

Beziehungen zwischen Baum- und Krautschicht in Buchenmischwäldern

Judith Reusser
Caroline Heiri
Pascale Weber
Harald Bugmann

Bern (CH)*
Waldökologie ETH Zürich und Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)
Waldökologie ETH Zürich (CH)

Relations between tree and herb layer in mixed beech forests

Tree layer composition is a crucial factor for the stability and diversity of forest ecosystems, and many factors such as nutrient availability or the light regime are influenced by trees and their species-specific properties. The occurrence and abundance of herbs as indicators for site characteristics are likely to be related to the variability in tree layer diversity and changes in environmental variables. To test this hypothesis, the effect of tree layer composition on herb layer diversity was studied in mixed deciduous beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves on the Swiss Plateau. Applying a transect design we recorded tree and herbaceous species composition and measured key top soil properties and light availability in seven forest reserves. Tree layer diversity did not affect herb layer diversity at the study sites. However, a species-specific influence of trees on the herb layer was evident: a high proportion of beech had a negative effect on herb layer diversity, and the presence of ash (*Fraxinus excelsior*) was correlated with a thick Ah horizon and high soil pH, which enhanced herb layer diversity. Spruce (*Picea abies*) and pine (*Pinus sylvestris*) were related to a thick forest floor (litter) layer, which negatively affected herb layer diversity.

Keywords: tree species richness, herb layer diversity, deciduous forest, light regime, soil properties
doi: 10.3188/szf.2010.0147

* Gäbelbachstrasse 45, CH-3027 Bern, E-Mail reusserj@gmx.ch

Eine hohe Baumartenvielfalt kann zum Erhalt eines stabilen Waldökosystems beitragen und die Artenvielfalt von Flora und Fauna erhöhen (Barbier et al 2008, Mölder et al 2008). Zudem können einzelne Baumarten die Umweltbedingungen im Bestand (insbesondere die Nährstoffverfügbarkeit) positiv oder negativ beeinflussen, womit die Baumartenzusammensetzung einen Einfluss auf die Wuchsleistung des gesamten Bestandes haben kann. Jones et al (2005) fanden zum Beispiel ein stärkeres Baumwachstum und einen höheren Holzvolumenzuwachs für Fichte (*Picea abies*), Traubeneiche (*Quercus petraea*) und Schwarzerle (*Alnus glutinosa*) in Mischung mit Föhre (*Pinus sylvestris*) im Vergleich zu Reinbeständen dieser Arten. Auch können die negativen Auswirkungen von Störungen in Mischwäldern reduziert werden, indem grossflächige Ausfälle durch Schädlinge und Krankheiten verhindert und das Risiko für flächigen Windwurf gesenkt werden (Jones et al 2005, Knoke et al 2008). Dies macht Mischwälder auch in Anbetracht des erwarteten Klimawandels attraktiv, da das Risiko von Zuwachsrückgängen und erhöhter Mortalität auf Baumarten mit unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen verteilt werden kann (Schmidt & Streit 2008, Rigling et al 2008).

Bäume beeinflussen verschiedenste Prozesse innerhalb des Waldes. Obwohl der grösste Anteil der floristischen Biodiversität in gemässigten Wäldern nicht in der Baumschicht, sondern in der Krautschicht zu finden ist, kann die Baumartenzusammensetzung einen Einfluss auf den Nährstoffkreislauf, die Lichtverfügbarkeit, die Bodenfeuchte und damit auf die Diversität der Krautschicht ausüben (Weisberg et al 2003, Mölder et al 2008). Da die Pflanzen der Krautschicht empfindliche Indikatoren für die Standorteigenschaften sind (Schmidt & Streit 2008), erwarten wir, dass Verschiebungen in der Baumartenzusammensetzung auch die Krautschicht beeinflussen, insbesondere durch die damit einhergehende Veränderung des Mikroklimas und der Oberbodeneigenschaften.

Die Definition, Abgrenzung und Bedeutung von Waldgesellschaften und Waldstandorten ist im 20. Jahrhundert intensiv untersucht worden. Der konkrete Zusammenhang zwischen der Artenvielfalt der Baumschicht, den Eigenschaften des Oberbodens und der Diversität der Krautschicht war jedoch selten Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen. In den vorliegenden Studien wurde hauptsächlich der Einfluss einzelner Baumarten auf die Krautschicht

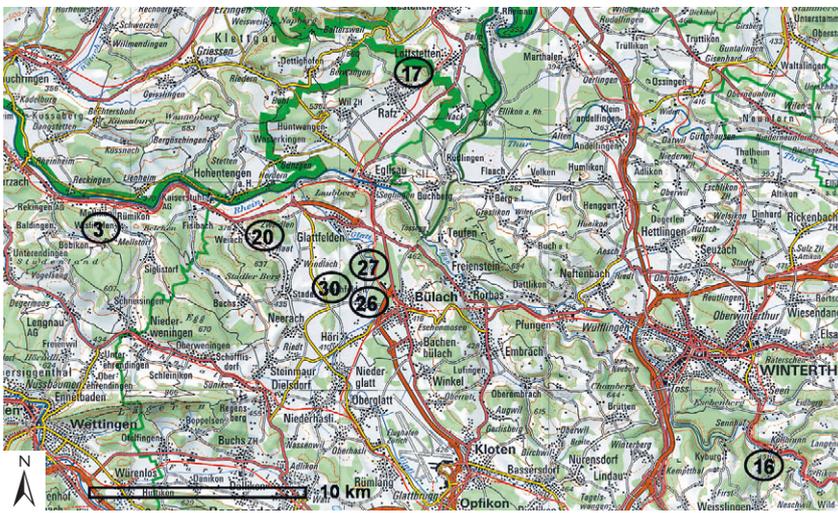


Abb 1 Übersicht über die in die Untersuchung einbezogenen Waldreservate. Landeskarte 1:25 000. Reproduziert mit Bewilligung von Swisstopo (BA100140).

betrachtet (z.B. Berger & Puettmann 2000, Simmons & Buckley 1992), die Baumartenzusammensetzung insgesamt ist aber kaum explizit berücksichtigt worden. Zudem wurden die meisten Studien in gepflanzten Beständen und mit wenigen Baumarten durchgeführt, was die Komplexität natürlicher Wald-ökosysteme nicht genügend abzubilden vermag (Jones et al 2005). In einigen Studien ergab sich ein positiver Einfluss der Baumartenvielfalt auf die Diversität der Krautschicht (z.B. Mölder et al 2008), wogegen andere keinen Zusammenhang fanden (z.B. Aubert et al 2004, Schmidt & Streit 2008).

Aus diesen Überlegungen heraus haben wir im Rahmen einer Masterarbeit den Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf die Diversität der Krautschicht in unbewirtschafteten Buchenwaldreservaten mit vergleichbaren Vegetations- und Oberbodenbedingungen untersucht und aufzuzeigen versucht, welche Umweltparameter dabei von Bedeutung sind (Reusser 2008). Um die Baumartenzusammensetzung zu untersuchen, gingen wir auf den Effekt der Baumartenvielfalt (Anzahl Arten und Shannon-Index), deren Mischung (Mischung der vorhandenen Baumarten auf der Untersuchungsfläche), aber auch auf die Dominanz von einzelnen Baumarten ein (Barbier et al 2008). In diesem Artikel untersuchen wir drei Hypothesen:

- Hypothese 1: Mit zunehmender Baumartenvielfalt steigt die Diversität in der Krautschicht.
- Hypothese 2: Die Baumartenzusammensetzung beeinflusst Licht- und Bodenparameter. Es wird erwartet, dass die Lichtverfügbarkeit im Unterwuchs sowie die Eigenschaften des Oberbodens mit den unterschiedlichen Baumarten variieren. Durch den verschiedenartigen Streueintrag werden Veränderungen in der Nährstoffverfügbarkeit, im Säuregehalt des Oberbodens und der organischen Auflage erwartet.
- Hypothese 3: Die Lichtverfügbarkeit und die Eigenschaften des Oberbodens beeinflussen die Diversität und die Zusammensetzung der Krautschicht.

Erwartet wird eine hohe Diversität im Unterwuchs bei hoher Lichtverfügbarkeit, bei einem tiefen Säuregehalt und einem tiefen C:N-Verhältnis im Oberboden sowie bei einer geringen Mächtigkeit der organischen Auflage.

Material und Methoden

Untersuchungsgebiet

Die Daten wurden in sieben Waldreservaten erhoben. Diese wurden anhand folgender Kriterien ausgewählt:

- Buchen(misch)wälder der submontanen Höhenstufe
- gleiche Standortregion (Mittelland; ozeanisches Klima mit mässigen Temperaturschwankungen)
- ähnliche Vegetations- und Bodenbedingungen
- ähnliche Entwicklungsphasen
- grosser Gradient in der Baumartenmischung

Die sieben für die Untersuchung verwendeten Waldreservate sind Teil des Waldreservatnetzwerkes, welches von der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, der ETH Zürich und dem Bundesamt für Umwelt gemeinsam unterhalten wird (Brang et al 2008). Sie liegen in den Kantonen Zürich und Aargau in der Buchenwaldstufe des Schweizer Mittellandes (Abbildung 1). Sie sind durch ein subozeanisches Klima mit mässigen täglichen und jahreszeitlichen Temperaturschwankungen geprägt. Bis zur Reservatsgründung in den 1950er- beziehungsweise 1970er-Jahren wurden alle Reservate bewirtschaftet (Tabelle 1). In Intervallen von rund zehn bis zwölf Jahren werden seither Inventuren durchgeführt, welche eine Vollkluppierung (Kluppschwelle 4 cm Brusthöhendurchmesser) in der gesamten Reservatsfläche und die Aufnahme von baumspezifischen Parametern in speziell ausgeschiedenen Dauerflächen umfassen (Details siehe Brang et al 2008).

Die geologische Karte des Kantons Zürich (Hantke 1967) zeigt, dass die Reservate auf Molasse oder eiszeitlichem Schotter liegen. Die Böden sind vorwiegend Braunerden, teilweise mit leichten Übergängen zu Parabraunerden (Hurni et al 2004). Die ausgewählten Dauerflächen befinden sich auf den Standorten 6a (Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse), 7a (typischer Waldmeister-Buchenwald), 7d (typischer Waldmeister-Buchenwald – Ausbildung mit Hainsimse) und 7e (Waldmeister-Buchenwald mit Hornstrauch). Die Waldgesellschaften 6a, 7d und 7e heben sich vom typischen Waldmeister-Buchenwald (7a), der sich durch mittlere Verhältnisse bezüglich Bodensäure und Wasserhaushalt auszeichnet, folgendermassen ab: 6a ist aufgrund seiner trockenen und relativ sauren Böden ein weniger wüchsiger Standort. Die Buche (*Fagus sylvatica*) ist hier weniger vorherrschend und macht Arten wie der Hagebuche

Tab 1 Kennzahlen zu den betrachteten Waldreservaten und Dauerflächen.

Reservat					Dauerflächen	
Nummer	Name	Grösse (ha)	Gründung	Höhe m ü.M.	Exposition	Waldgesellschaft
3	Krummenlinde	3.00	1955	556	Nordwest	6a
16	Tutschgenhalden	2.11	1970	610	Ost	7e
17	Adenberg	4.79	1970	510	Nordwest	7d
20	Vorm Stein	9.96	1971	490	Südwest	7a
26	Bannhalde	2.75	1972	420	Nordwest	7e
27	Langgraben	4.34	1972	420	–	6a
30	Strassberg	6.31	1975	480	Südwest	7d

(*Carpinus betulus*) und der Eiche (*Quercus* sp.) Platz. Ebenso verhält es sich mit der Waldgesellschaft 7d, die im Vergleich zu 7a nährstoffärmere Verhältnisse und einen oft versauerten Oberboden aufweist. 7e weist im Untergrund Kalk auf. In steilen Lagen sind die Böden skelettreicher und trockener als in der Gesellschaft 7a. Nebst der Buche gedeihen hier zahlreiche andere Baumarten gut (Schmider et al 1993).

Feldaufnahmen

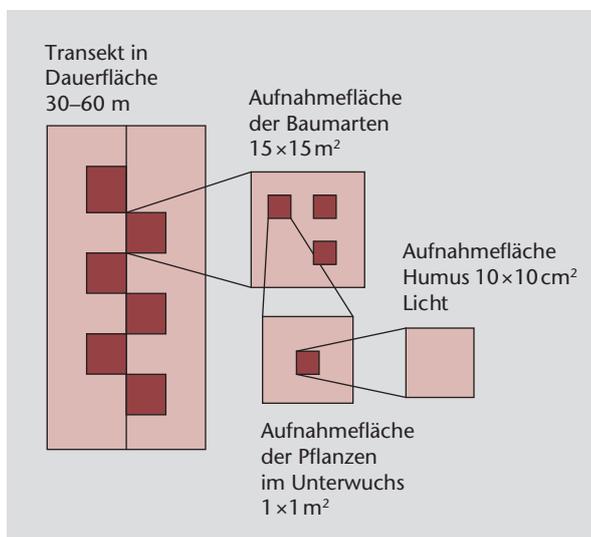
Die Feldaufnahmen erfolgten im Juni 2008 auf ausgewählten Dauerflächen in den sieben Reservaten. Die Daten wurden entlang von Transekten aufgenommen (Abbildung 2). Die Transektlänge variierte je nach Grösse der Dauerfläche zwischen 30 und 60 m. Entlang der Transekte wurden Quadrate von 225 m² (15 m × 15 m) abgesteckt, auf welchen die Baumarten aufgenommen und der Mischungsgrad, basierend auf der Grundfläche, berechnet wurde. Innerhalb jedes Quadrates wurden drei 1 m² grosse Flächen abgesteckt, auf welchen Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet (1964) durchgeführt wurden. In den Zentren der Vegetationsaufnahmeflächen wurden die Lichtverhältnisse mithilfe der Fischaugenfotografie erfasst. Auf 100 cm² grossen Flächen, ebenfalls in den Zentren der Vegetationsaufnahmeflächen, wurden Streu- und Humusaufnahmen gemacht und Bodenproben entnommen. Die Höhe und Art der organischen Auflagehorizonte (L-, Of-, Oh-Horizont) und des Vermischungshori-

zontes mit mineralischer Feinerde (Ah-Horizont) wurden im Feld bestimmt sowie der pH-Wert nach Hellige im Ah-Horizont gemessen. Für die Vegetations-, Licht- und Bodenaufnahmen wurden für jede 225-m²-Fläche die Mittelwerte berechnet.

Pro Reservat wurden zwischen zwei und fünf Dauerflächen untersucht (total 21). Pro Dauerfläche wurden ein bis zwei Transekte mit je ein bis vier Aufnahmeflächen (225 m²) ausgelegt. Dies ergab ein Total von 61 Aufnahmeflächen mit 183 Vegetationsaufnahmen und Lichtmessungen. Streu und Humus wurden nur auf 30 der 61 Aufnahmeflächen aufgenommen, da die grosse Datenmenge sonst in der zur Verfügung stehenden Zeit nicht hätte verarbeitet werden können. Repräsentative Beprobungsflächen für Streu und Humus wurden mithilfe einer Clusteranalyse ausgewählt, welche die Aufnahmeflächen basierend auf ihrer jeweiligen Baumartenzusammensetzung in Gruppen eingeteilt hat. Als Distanzmass der Clusteranalyse wurde die Euklid'sche Distanz und als Ähnlichkeitsmass der entfernteste Nachbar verwendet. Die Hypothese 1 wurde mit dem grossen Datensatz der 61 Aufnahmeflächen getestet, Hypothesen 2 und 3 mit dem reduzierten Datensatz von 30 Aufnahmeflächen.

Aus den Daten und Proben der Feldaufnahmen wurden die folgenden Umweltparameter berechnet oder im Labor gemessen: das Trockengewicht (TG) und die Dichte (DI) der organischen Auflage, der Kohlen- und Stickstoffgehalt (C, N) im Ah-Horizont beziehungsweise das C:N-Verhältnis (CN). Der Deckungsgrad (DG) sowie die totale Strahlung (ST) im Bestand wurden anhand der Fischaugenfotos berechnet (Nobis & Hunziker 2005). Aus der Artenzahl in der Krautschicht wurde als weiteres Diversitätsmerkmal der Shannon-Index (SH) berechnet, welcher neben der reinen Artenzahl auch die relative Arthäufigkeit und somit deren Dominanz berücksichtigt.¹ Ein hoher SH-Wert weist darauf hin, dass alle vorhandenen Arten etwa gleich häufig vorkommen, im Gegensatz zu einem tiefen SH-Wert, welcher auf die Dominanz einer oder weniger Arten hindeutet.

Abb 2 Aufnahmedesign der Untersuchung.



¹ $SH = \sum (-\ln p_i) p_i$ mit p_i : relative Häufigkeit der i -ten Art bzw. Anteil des Deckungsgrades zur Bezugsfläche 1 m² (Neumann & Starlinger 2001).

Datenanalyse

Der Zusammenhang zwischen der Baumartenvielfalt und der Diversität der Krautschicht wurde mit linearer Regression untersucht. Unterschiede zwischen verschiedenen Gruppierungen der Baumarten hinsichtlich der Artenzahl in der Krautschicht wurden anhand von gekerbten Boxplots getestet (überlagern sich die Kerben nicht, bestehen signifikante Unterschiede, $p < 0.05$). Ein erster Überblick zeigte deutliche Unterschiede zwischen Flächen mit hohem Eichen- respektive Buchenanteil auf. Deshalb wurden diese Flächen den restlichen Flächen gegenübergestellt und der Einfluss verschiedener Anteile von Buchen und Eichen auf die Krautschicht untersucht. Anhand einer linearen Regressionsanalyse wurden die Zusammenhänge zwischen den verschiedenen Artengruppierungen in der Baumschicht und der Diversität der Krautschicht überprüft.

Die Zusammenhänge zwischen den gemessenen Umweltparametern und der Baum- beziehungsweise der Krautschicht wurden mittels Gra-

dientenanalysen (Ordinationen) untersucht. Diese mathematische Methode erlaubt es, komplexe Aufnahmedaten grafisch in einem Koordinatensystem darzustellen. Somit sind Aufnahmen, die im Koordinatensystem nahe beieinander liegen, einander in ihrer Artzusammensetzung ähnlicher als solche, die weit voneinander entfernt liegen (Leyer & Wesche 2007). Die hier verwendete Canonical Correspondence Analysis (CCA) ist eine direkte Gradientenanalyse, welche die Umweltvariablen von Beginn an integriert. Die Achsen des Koordinatensystems bilden einen ökologischen Raum (z.B. sauer-basisch, feucht-trocken) in den die Arten projiziert werden (Leyer & Wesche 2007). Es wird nur jener Teil der Variation in der Artzusammensetzung gezeigt, welcher durch die gemessenen Umweltparameter erklärt werden kann (Oksanen 2008). Die Umweltparameter werden als Pfeile dargestellt. Die Länge der Pfeile zeigt die Stärke der Variablen, die Richtung der Pfeile die Änderung der Umweltvariablen mit der Ordinationsachse.

Nr.	Artenzahl		Shannon-Index		Bodenkennwerte										Licht	
	Baumschicht	Krautschicht	Baumschicht	Krautschicht	Stickstoff N (%)	Kohlenstoff C (%)	C:N-Verhältnis	L (cm)	Of (cm)	Oh (cm)	Ah (cm)	Trockengewicht TG (g)	Dichte DI (g/cm ³)	pH	Deckungsgrad DG (%)	Totale Strahlung ST (Mol/m ² ·s·d)
311	4	2	1.12	0.60	0.47	9.66	20.59	3.7	2.5	1.3	2.3	37.95	0.050	4.0	2.77	0.85
321	4	3	1.00	0.89	0.51	10.07	19.71	2.3	2.2	0.7	3.3	29.02	0.056	4.0	4.52	1.32
16131	4	2	0.86	0.25	0.64	12.12	19.04	2.3	1.8	0.0	3.5	19.40	0.047	4.5	6.89	1.94
1714	3	4	0.43	1.18	0.36	6.02	16.59	2.7	2.7	0.0	3.2	13.18	0.025	4.3	5.81	3.11
1716	3	3	0.72	0.83	0.30	5.32	17.79	2.5	1.7	0.0	3.8	11.27	0.027	4.2	5.46	1.50
1732	2	3.7	0.69	1.08	0.27	4.83	17.82	3.2	1.8	0.0	3.7	11.47	0.023	4.0	5.27	1.47
1742	2	4	0.34	0.99	0.19	3.31	17.41	1.8	1.2	0.0	2.7	8.34	0.029	4.7	5.33	1.80
1743	1	4.3	0.00	1.21	0.25	4.44	17.98	2.3	1.0	0.0	5.7	11.22	0.034	4.3	5.22	1.69
2051	3	2.3	0.68	0.62	0.27	4.35	16.15	3.5	1.2	0.0	3.5	20.10	0.043	6.2	1.37	0.78
2052	6	11	1.28	2.03	0.32	5.72	17.48	1.8	0.7	0.0	2.5	5.74	0.023	6.2	0.96	0.41
2053	6	5	0.76	1.33	0.25	3.67	14.85	2.5	1.8	0.3	5.5	14.79	0.032	6.8	1.49	0.63
2061	5	7	1.01	1.75	0.24	4.19	17.56	2.0	1.5	0.0	3.0	16.89	0.048	5.7	2.09	1.21
2611	4	6.7	1.17	1.73	0.35	4.60	13.28	2.5	0.0	0.0	18.7	6.96	0.028	6.3	3.27	1.25
2613	5	5	0.85	1.49	0.36	5.51	15.47	3.3	0.0	0.0	11.3	9.69	0.029	6.0	3.27	1.25
2712	5	5.3	1.10	1.43	0.62	10.52	17.01	1.8	1.2	0.0	2.8	15.53	0.048	4.2	6.64	2.40
2713	3	3.7	0.57	0.97	0.70	11.73	16.80	2.8	2.2	0.0	4.5	18.51	0.061	4.3	6.14	2.59
2715	4	4	0.58	1.03	0.58	9.53	16.44	2.3	1.8	0.0	4.8	12.32	0.030	4.0	5.88	2.01
2731	2	5.7	0.58	1.26	0.50	8.58	16.88	3.0	1.7	0.0	2.7	22.27	0.048	4.3	6.16	2.38
2732	2	2.7	0.57	0.55	0.58	9.49	16.33	2.3	2.2	0.0	3.3	22.20	0.061	4.0	5.65	2.16
2751	1	2	0.00	0.34	0.52	8.68	16.59	3.8	1.5	0.0	6.8	16.96	0.032	4.0	5.76	2.23
3015	3	5.7	0.88	1.38	0.81	17.65	21.40	2.0	2.3	2.0	3.2	61.03	0.096	4.0	4.49	2.05
3021	3	2	0.98	0.33	0.47	9.01	19.32	1.8	1.8	0.5	3.0	19.80	0.048	4.0	3.75	1.61
3022	5	3	0.75	0.82	0.70	13.16	18.89	2.0	1.8	0.8	2.5	23.96	0.051	4.0	2.31	0.92
3023	5	2	0.92	0.25	0.79	14.63	18.86	2.3	1.8	1.2	2.5	19.20	0.036	4.0	3.36	1.41
3024	4	3	1.03	0.66	0.59	10.82	18.16	1.8	2.0	0.8	2.8	17.36	0.037	4.0	3.13	1.27
3025	4	5.3	0.87	1.15	0.88	15.60	17.71	1.5	1.7	1.0	2.2	18.39	0.044	4.0	4.04	1.48
3033	7	3.3	1.78	0.73	1.05	21.07	20.24	2.0	1.7	2.0	2.5	38.08	0.067	4.0	4.11	1.51
3034	4	2.3	0.94	0.46	0.70	12.55	18.09	3.3	2.3	0.3	3.0	27.98	0.047	4.0	4.05	1.55
3035	4	2.7	1.00	0.71	0.72	11.97	16.53	1.7	1.2	0.0	3.7	10.97	0.039	4.0	4.01	1.46

Tab 2 Untersuchungsergebnisse zur Baum- und Krautschicht sowie zu Oberboden und Licht (reduzierter Datensatz, 30 Aufnahmen).

Abschliessend wurden die Zusammenhänge zwischen der Baumschicht und den Umweltparametern sowie zwischen den Umweltparametern und der Krautschicht mit einer einfachen linearen Regression und mittels Permutationstests auf ihre Signifikanz getestet. Folgende Signifikanzniveaus lagen der Analyse zugrunde: < 0.001 (***) , < 0.01 (**), < 0.05 (*), < 0.1 (n.s.). Die Daten wurden mit dem Statistikprogramm R Version 2.7.1 analysiert.

Resultate

Baumartenzusammensetzung und Diversität der Krautschicht – Hypothese 1

Die Artenzahl der Baumschicht auf den untersuchten Aufnahme­flächen (225 m²) reichte von einer bis zu sieben Baumarten, wobei die meisten Flächen zwischen zwei und fünf Baumarten aufwiesen (Tabelle 2). Die Artenzahl der Krautschicht lag zwischen einer und elf Pflanzenarten (jeweils Mittelwert aller Vegetationsaufnahmen [1 m²] innerhalb einer Aufnahme­fläche; Tabelle 2). Es konnte kein klarer Zusammenhang zwischen der Artenzahl der Baum- und jener der Krautschicht ermittelt werden (Abbildung 3a). Zwar besteht ein leicht positiver

Trend (lineare Regression, $p=0.043^*$), doch sind die Stichprobengrößen für Flächen mit einer respektive sechs und sieben Arten in der Baumschicht sehr klein (Abbildung 3a), und der erklärte Anteil der Streuung der Artenzahl der Krautschicht ist sehr gering ($r^2 = 6.8\%$). Für den Shannon-Index lag kein signifikanter Zusammenhang vor (Resultat nicht dargestellt).

In den Baumartengruppen, die aus der Clusteranalyse resultierten, war die Artenzahl der Krautschicht auf Flächen mit einem hohen Eichenanteil signifikant grösser als in der Gruppe mit einem hohen Buchenanteil respektive in der gemischten Gruppe (Abbildung 3b; $p < 0.05$). Der Shannon-Index (SH) der Krautschicht war mit 1.25 auf den Eichenflächen signifikant höher als auf den Buchenflächen (0.85; $p < 0.05$). Demnach wurde die Krautschicht der Buchenflächen häufiger von einer respektive einigen wenigen Arten dominiert. Eichenflächen und andere Flächen mit einer grossen Streuung an Baumarten unterschieden sich nicht signifikant bezüglich des Shannon-Indexes der Krautschicht ($p > 0.05$, Resultat nicht dargestellt).

Flächen mit 0–10% Buchenanteil in der Baumschicht wiesen eine signifikant höhere Artenzahl auf als Flächen mit 30–70% respektive 70–100% Buche (Abbildung 3c). Der negative Zusammenhang zwischen einem hohen Buchenanteil und der Artenzahl der Krautschicht war zwar signifikant (lineare Regression, $p = 0.003^{**}$), doch vermochte der Buchenanteil lediglich 14% der Streuung der Artenzahl der Krautschicht zu erklären. Je höher der Buchenanteil, desto geringer war auch der Shannon-Index der Krautschicht (lineare Regression, $p = 0.032^*$, $r^2 = 8\%$). Erst bei einem Buchenanteil unter 10% verschwand der negative Zusammenhang mit der Artenzahl der Krautschicht.

Flächen mit einem Eichenanteil von 0–30% wiesen eine signifikant geringere Artenzahl auf als Flächen mit einem höheren Eichenanteil (Abbildung 3d). Je höher der Eichenanteil in der Baumschicht, desto höher waren Artenzahl und Shannon-Index der Krautschicht (lineare Regression, $p = 0.003^{**}$ bzw. $p = 0.004^{**}$). Der Eichenanteil erklärte 14% der Streuung der Artenzahl und 13% der Streuung des Shannon-Indexes. Während ein hoher Buchenanteil sich demnach negativ auf die Diversität der Krautschicht auswirkt, hat ein hoher Eichenanteil im Gegensatz dazu einen positiven Einfluss.

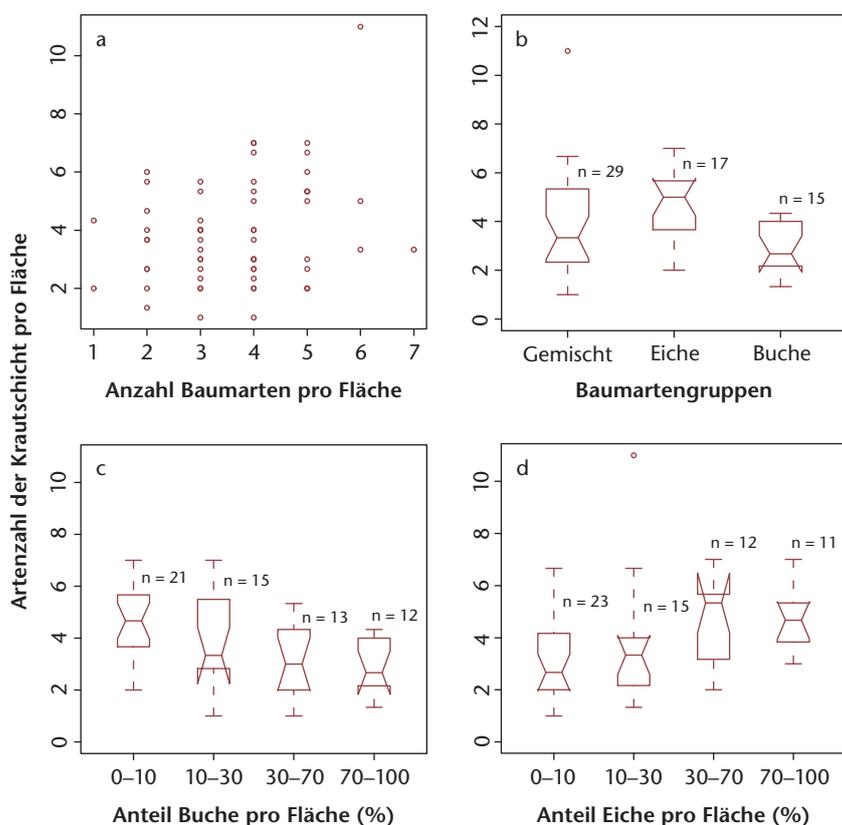


Abb 3 Zusammenhänge zwischen Baum- und Krautschicht. (a) Zusammenhang zwischen Artenzahl in der Baum- und der Krautschicht; (b) gekerbte Boxplots der drei gebildeten Artengruppen der Baumschicht und deren Einfluss auf die Artenzahl der Krautschicht; (c) gekerbte Boxplots der vier gebildeten Gruppen mit unterschiedlichen Buchenanteilen (%) und deren Einfluss auf die Artenzahl der Krautschicht; (d) gekerbte Boxplots der vier gebildeten Gruppen mit unterschiedlichen Eichenanteilen (%) und deren Einfluss auf die Artenzahl der Krautschicht.

Baumartenzusammensetzung und Umweltparameter – Hypothese 2

Die Gegenüberstellung der Aufnahme­flächen und Arten der Baumschicht mit den gemessenen Umweltparametern in der CCA zeigte eine positive Korrelation von Fichte und Föhre mit den Parametern C:N-Verhältnis, Dichte beziehungsweise Trockengewicht der organischen Auflage sowie mit dem Oh-Horizont (Abbildung 4, Achse 1). Das Vorkom-

men von Esche (*Fraxinus excelsior*) und Spitzahorn (*Acer platanoides*) korrelierte positiv mit einem mächtigen Ah-Horizont und einem hohen pH-Wert (Abbildung 4, Achse 1 und 2). Die deutliche Verteilung dieser Parameter entlang der ersten Achse (pH und Ah in der linken, Oh, Trockengewicht und Dichte in der rechten Hälfte des Diagramms) liess für die erste Achse einen Gradienten im Säuregehalt des Oberbodens vermuten. Für die zweite Achse liess sich kein eindeutiger ökologischer Gradient erkennen. Da Buche und Eiche im Zentrum des Diagramms lagen, konnte kein Zusammenhang zu den gemessenen Umweltparametern aufgezeigt werden. Die in der Ordination entdeckten Zusammenhänge wurden durch die berechneten Korrelationen zwischen der relativen Häufigkeit der einzelnen Baumarten und den Umweltvariablen bestätigt.

Diversität der Krautschicht und Umweltparameter – Hypothese 3

Das CCA-Diagramm der Krautschicht resultierte in drei Artengruppen, welche sich ökologisch unterscheiden (Abbildung 5). Im oberen rechten Qua-

dranten waren vor allem Aufnahmeflächen mit Nadelbäumen (Fichte und Föhre) und dazu vorkommende Arten der Krautschicht angesiedelt: Säurezeiger wie *Vaccinium myrtillus* und *Oxalis acetosella* (oberflächliche Säurezeiger) sowie Farne (z.B. *Athyrium filix-femina*). Entlang der ersten Achse auf der linken Seite des Diagramms waren Feuchte- und Nährstoffzeiger zu finden: *Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora* und *Circaea lutetiana*. Im unteren rechten Quadranten waren alle Pflanzen basischer und eher trockener Standorte angesiedelt. Dazu gehörten zum Beispiel *Carex ornithopoda* und *Hieracium sylvaticum* sowie viele Kalksträucher (*Crataegus* sp., *Ligustrum vulgare* etc.).

Für die Artenzahl und den Shannon-Index der Krautschicht sind besonders die Umweltparameter Dichte der organischen Auflage, das C:N-Verhältnis, der pH-Wert, der Ah-Horizont und der Deckungsgrad wichtig (lineare Regression mit p-Werten < 0.05). Dabei wirken sich hohe Werte für pH, Ah-Horizont und Deckungsgrad positiv, ein hohes C:N-Verhältnis und eine grosse Dichte der Auflage hingegen negativ auf die Diversität der Krautschicht aus (Resultate nicht dargestellt).

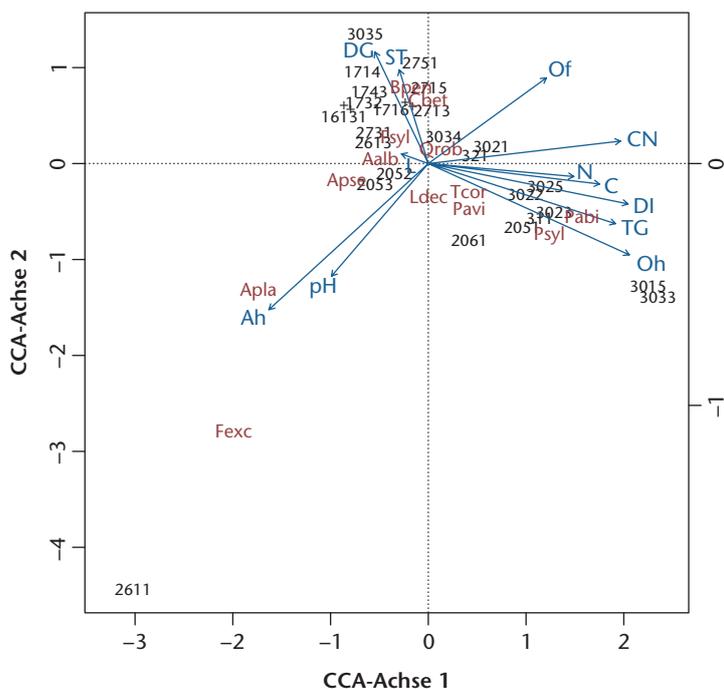


Abb 4 CCA-Diagramm der Baumschicht. Dargestellt sind die Arten der Baumschicht (rot), die Umweltvariablen (Pfeile, blau) und die Aufnahmeflächen (schwarz).

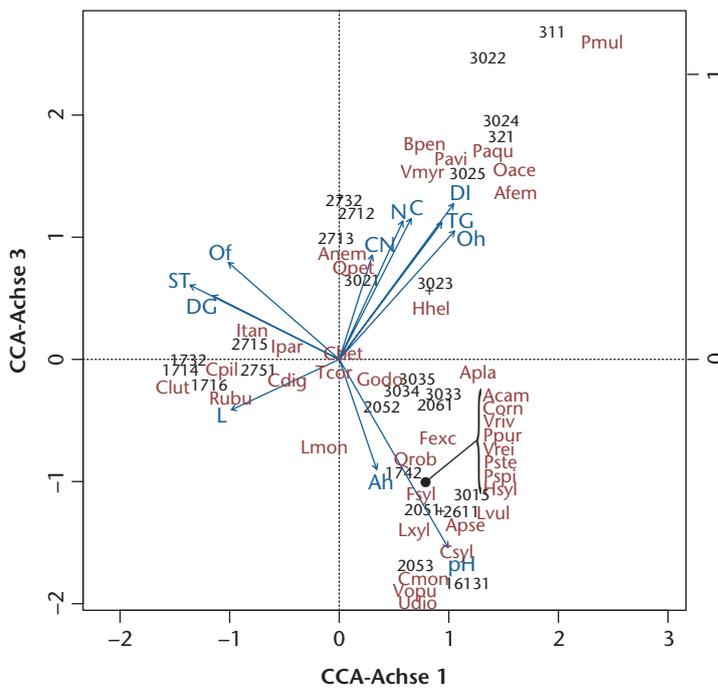


Abb 5 CCA-Diagramm der Krautschicht mit den signifikanten Achsen 1 und 3. Dargestellt sind die Arten der Krautschicht (rot), die Umweltvariablen (Pfeile, blau) und die Aufnahmeflächen (schwarz).

Arten: Aalb: *Abies alba*, Apla: *Acer platanoides*, Apse: *Acer pseudoplatanus*, Bpen: *Betula pendula*, Cbet: *Carpinus betulus*, Fsyl: *Fagus sylvatica*, Fexc: *Fraxinus excelsior*, Ldec: *Larix deidua*, Pabi: *Picea abies*, Pavi: *Prunus avium*, Psyl: *Pinus sylvestris*, Qpet: *Quercus petraea*, Qrob: *Quercus robur*, Tcor: *Tilia cordata*, Tpla: *Tilia platyphyllos*, Acam: *Acer campestre*, Cmon: *Crataegus monogyna*, Lvul: *Ligustrum vulgare*, Lxyl: *Lonicera xylosteum*, Pspi: *Prunus spinosa*, Vopu: *Viburnum opulus*, Anem: *Anemone nemorosa*, Calb: *Carex alba*, Cdig: *Carex digitata*, Corn: *Carex ornithopoda*, Cpil: *Carex pillosa*, Csyl: *Carex sylvatica*, Clut: *Circaea lutetiana*, Godo: *Galium odoratum*, Hhel: *Hedera helix*, Hsylv: *Hieracium sylvaticum*, Itan: *Impatiens noli-tangere*, Ipar: *Impatiens parviflora*, Lmon: *Lamium montanum*, Mper: *Mercurialis perennis*, Meff: *Milium effusum*, Oace: *Oxalis acetosella*, Paqu: *Paris quadrifolia*, Pspi: *Phyteuma spicatum*, Pmul: *Polygonatum multiflorum*, Pste: *Potentilla sterilis*, Ppur: *Prenanthes purpurea*, Rubu: *Rubus* sp., Udio: *Urtica dioeca*, Vmyr: *Vaccinium myrtillus*, Vmin: *Vinca minor*, Vrei: *Viola reichenbachiana*, Vriv: *Viola riviniana*, Afem: *Athyrium filix-femina*, Paqu: *Pteridium aquilinum*.

Umweltvariablen: Ah: Ah-Horizont; L, Of, Oh: organische Auflagehorizonte L, Of, Oh; DI: Dichte und TG: Trockengewicht der organischen Auflage; pH: pH-Wert; N: Stickstoff; C: Kohlenstoff; CN: C:N-Verhältnis im Ah-Horizont; DG: Deckungsgrad (der Baumschicht); ST: totale Strahlung.

Aufnahmeflächen: Die ersten zwei Ziffern der Codierung bezeichnen das Reservat, darauf folgt die Nummerierung der Dauerfläche und der Aufnahmefläche.

Diskussion

Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf die Diversität der Krautschicht

Wir konnten keinen direkten Einfluss der Baumartenvielfalt auf die Diversität der Krautschicht aufzeigen. Ein möglicher positiver Einfluss der Artenzahl in der Baumschicht auf die Artenzahl in der Krautschicht war nur sehr schwach ausgebildet. Beim Shannon-Index als Mass für die Diversität der Krautschicht konnten wir dagegen gar keinen Effekt feststellen (Abbildung 3a und entsprechende lineare Regressionen). Auch von Aubert et al (2004) und Schmidt & Streit (2008) wurde kein Einfluss der Baumartenvielfalt auf die Diversität der Krautschicht in Buchenmischwäldern festgestellt, ganz im Gegensatz zu den Studien von Mölder et al (2008). Schmidt & Streit (2008) nehmen Bezug auf Mölder et al (2008) und vermuten, dass Unterschiede in der Methodik, der Standorthomogenität, der Waldgeschichte oder der Bewirtschaftung zu den unterschiedlichen Resultaten führten.

Die Resultate zur ersten Hypothese dieser Arbeit lassen vermuten, dass das Vorkommen der einzelnen Baumarten die Eigenschaften des Ökosystems (Lichtverhältnisse, Oberbodeneigenschaften etc.) und damit die Diversität der Krautschicht stärker beeinflussen als die Anzahl Baumarten per se; es ist somit eher ein artspezifischer Einfluss vorhanden. Damit muss die erste Hypothese statistisch verworfen werden. Hier muss jedoch bedacht werden, dass im untersuchten Datensatz die Mischungsgruppen mit nur einer Baumart sowie jene mit sechs bis sieben Baumarten nur schlecht repräsentiert sind. Der nur leicht positive Trend zwischen Artenzahl von Baum- und Krautschicht (Abbildung 3a) könnte allenfalls deutlicher auftreten, wenn diese unterrepräsentierten Mischungsgruppen mit einer höheren Stichprobenzahl abgedeckt wären. Dass wir hier die Hypothese 1 verwerfen müssen, könnte also auch eine methodische Ursache haben.

Die Artenzahl sowie die Diversität in der Krautschicht nehmen mit einem höheren Buchenanteil ab und mit einem höheren Eichenanteil zu (Abbildungen 3c und 3d). Dies entspricht der bisherigen Kenntnis über den floristischen Artenreichtum in Buchen- respektive Eichenwäldern (vgl. Scherzinger 1996: 78).

Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf Licht- und Nährstoffverfügbarkeit

Zwischen der Artvariation in der Baumschicht und den gemessenen Lichtparametern zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang (CCA, Abbildung 4). Eiche und Buche, von deren Deckungsgrad man eine Korrelation mit den Lichtparametern erwarten würde, lagen im Zentrum des Ordinationsdiagramms und waren deshalb nicht interpretierbar. Dass auch für

Bäume mit lichtdurchlässiger Krone wie Eiche und Esche (Barbier et al 2008) kein Zusammenhang mit den Strahlungsparametern hergestellt werden konnte, liegt unter Umständen am hohen Bestandesalter und an der damit einhergehenden teilweise lückigen Bestandesstruktur. Die bereits vorhandenen Öffnungen im Kronendach dürften den Effekt der Baumart auf die Lichtdurchlässigkeit überdeckt haben.

Für die gemessenen Parameter des Oberbodens hingegen konnten deutliche Beziehungen zu den Baumarten aufgezeigt werden (CCA, Abbildung 4), was klar darauf hindeutet, dass die Baumartenzusammensetzung den Oberboden beeinflusst (Hypothese 2). Das C:N-Verhältnis korrelierte in der CCA signifikant positiv mit dem Vorkommen von Fichte und Föhre (Abbildung 4). Dies bestätigt Resultate aus anderen Untersuchungen (z.B. Berg & McLaugherty 2008), welche besagen, dass das Vorkommen von Nadelbäumen mit einem eher hohen C:N-Verhältnis korreliert ist, das Vorkommen von Laubbäumen hingegen mit einem tiefen C:N-Verhältnis. Weiter zeigte die CCA, dass unter Fichte und Föhre die Dichte und das Trockengewicht der Streu sowie die Rohhumusaufgabe (Oh-Horizont) hoch sind. Die mächtigen organischen Auflagen unter Nadelbäumen wurden bereits von zahlreichen Autoren beschrieben, so zum Beispiel von Augusto et al (2003) oder Barbier et al (2008). Wie in Härdtle et al (2003) deuten die Korrelationen von Fichte und Föhre mit dem mächtigen Oh-Horizont auf ihre schwer abbaubare Streu hin, wodurch die Bodenversauerung verstärkt wird.

Auffällig ist zudem der Zusammenhang zwischen dem Vorkommen der Esche und einem hohen pH-Wert beziehungsweise einem mächtigen Ah-Horizont. Auch Aubert et al (2004) brachten die Streu der Esche mit einem tiefen C:N-Verhältnis, einer hohen biologischen Aktivität und einer hohen Abbaurate in Verbindung. Die reziproken Beziehungen zwischen pH-Wert beziehungsweise Ah-Horizont und dem C:N-Verhältnis lassen erkennen, dass Eschenflächen (hoher pH-Wert, mächtiger Ah-Horizont) eine bessere Nährstoffversorgung und eine höhere Streuabbaurate aufweisen als fichtendominierte Flächen (hohes C:N-Verhältnis, mächtiger Oh-Horizont), was sich dementsprechend positiv auf die Diversität der Krautschicht auswirkt.

Unsere Untersuchungen konnten einen klaren Zusammenhang zwischen Baumartenvorkommen und Oberbodenparametern aufzeigen. Der zugrunde liegende Bodentyp ist nebst dem Klima ein wichtiger Faktor, der bestimmt, ob eine Baumart an einem Standort überhaupt vorkommen kann (Ellenberg & Klötzli 1972). Eine Diskussion, inwiefern die Bodeneigenschaften ursprünglich die Waldzusammensetzung beeinflussen haben, würde den Umfang dieser Arbeit sprengen. Zudem liegen unsere Untersuchungsflächen in seit mindestens 100 Jahren bestockten Waldflächen, was den Schluss erlaubt, dass

der Nährstoffgehalt im heutigen Oberboden stärker vom Streueintrag als vom Muttergestein beeinflusst wird und somit das Muttergestein und die unteren Bodenhorizonte für unsere Fragestellung von sekundärer Bedeutung sind.

Für Buche und Eiche wurden zwar Beziehungen zur Diversität der Krautschicht hergestellt, jedoch konnte dafür keine auf den gemessenen Umweltparametern basierende Erklärung gefunden werden. In der Literatur werden mehrere Mechanismen und Faktoren beschrieben, über welche diese beiden Baumarten die Diversität der Krautschicht indirekt beeinflussen. Dazu gehören zum Beispiel die schwer abbaubare Streu der Buche und der Eiche oder die hohe Lichtdurchlässigkeit der Eichenkronen. Dass diese Einflüsse hier nicht nachgewiesen werden konnten, liegt vermutlich daran, dass Fichte, Föhre und Esche die gemessenen Umweltvariablen stärker beeinflusst und somit den Effekt der Buche und der Eiche überdeckt haben. Gründe dafür können aber auch andere, nicht gemessene Umweltparameter sein (z.B. Bodenfeuchtigkeit oder phytotoxische Substanzen).

Wir schliessen, dass Fichte, Föhre und Esche die gemessenen Oberbodenparameter deutlich beeinflussen. Auch wenn für die anderen Baumarten kein Zusammenhang mit den Umweltparametern und für die gemessenen Lichtvariablen kein Zusammenhang mit der Baumschicht aufgezeigt werden konnte, darf die Hypothese 2 nicht verworfen werden.

Einfluss der Verfügbarkeit von Licht und Nährstoffen auf die Diversität der Krautschicht

Die in den Resultaten deutlich sichtbaren ökologischen Gruppierungen (Abbildung 5) deuten auf einen Einfluss von Licht und Nährstoffen auf die Diversität der Krautschicht hin (Hypothese 3). Die gemessenen Lichtvariablen korrelierten signifikant mit der ersten Achse der CCA (Abbildung 5). Jene Arten, welche auf diesen Flächen dominierten (*Carex pilosa*, *Impatiens* sp., *Circaea lutetiana*), haben bei den Zeigerwerten Licht- und Feuchtezahlen von 4 und 5 (Landolt 1977). Es sind also Halbschatten- und Lichtarten respektive Zeiger frischer bis feuchter Bodenbedingungen (Ellenberg 1974). Wie bei Brososke et al (2001) stellt die erste Achse unserer CCA einen Gradienten in der Öffnung des Kronendachs (Deckungsgrad) dar, welcher sowohl eine erhöhte Lichtverfügbarkeit als auch eine höhere Bodenfeuchte erklärt. Wenige Arten der Krautschicht korrelierten mit den Lichtvariablen. Auch Härdtle et al (2003) haben in meso- und eutrophen Buchenwäldern praktisch keinen Einfluss der Lichtverfügbarkeit auf die Diversität der Krautschicht gefunden. Sie nahmen an, dass der Grund in der Adaptation der Buchenwaldarten an schlechte Lichtverhältnisse lag: Viele Arten schliessen ihren Entwicklungszyklus vor dem vollständigen Laubaustrieb ab oder sind sehr schattentolerant.

Die Nährstoffverfügbarkeit und die Abbaurate, welche mit dem C:N-Verhältnis ausgedrückt und durch den pH-Wert ergänzt werden können, spielen für die Diversität der Krautschicht eine grosse Rolle. Abbildung 5 verdeutlicht dies, da nur wenige Arten mit einem hohen C:N-Verhältnis positiv korrelieren, jedoch ein grosser Artenpool von Basenzeigern mit einem hohen pH-Wert und einem mächtigen Ah-Horizont assoziiert ist. Aubert et al (2004) haben in reinen Buchenwäldern eine Verarmung der Krautschicht festgestellt, die mit der schlechten Streuqualität (hohes C:N-Verhältnis) und der dadurch entstehenden Versauerung des Oberbodens zusammenhing. Den positiven Einfluss eines hohen pH-Wertes auf die Diversität der Krautschicht erklären Härdtle et al (2003) mit dem Stickstoffbedarf der Pflanzen. Die meisten typischen Buchenwaldarten sind Nitratpflanzen, also auf Standorte angewiesen, auf welchen Nitrat die Hauptquelle von Stickstoff ist. Ein stark saurer pH-Wert verkleinert die Aktivität der Nitrifizierer und limitiert so das Pflanzenvorkommen. Ein mächtiger Ah-Horizont hingegen ist gekoppelt an eine gut abbaubare Streuschicht, meistens Mull, mit einer hohen biologischen Bodenaktivität und einer guten Nährstoffverfügbarkeit (Aubert et al 2004).

Die funktionelle Gruppe der Säurezeiger hing mit einer mächtigen organischen Auflage zusammen (Oh-Horizont, hohe Dichte und grosses Trockengewicht). Verschiedene Studien zeigen eine negative Korrelation zwischen der Mächtigkeit der organischen Auflage und der Diversität der Krautschicht (Augusto et al 2003, Mölder et al 2008). Für die meisten Arten bedeuten mächtige Rohhumusaufgaben schwieriges Keimen der Samen, schweres Erreichen der Mineralerde sowie Gefahr durch Frosteignisse, Überhitzung oder Austrocknung (Ernst 2004).

Die in den Resultaten deutlich gewordenen ökologischen Gruppierungen der Krautschicht zeigen, dass zumindest die gemessenen Parameter im Oberboden die Diversität und Zusammensetzung der Krautschicht beeinflussen, weshalb Hypothese 3 nicht verworfen wird.

Methodenkritik

Die Fragestellung dieser Arbeit fokussiert auf die Biodiversität in Waldökosystemen. Biodiversität ist kein einfacher Begriff und in einem komplexen Ökosystem wie dem Wald schwierig zu messen. Nicht nur die in dieser Arbeit betrachtete Diversität der Arten, sondern auch genetische und strukturelle Diversität sind wichtig im Wald (Neumann & Starlinger 2001). Es existiert eine Vielzahl von Indizes zur Messung der Biodiversität. Ein Nachteil der hier verwendeten strukturellen Indizes ist, dass alle Arten als gleichwertig betrachtet werden, was nicht den tatsächlichen Verhältnissen in Ökosystemen entspricht (Aubert et al 2003).

Für die Aufnahmen standen eher wenige und kleine Dauerflächen zur Verfügung. Daher musste

stellenweise eine gewisse Heterogenität, zum Beispiel im Kronendach, in Kauf genommen werden. Die meisten Studien, welche die Baumartenzusammensetzung mit der Diversität der Krautschicht verglichen, arbeiteten für die Baumartenmischung und die Vegetationsaufnahmen mit Flächen von mindestens 400 m², im Vergleich zu lediglich 225 m² bzw. sogar 1 m² in dieser Arbeit (z.B. Mölder et al 2008, Schmidt & Streit 2008). Die Meinungen über die geeignetste Flächengröße für Vegetationsaufnahmen gehen auseinander. Gimaret-Carpentier et al (1998) empfehlen viele kleine Aufnahmeflächen. Abella & Covington (2004) stellten für Aufnahmeflächen von 1 m² fest, dass zwar die häufigen Arten erfasst, die seltenen Arten aber meistens verpasst werden. Die eher geringen Werte für die Artenzahl und den Shannon-Index in dieser Arbeit im Vergleich zu anderen Studien, welche auch Buchenmischwälder in der gemässigten Zone untersuchten (Mölder et al 2008, Schmidt & Streit 2008), dürften durch die kleinen Aufnahmeflächen bedingt sein. Diese waren jedoch nötig, um die gewünschten, relativ kleinräumigen Aussagen bezüglich des Zusammenhangs mit der Artenzusammensetzung in der Baumschicht zu treffen. Ein anderer Grund könnten der hohe Holzvorrat (keine Bewirtschaftung seit 30 bis 50 Jahren) und die dadurch oft schlechten Lichtverhältnisse in den Beständen sein.

Weiter können die Periode der Vegetationsaufnahmen (Juni 2008) und die fehlende Wiederholung (z.B. in einem Folgejahr) Auswirkungen auf die Zahl der gefundenen Arten haben. Während der Vegetationsperiode (März bis August) herrschen im Wald unterschiedliche Licht- und Temperaturverhältnisse, welche sich auf die Krautschicht auswirken (z.B. Frühblüher vor dem Laubaustrieb). Diese Dynamik konnte mit der einmaligen Vegetationsaufnahme im Juni nicht erfasst werden.

Schlussfolgerungen

Die komplexe Ökologie von Mischbeständen macht es nicht einfach, generelle Aussagen über den Einfluss der Baumartenzusammensetzung auf die Krautschicht zu treffen. Der Effekt der Mischung variiert je nach betrachteten Arten oder Artengruppen sowohl für die Baum- als auch für die Krautschicht (Knoke et al 2008). Bei der Untersuchung des Einflusses der Baumschicht auf die Krautschicht ist es deshalb äusserst wichtig, den Standort einzubeziehen (Härdtle et al 2003).

Die hier dargestellten Resultate beziehen sich auf Bestände, in welchen seit über 30 Jahren nicht mehr eingegriffen wurde. Die Bewirtschaftung kann den Effekt der Baumartenzusammensetzung auf die Diversität der Krautschicht jedoch verändern (Knoke et al 2008). Besonders bezüglich des Lichteinflusses sind Unterschiede zwischen bewirtschafteten Wäl-

dern und Waldreservaten zu erwarten: In bewirtschafteten Wäldern ist der Anteil an lichtbedürftigen Offenlandarten höher als in Naturwaldreservaten mit einem typischerweise geschlossenen Kronendach (Heiri et al 2009). Deshalb wird für bewirtschaftete Wälder ein stärkerer Einfluss der Lichtverfügbarkeit auf die Diversität der Krautschicht erwartet.

Die Übertragung der hier aufgefundenen, kleinräumigen artspezifischen Einflüsse auf das Bestandesniveau ist nicht einfach. Je dominanter eine Art ist, desto stärker werden deren spezifische Eigenschaften die Bestandeseigenschaften bestimmen. Je vielfältiger jedoch die Baumartenzusammensetzung ist, desto stärker werden die einzelnen artspezifischen Eigenschaften abgeschwächt, und das Erkennen eines Arteffektes auf die ökologischen Prozesse im Wald wird nahezu unmöglich (Körner 2005). Bezüglich der Ökologie von Mischbeständen bestehen daher noch viele Fragen, welchen sich die Forschung widmen darf und sollte. ■

Eingereicht: 10. November 2009, akzeptiert (mit Review): 2. März 2010

Literatur

- ABELLA SR, COVINGTON WW (2004)** Monitoring an Arizona Ponderosa Pine Restoration: Sampling Efficiency and Multivariate Analysis of Understory Vegetation. *Restor Ecol* 12: 359–367.
- AUBERT M, BUREAU F, ALARD D, BARDAT J (2004)** Effect of tree mixture on humic-epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can J For Res* 34: 233–248.
- AUGUSTO L, DUPOUEY J, RANGER J (2003)** Effect of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann For Sci* 60: 823–831.
- BARBIER S, GOSSELIN F, BALANDIER P (2008)** Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved – A critical review for temperate and boreal forests. *For Ecol Manage* 254: 1–15.
- BERG B, MCCLAUGHERTY C (2008)** *Plant Litter*. Berlin: Springer. 338 p.
- BERGER A, PUETTMANN K (2000)** Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed Aspen forest of Northern Minnesota. *Am Midl Nat.* 143: 111–125.
- BRANG P, COMMARMOT B, ROHRER L, BUGMANN H (2008)** Monitoringkonzept für Naturwaldreservate in der Schweiz. Birmensdorf: Eidg Forsch.anstalt Wald Schnee Landsch. 60 p.
- BRAUN-BLANQUET J (1964)** *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. Wien: Springer. 865 p.
- BROSOFOSKE KD, CHEN J, CROW TR (2001)** Understory vegetation and site factors: implications for a managed Wisconsin landscape. *For Ecol Manage* 146: 75–87.
- ELLENBERG H (1974)** Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas. *Scr Geobot* 9: 97 p.
- ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972)** Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitt Eidgenöss Anst forstl Vers.wes* 48: 587–930.
- ERNST WHO (2004)** Vegetation, organic matter and soil quality. *Dev Soil Sci* 29: 41–98.
- GIMARET-CARPENTIER C, PÉLISSIER R, PASCAL JP, HOULLIER F (1998)** Sampling strategies for the assessment of tree species diversity. *J Veg Sci* 9: 161–172.

- HANTKE R (1967) Geologische Karte des Kantons Zürich und seiner Nachbargebiete 1:50 000. Zürich: Orell Füssli.
- HÄRDTL W, VON OHEIMB G, WESTPHAL C (2003) The effects of light and soil conditions on the species richness of ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For Ecol Manage* 182: 327–338.
- HEIRI C, WOLF A, ROHRER L, BUGMANN H (2009) Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. *Ecol Appl* 19: 1920–1934.
- HURNI L ET AL (2004) Atlas der Schweiz. Zürich: Inst Kartographie ETH Zürich; Wabern: Bundesamt Landestopographie. 64 p.
- JONES HE, MCNAMARA N, MASON WL (2005) Functioning of mixed-species stands: Evidence from a long-term forest experiment. In: Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED. *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Berlin: Springer. pp. 111–130.
- KNOKE T, AMMER C, STIMM B, MOSANDL R (2008) Admixing broadleaved to coniferous tree species: a review on yield, ecological stability and economics. *Eur J For Res* 127: 89–101.
- KÖRNER C (2005) An introduction to the functional diversity of temperate forest trees. In: Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED. *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Berlin: Springer. pp. 13–7.
- LANDOLT E (1977) Oekologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich: Veröff Geobot Inst Eidgenöss Tech Hochsch, Stift Rübel Zür. 64 p.
- LEYER I, WESCHE K (2007) *Multivariate Statistik in der Ökologie*. Berlin: Springer. 221 p.
- MÖLDER A, BERNHARDT-RÖRMERMANN M, SCHMIDT W (2008) Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *For Ecol Manage* 256: 272–281.
- NEUMANN M, STARLINGER F (2001) The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *For Ecol Manage* 145: 91–106.
- NOBIS M, HUNZIKER U (2005) Automatic thresholding for hemispherical canopy-photographs based on edge detections. *Agric For Meteorol* 128: 243–250.
- OKSANEN J (2008) Multivariate analysis of ecological communities in R: Vegan tutorial.
- REUSSER J (2008) Einfluss der Baumartenvielfalt und deren Zusammensetzung auf die Pflanzendiversität im Unterwuchs. Zürich: ETH Zürich, Professur Waldökologie, MSc-thesis. 89 p.
- RIGLING A ET AL (2008) Klimawandel als Prüfstein für die Waldbewirtschaftung. *Schweiz Z Forstwes* 159: 316–325. doi: 10.3188/szf.2008.0316
- SCHERZINGER W (1996) *Naturschutz im Wald: Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*. Stuttgart: Ulmer. 447 p.
- SCHMIDER P, KÜPER M, TSCHANDER B, KÄSER B (1993) Die Waldstandorte im Kanton Zürich. *Waldgesellschaften, Waldbau, Naturkunde*. Zürich: VDF. 287 p.
- SCHMIDT W, STREIT M (2008) Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? – Untersuchungen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen, Deutschland). *Freising: AFSV, Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz, Heft 7*. pp. 5–19.
- SIMMONS EA, BUCKLEY GP (1992) Ground vegetation under planted mixtures of trees. In: Cannell MGR, Malcolm DC, Robertson PA. *The ecology of mixed-species stands of trees*. Oxford: Blackwell. pp. 211–231.
- WEISBERG PJ ET AL (2003) Predicting understorey vegetation cover from overstorey attributes in two temperate mountain forests. *Forstwiss Cent.bl* 122: 273–286.

Beziehungen zwischen Baum- und Krautschicht in Buchenmischwäldern

Für den Erhalt eines stabilen und vielfältigen Waldökosystems ist die Baumartenzusammensetzung von grosser Bedeutung. Verschiedene Faktoren wie die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Licht werden durch die Bäume beeinflusst. Da die Pflanzen der Krautschicht empfindliche Indikatoren für Standorteigenschaften sind, wird erwartet, dass Unterschiede in der Zusammensetzung der Baumschicht und damit einhergehende Veränderungen der Umweltparameter auch die Krautschicht beeinflussen.

Um diese Hypothese zu testen, wurde der Einfluss der Artenzusammensetzung der Baumschicht auf die Diversität der Krautschicht in Buchenmischwäldern in Waldreservaten des Schweizer Mittellandes untersucht. Auf Transekten in sieben Waldreservaten wurden die Zusammensetzung der Baum- und Krautschicht aufgenommen sowie die Lichtverfügbarkeit und verschiedene Parameter des Oberbodens pro Aufnahme-fläche gemessen. Die Artenvielfalt der Baumschicht per se beeinflusste die Diversität der Krautschicht auf den betrachteten Flächen nicht. Es konnte jedoch ein artspezifischer Einfluss der Baumarten auf die Krautschicht festgestellt werden: Ein hoher Anteil an Buche wirkte sich eher negativ auf die Diversität der Krautschicht aus; das Vorkommen der Esche hing mit einem mächtigen Ah-Horizont und einem hohen pH-Wert zusammen, was die Diversität der Krautschicht positiv beeinflusste. Die Fichte und die Föhre förderten die Bildung organischer Auflagen, wodurch die Diversität der Krautschicht sank.

Relations entre la strate arborée et la strate herbacée dans des hêtraies mixtes

La composition des essences est de grande importance dans le maintien d'un écosystème forestier stable et diversifié. Divers facteurs tels que la disponibilité en nutriments ou en lumière sont influencés par les arbres. Etant donné que les plantes de la strate herbacée sont des indicateurs sensibles des caractéristiques stationnelles, on peut supposer que les différences dans la composition des essences forestières qui conditionnent un changement des paramètres d'environnement influenceront également la strate herbacée.

Pour vérifier cette hypothèse, l'influence de la composition des essences forestières sur la diversité des plantes de la strate herbacée a été étudiée dans des réserves forestières à hêtraies mixtes du Plateau suisse. Un relevé du degré de mélange de la strate arborée et de la végétation au sol, ainsi qu'une mesure de la disponibilité en lumière et de différents paramètres pédologiques furent menés sur des étendues le long de transects dans sept réserves forestières. La diversité des essences forestières sur les surfaces observées n'a pas d'influence sur la diversité de la strate herbacée. L'influence d'essences spécifiques sur la strate herbacée a cependant pu être déterminée. Une composition élevée en hêtre a influencé négativement la diversité de la strate herbacée, l'occurrence du frêne a favorisé la formation d'un horizon Ah profond et d'un pH élevé, ce qui a positivement influencé la diversité de la strate herbacée. L'épicéa et le pin favorisent la formation d'horizons organiques épais, ce qui diminue la diversité de la strate herbacée.