Kalium und eine sehr hohe Kalzium- sowie Magnesiumversorgung. Die Ernährungssituation mit Stickstoff war mangelhaft, die von Phosphor sehr mangelhaft. Die Versorgung mit den Mikronährstoffen Eisen, Kupfer und Zink war dagegen ausreichend. Die Gehalte von Mangan zeigten eine sehr große Schwankungsbreite, waren jedoch zumeist im Mangelbereich. Insgesamt war auffällig, dass sich mattwüchsige und wüchsige Bäume nur wenig in ihren Gehalten unterscheiden; der Mittelwertvergleichstest trennte daher außer für Kalzium keine Untergruppen. Auch ein Einfluß verschiedener Düngevarianten auf die aktuellen Nadelspiegelwerte war kaum mehr festzustellen.

Auf der Fläche Fischbachkopf waren dagegen stärkere Unterschiede zwischen den untersuchten Kollektiven erkennbar. Die Versorgung mit den Elementen Kalzium, Magnesium, Eisen, Mangan, Kupfer und Zink ist ausreichend. Die Versorgung mit Kalium war ebenfalls meist mangelhaft; auch die höheren Bodengehalte dieses Elements am Fischbachkopf äußerten sich nicht in höheren Nadelspiegelwerten. Vergleichbar niedrig wie auf der Rottauer Alm waren die Phosphorgehalte, die Stickstoffgehalte lagen sogar noch unter denen der Rottauer Alm. Trotz Biosoldüngung waren die mattwüchsigen Fichten v.a. bei den Elementen Stickstoff, Phosphor und Kalium signifikant schlechter ernährt.

Die Naturverjüngung (NVJ) hatte sehr hohe Kalzium- und Magnesiumgehalte, sowie hohe bis sehr hohe Zinkgehalte. Die Stickstoffgehalte der Naturverjüngung waren auf der Fläche Rottauer Alm nahe am Grenzwert zur ausreichenden Versorgung, am Fischbachkopf deutlich im Mangelbereich. Auf beiden Flächen war die Versorgung mit Phosphor und Kalium unzureichend.

Tabelle 5: Nährelementgehalte (Mittelwerte) nach Versuchsfläche, Kollektiv und Düngevariante, sowie homogene Untergruppen gemäß Tukey (Grenzwertunterschreitungen mit Grauton hinterlegt).

Table 5: Total nutrient concentrations in needles (mean values) depending on study site, collective, and fertilization form, as well as homogeneous subgroups according to Tukey (nutrient deficiencies are grey shaded; NVJ = natural regeneration).

Element	Einheit	Grenzwert	Nährelementgehalte und homogene Untergruppen										
			Rottauer Alm							Fischbachkopf			
			wüchsig			mattwüchsig			NVJ	wüchsig		mattw. Biosol	NVJ
NPK	Biosol	Kontrolle	NPK	Biosol	Kontrolle	Biosol	Kontrolle						
N	[mg/g]	13	11,29 <i>a</i>	11,67 <i>a</i>	12,66 <i>a</i>	10,73 <i>a</i>	10,41 <i>a</i>	11,82 <i>a</i>	12,99 <i>a</i>	9,28 <i>b</i>	8,07 <i>ab</i>	6,89 <i>a</i>	9,50 <i>b</i>
P	[mg/g]	1,2	0,86 <i>a</i>	0,80 <i>a</i>	0,81 <i>a</i>	0,84 <i>a</i>	0,73 <i>a</i>	0,84 <i>a</i>	0,77 <i>a</i>	0,89 <i>b</i>	0,88 <i>b</i>	0,67 <i>a</i>	0,91 <i>b</i>
K	[mg/g]	3,5	3,78 <i>a</i>	4,47 <i>a</i>	4,44 <i>a</i>	4,08 <i>a</i>	4,73 <i>a</i>	4,15 <i>a</i>	2,76 <i>a</i>	3,26 <i>ab</i>	4,96 <i>ab</i>	2,05 <i>a</i>	3,23 <i>b</i>
Ca	[mg/g]	1	3,81 <i>ab</i>	3,12 <i>a</i>	4,14 <i>ab</i>	5,71 <i>ab</i>	3,59 <i>a</i>	3,92 <i>ab</i>	7,45 <i>b</i>	4,98 <i>ab</i>	4,96 <i>ab</i>	3,60 <i>a</i>	7,85 <i>b</i>
Mg	[mg/g]	0,75	1,53 <i>a</i>	1,51 <i>a</i>	1,60 <i>a</i>	1,65 <i>a</i>	1,44 <i>a</i>	1,63 <i>a</i>	2,15 <i>a</i>	1,53 <i>a</i>	1,84 <i>a</i>	2,01 <i>a</i>	2,12 <i>a</i>
Fe	[µg/g]	20	29,03 <i>a</i>	28,21 <i>a</i>	35,18 <i>a</i>	33,19 <i>a</i>	28,53 <i>a</i>	38,66 <i>a</i>	32,36 <i>a</i>	36,04 <i>a</i>	39,43 <i>a</i>	29,60 <i>a</i>	37,69 <i>a</i>
Mn	[µg/g]	50	34,71 <i>a</i>	44,59 <i>a</i>	70,46 <i>a</i>	12,84 <i>a</i>	24,73 <i>a</i>	13,53 <i>a</i>	10,48 <i>a</i>	55,10 <i>ab</i>	85,25 <i>b</i>	23,85 <i>a</i>	11,22 <i>a</i>
Cu	[µg/g]	2	2,64 <i>a</i>	2,76 <i>a</i>	3,07 <i>a</i>	2,77 <i>a</i>	3,47 <i>a</i>	2,85 <i>a</i>	3,24 <i>a</i>	2,32 <i>a</i>	2,83 <i>a</i>	1,97 <i>a</i>	2,68 <i>a</i>
Zn	[µg/g]	15	36,46 <i>a</i>	36,80 <i>a</i>	41,45 <i>a</i>	57,46 <i>a</i>	39,72 <i>a</i>	41,08 <i>a</i>	58,81 <i>a</i>	40,67 <i>a</i>	43,81 <i>a</i>	33,14 <i>a</i>	77,82 <i>b</i>

Tab. 6 zeigt die Nährelementquotienten und die Bereiche harmonischer Ernährung nach HÜTTL (1992). Auf der Fläche Rottauer Alm war das N/P-Verhältnis sehr unausgewogen und zu hoch. Da bereits die Stickstoffversorgung unzureichend war, spiegelte dies einen starken Phosphormangel wider. Die Düngung erbrachte nur im wüchsigen Kollektiv eine leichte Verbesserung dieses Verhältnisses. Der N/K- und N/Ca-Quotient war dagegen, bis auf die Naturverjüngung, ausgewogen. Durchgehend zu niedrig war das Verhältnis von N/Mg. Dies lag an geringen Stickstoff- in Verbindung mit sehr hohen Magnesiumgehalten. Das Verhältnis von K/Ca und K/Mg war i.d.R. harmonisch. Für die Fläche Rottauer Alm zeigte sich folglich ein Stickstoff- und noch stärkerer Phosphormangel bei Magnesiumüberschuß. Auf der Fläche Fischbachkopf war dagegen das N/P- und N/K-Verhältnis im Rahmen harmonischer Ernährung. Dies war aber Folge der im Vergleich zu P und K noch geringeren Stickstoffgehalte. N/Ca und N/Mg zeigten dagegen einen starken Überschuß an Ca und Mg an. Auch das Verhältnis von K zu Ca und zu Mg war auf die geringen Kaliumgehalte bei Ca- und Mg-Überangebot zurückzuführen. Aus der Beurteilung der Nährelementverhältnisse ergab sich für die Fläche Fischbachkopf Stickstoff-, Phosphor- und Kaliummangel bei Kalzium- und Magnesiumüberschuß.

Tabelle 6: Nährelementverhältnisse nach Versuchsfläche, Kollektiv und Düngevariante und die zugehörigen Bereiche harmonischer Ernährung nach HÜTTL (1992) (unausgewogene Bereiche sind mit Grauton hinterlegt; NVJ = Naturverjüngung).

Table 6: Element relations depending on study site, collective, and fertilization form, and the ranges of of harmonic nutrition according to HÜTTL (1992) (unbalanced ranges are grey shaded; NVJ = natural regeneration).

Elementverh	Bereich harmonischer Ernährung (HÜTTL, 1992)	Nährelementverhältnisse										
		Rottauer Alm							Fischbachkopf			
		wüchsig			mattwüchsig			NVJ	wüchsig		mattw. Biosol (-)	NVJ
NPK	Biosol	Kontrolle	NPK	Biosol	Kontrolle	Biosol (+)	Kontrolle					
N/P	6-12	13,13	14,59	15,63	12,77	14,26	14,07	16,87	10,43	9,17	10,28	10,44
N/K	1-3	2,99	2,61	2,85	2,63	2,20	2,85	4,71	2,85	1,63	3,36	2,94
N/Ca	2-20	2,96	3,74	3,06	1,88	2,90	3,02	1,74	1,86	1,63	1,91	1,21
N/Mg	8-30	7,38	7,73	7,91	6,50	7,23	7,25	6,04	6,07	4,39	3,43	4,48
K/Ca	0,8-2,4	0,99	1,43	1,07	0,71	1,32	1,06	0,37	0,65	1,00	0,57	0,41
K/Mg	2,2-6,4	2,47	2,96	2,78	2,47	3,28	2,55	1,28	2,13	2,70	1,02	1,52

In Tab. 7 sind die absoluten Nährelementmengen in 100 Nadeln des jüngsten Jahrganges dargestellt. Für diese sind die 100-Nadelgewichte bedeutsam. Diese waren für Naturverjüngung jeweils am höchsten. Auf der Rottauer Alm waren die Nadelgewichte des wüchsigen NPK-Kollektiv vergleichbar hoch wie die Naturverjüngungsnadeln. Die mattwüchsigen Bäume zeigten dort geringere Nadelgewichte als die wüchsigen Bäume. Die Nadeln vom Fischbachkopf waren (mit Ausnahme der Naturverjüngung) durchgehend leichter wie die der Rottauer Alm. Die Nährelementmengen der gedüngten Bäume auf der Rottauer Alm zeigten dementsprechend deutliche Differenzen zwischen den wüchsigen und den mattwüchsigen Kollektiven. Ein Düngeneffekt zeigte sich bei den wüchsigen Pflanzen v.a. für die Elemente Stickstoff und Phosphor über die Varianten NPK größer Biosol größer Kontrolle. Auch Kalium war tendenziell bei den wüchsigen gedüngten gegenüber der Kontrolle erhöht. Am Fischbachkopf lagen die Nährelementmengen maximal auf dem Niveau des mattwüchsigen Kollektives der Rottauer Alm. Die mattwüchsigen Biosol-Bäume waren wiederum am schlechtesten versorgt und die Düngung insgesamt nur noch im wüchsigen Biosol-Kollektiv auszumachen.

Herausragend war in Folge der hohen 100-Nadelgewichte die Naturverjüngung bei den absoluten Elementmengen je 100 Nadeln. Die Naturverjüngung hatte für Stickstoff, Phosphor, Kalzium, Magnesium, Eisen, Kupfer und Zink die jeweils höchsten Werte. Diese Unterschiede waren meist signifikant und trennten Untergruppen auf.

Tabelle 7: Nährelementmengen (Mittelwerte) in 100 Nadeln nach Fläche, Düngereaktion und Düngevariante homogene Untergruppen gemäß Tukey (NVJ = Naturverjüngung).

Table 7: Total nutrient contents in 100 needles (mean values) depending on study site, growth response after fertilization, and fertilization form, as well as homogeneous subgroups according to Tukey (NVJ = natural regeneration).

Element	Einheit	Nährelemente / 100 Nadeln und homogene Untergruppen										
		Rottauer Alm							Fischbachkopf			
		wüchsig			mattwüchsig			NVJ	wüchsig		mattw. Biosol	NVJ
NPK	Biosol	Kontrolle	NPK	Biosol	Kontrolle	Biosol	Kontrolle					
N	[mg/100 Nd.]	1,31 <i>b</i>	1,20 <i>ab</i>	1,16 <i>ab</i>	0,78 <i>a</i>	0,73 <i>a</i>	0,75 <i>a</i>	1,92 <i>c</i>	0,68 <i>a</i>	0,50 <i>a</i>	0,38 <i>a</i>	1,42 <i>b</i>
P	[mg/100 Nd.]	0,10 <i>ac</i>	0,08 <i>abc</i>	0,07 <i>ab</i>	0,06 <i>a</i>	0,05 <i>a</i>	0,05 <i>a</i>	0,11 <i>c</i>	0,07 <i>a</i>	0,05 <i>a</i>	0,04 <i>a</i>	0,14 <i>b</i>
K	[mg/100 Nd.]	0,45 <i>a</i>	0,45 <i>a</i>	0,41 <i>a</i>	0,31 <i>a</i>	0,33 <i>a</i>	0,27 <i>a</i>	0,40 <i>a</i>	0,24 <i>a</i>	0,29 <i>ab</i>	0,12 <i>a</i>	0,49 <i>b</i>
Ca	[mg/100 Nd.]	0,47 <i>a</i>	0,32 <i>a</i>	0,39 <i>a</i>	0,42 <i>a</i>	0,26 <i>a</i>	0,26 <i>a</i>	1,12 <i>c</i>	0,37 <i>a</i>	0,28 <i>a</i>	0,20 <i>a</i>	1,12 <i>b</i>
Mg	[mg/100 Nd.]	0,18 <i>a</i>	0,16 <i>a</i>	0,15 <i>a</i>	0,12 <i>a</i>	0,11 <i>a</i>	0,11 <i>a</i>	0,32 <i>c</i>	0,11 <i>a</i>	0,11 <i>a</i>	0,11 <i>a</i>	0,31 <i>b</i>
Fe	[µg/100 Nd.]	3,59 <i>ab</i>	2,85 <i>ab</i>	3,32 <i>ab</i>	2,61 <i>ab</i>	2,05 <i>a</i>	2,39 <i>ab</i>	4,74 <i>c</i>	2,66 <i>a</i>	2,33 <i>a</i>	1,61 <i>a</i>	5,31 <i>b</i>
Mn	[µg/100 Nd.]	4,02 <i>a</i>	4,64 <i>a</i>	6,75 <i>a</i>	1,17 <i>a</i>	1,88 <i>a</i>	0,83 <i>a</i>	1,56 <i>a</i>	4,11 <i>a</i>	5,79 <i>a</i>	1,36 <i>a</i>	1,69 <i>a</i>
Cu	[µg/100 Nd.]	0,31 <i>a</i>	0,27 <i>a</i>	0,28 <i>a</i>	0,21 <i>a</i>	0,23 <i>a</i>	0,18 <i>a</i>	0,48 <i>a</i>	0,18 <i>a</i>	0,16 <i>a</i>	0,11 <i>a</i>	0,35 <i>a</i>
Zn	[µg/100 Nd.]	4,53 <i>ab</i>	3,78 <i>a</i>	3,92 <i>a</i>	4,34 <i>ab</i>	2,87 <i>a</i>	2,66 <i>a</i>	8,75 <i>b</i>	2,98 <i>a</i>	2,46 <i>a</i>	1,86 <i>a</i>	11,10 <i>b</i>

3.3 Biomassenentwicklung

Abb. 1 gibt die Triebblängensummen seit der Düngung und die Gesamtnadelmassen der wüchsigen Bäume wieder. Da die Einteilung zu Versuchsbeginn aufgrund der Wüchsigkeit erfolgte, wurde auf die Darstellung der mattwüchsigen Kollektive verzichtet. Auf der Fläche Rottauer Alm lag die Triebblängenentwicklung der NPK-Variante signifikant höher als die von Biosol- und Kontroll-Bäumen. Biosol führte zu tendenziell, aber nicht signifikant, höheren Zuwächsen gegenüber der Kontrolle. Auf der Fläche Fischbachkopf lag zwar das Biosolwüchsig-Kollektiv signifikant über der Kontrolle, aber selbst die höchsten Zuwächse seit der Düngung erreichten dort etwa nur die Hälfte der Zuwächse von den Kontrollbäumen der Rottauer Alm.

Wie bei den Zuwächsen, führte die NPK-Düngung auf der Fläche Rottauer Alm auch zur höchsten Nadelmenge. Mit fast doppelt so hohen Werten unterschied diese sich signifikant von der Kontrolle. Die Gesamtnadelmassen der Fläche Fischbachkopf erreichten selbst im Biosol-Kollektiv nur etwa ein viertel derer von der Rottauer Alm. Nadelmassen von nur rd. 5 g bei 17-jährigen Kontrollbäumen am Fischbachkopf verdeutlichten die geringe Vitalität der Fichten dieser Fläche.

3.4 Wurzeldichte

Ein sehr guter Weiser der unterirdischen Raumnutzung ist die Feinstwurzeldichte berechnet als Wurzellänge pro Bodenvolumen. Mattwüchsige und wüchsige Bäume zusammengefaßt, zeigten die ungedüngten Kontrollbäume die höchste Feinstwurzeldichte (Abb. 2). Die Werte für die gedüngten Flächen lagen im Mittel deutlich darunter. Der Unterschied zwischen Biosol und Kontrolle ist signifikant. Die höchste Feinstwurzellänge pro Bodenvolumen fand sich im Oh-Horizont. Ah und Of zeigten etwa gleich hohe Durchwurzelung.

4. Diskussion

4.1 Ökologische Bewertung der untersuchten Böden und Düngeeinfluß

Trotz sehr ähnlicher bodenchemischer Eigenschaften waren die beiden Versuchsflächen hinsichtlich der Auflagehumusform deutlich verschieden. Während auf der Rottauer Alm flächig mächtiger Moder aus Wald- und Rasenstreu vorkam, war es am Fischbachkopf F-Mull aus Rasendetritus. Diese Humusform kann wegen der lichten Rasen-Mosaik-Struktur an der Grenze zum subalpinen Fichtenwald natürlich sein, wurde jedoch vermutlich durch die lange, meist seit Jahrhunderten bestehende, Almnutzung hervorgerufen. Beweidung führt nach BOCHTER et al. (1981) zum Humusverlust und Änderung der Humusqualität. Für die als

„Humuschwund“ bezeichnete Folge der Beweidung spielt nicht nur der echte Nährelementzug und biologische Abbauprozesse eine Rolle, sondern auch der Massenverlust in Folge Narbenversatz und Schneeschurf (LAATSCH & GROTTENTHALER, 1973). Die oft flachgründigen Dolomitböden werden so in ihrer Pedogenese in ein früheres Stadium zurückversetzt.

Bei Temperaturabnahme sinken die Abbauraten durch Mikroorganismen stärker ab als die Biomasseproduktion der Pflanzen. Daher müßte bei ähnlichem Niederschlag der Stickstoffgehalt im Boden dieser höher gelegenen Fläche größer sein (KOLB, 1995; SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL, 2002). EWALD (2000) stellte fest, dass in Folge Beweidung die Zahl der für Magerrasen typischen Pflanzenarten, mit hoher Reaktions- und niedriger Stickstoffzahl (nach Ellenberg), zunimmt. Die Stickstoffnachlieferung mit der Streu nimmt in Folge ab. Die niedrigen Stickstoffgehalte im Boden der Fläche Fischbachkopf könnten - keine grundsätzlichen Standortsunterschiede im Stickstoffgehalt beider Versuchsflächen vorausgesetzt - auch eine Folge der Beweidung sein. Standortsdegradierung und Nährstoffentzüge aufgrund von Beweidung stellte auch HAUPOLTER (1997b) auf vergleichbaren Standorten fest.

Die gedüngten Elemente Stickstoff, Phosphor und Kalium waren kaum mehr im Boden nachweisbar. Vermutlich ging der Großteil der ausgebrachten Nährstoffe bei den hohen Niederschlägen von rd. 2000 mm/a und hohem Oberflächenabfluß in dichter Bodenvegetation (Graswurzelfilz) in kurzer Zeit verloren. Im NPK-Dünger liegt Stickstoff als Ammonium und Kaliumnitrat vor – beide Stickstoffformen und Kalium als Begleitkation sind sehr mobil und unterliegen stärkster Auswaschung. Daher dürfte auch Kalium nicht mehr an den Austauschern zu finden sein, wobei hier sicher auch das Überangebot an Kalzium und Magnesium eine Rolle spielt. Beide Ionen sind gerade an Huminstoffen besonders stark gebunden, Kalium dagegen nur schwach (SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL, 2002). Die Stickstoffgehalte der Biosolvariante waren noch etwas höher (Tab. 4). Dies könnte auf die geringere Löslichkeit dieses organischen Düngers zurückzuführen sein. Da Phosphor schwer lösliche Ca-Phosphate (Apatit) bildet ist dieser Nährstoff bei hoher Kalziumaktivität im Boden wenig mobil (SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL, 2002). Daher überraschten die nur noch geringfügig erhöhten Gesamtphosphorgehalte im Boden nach der Düngung. Weber (1997) fand in subalpinen Rasengesellschaften rd. 5 kg/ha Phosphor gespeichert in der gesamten (ober- und unterirdischen) Rasenbiomasse. Eine Bindung in der Vegetation scheidet daher aus. Vermutlich war auch Phosphor zum Großteil durch Oberflächenabfluß aus dem System verloren gegangen.

Trotz der hohen Auswaschungsgefahr übersteigen die ausgebrachten Düngemengen von rd. 2000 kg/ha Stickstoff und Phosphor, sowie 2500 kg/ha Kalium (kalkuliert aus der Kopfdüngung mit 120 g NPK) den Bedarf der Pflanzen um ein vielfaches. Finck (1979) gibt für einen

Pflanzgarten mit 8 Mio. (!) Nadelholzpflanzen einen Nährstoffbedarf von 60 kg Stickstoff, 7,5 kg Phosphor und 25 kg Kalium pro Jahr an. Die Pflanzen können daher dieses Überangebot, besonders bei der kurzen Vegetationszeit, unmöglich ausschöpfen. Große Nährelementverluste und die fehlende Aufnahmemöglichkeit durch die Bäume sprechen für kleinere Düngegaben und häufigere Wiederholung der Maßnahme.

4.2 Ernährung

Charakteristikum der Mineralböden beider Untersuchungsstandorte war das sehr unausgeglichene Mineralstoffangebot (Überangebot der Nährelemente Kalzium und Magnesium) bei hohem Boden-pH. Dies begünstigt Ionenantagonismus (vgl. REHFUESS, 1990) und schränkt die Verfügbarkeit von Phosphor, Kalium, Eisen und Mangan ein (ZECH, 1968).

Das hohe Bodenangebot an Kalzium und Magnesium äußerte sich erwartungsgemäß in einer sehr hohen Versorgung der Pflanzen mit Kalzium und Magnesium. Nicht erwartet wurde dagegen, dass der von ZECH (1968) für karbonatbeeinflusste Böden beschriebene Kaliummangel (auch auf der ungedüngten Kontrolle) selten auftrat. Da ZECH (1970) außerdem fand, dass Fichten aufgrund von Eisen- und Manganmangel erhöhte Kaliumgehalte aufweisen können, könnten die hohen Kaliumgehalte auch durch den Manganmangel bedingt gewesen sein. Eventuell wird Kalium zum Teil auch aus äolisch eingetragenen Glimmern nachgeliefert. Kupfer, das sich in der Studie von EWALD et al. (2000) als Mangellement erwies, war unproblematisch. Auffällig hoch ist die Versorgung der Naturverjüngung mit dem Spurenelement Zn. Dieses ist nach MARSCHNER (1995) neben dem Phosphor in karbonathaltigen Böden besonders schwer verfügbar. Da die Naturverjüngung jedoch auf sauren Tangelhumus losgelöst vom Mineralboden wuchs, könnte dies die höheren Zn-Gehalte erklären.

Besonders hervorzuheben war - trotz Düngung - der Mangel an Stickstoff und der ausgesprochene Phosphormangel beider Versuchsflächen. Dies deckte sich mit Ergebnissen anderer Studien im Kalkalpin (z. B. MÖBNANG, 1992; GULDER & KÖLBEL, 1993; HAUPOLTER, 1997A UND 1999; EWALD et al., 2000). Auf vergleichbaren Hauptdolomitstandorten fanden LIU et al. (1994) bei niedrigen Bodenstickstoffgehalten auch geringe Nadel-N-Konzentrationen. Daher könnten die geringeren Stickstoffgehalte der Nadeln der Fläche Fischbachkopf z.T. auch bodenbedingt sein. Insgesamt ist dieses weit verbreitete Phänomen des Stickstoff- und Phosphormangels auf Dolomitstandorten bis heute nicht geklärt. Neben der bekannten Festlegung von Phosphor im Boden als Apatit, führte GLATZEL (1968) dies v. a. auf das Überangebot an Magnesium und dessen Wechselwirkung mit Phosphor zurück, indem in der Pflanze Phosphat durch Magnesium inaktiviert wird. P-Mangel würde dann als Folge auch den N-Stoffwechsel

verändern. Erkenntnisse über die Folgen eines Mg-Überangebotes im Boden liegen bisher nur spärlich v.a. für krautige Pflanzen auf Serpentin vor (KINZEL, 1982). Nach MARSCHNER (1995) kann aber Magnesiumüberschuß gerade bei Trockenstreß zu Stoffwechselstörungen in der Pflanze führen. Im Gegensatz zu Kalzium, welches bei Fichten auf Rendzinen zu rd. 90 % als Ca-Oxalat in den Nadeln vorlag, war Mg zu mehr als 90 % wasserlöslich (MARSCHNER, 1995). Dies kann an der 100-fach höheren Löslichkeit von Mg-Oxalat im Vergleich zu Ca-Oxalat liegen (WEAST, 1983), so dass für Magnesiumüberschuß evtl. kein so guter Schutzmechanismus in der Pflanze besteht wie für Kalzium. Auch die Nährelementverhältnisse dieser Studie ergaben auf beiden Versuchsflächen Stickstoff- und noch deutlicher Phosphormangel bei Magnesium und z.T. auch Kalziumüberschuß. Auch HAUPOLTER (1997A) fand eine enge Korrelation hoher Mg- und Ca-Nadelspiegelwerte mit geringen Phosphorgehalten und eine zunehmende Kronenverlichtung der untersuchten Fichten mit steigenden Mg-Nadelspiegelwerten. Das „Dolomitphänomen“ könnte damit auf eine geringe, bodenbedingte Phosphorverfügbarkeit und zusätzlich auf physiologische Störungen, hervorgerufen durch Magnesiumüberschuß, zurückzuführen sein. Da meist südexponierte, flachgründige Standorte betroffen sind, kann zusätzlich edaphische Trockenheit eine Rolle spielen (HÖLZEL, 1996). Wenn nicht auch die Stickstoffnachlieferung durch Trockenphasen eingeschränkt wird, könnten physiologische Störungen durchaus auch die niedrigen Stickstoffgehalte in den Nadeln erklären. Die in der Regel hohen Bodenstickstoffgehalte kalkalpiner Standorte (GULDER & KÖLBEL, 1993) würden eher eine bessere Versorgung mit Stickstoff erwarten lassen.

Deutlich verschieden waren die wüchsigen gedüngten Kollektive von den mattwüchsigen Bäumchen in den absoluten Nährelementmengen in 100 Nadeln – herausragend war die Naturverjüngung mit Nährstoffen ausgestattet. Der, trotz Stickstoff- und Phosphormangel, Überschuß an Stickstoff aus dem N/P-Verhältnis und die höheren Nadelgewichte bei den gedüngten wüchsigen Bäumen der Rottauer Alm deuteten auf einen Verdünnungseffekt für Phosphor hin (LYR et al., 1992). Bei gesteigertem Wachstum nach Düngung war folglich Phosphor - obwohl ebenfalls gedüngt und die absoluten P-Mengen in den Nadeln, v.a. bei NPK-Düngung am höchsten waren - nicht in ausreichendem Maß verfügbar. Andererseits deuten die günstigeren Verhältnisse von N zu P bei den mattwüchsigen Bäumen der Rottauer Alm und das sogar ausgewogene Verhältnis dieser Nährelemente der Bäume am Fischbachkopf auf einen Konzentrationseffekt für Stickstoff hin.

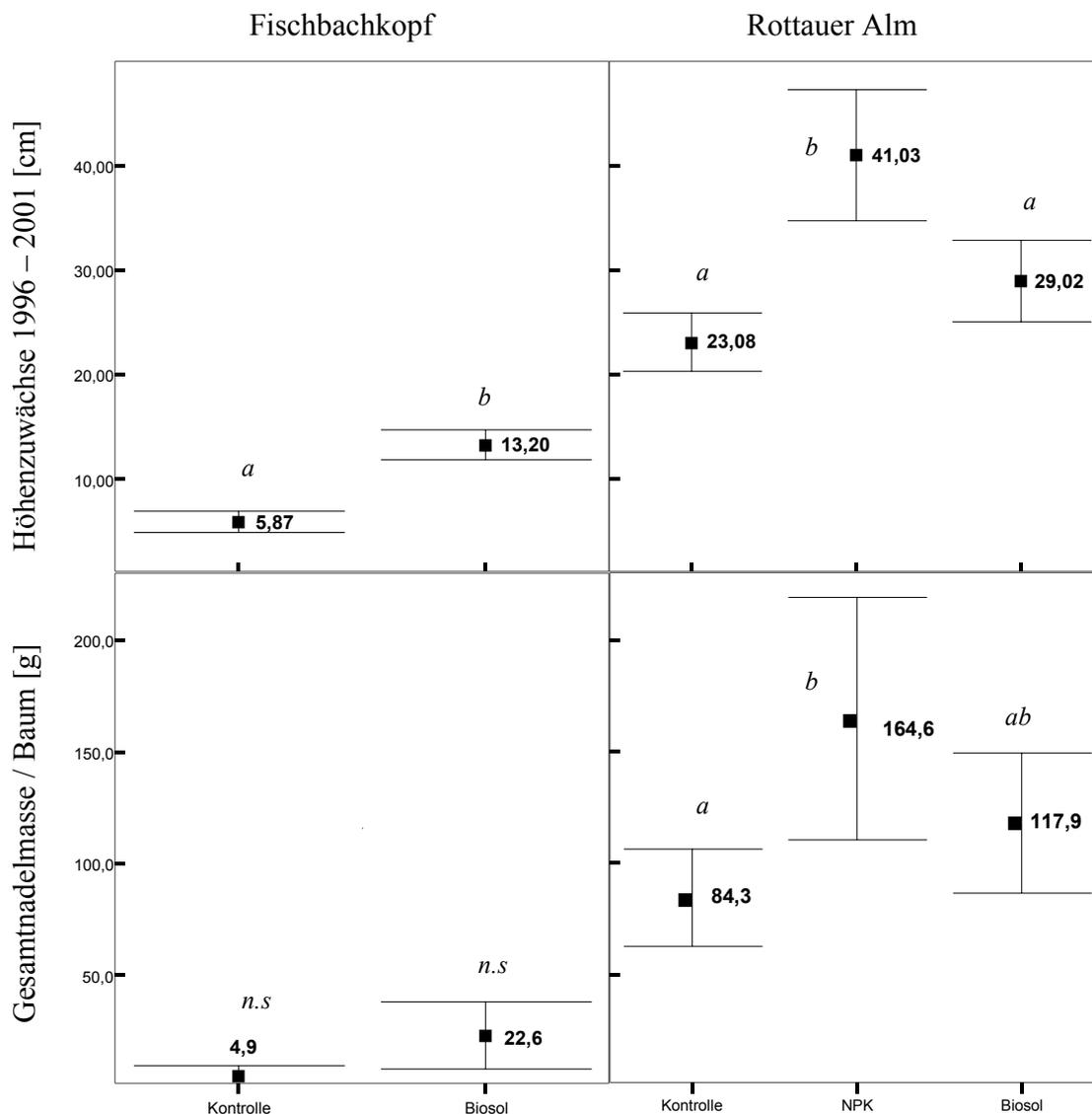
Diese Reaktionen in der Ernährung sind bzgl. der „Nährstoffökologie“ von Fichten bedeutsam. Wie bereits DYRENKOV & GLATZEL (1976) belegten, führt langsames Wachstum der Fichten zu einem Konzentrationseffekt und damit zu höheren Gehalten. Langsames Wachs

tum als Reaktion auf ein geringes Nährstoffangebot des Bodens ist nach MARSCHNER (1995) eine verbreitete Strategie von Pflanzen, den „slow growers“. Die langsam wachsenden, mattwüchsigen Bäume der Rottauer Alm und die insgesamt wenig vitalen Bäume der Fläche Fischbachkopf halten damit ähnliche Relationen der Elemente aufrecht, wie die wüchsigen Bäume und sichern so zumindest vorübergehend ihr Überleben. Außerdem ist die an nährstofflimitierte Umweltbedingungen adaptierte Fichte nach GROSSNICKLE (2000) nicht in der Lage ein plötzliches, sehr großes Nährstoffangebot - wie hier im Fall einer Düngung - in vollem Umfang zu nutzen. Auf vergleichbaren Standorten stellte auch HAUPOLTER (1997b) fest, dass die gedüngten Fichten die hohen Nährstoffgaben nicht auszuschöpfen vermochten. Daher konnten vermutlich selbst die wüchsigen Fichtenkollektive die Nährelementgehalte in den Nadeln nicht langfristig steigern. Nach ZOLLNER (2000) waren diese auf den beiden Flächen bereits zwei Vegetationsperioden nach der Düngemaßnahme wieder im Mangelbereich. Bei Düngerversuchen an Douglasie, einer Baumart mit vergleichbarem ökologischem Verhalten, stellte auch REHFUESS (1997) fest, dass Düngemaßnahmen nur zu einem vorübergehenden Mehrzuwachs und Erhöhung der Nadelspiegelwerte führten.

Aufgrund ihrer hohen Nadelgewichte besaßen die Naturverjüngungsfichten auf Humusauflagen („Stockachselverjüngung“) auffallend hohe absolute Elementmengen. Mehrere Autoren (VON LEININGEN, 1908 & 1909; LEYS et al. 1970; LEIBUNDGUT, 1986) weisen auf die Bedeutung der Humusaufgabe als wichtige Nährstoffquelle im Gebirge hin. Aufgrund der dargestellten ungünstigen bodenchemischen Eigenschaften von Dolomitböden, kann die Menge pflanzenverfügbarer Nährstoffe sehr von der Qualität und Vorratshöhe des Humus abhängen (GLATZEL, 1968). Daneben speichern diese mächtigen Humusaufgaben und -böden viel Wasser (BOCHTER, 1984), so dass auch eine gute Wasserversorgung der Pflanzen für die hohen absoluten Nährelementmengen in Naturverjüngungsnadeln verantwortlich sein könnte. Positiv auf den Nährelementumsatz in Humusaufgaben dürften sich auch die auf den Abbau von organischer Substanz spezialisierten Mykorrhizen auswirken (READ & PEREZ-MORENO, 2003).

Abbildung 1: Höhenzuwächse [cm] (Summe 1996-2001) und durchschnittliche Gesamtnadelmasse je Baum [g] der wüchsigen Kollektive nach Flächen und Düngevarianten. (Fehlerbalken zeigen Standardfehler des Mittelwertes; gleiche Buchstaben bilden homogene Untergruppen; n.s. Unterschiede sind nicht signifikant)

Figure 1: Shoot growth [cm] (total of 1996-2001) and average total needle mass per tree [g] of the collectives with a high increment depending on study site and fertilization form (error bars are indicating the standard error of the mean; same letters mark homogeneous subgroups; n.s. not significant)



4.3 Biomassentwicklung

Auf der untersuchten Fläche Rottauer Alm hatte sich vor allem die NPK-Düngung positiv auf das Trieb­längenwachstum und die Nährelementmengen in den Nadeln ausgewirkt. Dies bestätigen auch bereits frühe Versuche von KRAPFENBAUER (1969) und GLATZEL (1971) die ebenfalls bei NPK-Düngung die größte Steigerung des Trieb­längenwachstums feststellten.

Beide Autoren weisen auf die Bedeutung eines angemessenen Verhältnis von N, P und K hin. Da Phosphor das limitierendste Element auf diesen Standorten zu sein scheint, könnte die geringere Reaktion der Biosolvariante auf einen zu niedrigen Phosphorgehalt in diesem Dünger beruhen.

Die untersuchten wüchsigen Pflanzen hatten in Folge der Düngung ein gesteigertes Sproßlängenwachstum, das aber nach fünf Jahren wieder nachließ. Nach REHFUESS (1997) ist dies darauf zurückzuführen, dass das Speicherparenchym dieser kleinen Bäume noch zu wenig ausgebildet ist und daher der Dünger nicht in ausreichendem Maß in das interne Nährelementdepot angelegt werden kann. Einmalige Düngemaßnahmen würden dann zwar zum Teil Nährstoffreserven in der Pflanze erhöhen (daher die höheren Nadelmassen), wiederholte Düngung ist jedoch zur Steigerung des Höhenwachstums nötig. Düngemaßnahmen sind folglich solange angezeigt, bis ausreichend Speicherorgane als langfristiges Nährstoffdepot zur Verfügung stehen. In die selbe Richtung weisen auch die Ausführungen von DYRENKOV & GLATZEL (1976). Demnach ist die Fichte eine Baumart mit einer sehr kurzen, intensiven Phase des Streckenwachstums während dessen sie einen erhöhten Nährelementbedarf hat. Wichtig für das Sproßlängenwachstum junger Fichten ist daher (neben exogenen Faktoren, wie v. a. Strahlung bzw. Wärme) die in der Nadelmasse gespeicherte Nährelementmenge. Gerade diese inneren Reservestoffe wurden v.a. durch die NPK-Düngung erhöht (große Nadelmasse). Mit zunehmender Größe des Baumes und damit des Wurzelsystems werden außerdem neue Nährstoffreserven im Boden (diese liegen auf flachgründigen Standorten im Gebirge häufig als Spaltenfüllungen vor!) erschlossen. Dies führt dazu, dass der Baum ab einer bestimmten Größe nicht mehr im Trieblängenwachstum zurückfällt.

Die extrem geringe Nadelmasse und die dadurch fehlende Möglichkeit Nährstoffe zu verlagern wird die Kontrollbäume und auch die mattwüchsigen Biosol-Bäume am Fischbachkopf langfristig mit großer Wahrscheinlichkeit zum Absterben bringen. Dies gilt um so mehr, wenn man berücksichtigt, dass Bäume größerer Höhenlage naturgemäß mehr Nadeljahrgänge aufweisen müßten (SCHÜTT et al., 1992).

Die geringe Reaktion auf Biosöldüngung und der insgesamt schlechte Pflanzenzustand am Fischbachkopf gegenüber der Rottauer Alm könnten eine Folge unzureichender Wurzelentwicklung und damit Nährelementaufnahme sein (GROSSNICKLE, 2000). Zum einen konnten die Fichtenwurzeln die organische Auflage nur wenig durchdringen da nur F-Mull vorhanden war. Daher wurden die Wurzeln in das für die Fichte bodenchemisch ungünstige Milieu des Mineralbodens gezwungen. Außerdem sind die Containerpflanzen in saurem Substrat ange

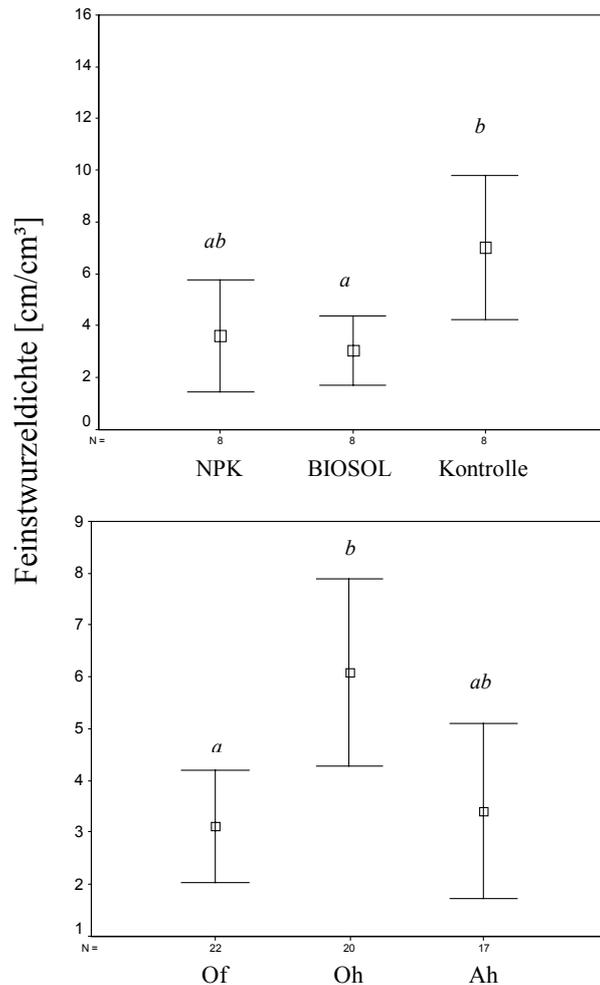
zogen worden. Daher ist der basische Mineralboden vermutlich auch eine physiologische Barriere die eine Regeneration des Wurzelwerkes nach dem Verpflanzen behindert. Gerade in diesen Bodenerschließung investieren um später in ungehindertes Höhenwachstum übergehen zu können (LÜSCHER, 1990; OTT et al., 1997). Neben der ungünstigeren Humusform (als Folge der Beweidung), könnten nach RÖHRIG (1966) und KÖSTLER et al. (1968) auch die tiefere Bodentemperatur und die kürzere Vegetationszeit an der Obergrenze des Hochmontan im Vergleich zum Montanbereich die Entwicklung der Wurzeln behindert haben. GÖBL (1995) stellte außerdem auf beweideten Flächen Feinstwurzelschäden und abgestorbene Mykorrhizen fest. Vermutlich besteht in den Rasenflächen auch keine zusammenhängende Mykorrhizazönose wie im relativ intakten Wald der Rottauer Alm. Eventuell fehlte auch den mattwüchsigen Bäumen der Rottauer Alm zum Zeitpunkt der Düngung ein gut entwickeltes Wurzelsystem als Voraussetzung für die Nährstoffaufnahme. LÜSCHER (1990) stellte fest, dass Naturverjüngungsfichten die Hauptwurzelmasse hangseitig ausbilden. Es könnte jedoch durchaus sein, dass nicht alle gepflanzten Containerfichten hierzu in der Lage waren und gerade die mattwüchsigen ihre Wurzeln talseits bildeten und daher der oberhalb der Bäumchen ausgebrachte Dünger nicht wirken konnte.

4.4 Wurzeldichte

POLOMSKI & KUHN (1998) sowie BABEL (1981) beschreiben, dass geringe Nährstoffvorräte zu erhöhter Wurzelproduktion führen. Diese war besonders hoch bei den ungedüngten Kontrollpflanzen, obwohl die Düngewirkung auch bei den gedüngten Bäumen nur mehr schwer im Boden nachweisbar war. Vermutlich war der „innere“ (in dem Fall niedrigere) Nährstoffvorrat ein Schlüssel für erhöhte Feinstwurzelproduktion der Kontrollpflanzen. Die Vorliebe der Fichte den Schwerpunkt der Feinstwurzeln in der organischen Auflage zu bilden spiegelte sich in der hohen Feinstwurzeldichte im Oh– Horizont wider. Auch KUTSCHERA & LICHTENEGGER (2002) beschreiben den höchsten Feinstwurzelbesatz der Fichte im Übergangsbereich von der Auflage zum Mineralboden. Da hier saure Verhältnisse herrschen, dürfte dies der Fichte in ihrem Nährstoffaneignungsvermögen, insbesondere für Kalium, entgegenkommen. Auch SANDHAGE-HOFMANN (1993) fand die höchste Feinstwurzeldichte bei gleichzeitig engem Ca/K-Verhältnis der Bodenlösung in der organischen Auflage. Dies unterstreicht die Bedeutung der organischen Auflage bei Böden mit Kalzium/Magnesium-Überschuß und könnte andererseits das schlechte Gelingen der Aufforstung auf der durch Beweidung und Humusverlust degradierten Fläche Fischbachkopf erklären.

Abbildung 2: Dünge- und Horizonteinfluß auf die Feinstwurzel-dichte [cm/cm³] aller untersuchten Bäume der Fläche Rottauer Alm (Fehlerbalken zeigen das 90 % Konfidenzintervall des Mittelwertes; gleiche Buchstaben bilden homogene Untergruppen)

Figure 2: Fertilization and soil horizon effects on fine root density [cm/cm³] of the study site Rottauer Alm (errors bars are indicating the 90 % confidence intervall; same letters mark homogeneous sub-groups)



5. Synthese – Düngewirkung, Anpassung der Fichte und Folgerungen für die Schutzwaldsanierungspraxis

5.1 Wirkung der Düngung auf Boden, Ernährung und Biomasseentwicklung

Die vergleichsweise hohen Düngegaben gingen bis auf Phosphor, das vermutlich als Apatit im Boden festgelegt wurde, zum Großteil verloren. Dieser stellte sich auch als problematisches Nährelement heraus. Wie ein Verdünnungseffekt für Phosphor zeigte, war dieses Nährelement bei gesteigertem Wachstum in Folge der Düngung nicht in ausreichendem Maß verfügbar. Innerhalb der wüchsigen Bäume führte jedoch die NPK-Düngung auf der Rottauer Alm zu deutlichen Triebanzuwachs- und Nadelbiomassesteigerungen. Die geringere Dünge-reaktion auf der Fläche Fischbachkopf könnte daher einerseits auf den zu geringen Phosphoranteil in Biosol zurückzuführen sein. Weitere Gründe können das ungünstigere Bodenmilieu auf dieser durch Beweidung stark veränderten Fläche und eine unzureichende Wur-

zelentwicklung sein. Trotz Düngung zeigte sich das Hauptproblem der Fichtenernährung auf Rendzinen aus Dolomitgestein: Stickstoff- und starker Phosphormangel bei einem Überschuß an Magnesium.

5.2 Mögliche Anpassung der Fichte an schwierige Standortverhältnisse

Die Alpenfichte ist ernährungsphysiologisch an ein niedriges Nährstoffpotenzial (in unserem Fall vor allem Stickstoff und Phosphor, verstärkt durch Trockenphasen) adaptiert. Mit langsamen Wachstum in der Jugend –jedoch hohes erreichbares Endalter ist sie eine klare Klimaxbaumart. Hohe Nährstoffgaben können daher v.a. von jungen Fichten mit geringer Wurzelentwicklung nicht vollständig ausgenutzt werden. Aufgenommene Nährstoffe werden nur kurzzeitig in gesteigertes Wachstum und höhere Nadelspiegelwerte investiert. Dagegen wird, wie v.a. die gedüngten Bäume auf der Rottauer Alm verdeutlichen, das interne Nährelementdepot in der Nadelmasse erhöht. Zusätzlich gleicht die Fichte ein geringes Nährstoffangebot durch eine erhöhte Wurzeldichte aus. Die Naturverjüngung zeigt auf mächtigem Skeletthumus-Böden („Tangelrendzinen“) im Stockbereich abgestorbener Altlichten hohe Nährelementvorräte in den Nadeln und ist in ihrer Gesamterscheinung sehr vital. Sie unterscheidet sich dadurch deutlich von den gepflanzten Bäumen. Entscheidend scheint hierbei die Faktorenkombination ungestörte Wurzelentwicklung, vitale Mykorrhizierung und die mächtige, vom Ca-/Mg-reichen Substrat losgelöste, organische Auflage bei gleichzeitig hoher Wasserspeicherkapazität zu sein. Hier kommen auch verstärkt Mykorrhizen vor, die Feinwurzeln vor Trockenschäden schützen können (z. B. *Cenococcum geophilum*) (INGENHAAG, 2003). Unter den beschriebenen Standortverhältnissen konzentriert die Fichte, ähnlich Bäumen in tropischen Regenwäldern, ihre Nährelementaufnahme auf die Humusaufgabe.

5.3 Empfehlungen aus dieser Studie an die Forstpraxis

- 1) Die Aufwandsmenge von 100 g NPK/Pflanze aus der Versuchsanlage war aufgrund der geringen Aufnahmefähigkeit durch die jungen Fichten und der Auswaschungsgefahr zu hoch. Je nach Baumgröße dürften 30 – 45 g NPK ausreichen. Anstelle von granuliertem Dünger könnten langsam lösliche Düngetabletten (keine Aufnahme durch Raufußhühner als Mahlsteine und längerer Verbleib im System) ausgebracht werden. Diese sind oberhalb des Baumes zu verteilen und leicht in die feinstwurzelerreiche Humusaufgabe einzuarbeiten.
- 2) Da vergleichsweise kleine, vitale Pflanzen gut auf die Düngung angesprochen haben, sollten nicht nur große Pflanzen gedüngt werden. Wenig vitale Pflanzen (zwei Nadeljahrgänge) sind nicht düngewürdig, da vermutlich auch deren Wurzelsystem verkümmert ist.

Das selbe gilt auch für eine wiederholte Düngung von Pflanzen, die nicht auf eine Erstdüngung reagierten.

- 3) Da die Triebblängensteigerung nach Düngung nur kurzzeitig wirkte ist diese i. d. R. nach spätestens fünf Jahren zu wiederholen (Rehfuess, 1997; Grossnickle, 2000).

Im Einzelfall ist zu Prüfen ob eine Düngung notwendig und langfristig zielführend ist. Mögliche Entscheidungsgrundlagen für Düngemaßnahmen an einer Fläche können ein bestimmtes Schutzgut (Objektschutz), zumeist verbunden mit hohen Investitionen (Verbauungen) und/oder hoher Verbißdruck sein. Orientiert am Einzelbaum, sollten Pflanzen auf ungünstigen Kleinstandorten, z.B. bei Schneeschimmelbefall, Schneegleiten und allgemein geringer Vitalität, von der Düngung ausgespart werden. Ab vier bis fünf sattgrünen Nadeljahrgängen ist eine Fichte aber als ausreichend vital zu beurteilen. Wenn nicht Wachstumssteigerung das Ziel ist kann auf eine Düngung verzichtet werden. Die Vitalität der zu düngenden Bäume und damit der Erfolg einer Düngemaßnahme scheint um so günstiger, je mehr der ursprüngliche Waldbodencharakter, insbesondere Humusvorrat und –form erhalten sind. Auf in Folge Jahrhunderte anhaltender Beweidung extrem veränderten Dolomitstandorten, wie im Fall der Fläche Fischbachkopf, kann die Fichte nicht (mehr) standortsgemäß und daher auch nicht düngewürdig sein.

6. Ausblick

Nach wie vor ungeklärt sind Mangelgrenzen der Fichtenernährung für kalkalpine Standorte, insbesondere aufgrund möglicher Verdünnungs- und Konzentrationseffekte (vgl. VAN DEN BURG, 1985; STEENBJERG, 1951 & 1954). Hierbei sind Unterschiede im Nährelementbedarf bei verschiedenen Fichtenherkünften (EVERS 1973 & 1976) und in unterschiedlichen Höhenlagen (LYR et al. 1992; BERG & MEENTEMEYER, 2002) zu beachten. Forschungsbedarf besteht weiterhin zum „Dolomitphänomen“ und die dabei auftretende unzureichende Stickstoff- und Phosphorennährung bei einem Magnesiumüberangebot.

Zum Schluß der Hinweis von BAVIER (1910), der bei der Beurteilung des Baumwachstums im Gebirge und bei geplanten Düngemaßnahmen auf Schutzwaldstandorten berücksichtigt werden sollte: „Wenn irgendwo das Sprichwort „Gut Ding will Weile haben“ angewendet werden kann, dann sicherlich bei der Durchführung der Verjüngung im Gebirge“.

Zusammenfassung

Junge, gepflanzte Fichten auf Schutzwaldsanierungsflächen der Bayerischen Kalkalpen, insbesondere auf Hauptdolomitstandorten, zeichnen sich durch mangelhafte Ernährung vor allem mit Stickstoff und Phosphor und durch Wuchsstockungen aus. Daher wurde auf zwei Dolomitstandorten untersucht, wie sich NPK- und Biosol-Düngung auf die Sanierungspflanzen auswirken und inwieweit die Fichte an nährstoffarme Verhältnisse adaptiert ist. Die Düngewirkung war insgesamt sehr kurz, da vermutlich ein Grossteil der ausgebrachten Nährstoffe wegen der hohen Niederschläge oberflächlich ausgewaschen wurde und die Fichte hohe Nährstoffgaben nicht vollständig nutzen kann. Trotz der Düngung zeigte sich wiederholt Stickstoff- und noch stärkerer Phosphormangel. Ausserdem wurde ein Überangebot an Magnesium deutlich, das auf Dolomit zu physiologischen Störungen führen könnte. Bei den untersuchten Düngemitteln hatte NPK die grösste Wirkung. Langsames Wachstum und Erhöhung der Feinstwurzeldichte sind mögliche Anpassungen an diese nährstoffarmen Standorte. Hier hat auch die organischen Auflage grosse Bedeutung für die Baumernährung. Als Empfehlung für die Forstpraxis wurden geringere Düngemengen an NPK und eine häufigere Wiederholung der Massnahme abgeleitet.

Summary

Nutritionstatus and possible adaptation mechanisms of Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) on dolomite sites in the Bavarian Limestone Alps – Results from a fertilisation experiment on young plantations in protective forests

Young, planted Norway spruces in protection forests of the Bavarian Limestone Alps, in particular on dolomite sites, are characterised by insufficient supplies of phosphorous and nitrogen combined with inadequate growth. On two dolomite sites we studied the benefits to the plants of NPK- and Biosolfertilisation and examined how spruce is naturally adapted to this nutrient poor environment. Effects of fertilisation were short-lived, because the majority of the nutrients were washed out as a result of high precipitation. Moreover, spruce is not able to scoop out nutrients in great quantities. Although fertilisation was carried out, lack of nitrogen – and, even more acutely – lack of phosphorus were obvious. An over-supply of magnesium can lead to physiological disfunctions on dolomite sites. The examined fertiliser NPK had the greatest effect. Slow growth rates and a higher fineroot density are adaptations on these nutrient poor sites. The organic layer here plays an important role for tree nutrition. Recommendations for forest practice are smaller amounts but more frequent applications of NPK.

Résumé

L'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) dans les stations dolomitiques des Alpes calcaires bavaroises. Résultats d'un essai de fertilisation de jeunes plantations destinées à l'assainissement de forêt protectrice

De jeunes épicéas plantés dans des surfaces d'assainissement de forêt protectrice dans les Alpes calcaires bavaroises (notamment dans des stations dolomitiques) présentent des carences, avant tout en azote et en phosphore, et un ralentissement de la croissance. Suite à ces constatations, on a étudié l'effet d'un épandage d'engrais de type NPK ou biosol sur deux stations dolomitiques et observé le degré d'adaptation de l'épicéa aux mauvaises conditions nutritives. L'effet des engrais a été très bref dans son ensemble. La raison en est la suivante: une grande partie des éléments nutritifs apportés a été vraisemblablement lessivée en surface par les fortes précipitations et l'épicéa n'a pas pu utiliser entièrement la forte concentration de nutriments. Des carences en azote et plus encore en phosphore sont à nouveau apparues malgré l'apport d'engrais. On a en outre décelé un net excédent de magnésium susceptible d'entraîner des perturbations physiologiques sur les stations dolomitiques. Parmi les engrais testés, c'est le mélange NPK qui a eu le plus grand effet. Une croissance lente et une densification des racines constituent des adaptations possibles à ce type de stations pauvres en éléments nutritifs. L'horizon organique revêt, ici aussi, une grande importance pour l'alimentation de l'arbre. Cette étude a permis d'adresser aux praticiens forestiers la recommandation suivante: utiliser l'engrais NPK à faible dose et répéter fréquemment l'opération.

Traduction: CLAUDE GASSMANN

Literatur

- ARBEITSGRUPPE BODEN (1994): Bodenkundliche Kartieranleitung. Stuttgart : Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 392 S.
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (1985): Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland. Münster-Hiltrup : Landwirtschaftsverlag, 170 S.
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (1996): Forstliche Standortsaufnahme. Eching : IHW-Verlag, 352 S.
- BABEL, U. (1981): Humusmorphologische Untersuchungen in Nadelholzbeständen mit Wuchsstörung. Mittlg. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung 29, S. 7 – 20.

- BACHMANN, M., T. PREUHLER, H. PRETZSCH (2000): Lassen sich stark geschädigte Schutzwaldbestände durch organische Spezialdünger nachhaltig vitalisieren? Forstarchiv 71, S. 183-189.
- BAIER, R. (1998): Böden aus Raibler Schichten in den Nördlichen Kalkalpen – Entstehung, Eigenschaften und Einfluß einer Klimaerwärmung auf die potenzielle Standortqualität für Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.). Diplomarbeit der LMU; unveröffentlicht, 186 S.
- BAVIER, B. (1910): Was sind die Ursachen des so häufigen Fehlens der natürlichen Verjüngung in alten Fichtenbeständen hoher Lagen, und wie kann dieser Zustand beseitigt werden? Wie sind solche Bestände inskünftig zu behandeln? Schweiz. Zeitschr. Forstw. 5, 61 Jg., S. 145-152 u. 195-236.
- BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT (1981): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500 000. München : Bayerisches Geologisches Landesamt, 168 S.
- BERG, B., V. MEENTEMEYER (2002): Litter quality in a north European transect versus carbon storage potential. Plant and Soil 242, S. 83-92.
- BOCHTER, R. (1984): Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten- Beitrag zu Genese, Ökologie und Systematik. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte 6.
- BOCHTER, R., W. NEUERBURG, W. ZECH (1981): Humus und Humusschwund im Gebirge. Nationalpark Berchtesgaden. Forschungsberichte 2, 110 S.
- BOSCH, C. (1986): Standorts- und ernährungskundliche Untersuchungen zu den Erkrankungen der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in höheren Gebirgslagen. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 75, 241 S.
- BRANG, P. (1996): EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ZUR ANSAMUNGSÖKOLOGIE DER FICHTE IM ZWISCHENALPINEN GEBIRGSWALD. BEIHEFT SCHWEIZ. Z. FORSTW. 77, 375 S.
- BUNDESMINISTERIUM FÜR ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND FORSTEN (Hrsg.)(1990): Bundesweite Bodenzustandserfassung im Wald - Arbeitsanleitung. Bonn. 147 S.
- DYRENKOV, S. A., G. GLATZEL (1976): Mineralstoffernährung der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.): Konzentrationseffekte in Folge von Nadelverlusten. Mittlg. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung 25, S. 59 – 68.

- ENDERS, G. (1979): Theoretische Topoklimatologie. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte 1, 92 S.
- EVERS, F. H. (1973): Genetische Unterschiede im Mineralstoffgehalt der Nadeln junger Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.). Mittlg. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung 23, S. 67 – 71.
- EVERS, F. H. (1976): Über bleibende Differenzierungen im Mineralstoffgehalt der Nadeln bei verschiedenen Klonen der Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.). Mittlg. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung 27, S. 60 – 65.
- EWALD, J. (1997): Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. Berlin, Stuttgart : J- Cramer. 234 S.
- EWALD, J. (1999): Soziologie und Standortbindung subalpiner Fichtenwälder in den Bayerischen Alpen. Göttingen : Tuexenia 19, S. 107-125.
- EWALD, J., M. REUTHER, J. NECHWATAL, K. LANG (2000): Monitoring von Schäden in Waldökosystemen des bayerischen Alpenraumes. Bayerisches Staatsmin. für Landesentwicklung u. Umweltfragen, Materialien 55, 235 S.
- EWALD, J. (2000): Long-term impact of forest pasture on the understorey of mountain forests in the Tegernsee Alps (Bavaria). Z. Ökologie u. Naturschutz 9. S. 161-170.
- EWALD, J (2001): Regionale natürliche Waldzusammensetzung im Wuchsgebiet 15 Bayerische Alpen. In: Die regionale natürliche Waldzusammensetzung Bayerns. Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (Hrsg.), 98 S.
- FINCK, A. (1979): Dünger und Düngung. Weinheim, New York : Verlag Chemie. 442 S.
- FLIRI, F. (1975): Das Klima der Alpen im Raume Tirols. Monograph. Z. Landeskd. Tirols, Innsbruck, 454 S.
- FRANZ, H., F. SOLAR (1961): Das Raxplateau und seine Böden. Mitteilungen der Österreichischen Bodenkundlichen Gesellschaft 6, S. 81-101.
- FLÜCKIGER, W., S. BRAUN (1995): Revitalisation of an protective forest by fertilisation. Plant and Soil, 168-169, S. 481-488.
- GLATZEL, G. (1968): Probleme der Beurteilung der Ernährungssituation von Fichte auf Dolomitböden. Mitteilungen d. Öster. Bodenkdl. Ges., Bd. 12, S. 14 – 46.

- GLATZEL, G. (1971): Ein Versuch zur Frage der Mineralstoffernährung von Fichtenpflanzungen in Hochlagen. Cbl. ges. Forstw. 88, S. 195-223.
- GÖBL, F. (1995): Mykorrhiza- und Feinwurzeluntersuchungen in einem Wald- und Weidegebiet. In: Herman, F., S. Smidt (Hrsg.): Ökosystemare Studien im Kalkalpin – Bewertung der Belastung von Gebirgswäldern – Schwerpunkt Rhizosphäre. Wien, Berichte FBVA 87, S. 201-214.
- GROSSNICKLE, S. C. (2000): Ecophysiology of Northern Spruce Species – The Performance of Planted Seedlings. Ottawa : NRC Research Press. 407 S.
- GULDER, H.-J., M. KÖLBEL (1993): Waldbodeninventur in Bayern. Forstl. Forschungsberichte München Nr. 132, 243 S.
- HAUPOLTER, M. (1997a): Mineralstoffernährung und Baumvitalität auf Standorten sensibler Bergwaldökosysteme der nördlichen Kalkalpen Tirols. Abschlußbericht Teil I. Institut für Waldökologie, BOKU Wien, 156 S.
- HAUPOLTER, M. (1997b): Bodenmelioration degradierter Waldstandorte der nördlichen Kalkalpen Tirols. Abschlußbericht Teil II. Institut für Waldökologie, BOKU Wien, 94 S.
- HAUPOLTER, M. (1999): Zustand von Bergwäldern in den nördlichen Kalkalpen Tirols und daraus ableitbare Empfehlungen für eine nachhaltige Bewirtschaftung. Diss. Univ. f. Bodenkultur, Wien, 316 S.
- HERMAN, F.(1994): Nährstoffgehalte von Fichtennadeln sowie Schadstoffgehalte in Fichtennadel und –borkenproben des Untersuchungsgebietes Achenkirch. In: Herman, F., S. Smidt (Hrsg.): Ökosystemare Studien im Kalkalpin. Wien, Berichte FBVA 78, S. 59-71.
- HÖLZEL, N. (1996): Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. Lauferer Forschungsberichte 3, 192 S.
- HÜTTL, R.F. (1992): Die Blattanalyse als Diagnose- und Monitoringinstrument in Waldökosystemen. Freiburger Bdkdl. Abh. 30, S. 31-59.
- INGENHAAG, J. (2003): Zusammensetzung der Mykorrhizazönose eines montanen Fichtenjungbestandes in den Bayerischen Kalkalpen (Raibler Dolomit). Diplomarbeit der LMU München, Fachbereich Biologie; unveröffentlicht, 88 S.
- KATZENSTEINER, K. (1993): Die Waldsanierungsversuche Lech. ÖFZ, Nr. 3, S. 35-38.
- KINZEL, H. (1982): Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Stuttgart : Ulmer, 534 S.

- KÖSTLER, J. N., E. BRÜCKNER, H. BIBELRIETHER (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. Berlin, Hamburg : Parey, 284 S.
- KOLB, E. (1995): Einfluß einer Klimaerwärmung auf den Stickstoffhaushalt von Waldböden. Forstliche Forschungsberichte München 149, 126 S.
- KRAPFENBAUER, A. (1969): Böden aus Dolomit und Serpentin in ihrer Auswirkung auf die Waldernährung. Cbl. ges. Forstw. 86, S. 189-219.
- KUTSCHERA, L., E. LICHTENEGGER (2002): Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher. Graz : Stocker. 604 S.
- LAATSCH, W. & W. GROTTENTHALER (1973): Labilität und Sanierung der Hänge in der Alpenregion des Landkreises Miesbach. Bayer. Staatsministerium für Ernährung Landwirtschaft und Forsten, 57 S.
- LEIBUNDGUT, H. (1986): Unsere Gebirgswälder. Bern, Stuttgart : Haupt. 84 S.
- LEINIGEN V. W. (1908): Über Humusablagerungen in den Kalkalpen. Naturwissenschaftliche Zt. für Forst- und Landwirtschaft, S. 529-538
- LEINIGEN V. W. (1909): Über Humusablagerungen in den Kalkalpen. Naturwissenschaftliche Zt. für Forst- und Landwirtschaft, S. 8-32 u. 160-173 u. S. 249273.
- LEYS, E., I. NEUWINGER, J. HEUMADER, W. STOLZE (1970): Bericht über Versuchsflächen bei Hochlagenaufforstungen. Cbl. ges. Forstwesen 87, S. 116-124.
- LIU, J. C., T. KELLER, K. H. RUNKEL, H. D. PAYER (1994): Bodenkundliche Untersuchungen zu Ursachen des Nadelverlustes der Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Kalkstandorten der Alpen. Forstw. Cbl. 113, S. 86 – 100.
- LOZAN, J., H. KAUSCH (1998): Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Berlin : Parey, 287 S.
- LÜSCHER, F. (1990): Untersuchung zur Höhenentwicklung der Fichtennaturverjüngung im inneralpinen Gebirgswald. Diss. ETH Zürich Nr. 8879, 138 S.
- LYR, H., H. J. FIEDLER, W. TRANQUILLINI (1992): Physiologie und Ökologie der Gehölze. Jena; Stuttgart : Fischer. 620 S.
- MARSCHNER, H. (1995): Mineral nutrition of higher plants. London : Academic Press. 889 S.

- MÖBNANG, M. (1992): Elementgehalte von Fichten entlang eines Höhenprofils im Bayerischen Alpenraum. Abschlußbersicht des Lehrstuhl für Forstpflanzenzüchtung und Immissionsforschung LMU München, unveröffentlicht. 96 S.
- OTT, E., M. FREHNER, H.-U. FREY, P. LÜSCHER (1997): Gebirgsnadelwälder. Bern; Stuttgart; Wien : Paul Haupt. 287 S.
- POLOMSKI, J., N. KUHN (1998): Wurzelsysteme. Bern, Stuttgart, Wien : Haupt. 290 S.
- READ, D. J., J. PEREZ-MORENO (2003): Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytol.* 157, S. 475 – 492
- REHFUESS, K.E. (1990): Waldböden. Hamburg und Berlin: Paul Parey, 294 S.
- REHFUESS, K.E. (1997): Düngeversuche zum Anbau von Douglasie auf durch frühere Streunutzung degradierten Standorten in der Oberpfalz. *Forstw. Cbl.* 116, S. 65 – 78.
- RÖHRIG, E. (1966): Die Wurzelentwicklung der Waldbäume in Abhängigkeit von den ökologischen Verhältnissen. *Forstarchiv* 10, S. 217-229 u. 237-249.
- SANDHAGE – HOFMANN, A. (1993): Wachstum und Nährstoffversorgung von Feinwurzeln unterschiedlich geschädigter Fichten auf Böden aus Kalkgestein (Wank – Massiv). Abschlußbericht Lehrstuhl für Bodenkunde und Bodengeographie, Universität Bayreuth, 242 S.
- SCHEFFER - SCHACHTSCHABEL (2002): Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart: Enke, 593 S.
- SCHÜTT, P., H. J. SCHUCK, B. STIMM (1992): Lexikon der Forstbotanik. Landsberg a. Lech : Ecomed.
- STEENBJERG, F. (1951): Yield curves and chemical plant analyses. *Plant and Soil* III; S. 97 - 103.
- STEENBJERG, F. (1954): Manuring, plant production and the chemical composition of the plant. *Plant and Soil* V, S. 226 - 242.
- VAN DEN BURG, J. (1985): Foliar analysis for determination of tree nutrient status – a compilation of literature data. Rijksinstituut voor Onderzoek in de bos- en Landschapsbouw „De Dorschkamp“, Wageningen. 615 S.
- WEAST, R.C. (1983) (HRSG.): Handbook of Chemistry and Physics 64th edition 1983-1984. Boca Raton : CRC Press.

- WEBER, P. (1997): Jahreszeitliche Dynamik der Nährstoffe und der Phytomasse in Kalkmagerrasen und Borstgrasrasen der subalpinen Höhenstufe im Wettersteingebirge (Nördliche Kalkalpen). Diplomarbeit TU München, Lehrstuhl Vegetationsökologie; unveröffentlicht, 110 S.
- ZECH, W. (1968): Kalkhaltige Böden als Nährsubstrat für Koniferen. Diss. der LMU, 165 S.
- ZECH, W. (1970): Besonderheiten im Ernährungszustand chlorotischer Fichten auf kalkreichen Böden, FwCbl. 89, S. 1 – 9.
- ZECH, W., W. VÖLKL (1979): Beitrag zur bodensystematischen Stellung kalkalpiner Verwitterungslehme. Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft. 29, S. 661-668.
- ZOLLNER, A. (2000): Unveröffentlichter Abschlußbericht zum Projekt: Möglichkeiten und Grenzen der organischen Düngung mit Biosol zur Unterstützung der Schutzwaldsanierung.

Danksagung: Dieses Projekt wurde dankenswerterweise vom Kuratorium der Bayerischen Staatsforstverwaltung gefördert. Der Autor bedankt sich außerdem bei den beiden anonymen Gutachtern für die kritische und hilfreiche Durchsicht des Manuskriptes.

Verfassers: Forstrat ROLAND BAIER (Dipl. Forstwirt Univ.), Fachgebiet Waldernährung und Wasserhaushalt, Wissenschaftszentrum Weißenstephan, Am Hochanger 13, 85354 Freising, e-mail: baierr@forst.tu-muenchen.de

Publikation III

Baier R, Ingenhaag J, Blaschke H, Göttlein A, Agerer R (2005) Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in top soil horizons of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian Limestone Alps (*Mycorrhiza*; zur Publikation angenommen)

**Vertical distribution of an ectomycorrhizal community in top soil horizons
of a young Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) stand of the Bavarian
Limestone Alps**

Roland Baier^{1)*}, Jan Ingenhaag²⁾, Helmut Blaschke³⁾, Axel Göttlein¹⁾, and Reinhard Agerer²⁾

¹⁾Technische Universität München, Department of Ecology, Forest Nutrition and Water Resources, Freising, Germany

²⁾Ludwig-Maximilians-Universität München, Faculty of Biology, Department of Biology I, Mycological Biodiversity, Germany

³⁾Technische Universität München, Department of Ecology, Plant Ecophysiology, Freising, Germany

*)corresponding author:

Roland Baier, Fachgebiet Waldernährung und Wasserhaushalt, Am Hochanger 13, D-85354 Freising, Germany, Phone: +49-(0)8161-71-4733, Fax: +49-(0)8161-714748, e-mail: baierr@forst.tu-muenchen.de

Abstract

The vertical niche differentiation of genera of ectomycorrhiza (ECM) was assessed in a 17 years old Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) plantation on a mountainous dolomitic site (1050 m.a.s.l.) of the Bavarian Limestone Alps. We determined ECM anatomotypes, recorded the abundance of corresponding ECM root tips, and classified them into groups of ECM exploration types, which refer to the organisation and the extent of their extramatrical mycelia. The abundance of ECM was highest in the organic soil layers compared to the mineral soil horizon. The ordination of the ECM communities and of the exploration types revealed segregation in dependency on differences in soil horizon properties. While *Cenococcum geophilum* preferred the organic soil layers, *Lactarius* spp., *Tomentella* spp., and *Craterellus tubaeformis* were generally most abundant in the mineral soil horizons. *C. geophilum* was the predominant species possibly based on enhanced competitiveness under the prevailing site conditions. The short-distance exploration types (e.g. *C. geophilum*) preferentially colonized the organic soil layer, whereas the contact types (e.g. most of the *Tomentella* spp., *Craterellus tubaeformis*) together with medium-distance types (e.g. *Amphinema byssoides*) were primarily associated with the underlying A-horizons. Therefore, the soil horizons had an important effect on the distribution of ECM and on their community structure. The spatial niche differentiation of ECM genera and exploration types is discussed in regard to soil horizon specific physico-chemical properties and the assumed ecophysiological strategies of the ECM.

Keywords: *Picea abies*, ectomycorrhizae, exploration types, limestone, Alps, anatomotypes, morphotypes

Introduction

The mountainous vegetation belt of the Bavarian Limestone Alps was previously naturally covered by mixed Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]), European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Silver fir (*Abies alba* Mill.) forests, growing on moderately dry (*Aposerido-Fagetum caricetosum albae*) to moderately fresh sites (*Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae*) (EWALD 1997). The previous virgin forests, rich in structure, were characterised by large amounts of dead and decayed wood on the forest floor and by organic residues that accumulated on the soil surface. It is well documented for the Bavarian Limestone Alps, that the intensive former silvicultural practices, in particular clearcutting for salt work industries since the 15th century, lead to a substantial loss of the organic matter due to mineralisation processes and erosion by snow gliding on these steep mountain slopes (Zierhut 2003, Bochter et

al. 1981, Meister 1969). Accordingly, the forest harvesting practice resulted in both a great shift of the humus forms from mighty mor or moder in the virgin forests to thin mull humus forms on nowadays woodless sites and in wide canopy openings with only sparse residual overstory trees (Meister 1969). Reforestation efforts on these sites have often been unsuccessful, because the planted spruce shows low growth rates, especially when combined with insufficient nutrition, in particular nitrogen, phosphorus, and potassium (Baier 2004, Haupolter 1999).

Organic matter plays an important role in nutrient cycling in ecosystems, mainly due to the decomposition capabilities of the ectomycorrhizae (ECM) (Read and Perez-Moreno 2003, Smith and Read 1997, Gadgil and Gadgil 1971). Several field studies have reported declines in ECM diversity after forest harvesting. Impacts of forest clearcutting on ECM communities are related to loss of inoculation potential, decrease in inputs of carbon from host plants, distance to mature trees or a combination of these factors (Cline et al. 2005, Jones et al. 2003). Dickie et al. (2002) found markedly different fungal communities among litter, F-layer, H-layer, and the B-horizon, indicating the importance of the specific edaphic environment for the ECM community structure. The extramatrical mycelia radiating into the soil act as a transport system and increase the exploited soil volume (Read et al. 2004, Smith and Read 1997, Brownlee et al. 1983, Duddridge et al. 1980). The classification of ECM fungi into exploration types, which refer to the amount, organisation and extent of the extramatrical mycelia, is a new attempt to characterise the ecological relevance of ectomycorrhizal communities (Agerer 2001). Therefore, a spatial niche differentiation of ECM species and of ECM exploration types, respectively, could be related to soil horizon specific physico-chemical properties and to differential resource utilization (Kuyper and Landeweert 2002).

However, there are only a few investigations on ECM community composition, and niche differentiation of ECM mycelium and its spatiotemporal structure in the forest soil (Landeweert et al. 2005, Izzo et al. 2005, Agerer and Göttlein 2003, Tedersoo et al. 2003, Agerer et al. 2002, Dickie et al. 2002).

The aims of our study were to assess (i) the vertical niche differentiation of ECM in the top soil horizons of a young Norway spruce plantation in a near-to-nature forest stand on a dolomitic site of the Bavarian Limestone Alps, and (ii) the separation of the ECM exploration types, which is assumed to be indicative of differential resource utilization by ECM.

Materials and methods

Study site description

The study took place in a near-to-nature forest of the Bavarian Limestone Alps (southern Germany, 47°48'00"N, 12°22'30"E) at 1050 m.a.s.l.. The site was selected based on unaltered moder humus forms, and the presence of residual canopy trees. The forest was classified as an *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* vegetation type (Ewald 1997) on a slope with a southern aspect, and the mature overstory was dominated by spruce and fir. The variously aged, 160-220 year old stand with canopy openings was artificially regenerated with regularly planted (distance 1.5 m x 1.5 m) Norway spruce (containerised plants, seeds originating from similar stands) in 1989. Soils derived from "Raibler dolomite" were Eutric Leptosols, Rendzic Leptosols and Cromic cambisols, and had almost alkaline reactions in mineral horizons with pH-(H₂O) ranging from 7.0 to 8.0 and slightly acidic reactions (pH 5.5 to 6.5) in the humus layers (Buol et al. 1997, Bayerisches Geologisches Landesamt 1967, 1981). The mean annual temperature and precipitation are 4.8 °C and 1,900 mm respectively (interpolated according to Enders 1979 and Fliri 1975), but dry periods during summer are frequent (Liu et al. 1994).

Sampling and identification of ECM

Samples were taken from 24 randomly chosen spruce trees planted in 1989 within the representative plot area of 2000 m². To avoid a possible influence of the seasonality of ECM (Sittig 1999), samples were taken at four times during the 2002 growing season (26 June, 3 August, 26 August, 9 October), each time from six different trees. Since the majority of the roots of individual naturally regenerated spruces on mountain slopes are located on the upslope side (Lüscher 1990), we assumed the same for the planted trees on the plot. To obtain ECM samples representative for the major rooting zone, five soil cores (3.8 cm diameter, depth 20 cm) were taken on a half circle along the radius of the crown diameter on the uphill side of each tree. Samples were taken from the organic layer down to the mineral soil. The organic horizons F, H and the mineral A horizon of each of the 120 soil cores (24 trees and 5 replicates per tree) were separated in the lab, and replicates of horizons per tree were pooled. Four trees in the plot were growing on mighty mor (alpine raw humus without an A horizon) and therefore only the 68 remaining soil horizon samples (24 F, 24 H, 20 A) were stored in plastic bags at 5 °C in the dark until processing. Cleaning was performed by soaking the samples in tap water (24 h, 5 °C), followed by screening of roots of silver fir and of the ground vegetation based on distinct morphological features. Living root tips and ECM morphotypes of each subsample were isolated, categorised and separated due to their outer appearance (morphology) and their total abundance was determined with the aid of a dissecting microscope (Leica, Wild

M5) (Agerer 1991, 1987-2002). A subsample of each ECM morphotype was fixed in a formaldehyde-ethanol-acetic acid (FEA) solution as a voucher (comp. appendix). For differentiation of the morphotypes into anatomotypes, mantle-, hyphae-, and rhizomorph-preparations were used to identify the ECM to genus or, if possible, to species level, using a light microscope (Leica, Dialux 22) (see also Agerer 1991). Subsequently, ECM were classified into exploration types (Agerer 2001, 2002). For evaluation of exploration type specific distribution within soil horizons, genera with more than one species have been grouped by their genus, others by species. Total finest root length (diameter < 1.0 mm) was measured using the software package WinRhizo™ (Version 4b, Regent Instruments Inc., Canada). The total abundance (total number of living ECM per 100 cm³ soil volume), the relative abundance (number of living ECM per meter of finest root length), and relative genus/species abundance in a specific soil horizon (proportion of ECM expressed as % of each genus/species per total number of living mycorrhizal root tips in the specific soil horizon) were recorded.

Soil chemistry

Total element contents (C, N, P, Ca, Mg, K, Na, Fe, Mn, Cu, and Zn) and pH-values (H₂O and 1m KCl) were analysed for each of the 68 horizon samples. C and N were analysed after complete oxidative burning with the LECO CHN-1000 analyser, other elements were measured after HNO₃ digestion on an ICP-IES Optima 3000 Perkin Elmer (BMELF 1990).

Statistical analyses

For univariate analyses of soil horizon effects on abundance of ECM, ANOVA (SPSS 11.5, SPSS Inc.) with Tukey post-hoc-test was applied (Lozan and Kausch 2004). Relations between environmental variables and genus/species abundance of ECM fungi, and the effects of soil horizon on overall community structure, were analysed by means of multivariate ordination techniques (Jongman et al. 1995) using the PC-Ord4 software package for windows (McCune et al. 2002). First of all, the original sample size of 68 was reduced to a 63 dataset (22 F, 23 H, 18 A) after outlier analysis using chemical properties of the horizons for analyses. A DCA (detrended correspondence analysis, Hill and Gauch 1980) on the relative abundance was used to show the separation of ECM taxa and the influence of edaphic variables. Soil chemical properties that were subjected to statistical analyses were pH (1m KCl), total Ca, Mg, K, Mn, P, N, C:N ratio, and total humus content. The separation of ECM exploration types, as indicative for a differential resource utilization, was evaluated by PCA (principal component analysis).

Results

ECM community structure

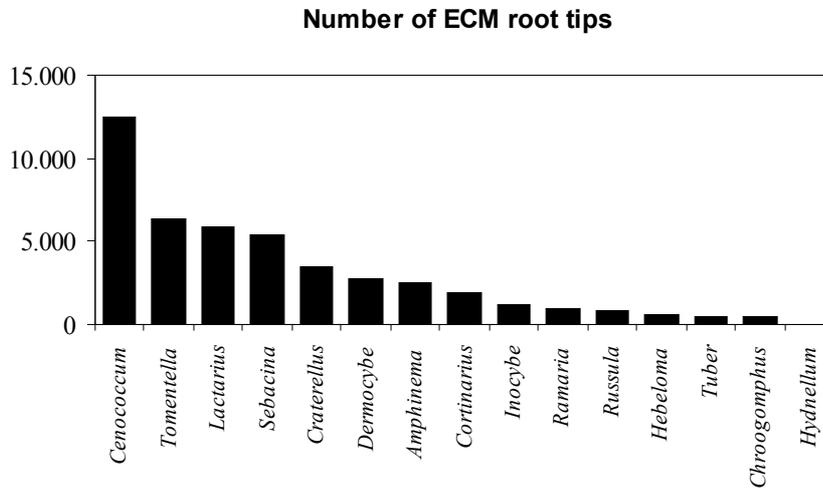


Figure 1. Abundance of ECM genera expressed as the total number of ECM root tips within the research site, i.e. from all 24 trees.

Figure 1 shows in descending order the total abundance of the 15 identified ECM genera. With a proportion of 25%, *Cenococcum geophilum* Fr. was the dominant species regarding the total amount of ECM. *C. geophilum*, *Tomentella*, *Lactarius*, and *Sebacina* (Urban et al. 2003) altogether represented 60% of all ECM within the plot. The genera *Dermocybe*, *Cortinarius*, and both *Craterellus tubaeformis* (Bull.) Quél. and *Amphinema byssoides* (Pers.) J.Erikss. also had a high total abundance. In contrast, other genera, e.g. *Ramaria*, *Hebeloma*, *Tuber*, *Chroogomphus*, and *Hydnellum*, occurred less frequently.

Vertical distribution of mycorrhizae and exploration types

The absolute abundance of ECM in distinct soil horizons (Fig. 2, left) shows tendencies of mycorrhizal root tips for preferential colonisation of the organic layers F and H. However, there was a significantly higher relative abundance in the F-layer compared to H and A, and a higher colonisation of the roots in H horizon compared to A (Fig. 2, right).

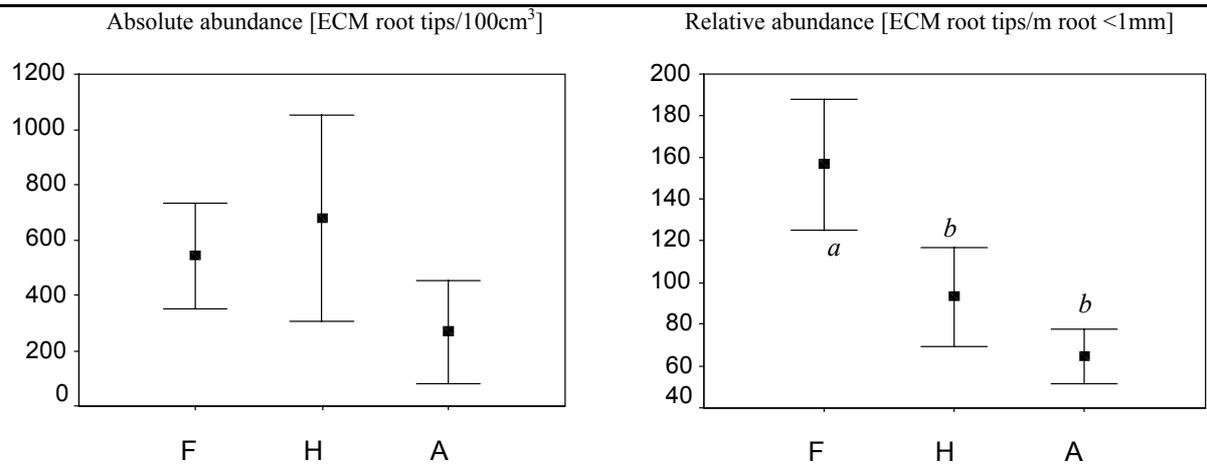


Figure 2. Absolute (left) and relative (right) abundance of mycorrhizal root tips in soil horizons of all trees studied (different small letters in italics indicate significant differences).

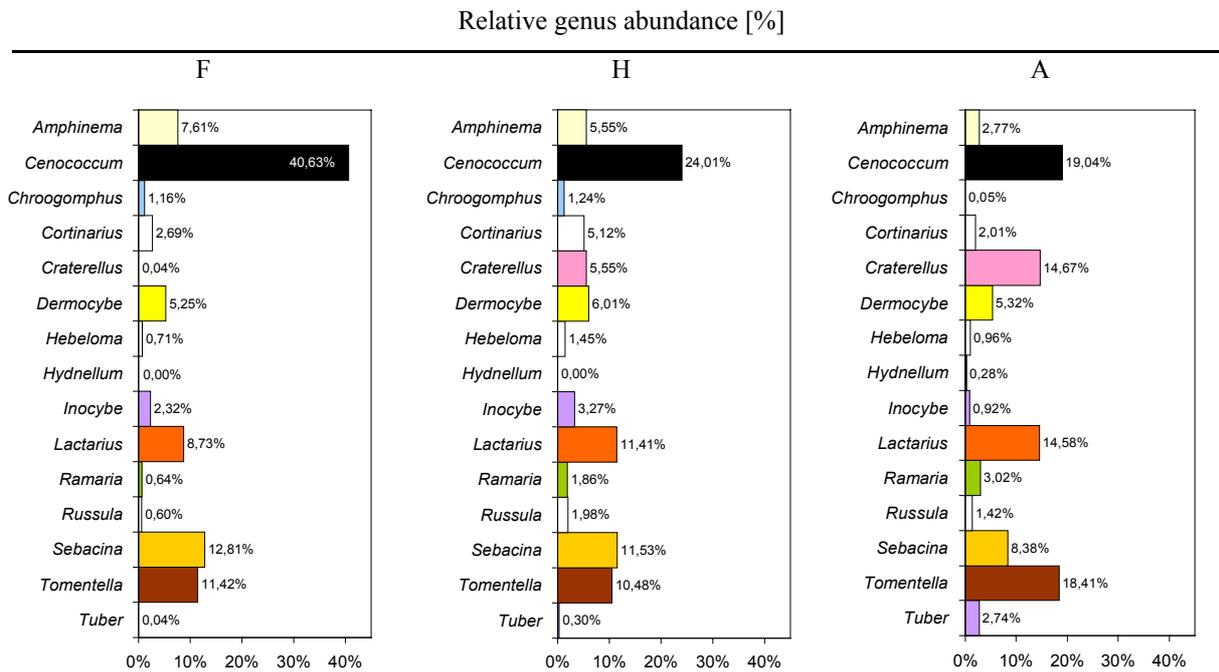


Figure 3. Relative genus abundance in the F, H, and A horizons (number of ECM of each genus/species per total number of living mycorrhizal root tips in the specific soil horizon [%]).

The relative abundance of ECM genus or species (Fig. 3) per soil horizon showed the dominance of *C. geophilum*, which was distributed over all horizons and occurred twice as fre

quently in the organic F-layer compared to the mineral A-horizon. In contrast, *Craterellus tubaeformis*, *Lactarius*, and *Tomentella* were more abundant in the A-horizon.

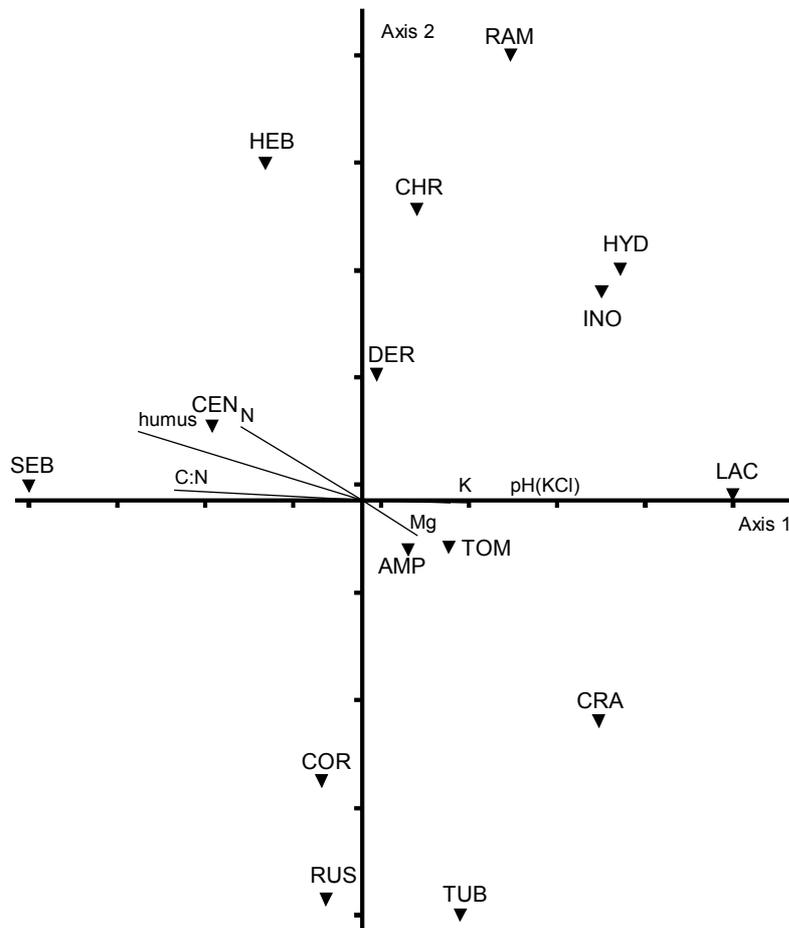


Figure 4. DCA ordination biplot of ECM communities and environmental factors (63 datasets, 15 genera, and 9 variables).

The graphic overlay of the DCA (Fig. 4), depicting the different qualities of soil horizons on the community structure of ECM species/genera, resulted from the measured soil characteristics (e.g. pH-values, nitrogen content). The coefficient of determination (r^2) for the correlations between ordination distances and distances in the original dataset was 0.34 for axis 1 and 0.08 for axis 2. Thus, the quality of data reduction and the proportions of variance, explained by the two primary axes, were in the acceptable range for ecological studies. The first axis explains the highest proportion of variance in the data and is easiest to interpret. Humus content, C:N ratio and N content were the most important edaphic characteristics (Pearson's r for axis 1: -0.45 ; -0.41 ; -0.33 respectively) in the ordination. In contrast Mg ($r = 0.22$) was of minor relevance, as the other factors intervene. Pearson's r for axis 1 was high for *Lactarius* (0.77), for *Sebacina* (-0.71) and for *C. geophilum* (-0.52), followed by *Inocybe* (0.28) and

Tomentella (0.25). The species/genus-environment biplot showed that *C. geophilum* and *Sebacina* were arranged at the left of the origin of the ordination, correlating with increasing humus and nitrogen content, and higher C:N values, which are indicative of organic layer qualities. *Lactarius*, *Tomentella*, and *Craterellus tubaeformis* were clustered at the right side of the DCA, which is indicative of the dominant influence of increasing pH and K content in the mineral soil horizons derived from limestone. In contrast, the spreading of the genera along axis 2 of the DCA with only a low coefficient of determination shows no meaningful correlation with measured chemical soil properties.

Based on the ECM exploration type classification according to Agerer (2001), contact, short-distance, and medium-distance types could be found. The classification of the 33 anatomotypes of the 15 genera into the exploration types, used for the Principal Component Analyses (PCA), is shown in Table 1.

<u>contact</u>	<u>short-distance</u>	<u>medium-distance</u>
		FRINGE SUBTYPE
<i>Chroogomphus helveticus</i> (CHR- 01, -02)	<i>Cenococcum geophilum</i> (CEN-01)	<i>Amphinema byssoides</i> (AMP-01)
<i>Chroogomphus</i> sp. (CHR-00)	<i>Hebeloma</i> sp. (HEB-01)	<i>Cortinarius</i> sp. (COR-00)
<i>Craterellus tubaeformis</i> (CRA-01)	<i>Inocybe</i> sp. (INO-01)	<i>Dermocybe</i> sp. (DER-00)
<i>Russula</i> sp. (RUS-00)	<i>Inocybe</i> sp. (INO-02)	MAT SUBTYPE
<i>Russula</i> cf. <i>densifolia</i> (RUS-01)	<i>Sebacina</i> sp. (SEB-01)	<i>Hydnellum</i> sp. (HYD-00)
<i>Russula</i> cf. <i>sanguinea</i> (RUS-02)	<i>Tomentella</i> sp. (TOM-05)	<i>Ramaria</i> sp. (RAM-00)
<i>Russula</i> cf. <i>vinosa</i> (RUS-03)	<i>Tuber</i> sp. (TUB-00)	SMOOTH SUBTYPE
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-00)	<i>Tuber</i> cf. <i>borchii</i> . (TUB-01)	<i>Lactarius</i> sp. (LAC-00)
<i>Tomentella</i> cf. <i>pilosa</i> (TOM-01)	<i>Tuber</i> cf. <i>melanosporum</i> (TUB-02)	<i>Lactarius</i> sp. (LAC-02)
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-02)		<i>Lactarius deterrimus</i> (LAC-01)
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-03)		<i>Tomentella</i> sp. (TOM-06)
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-04)		
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-07)		
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-08)		
<i>Tomentella</i> sp. (TOM-09)		

Table 1. Collected ECM genera and the corresponding anatomotypes, classified into their exploration types.

There was, however, no occurrence of the long-distance type. The highly variable genus *Tomentella* formed all three exploration types, with the highest species number in the contact exploration type. *Craterellus tubaeformis* also contributed to the ECM contact type. The main proportion of the short-distance type was represented by *Cenococcum geophilum*, followed by *Sebacina*. *Dermocybe* and *Amphinema byssoides* constituting most of the medium-distance ECM types (comp. Fig. 1), with *Lactarius* belonging to the smooth subtype of the medium-distance exploration type. The PCA (Fig. 5) indicated a separation of the three exploration

types, which resulted from differences in the soil properties. The first axis accounted for nearly 47% of the variation, whereas an additional 35% was explained by axis 2 (eigenvalue 1.0). Based on an eigenvalue of 1.4 for axis 1 and at least 1.0 for axis 2, we interpreted both axes of the PCA. As with the DCA, the overlay with the site variables humus content (r for axis 1 = -0.42), C:N ratio (r for axis 1 = -0.35), and N content (r for axis 1 = -0.32), illustrated the increase of organic layers to the left side of the origin. On the other hand, Ca content (r for axis 1 = 0.36), pH value (r for axis 1 = 0.28), and Mn content (r for axis 1 = 0.26) to the right side, are indicative for the mineral A horizon.

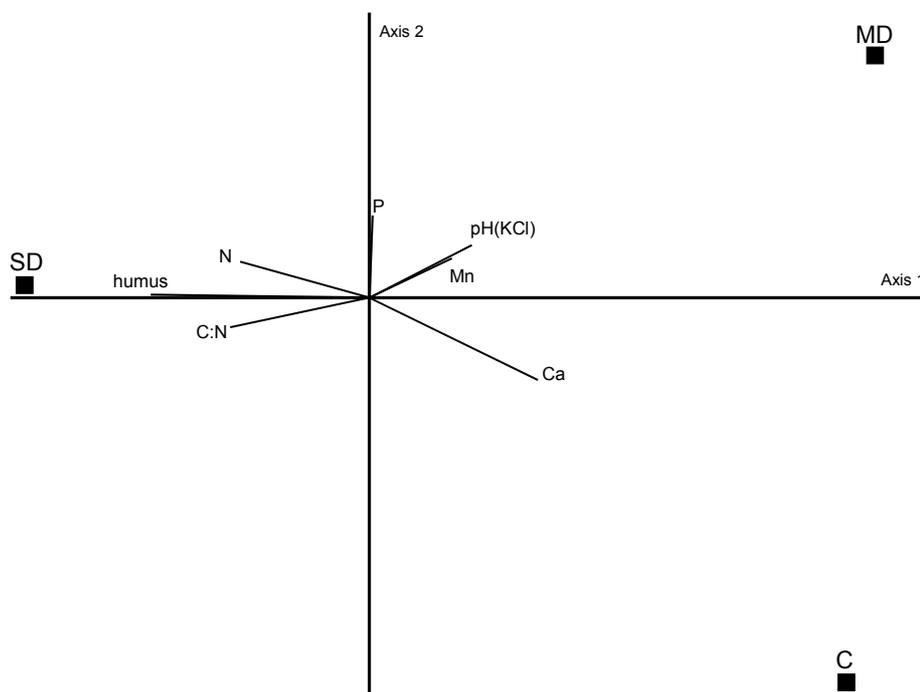


Figure 5. PCA of the exploration types and the overlay of site variables (63 datasets, 9 variables; SD: short-distance type; MD: medium-distance type; C: contact type)

Subsequently, the PCA showed that short-distance exploration types favoured a soil environment rich in humus and with high N content, characteristic for organic layers. The contact and medium-distance types were associated with the underlying alkaline mineral A-horizons with increasing Ca and Mn due to mineral weathering. The spreading of the contact and the medium-distance types along axis 2 may be related to increasing P content (r for axis 2 = 0.26) for the medium-distance types and increasing Ca content (r for axis 2 = -0.26) for the contact types.

Discussion

The ordination of the ECM communities and of the exploration types by DCA and PCA revealed a segregation in dependency on differences in soil properties (Figs. 4 and 5), according to the vertical niche differentiation in soil horizons (Fig. 3). As expected for the community structure and the abundance in soil horizons, only a few taxa represented the majority of all ECM within the site, and the ECM preferred the organic layers (Figs. 1 and 2).

The ECM abundance curve (Fig. 1), dominated by *C. geophilum*, *Tomentella*, *Lactarius*, and *Sebacina*, and accompanied by a descending number of ECM of other taxa, showed a high similarity to those of other studies (e.g. Jonsson et al. 2000). It is typical for mycorrhizal community structures that a few dominant species contrast with a high number of rare ECM (Erland and Taylor 2002, Taylor 2002, Peter et al. 2001). Moreover, it has been shown in many studies comparing above- and below-ground ECM communities that ECM fungi not producing conspicuous sporocarps (e.g. *Cenococcum geophilum*, *Tomentella*) were predominant (Tedersoo et al. 2003, Horton and Bruns 2001, Peter et al. 2001, Fransson et al. 2000, Jonsson et al. 2000). The predominance of *C. geophilum* within the studied site, is in accordance with the results of Göbl and Thurner (1996), who also recorded a very high percentage (63%) of *C. geophilum* ECM in alpine regions. *C. geophilum* appears to be very competitive under adverse alpine climates, due to active growth at low soil temperatures, drought tolerance, pioneering capabilities, persistence of sclerotia in the soil, and in addition associations in alpine ecosystems with herbaceous plants as host such as *Polygonum viviparum* (Cairney and Chambers 1999, Smith and Read 1997, Read 1995, Vogt et al. 1981).

Most of the nutrients in the F and H humus layers are organically bound, and therefore these upper soil horizons are considered as the most important sites of mineralisation processes and nitrogen mobilisation (Scheffer-Schachtschabel 2002, Smith and Read 1997, Abuzinadah and Read 1989). The preference of mycorrhizal root tips for the organic layers is reflected by the highest absolute abundance in F and H layers compared to A horizons and the significantly increased relative abundance in the F layer (Fig. 2). On a comparable alkaline dolomitic site Sandhage-Hofmann (1993) found the highest fine root density of Norway spruce in the organic layer. This was explained by more efficient nutrient acquisition, specifically for potassium, due to lower ion antagonism with calcium and/or magnesium in acidified organic layers. Hence, our results are consistent with other studies reporting the majority of the ECM fungi in the organic layers (e.g. Read and Perez-Moreno 2003, Dahlberg 2001).

The separation of some ECM genera along gradients of soil properties was shown by DCA ordination (Fig. 4). *C. geophilum* and *Sebacina spp.* can apparently cope well with high hu

mus contents, and large C:N ratios. The fact that *C. geophilum* prefers organic layers and/or A-horizons enriched with organic compounds has also been shown by other studies (Fransson et al. 2000, Ponge 1990, Kottke and Oberwinkler 1988, Vogt et al. 1981). *C. geophilum* possibly preferentially colonises the F horizon, due to its ability to tolerate changing environmental conditions in this horizon better than other species, since the F layer is subject to the highest fluctuations of soil temperature and moisture. Drier conditions, which are frequent on this southern exposure slope, have already been shown to positively influence the abundance of black ectomycorrhiza (e.g. *C. geophilum*) (Kårén et al. 1996, Pigott 1982, Worley and Hacskeylo 1959). Another reason for the preference of organic layers could be a potentially higher ligninolytic capacity of *C. geophilum* in comparison to other ectomycorrhizal fungi (Bending and Read 1997) or its higher dependence on nitrogen nutrition for growth (Eaton and Ayres 2002). In contrast, the genera *Craterellus*, *Lactarius*, and *Tomentella*, showed the highest frequency in mineral A horizon (Figs. 3, 4), characterised by a higher, basic pH. Apparently, the genus *Lactarius* is not very tolerant to water stress (Cairney and Chambers 1999). Therefore, ECM formed by *Lactarius* might profit from a higher and more constant moisture level in mineral A horizons. It is interesting to note that *Lactarius* respiration activity in a beech stand was altered more by low water potential than that of *C. geophilum*, indicating that *Lactarius* ECM on beech is less tolerant for drought stress than *C. geophilum* (Jany et al. 2003). A member of *Tomentella sp.* was favoured after liming a Norway spruce stand (Brand et al. 1992). Therefore, some species of *Tomentella* prefer possibly high pH-values and base saturation. In conclusion, the ordination of ECM genera with DCA indicated that the different soil horizons had the most pronounced effect on the ECM community structure, probably due to chemical and/or physical properties. Accordingly, Tedersoo et al. (2003) and Dickie et al. (2002) demonstrated the preference of ECM fungi for different substrate qualities, organic layers, and mineral soil horizons.

The spatial niche differentiation may also be related to differential resource utilization by ECM (Kuyper and Landeweert 2002). Agerer and Göttlein (2003) have recently shown that differences in small scale distribution of ECM genera might be correlated with various physiological functionalities to make different nutrient sources accessible. The ability of ECM fungi to capture and transport nutrients, and the extent of depletion, e.g. for nitrogen, phosphorus, and potassium, differs between fungal symbionts due to various specific enzymes (Read and Perez-Moreno 2003). In addition, the shape of ECM with, for example, emanating hyphae and/or rhizomorphs, which were used to classify ECM into the exploration types

(Agerer 2001), may represent distinct ecophysiological strategies, especially for nutrient exploitation.

The first axis of the PCA (Fig. 5) appeared to be associated with differences between distinct soil horizons. It was notable, that contact types (e.g. most of the *Tomentella* species, *Craterellus tubaeformis*), and medium-distance types (e.g. *Amphinema byssoides*) were associated with soil properties indicative for mineral A horizons. The contact types with a smooth mantle and only a few emanating hyphae are typically sandwiched between the surrounding substrates, and therefore well equipped to explore dense soil horizons with narrow pores (Agerer 2001). This might explain their preference for the mineral soil horizon with a higher bulk density than organic layers. In addition, the A horizon on calcareous soils is characterised by hardly degradable organic matter, stabilised in calcium-magnesium-humic compounds (Scheffer-Schachtschabel 2002). Contact types might be able to utilize these sources, because they are often hydrophilic and possibly able to degrade lignin to increase access to nitrogen complexed to phenolic substances (Agerer 2001, Agerer et al. 2000). ECM formed by *Lactarius* belong to the smooth subtype of the medium-distance exploration type, almost lacking emanating hyphae and with a few, mostly undifferentiated, rhizomorphs that grow frequently in close contact with the substrate. Hence, the same might also be true for the predominantly occurring *L. deterrimus*, as the major representative of the medium-distance smooth subtype. *Lactarius* species reveal potential ligninolytic capacity (Agerer et al. 2000). This might be the reason for their predominant occurrence in A horizons with stable humic nitrogen compounds. Another important source for organic nitrogen in mineral soils and a main fraction in the nitrogen cycle is dissolved organic nitrogen (DON) (Hedin et al. 1995). Katzensteiner (2003) found on comparable sites in the Northern Limestone Alps (Austria) DON as the dominant N fraction in percolates of mature and regeneration stands. Therefore, it is possible that contact and medium-distance types utilize DON of the slow percolating humus outflow in the narrow pores of the underlying A horizon as an additional nitrogen source. The concentration of *Russula* and *Lactarius*, mostly forming contact and medium-distance smooth subtype ECMs (Agerer 2001), in the humic mineral A-horizon has already been mentioned by Brand (1991). In contrast, the PCA ordination revealed that the short-distance types (e.g. *C. geophilum*, *Sebacina spec.*) preferred the organic layer. Short-distance types are characterised by a dense cover of emanating hyphae (Agerer 2001). Hence, they are very suitable to grow and make multiple contacts with the loose organic material in upper organic layers. The fresh organic residues accumulated in the organic layer are characterised by the highest N contents within soil horizons (Marschner 1995). As mentioned previously, *C. geophilum* also possesses pro

teolytic enzymes to mobilise organically bounded nitrogen (Dahlberg et al. 1997) and is rather N-dependent for growth (Eaton and Ayres 2002).

The vertical distribution of both ECM taxa and various exploration types formed in the organic matter and the A horizon in the studied near-to-nature forest stand may result from a dual influence of chemical/physical qualities and is consequently due to differences in the available nutrient forms. In accordance with other studies (Dahlberg 2001, Wallenda and Kottke 1998), the quality of the soil horizons had an important effect on the occurrence of ECM taxa and therefore on the community structure. Differences in the nutrient utilization by ECM and the partitioning of resources among ECM, respectively, as hypothesised for our study of the vertical distribution of exploration types, may be an adaptation to prevent these nutrient poor ecosystems from a loss of nutrients.

As mentioned in the introduction, the impacts of clearcutting on mycorrhizal communities are varied (Cline et al. 2005, Jones et al. 2003), but it appears likely that a shift in humus forms induced by clearcuttings would have long lasting impacts on ECM community structure. The loss of specific ECM due to changing humus forms could have important functional consequences not just for the host plants but for the ecosystem as a whole, due to an altered ability of nutrient release by ECM. High ECM diversity has been proposed to increase plant productivity (van der Heijden and Sanders 2002). Additional to the decrease in ECM diversity after clearcuts (Cline et al. 2005) and the impaired nutrient availability in the remaining alkaline A horizon (Baier 2004), the shift in humus forms with an altered ECM community on reforestation sites might explain the failure of artificial plantations of spruce.

However, the niche differentiation and exploration types of ECM genera were assessed in three different horizon samples, which were obtained according to pedological definitions (Arbeitsgruppe Boden 1994). Therefore, it appears likely that the niches have not been divided finely enough to estimate a more precise niche differentiation. The study was a first attempt to use the exploration type classification as an indication of differential resource utilization. Therefore, investigation of the relevance of exploration types and their vertical distribution and in pure organic humus layers over solid limestone with high gradients of different nitrogen forms (organically bound vs. dissolved) on various datasets should be a focus in future studies. Such an approach is necessary to complement detailed studies of ECM community composition and structure of ECM groups varying in resource requirement.

Acknowledgements

The project ST121 was financed by the Bavarian Ministry of Forestry and Agriculture. The authors would like to thank Daniel Glaser, Christine Pfab and Rita Heibl for excellent field work and laboratory measurements. Last but not least the authors wishes to thank the two anonymous reviewers for their useful comments as well as Mrs. Dr. Jacque van der Waals for the language editing of the manuscript.

References

- Abuzinadah RA, Read DJ (1989) Carbon transfer associated with assimilation of organic nitrogen sources by silver birch (*Betula pendula* Roth.) Trees 3(1), pp 17-23.
- Agerer R (1987-2002) Colour Atlas of Ectomycorrhizae. Einhorn, Schwäbisch Gmünd.
- Agerer R (1991) Characterization of Ectomycorrhiza. in: Norris JR, Read DJ, Varma AK (eds) Techniques for the Study of Mycorrhiza. Methods in Microbiology Vol. 23, London: Academic Press, pp 26-73.
- Agerer R (2001) Exploration types of ectomycorrhizae – A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. Mycorrhiza 11, pp 107 – 114.
- Agerer R (2002) A proposal to encode ectomycorrhizae for ecological studies. In Agerer R, ed (2002) Colour Atlas of Ectomycorrhizae, 12th delivery, Einhorn, Schwäbisch Gmünd, pp 57i-62i.
- Agerer R, Göttlein A (2003) Correlations between projection area of ectomycorrhizae and H₂O extractable nutrients in organic soil layers. Mycological Progress 2(1), pp 45-52.
- Agerer R, Grote R, Raidl S (2002) The new method 'micromapping', a means to study species-specific associations and exclusions of ectomycorrhizae. Mycological Progress 1(2), pp 155-166.
- Agerer R, Schloter M, Hahn C (2000) Fungal enzymatic activity in fruitbodies. Nova Hedwigia 71(3-4), pp 315-336.
- Arbeitsgruppe Boden (1994) Bodenkundliche Kartieranleitung. Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- Baier R (2004) Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte (*Picea abies* L. [Karst.]) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen – Ergebnisse eines

- Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen. Schw. Z. Forstwes. 155 (9), pp 378-391.
- Bayerisches Geologisches Landesamt (1967) Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:25 000, Blatt Nr. 8240 Marquartstein. München: Bayerisches Geologisches Landesamt.
- Bayerisches Geologisches Landesamt (1981) Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500 000. München: Bayerisches Geologisches Landesamt.
- Bending GD, Read DJ (1997) Lignin and soluble phenolic degradation by ectomycorrhizal and ericoid mycorrhizal fungi. Mycol Res 101(11), pp 1348-1354.
- BMELF, Bundesminister für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (ed.)(1990) Bundesweite Bodenzustandserfassung im Wald - Arbeitsanleitung. Bonn.
- Bochter R, Neuerburg W, Zech W (1981) Humus und Humusschwund im Gebirge. Nationalpark Berchtesgaden, Forschungsberichte 2.
- Brand F (1991) Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica*. Charakterisierung und Identifizierung, ökologische Kennzeichnung und unsterile Kultivierung. Libri Botanici 2, pp 1-229.
- Brand F, Taylor AFS, Agerer R (1992) Quantitative Erfassung bekannter Ektomykorrhizen in Fichtenversuchsflächen nach Behandlung mit saurer Beregnung und Kalkung. Bericht BMFT-Projekt Nr. 0339175F.
- Brownlee C, Duddridge JA, Malbari A, Read DJ (1983) The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming interplant connections and providing pathways for assimilate and water transport. Plant Soil 71, pp 433-443.
- Buol SW, Hole FD, McCracken RJ, Soutard RJ (1997) Soil genesis and classification. Ames: Iowa State University Press.
- Cairney JWG, Chambers SM (eds.) (1999) Ectomycorrhizal fungi: key genera in profile. Berlin: Springer.
- Cline ET, Ammirati JF, Edmonds RL (2005) Does proximity to mature trees influence ectomycorrhizal fungus communities of Douglas-fir seedlings? New Phytol. (in print), pp 1-17.
- Dahlberg A (2001) Community ecology of ectomycorrhizal fungi: An advancing interdisciplinary field. New Phytol. 150, pp 555-562.

- Dahlberg A, Jonsson L, Nylund JE (1997) Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden. *Can. J. Bot.* 75, pp 1323-1335.
- Dickie IA, Xu X, Koide RT (2002) Vertical niche differentiation of ectomycorrhizal hyphae in soil as shown by T-RFLP analysis. *New. Phytol.* 156, pp 527-535.
- Duddridge JA, Malibari A, Read DJ (1980) Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature (London)* 287, pp 834-836.
- Eaton GK, Ayres MP (2002) Plasticity and constraint in growth and protein mineralization of ectomycorrhizal fungi under stimulated nitrogen deposition. *Mycologia* 94(6), pp 921-932.
- Enders G (1979) Theoretische Topoklimatologie. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte 1.
- Erland S, Taylor AFS (2002) Diversity of Ectomycorrhizal Fungal Communities in Relation to the Abiotic Environment. In: M. G. A. van der Heijden & I. R. Sanders (Eds.), *Mycorrhizal Ecology*, pp 163–193.
- Ewald J (1997) Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortsbindung und Verbreitung. Berlin, Stuttgart: J- Cramer.
- Fliri F (1975) Das Klima der Alpen im Raume Tirols. Monograph. Z. Landeskd. Tirols, Innsbruck.
- Fransson PMA, Taylor AFS, Finlay RD (2000) Effects of optimal fertilization on below-ground ectomycorrhizal community structure in a Norway spruce forest. *Tree Physiology* 20, pp 599-606.
- Gadgil RL, Gadgil PD (1971) Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature* 233, p 133.
- Göbl F, Thurner S (1996) Evaluation of forest sites by means of condition assessment of mycorrhizae and fine roots. *Phyton (Horn)* 36(4), pp 95-108.
- Hauptolter M (1999) Zustand von Bergwäldern in den nördlichen Kalkalpen Tirols und daraus ableitbare Empfehlungen für eine nachhaltige Bewirtschaftung. Diss. Univ. f. Bodenkultur, Wien.

- Hedin LO, Armesto JJ, Johnson AH (1995) Patterns of Nutrient Loss from Unpolluted, Old-Growth Temperate Forests: Evaluation of Biogeochemical Theory. *Ecology* 76 (2), pp 493-509.
- Hill MO, Gauch HG (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, pp 47-58.
- Holmgren, PK., Holmgren NH, Barnett LC (1990) Index herbariorum part I. Herbaria of the world. 8th edn. *Regnum Vegetabile* 120. New York Botanical Garden, New York.
- Horton TR, Bruns TD (2001) The molecular revolution in ectomycorrhizal ecology: peeking into the black-box. *Molecular Ecology* 10, pp 1855-1871.
- Izzo A, Agbowo J, Bruns TD (2005) Detection of plot-level changes in ectomycorrhizal communities across years in an old-growth mixed-conifer forest. *New Phytol.* 166, pp 619-630.
- Jany JL, Martin F, Garbaye J (2003) Respiration activity of ectomycorrhizas from *Cenococcum geophilum* and *Lactarius* spec. in relation to soil water potential in five beech forests. *Plant and Soil* 255 (2), pp 487-494.
- Jones MD, Durall DM, Cairney JWG (2003) Ectomycorrhizal fungal communities in young forest stands regenerating after clearcut logging. *New Phytol.* 157, pp 399-422.
- Jongman RHG, ter Braak CJF, van Tongeren OFR (1995) Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge: University Press.
- Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud T-E (2000) Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotroph Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below-ground views. *For. Ecol. Man.* 132, pp 143-156.
- Kårén O, Högberg N, Dahlberg A, Grip K, Nylund J-E (1996) Influence of drought on ectomycorrhizal species composition - Morphotype versus PCR identification. In Azcon-Aguilar C, Barea JM (eds) *Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development*. European Commission, Brussels, Luxembourg, pp 43-46.
- Katzensteiner K (2003) Effects of harvesting on nutrient leaching in a Norway spruce (*Picea abies* Karst.) ecosystem on a Lithic Leptosol in the Northern Limestone Alps. *Plant and Soil* 250, pp 59-73.
- Kottke I, Oberwinkler F (1988) Vergleichende Untersuchung der Feinwurzelsysteme und der Anatomie von Mycorrhizen nach Trockenstreß und Düngemaßnahmen. *KfK-PEF* 39.

- Kräuchi N, Brang P, Schönenberger W (2000) Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. *For. Ecol. Manag.* 132, pp 73-82.
- Kuyper TW, Landeweert R (2002) Vertical niche differentiation by hyphae of ectomycorrhizal fungi in soil. *New. Phytol.* 156, pp 321-326.
- Landeweert R, Leeflang P, Smit E, Kuyper T (2005) Diversity of an ectomycorrhizal fungal community studied by a root tip and total soil DNA approach. *Mycorrhiza* 15(1), pp 1-6.
- Liu JC, Keller T, Runkel KH, Payer HD (1994) Bodenkundliche Untersuchungen zu Ursachen des Nadelverlustes der Fichten (*Picea abies* [L.] Karst.) auf Kalkstandorten der Alpen. *Forstw. Cbl.* 113, pp 86 – 100.
- Lozan JL, Kausch H (2004) *Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler*. Hamburg: Wissenschaftliche Auswertungen.
- Lüscher F (1990) Untersuchung zur Höhenentwicklung der Fichtennaturverjüngung im inneralpinen Gebirgswald. PhD thesis, ETH Zürich Nr. 8879.
- Marschner H (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. London: Academic Press.
- McCune B, Grace JB, Urban DL (2002) *Analysis of Ecological Communities*. MjM Software Design. Glenaden Beach, Oregon.
- Meister G (1969) Ziele und Ergebnisse forstlicher Planung im oberbayerischen Hochgebirge. *Forstw. Cbl.* 88, pp 97-130.
- Peter M, Ayer F, Egli S, Honegger R (2001) Above- and below-ground community structure of ectomycorrhizal fungi in three Norway spruce (*Picea abies*) stands in Switzerland. *Can. J. Bot.* 79, pp 1134-1151.
- Pigott CD (1982) Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. *New Phytol* 92, pp 513-517.
- Ponge JF (1990) Ecological study of a forest humus by observing a small volume I. Penetration of pine litter by mycorrhizal fungi. *Eur J For Path* 20, pp 290-303.
- Read DJ (1995) Ectomycorrhizas in the ecosystem: Structural, functional and community aspects. In Stocchi V, Bonfante P, Nuti M (eds) *Biotechnology of ectomycorrhizae: molecular approaches*. Plenum Press, New York, pp 1-23.

- Read DJ, Perez-Moreno J (2003) Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems – a journey towards relevance? *New Phytol.* 157, pp 475 – 492.
- Read DJ, Leake JR, Perez-Moreno J (2004) Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Can J Bot* 82, pp 1243-1263.
- Sandhage–Hofmann A (1993) Wachstum und Nährstoffversorgung von Feinwurzeln unterschiedlich geschädigter Fichten auf Böden aus Kalkgestein (Wank–Massiv). Abschlußbericht, Lehrstuhl für Bodenkunde und Bodengeographie, Universität Bayreuth.
- Scheffer-Schachtschabel (2002) Lehrbuch der Bodenkunde. Stuttgart: Enke.
- Sittig U (1999) Zur saisonalen Dynamik von Ektomykorrhizen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) Ber Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A, Bd. 162.
- Smith SE, Read DJ (1997) Mycorrhizal Symbiosis. London: Academic Press.
- Taylor AFS (2002) Fungal diversity in ectomycorrhizal communities: sampling effort and species detection. *Plant and Soil* 244, pp 19-28.
- Tedersoo L, Koljalg U, Hallenberg N, Larsson K-H (2003) Fine scale distribution of ectomycorrhizal fungi and roots across substrate layers including coarse woody debris in a mixed forest. *New Phytol.* 159, pp 153-165.
- Urban A, Weiß M, Bauer R (2003) Ectomycorrhizas involving sebacinoid mycobionts. *Mycol Res* 107(1), pp 3-14.
- van der Heijden EW, Sanders IR (Eds.) (2002) Mycorrhizal Ecology. Berlin:Springer.
- Vogt KA, Edmonds RL, Grier CC (1981) Dynamics of ectomycorrhizae in *Abies amabilis* stands: The role of *Cenococcum graniforme*. *Holarctic Ecology* 4, pp 167-173.
- Wallenda T, Kottke I (1998) Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. *New Phytologist* 139, pp 169-189.
- Worley JF, Hacskeylo E (1959) The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of Virginia pine. *Forest Science* 5(3), pp 267-268.
- Zierhut M (2003) Die Geschichte der Traunsteiner Salinenwälder. Forstliche Forschungsberichte München 194.

Appendix

Ectomycorrhizal material

The isolated ECM are kept as voucher specimens in M (Holmgren et al. 1990): Germany, Bayern, Marquartstein, Rottauer Alm 47°48'00''N, 12° 22'30''E, 1050 m a.s.l.

Amphinema byssoides (Pers.) J.Erikss. AMP-01: JI 154, leg. 09.10.02 - JI 226, leg. 09.10.02 - JI 074, leg. 03.08.02 - JI 119, leg. 26.08.02 - JI 103, leg. 26.08.02 - JI 105, leg. 26.08.02 - JI 064, leg. 03.08.02 - JI 085, leg. 03.08.02 - JI 245, leg. 09.10.02 - JI 203, leg. 09.10.02 - JI 127, leg. 26.08.02 - JI 264, leg. 09.10.02. - *Cenococcum geophilum* Fr. CEN-01: JI 076, leg. 03.08.02 - JI 082, leg. 03.08.02 - JI 091, leg. 26.08.02 - JI 065, leg. 03.08.02 - JI 02, leg. 26.06.02. - *Chroogomphus* sp. CHR-00: JI 059, leg. 03.08.02 - JI 057, leg. 03.08.02. - *Chroogomphus helveticus* (Singer) Moser CHR-01: JI 050, leg. 03.08.02 - JI 220, leg. 09.10.02 - JI 222, leg. 09.10.02. - *Chroogomphus helveticus* CHR-02: JI 081, leg. 03.08.02 - JI 051, leg. 03.08.02 - JI 258, leg. 09.10.02 - JI 169, leg. 09.10.02 - JI 093, leg. 26.08.02 - JI 111, leg. 26.08.02. - *Cortinarius* sp. COR-00: JI 040, leg. 03.08.02 - JI 078, leg. 03.08.02 - JI 185, leg. 09.10.02 - JI 187, leg. 09.10.02 - JI 190, leg. 09.10.02 - JI 276, leg. 09.10.02 - JI 171, leg. 09.10.02 - JI 174, leg. 09.10.02 - JI 098, leg. 26.08.02 - JI 107, leg. 26.08.02 - JI 133, leg. 26.08.02 - JI 136, leg. 26.08.02 - JI 121, leg. 26.08.02 - JI 196, leg. 09.10.02. - *Craterellus tubaeformis* (Bull.)Quél. CRA-01: JI 255, leg. 09.10.02 - JI 173, leg. 09.10.02 - JI 210, leg. 09.10.02 - JI 215, leg. 09.10.02 - JI 219, leg. 09.10.02. - *Dermocybe* sp. DER-00: JI 253, leg. 09.10.02 - JI 227, leg. 09.10.02 - JI 228, leg. 09.10.02 - JI 233, leg. 09.10.02 - JI 237, leg. 09.10.02 - JI 238, leg. 09.10.02 - JI 240, leg. 09.10.02 - JI 241, leg. 09.10.02 - JI 118, leg. 26.08.02 - JI 080, leg. 03.08.02 - JI 049, leg. 03.08.02 - JI 259, leg. 09.10.02 - JI 162, leg. 09.10.02 - JI 184, leg. 09.10.02 - JI 186, leg. 09.10.02 - JI 189, leg. 09.10.02 - JI 256, leg. 09.10.02 - JI 275, leg. 09.10.02 - JI 170, leg. 09.10.02 - JI 211, leg. 09.10.02 - JI 212, leg. 09.10.02 - JI 216, leg. 09.10.02 - JI 095, leg. 26.08.02 - JI 140, leg. 26.08.02 - JI 100, leg. 26.08.02 - JI 131, leg. 26.08.02 - JI 132, leg. 26.08.02 - JI 135, leg. 26.08.02 - JI 272, leg. 09.10.02 - JI 181, leg. 09.10.02 - JI 110, leg. 26.08.02 - JI 125, leg. 26.08.02 - JI 126, leg. 26.08.02 - JI 054, leg. 03.08.02 - JI 055, leg. 03.08.02 - JI 069, leg. 03.08.02 - JI 159, leg. 09.10.02 - JI 265, leg. 09.10.02 - JI 267, leg. 09.10.02. - *Hebeloma* sp. HEB-00: JI 073, leg. 03.08.02 - JI 043, leg. 03.08.02 - JI 045, leg. 03.08.02 - JI 047, leg. 03.08.02 - JI 117, leg. 26.08.02 - JI 262, leg. 09.10.02 - JI 053, leg. 03.08.02 - JI 038, leg. 03.08.02 - JI

161, leg. 09.10.02 - JI 194, leg. 09.10.02 – *Hydnellum* sp. HYD-00 *Inocybe* sp. INO-01: JI 052, leg. 03.08.02 - JI 163, leg. 09.10.02 - JI 099, leg. 26.08.02 - JI 088, leg. 03.08.02 - JI 152, leg. 09.10.02 - JI 204, leg. 09.10.02 - JI 207, leg. 09.10.02. – *Inocybe* sp. INO-02: JI 179, leg. 09.10.02 - JI 246, leg. 09.10.02. – *Lactarius* sp. LAC-00: JI 153, leg. 09.10.02 - JI 188, leg. 09.10.02 - JI 198, leg. 09.10.02 - JI 150, leg. 09.10.02 - JI 122, leg. 26.08.02 - JI 130, leg. 26.08.02 - JI 063, leg. 03.08.02. – *Lactarius deterrimus* Gröger LAC-01: JI 141b, leg. 26.08.02 - JI 183, leg. 09.10.02 - JI 067, leg. 03.08.02 - JI 060, leg. 03.08.02 - JI 083, leg. 03.08.02 - JI 250, leg. 09.10.02 - JI 200, leg. 09.10.02 - JI 208, leg. 09.10.02 - JI 034, leg. 03.08.02 - JI 035, leg. 03.08.02 - JI 039, leg. 03.08.02. – *Lactarius* sp. LAC-02: JI 257, leg. 09.10.02 - JI 273, leg. 09.10.02 - JI 269, leg. 09.10.02 - JI 270, leg. 09.10.02. – *Ramaria* sp. RAM-00: JI 271, leg. 09.10.02 - JI 178, leg. 09.10.02 - JI 113, leg. 26.08.02 - JI 056, leg. 03.08.02 - JI 036, leg. 03.08.02. – *Russula* sp. RUS-00: JI 180, leg. 09.10.02. – *Russula* cf. *densifolia* Secr. ex Gillet RUS-01: JI 124, leg. 26.08.02 - JI 037, leg. 03.08.02 - JI 032, leg. 26.06.02. – *Russula* cf. *sanguinea* (Bull.)Fr. RUS-02: JI 172, leg. 09.10.02. – *Russula* cf. *vinosa* Lindblad RUS-03: JI 086, leg. 03.08.02. – *Sebacina* sp. SEB-01 *Tomentella* sp. TOM-00: JI 145, leg. 26.08.02 - JI 149, leg. 26.08.02 - JI 089, leg. 03.08.02 - JI 202, leg. 09.10.02 - JI 025, leg. 26.06.02 - JI 023, leg. 26.06.02. – *Tomentella* cf. *pilosa* (Burt)Bourd.&Galz. TOM-01: JI 155, leg. 09.10.02 - JI 230, leg. 09.10.02 - JI 232, leg. 09.10.02 - JI 070, leg. 03.08.02 - JI 071, leg. 03.08.02 - JI 079, leg. 03.08.02 - JI 066, leg. 03.08.02 - JI 244, leg. 09.10.02 - JI 248, leg. 09.10.02 - JI 151, leg. 09.10.02 - JI 209, leg. 09.10.02 - JI 112, leg. 26.08.02. – *Tomentella* sp. TOM-02: JI 260, leg. 09.10.02 - JI 144, leg. 26.08.02 - JI 143, leg. 26.08.02. – *Tomentella* sp. TOM-03: JI 168, leg. 09.10.02 - JI 166, leg. 09.10.02 - JI 213, leg. 09.10.02 - JI 217, leg. 09.10.02 - JI 224, leg. 09.10.02. – *Tomentella* sp. TOM-04: JI 129, leg. 26.08.02. – *Tomentella* sp. TOM-05: JI 148, leg. 26.08.02 - JI 142, leg. 26.08.02 - JI 139, leg. 26.08.02 - JI 084, leg. 03.08.02 - JI 263, leg. 09.10.02. – *Tomentella* sp. TOM-06: JI 242, leg. 09.10.02 - JI 223, leg. 09.10.02 - JI 225, leg. 09.10.02 - JI 243, leg. 09.10.02 - JI 205, leg. 09.10.02 - JI 193, leg. 09.10.02 - JI 197a, leg. 09.10.02 - JI 197b, leg. 09.10.02. – *Tomentella* sp. TOM-07: JI 234, leg. 09.10.02 - JI 191, leg. 09.10.02 - JI 274, leg. 09.10.02 - JI 251, leg. 09.10.02. – *Tomentella* sp. TOM-08: JI 206, leg. 09.10.02 - JI 160, leg. 09.10.02. – *Tomentella* sp. TOM-09: JI 077, leg. 03.08.02 - JI 148b, leg. 26.08.02 - JI 261, leg. 09.10.02 - JI 094, leg. 26.08.02 - JI 138, leg. 26.08.02 - JI 102, leg. 26.08.02 - JI 109, leg. 26.08.02 - JI 137, leg. 26.08.02 - JI 114, leg. 26.08.02 - JI 128, leg. 26.08.02 - JI 068, leg. 03.08.02 - JI 195, leg. 09.10.02. – *Tuber* sp. TUB-00: JI 247, 09.10.02. – *Tuber* cf. *borchii* Vittad. TUB-01: JI 249, 09.10.02 - JI 199, 09.10.02 - JI 123, 26.08.02. – *Tuber* cf. *melanosporum* Vittad. TUB-02: JI 041, 03.08.02.

Publikaton IV

Baier R, Meyer J, Göttlein A (2005) Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. (*European Journal of Forest Research*; im Druck)

**Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in
small canopy gaps in mixed mountain forests of the
Bavarian Limestone Alps**

Roland Baier*, Jörg Meyer, and Axel Göttelein

TUM - Department of Ecology, Chair of forest nutrition and water resources,
Am Hochanger 13, 85354 Freising

*corresponding author: Roland Baier, phone: 08161/714733, fax: 08161/714748, email:
baierr@forst.tu-muenchen.de

Abstract

Natural regeneration measurements are the main silvicultural objective in overaged protective forests of the Bavarian Limestone Alps. While manifold problems with these stands, especially the impact of browsing, are widely recognised, the regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) are insufficiently known. The purpose of this study was to determine favourable combinations of site factors for the development of spruce in small, unfenced canopy gaps, located on *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* forest sites. We recorded the occurrence of spruce saplings (as dependent variable) and of six site factors (as independent variables) on 480 0.5m²-subplots. In addition, we estimated the coverage of six acid adapted plant species to determine correlations with the humus depth. A binary logistic regression analysis was used to predict the probability of the occurrence of a spruce sapling in dependency of the different site factors. Supported by other studies, we assumed that the supply of solar radiation was enough for sufficient regeneration of spruce within the canopy gaps. Other site factors significantly determined the regeneration niches of spruce saplings. More spruce saplings were found near hindrances and on rough surfaces than would be expected from a random occurrence of saplings. These microsite types may have characteristics, especially protection against snow gliding that promotes spruce establishment. A calculated “hindrance index”, which accounted for the number, and the distance of surrounding hindrances might be a good specific value to describe the influence of hindrances on steep slopes. The sapling establishment decreased on thin humus layers. We assumed for our sites, that thick organic layers might represent a good seedbed for spruce. Decayed dead wood was scarce, but exceedingly favoured by spruce saplings. Results obtained suggest that natural regeneration establishment of spruce on steep slopes can be successfully influenced by site factors which inhibit the influence of snow gliding. According to a “positive microsite” concept, we recommend for artificial regeneration measurements with spruce, microsites close to hindrances (e.g. stumps, downed trees) and *Vaccinium myrtillus* as a predictor for thick, acid humus layers.

Keywords: *Picea abies*; regeneration niches; safe sites; dolomite; Bavarian Limestone Alps

1 Introduction

The mountainous regions of the Bavarian Limestone Alps were primarily covered by mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) – European Beech (*Fagus sylvatica* L.) - Silver fir (*Abies alba* Mill.) forests, which belonged to the vegetation types *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* and *A.-F. c. ferruginea* on moderately dry and moderately fresh sites (Ewald 1997). Since the 17th century, well structured, mixed virgin forests were used for salt works

and iron smelting by clear-cutting and were often replanted with spruce (Zierhut 2003, Meister 1969a). In addition, increased influence of hoofed game browsing since the middle of the 19th century, has resulted in a substantial decrease of fir and broadleaf species (Bernhart 1990). Currently, many initially mixed forests have been replaced by spruce dominated or pure spruce stands (Meister 1969b).

In many cases, these human influenced secondary forests are characterised by a low tree density (Ammer 1996b) and a high crown transparency, especially on dolomite sites (Ewald et al. 2000, Haupolter 1999). Therefore, many primary public functions of these forests such as avalanche and rockfall protection, soil conservation or flood control are endangered (Kräuchi et al. 2000, StMELF 1997, Meister 1969b). Establishing natural regeneration is the main silvicultural objective in these mostly overaged forests (Rothe and Borchert 2003). In contrast, the continuity of protective functions of the forests are endangered via the absence of natural regeneration. Whilst the regeneration of broadleaf species and fir in the Limestone Alps is seriously hindered by ungulates until this day, spruce is affected to a less extent by browsing (Ammer 1996a). However, the regeneration ecology of spruce, especially the effects of microsites on drier, south facing dolomite slopes is not sufficiently understood. As a result of the positive influence on the snow cover, spruce is the most important tree species in protective forests (StMELF 1997). Artificial regeneration measurements in reforested areas on dolomite sites are often unsuccessful, and planted spruces are characterised by low growth rates combined with inadequate tree nutrition especially for nitrogen and phosphorous. On the other hand, natural regenerated spruces on thick organic layers are in a sufficient nutritional status and shows higher growth rates (Baier 2004). In addition, we observed that the spruce natural regeneration within canopy gaps or in clearings after windthrow appeared in clusters.

Early establishment of plant species depends on “safe sites” (Harper 1977) and it is well-known that conifer seedlings preferably establish on specific substrates on the highly heterogeneous forest floor (Mori et al. 2004, Brang et al. 2003, Brang 1998, Simard et al. 1998). With small seeds, spruce is more substrate-restricted than other tree species (Knapp and Smith 1982). Beside substrates as a rooting zone, hindrances and/or the surface shapes which restrict the snow movements or decrease the persistence of snow cover are necessary for an unhindered development of spruce regeneration on steep slopes (Kupferschmid-Albisetti 2003, Senn and Schönenberger 2001, Ott et al. 1997, Mößmer et al. 1994).

Various methodologies are in use to measure the spatial distribution of regeneration on a study site. Common indices are the dispersion-index according to Bouxin & Gautier and the aggregation-index according to Clark & Evans (Ammer et al. 2004). A distance dependent

method which provides information about the heterogeneity of the spatial distribution is the zero-area method according to Cox (Ammer et al. 2004, Cox 1971). Currently, the zero-area control method which is based on the Poisson distribution was used to identify unfavourable sites for natural regeneration (Olmez and Yahyaoglu 2004). To account for our observations of clustered spruce saplings, which indicates favourable combinations of site factors for the development of spruce, we used a binary logistic regression analysis: This method allows one to predict the probability of a dependent variable (e.g. occurrence of a spruce sapling) in dependency of different independent variables (e.g. site factors) (Brang et al. 2003, Knoke 2003a).

It is well known, that spruce is the strongest light-dependent tree species in mountainous forests of the Bavarian Limestone Alps and therefore regeneration ecology of spruce is strongly influenced by stand structure like basal area or canopy converge (Ammer 1996b). This study therefore aims at analysing and quantifying the influence of relevant site factors others than light, which have a significant impact on the presence or absence of spruce saplings on south exposed, steep mountainous slopes of the Bavarian Limestone Alps. Thus, we deduced recommendations for forest practice in order to enhance the regeneration niches (“safe sites”) for successful natural and/or artificial regeneration of spruce.

2 Material and Methods

2.1 Study sites

In order to insure an adequate and more or less homogeneous supply of radiation, we searched for similar shaped, and wide canopy gaps with initial spruce natural regeneration as study sites. In many cases, active regeneration measurements in old protective forests are considered as detrimental to stand stability. Therefore, it was difficult to find such small cutting areas. After the investigation of different forest districts, we selected six comparable small canopy gaps as study sites in protective forests situated in the area of the forest district Kreuth, near lake Tegernsee (Table 1). The slopes were S-, SSW-, to SSE-exposed, and were relatively steep (20°-35°). All soils derived from dolomite (“Hauptdolomit”), a very pure (low clay mineral content) alpine triassic (Nor) sediment ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$), with a porous bedrock. Hauptdolomit is the main soil forming parent material of the Bavarian-Tyrolian Limestone Alps (Bayerisches Geologisches Landesamt 1981). According to the FAO classification, the soils belonged to the shallow type rendzic leptosols (Buol et al. 1997). In addition, deeper developed chromic cambisols appeared within the sites “Weiße Valepp” and “Sonnberggehäng”, which were situated close to the valley. The chromic cambisols derived from loose detritus, which was preferentially deposited at the toe of the slope.

Forest district / forest stand	Location	Elevation (m asl)	Inclination	Aspect	Tree composition of the mature stand	Soils ¹⁾
X Weiße Valepp / 6 Äußerer Stolzenberg a ¹	47°37'50"N, 11°52'10"E	960	25°	SSW	spruce-beech stand with some maple	rendzic leptosols, eutric leptosols
X Weiße Valepp / 7 Innerer Stolzenberg d ²	47°37'42"N, 11°52'45"E	950	20°	SSW	spruce-beech- silver fir stand	rendzic leptosols, eutric leptosols, chromic cambisols
XVII Lappberg / 3 Langenberg a ¹	47°37'12"N, 11°47'07"E	950	25°	SSE	spruce-beech stand with some silver fir	rendzic leptosols, eutric leptosols
XVIII Rinneneck / 2 Rinneneck d ¹	47°36'19"N, 11°49'40"E	1020	35°	S	spruce-beech-silver fir stand with some maple	rendzic leptosols, eutric leptosols
XXIX Sonnberggehäng / 1 Sonneneck c ¹	47°37'16"N, 11°41'55"E	870	25°	S	spruce-beech stand with some maple	rendzic leptosols, chromic cambisols
XXIX Sonnberggehäng / 2 Rothmartelgraben a ¹	47°37'18"N, 11°41'06"E	1100	30°	S	spruce-beech-silver fir stand with some maple	rendzic leptosols, eutric leptosols

Table 1. Location parameters, tree composition, and the soils of the study sites (¹⁾ estimated with a Pürckhauer-soil-probe).

Except for the site “Sonnberggehäng”, eutric leptosols (humus layers >15cm up to 35cm) were also described.

The “alpid” climate of the northern Alps is cool, with a high annual variation in temperature, and high precipitation (Walentowski et al. 2004). The average annual temperature (interpolated according to Fliri 1975) of the study sites varied between 5.5 °C (870m asl) and 4.5 °C (1,100m asl). The average annual precipitation (interpolated according to Enders 1979) varied between 1,812 mm (870 m asl) and 1,922 (1,100 m asl), with a clear summer maximum. All forest sites belonged to the vegetation type *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* (Ewald 1997).

Spruce was the dominating tree species with various proportions of beech, fir, some Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.), several Chess apples (*Sorbus aria* L.), and Yew trees (*Taxus baccata* L.). The estimated ages of the largely even-aged mature forest stands varied within the range of 150-250 years. The isolated, unfenced canopy gaps were east-west orientated, and slot-shaped (approximately rectangles along the contour line with 40-60m length, and 10-20m width). The canopy openings resulted from irregular, 20-30 year old salvage cuttings probably after bark beetle infestation, and showed initial spruce natural regeneration. Natural regeneration of the other tree species (mainly beech and maple) were frequent within the unfenced gaps, but as a result of hooved game browsing they seldom obtained the height of saplings (20cm). Noticeable was the lack of coarse woody debris within the gaps. Due to the high ages of the mature stands, coarse, visible decayed woody debris or old stumps (decay class IV and V, according to Sollins 1982) from the former parent forest were scarce. The main structural elements on the forest floor were the stumps of trees harvested for the bark beetle control or for thinning measurements, at which the logs were removed from the sites.

2.2 Sampling design

Our sampling design focused on the occurrence of spruce saplings within the canopy gaps. The choice of saplings offered a retrospective view, because we were able to clarify the influences of site factors which enable survival from seedlings emergence until this later phase of growth. Saplings were defined as spruces higher than the mean height of competing vegetation of 20cm up to 200cm (Brang et al. 2004, Ott et al. 1997).

Within each canopy gap, a rectangular plot (50m long and 10m wide along the contour line) was chosen in order to sample situations for regeneration as complete as possible, but encompassed what appeared to be differences in site factors. Within each plot, 40 0.5m²-subplots (shape: circles) were placed systematically (two rows with a distance of 5m, and a distance of 2.5m within a row), and all spruce saplings per subplot were counted. This systematic ap

proach resulted in sampling many sites without spruce regeneration. Therefore, we additionally chose a non-systematic, selective survey with 0.5m²-subplots (which were placed exactly on microsites with spruce saplings) to characterise sites with spruce saplings. Because of this second approach, we started in the centre of the 50m x 10m plot and searched for the nearest spruce > 20cm. Hereafter, we chose the next closest sapling. If more than one spruce >20cm occurred, the tallest sapling formed the subplot centre. This procedure was repeated until 40 replicates were obtained per canopy gap. The description of unfavourable sites combined with calculated random subplots for favourable sites is common in ornithology, and enables one to detect important habitat structures for bird species (Sachslehner 1993). With this procedure, we described in total 210 subplots without spruce saplings and 270 subplots with spruce saplings (30 resulted from the systematic approach) over the six studied canopy gaps. We collected the data in July and August 2003.

2.3 Description of site variables

Within each 0.5m²-subplot (with or without spruce saplings), seven site parameters in metric values and nominal scales were recorded. The total coverage of ground vegetation [%] was estimated. The mean thickness [cm] of the organic layer was measured with an humus cube, and thick layers with a Pürckhauer-soil-probe. Additional to humus thickness, we made a note of old, highly decayed stumps in the subplot.

With regard to other studies, we presumed that the hindrances and their distance to the spruce saplings may play an important role for spruce regeneration establishment on steep slopes (Ammer 1990, Gampe 1989). Hegyi (1974) described an “competition index” which considers the number of surrounding trees, the diameter breast height (dbh) of the central tree and of the neighbour trees, and the tree distances. We also accounted for the number of surrounding hindrances, by measuring the nearest vertical distances [cm] between the root collar of the spruce sapling to four hindrances for a maximum distance of 3m. Hindrances were e.g. stumps, uprooted stumps, rocks, and fallen snags. Hereafter, we calculated a “hindrance index” with the formula:

$$H = \sum_{i=1}^n \frac{1}{\text{distance}_i + 1}; H=[0;n] \text{ (n=number of hindrances; distance}_i\text{=distance [dm] between root collar of the spruce sapling, or in subplots without spruce sapling between the circle centre to the hindrance. The more the distance decreases and number of hindrances increases, H increases.)}$$

Surface characters for the microsite (=0.5m²-circle of the subplot) and the surrounding macro-site (=30m²-circle) were addressed for an indirect detection of influences on snow cover. Thus, the pooled categories of relief as terrace/mound (rough surface, low snow movement),

channel/even ground (smooth surface, high snow movement), and depression (long snow persistence), were defined (Arbeitsgruppe Standortserkundung 1996).

As mentioned above, we assumed that the supply of radiation within the studied canopy gaps was adequate and not a limiting factor for the regeneration process of spruce. The effects of light on the annual growth rates of the spruces were of minor importance for our study. Thus, we estimated the coverage of saplings by canopy visually to account for situations whether saplings occurred in the edge of the canopy gap. Visual estimates of canopy coverage can produce large amounts of data quickly, with a high relationship to plants growth (Brandeis et al. 2001). Canopy conditions were classified into three classes: dense (sapling was fully covered under canopy) – loose (sapling was at crown edge or in a small gap with at the most one crown diameter) – open (gap bigger than one crown diameter).

Acid humus layers are important sources for spruce nutrition under alkaline soils conditions (Baier et al. 2005, Baier 2004, Glatzel 1968). Therefore, we tried to evaluate plant species, which are able to indicate these situations. For our study, we used only plants, with a reaction-number ≤ 3 according to Ellenberg et al. (1991), which are naturally adapted to acid soil conditions. We extracted the six most frequent plant species from the vegetation database BERGWALD with 4,836 recordings, which were conducted in different vegetation types of the mountainous regions of the Bavarian Limestone Alps (Ewald 1997). Our objective was to deduce indicator plant species, which are easy to learn and to apply in forest practise. We used the following plant species in descending order of occurrence in the data set (in brackets following species name: reaction-number/% of occurrence in data set): *Vaccinium myrtillus* (2/53%), *Maianthemum bifolium* (3/28%), *Melampyrum pratense* (2/23%), *Huperzia selago* (3/21%), *Vaccinium vitis-idaea* (2/18%), *Lycopodium annotinum* (3/17%), and estimated the frequency of each plant species [%] per 0.5m²-subplot.

2.4 Statistical analyses

We decided to use a binary logistic regression analysis method to analyse the “spruce sapling” probability. The binary logistic regression analysis, as a structure searching statistical method, calculates the likelihood of an occurrence of a spruce sapling taller than 20 cm (as the dependent variable) as affected by different independent variables (Backhaus et al. 2003). This method is simple and robust and SPSS 11.5 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) statistical program provides numerous diagnostical opportunities (RRZN 2001). This analysis is not based on multivariate normal-distributed independent variables and shares with metric and categorical variables (Backhaus et al. 2003).

Variable classes		Values in the binary logistic and in the discriminant analyses
dependent	A spruce sapling occur in the subplot	1
variables	A spruce sapling did not occur in the subplot	0
independent	Coverage of ground vegetation	metric
variables	Hindrance index	metric
	Coverage of canopy	dummy variables
	<i>dense (sapling fully covered by canopy)</i>	1/0
	<i>loose (sapling at crown edge or in a gap smaller than one crown diameter)</i>	0/1
	<i>open (sapling was in a gap bigger than one crown diameter)</i>	0/0 ^{*)}
	Microsite (0.5 m ² circle)	dummy variables
	<i>terrace/mound</i>	1/0
	<i>rib/depression</i>	0/1
	<i>channel/even ground</i>	0/0 ^{*)}
	Macrosite (30 m ² circle)	dummy variables
	<i>terrace/mound</i>	1/0
	<i>rib/depression</i>	0/1
	<i>channel/even ground</i>	0/0 ^{*)}
	Humus thickness/organic layer	dummy variables
	<i>up to 3 cm</i>	1/0
	<i>3.1-15 cm</i>	0/1
	<i>>15.1 cm</i>	0/0 ^{*)}

Table 2. Definition of classes of the variables used in the binary logistic regression analysis and in the discriminant analysis (^{*)} 0/0 acts as reference value for the two new dummy variables).

Therefore, the occurrence or absence of spruce saplings in the subplots and the nominal scaled site variables were coded as shown in Table 2.

As a result of the dummy coding, the three nominal classes of independent variables were expressed by two new variables (Backhaus et al. 2003). Interdependencies among the independent variables were tested by the existence of correlations, and additionally by a multivariate regression-analyses and the corresponding tolerance values ($1-R^2$) (Knoke 2003b). Then, we used the option “stepwise forward” of SPSS to select and introduce only significant ($p \leq 0.05$) variables into the model. Negative parameters of the logit-function are reducing the probability of the occurrence of spruce saplings, in contrast positive parameters enhances spruce saplings occurrence. Odd ratios were calculated to analyse the importance of the independent variables on the spruce sapling probability (Backhaus et al. 2003). Hence, the increase or decrease (depending on the algebraic sign) of the independent variables by one unit, increases or decreases the spruce sapling probability by the odd ratio. The Likelihood-ratio-test, the Hosmer-Lemeshow-test, and Nagelkerke R^2 were used as quality characteristics of the model (Backhaus et al. 2003, RRZN 2001). The success of classification is also important for the quality of the model. The classification test was carried out on the basis of those observations, which were used to estimate the parameters of the model. In order to assess the validity of the model, standardised respectively Pearson’s residuals were calculated (Backhaus et al. 2003). They should have an approximate mean of 0 and a standard deviation of about 1 (Knoke 2003a). In order to assess the improvement of the model when additional variables were introduced, the reduction of the -2 -log-likelihood-value ($-2LL$) was estimated (Knoke 2003a).

In a second approach, we used the discriminant analysis within SPSS which arrays a discriminant function on the basis of a linear combination of variables. This method assesses metric and nominal variables with highest influence for separation of the selected groups (Backhaus et al. 2003). The premises for the discriminant function, multivariate normal-distributed independent variables, were not fulfilled. Because of this, we used this method only as a supplement to the binary logistic regression analysis, although related results were regarded in support of the binary logistic regression analysis (Knoke 2003b). The standardised coefficients of the discriminant function and their algebraic sign indicated the importance of the independent variables. The quality of the model was estimated with the Wilks’ Lambda (RRZN 2001).

To assess the relation between thickness of humus layers and coverage of acid adapted plant species, we used the parameter free Spearman rank correlation (Lozan and Kausch 2004).

3 Results

3.1 Area related results

Table 3 accounts for the 0.5m²-subplots in systematic grids of the six stands. The average density of spruce saplings was 4,200 stems per ha (height class 20-200cm). The mean coverage of ground vegetation over all subplots was high, but compared to Ammer (1996b), it was typical for forest gaps in mountainous regions on limestone. The coefficient of variation of the coverage was comparatively low, which indicates a wide expansion of competing vegetation within the canopy gaps since silvicultural activities 20-30 years ago. Subplots with visible decayed old stumps or with coarse woody debris were scarce. The canopy gaps were characterised by a patchwork of humus types and therefore by a highly heterogeneous humus thickness. Thin humus layers appeared on the two sites with deeper developed chromic cambisols.

	Spruce saplings	Mean coverage of ground vegetation (variation coefficient)	Occurrence of humus types and dead wood			Mean humus thickness (variation coefficient)	
			stumps/coarse woody debris	up to 3 cm	3.1-15 cm		> 15.1 cm
	[number/ha]	[%]	[% of occurrence in subplots]			[cm]	
X Weiße Valepp / 6 Äußerer Stolzenberg a ¹	6.000	82 (16)	5	17.1	53.7	29.3	10.1 (75)
X Weiße Valepp / 7 Innerer Stolzenberg d ²	4.000	71 (25)	2.5	35.0	62.5	2.5	4.8 (64)
XVII Lappberg / 3 Langenberg a ¹	3.000	64 (27)	2.5	15.0	50.0	35.0	15.9 (96)
XVIII Rinneneck / 2 Rinneneck d ¹	3.000	68 (45)	0	27.5	40.0	32.5	11.8 (83)
XXIX Sonnberggehäng / 1 Sonneneck c ¹	4.000	61 (38)	0	82.5	17.5	0	2.3 (61)
XXIX Sonnberggehäng / 2 Rothmartelgraben a ¹	5.000	66 (44)	2.5	27.5	55	17.5	9.9 (114)
mean values for all sites	4.200	69 (32)	2.0	34	46.5	19.5	9.1 (113)

Table 3. Number of spruce saplings per ha, variation in coverage of ground vegetation, occurrence of coarse woody debris, and variation of humus thickness on the sites studied.

3.2 Influence of site variables on the occurrence of spruce saplings

Table 4 compares the independent variables of 270 subplots with spruce saplings with 210 subplots without spruce saplings. The data are illustrated by Figure 1, which scored every row of Table 4 to 100%, and therefore demonstrates the relative distribution of site factors in spruce-plots compared to plots without spruce.

Variable	Occurrence in plots	
	with spruce >20 cm (n=270)	without spruce (n=210)
Coverage of canopy (all plots %)	100	100
dense (%)	37	40
loose (%)	52	49
open (%)	11	11
Coverage of ground vegetation [%] (mean / SE)¹	59.6 / 26.6	70 / 23.6
Microsite (0.5 m² circle) (all plots %)	100	100
terrace/mound (%)	55	16
rib/depression (%)	4	4
channel/even ground (%)	41	80
Macrosite (30 m² circle) (all plots %)	100	100
terrace/mound (%)	66	43
rib/depression (%)	10	10
channel/even ground (%)	24	47
Organic layer (all plots %)	100	100
stumps/coarse woody debris (%)	9	0
up to 3 cm (%)	20	37
3.1-15 cm (%)	39	47
>15.1 cm (%)	32	16
humus thickness [cm] [mean / SE]	13.8 / 11.6	8.2 / 10.3
hindrance index (mean / SE)	0.18 / 0.34	0.05 / 0.17

¹Only plots with saplings <30 cm and with only one sapling per plot
(n=28 for plots with spruce and n=210 for plots without spruce)

Table 4. Occurrence of independent variables in plots with spruce and in plots without spruce.

The canopy coverage was quite similar in the two groups examined. To minimise repercussive impacts of spruce on the ground vegetation, we selected subplots with only one spruce smaller than 30 cm. As a result of the clustered regeneration, there were only 28 subplots of 270 subplots with spruce saplings that represent such a category. According to this selection, the ground vegetation coverage was not as dense in plots with spruce as in plots without spruce (Table 4). Figure 1 illustrates the occupied classes of ground vegetation in which the number of subplots with spruce saplings decreased with an increase of coverage.

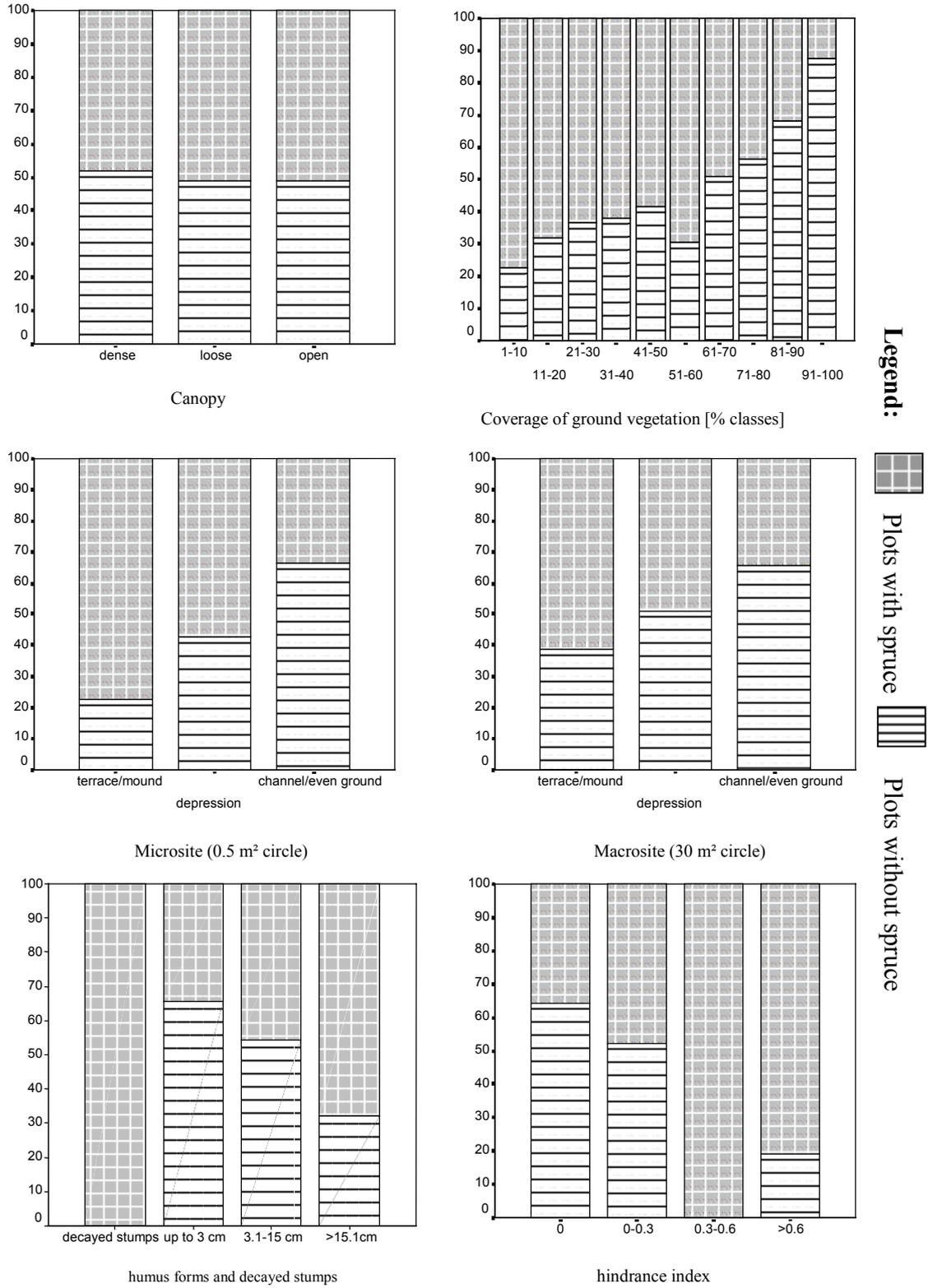


Figure 1. Percent rates of the total number (y axis) within each class of independent variable (x axis) in a comparison of plots with spruce with plots without spruce (each independent variable of Table 4 is set up to 100%).

The most spruces were found on microsites with similar tendencies on macrosites that indicated rough surfaces (terrace/mound). In comparison, smooth surfaces (channel/even ground) were shunned by spruces. Depressions occurred seldom (Table 4) and had no negative effect on regeneration. Thick humus layers were linked to spruce saplings, and subplots with old, decayed stumps were always occupied by spruce saplings (Figure 1).

Altogether, humus was thicker in subplots with spruce compared to subplots without spruce. The classification of the hindrance indices illustrates the preference of spruce to grow close to an obstacle.

	Coverage of ground vegetation	Hindrance index	Microsite terrace/mound	Macrosite terrace/mound	Humus thickness < 3 cm
Coverage of ground vegetation	1.000				
Hindrance index	-0.154**	1.000			
Microsite terrace/mound	-0.110*	0.377**	1.000		
Macrosite terrace/mound	0.210**	-0.199**	-0.266**	1.000	
Humus thickness < 3 cm	0.056	-0.191**	-0.176**	-0.102*	1.000

Table 5. Spearman correlation matrix of independent variables (significance: * $p \leq 0.05$; ** $p \leq 0.01$).

For the explanatory model, we used all independent variables, because Spearman correlations were low (Table 5) and the calculated tolerance values (data not shown) of the multivariate regression-analyses were continuously greater than 0.2 (Knoke 2003b). The basic statistical characteristics of the stepwise binary logistic regression analysis are given in Table 6. As a result of the non-significant influence on spruce saplings probability, the independent variable coverage of canopy was excluded by the model. On the other hand, the P -values of the parameters of the five independent variables coverage of ground vegetation, nearness to a hindrance (expressed by the hindrance index), humus thickness, microsite and macrosite characters indicated that these variables included in the model were significant. The slightly decreasing $-2LL$ value after introducing a further variable in the model showed, that “spruce sapling probabilities” could not be predicted much better if further variables were included. The parameter of the hindrance index, the microsite “terrace/mound”, and macrosite “terrace/mound” were positive, so the spruce sapling probability became greater, as the hindrance index and rough surfaces increased. In addition, the odd ratios indicated, that spruce saplings occurred more often near to a hindrance (odds ratios 4.35), on the microsite terrace/mound (odd ratio 4.33), and on the macrosite terrace/mound (odd ratio 1.99). In the opposite, the parameters of high coverage of ground vegetation, and thin humus layers (<3 cm) were negative. Therefore, decreasing values of these independent variables led to an increasing prob

ability of spruce sapling occurrence. Because of low odd ratios, these independent variables were of minor importance for the spruce sapling probability compared to a hindrance or the surface of the microsite. The high Chi-sq of 136 at $p < 0.0001$ of the Likelihood-ratio-test, the high Chi-sq of 6.841 at $p = 0.554$ of the Hosmer-Lemeshow-test, and Nagelkerkes R^2 of 0.331 (values should be bigger than 0.2) indicated an adequate fit of the model (Backhaus et al. 2003). With an accurate classification of 72%, the performance and conformance of the model was also considered as well. The validity of the model was tested with Pearson's residuals, which had a mean of -0.006 and a standard deviation of 1.000 (Knoke 2003a). Therefore, there was no reason to exclude subplots to improve our analyses.

We used a discriminant function respectively the standardised coefficients to support the binary logistic regression analysis (Table 6).

The high and significant Wilks' Lambda indicated a significant dissociation of the two groups by the discriminant function (Backhaus et al. 2003). The independent variable microsite "terrace/mound" showed a positive effect on the probability of spruce sapling occurrence and had the greatest discriminating impact, followed by a high coverage of ground vegetation which had a negative influence. Humus thickness, hindrance index, and macrosite were of lower discriminating importance. According to the discriminant analysis, thin humus layers of <3 cm also had a negative influence, high hindrance indices had a positive impact on spruce regeneration. Likewise, the macrosite "terrace/mound" had positive effects. Altogether, the discriminant function pointed to the same positive and/or negative influences of the independent variables on spruce saplings occurrence as the results of the binary logistic regression.

Variable	Order of affiliation	-2LL after affiliation	Parameter	Standard-error of parameters	Odds ratio	P-value	standardised coefficients of the discriminant function
Constant/Intercept		577	1.568	0.335	4.800	<0.0001	-
Coverage ground vegetation	1	544	-0.024	0.005	0.976	<0.0001	-0.517
Hindrance index	2	535	1.470	0.478	4.353	0.0021	0.304
Humus thickness < 3 cm	3	528	-0.509	0.216	0.601	0.0186	-0.268
Microsite terrace/mound	4	525	1.465	0.245	4.327	<0.0001	0.633
Macrosite terrace/mound	5	520	0.686	0.226	1.985	0.0300	0.194
Quality characteristics of the model: Likelihood-ratio-test: Chi-sq=136, p=<0.0001; Hosmer-Lemeshow-test: Chi-sq=6.841, p=0.554; Nagelkerke R ² =0.331; success of classification: 72%							Quality characteristics of the model: Wilks-Lambda 0.746, Chi-sq 138.591 p<0.0001

Table 6. Results of the binary logistic regression analysis for predicting the „spruce sapling“ probability and results of the discriminant analysis (total dataset n=480).

3.3 Indicator plant species

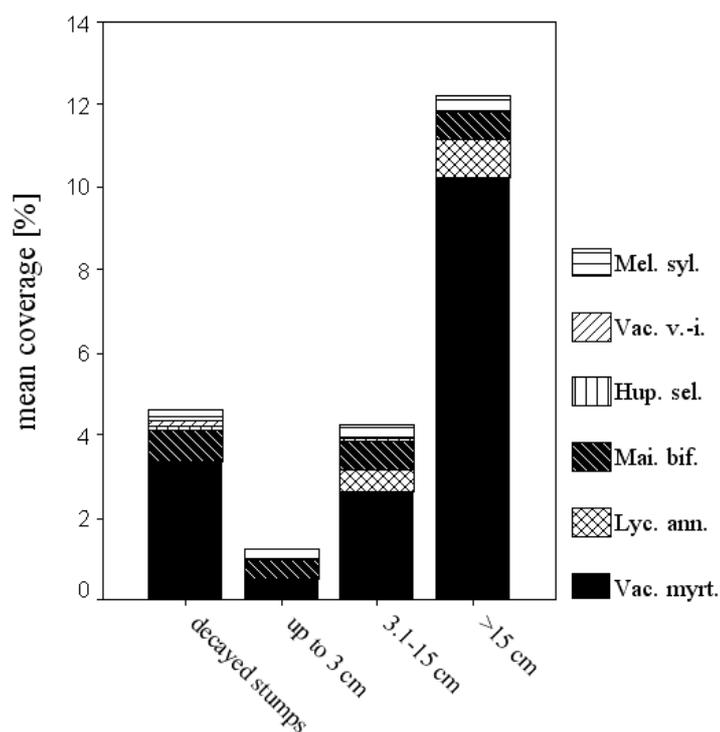
The relationship between the coverage of the six studied acid adapted plant species and the thickness of organic layers is shown in Table 7.

	Coverage [%] of					
	<i>Vac. myrt.</i>	<i>Lyc. ann.</i>	<i>Mai. bif.</i>	<i>Hup. sel.</i>	<i>Vac. v.-i.</i>	<i>Mel. syl.</i>
thickness of organic layer [cm]	0.437 ***	0.257 ***	0.118 **	0.084 n.s.	0.031 n.s.	0.065 n.s.

Table 7. Rank correlation coefficients matrix (Spearman's ρ) between thickness of the organic layer in plot and the coverage of selected acid adapted plants (*** $p \leq 0.001$; ** $p \leq 0.01$; * $p \leq 0.05$; n.s., not significant).

The best indicator for thick organic layers was *Vaccinium myrtillus*. Here, coverage significantly increased with an increasing thickness of the humus layer, but compared to gramineous ground vegetation (Figure 2, Table 3), the coverage was still low. The correlations were low for *Lycopodium annotinum* and *Maianthemum bifolium*. The species *Huperzia selago*, *Vaccinium vitis-idaea*, and *Melampyrum pratense* were poor indicators for thick humus layers. In addition, *Vaccinium myrtillus*, and *Maianthemum bifolium* willingly grew on acid decayed stumps (Figure 2).

Figure 2. Mean coverage of acid adapted plants in dependence of the occurrence of decayed stumps or the thickness of organic matter.



4 Discussion

Recruitment of spruce strongly depends on “safe microsites” (Ott et al. 1997, Moser 1965). Data presented here indicated that spatial distribution of spruce saplings establishment was not random and varied among different microsite types (Table 4, Figure 1). Similar patterns have been found in other studies (Mori et al. 2004, Bauer 2003, Brang et al. 2003, Brang 1998). The binary logistic regression analysis proved that different site factors significantly determined the regeneration niches of spruce saplings (Table 6). These microsite types may have characteristics that promote sapling establishment, whilst others diminish the occurrence of spruces.

Mosandl (1984) demonstrated that selective cuttings (“Femel-cutting”) in mixed mountainous forests of the Bavarian Limestone Alps offered enough solar radiation for a sufficient regeneration of spruce. Contrary to sub-alpine regions in which the importance of direct solar radiation increases, diffuse solar radiation conditions are of significance for spruce regeneration in mountainous forests (Ott et al. 1997). Diaci (2002) proved on comparable sites in Slovenia that diffuse solar radiation in small (0.01-0.05 ha), east-west orientated canopy gaps promoted the spruce regeneration. The independent variable for the coverage of canopy was not significant and excluded by our explanatory model. Such as hypothesised for our study sites, we conclude, that the supply of solar radiation within the canopy gaps was adequate for spruce regeneration. Therefore, the differences among the recorded subplots were of minor importance for spruce occurrence than the other site factors. But we have reservations to use this simple method of the visually estimation of the coverage of canopy in such cases with wide light condition gradients, e.g. including closed canopies, and respectively studies on growth rates. Here, exact methods like the fish-eye photography or the horizontoscope are more appropriate to study the effect of solar radiation (Diaci 2002, Ammer 1996b).

Various authors supposed that spruce natural regeneration on steep slopes is hindered by snow gliding (Ammer 1990, Löw and Mettin 1977, Rebel 1922). In reforested areas of the Bavarian Limestone Alps, Gampe (1989) also found widespread damages on artificial regenerated spruces by snow gliding. Oppositely, technical support with artificial hindrances (e.g. snow rakes) advance the survival and growth of coniferous saplings (Mößmer et al. 1994). These findings aligns with our results, that hindrances (e.g. stumps) had a great importance for the recruitment of a new spruce generation. Our calculated “hindrance index”, which accounted for the number of hindrances and their distance to a spruce sapling, and therefore might be a good specific value to describe the influence of hindrances on steep slopes. The great influence of the shape of a surface on the survival of coniferous saplings was demon

strated on the “Stillberg” site, Switzerland (Brang et al. 2004, Senn and Schönenberger 2001). Likewise our data demonstrated, that rough microsities had an important positive impact on the occurrence of spruces. For the south exposed slopes of our study, we believe that the persistence of snow cover was of minor importance compared to snow gliding, because the pathogenic fungi *Herpotrichia juniperi* (Duby) Petrak is seldom as a result of a short duration of the snow pack (Butin 1989). Spruce seeds, deposited during wintertime in steep environments are often blown over the frozen snow surface until they encounter a depression that traps them. Close to hindrances, snow melt is enhanced, which naturally creates depressions in snow pack (Geiger 1961). Therefore, and besides the importance of hindrances to alleviate snow gliding, natural hindrances would be able to act exceedingly well as a seed trap, which might result in an added seedling emergence in the surrounding of hindrances.

Ewald (1997) already demonstrated the great variation in humus thickness of the vegetation type *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* (Table 3). The thick humus layers appeared on the sites with shallow rendzic leptosols, and thin humus layers on the two sites with chromic cambisols. That is in accordance with the observations of Bochter (1984), who found that all the more soils became shallower, the mightiness of organic layers over limestone increased. Exposed mineral soil did not occur in our subplots, and most likely depends on disturbances (e.g. windthrow) in these ecosystems. Litter was consequently the most common substrate for germination and thick humus layers led to an increasing probability of spruce sapling occurrence (Table 6). Heavy litter accumulations on the forest floor are often viewed as detrimental to conifer seedling survival because they are prone to drying and prevent seedlings root systems from quickly reaching mineral soil (Brang 1998 and 1996, Greene et al. 1999). Contrary to the above, survival rates and growth of seedlings increased with litter accumulation on logs increased (Harmon 1987), and Hanssen (2003) found a positive influence of increasing humus depth on regeneration of spruce, probably due to shallow soils. The importance of acid organic layers for spruce nutrition increases on alkaline soils, because spruce nutrition is impaired due to low nutrient stocks, and alkaline pH-values that hinder nutrient acquisition in mineral soil horizons (Baier et al. 2005, Krapfenbauer 1969, Glatzel 1968, Zech 1968). Compared to other studies, sapling density was enough for a sufficient regeneration of the stands (Schönenberger 2002, Ammer 1996b, Löw and Mettin 1977, Mettin 1977). It is known, that the number of spruce stems decreases from germination to height of saplings (Bauer 2003, Ammer 1996b, and Reif and Przybilla 1995). From this, a high number of spruces germinated on the humus layers. We assume, that under such adverse mineral soil conditions and due to a high precipitation in the Northern Alps, the organic layer might represent a good seedbed.

If highly decayed dead wood occurred in our study, it was occupied by spruce saplings. The importance of rotten logs for spruce regeneration is documented throughout the world (Mori et al. 2004, Brang et al. 2003, Bauer 2003, Simard et al. 1998, Eichrodt 1969). Ott et al. (1997) assumed that due to drought, dead wood on south slopes is of minor importance. But in contrast, on shallow alkaline sites, highly decayed dead wood is also of importance for the nutrition of spruce, because seedlings showed an enhanced nutrient uptake and growth compared to mineral soil horizons (Baier et al. 2005). In addition, the water storage capacity increases during decay, and therefore dead wood plays an important role for the availability of water, especially on these dry sites (Laiho and Prescott 2004).

Other microsite types may inhibit successful seedling germination and sapling establishment. Competition of ground vegetation increases under oceanic climate conditions (Ott et al. 1997). Here, spruce sapling establishment decreased on subplots with dense gramineous ground vegetation. However, it is difficult to ascertain the original seedbed during seed germination, especially if ground vegetation hindered early establishment of spruce, or if spruce reduced ground vegetation. We seldom observed spruce seedlings in dense ground vegetation during field work, and according to other studies it is likely that dense, smooth ground vegetation is a serious competitor for spruce seedling development on our sites (Bauer 2003, Diaci 2002).

On acidic soils derived from silicate, *Vaccinium myrtillus* is also considered as competitor for spruce seedling establishment (Bauer 2003, Brang 1996). But in contrast, Moser (1965) concluded that a loose coverage of *Vaccinium myrtillus* could be beneficial for spruce germination. We believe that the same might be true for our sites with a loose coverage of *Vaccinium myrtillus* on acid humus layers, especially when compared to the high coverage of smooth gramineous competing vegetation. *Vaccinium myrtillus* is adapted to acidic soil conditions, a typical attendant of spruce, and a characteristic species of boreal and sub-alpine coniferous forest vegetation types (*Vaccinio-Piceetea*) (Walentowski et al. 2004). Under alkaline soil conditions it is therefore likely that spruce and *Vaccinium myrtillus* prefer the same microsites with acid humus layers as growing media.

Our results suggest that natural spruce recruitment in protective forests can be influenced by the presence of specific microsites, which impair the influence of snow gliding. Kupferschmid-Albisetti (2003) demonstrated that uncleared snag stands on steep slopes will maintain effective protection for spruce regeneration for decades. Thus, coarse woody debris plays an important role as structural element on the forest floor, and we would therefore recommend that biomass removal is inappropriate, even after bark beetle infestation or storms. This ap

plies to a greater extent, if the low nutrient stocks (especially phosphorous and potassium) of these ecosystems are included in this consideration (Katzensteiner 2003). In accordance with the “positive microsite” concept, we recommend for artificial regeneration measurements with spruce microsites close to hindrances like old stumps or close to cross lying coarse woody debris (StMELF 1997, Schönenberger et al. 1990). In addition, *Vaccinium myrtillus* might be a useful indicator plant species for acid organic layers as beneficial planting sites.

Our presented data were obtained from canopy gaps, in which the competition of spruce with other tree species, especially beech and maple, was reduced by the impact of ungulates. The effects of different site factors should therefore be evaluated for situations with competition of the tree species. Until 17th century, most of the forests were unaltered virgin forests with the proportion of the main tree species of 45% spruce – 30% beech - 25% fir (Meister 1969a). Therefore, the regeneration ecology of the other important tree species, especially fir and beech, in dependency of microhabitats should be examined in future research. For this purpose artificial seed experiments in small canopy gaps of pure spruce stands with different ecological conditions (e.g. aspect) could be a promising approach to deduce practical applications for the re-establishment of mixed mountain forests.

6 Acknowledgements

Funding of the project B63 “Nutrition and growth of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) in protective forests on dolomite sites of the Bavarian Limestone Alps” was provided by the Ministry of Forestry and Agriculture of Bavaria. The authors would like to thank PD Dr. Thomas Knoke, and Prof. Dr. Jörg Ewald for her advice in statistics. In addition, we would like to thank Simon Östreicher for excellent field work. Last but not least the authors wishes to thank the two anonymous reviewers for their useful comments as well as MSc. Mr. Jared David May for the language editing of the manuscript.

7 References

- Ammer C (1996a) Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. For. Ecol. Manag. 88, pp. 43-53.
- Ammer C (1996b) Konkurrenz um Licht – zur Entwicklung der Naturverjüngung im Bergmischwald. Forstl. Forschungsber. München 158, 198 p.
- Ammer C, Brang P, Knoke T, Wagner S (2004) Methoden zur waldbaulichen Untersuchung von Jungwüchsen. Forstarchiv 75 , pp. 83-110.

- Ammer U (1990) Auswirkungen des Bestockungswandels und der Waldschäden auf die Schutzfunktion des Bergwaldes gegenüber Schneebewegungen. Beiheft FwCbl. 40, pp. 102-111.
- Arbeitsgruppe Standortkartierung (1996): Forstliche Standortsaufnahme. Eching : IHW-Verlag, 352 p.
- Backhaus K, Erichson B, Plinke W, Weiber R (2003) Multivariate Analysemethoden. Berlin, Heidelberg : Springer, 818 p.
- Baier R (2004) Ernährungszustand und mögliche Anpassungsmechanismen der Fichte (*Picea abies* L. [Karst.]) auf Dolomitstandorten der Bayerischen Kalkalpen – Ergebnisse eines Düngeversuches an jungen Schutzwaldsanierungspflanzen. Schw. Z. Forstwes. 155 (9), pp. 378-391.
- Baier R, Ettl R, Hahn C, Göttlein A (2005) Early development and nutrition of Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) seedlings on mineral soil, organic layer, and decayed woody debris origin from dolomite sites of the Bavarian Limestone Alps – a bioassay (submitted to Plant and Soil).
- Baier R, Ingenhaag J, Blaschke H, Göttlein A, Agerer R (2004) Community structure, vertical distribution in soil horizons, and exploration types of ectomycorrhizae in a young, planted Norway spruce (*Picea abies* L. [Karst.]) stand of the Bavarian Limestone Alps (submitted to Mycorrhiza).
- Bauer ML (2003) Walddynamik nach Borckenbefall in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. PhD-thesis, Lehrstuhl für Waldbau und Forsteinrichtung, TU Munich, 144 p.
- Bayerisches Geologisches Landesamt (1981): Erläuterungen zur Geologischen Karte von Bayern 1:500 000. München : Bayerisches Geologisches Landesamt, 168 p.
- Bernhart A (1990) Entwicklung der Bestockung im Bergwald Oberbayerns seit 1860. Beiheft FwCbl. 40, pp. 19-29.
- Bochter, R (1984) Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten- Beitrag zu Genese, Ökologie und Systematik. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsberichte 6.
- Brandeis TJ, Newton M, Cole E (2001) A comparison of overstory density measures for describing understory conifer growth. For. Ecol. Manag. 152, pp. 149-157.

- Brang P (1996) Experimentelle Untersuchungen zur Ansamungsökologie der Fichte im zwi-schenalpinen Gebirgswald. Beiheft Schweiz. Z. Forstw. 77, 375 p.
- Brang P (1998) Early seedling establishment of *Picea abies* in small forest gaps in the Swiss Alps. Can. J. For. Res. 28, pp. 626-639.
- Brang P, Moran J, Puttonen P, Vyse A (2003) Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs. Forestry Chronicle 79 (2), pp. 273-279.
- Brang P, Schönenberger W, Fischer A (2004) Reforestation in Central Europe: lessons from multi-disciplinary field experiments. For. Snow Landsc. Res 78 (1/2), pp. 53-69.
- Buol SW, Hole FD, McCracken RJ, Soutard RJ (1997) Soil genesis and classification. Ames : Iowa State University Press.
- Butin H (1989) Krankheiten der Wald- und Parkbäume. Stuttgart : Thieme, 216 p.
- Cox F (1971) Dichtebestimmung und Strukturanalyse von Populationen mit Hilfe von Ab-standsmessungen. PhD-thesis, University Göttingen, 182 p.
- Diaci J (2002) Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slopvenian Alps. For. Ecol. Manag. 161, pp. 27-38.
- Eichrodt R (1969) Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Beiheft Schweiz. Z. Forstw. 45, 122 p.
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1991) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18. 248 p.
- Enders G (1979) Theoretische Topoklimatologie. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbe-richte 1, 92 p.
- Ewald J (1997) Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortsbindung und Verbreitung. Berlin, Stuttgart : J- Cramer. 234 p.
- Ewald J, Reuther M, Nechwatal J, Lang K (2000) Monitoring von Schäden in Waldökosyste-men des bayerischen Alpenraums. Bayer. Staatsmin. für Landesentwickl. Umweltfragen, Materialien 55, 235 p.
- Fliri F (1975) Das Klima der Alpen im Raume Tirols. Monograph. Z. Landeskunde Tirols, Innsbruck, 454 p.

- Gampe S (1989) Über Sanierungsaufforstungen in den Bayerischen Alpen. Mittlg. aus der Staatsforstverwaltung Bayerns 44, 213 p.
- Geiger R (1961) Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig : Friedr. Vieweg & Sohn, 639 p.
- Glatzel G (1968) Probleme der Beurteilung der Ernährungssituation von Fichte auf Dolomitenböden. Mitteilungen d. Öster. Bodenkdl. Ges., Bd. 12, pp. 14–46.
- Greene DF, Zasada JC, Sirois L, Kneeshaw D, Morin H, Charron I, Simard MJ (1999) A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. Can. J. For. Res. 29, pp. 824-839.
- Hanssen KH (2003) Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. For. Ecol. Manag. 180, pp 199-213.
- Harmon ME (1987) The influence of litter and humus accumulations and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. and *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs. Can. J. For. Res. 17, pp. 1475-1479.
- Harper JL (1977) The Population Biology of Plants. New York : Academic Press.
- Hauptolter M (1999) Zustand von Bergwäldern in den nördlichen Kalkalpen Tirols und daraus ableitbare Empfehlungen für eine nachhaltige Bewirtschaftung. Diss. Univ. f. Bodenkultur, Wien.
- Hegyí F (1974) A simulation model for managing jack pine stands. In: Fries J (ed.) Growth models for tree and stand simulation. Royal College of Forestry. Research Notes 30, pp. 73-84.
- Katzensteiner K (2003) Effects of harvesting on nutrient leaching in a Norway spruce (*Picea abies* Karst.) ecosystem on a Lithic Leptosol in the Northern Limestone Alps. Plant and Soil 250, pp. 59-73.
- Knapp AK, Smith WK (1982) Factors influencing understory seedling establishment of engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. Can. J. Bot. 60, pp. 2753-2761.
- Knoke T (2003a) Predicting red heartwood formation in beech trees (*Fagus sylvatica* L.). Ecol. Modelling 169, pp. 295-312.

- Knoke T (2003b) Eine Bewertung von Nutzungsstrategien für Buchenbestände (*Fagus sylvatica* L.) vor dem Hintergrund des Risikos der Farbkernbildung – Eine waldbaulich-forstökonomische Studie. Forstl. Forschungsberichte München 193.
- Krapfenbauer A (1969) Böden aus Dolomit und Serpentin in ihrer Auswirkung auf die Waldernährung. Cbl. ges. Forstw. 86, pp. 189-219.
- Kräuchi N, Brang P, Schönenberger W (2000) Forests of mountainous regions: gaps in knowledge and research needs. For. Ecol. Manag. 132, pp. 73-82.
- Kupferschmid-Albisetti AD (2003) Succession in a protection forest after *Picea abies* dieback. PhD-thesis, ETH no. 15228, 238 p.
- Laiho R, Prescott CE (2004) Decay and nutrient dynamics of coarse woody debris in northern coniferous forests: a synthesis. Can. J. For. Res. 34, pp. 763-777.
- Löw H, Mettin Ch (1977) Der Hochlagenwald im Werdenfelser Land. FwCbl. 96, pp.108-120.
- Lozan JL, Kausch H (2004) Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Hamburg : Wissenschaftliche Auswertungen, 299 p.
- Meister G (1969a) Ziele und Ergebnisse forstlicher Planung im oberbayerischen Hochgebirge. FwCbl. 88, pp. 97-130.
- Meister G (1969b) Überlegungen zur künftigen Betriebsgestaltung im oberbayerischen Hochgebirge. FwCbl. 88, pp. 203-230.
- Mettin C (1977) Zustand und Dynamik der Verjüngung der Hochlagenwälder im Werdenfelser Land. PhD-thesis, LMU Munich, 161 p.
- Mori A, Mizumachi E., Osono T, Doi Y (2004) Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. For. Ecol. Manag. (article in press).
- Mosandl R (1984) Löcherhiebe im Bergmischwald. Ein waldbaulicher Beitrag zur Femelschlagverjüngung in den Chiemgauer Alpen. Forstl. Forschungsberichte München 61.
- Moser O (1965) Untersuchungen über die Abhängigkeit der natürlichen Verjüngung der Fichte vom Standort. Cbl. ges. Forstwesen 82, pp. 18-55.
- Mößmer EM, Ammer U, Knoke T (1994) Technisch-biologische Verfahren zur Schutzwaldsanierung in den oberbayerischen Kalkalpen. Forstl. Forschungsberichte München 145, 135 p.

- Olmez Z, Yahyaoglu Z (2004) A research on success of some *Pinus brutia* Ten. natural regeneration by using zero-area method (Null-Fläche). In: Ammer Ch, Weber M, Mosandl R (eds.) Regenerating Mountain Forests. Zentrum Wald-Forst-Holz Weihenstephan, Series of Conference Proceedings 1, pp. 106.
- Ott E, Frehner M, Frey HU, Lüscher P (1997) Gebirgsnadelwälder. Bern; Stuttgart; Wien : Paul Haupt. 287 p.
- Rebel K (1922) Waldbauliches aus Bayern. Bd. I, Huber : München, 293 p.
- Reif A, Przybilla M (1995) Zur Regeneration der Fichte (*Picea abies*) in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. Hoppea, Denkschrift der Regensburger Botanischen Gesellschaft 56, pp. 467-514.
- Rothe A, Borchert H (2003) Der Wald von morgen. Eine Naturalbilanz über 25 Jahre naturnahe Forstwirtschaft im Bayerischen Staatswald. Berichte aus der LWF 39.
- RRZN (ed.) (2001) SPSS für Windows – Fortgeschrittene statistische Verfahren. Regionales Rechenzentrum für Niedersachsen/Universität Hannover, 181 p.
- Sachslehner LM (1993) Habitat und Brutfürsorge des Halsbandschnäppers (*Ficedula albicollis* T.) in einer Naturhöhlenpopulation. PhD-thesis, University of Vienna.
- Schönenberger W (2002) Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first ten years after the 1990 storm Vivian. For. Snow Landsc. Res. 77 (1/2), pp. 61-80.
- Schönenberger W, Frey W, Leuenberger F (1990) Ökologie und Technik der Aufforstung im Gebirge – Anregungen für die Praxis. Ber. Eidgenössische Forschungsanstalt WSL 325, 58 p.
- Senn J, Schönenberger W (2001) Zwanzig Jahre Versuchsaufforstung Stillberg: Überleben und Wachstum einer subalpinen Aufforstung in Abhängigkeit vom Standort. Schweiz. Z. Forstwesen 152, pp. 226 – 246.
- Simard MJ, Bergeron Y, Sirois L (1998) Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. J. Veg. Science 9, p. 575-582.
- Sollins P (1982) Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. Can. J. For. Res 12, pp. 18-28.
- StMELF (1997): Handbuch zur Sanierung von Schutzwäldern im Bayerischen Alpenraum. 233 p.

Walentowski H, Ewald J, Fischer A, Kölling C, Türk W (2004) Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Freising : Geobotanica.

Zech W (1968) Kalkhaltige Böden als Nährsubstrat für Koniferen. PhD-thesis Munich LMU, 165 p.

Zierhut M (2003) Die Geschichte der Traunsteiner Salinenwälder. Forstl. Forschungsber. München 194, 661 p.

Danksagung

Die vorliegende Arbeit wäre ohne die vielfältige Unterstützung durch eine ganze Reihe von Personen nicht durchführbar gewesen.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. Dr. A. Göttlein, der mir nach dem Wechsel an das Fachgebiet die Möglichkeit eröffnete ein frei gewähltes, aber praxisnahes Thema zu bearbeiten. Aufbauend auf meine Diplomarbeit konnte ich mich dank seiner Hilfe wieder einem neuen, dann von Ihm mitinitiierten, "Gebirgsthemata" in besonders angenehmer Arbeitsatmosphäre widmen.

Darüber hinaus danke ich den Herren Professoren U. Ammer, K. Katzensteiner und R. Mosandl - durchwegs ausgewiesene Kenner der Schutzwaldproblematik und der Gebirgsstandorte - für ihr Interesse an der Arbeit und für ihre Bereitschaft als Prüfer bzw. als Vorsitzender des Promotionsausschusses zur Verfügung zu stehen.

Die Diplomanden Herr J. Ingenhaag, Herr J. Meyer und Herr R. Ettl lieferten mit drei engagiert durchgeführten Diplomarbeiten wichtige Bausteine zum Gelingen der Arbeit. Für ihre Mitarbeit, insbesondere bei den oft zeitaufwändigen Gelände- und Laborarbeiten, und die freundschaftliche Kooperation sei Ihnen hiermit herzlich gedankt.

Unschätzbaren Beistand leistete Herr Dr. H. Blaschke vom Lehrstuhl für Ökophysiologie der Pflanzen. Mit großer Hilfsbereitschaft und einer ansteckenden Begeisterung für "the belowground ecosystem" steuerte er aus seinen langjährigen Erfahrungen und seinem reichen Fundus an Literatur oft das passende Zitat und interessante Anregungen zu Mykorrhizafragen bei. Außerdem scheute er weder Zeit noch Mühe mich mit viel Geduld in die Handhabung von WinRhizo und auch die diffizile Anzucht der Keimlinge einzuweisen.

Herrn Prof. Dr. R. Agerer vom Bereich Biodiversitätsforschung - Systematische Mykologie der Ludwig-Maximilians-Universität München danke ich für seine umfangreiche Unterstützung bei Detailfragen zur Mykorrhizathematik, insbesondere hinsichtlich der Verwendung des von ihm aufgestellten Systems der Explorationstypen und für die Bereitstellung seines Labors.

Dem "Altmeister" der Waldbodenkunde, Herrn Prof. Dr. em. K.E. Rehfuss danke ich für wertvolle Literaturhinweise und für die genaue und kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Schließlich richtet sich mein Dank an unsere Mitarbeiter im Labor, allen voran an Frau M. Dörhöfer, die sich mit großer Geduld und Zuverlässigkeit der Präparation der

Mykorrhizaprobe und der Aufarbeitung der Boden- und Nadelproben widmete. Darüber hinaus gilt mein Dank Frau R. Heibl, Frau Ch. Pfab und Herrn D. Glaser für die Durchführung der Analysen und die stete Bereitschaft dort einzuspringen wo Not am Mann war.

Frau V. Rotter danke ich besonders für ihre Geduld und Fröhlichkeit mit der sie die nicht einfache Hauptarbeit bei der Formatierung übernommen hat. Damit konnte ich mir v.a. in den letzten Wochen der Fertigstellung der Arbeit viel nervenaufreibende Zeit ersparen.

Wertvolle und stets zuverlässige Hilfe leisteten schließlich unsere beiden Sekretärinnen Frau R. Burkhardt und Frau S. "Billi" Kiefer, die mich bei vielen verwaltungstechnischen Aufgaben im Rahmen des Projektes entlasteten.

Hervorzuheben sind auch die ausgesprochen hilfreichen Gespräche mit Herrn PD Dr. J. Prietzel und Herrn Dr. E. Kolb, deren tiefe Begeisterung für Fragen der Bodenkunde und des Gebirges außergewöhnlich sind.

Den Herren PD Dr. Ch. Ammer, Dr. P. Brang, Prof. Dr. J. Ewald und Prof. Dr. T. Knoke danke ich für wertvolle klärende Hinweise zu waldbaulichen und statistischen Fragen.

Herr FOR M. Hildebrandt und Herr FOI F. Meier von der Funktionsstelle Schutzwaldsanierung in Murnau halfen bei der Flächenauswahl und ihre genauen Beobachtungen, sowie praktischen Erfahrungen brachten stets wertvolle Anregungen für diese Arbeit. Ihnen gilt mein Dank ebenso, wie den Leitern der ehemaligen Forstämter Schliersee (Herr FD H. Kornprobst), Kreuth (Herr FD H. Loher), Oberammergau (Herr FD M. Süß), Marquartstein (Herr FD Dr. K. Thiele) und Mittenwald (Herr FD W. Neuerburg) für ihre Diskussionsbereitschaft und die reibungslose Bereitstellung von Hütten für die Geländearbeiten.

Besonders bedanken möchte ich mich auch bei den Hilfskräften Frau C. Schulze und bei den Herren J. Ingenhaag, F. Sirera Sirera, J. Meyer, D. Morovitz, R. Ettl, S. Östreicher und M. Wilnhammer für ihre engagierte Mitarbeit, aber auch für die schönen Tage im Gelände und die unvergesslichen Hüttenaufenthalte.

Außergewöhnlich unterstützt wurde ich über die Jahre von meinen Eltern und Großeltern, denen ich eine frühe Begeisterung für den Wald verdanke. Unvergleichbar danke ich meiner Lebensgefährtin Barbara Linder und zwar nicht nur für ihre Geduld während der Endphase dieser Arbeit. Ihr widme ich diese Arbeit.