

Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft in Niedersachsen

HEFT 5
1939

Herausgegeben von
Prof. Dr. Reinhold Tüxen

*

1939

Druck: C. V. Engelhard & Co., G. m. b. H., Hannover

Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft in Niedersachsen

HEFT 5
1939

Herausgegeben von
Prof. Dr. Reinhold Tüxen

*

1939

Druck: C. V. Engelhard & Co., G. m. b. H., Hannover

Die in diesem Heft enthaltene Arbeit von H. Ellenberg:
Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion
bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesell-
schaften Nordwestdeutschlands erscheint gleichzeitig als
Beiheft 4 in den Jahresberichten der Naturhistorischen
Gesellschaft zu Hannover



C II - 1819

K 61/68/cz

20,-

Vorwort des Herausgebers

Die vorgelegte synoekologische Untersuchung von Herrn H. Ellenberg: Ueber Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands stellt den zweiten Schritt auf dem Wege zu unserem in dem vorigen Hefte der Mitteilungen kurz umschriebenen Ziel der nordwestdeutschen pflanzensoziologischen Forschung dar. Wir hoffen, bald weitere Ergebnisse folgen lassen zu können.

Trotz der außerordentlichen Zeitumstände gelang es, die Mittel für die Drucklegung dieses Heftes zusammenzubringen. Vor allem schulden wir aufrichtigen Dank

Herrn Landeshauptmann Dr. G e s n e r , Hannover,
für seine wieder von neuem bewiesene Hilfsbereitschaft und großzügige Spende.

H a n n o v e r , den 1. Dezember 1939.

T ü x e n .

Über Zusammensetzung, Standort
und Stoffproduktion bodenfeuchter
Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften
Nordwestdeutschlands

Von

Heinz Ellenberg

Meinem Vater
gef. am 21. Oktober 1914 in Flandern

Inhalt

	Seite
A. Einleitung	5
B. Beschreibung der Waldgesellschaften und Bodenprofile	
I. Zusammensetzung, systematische Stellung und Verbreitung der Ge- sellschaften	7
1. <i>Querceto-Carpinetum stachyetosum</i>	10
2. <i>Qu.-C. filipenduletosum</i>	10
3. <i>Qu.-C. corydaletosum</i>	11
4. <i>Qu.-C. asperuletosum</i>	11
5. „Staudenreiche“ und „staudenarme“ <i>Querceto-Carpineten</i>	15
6. <i>Querceto roboris-</i> und <i>Qu. sessiliflorae-Betuletum molinietosum</i>	16
II. Phänologische Uebersicht	17
III. Bodenprofile	19
1. Böden der feuchten Eichen-Hainbuchenwälder	20
2. Böden der feuchten Eichen-Birkenwälder	23
C. Gang der quantitativen Untersuchung der Standortsfaktoren	
I. Vorüberlegung: Die ausschlaggebenden Außenfaktoren	25
1. Allgemein wirkende Faktoren	26
2. Wasserhaushalt des Bodens	26
3. Stoffhaushalt des Bodens	28
4. Lichtgenuß	30
II. Untersuchungsmethoden und Gründe ihrer Auswahl	31
1. Klimatische Faktoren	32
2. Physikalische Eigenschaften und Wasserzustand des Bodens	32
3. Grundwasserstand und -beschaffenheit	34
4. Stoffhaushalt und Säuregrad des Bodens	34
5. Lichtgenuß der Krautschicht	37
III. Die Dauerversuchsflächen	37
1. Gesichtspunkte bei der Auswahl	37
2. Lage und Bodenprofile	38
D. Ergebnisse der ökologischen Untersuchungen	
I. Jahresgang der Bodentemperaturen	41
II. Wasserhaushalt des Bodens	46
1. Allgemeiner Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit und des Grundwasser- spiegels	46
2. Gleichhorizont und Grundwasserstand	51
3. Bedeutung der Nässe-Extreme im Frühjahr für die feuchten <i>Querceto-</i> <i>Carpineten</i>	52
4. Verhältnis der Bodensaugkraft zum Wassergehalt und zur Zusammen- setzung des Bodens	57
5. Jahresgang und Extreme der Bodensaugkraft in den feuchten <i>Querceto-</i> <i>Carpineten</i>	60
6. Der Wasserhaushalt der <i>Querceto-Betuleten</i> im Vergleich zu dem der <i>Querceto-Carpineten</i>	67

	Seite
III. Säuregrad und Nährstoffhaushalt des Bodens	68
1. Jahreszeitliche Schwankungen der Bodenazidität	68
2. Verhalten der Gesellschaften zur Bodenazidität	75
3. Verteilung der Säuremengen im Bodenprofil	85
4. Pufferung der Böden und ihre Bedeutung für die Jahresschwankungen der Bodenazidität	94
5. Härte des Grundwassers und ihr Einfluß auf die Bodenazidität	98
IV. Lichtgenuß der Krautschicht	101
1. Relativer Lichtgenuß verschiedener Arten	101
2. Räumliche Verteilung des Lichtes	101
3. Lichtanspruch und Bodenazidität	106
E. Untersuchungen zur Stoffproduktion	
I. Die Gesamtblattfläche der Baum- und Strauchschicht	108
II. Streuproduktion	113
III. Stoffproduktion der Krautschicht	114
F. Zusammenfassender Ueberblick	
I. Oekologische Ergebnisse im Hinblick auf die einzelnen Waldgesellschaften	116
II. Allgemeine Folgerungen	121
III. Zusammenfassung	125

A. Einleitung.

Ein gesetzmäßiger Zusammenhang zwischen Vegetation und Standort ist von so verschiedenen Seiten nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht und in so vielen Fällen mit gutem Erfolge praktisch ausgewertet worden, daß er heute grundsätzlich außer Zweifel steht. Wie Ramann (1893), Clements (1920), Cajander (1923), Braun-Blanquet (1928), Tüxen (1933), Rubner (1934), Hesmer (1935) u. a. übereinstimmend betonen, sind floristisch definierte Pflanzengesellschaften besonders eng an bestimmte Standortverhältnisse gebunden und stellen umgekehrt für diese bessere und vielseitigere Zeiger dar als einzelne Arten. Weniger einheitlich wird dagegen die Frage beantwortet, wie weit dieser Zusammenhang eindeutig und im Hinblick auf einzelne Faktoren zuverlässig ist — eine Frage, der gerade heute in Deutschland im Hinblick auf die wirtschaftliche Anwendung pflanzensoziologischer Ergebnisse wachsendes Interesse entgegengebracht wird. Auch über die Ursachen des Zusammenhanges zwischen Pflanzengesellschaften und Standort sind wir bisher nur lückenhaft unterrichtet.

Namentlich auf dem Gebiete der forstlichen Vegetationskunde beruht das Gegeneinander der Meinungen zu einem großen Teile darauf, daß Ergebnisse, die unter bestimmten geographischen Verhältnissen und mit bestimmten soziologischen Methoden gewonnen wurden, zunächst nur für diese volle Gültigkeit besitzen und nicht ohne weiteres verallgemeinert werden können. Während sich z. B. die allein nach Unterwuchsvereinen abgegrenzten Waldtypen Cajanders (1909 u. folg.) in Finnland ökologisch und forstwirtschaftlich glänzend rechtfertigten (Ilvessalo, Valmari, Lönnroth, Aaltonen, Linkola, Svinhufvud u. a.) und auf ähnlich einförmige, an Baumarten arme Landschaften ohne Schwierigkeiten anwendbar waren (Björkenheim, Linkola, Rühl, Wiedemann 1930, Merz 1932, Schmitt 1936), mußten sie in Gebieten mit zahlreichen, in verschiedensten Mischungen vorkommenden Holzarten, wechselvollem Bodenaufbau und bewegter Oberflächen-gestalt starr und nur bedingt brauchbar erscheinen (Sigmond 1932, Rubner 1934, Vareschi 1934). Als umfassender und für mitteleuropäische Verhältnisse besser geeignet erwies sich das von Braun-Blanquet (1928) ausgearbeitete Einteilungsprinzip, das wie das Cajandersche auf streng floristischer Grundlage aufbaut, aber die Arten noch konsequenter als dieses nach ihrer Gesellschaftstreue, nicht — wie die schwedische Schule Du Rietz' (1930) — nach ihrer Dominanz bewertet, und die Waldgesellschaft als eine Einheit betrachtet, deren verschiedene Schichten durch mannigfache Wechselbeziehungen miteinander verbunden sind (vgl. auch Kujala 1929).

Während des vergangenen Jahrzehnts hat sich dieses System in Mitteleuropa nicht nur in der beschreibenden Vegetationskunde immer mehr durchgesetzt (in

Deutschland Tüxen, Libbert, Schwickerath, Faber, Volk, Oberdorfer, Kästner, W. Christiansen u. a.), sondern sich bereits in zahlreichen ökologischen Arbeiten (Braun-Blanquet und Mitarbeiter, Pallmann und Haffter 1933, Zobrist, Hartmann, Volk 1931, Schiemenz 1935, Diemont u. a.) wie auch in der praktischen Vegetationskartierung (Schleswig-Holstein, Hannover, Reichsautobahnen) durchaus bewährt. Gründliche ertragskundliche Erhebungen, wie sie für die finnischen Waldtypen vorliegen und dort seit langem für die forstwirtschaftliche Planung ausgewertet werden, fehlen dagegen leider für Waldgesellschaften im Sinne Braun-Blanquets heute noch gänzlich. Auch die Zahl ökologischer Untersuchungen an Waldgesellschaften ist noch recht gering; auf die Verhältnisse in norddeutschen Laubwaldgesellschaften z. B. gehen nur die Arbeiten von Markgraf (1922, 1932), Hartmann (1933, 1934) und Diemont (1938) ein.

Die vorliegende Arbeit möchte mit ökologischen Untersuchungen in einer Reihe bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften beitragen, diese Lücken zu füllen, und zu folgenden allgemeineren Fragen Stellung nehmen:

1. Sind die Waldassoziationen der Braun-Blanquetschen Schule, die zunächst nur nach floristischen Gesichtspunkten abgegrenzt wurden, auch ökologisch eindeutig gekennzeichnet? Entspricht insbesondere die Stufenfolge Assoziation — Subassoziation — Variante — Fazies abgestuften Unterschieden in den Standortverhältnissen?
2. Wie eng ist der Zusammenhang zwischen der floristischen Zusammensetzung der Gesellschaften und diesen wichtigen Faktoren? Bis zu welchem Grade sind die Gesellschaften als Zeiger für bestimmte Standortseigenschaften verlässlich?
3. Sind die Waldgesellschaften der Braun-Blanquetschen Schule auch ertragskundliche Einheiten? Erscheinen eingehende forstlich-taxatorische Arbeiten auf dieser Grundlage aussichtsreich?

Im Hinblick auf die beiden ersten Fragen habe ich mich zunächst bemüht, das Zusammenspiel der Standortsfaktoren möglichst vollständig zu erkennen und die ausschlaggebenden herauszustellen, und dann, einzelne wesentlich erscheinende und zugleich mit einfachen Mitteln faßbare Faktoren in ihrer Wirkung auf die Pflanzendecke möglichst weitgehend quantitativ zu studieren. Zur dritten Frage konnten leider nur Ermittlungen der „arbeitenden Blattfläche“ als wichtigem Produktionsfaktor in größerem Maßstabe durchgeführt werden.

Für die Wahl der bodenfeuchten Waldgesellschaften war in erster Linie der Gesichtspunkt maßgebend, daß der Wasser- und Nährstoffhaushalt bewaldeter Gleiböden bisher nur wenig bearbeitet ist, seine Kenntnis aber für kultur- und wasserbauliche Planungen große Bedeutung hat.

Mit der Behandlung einiger Eichen-Hainbuchenwälder knüpft diese Arbeit an diejenige Diemonts (1938) über die Kalkbuchenwälder und Buchenmischwälder Nordwestdeutschlands an und setzt damit eine von Herrn Prof. Dr. Tüxen, Hannover, veranlaßte Reihe ökologischer Untersuchungen in nordwestdeutschen Waldgesellschaften fort. Sie legt bewußt die von Tüxen (1937) zusammenfassend beschriebenen und bei der pflanzensoziologischen Kartierung der Provinz Hannover verwendeten Gesellschaftseinheiten zugrunde.

Nach vortastenden Messungen während der Vegetationsperiode 1936 habe ich das Material zu dieser Arbeit im wesentlichen von Februar bis Dezember 1937 in 15 Waldbeständen im Umkreis von etwa 30 km um Hannover gesammelt. Vergleichende Aufnahmen stammen außerdem aus verschiedenen Landschaften der Provinz Hannover, aus Mecklenburg, Pommern und Nordostschleswig. Einen großen Teil der Laboratoriumsarbeiten konnte ich im Landesmuseum Hannover und einen kleineren während der Winter-Semester 1936/37 und 1937/38 im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen erledigen, wofür ich den Herren Prof. Dr. Tüxen und Prof. Dr. Harder bestens danke.

Verschiedene forstliche und stadthannoversche Stellen unterstützten meine Arbeit durch Rat und praktische Hilfe; namentlich danke ich Herrn Landforstmeister Meyer-Hannover für die Erlaubnis, meine Arbeiten in staatlichen Revieren durchzuführen, und Herrn Landforstmeister Berner für die Vermittlung von Holzvorratsaufnahmen. Herrn Forstmeister Dr. Deines-Hannoversch-Münden verdanke ich neben wertvollen Anregungen zahlreiche Bestimmungen der sorbierenden Bodenkomplexe, Herrn Werner-Hannover mehrere Wasseranalysen, Herrn Lehrer Pfaffenberg-Vorwohld die Bestimmung sämtlicher Moosproben, Herrn Pietzsch-Hannover die Ausführung von Photoarbeiten und den Herren stud. Gutsche und Voßwinkel die mühevollen Fallaubzählungen. Die Reichsarbeitsgemeinschaft für Raumforschung gewährte mir eine finanzielle Beihilfe, die mir zahlreiche Motorradfahrten ermöglichte.

Ganz besondere Dankbarkeit verbindet mich mit Herrn Prof. Dr. Firbas-Göttingen, der mich durch Rat und Kritik stets hilfsbereit förderte, und mit meinem verehrten Lehrer und Freunde, Herrn Prof. Dr. Tüxen-Hannover, der mir wie kein anderer das geistige und sachliche Rüstzeug zu dieser Arbeit vermittelte und mich in jeder Hinsicht bei ihrer Durchführung unterstützte.

B. Beschreibung der Waldgesellschaften und Bodenprofile.

I. Zusammensetzung, systematische Stellung und Verbreitung der Gesellschaften.

Die Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften feuchter Standorte machen in Nordwestdeutschland einen bedeutenden Teil der Waldfläche aus. Nach Tüxen (1937) gehören sie zwei floristisch scharf getrennten Assoziationen an, dem *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum* im *Fraxino-Carpinion*-Verband und dem *Querceto-Betuletum* im *Quercion roboris-sessiliflorae*-Verband. Beide Assoziationen lassen sich in eine Reihe von Subassoziationen gliedern, von denen nur die „feuchte Gruppe“ (Tüxen 1937, S. 160) in den Bereich der ökologischen Untersuchungen einbezogen wurde:

- I. *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum*, Mitteleuropäischer Eichen-Hainbuchen-Mischwald; feuchte Subassoziationsgruppe.
 1. *Qu.-C. stachyetosum silvaticae* Tüxen (1930) 1937, feuchter Eichen-Hainbuchenwald.
 2. *Qu.-C. filipenduletosum* (Oberdorfer 1936) Tx. et Ellenberg 1937, nasser Eichen-Hainbuchenwald.
 3. *Qu.-C. corydaletosum* (Ißler 1926) Tx. 1937, Lerchensporn-Eichen-Hainbuchenwald, Eichen-Auenwald.

4. *Qu.-C. asperuletosum* (Tx. et Diemont 1937 p. p.), Ellenberg 1939, feuchter Buchen-Mischwald ¹⁾).

II. *Querceto-Betuletum*, Eichen-Birkenwald.

5. *Qu. roboris - Betuletum molinietosum*, Tx. 1937, feuchter Stieleichen-Birkenwald.
6. *Qu. sessiliflorae - Betuletum molinietosum* (Malcuit 1929 p.p.), Tx. 1937, feuchter Traubeneichenwald.

Eine Uebersicht über die Zusammensetzung dieser Gesellschaften ²⁾ gibt Tab. 1 ³⁾. Die für jede Gesellschaft ursprünglich gesondert vorliegenden Tabellen mußten wegen ihres Umfanges durch Angabe der Stetigkeit (in %) und der normalen Mengenamplitude (nach der Schätzungsskala von Braun-Blanquet 1928) jeder Art zu einer Spalte in dieser Uebersichtstabelle zusammengefaßt werden. Um einen möglichst weiten, von örtlichen Zufälligkeiten unbeeinflussten Ueberblick über die floristische Variationsbreite der Gesellschaften zu erreichen, waren in jeder der Originaltabellen Aufnahmen aus den verschiedensten Teilen ihres Verbreitungsgebietes in Nordwestdeutschland, Schleswig, Mecklenburg und Pommern vereinigt ⁴⁾. Innerhalb der getrennt aufgeführten Subassoziationen und Varianten lassen sich nach der Dominanz einzelner Arten eine Anzahl physiognomisch oft sehr verschiedener Fazies unterscheiden, die jedoch floristisch nicht oder kaum voneinander abweichen. Da ihnen offenbar keine allgemein-systematische, sondern nur lokale Bedeutung zukommt (vgl. S. 125), wurden sie in der Uebersichtstabelle nicht besonders herausgestellt und nur bei der Wahl der Untersuchungsflächen beachtet.

Der Tabelle vorangestellt sind Angaben über die Lebensform (im Sinne von Raunkiaer, vgl. Braun-Blanquet 1928, Diemont 1938), die Dauer der Vegetationsperiode (vgl. S. 21) und die Wurzel Ausbildung (vgl. S. 88 ff.) der einzelnen Arten. Dabei bedeuten:

F = Frühjahrsgrüne	t = Tiefwurzler (zahlreiche Wurzeln tiefer als 15 cm)
S = Sommergrüne	m = Mitteltiefwurzler (die meisten Wurzeln zwischen 5—15 cm)
W = auch noch im Winter Beblätterte („Wintergrüne“), wie z. B. <i>Milium effusum</i>	f = Flachwurzler (wenige Wurzeln tiefer als 5 cm)
l = Immergrüne, wie z. B. <i>Ilex aquifolium</i>	

¹⁾ Im Laufe der Arbeit erwies es sich als zweckmäßig, das „*Querceto-Carpinetum elymetosum*“, das *Qu.-C. dryopteridetosum*“ und die „*Fagus*-Variante“ des *Qu.-C. stachyetosum* Tüxens (a. a. o.), also die buchenreichen feuchten Eichen-Hainbuchenwälder, zu einer Subassoziation, dem „*Querceto-Carpinetum asperuletosum*“, zusammenzufassen. Da aber die genannten Gesellschaften in ihrer Artenliste nahezu unverändert als Varianten in diese Subassoziation übernommen werden konnten, bedeutet diese Einteilung lediglich eine Verschiebung ihrer soziologisch-systematischen Wertigkeit; die Einheiten als solche bleiben unberührt bestehen.

²⁾ Einige Veränderungen in der systematischen Bewertung der Arten gegenüber den von Tüxen 1937 veröffentlichten Listen ergaben sich aus einer erweiterten Literaturübersicht, die mir Herr Prof. Tüxen freundlichst zur Verfügung stellte.

³⁾ Beilage im hinteren Einbanddeckel.

⁴⁾ Herr Prof. Tüxen und Herr Dr. W. H. Diemont stellten mir für diesen Zweck freundlichst ihr Aufnahmемaterial zur Verfügung.



Abb. 1. Eichen-Auenwald (*Querceto-Carpinetum corydaletosum*) im Vorfrühling. Typischer Schichtenbau des Eichen-Hainbuchenwaldes: alte Stieleichen, niedrige Baumschicht aus Hasel, Weißdorn u. a. Arten; Boden z. T. überschwemmt. („Gümmer Holz“ an der Leine ö Wunstorf, Ende Febr. 1937).

1. *Querceto-Carpinetum stachyetosum silvaticae*.

Als Typus der feuchten Eichen-Hainbuchenwälder kann das *Querceto-Carpinetum stachyetosum silvaticae* gelten. Seine Baumschicht wird in der Regel von hohen, gutwüchsigen Stieleichen gebildet. Darunter gedeihen Hainbuchen, Linden, Ahornarten, Vogelkirschen und andere Weichhölzer als niedrige Bäume und eine dichte Strauchschicht aus Hasel, Weißdorn, Hartriegel, Pfaffenhütchen und vielen anderen Arten (ähnlich wie in Abb. 1). Die Buche und ihre Begleiter sind dagegen im typischen *Querceto-Carpinetum stachyetosum* sehr selten.

In der Krautschicht treten im Frühjahr neben *Anemone nemorosa* und *Ranunculus ficaria* nur wenige Arten hervor; während des Sommers herrschen zahlreiche üppig-grüne Gräser und Stauden (vgl. Abb. 3). Unter ihnen findet man stets mehrere „Feuchtigkeitszeiger“, namentlich *Festuca gigantea*, *Carex remota*, *Urtica dioica* und *Impatiens noli tangere*, und eine große Zahl von Arten, die feuchte Standorte bevorzugen, ohne an sie gebunden zu sein, wie z. B. *Stachys silvatica*, *Circaea lutetiana*, *Deschampsia caespitosa* und *Scrophularia nodosa*.

Auf sandigen wie lehmigen Grundwasserböden kommt das *Querceto-Carpinetum stachyetosum* in ganz Nordwestdeutschland (Tüxen 1930, Wehage 1930, Nitzschke 1932 u. a.) und in den angrenzenden Landschaften vor und wird aus Mittel- und Westdeutschland (Zeiske 1900, Schwickerath 1936), Holland (Jeswiet 1931, Weewers 1934, Meijer-Drees 1936), Schleswig-Holstein (W. Christiansen 1929), Nordostdeutschland (Hartmann 1933, Gassert 1933, Hueck 1934, Markgraf 1937), Schlesien (Willisen 1934), Böhmen (Klika 1932) und Polen (Kobendza 1930, Kalinowska 1933) in sehr ähnlicher Zusammensetzung beschrieben. Im südlichen Deutschland treten häufig einige wärmeliebende Arten wie *Ligustrum vulgare*, *Sorbus torminalis*, *Viburnum lautana* und *Carex montana* hinzu (Ißler 1926, Faber 1933, Oberdorfer 1936). Die Linden-Fichten-Mischwälder Ostpreußens (Groß 1933) und gewisse „Hainwälder“ der östlichen Ostseeländer (Krohn 1932, Mäkelä 1936 u. a.) stehen dem *Querceto-Carpinetum stachyetosum* mehr oder weniger nahe.

Bis um die Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde der feuchte Eichen-Hainbuchenwald wegen seiner stattlichen Eichen und seiner großen Regenerationskraft als Hudewald (Ehlers 1926, Nitzschke, Nietsch 1927, Pröve 1925, Barendscheer, Ellenberg 1937) sehr geschätzt. Er blieb daher in umfangreichen Beständen als Eichenwald erhalten. Nachdem die Beweidung aufhörte, breitete sich vielfach die Buche aus (Nitzschke 1933), besonders, wenn gleichzeitig der Grundwasserspiegel gesenkt wurde. Im nordwestdeutschen Sandbodengebiet war der feuchte Eichen-Hainbuchenwald auch für die Anlage der Dörfer von großer Bedeutung (Ellenberg 1937); hier finden sich daher nur wenige ungestörte Reste.

2. *Querceto-Carpinetum filipenduletosum*.

Der nasse Eichen-Hainbuchenwald zeigt in seinem Artenbestand Anklänge an den Erlenbruchwald (*Alnetum glutinosae typicum*, vgl. Tüxen 1937, S. 136), die besonders in den Differentialarten *Alnus*, *Filipendula ulmaria*, *Angelica silvestris*, *Crepis paludosa* und *Lysimachia vulgaris* zum Ausdruck

kommen, steht aber dem *Querceto-Carpinetum stachyetosum* im übrigen sehr nahe. Die Eiche beherrscht noch durchaus die Baumschicht, während die Buche gar nicht aufzukommen vermag.

Auch in ihrer Verbreitung stimmen beide Subassoziationen im großen und ganzen überein. Nur ist der nasse Eichen-Hainbuchenwald mehr noch als der feuchte auf Rinnen und Senken beschränkt, und im baltischen Jungmoränengebiet und im Hügelland südwestlich Hannover besonders häufig. In den Auen größerer Flüsse bezeichnet er tiefer gelegene, längere Zeit überschwemmte Stellen im Gegensatz zum eigentlichen „Auenwald“. (Ißler 1926, Steffen 1931, Oberdorfer 1936).

3. *Querceto-Carpinetum corydaletosum*.

Als üppigster von allen Eichen-Hainbuchenwäldern darf das *Qu.-C. corydaletosum* gelten. Seine Frühlingsflora ist bereichert um eine Reihe anspruchsvoller Geophyten, wie *Corydalis cava*, *Allium ursinum*, *Gagea lutea*, *Anemone ranunculoides* und *Leucoium vernum*; Lerchensporn oder Bärlauch überziehen oft große Flächen dicht geschlossen (Abb. 2). Mit der Belaubung der Baumschicht, die in Aufbau und Zusammensetzung der des typischen *Qu.-C. stachyetosum* gleicht (Abb. 1), wechselt der Aspekt der Krautschicht noch augenfälliger als bei den übrigen Eichen-Hainbuchenwäldern: Innerhalb weniger Wochen räumen die Frühblüher (Abb. 2) einer Hochstaudenflora spurlos das Feld, in der *Urtica dioica* und *Stachys silvatica* hervorragen (Abb. 3).

In guter Ausbildung ist das *Qu.-C. corydaletosum* auf das südhannoversche Hügelland, das Harzvorland und ähnliche Gebiete Mittel- und Süddeutschlands beschränkt, und hier besonders in den Auen schlickführender Flüsse (Oberrhein, mittleres Elbetal mit Nebenflüssen, Odertal) verbreitet (Lautenschlager 1917, Lauterborn 1917, Ißler 1926, Kaiser 1933, Šimr, Militzer 1934, Oberdorfer 1936 und 1937; Aufnahmen von Volk, Krause, Wittich). Mit dem fruchtbaren Auelehm dringt es jedoch im Wesertal bis Hoya („Alhuser Ahe“) und im Leinetal bis über Garbsen („Gümmer Holz“) in die Ebene vor. Im Gebiet der baltischen Jungmoräne kommen zwar einzelne Differentialarten (vgl. Horstmann 1936), nicht aber die Gesellschaft in ihrer charakteristischen Artenkombination vor; stärkere Anklänge an diese hat nur der „Auenwald“ Steffens (1931) in Ostpreußen.

Wegen der Fruchtbarkeit seines Bodens hat der Lerchensporn-Eichen-Hainbuchenwald großenteils Wiesen oder Aeckern weichen müssen; Wallhecken und Gebüsche mit einzelnen seiner Differentialarten können in den Flußtälern als Zeugen seiner ehemaligen Verbreitung angesehen werden.

4. *Querceto-Carpinetum asperuletosum*.

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Subassoziationen spielt die Buche in den feuchten Buchen-Mischwäldern eine bedeutendere Rolle (Abb. 4). Zur Alleinherrschaft dürfte sie allerdings in den meisten Fällen erst durch forstliche Maßnahmen gelangt sein (vgl. die Feststellung von Groß 1935, S. 419, und Diemont 1938). Noch an vielen Orten trifft man Bestände des *Qu.-C. asperuletosum*, in welchen die Buche mit den Holzarten der übrigen Eichen-

Hainbuchenwälder gemischt ist. Sehr häufig, aber immer nur stammweise, ist die Esche eingesprengt.

Wo die Buche ihr gleichmäßig schattendes Laubdach bildet, breiten sich dichte Teppiche von *Melica uniflora*, *Asperula odorata* und anderen buchenholden Arten aus (s. Tab. 1). Eine Strauchschicht ist in den feuchten Buchen-Mischwäldern meist nur spärlich entwickelt und fehlt nicht selten ganz, so daß das Waldbild stark an die *Fageten* des Berg- und Hügellandes erinnert („*Moränenfagetum*“ Hartmann 1930 p. p., Libbert 1933). Die Arten des *Fraxino-Carpinion*-Verbandes sind im *Qu.-C. asperuletosum* jedoch zahlreicher



Abb. 2. Auenwald vor der vollen Belaubung im Frühjahr. Die Verbreitung von *Allium ursinum* läßt die Hochwassergrenze vom März und April am Rande eines Altarmes der Leine deutlich erkennen; an den höchsten Stellen steht der Bärlauch bereits in voller Blüte. („Gümmer Holz“, Mitte Mai 1937.)

vertreten und verbinden die Gesellschaft fester mit den feuchten Eichen-Hainbuchenwäldern, denen sie daher noch zugerechnet werden muß (vgl. D i e m o n t 1938, T ü x e n und E l l e n b e r g 1937, S. 146).

Große, landschaftsbestimmende Verbreitung hat der feuchte Buchen-Mischwald auf den lehmig-tonigen Böden der baltischen Grund- und Endmoränen, vor allem in Schleswig-Holstein und Jütland (W. Christiansen 1929, Bornebusch 1929, 1933, Aufnahmen zu Tab. 1), Mecklenburg und Pommern (Hartmann 1934, auch Listen bei Preuß 1912, Peters 1880, Schäfer 1872). Auch in Schweden dürften sehr ähnlich zusammengesetzte Buchen-Mischwälder vorkommen (vgl. Lindquist 1931). Im Bereich der norddeutschen Altmoräne finden wir das *Qu.-C. asperuletosum* nur selten und

in einer stark verarmten Form. Nur auf den teilweise fruchtbaren Moränen des „Lüneburger Eisvorstoßes“ („Warthevorstoßes“, vgl. Bartels 1933, Rein 1937) ist es weniger selten. Im südlichen Nordwestdeutschland, besonders im Ravensberger und Osnabrücker Hügelland, im Vorland der Mittelgebirge von Helmstedt bis nach Holland hinein (Meijer-Drees 1936) und in der unteren *Fagion*-Stufe des Berglandes trifft man den feuchten Buchen-Mischwald wiederum häufiger. Seine Verbreitung im südlichen Deutschland ist bisher wenig bekannt (vgl. aber Gradmann 1936, Troll 1926, Kalkreuth



Abb. 3. Aufbau des Eichen-Hainbuchenwaldes (*Querceto-Carpinetum corydaletosum*) im Sommer nach vollständiger Belaubung: Die Frühlingsflora ist spurlos verschwunden; das ungleichmäßig zusammengesetzte Laubdach der Sträucher bedingt einen starken Wechsel der Lichtverhältnisse am Waldboden; jeder hellere Fleck wird ausgenutzt von *Urtica dioica*, *Stachys silvatica*, *Glechoma hederaceum* u. a. Arten. („Gümmer Holz“, Dauerfläche Nr. 3, Mitte Sept. 1937.)

1934 und bes. Zeidler 1939, S. 7). Jenseits der Buchengrenze (Groß 1934) kommen in Ostpreußen (Steffen 1931, Hueck 1934) und in Estland (Lippmaa 1935) an ähnlichen Standorten Mischwälder vor, deren Zusammensetzung an die des *Qu.-C. asperuletosum* anklängt.

Innerhalb des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* lassen sich drei Varianten unterscheiden: eine typische Variante ohne besondere Differentialarten (von Tüxen 1937 als „*Fagus*-Variante“ des *Qu.-C. stachyetosum* gefaßt), eine *Elymus*-Variante (das *Qu.-C. elymetosum* Tüxens a.a.o.) und eine *Dryopteris*-Variante (das *Qu.-C. dryopteridetosum* Tüxens). Die

erstere nimmt in floristischer und, wie später gezeigt werden wird, auch in ökologischer Hinsicht eine Mittelstellung zwischen den *Qu.-C. stachyetosum* und der *Elymus*-Variante ein. Auch scheint die Buche in ihr nicht so gut zu gedeihen und nur bei starker Begünstigung zur Herrschaft zu kommen. Beide Varianten, die typische und die *Elymus*-reiche, stehen einander jedoch im übrigen



Abb. 4. Feuchter Buchen-Mischwald (*Querceto-Carpinetum asperuletosum*) im Hochsommer. *Melica*-Fazies mit *Athyrium filix femina*; einzelne Traubeneichen, an lichten Stellen gute Buchenverjüngung, sonst kein Unterholz. („Hämelerwald“ ö Peine, nahe Dauerfläche 10, Ende August 1937.)

sehr nahe und sind durch gleitende Reihen von Zwischenstufen miteinander verbunden; auch in ihrer Verbreitung stimmen sie weitgehend überein.

Etwas schärfer gesondert von ihnen steht die *Dryopteris*-Variante, der „Farn-Buchenmischwald“. Er zeichnet sich physiognomisch wie floristisch durch üppig gedeihende Farne aus, namentlich durch *Dryopteris Linnaeana*, die mit ihren zarten Wedeln große Flächen überzieht, und durch die hohen Horste von *Dryopteris austriaca* ssp. *dilatata*, *D. filix mas* und *Athyrium filix femina*. Obwohl die Buche im Farn-Buchenmischwald fast allerorts zur

Herrschaft gekommen ist, zeigt auch seine Artenliste stärkere Anklänge an die der Eichen-Hainbuchenwälder (vgl. Diemont 1938). Er gedeiht nur in lokalklimatisch feuchter no-, n- bis nw-Lage auf Lößböden am Fuße zahlreicher Kalk- und Sandsteinberge des nordwestdeutschen Hügellandes. Im Rahmen dieser Arbeit wird er weniger eingehend behandelt.



Abb. 5. Buchen-Mischwald im Winter. Mehrere alte Eichen und Buchen im Bilde sichtbar. Wie in allen *Querceto-Carpineten* zeugen nur einzelne trockene Stengel (*Urtica dioica*, *Dactylis glomerata*) von der Ueppigkeit der Krautschicht während der warmen Jahreszeit. (Dauerfläche 10, Febr. 1938.)

5. „Staudenreiche“ und „staudenarme“ *Querceto-Carpineten*.

Innerhalb des *Querceto-Carpinetum stachyetosum* und der Varianten des *Qu.-C. asperuletosum* lassen sich jeweils eine artenreichere, durch anspruchsvolle, kräftig entwickelte Stauden (Abb. 44) ausgezeichnete und eine „staudenarme“ Variante bzw. Subvariante unterscheiden. In den „staudenreichen“

Eichen-Hainbuchenwäldern haben folgende Arten ihr Optimum (die eingeklammerten weniger ausgeprägt):

Fraxino-Carpinion-Arten:

<i>Primula elatior</i>	<i>Lamium maculatum</i>
(<i>Stachys silvatica</i>)	<i>Chaerophyllum temulum</i>
(<i>Geum urbanum</i>)	<i>Stellaria nemorum</i>
<i>Brachypodium silvaticum</i>	<i>Campanula latifolia</i>
<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Agropyron caninum</i>
<i>Melandrium dioecum</i>	

Fagion-, *Fagetalia*- und Klassencharakterarten:

Stauden:

<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Arum maculatum</i>
<i>Elymus europaeus</i>	<i>Campanula trachelium</i>
<i>Sanicula europaea</i>	(<i>Geranium robertianum</i>)
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	<i>Paris quadrifolius</i>
<i>Pulmonaria immaculata</i>	

Holzgewächse:

<i>Acer campestre</i>	<i>Cornus sanguinea</i>
<i>Rubus caesius</i> ssp.	<i>Lonicera xylosteum</i>

Diese beiden Varianten bzw. Subvarianten entsprechen bis zu einem gewissen Grade der „Hochstaudenflur“ und der „*Oxalis-Majanthemum*-Assoziation“ Steffens (1931), doch enthält letztere bereits einige Arten der Eichen-Birkenwälder. Die Varianten bzw. Subvarianten sind in keiner der Gesellschaften floristisch scharf differenziert, sondern nur durch verschieden hohen Anteil der oben genannten Arten am Gesamtbestand unterschieden und durch alle Uebergänge miteinander verbunden. Insbesondere hat keine dieser Arten eine so überlegen hohe Stetigkeit gegenüber den ärmeren Varianten, daß sie als gute Differentialart zu werten wäre. Als Grundlage für eine durchgreifende systematische Einteilung der zahlreichen Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* — etwa in eine „staudenreiche Gruppe“, der außer den hier genannten Varianten und Subvarianten u. a. das *Qu.-C. corydaletosum*, das *Qu.-C. filipenduletosum*, das *Qu.-C. primuletosum* und die mitteldeutsche Variante des *Qu.-C. typicum* zuzurechnen wären, und in eine „staudenarme Gruppe“, der neben anderen das *Qu.-C. luzuletosum* und die nordwestdeutsche Variante des *Qu.-C. typicum* angehören würde (vgl. zu allem Tüxen 1937) — sind diese Arten daher weniger geeignet als die Differentialarten der feuchten gegenüber der trockenen Subassoziationsgruppe der *Querceto-Carpineten*.

Das *Querceto-Carpinetum stachyetosum* kommt verhältnismäßig häufig in seiner staudenreichen Ausbildung vor, die typische und die *Elymus*-Variante des *Qu.-C. asperuletosum* etwas seltener, während die *Dryopteris*-Variante in der Regel nur in der verarmten Subvariante anzutreffen ist. Auch den vier Aufnahmen, die in Tab. 1 zur staudenreichen Subvariante der letzteren vereinigt sind, fehlen viele anspruchsvolle Arten.

6. *Querceto roboris-Betuletum molinietosum* und
Querceto sessiliflorae-Betuletum molinietosum.

Den verschiedenen Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* stehen die *Querceto-Betuleten* fremd gegenüber. Außer der Eiche haben beide nur wenige Arten gemein (vgl. Tab. 1!). Auch physiognomisch setzen sich die Eichen-Birkenwälder deutlich von den Eichen-Hainbuchenwäldern ab: die Eiche hat

schlechteren Wuchs und geringere Höhe, die wenigen Sträucher — *Betula*, *Populus tremula*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia* und *Lonicera periclymenum* — drängen sich nur an Lichtungen und sind nur schütter belaubt (Abb. 6 u. 7). In der Krautschicht herrschen sommergrüne Stauden neben zahlreichen immergrünen Moosen und hier und dort stärker hervortretenden Zwergsträuchern.

Die beiden feuchten Subassoziationen des *Querceto-Betuletum* sind durch *Molinia coerulea*, *Betula pubescens* und andere, an feuchten Standorten verbreitete Arten vor den typischen Eichen-Birkenwäldern ausgezeichnet. Das *Querceto roboris* - *Betuletum molinietosum*, der feuchte Eichen-Birkenwald der Ebene, ist im Bereich der Altmoräne in Norddeutschland (Tüxen 1937, sonst bisher nicht von den trockenen *Querceto-Betuleten* gesondert beschrieben), Holland (Meijer-Drees 1936) und — nach Tüxens und eigenen Beobachtungen — bis nach Dänemark hinein verbreitet, fehlt dagegen dem Jungmoränengebiet fast vollständig. Durch extensive Holz- und Viehwirtschaft vergangener Jahrhunderte wurde dieser Wald vielerorts zur feuchten *Calluna*-Heide (*Calluneto-Genistetum molinietosum*, Tüxen 1937, S. 119) degradiert. Ungestörte Eichenbestände sind heute selten; an ihre Stelle treten Kiefern- und Fichtenkulturen, mit denen auch größenteils die Heiden aufgeforstet wurden. Ohne Zutun des Menschen führt aber deren Wiederbewaldung über eine Birkenphase zum Eichenwald.

Auf den Sandsteinböden des Hügellandes wird der Stieleichen-Birkenwald durch das *Querceto sessiliflorae* - *Betuletum molinietosum* abgelöst, in welchem die Traubeneiche herrscht und einige Arten hinzutreten, die dem feuchten Eichen-Birkenwald der Ebene fehlen, wie z. B. *Luzula nemorosa*, *Oxalis acetosella*, *Convallaria majalis*. Ueber seine Verbreitung ist bisher wenig bekannt; nach unseren Beobachtungen kommt er in Nordostdeutschland und in ganz Mitteldeutschland in ähnlicher Zusammensetzung vor.

II. Phänologische Uebersicht.

Eine Vorstellung von der jahreszeitlichen Veränderung des Waldbildes in den verschiedenen Gesellschaften mag die angefügte phänologische Uebersicht (Abb. 8) vermitteln. Sie läßt bereits das ökologische Verhalten vieler Arten verständlicher erscheinen.

Während Sträucher und Bäume noch lange winterlich kahl stehen, regt sich am Boden der Eichen-Hainbuchenwälder schon Ende Februar neues Leben. Als erste erscheinen die Frühlingsgeophyten, die in wenigen Wochen einen üppigen, mit weißen und gelben Sternen oder roten und weißen Blütentrauben übersäten Teppich wirken. Mit hellem Grün und weniger auffälligen Blüten treten im April immer mehr Gräser und Stauden hinzu, die bald das ganze Bild beherrschen.

Gleichzeitig breitet sich ein dichter und dichter werdender grüner Schleier über Strauchwerk und Bäume des Unterholzes, und Anfang Mai knospen auch Buche, Eiche und Esche. Einen Monat später ist ein vielschichtiges Laubdach entfaltet, das nur noch wenig Licht auf den Boden dringen läßt (vgl. Abb. 3). Schnell schwinden nun die Frühlingsblumen dahin, und das Waldbild ändert sich fortan weniger rasch und auffällig. Nur einzelne kräftige Blütenfarben, wie das Violettblau der Glockenblumen und das satte Gelb von *Crepis paludosa*, beleben da und dort das vielgestaltige Blattwerk der Kraut-



schicht. Zahlreiche Arten, welche die feuchten Eichen-Hainbuchenwälder bevorzugen (vgl. S. 10), erreichen erst im Juli und August den Höhepunkt ihrer Entwicklung.

Zur Zeit des Laubfalles im Herbst schließen auch die meisten Arten der Krautschicht ihre Vegetationsperiode ab. Nur wenige Arten überdauern die kalte Jahreszeit mit lebenden Blättern. Sobald Schnee den Boden bedeckt, ist auch von diesen nicht mehr zu sehen als einzelne dürre Stengel und Halme (Abb. 5).



Abb. 6. Feuchter Eichen-Birkenwald (*Querceto roboris-Betuletum molinietosum*) im Frühjahr. Während sich am Boden der Eichen-Hainbuchen-Wälder ein dichter Blütenteppich ausbreitet, sind hier nur verblichene Reste von *Eupteris* und *Molinia* zu erkennen; *Betula pubescens* in der Strauchschicht steht im ersten Grün. („Bockmer Holz“ s. Hannover, Probefläche 22, Ende April 1937.)

Gegen die artenreichen, wechselvollen Eichen-Hainbuchenwälder wirken die Eichen-Birkenwälder eintönig: während in jenen schon die Frühlingsflora in voller Blüte steht, erscheint in diesen neben dunklen Moospolstern zaghaft das erste frische Blattgrün (Abb. 6), in das nur *Trientalis*, *Convallaria*, *Majanthemum*, *Melampyrum pratense* und einige *Hieracien* bescheidene weiße und gelbe Blüten einstreuen. Im Laufe des Sommers wird aber der Boden fast lückenlos von Gräsern, Zwergsträuchern und Kräutern überkleidet, und hohe Wedel des Adlerfarnes schließen sich an lichtereren Stellen zu Dickichten (Abb. 7). Während des Winters bleiben außer den zahlreichen Moosen auch in den Eichen-Birkenwäldern nur wenige, im Verhältnis zur Gesamtartenzahl allerdings mehr Arten beblättert als in den

Eichen-Hainbuchenwäldern (neben den in Abb. 8 aufgeführten Arten z. B. *Polypodium vulgare*, *Blechnum spicant*, *Vaccinium vitis idaea*, *Calluna*, *Ilex* und *Juniperus*; auch die assimilierenden Stengel von *Vaccinium myrtillus* sind hier zu nennen).

III. Bodenprofile.

Mit Ausnahme des Farn-Buchenmischwaldes stocken alle in dieser Arbeit behandelten Gesellschaften auf „mineralischen Naßböden“, d. h. auf



Abb. 7. Aufbau des feuchten Eichen-Birkenwaldes im Hochsommer: lichte Eichenkronen (*Quercus sessiliflora*), schütterte Strauchschicht (*Frangula alnus*), dichter Adlerfarnhorst und geschlossene Bodendecke von *Vaccinium myrtillus* (im Schatten rechts) und steriler *Molinia*. („Hämelerwald“, nahe Probefläche 14, Mitte Sept. 1937.)

Böden, die an einem Gleichhorizont (G) in geringerer oder größerer Tiefe die Einwirkung von Grundwasser oder zeitweise gestautem Bodenwasser erkennen lassen („Grundwasserglei“ oder „grundfeuchter Glei“ nach Krauß und Härtel 1935).

Dieser Horizont fällt im Profil durch scharf begrenzte, unregelmäßig gestaltete, leuchtend rostbraune Flecken oder Streifen von dreiwertigem Eisenoxydhydrat auf, das sich neben anderen Stoffen im Schwankungsbereich des Boden- oder Grundwassers absetzt (Blanck, Bd. 4, S. 176, Bülow 1936, Mückenhausen 1934, 1936, Stremme 1936, Laatsch 1938). Die Grundfarbe des Gleichhorizontes, ein mit zunehmender Bodentiefe

und mit steigendem Wasserspiegel intensiver werdendes Graugrün, rührt von reduzierten Eisenverbindungen her und deutet an, daß der Zutritt der Luft zeitweise gehemmt ist. Besonders in tonigen Böden ist der Gleihorizont sehr dicht gelagert und wird daher bei der Bonitierung des Ackerbodens auch als wertmindernd angesehen (vgl. bes. Mückenhausen 1934).

Ueber diesen vorwiegend mineralischen Unterboden lagert sich ein dicht durchwurzelter, durch hohen Humusgehalt mehr oder weniger dunkel gefärbter Oberboden (A-Horizont), der nicht mehr oder nur während kurzer Zeit vom Wasserspiegel erreicht wird. Er steht daher mehr oder weniger stark unter dem bodenbildenden Einfluß des Sickerwassers.

Die Bodenprofile der verschiedenen Assoziationen, Subassoziationen und Varianten unterscheiden sich nach allen bisherigen Beobachtungen weitgehend durch die Ausbildung und Mächtigkeit des Oberbodens, während der eigentliche Gleihorizont keine unterschiedlichen Merkmale aufweist.

1. Die Böden der feuchten Eichen-Hainbuchenwälder.

Unter den Eichen-Hainbuchenwäldern mit Ausnahme des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* weist der A-Horizont typische Eigenschaften der Braunerden auf: bräunliche Farbe, gute Krümelstruktur, mit der Tiefe allmählich abnehmenden Gehalt an mildem Humus, lebhafte Tätigkeit der Bodenorganismen und rasche, nahezu restlose Zersetzung der Streu im Laufe eines Jahres. Chemisch sind die braunen Waldböden gekennzeichnet durch vollständige Auswaschung der löslichen Alkalisalze und der Erdalkali-Karbonate, während eine Wanderung der Sesquioxide noch nicht eingetreten ist; Ton- und Humusgele sind mit Basen weitgehend absorbtiv gesättigt (vgl. bes. Geering 1935, Schmuziger 1935 und Laatsch 1938). An die Stelle des verlehnten Unterbodens (Laatsch 1938) bzw. des Einschwemmhorizontes (Stremme 1936) der typischen Braunerden tritt hier jedoch der Gleihorizont.

Die Böden der staudenarmen Varianten bzw. Subvarianten des *Querceto-Carpinetum stachyetosum* und *asperuletosum* weisen bereits Anzeichen einer podsoligen „Entartung“ auf: der A-Horizont ist schärfer gegliedert in einen oberen humusreichen, schwach gebleichten und in einen helleren, humusärmeren unteren Teil und ist weniger gut gekrümelt (Abb. 9). Die Streu wird nicht restlos zersetzt und bildet eine dünne, 1 bis 2 cm mächtige, mehr oder weniger verfilzte Humusauflage. Zum Gang des Bodenwasserspiegels und zur Tiefenlage des Gleihorizontes (vgl. S. 51) stehen die Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* offenbar in verschiedener, und zwar in folgender Beziehung:

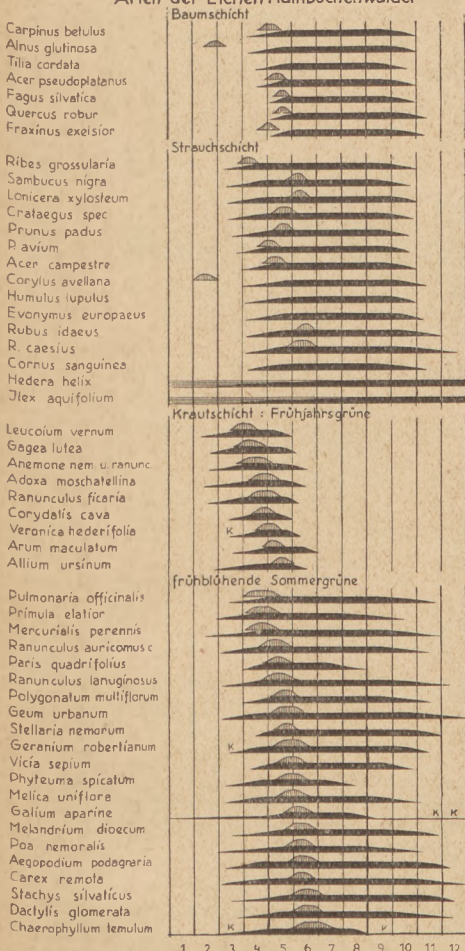
Im Boden des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* findet man den Grundwasserspiegel im Frühjahr häufig nahe unter der Oberfläche. Der braunschwarze, stark humose, grob gekrümelte A-Horizont erinnert bereits an den dunklen Torfboden („organischen Naßboden“) des Erlenbruchwaldes, hat aber durchgehend mineralische Bestandteile. In der Regel ist er nicht mächtiger als 20 cm und im unteren Teil mit Rostflecken durchsetzt (Abb. 9 u. 10).

Auch das *Querceto-Carpinetum stachyetosum* bevorzugt eigentliche

Grundwasserböden. Den Wasserspiegel sieht man aber selten höher als 25 cm unter der Oberfläche. Wohl infolge der besseren Zersetzungsbedingungen ist der 20 bis 25 cm mächtige A-Horizont humusärmer und heller braun gefärbt.

Das Bodenprofil der typischen Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* bildet den Uebergang von dem des *Querceto-Carpinetum stachyetosum* zu dem der *Elymus*-Variante des ersteren (vgl. Abb. 9). Die *Elymus*-Variante

Arten der Eichen-Hainbuchenwälder

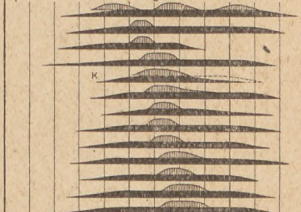


Lamium maculatum
Scrophularia nodosa
Crepis paludosa
Urtica dioeca
Impatiens noli tangere
Campanula trachelium
C. latifolia
Elymus europaeus
Filipendula ulmaria
Festuca gigantea
Circaea lutetiana
Brachypodium sylvaticum
Galium silvaticum

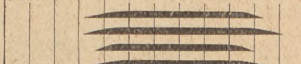
Athyrium filix femina
Dryopteris filix mas
D. Linnaeana
D. austriaca filifolia

Anemone hepatica
Luzula pilosa
Oxalis acetosella
Potentilla sterilis
Viola silv. u. Riviniana
Glechoma hederaceum
Lamium galeobdolon
Carex silvatica
Stellaria holostea
Veronica montana
Asperula odorata
Sanicula europaea
Milium effusum
Deschampsia caespitosa

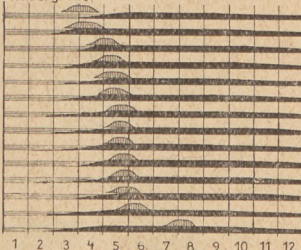
spätblühende Sommergrüne



Farne



Wintergrüne



Arten der Eichen-Birkenwälder

Baumschicht

- Betula pendula u. pubesc.*
- Quercus robur u. sess.*

Strauchschicht

- Lonicera periclymenum*
- Sorbus aucuparia*
- Frangula alnus*

Krautschicht : Sommergrüne

- Vaccinium myrtillus*
- Trientalis europaea*
- Convallaria majalis*
- Melampyrum pratense*
- Holcus mollis*
- Molinia coerulea*
- Euphrasia squillina*

Wintergrüne

- Carex pilulifera*
- Galium saxatile*
- Luzula nemorosa*
- Deschampsia flexuosa*
- Dryopteris austro-spinul.*

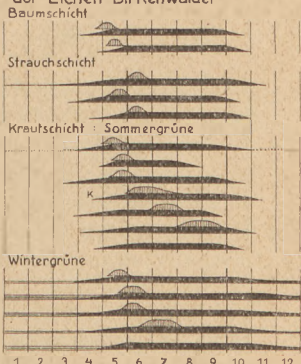


Abb. 8. Jährliche Blattentwicklung und Blütezeit in den *Querceto-Carpineten* und *Querceto-Betuleten*. (Senkrecht schraffiert: Blüte; schwarz: grüne Blattmasse des Beobachtungsjahres; waagrecht schraffiert: winterüberdauernde Blätter des Vorjahres; punktiert: assimilierende Stengel; K: massenhaftes Auftreten von Keimlingen; Breite der Balken: Verhältnis zum vollentwickelten Zustand im Durchschnitt aller Beobachtungen in 14 Beständen während des Jahres 1937. *Tilia cordata*, *Humulus*, *Evonymus*, *Cornus sanguinea*, *Hedera* und *Ilex* wurden in den Beständen nicht blühend beobachtet. *Impatiens* vergilbte auf den feuchteren Böden Nr. 3, 11 und 12 (gestrichelte Linie) später als auf den trockneren Böden Nr. 2 und 8.)

selbst findet sich selten auf echten Grundwasserböden, umso häufiger aber auf Böden, in denen Sickerwasser sich zeitweise über undurchlässigen Schichten staut und zur Glei-Bildung Anlaß gibt. Daher kommt dieser Wald recht häufig auch auf Hängen und Kuppen vor. Im allgemeinen ist der A-Horizont mächtiger als beim *Qu.-C. stachyetosum* (Abb. 9); er geht nicht wie bei diesem unmittelbar in den typischen Gleihorizont über. Vielmehr schaltet sich zwischen beide ein kennzeichnender, 20—40 cm mächtiger Uebergangshorizont ein, der

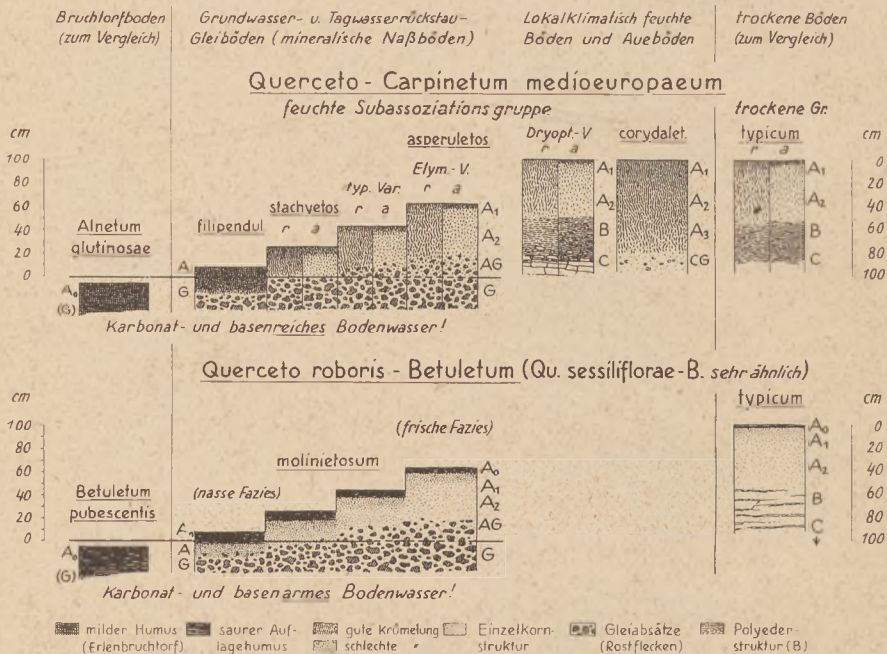


Abb. 9. Oben: Bodenprofile der verschiedenen feuchten *Querceto-Carpineten* und des Erlenbruchwaldes im Verhältnis zum Grundwasserstand im März und April 1937; das Bodenprofil des trockenen *Qu.-C. typicum* ist ähnlich aufgebaut wie das der *Dryopteris*-Variante des *Qu.-C. asperuletosum*.

Unten: Bodenprofile der feuchten *Querceto-Betuleteten*, des Birkenbruchwaldes und des trockenen Eichen-Birkenwaldes. (Horizontmächtigkeiten nach Mittelwerten aus Abb. 10; höherer oder geringerer Humusgehalt des Oberbodens durch Dichte der Signaturen angedeutet.)

grob gekrümelt, noch sichtbar humushaltig und dicht von Baumwurzeln durchzogen ist, andererseits aber typische Rostfleckung aufweist, und den ich mit „AG“ bezeichne (Abb. 9).

Von der Bodenart ist sowohl der nasse als auch der typische feuchte Eichen-Hainbuchenwald weitgehend unabhängig. Beide finden sich auf reinen Sandböden wie auf schweren Tonen und allen Zwischenstufen der Korngrößenzusammensetzung. Die drei Varianten des feuchten Buchen-Mischwaldes scheinen dagegen an mehr oder weniger silikatreiche, lehmige Böden gebunden zu sein; stets ist ein gewisser Gehalt an mineralischen Kolloiden — zumindest im Unterboden — spürbar.

Als einziger aus der Gruppe der feuchten *Querceto-Carpineten* stockt der Farn-Buchenmischwald nicht auf Gleiböden, sondern auf einer mehr als 50 cm mächtigen Lößdecke über durchlässigem Kalk- oder Sandgestein. Diese ist mehr oder weniger deutlich in einen 40–70 cm mächtigen, lockeren, humosen Oberboden und einen festeren, braunen, kompakten Unterboden (B, vgl. Abb. 9) gegliedert, mithin ein typischer brauner Waldboden und dem Bodenprofil des trockenen *Querceto-Carpinetum typicum* sehr ähnlich (vgl. Diemont 1938). Glei-Bildungen finden sich höchstens stellenweise an der Obergrenze des B-Horizontes.

Das Bodenprofil des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* weicht von den bisher besprochenen grundsätzlich ab. In den Flußauen wird es aus schlickreichen alluvialen Absätzen gebildet, auf denen der Eichen-Auenwald gedeihen

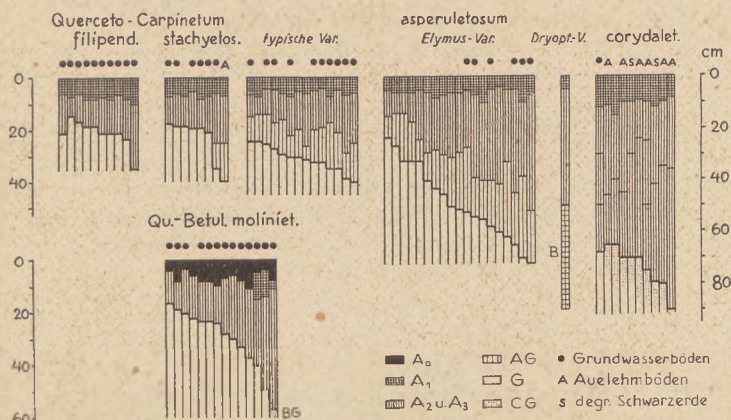


Abb. 10. Mächtigkeit der wichtigen Bodenhorizonte bei einzelnen genau aufgemessenen Profilen.

kann, sobald sie sich über das Niveau der regelmäßigen Ueberschwemmungen erheben (Siegrist 1914). Die oberen Bodenschichten werden in der Regel nur während der kurzen Zeit des Frühjahrshochwassers durchtränkt; ein Glei kann daher erst in 60–150 cm Tiefe entstehen und ist meistens nur durch spärliche kleine Rostflecken angedeutet. Die klimatische Bodenbildung steht in den Anfängen und hat im Profil noch keine sichtbaren Spuren hinterlassen. An diese Auelehmböden ist das *Qu.-C. corydaletosum* jedoch nicht gebunden. Am Rande und in Niederungen der Schwarzerdegebiete nördlich des Harzes und um Hildesheim findet man es auch häufig auf degradiertem Schwarzerde (Stremme 1936, Laatsch 1938 u. a.) über gleiartigem Untergrund. Im Frühjahr sind diese Böden stark durchfeuchtet, im Sommer dagegen verhältnismäßig trocken. Gemeinsam ist beiden Bodentypen ein 50–100 cm mächtiger, tiefgründig humoser, gut gekrümelter, offenbar sehr kolloid- und basenreicher A-Horizont (Abb. 9).

2. Die Böden der feuchten Eichen-Birkenwälder.

Der floristische Gegensatz der Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwälder kommt auch in den Bodenprofilen zum Ausdruck. Allerdings ist er

gerade bei den mineralischen Naßböden weniger augenfällig, weil der Gleihorizont unter dem gleichwirkenden Einfluß des Grundwassers bei allen Gesellschaften morphologisch sehr ähnlich ausgebildet ist. Wesentliche Unterschiede können sich daher nur in der Beschaffenheit des A-Horizontes ausprägen. Auch diese sind nur bei einiger Uebung mit Sicherheit zu erkennen.

Eine 5—10 cm mächtige, dunkle, verfilzte *Rohhumusdecke* (A_0) scharf gegen den darunterliegenden grauen, humosen, aber nicht gekrümelten und mit zahlreichen bleichen Quarzkörnern durchsetzten mineralischen A_2 -Horizont begrenzt, kennzeichnen den Boden der feuchten Eichen-Birkenwälder als *podsolartige* Bildung („gebleichten mineralischen Naßboden“ nach *Stremme* 1936). Als solche ist sie an kalkarme oder kalkfreie, vorwiegend quarzige Gesteine gebunden. Dementsprechend findet man die feuchten Eichen-Birkenwälder auch meist auf Sanden oder Sandsteinen mit geringem Silikatgehalt und auf tonhaltigen Bodenarten nur dann, wenn diese stark entbast sind.

Der Auflagehumus gibt sich schon durch seine dichte Lagerung und im feuchten Zustand schmierige Beschaffenheit als feindisperser Wasserstoffhumus (vgl. *Schmuziger* 1935, *Laatsch* 1938) zu erkennen, der zur Schutzwirkung und zum Transport der Sesquioxide des Eisens und Aluminiums befähigt ist. An Stelle eines Einschwemmhorizontes (B) nimmt wiederum der Gleihorizont die aus dem Oberboden ausgewaschenen Stoffe auf. In der Regel ist nicht nur der A-Horizont, sondern auch der obere, selten vom Grundwasser durchfeuchtete Teil des Gleihorizontes durch den Einfluß der mit sauren Solen beladenen Bodenlösung in seiner Grundfarbe gebleicht ¹⁾.

In der Mächtigkeit des A-Horizontes und in der Tiefenlage des Gleihorizontes unterscheiden sich die Bodenprofile der Eichen-Birkenwälder von denen der Eichen-Hainbuchenwälder nicht durchgehend. Wie Abb. 9 und 10 veranschaulichen, lassen sie sich ebenfalls in eine Reihe ordnen von Anklängen an organische Naßböden über mineralische Grundwasserböden und nasse Waldböden zu Anklängen an Böden, die nur im Einflußbereich des Sickerwassers entstanden sind. Entsprechend der verschiedenen Lage des Bodenwasserspiegels nimmt in dieser Reihe die Mächtigkeit der Rohhumusdecke, der Humusgehalt des A-Horizontes und, anscheinend von diesem abhängig, auch die Mächtigkeit der Bleichzone schrittweise ab. An den Anfang der Reihe läßt sich der Torfboden des Birkenbruchwaldes (*Betuletum pubescentis*, *Tüxen* 1937, S. 136) stellen, an ihr Ende der durch einen gebankten B-Horizont (*Tüxen* 1930, 1933) ausgezeichnete Boden des trockenen Eichen-Birkenwaldes.

Das Ergebnis der wenigen Feldbeobachtungen, welche im Rahmen dieser Arbeit über den Zusammenhang zwischen den einzelnen Waldgesellschaften und bestimmten Eigenschaften des Bodenprofils angestellt werden konnten, läßt sich in folgender Weise zusammenfassen: Durchgehend in bestimmten Merkmalen gegeneinander abgesetzt erscheinen nur die Böden der beiden untersuchten Assoziationen, des *Querceto-Carpinetum* und *Querceto-Betuletum*. Sie unterscheiden sich bereits äußerlich sichtbar in der Beschaffenheit des A-Horizontes, namentlich in der Natur des Humus. Der Gleihorizont zeigt dagegen keine

¹⁾ Auch die „gerbsaure Bleichung“ (*Laatsch* 1937) durch Eichenwurzeln findet offenbar vorwiegend in den an sich sauren Böden statt und konnte von mir im Bodenprofil der Eichen-Hainbuchenwälder nicht beobachtet werden.

charakteristischen Unterschiede, und die Mächtigkeit des A-Horizontes variiert in beiden Assoziationen innerhalb großer, vermutlich etwa gleich weiter Grenzen (vgl. Abb. 10).

Auch einige kleinere Einheiten des *Querceto-Carpinetum* dürften bei Vermehrung des Beobachtungsmaterials vor den übrigen durch bestimmte Bodenmerkmale ausgezeichnet bleiben: Die *Dryopteris*-Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* — wenn man von der trockenen Subassoziationsgruppe absieht — durch einen B-Horizont, das *Querceto-Carpinetum corydaletosum* durch einen mächtigen und dabei tiefgründig humosen A-Horizont.

Für die Profile der übrigen feuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* scheint zwar jeweils eine mittlere Mächtigkeit des A-Horizontes typisch zu sein, doch greifen die Grenzen, wie schon die wenigen Beispiele in Abb. 10 andeuten, recht weit übereinander. Die Ursache hierfür ist wahrscheinlich in erster Linie in der Verschiedenheit der Bodenarten der untersuchten Profile zu suchen. Vergleicht man z. B. die echten Grundwasserböden, in welchen erfahrungsgemäß der Einfluß der Bodenart zurücktritt, miteinander, so werden die Unterschiede zwischen dem feuchten Buchen-Mischwald und den buchenärmeren Subassoziationen bereits wesentlich schärfer. Bei gleicher Bodenart, namentlich bei sandigen Böden, sind nach meinen Beobachtungen die einzelnen Profile ebenfalls besser gegeneinander abgesetzt. Auf kleinem Raume, wo häufig alle übrigen Faktoren mehr oder weniger gleich bleiben und nur die Beziehung zum Grundwasser und damit zur Tiefenlage des Gleichhorizontes wechselt, sind die einzelnen Subassoziationen sogar in der Regel scharf in der Mächtigkeit des A-Horizontes unterschieden (z. B. im Hämelerwald bei Peine).

In vielen Fällen der Praxis dürften sich also doch die Bodenprofile der untersuchten Gesellschaften eindeutig unterscheiden lassen. Entsprechend den verhältnismäßig geringen floristischen Unterschieden der Subassoziationen und Varianten und bei der Vielfalt der möglichen Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Bodeneigenschaften und Faktoren ist allerdings kaum zu erwarten, daß sich immer dieselben Merkmale im ganzen Verbreitungsgebiet der Gesellschaften als brauchbar erweisen. Wie weit die von T ü x e n wiederholt ausgesprochene Regel, daß jede Gesellschaft durch Besonderheiten des Bodenprofils ausgezeichnet sei, gerade für die niederen Einheiten des soziologischen Systems gültig ist, werden also erst umfangreiche, über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehende statistische Untersuchungen klären können.

C. Gang der quantitativen Untersuchung der Standortsfaktoren.

I. Vorüberlegung: Die ausschlaggebenden Außenfaktoren.

Da der Oekologe aus der Vielzahl von Faktoren, welche an einem Standort wirksam sind, immer nur wenige für eine quantitative Untersuchung herausgreifen kann, wird er um so tiefer in die Zusammenhänge zwischen Pflanzengesellschaft und Standort eindringen, je mehr es ihm dabei gelingt, seine Messungen auf die ausschlaggebenden Faktoren abzustellen. An Hand der umfangreichen forstökologischen Literatur läßt sich kein allgemeingültiges Bild von

diesen Faktoren entwerfen. Von Fall zu Fall treten groß- oder lokalklimatische Bedingungen, verschiedenste physikalische oder chemische Bodeneigenschaften oder menschliche Einflüsse stärker hervor. Ihr Verhältnis und Zusammenspiel für die zu untersuchenden Waldgesellschaften zu ergründen, helfen uns aber bereits weitgehend die einfachen Mittel der Beobachtung.

1. Allgemein wirkende Faktoren.

Da die verschiedenen Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* wie des *Querceto-Betuletum* nicht selten unmittelbar nebeneinander auf nahezu ebenem Gelände anzutreffen sind und auch in ihrer Gesamtverbreitung recht gut übereinstimmen, dürfen wir zwei umfangreiche Faktorenkomplexe von vornherein als auf sie gleichmäßig wirkend ansehen: die Florensgeschichte und das Großklima. Besonderen klimatischen Verhältnissen scheint nur der auf schattige Berghänge beschränkte Farn-Buchen-Mischwald seine Eigenart zu verdanken. Für die übrigen untersuchten Gesellschaften begrenzt das Klima nur allgemein die Artenauswahl, aus der sie sich zusammensetzen können, entscheidet aber nicht über die Verteilung der Arten auf die einzelnen Assoziationen und Subassoziationen.

Auch bestimmte menschliche Eingriffe sind dafür nicht durchgehend verantwortlich zu machen, obwohl sie das natürliche Waldbild in mannigfacher Weise umgestaltet haben. Denn die charakteristische Zusammensetzung jeder dieser Gesellschaften bleibt unabhängig davon zu erkennen, ob sie als Hudewald und Bauerngehölz ausgenutzt oder als Hochwald gepflegt wurde. Nicht selten vereint sogar ein und dasselbe Jagen oder derselbe Hudebezirk mehrere Gesellschaften mit ihren charakteristischen Arten und ihren typischen Bodenprofilen, ohne daß eine gleichmäßige Bewirtschaftung ihre Unterschiede ausgeglichen hätte. Selbst der Anbau standortfremder Nadelhölzer, dessen Wirkungen in dieser Arbeit nicht studiert werden sollen, vermag sie — wie die Erfahrungen bei der pflanzensoziologischen Kartierung erwiesen — nicht gänzlich zu verwischen.

2. Wasserhaushalt des Bodens.

Schon der flüchtige Beobachter wird die entscheidenden Ursachen für die Verschiedenheiten unserer Gesellschaften in erster Linie in Eigenschaften des Bodens suchen. Diese allein können auf kleinem Raum so sehr wechseln, wie es dem bunten Mosaik dieser Waldgesellschaften in der Natur entspricht. Welche Bodeneigenschaften im besonderen für die Zusammensetzung unserer Gesellschaften ausschlaggebend sind, erfahren wir vor allem durch das Studium der Bodenprofile und durch die Ansprüche einzelner Arten, wie sie aus dem Schrifttum (vgl. bes. Mevius 1931) und aus vergleichenden Beobachtungen im Gelände bekannt sind.

Da in allen Gesellschaften „feuchtigkeitsliebende“ Arten auftreten und an den Bodenprofilen mit Ausnahme des Farn-Buchen-Mischwaldes Spuren des Grund- oder Bodenwassers in verschiedener Tiefe auffallen, liegt es nahe anzunehmen, daß sie sich im Wasserhaushalt des Bodens nicht nur von allen Waldgesellschaften trockenerer und nasserer Böden wesentlich unterscheiden, sondern auch gegeneinander absetzen. Die jahreszeitlichen Extreme der Bodenfeuchtigkeit im Frühjahr und Spätsommer wirken sich offenbar in ungleicher Weise auf ihren Artenbestand aus:

Mit der Dauer und Höhe des Wasserüberschusses im Frühjahr, der die Bodendurchlüftung hemmt und gleibildend wirkt, ist insbesondere das Vorkommen der Buche innerhalb der feuchten *Querceto-Carpineten* in Verbindung zu bringen. Bekanntlich meidet sie nasse Böden (Schoenichen 1933, Rubner 1934, Dengler 1935, Hesmer 1937 u. a.) und tritt auch in unserer Reihe erst bei bestimmter Glei-Tiefe auf (vgl. Abb. 20).

Sehr augenfällig wirkt der Frühjahrswasserstand in einigen Auewäldern (Gümmer Holz a. d. Leine, Holzmühle westl. Eldagsen) als begrenzender Faktor: *Allium ursinum*, *Corydalis*, *Leucoium* und *Gagea* bezeichnen hier scharf die gewöhnliche Hochwassergrenze, die sie nur mit einzelnen kümmernden Vorposten nach unten hin überschreiten (Abb. 2). Andererseits verlangen diese Arten offenbar auch eine gewisse Mindestfeuchtigkeit (vgl. auch Schmucker und Drupe 1934) und machen, wenn auch in weniger geschlossener Front, an höher gelegenen, trockeneren Stellen desselben Auebodens halt.

Im Gegensatz dazu scheinen die Erle und die übrigen Differentialarten des „nassen Eichen-Hainbuchenwaldes“ nur auf Böden wettbewerbsfähig zu sein, die im Frühjahr längere Zeit vom Wasser durchtränkt sind.

Ueber das Gedeihen der „feuchtigkeitszeigenden“ Differentialarten der feuchten Gruppe der *Querceto-Carpineten* und der feuchten *Querceto-Betuleten* dürfte dagegen vor allem der sommerliche Wasserzustand des Bodens entscheiden, zumal diese Arten sich erst im Hochsommer voll entfalten (Abb. 8). Mit dem Frühjahrswasserstand und mit der Glei-Tiefe stehen sie in keinem eindeutigen Zusammenhang. Treffen wir sie doch in einzelnen Beständen derselben Subassoziation und auf gleichem Bodenprofil in verschiedener Zahl, ja auf Böden mit tiefliegendem Gleihorizont zuweilen zahlreicher als auf flachgründigen Naßböden.

Wenn wir nicht annehmen wollen, daß unsere „Feuchtigkeitszeiger“ eine entsprechend weite Amplitude haben, oder daß andere Faktoren ihr Vorhandensein oder Fehlen wesentlich mitbestimmen, so müssen wir aus diesem ihrem Verhalten schließen, daß der Wasserzustand des Bodens im Sommer nicht lediglich eine Funktion des Grundwasserganges und der Glei-Tiefe ist. Letzteres ist auch unter gleichen klimatischen Bedingungen sehr wahrscheinlich. Die in Trockenzeiten verfügbare Wassermenge muß z. B. außerdem mehr oder weniger stark abhängen von dem im Frühjahr gespeicherten Vorrat, von der Korngröße, der Struktur, dem Humusgehalt und dem Nachleitvermögen des Bodens und von der Pflanzendecke, die ihm Wasser entzieht, einen Teil der Niederschläge abfängt und ein eigenes Bestandesklima schafft. Da wohl kaum alle diese Faktoren in demselben Sinne und in gleichem Maße von der Lage des Gleihorizontes und dem Gang des Bodenwassers beeinflusst werden, müssen sich die Böden entsprechend verschieden verhalten.

Wie weit der Wasserhaushalt des Bodens nur mittelbar für die Glieder unserer Gesellschaften bedeutsam ist, läßt sich außer in den oben genannten Fällen schwer übersehen. Zu denken wäre vor allem an einen Einfluß auf die Nährsalzaufnahme der höheren Pflanzen und bestimmte Stoffwechselvorgänge der Bodenorganismen und damit auf die Bodenreaktion (Fehér u. a.) und den Stickstoffumsatz. Gerade im Hinblick auf *Urtica dioica*, die als Nitratpflanze bekannt ist (vgl. Olsen 1921), liegt die Vermutung nahe, daß unsere „Feuchtigkeitszeiger“ die feuchten Standorte zum Teil weniger wegen der günstigeren Wasserversorgung bevorzugen, als vielmehr wegen der u. U. erhöhten Nitrifikation. Außerdem könnte der Wassergehalt und der Grundwasserspiegel die Temperatur des Bodens, insbesondere seine Erwärmung im Frühjahr und Abkühlung im Winter beeinflussen. Schließlich kann sich je nach der

Lage des Wasserspiegels auch die Beschaffenheit des Grundwassers (s. S. 29) verschieden stark auswirken.

Zusammenfassend ist mithin zu erwarten, daß sich die floristischen Besonderheiten der Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* großenteils — sei es unmittelbar oder mittelbar — auf Unterschiede im Bodenwasserhaushalt zurückführen lassen. Ebenso erscheint das Verhältnis der feuchten *Querceto-Betuleten* zu den trockenen Eichen-Birkenwäldern einerseits, den Birkenbruchwäldern andererseits in erster Linie durch die Bodenfeuchtigkeit bestimmt (vgl. S. 24). Der einschneidende Gegensatz der *Querceto-Betuleten* und *Querceto-Carpineten* und die Sonderstellung der „staudenarmen“ Varianten und Subvarianten der letzteren wäre damit aber noch nicht geklärt. Denn diese Gruppen unterscheiden sich, wie schon S. 24 für die Assoziationen betont, weder in ihrer Beziehung zum Gleihorizont und zum Wasserspiegel im Boden, noch in ihrem Gehalt an „feuchtigkeitsliebenden“ Arten grundsätzlich voneinander.

3. Stoffhaushalt des Bodens.

Umso schärfer müssen sie sich aber im Stoffhaushalt ihrer Böden gegeneinander absetzen. Dafür sprechen wiederum die Bodenprofile: Braun- und Schwarzerden und Auelehme, wie wir sie unter den Eichen-Hainbuchenwäldern finden, sind in der Regel viel reicher an Nährstoffen und Basen und haben einen regeren Stoffumsatz als gebleichte und rostfarbene Waldböden, an die die Eichen-Birkenwälder gebunden erscheinen (Hartmann 1933/34, Schmuziger 1935 u. a.). Da wir von zahlreichen Arten genauer wissen, welche Bodeneigenschaften sie bevorzugen, können wir bereits einzelne Faktoren als wesentlich für die Zusammensetzung unserer Gesellschaft herausstellen:

Einige Arten der Eichen-Birkenwälder sind ausgesprochene Rohhumusbewohner (z. B. *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis idaea*, *Trientalis europaea*, *Deschampsia flexuosa*); viele kennzeichnende Arten der Eichen-Hainbuchenwälder finden sich dagegen ausschließlich auf Mullböden. Sei es unmittelbar oder mittelbar, hat also die Humusbeschaffenheit Einfluß auf den Artenbestand dieser Wälder (vgl. a. Hesselman 1926).

Entscheidender dürfte allerdings der von dieser weitgehend abhängige Stickstoffhaushalt, besonders die Nitrifikation des Bodens sein (Hesselman 1917, Olsen 1921, Lindquist 1931). Gelten doch die meisten Arten der *Querceto-Carpineten* als mehr oder weniger anspruchsvolle Nitratpflanzen, während nicht eine einzige Art der Eichen-Birkenwälder als solche bekannt ist. Nach Lindquist (1931) wird die Mykorrhizabildung bei *Deschampsia flexuosa* und bei *Dryopteris Linnaeana*, welch letztere fast nur in den staudenarmen Subvarianten der *Querceto-Carpineten* auftritt, durch starke Nitrifikation gehemmt; auch *Eupteris aquilina* degenerierte auf lebhafter nitrifizierenden Mullböden.

Ebenso große Bedeutung müssen wir der Bodenazidität zumessen, da die Arten der Eichen-Hainbuchenwälder nahezu sämtlich basische bis schwach saure Böden bevorzugen, während diejenigen der Eichen-Birkenwälder im stark sauren Bereich verbreitet sind. In den „staudenarmen“ Varianten und

Subvarianten ersterer überwiegen Arten mit großer Amplitude (vgl. bes. Lindquist 1931, Olsen 1921). Wie weit allerdings der Säuregrad des Bodens unmittelbar auf die höheren Pflanzen wirkt und wie weit nur mittelbar, indem er die Nitrifikation und andere biologische Vorgänge im Boden, die Humusbeschaffenheit und die Bodenstruktur beeinflusst, läßt sich ohne weiteres nicht abwägen (vgl. Mevius 1927).

Auch der Gasaustausch des Bodens könnte unter beiden Assoziationen verschieden verlaufen, insbesondere in den dichtgelagerten Böden der Eichen-Birkenwälder Kohlensäure in einem Maße angereichert werden, das auf die Wurzelatmung empfindlicher Pflanzen schädlich wirkt (Lundegårdh 1924, Clements, Linkola, Tiirikka 1936). Nach den Untersuchungen Romells (1922, 1932) wird dieser Faktor allerdings im allgemeinen überschätzt; im Einzelfalle wird sich auch nur schwer unterscheiden lassen, ob allein der behinderte Gasaustausch oder ob nicht schon die strukturbedingenden Faktoren selbst oder andere von diesen abhängige Bodeneigenschaften wirksam sind.

Obwohl erwiesen ist, daß auch der Kalkgehalt des Bodens selten als solcher, sondern meist durch seinen Einfluß auf Struktur und Säuregrad des Bodens eine Rolle spielt, wäre es schließlich denkbar, daß für das Vorkommen einzelner Arten der Gehalt an Ca^{++} wesentlich ist (Arrhenius 1926, Mevius 1937 u. a.). So haben z. B. *Mercurialis*, *Arum*, *Sanicula*, *Paris* und einige andere Arten bei uns durchaus auf Kalkböden ihr Optimum — wenn auch keine von ihnen ausschließlich auf solchen vorkommt; viele Arten der Eichen-Birkenwälder gelten dagegen als kalkfliehend (v. Linstow 1929).

Die übrigen Nährstoffe, namentlich Eisen und Schwefel, aber auch Phosphorsäure und Kalium (vgl. Valmari 1921, Ilvessalo 1923) sind nach den Erfahrungen der Waldbodenkunde selbst in schlechten Böden meist in ausreichender Menge enthalten.

Als gemeinsame Ursache für die eben genannten Gegensätze in den Bodeneigenschaften der Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwälder kommt nicht in allen Fällen die chemische und physikalische Beschaffenheit des Ausgangsgesteins in Frage. Zwar sind *Querceto-Betuleten* im allgemeinen auf quarzigen, *Querceto-Carpineten* auf silikatischen oder kalkreichen Gesteinen verbreitet (Tüxen und Diemont 1937). Doch finden wir das *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* und *stachyetosum* nicht selten auch auf reinen Sanden der älteren Vereisung (vgl. S. 22), das *Querceto-Betuletum molinietosum* dagegen hier und dort auf Löß oder tonigem Untergrund. Zuweilen kommen sogar feuchte Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwälder unweit von einander auf derselben, geologisch gleichalten Bodenart vor. Weder verschiedenes Klima (vgl. S. 26) noch ungleiche Feuchtigkeitsverhältnisse (vgl. S. 28) vermögen diese Tatsachen zu erklären.

Sie wird vielmehr nur verständlich, wenn wir annehmen, daß das Grundwasser chemisch verschieden beschaffen, „nährstoffreich“ und „nährstoffarm“ ist (vgl. Vincent 1870, Hartmann 1930, Tüxen mehrfach). Immer wieder kann man bei pflanzensoziologischen Geländeaufnahmen Beobachtungen machen, die diese Annahme bestätigen und zugleich vermuten lassen, daß namentlich der Karbonatgehalt des Wassers eine wichtige Rolle spielt. Aus Kalkgebieten kommende Wasserläufe und von kalkreichem

Untergrund gespeiste Grundwasserströme tragen z. B. mit ihrem Einflußbereich üppige Eichen-Hainbuchenwälder oft weit hinaus in eintönige sandige Eichen-Birkenwaldgebiete, Kiefernforsten oder feuchte Heiden (Hase, Vechte, Aller, Bäche des Mittelgebirgsvorlandes). Wenn wir im Karbonatgehalt des Wassers einen ausschlaggebenden Faktor sehen, verstehen wir auch, warum auf Niederungsböden im Gebiet der tiefgründig entkalkten Altmoränen vorwiegend Eichen-Birkenwälder und verwandte Pflanzengesellschaften, im kalkreichen Jungmoränengebiet dagegen fast ausschließlich Eichen-Hainbuchenwälder stocken.

Die Bewegung des Grundwassers, der vielfach große Bedeutung zugesprochen wird, dürfte dabei nur durch den Transport von Mineralstoffen (vgl. Hesselman 1917), nicht aber etwa dadurch wirksam sein, daß sie einen höheren Sauerstoffgehalt bedingte. Gibt es doch gut entwickelte staudenreiche Eichen-Hainbuchenwälder in völlig abflußlosen Senken (so besonders im Jungmoränengebiet und im Vorland der Mittelgebirge), feuchte Eichen-Birkenwälder dagegen an wasserzügigen, sicher gut durchlüfteten Hängen (z. B. an Hängen der Sandsteinberge und der altdiluvialen Endmoränen).

Die wesentlichen Züge im Aufbau der zu untersuchenden Gesellschaften erscheinen somit — innerhalb des durch Klima und Florenbestand gegebenen Rahmens — durch den Nährstoff- und Wasserhaushalt des Bodens festgelegt. Wie weit auch die Verteilung der Arten im einzelnen Bestand von diesen Faktoren abhängt, läßt sich nicht ohne weiteres übersehen.

4. Lichtgenuß.

Auf die Faziesbildung der Krautschicht hat der Lichtgenuß einen zumindest viel augenfälligeren Einfluß. Er beherrscht nicht nur die Abfolge der Aspekte im Frühjahr bis zur vollen Belaubung der Bäume, sondern auch das Mosaik der Arten im Sommer. Immer wieder sind es dieselben Arten, die wir an lichten Stellen üppig gedeihen, im tiefen Schatten aber verkümmern und anspruchsloseren das Feld räumen sehen.

Da die Baum- und Strauchschicht verschiedenartig aufgebaut ist, stehen die Bodenpflanzen allerdings auch in den einzelnen Gesellschaften unter verschiedenen lichtklimatischen Bedingungen. So sind z. B. alle *Querceto-Betuleten* weniger dicht belaubt als die *Querceto-Carpineten*. Lichtbedürftige, aber mehr oder weniger bodenvage Arten wie *Molinia coerulea* (Kotilainen 1928) und *Convallaria majalis* (Olsen 1921) könnten mithin die Eichen-Birkenwälder vor allem aus diesem Grunde bevorzugen. Eigenartige Lichtverhältnisse schafft besonders die Buche, wo immer sie als Baum zur Herrschaft gelangt. In ihrem gleichmäßigen Schatten sind offenbar einige buchenholde Ordnungscharakterarten und die Verbandscharakterarten des *Fagion* (Tab. 1) denen des *Fraxino-Carpinion* überlegen, vielleicht also gerade deshalb so weitgehend an die Buchenwälder gebunden.

Trotzdem dürfte der Lichtgenuß als solcher die floristischen Unterschiede der einzelnen Assoziationen nicht wesentlich beeinflussen. Bereitet doch z. B. auch fortdauernde künstliche Lockerung des Holzbestandes in den *Querceto-Carpineten* nicht den Arten der Eichen-Birkenwälder den Weg, sondern be-

günstigt nur lichtbedürftigere Arten der vorhandenen Gesellschaft. Andererseits werden zwar durch Unterbau des Eichen-Birkenwaldes mit schattenden Holzarten die bodenständigen Pflanzen verdrängt; doch kommen an ihrer Stelle keine Arten der Eichen-Hainbuchenwälder auf, und auch die *Fagion*-Arten folgen der Buche durchaus nicht etwa auf Sauerhumusböden, auf denen sie vielerorts in Reinbeständen angebaut wurde (vgl. Tüxen 1932, Vlieger 1937).

Für die Zusammensetzung unserer Gesellschaften bleiben also anscheinend immer in erster Linie die Bodenverhältnisse ausschlaggebend, während das Licht nur auf kleinem Raum unter den möglichen Arten ausgewählt. Wir können uns auch kaum vorstellen, daß durch die Lichtverteilung, die wie kein anderer Faktor in den Wäldern räumlich und zeitlich raschem Wechsel unterworfen ist, jene regelmäßigen und tiefgehenden floristischen Verschiedenheiten hervorgerufen werden sollten, die in der Uebersichtstabelle 1 zum Ausdruck kommen.

Ob die Zusammensetzung der zu untersuchenden Gesellschaften noch von anderen als den bisher genannten Standortsfaktoren beeinflusst wird, bleibt dahingestellt. Das Wesen der Bindung einzelner Arten an ihren Standort und an bestimmte Pflanzengesellschaften werden wir ohnehin erst dann ergründen, wenn ihre inneren Funktionen und die erblich bedingte Variationsbreite ihrer Ansprüche an die Umwelt und ihrer Konkurrenzkraft genau bekannt sein werden, wie es neuerdings Montfort (1937) am Beispiel der Gezeitenpflanzen eindringlich betont hat. Für so artenreiche und komplizierte Gebilde, wie es unsere Waldgesellschaften sind, liegt dieses Ziel noch in der Ferne. Vorerst können wir nur einzelne in ihrer Bedeutung erkannte Faktoren als Beispiele herausgreifen und versuchen, Beziehungen des Artenbestandes unserer Gesellschaften zu ihnen quantitativ zu fassen.

Hierbei erweist es sich als zweckmäßig, zunächst nicht die Ansprüche einzelner Arten gesondert zu studieren, sondern solche Arten, die sich in Hinsicht auf einen bestimmten Faktor (z. B. Bodensaukraft, Säuregrad) gleich oder ähnlich verhalten, oder solche, die in gewissen ökologisch wichtigen Wuchseigentümlichkeiten (z. B. Lebensform, Wurzeltiefe) übereinstimmen, zu Gruppen zusammenzufassen. Der Anteil dieser Gruppen an der Artenzahl der Krautschicht oder des Gesamtbestandes läßt sich leicht in Prozenten ausdrücken. Dieser „ökologische Gruppenwert“ (Tüxen u. Ellenberg 1937) stellt ein einfaches Mittel dar, kleine Verschiebungen im Aufbau der Gesellschaften auf entsprechende Veränderungen ökologischer Faktoren zahlenmäßig zu beziehen; er wurde in dieser Arbeit mehrfach angewandt.

II. Untersuchungsmethoden und Gründe ihrer Auswahl.

Ein idealer Arbeitsplan sollte alle im vorstehenden Abschnitt als wesentlich umrissenen Faktoren und ihr vielfältiges Ineinandergreifen berücksichtigen. Für die praktische Arbeit mußte ich mich jedoch auf die wichtigsten von ihnen und auf Methoden beschränken, die bei genügender Zuverlässigkeit gestatten, möglichst viele Einzelbestände jeder Gesellschaft nebeneinander zu untersuchen. Denn nur durch Vergleich mehrerer Bestände ist ja zu entscheiden, ob die Er-

gebnisse lediglich den jeweiligen Meßort oder ob sie allgemein den Standort einer Pflanzengesellschaft kennzeichnen.

Diese Forderung ist allerdings schwer zu erfüllen, weil fast alle Faktoren mehr oder weniger ausgeprägten jährlichen oder gar täglichen Schwankungen unterworfen sind. Einzelmessungen geben daher nur ein unsicheres Bild von ihrer Größe und führen über unsere bisherigen Beobachtungen kaum hinaus; erst durch regelmäßige, in kurzen Abständen wiederholte Untersuchungen können wir ihre Veränderlichkeit und ihre wichtigen Extreme erfassen. Um die Lebensbedingungen der bodenfeuchten Waldgesellschaften trotz dieser Schwierigkeiten möglichst vielseitig kennenzulernen, habe ich folgende Methoden ausgewählt:

1. Klimatische Faktoren.

Von der Untersuchung klimatischer Faktoren war nach S. 26 im einzelnen kein Aufschluß über die Eigenart der zu untersuchenden Gesellschaften zu erwarten. Ich habe daher nur die Luft- und Bodentemperatur laufend gemessen, letztere vor allem, um den Einfluß des Grundwassers auf den Wärmehaushalt des Bodens zu studieren. Die Bodentemperaturen interessierten außerdem im Hinblick auf phänologische Erscheinungen und auf die jahreszeitlichen Veränderungen der Bodenazidität.

Die Lufttemperatur wurde jeweils in 1,50 m Höhe über dem Boden mit einem Schleudermeter gemessen, die Temperatur in der Laubschicht und in 1, 5 und 10 cm Bodentiefe mit einfachen Glasthermometern, in 25 und 55 cm Tiefe mit metallgeschützten Einstechthermometern. Die Messungen erfolgten jeweils zur Zeit der Entnahme von Bodenproben (s. S. 33); sie konnten daher weder in allen Beständen kurz hintereinander, noch immer zu derselben Tageszeit ausgeführt werden.

Im Vergleich zum jährlichen Gang der Bodentemperatur und der Bodenfeuchtigkeit wurden tägliche Temperatur- und Niederschlagsdaten der Stationen Hannover, Stadthagen, Hildesheim, Lehrte und Braunschweig des Reichswetterdienstes¹⁾ herangezogen. Allgemeine Angaben über das Klima des Untersuchungsgebietes finden sich u. a. bei Hoffmeister (1930) und Ridder (1935).

Um den Farn-Buchenmischwald standörtlich vollständiger zu kennzeichnen, wären allerdings eingehendere Klimauntersuchungen erforderlich gewesen. Da aber zu erwarten war, daß sich die klimatischen Verhältnisse auch im Wärme- und Wasserhaushalt des Bodens ausprägten, und beide Gesellschaften außerdem nur am Rande meiner Arbeit behandelt werden sollten, habe ich in diesen Fällen keine besonderen meteorologischen Methoden angewandt.

2. Physikalische Eigenschaften und Wasserhaushalt des Bodens.

Die Korngrößenzusammensetzung des Bodens habe ich nicht quantitativ untersucht, da sie nach S. 22 und S. 29 nur von untergeordneter Bedeutung sein konnte, und ein Ueberblick auch ohne Apparate zu erlangen war.

Für die Beurteilung der Bodenfeuchtigkeit dienten laufende gewichtsmäßige Bestimmungen aus den verschiedenen Horizonten als Ausgangswerte. Da das spezifische Gewicht des Bodens von Horizont zu Horizont und von Ort zu Ort stark wechselt, bieten diese Werte jedoch als solche keine

¹⁾ Herr Reg.-Rat Dr. Hartmann-Hannover und Herr Dr. Suckstorf-Göttingen waren mir dabei in freundlicher Weise behilflich.

brauchbare Grundlage, um verschiedene Standorte miteinander zu vergleichen, sondern vermögen lediglich einen Begriff von den Feuchtigkeitsschwankungen in einer und derselben Schicht zu geben.

Volumenmäßigen Bestimmungen haftet dieser Mangel weniger an (vgl. bes. Kamlah 1932); sie gestatten außerdem, die im Wurzelraum vorhandenen Wassermengen und den Luftgehalt des Bodens zu beurteilen. Doch kennzeichnen auch sie nicht den Wasserzustand des Bodens eindeutig im Hinblick auf die Leistungsfähigkeit der Pflanzenwurzeln. Dazu bedarf es vielmehr laufender Messungen der Bodensaugkraft und des Nachleitvermögens, die allein einen einwandfreien Vergleich des physiologischen Wasserzustandes verschiedener Böden ermöglichen. Da sie jedoch umständliche Vorsichtsmaßnahmen erfordern, eignen sie sich nicht so gut für die Untersuchung einer großen Zahl von Proben. Ich habe daher im Laboratorium für jeden Bodenhorizont das Verhältnis von Wassergehalt und Saugkraft ermittelt und graphisch dargestellt, und die laufenden gewichtsmäßigen Feuchtigkeitszahlen danach auf Saugkräfte umgerechnet. Stichproben ergaben eine gute Übereinstimmung mit unmittelbar gemessenen Saugkraftwerten. Bestimmungen des Nachleitvermögens konnten hingegen leider nicht ausgeführt werden.

Für die Wassergehaltsbestimmungen entnahm ich im Abstand von 6 bis 14 Tagen Mischproben aus festgelegten Tiefen (s. S. 38 ff.) von den Wänden einer Grube oder — bei genügend weichem Boden — mit dem „Standard“-Schnellbohrer¹⁾. Die Probegrube wurde jedesmal im Abstand von $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ m von der vorhergehenden angelegt, um eine Störung von dorthin zu vermeiden, und in der natürlichen Schichtfolge wieder dicht aufgefüllt. Tunlichst hielt ich mich dabei innerhalb derselben Fazies der Bodenvegetation und unter gleichmäßig dichtetm Laubdach, Lichtungen ebenso meidend wie die Nähe von Baumstämmen. Auf diese Weise waren örtliche Schwankungen des Wassergehaltes, die nach Aaltonen (1920), Halden (1932) u. a. im Walde sehr beträchtlich sein können, weitgehend ausgeschlossen. (12 Proben, gleichzeitig im Abstand der laufenden entnommen, ergaben z. B. Werte zwischen 18,3 und 20,2% bei einem Mittel von 19,3 % und Jahresextremen von 21,9 und 9,9 % in demselben Horizont.) Die Proben wurden in erprobt dichtschießenden Aluminium-Schraubdosen transportiert und je 50 g nach Entfernen größerer Wurzeln und Steine bei 105 °C 6—9 Stdn. lang im Gastrockenschrank getrocknet.

Volumenmäßige Bestimmungen habe ich nur 1—3mal im Jahr, möglichst in extremen Nässe- und Trockenzeiten, nach der von Siegrist (1931, vergl. auch Lüdi u. Luzatto 1935 und Burger 1922) ausgearbeiteten Methode, aber unter Verwendung einer Wasserstrahlpumpe ausgeführt. Diese Methode vermittelt zugleich ein anschauliches Bild vom Porenvolumen und vom Luftgehalt des Bodens. Da nach den Zahlen von Molinier (1935), Soroceanu (1936) u. a. der Raumanteil der festen Bodenbestandteile im Jahreslaufe praktisch konstant bleibt — sind doch nach beiden Autoren die örtlichen Schwankungen größer als die jahreszeitlichen — so ist es erlaubt, die gewichtsmäßigen Feuchtigkeitsbestimmungen auf Grund weniger Stichproben in Volumprozent umzurechnen¹⁾. Auf diesem Wege habe ich auch die jährlichen Extreme des Luftgehaltes indirekt ermittelt.

Die Saugkraft des Bodens wurde nach Ursprung und Blum (1930) durch Vergleich mit abgestuften Kochsalzlösungen bestimmt. Bei niedrigen Saugkräften (1—10 Atm.) erwies sich das Ergebnis als sehr abhängig von Temperaturunterschieden zwischen Boden und Lösungen, Arbeitsplatz und Aufbewahrungsort der Proben (vgl. auch Gradmann 1934, S. 95). Ergaben doch Kontrollversuche mit Lösungen gleicher Konzentration Abweichungen vom Normalwert um ± 50 %, die eindeutig auf derartige Temperaturunterschiede zurückzuführen waren. Diese Unsicherheit ließ sich durch folgende Vorsichtsmaßnahmen praktisch beseitigen: Arbeit in temperaturkonstantem Dunkelzimmer, in dem auch alle Geräte und Böden aufbewahrt wurden; Abschirmen der Lampenwärme durch eine wassergefüllte Küvette und der Körper-

¹⁾ Den Hinweis verdanke ich Herrn Prof. Krauß-München.

wärme durch am Mikroskop befestigte Glasplatten; Berühren der Meßgefäße und Kapillaren nur mit langen Zangen oder Pinzetten; von Zeit zu Zeit Luftausgleich durch Ventilator.

Zur Herstellung der Kurven Wassergehalt: Saugkraft für jeden Bodenhorizont wurde eine stark naturfeuchte Mischprobe im Herbst entnommen, von Wurzeln, Steinen usw. befreit, auf Fließpapier gebreitet und in einem kalten Raume langsam stufenweise ausgetrocknet; hierbei wurden in Abständen Proben entnommen, welche erst nach längerem Stehen in gut verschlossenen Gefäßen zur Messung herangezogen wurden. Jeder Punkt der Kurve wurde durch 3 Saugkraft- und 2 Wassergehaltsbestimmungen gesichert (s. Abb. 21).

Die so ermittelten Beziehungskurven weichen besonders bei humosen Böden und im Bereich niedriger Saugkräfte von den nach Vageler (1932) bzw. Vageler u. Alten (1931) aus der Hygroskopizität¹⁾ berechneten so sehr ab, daß letztere für meine Zwecke nicht brauchbar erschienen. Um ein Bild von dem wirklichen Verlauf der Kurven im Bereich von 1—25 Atm. zu erlangen, müßte man der Hygroskopizität entsprechende Werte auch über niedrigeren Konzentrationsstufen der Schwefelsäure (z. B. 6, 3, 1,5, 0,75 %) bestimmen. Dabei sind nach meinen Erfahrungen zur endgültigen Einstellung des Gleichgewichtes um so längere Zeiträume — bis zu mehreren Monaten — erforderlich, je geringer die angewendete Säurekonzentration ist. Dieser Umstand wiegt die Vorteile, die eine solche Methode gegenüber der von mir angewendeten besäße, leider größtenteils wieder auf. Meine Versuche hierzu sind noch nicht abgeschlossen.²⁾

3. Grundwasserstand und -beschaffenheit.

In den eigentlichen Grundwasserböden verfolgte ich den Gang des Wasserspiegels in einfachen imprägnierten Holzzöhrn von 8 × 8 cm Innenweite und 2 bis 3 m Länge, in einigen Fällen auch in vorhandenen, wenig benutzten Brunnen oder — für gelegentliche Vergleiche — in unbefestigten Gruben und Bohrlöchern (vergl. Koehne 1923).

Zur chemischen Kennzeichnung des Grundwassers habe ich nur die Härte, insbesondere die durch einfache Salzsäuretitration zu bestimmende Karbonathärte herangezogen, auf deren Bedeutung S. 29 hingewiesen wurde. pH-Messungen sind nach Menke u. Wiemann (1933) u. a. ungeeignet, da sie zu sehr vom augenblicklichen Kohlensäuregehalt des Wassers abhängen. Bestimmungen des Sauerstoffgehaltes ließen nur bei häufiger Wiederholung während des ganzen Jahres brauchbare Ergebnisse erwarten; aus Zeitmangel mußte ich sie unterlassen.

4. Stoffhaushalt und Säuregrad des Bodens.

Chemische Gesamtanalysen des Bodens hatten nach S. 28 ff. für mein Arbeitsziel nur beschränkten Wert. Gerade über den vermutlich bedeutendsten Nährstoff, den Stickstoff (vgl. Ilvessalo 1923), geben sie nur unvollkommenen Aufschluß, da weniger der absolute Gehalt dieses Elementes im Boden oder Humus, als vielmehr seine durch die Tätigkeit von Mikroorganismen aufnehmbar gemachte Menge für das Gedeihen höherer Pflanzen wichtig ist. Besonders der Gehalt an Nitraten ist aber sehr abhängig von der Witterung und vom Wasserzustand des Bodens (Olsen 1921), so daß man den sichersten Anhalt für die Beurteilung des Nitrathaushaltes nach Olsen (1921), Hesselman (1925), Lindquist (1931) u. a. nicht durch einzelne Nitratanalysen, sondern durch Bestimmung der nitrifizierenden Kraft des Bodens unter gleichmäßigen Verhältnissen im Laboratorium gewinnt. Diese Methode

¹⁾ Nach Mitscherlich (1923) der Wassergehalt über 10prozentiger Schwefelsäure; er entspricht nach Vageler 50 Atm. Saugkraft. Die Bestimmungen der Hygroskopizität verdanke ich Herrn Forstmr. Dr. hab. G. Deines.

²⁾ Vergl. hierzu die nach Abschluß der Arbeit erschienenen Untersuchungen von W. Hertel, Flora 133, 143. 1939.

liefert allerdings nur relative Werte und gestattet nicht, die jahreszeitlichen und kurzfristigen Schwankungen zu untersuchen, denen die verfügbare Stickstoffmenge als Erzeugnis biologischer Vorgänge naturgemäß unterworfen ist. Da sie außerdem viel Zeit beansprucht, habe ich im Rahmen dieser Arbeit davon abgesehen, den Stickstoffhaushalt des Bodens unmittelbar zu verfolgen, und habe mich im wesentlichen auf die Untersuchung des Säuregrades beschränkt.

Von diesem hängt nach Hesselman (bes. 1925, S. 526), Olsen (1932), Aaltonen (1926), Fehér (1933) u. a. nicht allein der Stickstoffhaushalt des Bodens unter sonst vergleichbaren Bedingungen in eindeutiger Weise ab, sondern der Säuregrad ist auch zugleich ein ziemlich verlässlicher Zeiger für den Humuszustand (Hesselman 1925, Deines, Schmuziger 1935, Laatsch 1938), den Basengehalt (Braun-Blanquet u. Jenny 1926, Kefäler u. Lorbacher 1927, Pallmann 1931) und damit für diejenigen Faktoren, von denen die Struktur des Bodens in erster Linie abhängt. Zum Kalkgehalt des Bodens steht er zwar, besonders in kalkreichen Böden (Bharucha 1933 u. a.) in keinem eindeutigen Verhältnis; doch scheint nach den Arbeiten Salisburys (bes. 1921) unter pH 5,5 kein Kalziumkarbonat mehr im Boden enthalten zu sein, eine Grenze, die von Deines (mündl.) bestätigt und als Beginn der Sesquioxidwanderung bezeichnet wird. Außerdem spielt der Säuregrad des Bodens unmittelbar eine wichtige, wenn auch noch vielfach ungeklärte Rolle im Lebensablauf der Pflanzen (Mevius 1927).

Mit Lundegårdh (1925, S. 308) dürfen wir also die Bodenazidität als ein brauchbares „Symptom“ vieler wesentlicher Bodeneigenschaften ansehen. Als solches schien sie mir besonders geeignet, den ersten Einblick in die komplexen Wechselbeziehungen zwischen den behandelten Waldgesellschaften und ihren Standorten zu gewinnen. Mit den Untersuchungen des Bodenwasserhaushaltes waren Aziditätsmessungen außerdem zeitlich leicht vereinbar.

Ein eingehendes Studium der Azidität im Vergleich zum Wasserzustand des Bodens mußte um so wertvoller erscheinen, als den jahreszeitlichen Schwankungen der Bodenazidität neuerdings großes Interesse entgegengebracht wird. Eine Reihe von Autoren beobachtete an denselben Böden im Frühjahr und in nassen Jahren im allgemeinen niedrigere, in trockenen Sommern höhere Säuregrade. Während Lundegårdh (1925, S. 314), Aaltonen (1925, S. 20), Kotilainen (1928, S. 125) und andere diese Tatsache auf verschiedenen Wassergehalt der Bodenproben und dementsprechend verschiedene Verdünnung bei der Messung zurückführen, sieht Salisbury (1921, S. 239) ihre Ursache in einem Verlust an Pufferkraft durch Austrocknung. Némec u. Kvapil (1925, S. 546) und besonders Fehér (1932 a. u. b., 1933) erhielten dagegen im Sommer weniger saure Werte als während der nassen Jahreszeit und deuten diese Schwankungen mikrobiologisch, nämlich durch ungleiche Intensität anaerober Prozesse bei verschiedenem Wassergehalt des Bodens. Die Bedeutung dieser Schwankungen für das Pflanzenwachstum ist bisher kaum erörtert. Fehér, Kif u. Kiszely (1933) glauben den ökologischen Wert der pH-Messungen auf Grund ihrer Ergebnisse noch geringer einschätzen zu müssen, als es im Gegensatz zur älteren Literatur heute vielfach schon getan wird (vgl. die Zusammenfassung von Deines 1934).

Sollte es aber gelingen, die Gesetzmäßigkeit im Jahreslauf schärfer zu fassen und zur Pflanzendecke in bestimmte Beziehungen zu bringen, so könnte m. E. die Bedeutung des Säuregrades gerade bei Beachtung seiner Schwankungen in neuem Lichte hervortreten.

Um über die Ursachen der jahreszeitlichen Aziditätsschwankungen Klarheit zu gewinnen, war es wichtig, den Säuregrad des Frischbodens unabhängig von seinem augenblicklichen Wassergehalt zuverlässig zu bestimmen (vgl. auch Deines u. Kürbis 1935). Auf diese Weise mußte sich entscheiden lassen, wie weit lediglich die mehr oder weniger starke Verdünnung der Bodenproben bei der Messung und wie weit andere Faktoren eine Rolle spielen.

Nach dem Vorschlage von Kleinschmit, Deines u. Oelkers (1933) habe ich daher sämtliche Mineralbodenproben bei einem konstanten Gewichtsverhältnis (feste Bestandteile : Wasser = 1 : 4) in Suspension nach der Chinhydronmethode gemessen (Jonometer nach Lautenschlager). Humusproben wurden jeweils bis zu einer breiartigen Beschaffenheit verdünnt und Laubproben mit soviel Wasser versetzt, daß eine Messung eben möglich war. Da es bei meinem Arbeitsziel auf unmittelbare Untersuchungen des Frischbodens ankam, habe ich jeweils am Tage der Probeentnahme 5 g Boden mit 10 cm doppelt dest. Wasser versetzt und die restliche Wassermenge nach Maßgabe der inzwischen erfolgten Bodenfeuchtigkeitsbestimmung am folgenden Tage 1—2 Stunden vor der Messung zugegeben. Im Sommer habe ich bei unveränderter Wetterlage einige Male die Wassergehaltszahlen von der vorhergehenden Probeentnahme zugrunde gelegt, um für andere Arbeiten Zeit zu gewinnen.

Will man wirklich vergleichbare pH-Werte erhalten, so muß außerdem auf vollkommene Suspension durch kräftiges Schütteln während der Ablesung geachtet werden, da sich schon unmittelbar nach dem Schütteln gröbere Teilchen absetzen und dem Meßsystem Wasserstoffionen entziehen (Wiegner 19. 0, Wiegner u. Pallmann 19. 0). Abweichungen bis zu 0,5 oder gar einer ganzen pH-Einheit von dem pH-Wert bei gleichmäßiger Suspension waren bei meinen Böden unter solchen Umständen nicht selten; Kotilainen (1928, S. 142) erhielt an Torfproben in Suspension um 0,2 bis 1,3 geringere pH-Werte als im wässrigen Extrakt (vergl. auch Teräsvuori 19.0).

Für die Bestimmungen der aktuellen Azidität habe ich jedes Mal und aus jedem Horizont zusammen mit den Wassergehaltsproben 3 Proben von getrennten Stellen des Bodeneinschlags entnommen und, übereinander geschichtet, gemeinsam mit jenen in einer Schraubdose transportiert. Wenn man den Boden für 3 Parallelbestimmungen aus der Mitte jeder Teilprobe entnimmt, verändert diese Aufbewahrungsart während des höchstens 6stündigen Transports den pH-Wert gegenüber getrennt in Glasgefäßen aufbewahrten Proben nicht merkbar; sie erleichtert aber das Rücksackgewicht beträchtlich und fordert weniger Rücksicht auf die Zerbrechlichkeit der Gläser. Nur während mehrtägiger Fahrten verwandte ich Gläser mit paraffiniertem Stopfen. 3 Parallelbestimmungen genügten im allgemeinen, um den Mittelwert gegen örtliche Zufälligkeiten zu sichern.

Für die graphische Darstellung wurden die pH-Zahlen entlogarithmiert und in mg H⁺/Liter ausgedrückt, da die wirklichen Unterschiede der Wasserstoffionenkonzentration nur auf diese Weise anschaulich werden. Herr Forstmr. Dr. hab. G. Deines stellte mir für diesen Zweck freundlicherweise eine Umrechnungstabelle zur Verfügung.

Um den Säure- und Basenzustand des Bodens außer durch den Verlauf der Schwankungen der aktuellen Azidität auch durch einmalige Analysen annähernd zu kennzeichnen, wurde von fast allen laufend untersuchten Böden die Pufferung bestimmt.

Anknüpfend an Erfahrungen Zobrist's habe ich Pufferkurven durch Zugabe steigender Mengen n/100 Salzsäure bzw. n/100 Natronlauge zu derselben Bodenprobe ermittelt. Die Werte wurden auf 10 g lufttrockenen Boden in 20prozentiger Suspension (Boden : Wasser = 1 : 4) berechnet und ebenfalls in mg H⁺/Liter dargestellt.

Dank des freundlichen Entgegenkommens von Herrn Forstmr. Dr. hab. G. Deines war es außerdem möglich, Bestimmungen der Basen- und Säuren-Sorptions-

komplexe in den Bereich dieser Arbeit einzubeziehen. Ihre Auswertung muß jedoch einer späteren Veröffentlichung vorbehalten bleiben, da z. Zt. nur ein Teil der Ergebnisse vorliegt, und dieser noch kein klares Bild ergibt.

5. Lichtgenuß der Krautschicht.

Da das Licht in Wäldern zeitlich und räumlich sehr verschieden verteilt ist, und sein Einfluß mit den übrigen Standortsfaktoren in komplizierter Weise zusammenwirkt, war es in dieser Arbeit nur möglich, die Beziehung der Artenverteilung in der Krautschicht zum Lichtgenuß in einigen groben Zügen anzuzeigen. So lange diese für die untersuchten Gesellschaften nicht festlagen, schien es mir wenig Sinn zu haben, über die relative Beleuchtungsstärke hinaus auch die Lichtqualität und den absoluten Lichtgenuß einzelner Arten exakt zu bestimmen (vgl. auch Salisbury 1936, S. 6).

Leider konnte ich die jährliche Aenderung des Lichtgenusses in den verschiedenen Gesellschaften — wie ursprünglich beabsichtigt — nicht vollständig verfolgen, da das benutzte Photoelement anfangs fehlerhaft arbeitete. Ich habe mich daher auf vergleichende Untersuchungen zur Zeit der vollen Laubentfaltung (Ende Juni bis Ende August) beschränkt. Nach Sauberer (1938) bleibt die Lichtdurchlässigkeit der Laubblätter während dieser Zeit praktisch konstant.

Die Beleuchtungsstärke wurde mit Hilfe einer Selen-Photozelle nach Lange (1936) gemessen, die sich für ökologische Zwecke neuerdings sehr bewährt hat (Volk 1934, Quantin 1935, Salisbury 1936 u. a.). Den relativen Lichtgenuß einzelner Arten habe ich mit diesem Instrument ermittelt, indem ich möglichst schnell hintereinander die Beleuchtungsstärke dicht über den Pflanzen und an einem Kontrollpunkte im Bestande selbst bestimmte, der durch mehrmaligen Vergleich mit dem Freiland geeicht war. Naturgemäß konnten diese Messungen nur bei gleichmäßig bedecktem Himmel mit befriedigender Genauigkeit ausgeführt werden. Wenn sie daher auch vielleicht von Relativwerten abweichen, die aus Lichtsummen eines Tages oder längerer Zeiträume zu gewinnen wären, so sind sie doch als vorläufiger Anhalt durchaus brauchbar.

III. Die Dauerversuchsflächen.

Da die laufenden Bestimmungen des Wassergehaltes, des Säuregrades und der Bodentemperatur in Abständen von etwa 2 Wochen erfolgen mußten, um den Ueberblick über diese wichtigen ökologischen Faktoren nicht allzu lückenhaft werden zu lassen, andererseits aber bei der Zahl der nötigen Einzelproben viel Zeit erforderten, war es leider nur möglich, 15 Dauerflächen gründlich zu untersuchen. Vergleichende Messungen habe ich außerdem in etwa hundert Beständen aus verschiedenen Teilen Norddeutschlands gesammelt.

Bei der Wahl der Dauerversuchsflächen standen soziologische Gesichtspunkte im Vordergrund. Besonders sorgfältig habe ich auf gleichmäßig und typisch zusammengesetzte Krautschicht an den Entnahmestellen der Bodenproben und ausgeglichene, durch forstliche Maßnahmen möglichst ungestörte Baumschicht geachtet. Von den wichtigeren Gesellschaften mußten nach S. 31 mehrere Vertreter untersucht werden. Dabei sollten die Bestände nach Möglichkeit verschiedene Stufen und einzelne von ihnen Extreme im Gehalt an „Feuchtigkeitszeigern“, „Säurezeigern“, Differentialarten der staudenreichen Varianten und anderen ökologisch interessanten Artengruppen verkörpern. Schließlich sollten sie möglichst weit voneinander entfernt in klimatisch ab-

weichenden Gebieten liegen, aber in Tagesfahrten mit dem Motorrad erreichbar sein. Praktisch war es außerordentlich schwierig, alle diese Forderungen zu erfüllen; wenn es trotzdem weitgehend gelungen ist, danke ich es vor allem den Ergebnissen der pflanzensoziologischen Meßtischblattaufnahme, die für die Umgebung Hannovers bereits vorlag.

Vorstehende Untersuchungen wurden im Februar 1936 in den Beständen Nr. 1, 3, 8, 9 und 15 (vgl. nachfolgende Uebersicht!) begonnen. Zu dieser „westlichen Tagesfahrt“ kamen im Jahre 1937 eine „östliche“ mit Nr. 2, 6, 7, 10 und 14 und eine „südliche“ mit Nr. 4, 5, 11, 12 und 13. Bei dieser Verteilung konnten jeweils Vertreter von fast allen Gesellschaften an einem Tage untersucht werden. Ueber den Artenbestand der Probeflächen gibt Tab. 2¹⁾ Aufschluß, in der die Arten und Subassoziationen in derselben Reihenfolge geordnet sind wie in der Uebersichtstabelle 1.

Lage und Bodenprofile der Dauerversuchsflächen.

1. *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. „Büchetal Landwehr“ zwischen Bad Nenndorf und Bantorf, südlich der Försterei, Forstamt Haste, Jag. 15, 87 m über NN, Meßtischblatt Rodenberg 1952. — Alter Bauernwald; Mischbestand mit einzelnen starken Eichen (seit Anfang 1938 durch den Bau der Reichsautobahn gestört).
 Boden: Tiefgründiger Löß, schwarzerdeähnlich; Profil:
 F Fallaub schon im Spätsommer restlos zersetzt.
 A₁ (0—10 cm), A₂ (10—30), A₃ (30—70). Sehr locker, ideale Krümelstruktur, dunkelbraun-schwarz, nach unten zunehmend heller und weniger humos, reich durchwurzelt.
 CG Schwach kalkhaltiger hellgelber Löß mit einzelnen dunklen Rostflecken und größeren Kalkkonkretionen.
 Laufende Proben aus 4, 20, 50 cm Tiefe.
2. *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. Auenwald im Innerstetal, „Förster Holz“ zwischen Ahrbergen und Gr.-Förste, Landkr. Hildesheim, nö Teil des Waldes, 69 m ü. NN, M. Bl. Sarstedt 2022. — Altes Bauernholz; Mischbestand mit etwa 80jähr. Eichen.
 Boden: Stark lehmiger Talsand (80 cm) über Kies.
 F Fallaub im Laufe eines Jahres fast restlos zersetzt.
 A₁ (0—10), A₂ (10—35), A₃ (35—80). Locker, gut gekrümelt, dunkelbraun, nach unten bis hellgelbbraun, weniger humos als Nr. 1, reich durchwurzelt.
 CG Kalkreicher, durchlässiger Flußkies.
 Laufende Proben aus 1, 4, 20, 50 cm Tiefe; Eichenstreu.
3. *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. Auenwald im Leinetal, „Gümmers Holz“ s Schloß Ricklingen, 5 km ö Wunstorf, Forstamt Hannover, Jag. 39, nw Teil, 44 m ü. NN, M. Bl. Stöcken 1885. — Prächtiger Eichenbestand, 80 bis 100j., in der Strauchschicht sehr alte Hasel und Feldahorn.
 Boden: Sehr feinkörniger Auelehm, mehr als 2 m.
 F Fallaub im Laufe eines Jahres restlos zersetzt.
 A₁ (0—7), A₂ (7—35), A₃ (35—65). Im Sommer sehr hart, grobe kantige Krümel, dunkelbraun, nach unten heller werdend, reich durchwurzelt.
 CG Brauner Auelehm mit sehr wenigen erbsengroßen Rostflecken ab 1,20 m Tiefe.
 Laufende Proben aus 1, 4, 20, 40 cm Tiefe; Eichenstreu.
4. *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. Auenwald im Tale des Gehlenbaches am Fuße des „Kleinen Deister“ (Saupark), Wedemeyersche Forst, Jag. 8, 200 m nw Försterei Jägerhaus, 150 m ü. NN, M. Bl. Eldagsen 2088. — Bauernwald, alte Eichen mit Buchenunterbau.

¹⁾ Beilage im hinteren Einbanddeckel.

Boden: Auelehm (80—100 cm) über Schotter.

F Fallaub im Jahreslaufe bis auf wenige Reste zersetzt.

A₁ (0—10), A₂ (10—40), A₃ (40—70). Wie Nr. 3, etwas lockerer.

CG Brauner Auelehm mit einzelnen Steinbrocken (vorwiegend Sandstein) durchsetzt, wenige kleine Rostflecken.

Laufende Proben aus 1, 4, 20, 50 cm Tiefe; Eichen- und Buchenstreu.

5. *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. Sö Försterei Horn zwischen Pattensen und Elze, Forstamt Springe, Jag. 89, 88 m ü. NN, M. Bl. Pattensen 2021. — Früher Eichenwald, von dem noch wenige Reste erhalten sind; gepflanzter, etwa 35jähriger Eschenbestand mit teilweise ersticktem Unterholz.

Boden: Tiefgründiger Löß.

F Eschenlaub schon während des Sommers zersetzt.

A₁ (0—12), A₂ (12—40), A₃ (40—80). Grob gekrümelt, oberflächlich etwas verdichtet, dunkelbraun-grau, stark humos, dicht durchwurzelt.

CG Löß, sehr schwach kalkhaltig, mit deutlichen, größeren Rostflecken. Wurde im Frühjahr 1937 vom Grundwasser erreicht.

Laufende Proben aus 4, 20, 50 cm Tiefe.

6. *Querceto-Carpinetum filipenduletosum*. Bockmer Holz am Fuße des Kronsberges s Wülferode, sö Hannover, Forstamt Hannover, Jag. 12, 75 m ü. NN, M. Bl. Lehrte 9955. — Früher Bauernwald; gepflanzter Eichenbestand (35j.) mit viel Unterholz.

Boden: Diluvialer sandiger Lehm (100—150 cm) über Kreidemergel.

F Fallaub schon im Spätsommer nahezu restlos zersetzt.

A₁ (0—8), A₂ (8—18). Sehr gut grob gekrümelt, A₁ etwas feiner gekrümelt; schwarz. A₂ mit einzelnen kleinen Rostflecken. Sehr dicht durchwurzelt.

G (mehr als 100 cm) typischer, dichtgelagerter Gleit mit großen leuchtenden Rostflecken in grün-grauer Grundfarbe. Einzelne stärkere Baum- und Strauchwurzeln bis 80 (120) cm Tiefe.

Laufende Proben aus 1, 4, 15, 40 cm Tiefe; Eichenstreu.

7. *Querceto-Carpinetum filipenduletosum*. Bockmer Holz, Bauernbesitz, ca. 1 km sö Nr. 6, 74 m ü. NN, nahe am Waldrand und an 2 Wegen gelegen. — Mittelwald mit Eichen-Ueberhältern und vorwiegend Haselunterholz.

Boden: Diluvialer lehmiger Sand, mit zunehmender Tiefe kolloidreicher.

F wie bei Nr. 6.

A₁ (0—8), A₂ (8—19), wie bei Nr. 6.

G (mehr als 100 cm) typischer Gleit mit dunkleren Rostflecken als bei Nr. 6, im oberen Teil humos. Durchwurzelung wie bei Nr. 6.

Laufende Proben aus 1, 4, 15, 40 cm Tiefe; Eichenstreu.

8. *Querceto-Carpinetum stachyetosum*, staudenarme Variante. „Esloh“, Staatsforst Dedensen, Forstamt Hannover, Jag. : 0, s Dedensen, 54 m ü. NN, M. Bl. Gehrdens 1953. — Früherer Eichen-Mittelwald, 60—120jährige Eichen, dichtes Unterholz.

Boden: 1,70 m Löß-Lehm über kiesigem diluvialen Sand.

F im Laufe eines Jahres nicht restlos zersetzt.

H (1—2 cm) mehr oder weniger strukturlöse, dunkel gefärbte Streurückstände.

A₁ (0—4-6) gekrümelt, braun-schwarz, stark humos, dicht durchwurzelt.

A₂ (4—20-25) schlecht gekrümelt, dunkelgrau-braun mit einem Stich ins Violett, weniger humos, fester, noch stark durchwurzelt; im unteren Teil einzelne Rostflecken. („AG“, etwa 5 cm mächtig).

G Typischer Gleit mit großen, hellen Oxydationsflecken in grün-grauer, nach oben gelblicher werdender Grundfarbe.

Laufende Proben aus 1, 4, 15, 40, 60 cm Tiefe; Eichen- und Buchenstreu.

9. *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, typische Variante, staudenreich. Staatsforst Haste, Jag. 36, ö des Ortes Haste, 50 m ü. NN, M. Bl. Rodenberg 1952. — Alter Hudewald mit etwa 100jährigen Eichen und Buchen, alten Hainbuchen und stellenweise dichtem Unterholz, als Hochwald bewirtschaftet.

Boden: Schwemmlöß mehr als 2 m.

F Fallaub im Jahreslaufe nahezu restlos zersetzt.

A₁ (0—8-10) gut gekrümelt, braun-schwarz, stark humos, reichlich durchwurzelt.

A₂ (8—32-35) gut gekrümelt, hellgelb-braun, viel schwächer humos, dicht durchwurzelt.

AG (32—40-45) wie A₂, noch heller, mit einzelnen größeren Rostflecken.

G (mehr als 2 m), typischer Gleit; einzelne Eichenwurzeln noch in 2 m Tiefe.

Laufende Proben aus 1, 4, 15, 40, 60 cm Tiefe; Eichen- und Buchenlaubstreu.

10. *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, *Elymus*-Variante, staudenreich. Hämeler Wald, Forstamt Peine, Interessentenforst, 60 m ü. NN, M. Bl. Haimar 1956. — Hochwald aus Buchen und einzelnen Traubeneichen. Bis Anfang des 19. Jahrhunderts als Bauernwald bewirtschaftet.

Boden: Diluvialer Sand, nach unten übergehend in lehmigen Sand mit einzelnen Geschieben.

F Laubstreu im Jahreslauf größtenteils zersetzt.

A₁ (0—5), A₂ (5—27-30). Gut gekrümelt, sehr locker, braun-gelb, A₁ durch höheren Humusgehalt dunkler, reichlich durchwurzelt.

AG (27—50-55) wie A₂, heller, fester, kleine dunkle Rostflecken.

G (mehr als 1 m) lehmiger als der Oberboden; zahlreiche dunkle Oxydationsflecken in dunkelgelb-grauer Grundfarbe; einzelne Baumwurzeln.

Laufende Proben aus 1, 4, 20, 40, 60 cm Tiefe; Eichen- und Buchenstreu.

11. *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, *Elymus*-Variante, staudenarm. N Försterei Köllnischfeld im Deister, Forstamt Lauenau, Jag. 22, 310 m ü. NN, 3° gegen S geneigt, M. Bl. Springe 2020; Buchenhochwald,

Boden: Sandiger Lehm (etwa 45 cm) über Ton.

F Laubstreu im Jahreslaufe nicht restlos zersetzt.

H (2—3 cm) lockere, mehr oder weniger humifizierte Streureste.

A₁ (0—4-6), A₂ (4—30) gekrümelt, dunkel-ockerbraun, A₁ stärker humos, lockerer und dichter durchwurzelt.

AG (30—50) fester, grob-kantig bröckelnd, sonst ähnlich A₂, aber heller und mit zahlreichen Rostflecken.

G (mehr als 50 cm) typischer Gleit mit großen Oxydationsflecken in grün-grauer Grundfarbe, sehr fest.

Laufende Proben aus 1, 4, 20, 40 cm Tiefe; Buchenstreu.

12. *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, *Dryopteris*-Variante. Sw Försterei Morgenruhe, Saupark, Forstamt Springe, Jag. 21, 195 m ü. NN, 7—10° gegen N geneigt. M. Bl. Eldagsen 2088. — Buchenhochwald.

Boden: 90—100 cm Löß über Wealdensandstein.

F Laubstreu sehr langsam zersetzt.

H (2—3 cm) mehr oder weniger humifizierte, verfilzte Streureste.

A₁ (0—5) dunkelbraun-grau, sehr stark humos, schlecht gekrümelt, sehr dicht durchwurzelt.

A₂ (5—30), A₃ (30—50) sehr locker, aber schlecht gekrümelt, hell-ockerbraun, A₃ kaum humos; über dem B-Horizont wenige kleine Gleit-Nester. Von Kräutern nur spärlich durchwurzelt. Un deutlich übergehend in

B (50—90 cm) dunkel-ockerbraun, deutlich fester als der Oberboden, kantig brechend, nur von wenigen Wurzeln durchstoßen.

C Sandstein, obere Brocken von rostiger Kruste umgeben.

Laufende Proben aus 1, 4, 20, 40 und 60 cm Tiefe; Buchenstreu.

13. *Querceto sessiliflorae-Betuletum molinietosum*. Deister s Steinkrug, w der Straße nach Springe, Frh. v. Knigge'sche Privatforst, 160 m ü. NN, 1—2° gegen SO geneigt, M. Bl. Springe 2020. — Eichen-Hochwald.

Boden: schwach anlehmiger Sand.

F sehr langsam zersetzte Laubstreu.

A₀ (0—5-7) schwarz-brauner, verfilzter, stark durchwurzelter Auflagehumus.

A₂ (5—20-25) Einzelkorngefüge, dunkelgrau, spärlich durchwurzelt.

G (mehr als 1 m) typischer Gleit mit scharf begrenzten Oxydationsflecken in hellgelb-grauer Grundfarbe; besonders im Sommer sehr fest; kaum durchwurzelt.

Laufende Proben aus 3, 15, 40 (60) cm Tiefe; Eichenstreu.

14. *Querceto roboris-Betuletum molinietosum*. Hämeler Wald, wie Nr. 10, 66 m ü. NN. — Ungleichaltriger Eichenbestand, an lichten Stellen Gesträuch oder Adlerfarn-Horste (außerhalb der Probefläche). Obwohl *Quercus sessiliflora* in der Baumschicht vorherrscht, entspricht die Artenkombination dem *Querceto roboris-Betuletum molinietosum*.

Boden: Diluvialer Sand.

F wie Nr. 13.

A₀ (0—8) wie Nr. 13.

A₂ (8—22-25) wie Nr. 13, besonders im oberen Teil stark humos.

G (mehr als 1 m) typischer Gleit mit großen, nicht sehr scharf begrenzten Oxydationsflecken in hellgelb-grauer Grundfarbe; verhältnismäßig locker; nur wenige Eichenwurzeln tiefer als 80 cm.

Laufende Proben aus 3, 15, 40 (60) cm Tiefe; Eichen- und Buchenstreu.

15. *Querceto roboris-Betuletum molinietosum*. Staatsforst Haste (wie Nr. 9), Jag. 23, 52 m ü. NN, nahe an einem Wirtschaftsweg. — Gepflanzte Eichen, 115jährig, mit dichtem Unterholz.

Boden: Diluvialer Sand mit einzelnen lehmigen Linsen und Geschieben.

F wie Nr. 13.

A₀ (0—6) wie Nr. 13.

A₂ (6—30-35) wie Nr. 13, im unteren Teil einzelne Rostflecken, weniger humos.

G (mehr als 1 m) typischer Gleit mit großen Rostflecken in hellgelb-grauer Grundfarbe, die stellenweise zu Raseneisenerz-ähnlichen Knollen verdichtet sind; nur wenige Baumwurzeln tiefer als 1 m.

Laufende Proben aus 3, 15, 40 (60) cm Tiefe; Eichenstreu.

D. Ergebnisse der ökologischen Untersuchungen.

I. Jahresgang der Luft- und Bodentemperaturen.

Der jährliche Rhythmus des Entfaltens und Vergehens (vgl. Abb. 8) wird in allen mitteleuropäischen Waldgesellschaften von dem Gang der Luft- und Bodentemperaturen beherrscht. Nach Döring (1935) scheinen besonders letztere eine bedeutende Rolle für den Lebensablauf vieler Pflanzen zu spielen, indem sie die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme durch die Wurzeln weitgehend beeinflussen. Da außer der Uebersicht Schuberts (1900) und einzelnen Messungen Huecks (1929) und Markgrafs (1932) m. W. bisher nur wenige Daten über den Jahresgang der Temperaturen in Waldböden und über den Einfluß des Wasserzustandes auf den Wärmehaushalt des Bodens vorliegen, seien meine Ergebnisse etwas ausführlicher mitgeteilt, obwohl sie — nebenbei gewonnen — keinen Anspruch auf Vollständigkeit machen können.

Nach den Aufzeichnungen des Reichswetterdienstes ist der Gang der Lufttemperatur im ganzen Untersuchungsgebiet recht einheitlich (vgl. Hoffmeister, S. 3, Stationen Hannover, Nienburg, Hildesheim und Braunschweig). Die Monate Januar, März, November und Dezember des Jahres 1937 waren durchweg etwas kälter, die übrigen im Mittel etwas wärmer als der langjährige Durchschnitt (Abb. 11). Ungewöhnliche Kälteperioden im März wirkten sich allgemein in einer Verzögerung der Vegetationsentwicklung aus, die jedoch der warme April wieder ausgleichen konnte. Diese Umstände sind im Hinblick auf meine phänologischen Beobachtungen (Abb. 8 und Tab. 3) zu beachten.

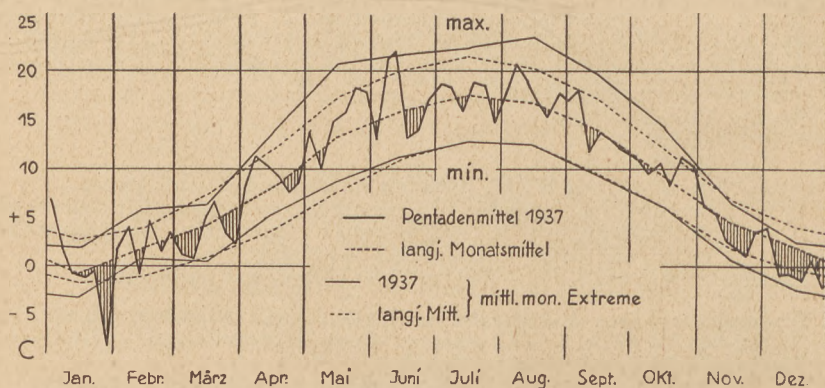


Abb. 11. Jahresgang der Lufttemperatur 1937 im Verhältnis zum langjährigen Mittel (Station Hannover-Flughafen; überdurchschnittlich kalte Perioden schraffiert).

Leider reichen meine Messungen nicht aus, den Wärmehaushalt der untersuchten Standorte vollkommen zu beurteilen, da sie besonders im Winter nur in großen Abständen und nicht in allen Beständen um dieselbe Tageszeit ausgeführt werden konnten. So erscheint z. B. die Lufttemperatur in Abb. 12, Nr. 1 im allgemeinen etwas niedriger als in Nr. 8, weil sie in beiden Beständen zwar am gleichen Tage, aber in ersterem in der Regel zwischen 17 und 19 Uhr, in letzterem um die Mittagszeit gemessen wurde. Auch die Temperaturen in der Laubdecke und in 1 cm, 5 und 10 cm Bodentiefe sind aus diesem Grunde nicht unmittelbar zu vergleichen. Noch unregelmäßiger weichen naturgemäß die entsprechenden Werte voneinander ab, die während verschiedener „Tagesfahrten“ gemessen wurden, da die Lufttemperatur von Tag zu Tag und selbst von Pentade zu Pentade (Abb. 11) oft beträchtlich schwankte.

Mit zunehmender Bodentiefe werden kurzfristige Schwankungen jedoch immer mehr ausgeglichen, wie aus den Beispielen in Abb. 12 deutlich hervorgeht. Schon in 25 cm, besonders aber in 55 cm Tiefe beeinflussen sie die Temperatur offenbar garnicht oder kaum mehr (vergl. auch Markgraf 1932). Um die verschiedenen Böden untereinander zu vergleichen, scheinen mir daher letztere Werte besonders gut geeignet. Sie sind in Abb. 12 (unterer Teil) nach „Tagesfahrten“ getrennt zusammengestellt, während die Daten für die übrigen Horizonte hier nicht veröffentlicht werden.

Auf den ersten Blick überrascht eine große Einheitlichkeit des Kurvenverlaufs in Abb 12 — um so mehr, als es sich nicht nur um weit voneinander entfernt liegende Bestände, sondern auch um Böden von verschiedenem Aufbau und Wasserhaushalt (s. w. u.) handelt. Bemerkenswert ist namentlich die

Tatsache, daß hohe Grundwasserstände, wie in den Beispielen Nr. 6, 7, 8, 14 und 15, keinen eindeutigen Einfluß auf die Erwärmung der tieferen Bodenschichten haben. Sogar die

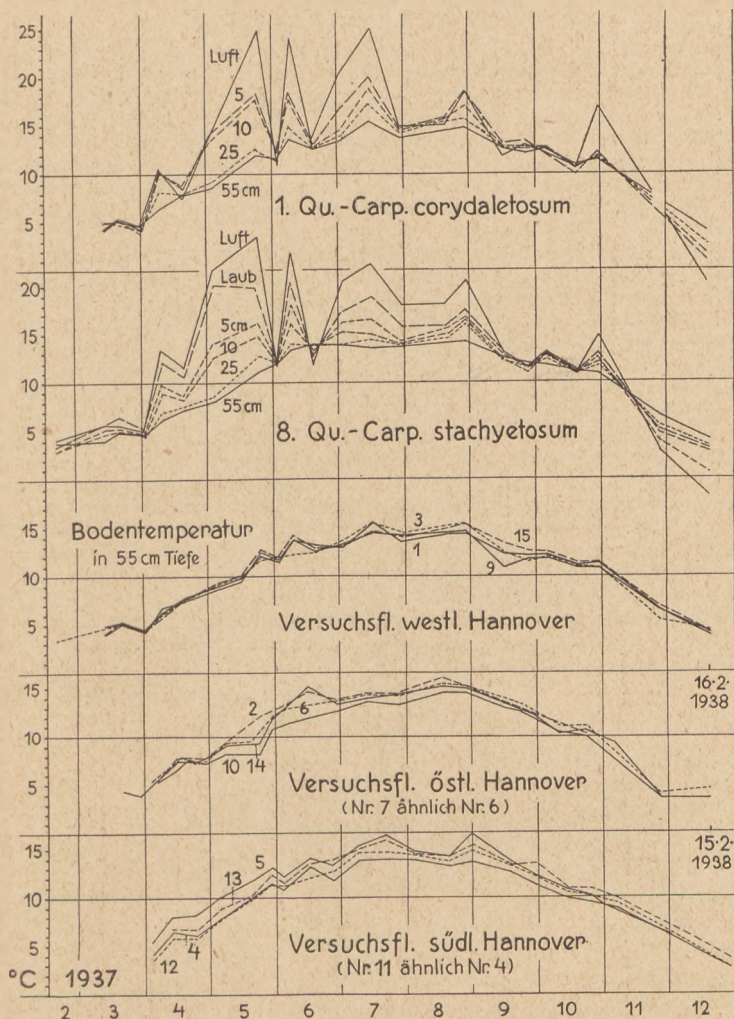


Abb. 12. Jahresgang der Luft- und Bodentemperaturen bei tiefem und hohem Grundwasserstand am Beispiel der Versuchsfächen Nr. 1 und 8, und Temperaturgang in 55 cm Bodentiefe für sämtliche Versuchsfächen.

grundwasserfreien, gut durchlüfteten Böden Nr. 1 und 2 (s. S. 52) erwärmen sich auch im Frühjahr kaum rascher und stärker als die obengenannten Böden mit hohem Grundwasserspiegel. Diese Beobachtungen lassen an der Allgemeingültigkeit der in der Praxis und selbst in der neueren Literatur (z. B. Laatsch 1938, S. 146) verbreiteten Ansicht zweifeln, Grundwasserböden seien „kälter“

als grundwasserfreie Böden. Im Hinblick auf die langfristigen Temperaturänderungen in Waldböden ist dieses sicher nicht immer der Fall. Wärmeklimatisch unterscheiden sich vielmehr die hier untersuchten Waldböden trotz ihres verschiedenen Aufbaues nicht wesentlich voneinander.

Besonders im April und Mai 1937 war zeitweise ein starkes Temperaturgefälle in den untersuchten Waldböden zu beobachten. Obwohl es sich in kalten Perioden vorübergehend umkehren kann (Abb. 12), genießen daher die flachwurzelnden Kräuter und Sträucher im Frühjahr mehr Wärme als die tiefer wurzelnden Bäume. Hiermit hängt wohl zum Teil die Tatsache zusammen, daß sich die Eichen-Mischwälder im Frühling stufenweise von unten herauf begrünen, wenn auch andere Umstände, wie z. B. bei den Holzgewächsen der Leitungswiderstand der Gefäße, der Lichtgenuß (Huber 1931) und die Ausbildung der Knospen (Engler 1911), dabei eine wichtige Rolle spielen.

In erster Linie wird naturgemäß der Zeitpunkt des Blattaustreibens von den besonderen Eigenschaften und Ansprüchen der betreffenden Holzart bestimmt. Die Hainbuche beginnt z. B. auch in der Baumschicht schon Anfang bis Mitte April ihre Blätter zu entfalten, wenn die tieferen Bodenschichten sich erst auf 5,5 bis 6,5° erwärmt haben (vgl. Tab. 3), und auch in 25 cm Tiefe 8° noch nicht überschritten werden. Die Buche und die Eichen schlagen erst 2—3 Wochen später aus, wenn in 55 cm Tiefe schon 7,5° bzw. 8° herrschen und in 25 cm Tiefe bereits 8,5—10° erreicht werden. Am empfindlichsten scheint die Esche zu sein. Selbst wenn wir berücksichtigen, daß die Hainbuche im allgemeinen etwas flacher wurzelt als die übrigen Bäume — nach meinen Beobachtungen liegt ihr Hauptwurzelbereich zwischen 10 und 40 cm, bei den übrigen zwischen 10 und 50 cm —, so bleibt doch die obige Reihenfolge der Temperaturempfindlichkeit bestehen. Sie entspricht recht gut der von Döring (1935, S. 320; vgl. Tab. 3) experimentell ermittelten Reihe der Temperaturempfindlichkeit der Wasseraufnahme, wenn wir außerdem bedenken, daß bei der Eiche als ringporiger Holzart zunächst die Gefäße aufgebaut werden, bevor die Blätter erscheinen (Büsgen-Münch 1927), die Wurzeltätigkeit also schon bei niedrigeren Temperaturen beginnen muß. Auch die übrigen Weichhölzer und Sträucher entfalten ihre Blätter in einer Reihenfolge, welche derjenigen nach der „absoluten Empfindlichkeit“ weitgehend entspricht:

	Mittleres Datum des Aufbrechens der Blatt- knospen (Vgl. Abb. 8)	„Absolute Empfind- lichkeit“ nach Döring (1935)
Bäume und hohe Sträucher:		
<i>Betula pendula</i>	5. IV.	12,59
<i>Carpinus betulus</i>	8. IV.	15,25
<i>Alnus glutinosa</i>	10. IV.	23,43
<i>Tilia cordata</i>	15. IV.	19,79
<i>Acer pseudoplatanus</i>	17. IV.	31,44
<i>Fagus sylvatica</i>	30. IV.	47,72
<i>Quercus robur</i>	2. V.	36,71
<i>Fraxinus excelsior</i>	3. V.	75,11
niedrige Sträucher:		
<i>Acer campestre</i>	28. III.	34,43
<i>Corylus avellana</i>	1. IV. (Blüt. 1. II.)	22,47
<i>Hedera helix</i>	1. II.—1. V.	34,55
<i>Cornus sanguinea</i>	12. IV.	40,08
<i>Frangula alnus</i>	15. IV.	45,15

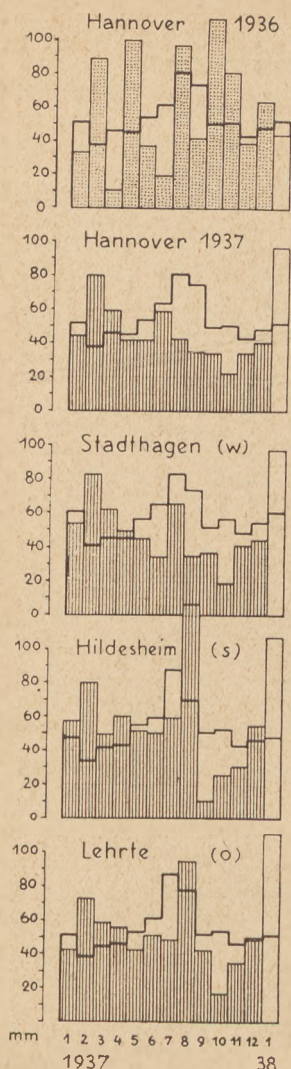
In verschiedenen Gesellschaften, selbst in Eichen-Birken- und Eichen-Hainbuchenwäldern, verhalten sich dieselben Arten nach allen meinen Beobachtungen gleichartig gegenüber der Bodentemperatur. Ursache für die auffallenden phänologischen Unterschiede zwischen *Querceto-Betuleten* und *Querceto-Carpineten* (vgl. S. 18) können also nur die spezifischen Unterschiede im Verhalten der Arten sein, aus welchen sich diese beiden Waldgesellschaften aufbauen, da ja — wie schon S. 42 betont — der Gang der Bodentemperaturen in beiden Fällen nicht grundsätzlich unterschieden ist.

Tab. 3. Zeitpunkt des Blattaustreibens und Bodentemperatur in 55 cm Tiefe zu diesem Zeitpunkt (1937).

Bestand Nr.	<i>Carpinus</i>		<i>Fagus</i>		<i>Quercus</i> ¹⁾		<i>Fraxinus</i>	
	Datum	°Cels.	Datum	°Cels.	Datum	°Cels.	Datum	°Cels.
1	—	—	—	—	28.—30. IV.	7,9—8,3	ca. 1. V.	8,3—8,4
2	—	—	—	—	26.—28. IV.	7,6—7,8	ca. 28. IV.	7,6—7,8
3	ca. 8. IV.	6,0	26.—28. IV.	7,8—8,0	1.—3. V.	8,2—8,4	—	—
4	10.—15. IV.	6,0—6,5	1.—3. V.	7,2	3.—5. V.	7,6—7,8	—	—
5	—	—	—	—	28.—30. IV.	8,0—8,3	ca. 1. V.	8,8—9,0
6 u. 7	—	—	—	—	ca. 8. V.	8,5—9,0	ca. 8. V.	8,5—9,0
8	4.—8. IV.	5,5—6,5	28.—30. IV.	7,5	1.—3. V.	7,9—8,2	3.—5. V.	8,0—8,5
9	4.—8. IV.	5,5—6,5	26.—28. IV.	7,8—8,2	1.—3. V.	8,2—8,4	—	—
10	—	—	ca. 1. V.	7,5	3.—5. V.	7,6—8,0	—	—
11	—	—	1.—2. V.	7,2—7,5	—	—	—	—
12	—	—	ca. 1. V.	7,0	—	—	—	—
13	—	—	—	—	ca. 1. V.	7,5—8,0	—	—
14	—	—	—	—	ca. 1. V.	7,6—8,0	—	—
15	—	—	—	—	1.—3. V.	8,5—8,8	—	—
Mittelwerte:	ca. 8. IV.	6,1°	ca. 30. IV.	7,6°	ca. 2. V.	8,1°	ca. 3. V.	8,4°
Abs. Empfindl. ²⁾ :	15.25		47.72		36.71		75.11	

¹⁾ *Quercus sessiliflora* trieb etwa gleichzeitig mit *Qu. robur* aus (vergl. Groß 1933).

²⁾ „Absolute Empfindlichkeit“ nach Döring (1935, S. 320).



Wie weit die von mir in der weiteren Umgebung Hannovers während des Jahres 1937 beobachteten Temperaturverhältnisse allgemein für das *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum* und das *Querceto-Betuletum* kennzeichnend sind, läßt sich auf Grund so begrenzter Erfahrungen naturgemäß nicht entscheiden. Geeignetes Vergleichsmaterial ist mir aus der Literatur nicht bekannt. Da die Bodentemperaturen, wie vorstehend wahrscheinlich gemacht wurde, recht gut dem mittleren Gang der Lufttemperaturen folgen, dürfen wir aber wohl annehmen, daß unter den osteuropäischen *Querceto-Carpineten* die Extreme der Bodentemperatur stärker und unter den atlantischen Eichenwäldern (vgl. Tüxen und Diemont 1936) weniger ausgeprägt sind. Die Bodentemperaturen unter den süddeutschen Eichen-Hainbuchenwäldern, die sich durch eine Reihe „wärmeliebender“ Arten von den nordwestdeutschen unterscheiden (s. S. 10), liegen wahrscheinlich im allgemeinen etwas höher. Sehr groß dürfte aber die Variationsbreite innerhalb des Gesamtareals der *Querceto-Carpineten* und wohl auch der *Querceto-Betuletum* nicht sein. Darauf deuten z. B. Angaben Fehérs (1933, Versuchsfläche 11), nach denen die Bodentemperaturen unter einem „Eichen-Hainbuchenbestand“ bei Sopron in Ungarn in 10–25 cm Tiefe während der Jahre 1929 bis 1931 zwischen $+1,5^{\circ}$ und $+15,5^{\circ}$, also in Bereichen schwankten, die von den nordwestdeutschen wenig verschieden sind.

Abb. 13. Monatliche Niederschläge der Jahre 1936 und 1937 (dünn umrandete Blöcke; punktiert 1936, schraffiert 1937, weiß 1938), verglichen mit dem langjährigen Mittel (fette Treppenlinie) von verschiedenen Stationen in der Nähe der Versuchsflächen.

II. Wasserhaushalt des Bodens.

1. Allgemeiner Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit und des Grundwasserspiegels.

Das Jahr 1937 bot in selten glücklicher Weise die Möglichkeit, Extreme des Wasserhaushaltes zu studieren. Wie Abb. 13 veranschaulicht, waren die Frühjahrsmonate im Vergleich zu normalen Jahren sehr reich, das Spätjahr dagegen, besonders im Untersuchungsgebiet westlich Hannover (Station Hannover und Stadthagen), ungewöhnlich arm an Niederschlägen. Östlich und

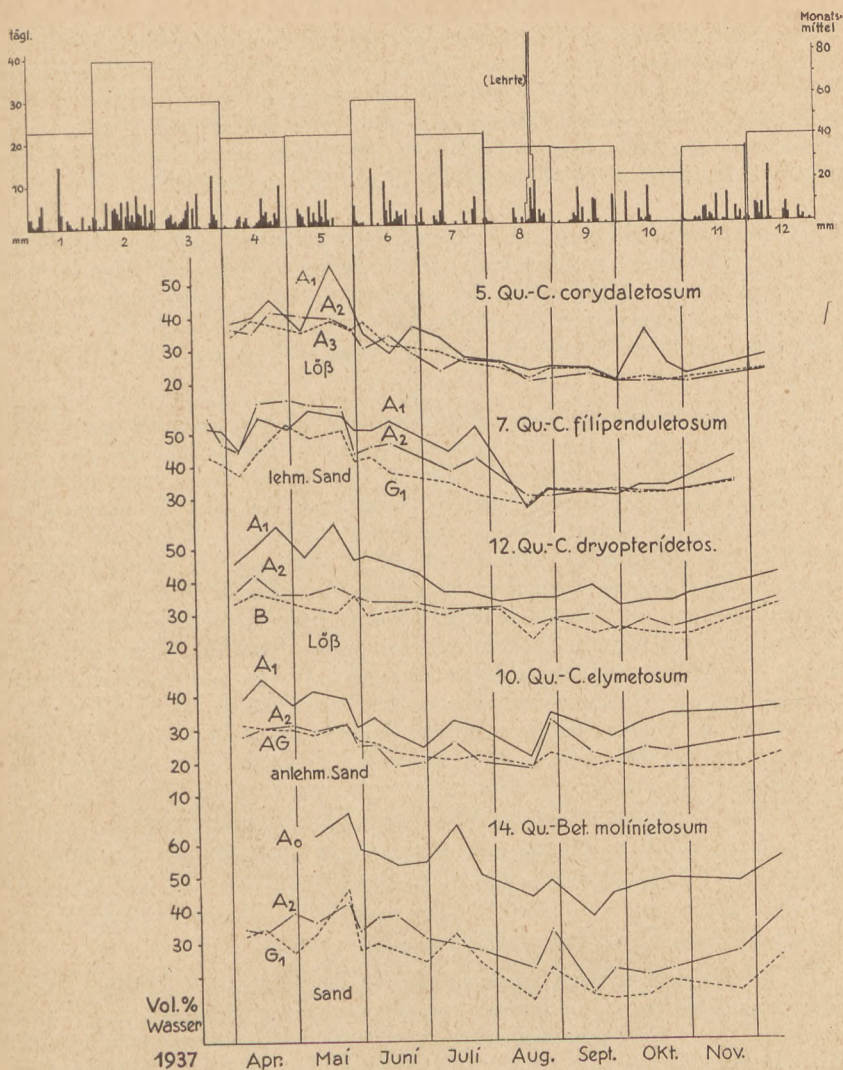


Abb. 14. Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit (in % des Frischvolumens) in verschiedenen Profiltypen am Beispiel von 5 Dauerversuchsflächen. Darüber tägliche und monatliche Niederschläge der Station Hannover.

Statt „*Qu.-C. dryopteridetosum*“ lies: *Qu.-C. asperuletosum*, *Dryopteris*-Variante;
 statt „*Qu.-C. elymetosum*“ lies: *Qu.-C. asperuletosum*, *Elymus*-Variante.

südöstlich von Hannover (Station Lehrte und Hildesheim) waren die Sommer- und Herbstmonate im großen und ganzen ebenfalls sehr trocken. Nur im August verzeichnen letztere Stationen hohe Regenmengen, von denen allerdings der größte Teil wolkenbruchartig in wenigen Tagen niederging (vgl. Abb. 14); so fielen z. B. in Lehrte vom 22.—24. August 1937 71,8 mm und am 23. allein 45,1 mm.

Die Niederschlagsverteilung übers Jahr spiegelt sich deutlich im jährlichen Gang der Bodenfeuchtigkeit wider. In Abb. 14 sind die Veränderungen des Wassergehaltes verschiedener Bodenhorizonte während des Jahres 1937 für eine Reihe von Versuchsflächen dargestellt. Für die Bestände Nr. 1, 8 und 15 ist er aus den Abbildungen 36, 37 und 38 zu entnehmen, für die restlichen aus dem Jahresgang der Bodensaugkraft (Abb. 25) zu erschließen.

Uebereinstimmend lassen alle Kurven Höchstwerte der Bodenfeuchtigkeit im April oder Mai erkennen. Diese sind vor allem als eine Folge der hohen Niederschläge im Februar, März und in der zweiten Hälfte des April anzusehen, die größtenteils im Boden gespeichert werden, da der Verbrauch durch die Pflanzendecke und durch Verdunstung in diesen Monaten noch gering ist (vgl. Roth 1932/33).

Der Nässeperiode folgt in den Sommermonaten ein mehr oder weniger gleichmäßiger Abfall des Bodenwassergehaltes, der nur in den Versuchsflächen östlich bzw. südöstlich von Hannover (Nr. 2, 10 und 14) durch einen beträchtlichen Anstieg nach den starken Niederschlägen Ende August 1937 unterbrochen wird. (In Abb. 25 kommt derselbe durch den plötzlichen Abfall der Bodensaugkräfte zum Ausdruck.) Weniger auffällig, wenn auch in allen Böden zumindest im A₁-Horizont erkennbar, ist der vorübergehende Wiederanstieg der Bodenfeuchtigkeit nach Niederschlagsperioden im Juni und im Juli. Der geringste Wassergehalt wird für den A₁-Horizont fast aller Versuchsflächen nach einer längeren Trockenzeit Anfang bis Mitte September, für den A₂- und G-Horizont zum Teil erst im November verzeichnet. Selbst die Böden Nr. 2, 10 und 13 verlieren die im August aufgenommenen Wassermengen in wenigen Wochen wieder restlos (ähnlich bei Bartels 1933). Sogleich nach Abschluß der Vegetationsperiode werden alle Oberhorizonte wieder feuchter, obwohl auch im Oktober und November verhältnismäßig wenig Niederschläge fielen.

Für die sommerliche Bodenaustrocknung spielt also offenbar der Wasserverbrauch der Pflanzendecke in den untersuchten Beispielen eine hervorragende Rolle (vgl. Ebermayer 1889, Aaltonen 1920, Wyssotzky, Rotmistroff 1926, Friedrich 1933 u. a.).

Die Herbstregen dringen zunächst nur zu einem geringen Teil in tiefere Schichten und bis zum Grundwasser vor, da nach Freckmann und Baumann (1937, S. 147) eine Anreicherung tieferer Schichten erst dann möglich wird, wenn die Krume fast bis zur vollen Wasserkapazität aufgefüllt ist. Erst Mitte Januar 1938, nach der Schneeschmelze und dem Auftauen des zeitweise oberflächlich gefrorenen Bodens, vermehren höhere Niederschläge den Wasservorrat im Untergrunde in stärkerem Maße (vgl. Abb. 13, 14 und 15).

Während der ersten Jahreshälfte folgt dagegen der Grundwasserspiegel dem Gange des Wassergehaltes in den oberen Bodenschichten nahezu unverzüglich (Abb. 14 und 15). In den Frühjahrsmonaten erreicht er in einigen Böden fast die Oberfläche und sinkt während des Sommers um 1—2 m ab. Bei Sandböden (Nr. 10, 14, 15 und 39 A in Abb. 15) scheint das Ausmaß seiner Schwankungen in der Regel etwas größer zu sein als bei kolloidreichen Böden (Nr. 7, 8 und 9). Im Dezember 1937 und Januar 1938 stieg er etwas später als die Feuchtigkeit des Oberbodens und erstaunlich rasch an.

In großen Zügen ist mithin der Jahresgang des Bodenwassers aus dem Zusammenwirken von Niederschlag und Aufbrauch durch Transpiration und Verdunstung zu verstehen (Fischer 1932 u. a.). Kurzfristige Unterschiede in der Niederschlagsverteilung prägen sich weniger deutlich in den Kurven der Bodenfeuchtigkeit aus. Sie werden offenbar durch das mehrschichtige Blätterdach und die Streudecke über dem Waldboden weitgehend ausgeglichen.

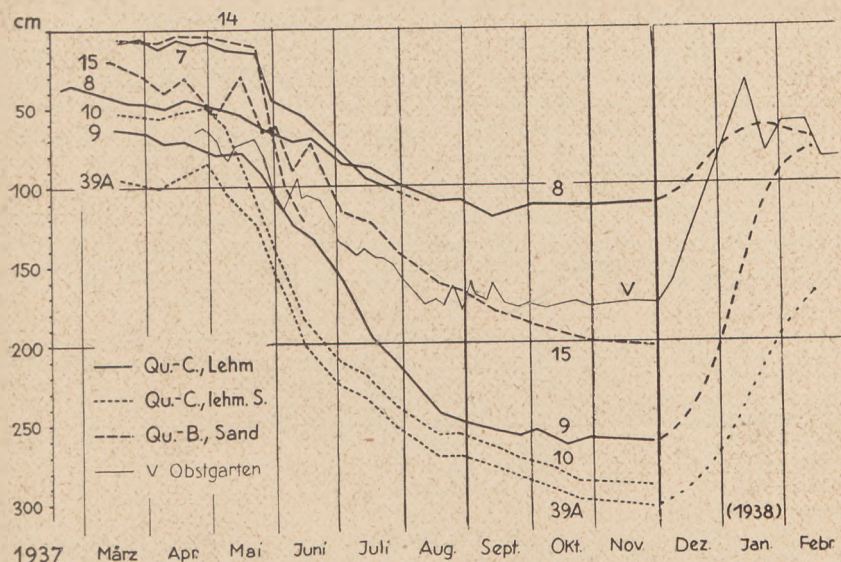


Abb. 15. Jahresgang des Wasserspiegels in allen untersuchten Grundwasserböden. Zum Vergleich Brunnenbeobachtungen unter einem *Querceto-Carpinetum asperuletosum* im Hämelerwald nahe Probefläche Nr. 10 (Nr. 39A) und unter einem aus feuchtem Eichen-Hainbuchenwald hervorgegangenen Obstgarten ö der Eilenriede bei Hannover¹⁾.

Genaue Aussagen über die Art und Geschwindigkeit der witterungsbedingten Wasserbewegung in den untersuchten Gleiböden läßt leider der Abstand der Meßtage nicht zu; sie konnten auch nicht Ziel dieser Arbeit sein. Zweifellos wirken sich einzelne ergiebige Regenfälle schon nach 1—8 Tagen bis in den unteren A-Horizont, häufig auch bis in tiefere Schichten aus (Abb. 14, Niederschläge der Station Lehrte und Wassergehalt Nr. 10 und 14, vgl. auch Bartels 1935). Der Abfall des Grundwasserspiegels wurde aber in den beobachteten Waldböden auch durch die Regenperioden im Juli und August 1937 nicht unterbrochen, sondern nur etwas verlangsamt. (Abb. 15, Bestand Nr. 10 und 39A), während sich diese unter einem zum Vergleich untersuchten Obstgarten (Abb. 15, V) deutlich bemerkbar machen. Nach den ungewöhnlich starken Güssen vom 22. und 23. August, die in Braunschweig 84,6 mm brachten, hatte allerdings das Grund- bzw. Bodenstauwasser in Niederungen des Forstgebietes Lehrte nördlich Braunschweig am 26. August, wie mir Herr Forst-assessor Schanz bestätigte, fast seinen Frühjahrsstand wieder erreicht und war stellenweise bis zu 1 m gestiegen. Im Hinblick auf das Problem der Bodenauswaschung dürften diese Tatsachen interessieren, zeigen sie doch, daß Waldböden, zumindest ihre A-Horizonte, in unserem Klima nicht nur regelmäßig im Jahresrhythmus gründlich durchfeuchtet, sondern auch während des Sommers gelegentlich durchsickert werden.

¹⁾ Die Ablesungen verdanke ich meiner Mutter.

Im Jahre 1936 war der Gang der Bodenfeuchtigkeit und des Grundwassers ein wesentlich anderer als im Jahre 1937 und entsprach damit durchaus der abweichenden Niederschlagsverteilung. Wie aus den Abb. 13 und 36 hervorgeht, wechselten Regen- und Trockenperioden im Jahre 1936 gleichmäßiger und schneller ab. Außerdem war das Frühjahr im ganzen trockener, der Juli, September und Oktober aber nasser als im Jahre 1937. Demzufolge waren auch die Extreme des Bodenwasserhaushaltes weniger ausgeprägt, wie man leicht übersieht, wenn man Abb. 36 und 37 gegenüber hält. Auch die übrigen vier im Jahre 1936 untersuchten Böden, Nr. 1, 3, 9 und 15, waren am wasserreichsten Mitte Mai, am trockensten Ende Juni bis Mitte Juli oder Ende August, ohne die entsprechenden Werte von 1937 zu erreichen. Schon Anfang August begann das Grundwasser wieder zu steigen, nachdem es im Laufe des Sommers nur um die Hälfte bis zu $\frac{2}{3}$ des Betrages von 1937 abgesunken war.¹⁾

Im Jahre 1936 entsprach also der Grundwassergang dem „ozeanischen Typ“ Koehnes (1928, S. 47), im Jahre 1937 dem „kontinentalen“. In der Regel dürfte er im Untersuchungsgebiet zwischen beiden Typen liegen. Nach Beobachtungen der städt. Wasserwerke Hannover, die mir Herr Baurat Hosang

Tab. 4. Grundwasserspiegel-Schwankungen nach Beobachtungen der Städt. Wasserwerke Hannover im Kreise Burgdorf am Rande einer Ackerfläche (Gelände NN + 41,19 m):

A. Mittlere Extreme aus 25 Jahren. (1908 und 1914—1937.)

Höchststand	NN + 39,27 m
Tiefststand	NN + 38,48 m
Mittel	NN + 38,88 m
Jahresschwankung	79 cm

B. Extreme des Jahres 1936.

		Abweichung vom Mittel.
Höchststand	NN + 39,11 m	— 16 cm
Tiefststand	NN + 38,48 m	+ 0 cm
Mittel	NN + 38,79 m	— 9 cm
Jahresschwankung	63 cm	— 16 cm

C. Extreme des Jahres 1937.

Höchststand	NN + 39,50 m	+ 23 cm
Tiefststand	NN + 38,31 m	— 17 cm
Mittel	NN + 38,90 m	+ 2 cm
Jahresschwankung	119 cm	+ 40 cm

(vgl. Hosang 1937, Abb. 1) in entgegenkommender Weise zur Verfügung stellte, war die Jahresschwankung in einem von wasserbaulichen Maßnahmen völlig unbeeinflussten Rohr im Jahre 1936 um 16 cm geringer, im Jahre 1937 um 40 cm größer als das 25jährige Mittel (Tab. 4). Der Durchschnitt des Jahres 1937 entspricht dabei aber fast genau dem 25jährigen Mittelwasserstand! Im Laufe der 25 Beobachtungsjahre wurde der Höchststand von 1937 nur 7 mal erreicht und maximal um 25 cm (1908 und 1927) übertroffen, der Tiefstand von 1937 8 mal erreicht und im Höchstfalle um 35 cm (1922) unterschritten. So weit man das aus diesen Grundwasserbeobachtungen schließen

¹⁾ Von einer Veröffentlichung des Materials wurde abgesehen, da die Meßtage noch größeren Abstand haben als im Jahre 1937 und das Jahr 1936 außerdem wasserökologisch weniger interessant war.

darf, wird also der Bodenwasserhaushalt der untersuchten Standorte durch Daten aus dem Jahre 1937 für ökologische Zwecke besonders gut gekennzeichnet.

2. Gleihorizont und Grundwasserstand.

Einen Zusammenhang zwischen dem Grundwassergang und der Lage des Gleihorizontes findet man in der bodenkundlichen Literatur mehr allgemein vermutet als im einzelnen nachgewiesen (Blanck's Handb., Mückenhausen, Bülow, Laatsch u. a.). So mag das wenige Material, das ich zu dieser Frage sammeln konnte, gesondert erörtert werden, zumal die Lage des Gleihorizontes im Boden für die untersuchten Waldgesellschaften von großer Bedeutung zu sein scheint (vgl. S. 19 ff.).

In Abb. 16 sind Mittelwerte aus Grundwasserbeobachtungen von Mitte März bis Ende April 1937, also aus der Zeit des Grundwasserhöchststandes, in Beziehung gesetzt zur Obergrenze des typischen Gleihorizontes. Nach Aussagen der zuständigen Revierförster und nach Tab. 4 sind die im Frühjahr 1937 beobachteten Wasserstände als durchaus „normal für feuchte Jahre“ anzusehen, d. h. sie werden im Laufe der

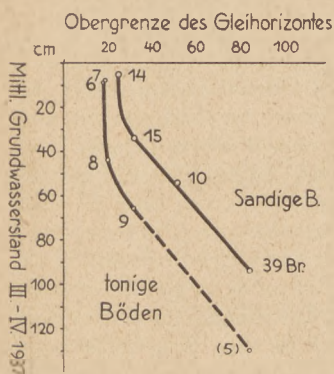


Abb. 16. Verhältnis der Obergrenze des Gleihorizontes zum durchschnittlichen Grundwasserstand im März und April 1937, gemessen in cm unter der Bodenoberfläche (Mittelwerte aus allen Ablesungen, bei Nr. 5 nur aus 2 gelegentlichen Beobachtungen).

Zeit des öfteren erreicht, aber selten überschritten. Wenn das zutrifft, dürfen wir aus Abb. 15 entnehmen, daß in Sandböden die Glei-Bildung erst in derjenigen Tiefe einsetzt, in welcher das Grundwasser selbst längere Zeit den Luftzutritt hemmt, während in lehmigen oder tonigen Böden bereits der Kapillarsaum des Grundwassers (Koehne 1928) dasselbe bewirkt. Nur bei Böden mit geringer kapillarer Hubkraft können wir demnach aus der Obergrenze des Gleihorizontes mit einiger Sicherheit auf den Grundwasserstand in Nässezeiten schließen. Dabei ist allerdings stets zu beachten, daß nur ein typischer Gleihorizont mit grünlichen Reduktionsflecken auf Grundwassereinfluß im Boden deutet, und daß es auf Grund der Beschaffenheit des Gleihorizontes allein nicht in allen Fällen zu entscheiden ist, ob er durch den Einfluß von Grundwasser oder durch Tagwasserrückstau entstanden ist.

In der Nähe der Oberfläche wirkt das Bodenwasser, wie ebenfalls aus Abb. 16 hervorgeht, weder in Sand- noch in Lehm Böden gleibildend. In so naher Berührung mit der Luft erhält es vermutlich noch genügend Sauerstoff (vgl. Malmström 1923, S. 183); außerdem scheint die starke Durchwurzelung und der hohe Humusgehalt der Oberschichten die Ausbildung eines typischen Gleihorizontes zu verhindern. Liegt der Gleihorizont in einem Boden in geringerer Tiefe als 25 cm, so können wir daher aus seiner Lage allein nichts mehr über den Gang des Grundwasserspiegels aussagen. Gewöhnlich deutet aber ein höherer oder geringerer Humusgehalt des A-Horizontes an, ob das Wasser den Gleihorizont häufig übersteigt oder nicht.

Zur Glei-Bildung ist naturgemäß stets eine längere Durchfeuchtung erforderlich. Aus diesem Grunde wurde in Abb. 16 mit einem 6-wöchentlichen Mittel gerechnet. Zum absoluten Höchststand des Grundwassers hat der Gleihorizont oft gar keine Beziehung, wie das Beispiel des Auebodens Nr. 3 besonders deutlich zeigt: während der Leineüberschwemmung um die Monatswende März/April 1937 stand zwar das Grundwasser nur 10–20 cm unter der Oberfläche, sank aber schon nach einer Woche um etwa 1 m ab. Erst in 1,20 m Tiefe erkennt man in diesem Boden einzelne Rostflecken; sonst hinterläßt das Wasser keinerlei sichtbare Spuren.

So gibt also das Bodenprofil doch gewisse Anhaltspunkte für die Beurteilung der Grundwasserverhältnisse. Insbesondere dürfen wir aus der Beschaffenheit und Mächtigkeit der A- und G-Horizonte aller daraufhin untersuchten Beispiele (Abb. 10) schließen, daß das Grundwasser in den Böden des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* — wie bei den Dauerversuchsflächen Nr. 6 und 7 — häufig fast die Oberfläche erreicht, daß es in den Böden der feuchten Buchen-Mischwälder eine gewisse Höhe — etwa 50 cm — selten oder garnicht übersteigt, und daß es die Böden des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* — wenn überhaupt — nur kurze Zeit durchtränkt.

3. Bedeutung der Nässe-Extreme im Frühjahr für die feuchten *Querceto-Carpineten*.

Die Nässe-Extreme im Frühjahr wirken in erster Linie indirekt auf die Pflanzendecke, indem sie den Luftraum des Bodens in einer für viele Arten nachteiligen Weise einengen und darüber hinaus zur Bildung eines mehr oder weniger dichtgelagerten Gleichhorizontes führen können. Nach den Beobachtungen von Seite 27 scheinen besonders die Differentialarten des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* gegen Luftmangel im Boden empfindlich zu sein. Den Erwartungen entsprechend waren alle fünf laufend untersuchten Profilbeispiele dieser Waldgesellschaft selbst im Frühjahr 1937 verhältnismäßig luft-

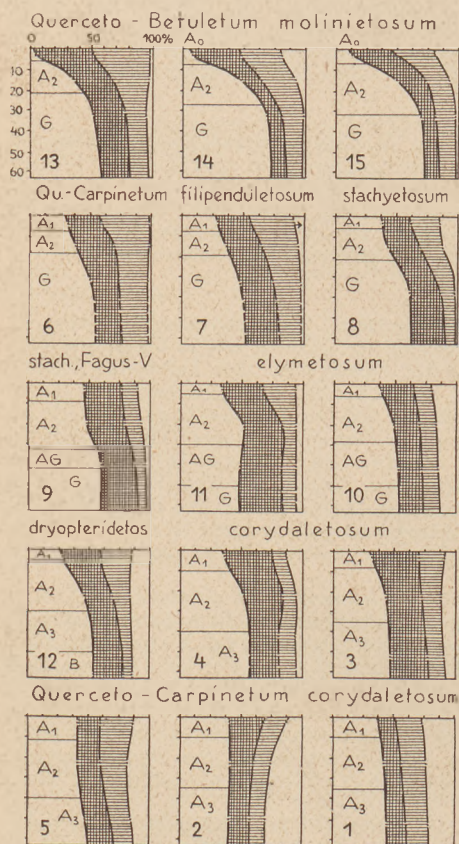


Abb. 17. Porenvolumen und Jahresextreme (1937) des Luft- und Wassergehaltes aller laufend untersuchten Böden, auf Grund mehrerer Analysen aus den laufenden Wassergehaltsbestimmungen errechnet. (Weiß links, mit Horizontbezeichnung = feste Bestandteile; gekreuzt = geringster Wassergehalt im Hochsommer 1937; waagrecht schraffiert = Schwankungsbreite des Wassergehaltes während des Jahres 1937; ohne Signatur (rechts) = geringster Luftgehalt im Frühjahr 1937).

Statt „stach., Fagus-V.“ lies: *Qu.-C. asperuletosum*, typische Variante; statt „elymetosum“ lies: *Elymus*-Variante; statt „dryopteridetosum“ lies: *Dryopteris*-Variante.

reich. Wie Abb. 17 veranschaulicht, blieben sie auch im unteren A₃-Horizont stets gut durchlüftet, während die flachgründigen Gleiböden in entsprechender Tiefe ein viel geringeres Porenvolumen haben und in Nässezeiten nur wenig Luft enthalten.



Abb. 18. Flachwurzelnde Frühblüher: *Oxalis acetosella*, *Anemone nemorosa*, *Adoxa moschatellina*, *Ranunculus ficaria*. (Ende April aus Probefläche Nr. 4 und 5 entnommen, gepreßt und am nächsten Tage auf gemaltem Profil photographiert.)

Die große Empfindlichkeit der Frühlingsgeophyten dürfte vor allem damit zusammenhängen, daß diese Arten ausgesprochene Tiefwurzler sind (Abb. 19); zahlreiche Sämlinge von *Allium* und *Corydalis* haben außerdem die Eigenart, ihre Zwiebeln bzw. Knollen von Jahr zu Jahr tiefer zu verlegen, was offenbar nur in lockeren Böden möglich ist. Es wäre somit denkbar, daß die Differentialarten des Qu.-C. *corydaletosum* auf flachgründigeren, weniger lockeren Böden im Wettbewerb mit flachwurzelnden Geophyten (Abb. 18) und anderen, in dieser Hinsicht weniger anspruchsvollen Pflanzen unterliegen. Damit steht die Tatsache im Einklang, daß *Allium* und andere Differentialarten dieser Waldgesellschaft gelegentlich in Beständen des Qu.-C. *asperuletosum* auftreten (vgl. Tab. 1), sobald diese — wie Beispiel Nr. 10 —



Abb. 19. Tiefwurzelnde Frühlingsgeophyten: *Gagea lutea*, *Corydalis cava* und *Allium ursinum* mit Keimlingen und Jungpflanzen, *Anemone ranunculoides*, *Leucotium vernum*. (Gleichzeitig Ende April 1937 nahe Dauerfläche Nr. 5 entnommen und wie bei Abb. 18 behandelt.)

auf gut durchlüftetem, tiefgründigem Boden stocken. Durchdringungen beider Gesellschaften sind daher, besonders am Fuße der südhannoverschen Kalkberge und im Jungmoränengebiet (vgl. Horstmann 1936), nicht selten.

Doch sei gleich an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß weder das lockere Gefüge des Bodens noch sein günstiger Feuchtigkeitszustand im Frühjahr allein entscheidend sein können für das Vorkommen der genannten Arten. Sonst müßten sie auch auf dem Boden Nr. 12 und ähnlichen Profilen zu finden sein. Zweifellos sind außerdem günstige chemische Eigenschaften des Bodens, namentlich ein geringer Säuregrad (s. S. 77), ein hoher Basengehalt (s. S. 95) und lebhaftes Nitrifikation für ihr optimales Gedeihen erforderlich — Bedingungen, die der saure Boden Nr. 12 nicht bietet. Vielleicht spielen diese sogar die primäre Rolle, weil auch die physikalische Beschaffenheit des Bodens stark von ihnen abhängt.

Auch das mehr oder weniger häufige Vorkommen der Buche in den feuchten *Querceto-Carpineten* scheint von der Durchlüftung des Bodens abzuhängen. Wie bereits S. 22 betont, ist der feuchte Buchen-Mischwald nur auf verhältnismäßig tiefgründigen Glei Böden und auf Grundwasserböden nur dann zu finden, wenn der Wasserspiegel selten näher als 50 cm unter die Oberfläche (vgl. S. 52!) steigt. Solche Böden enthalten im Frühjahr auch in größerer Tiefe noch nennenswerte Luftmengen, wie die Beispiele Nr. 10 und 11 andeuten; dasselbe trifft für den Boden des Farn-Buchenmischwaldes Nr. 12 zu (Abb. 17). Die flachgründigen Grundwasserböden des feuchten und nassen Eichen-Hainbuchenwaldes Nr. 8, 7 und 6 sind dagegen im Frühjahr sehr luftarm.

Daß die Buche gegen hohe Grundwasserstände und dadurch hervorgerufene Luftarmut des Bodens wesentlich empfindlicher ist als die Stieleiche, geht sehr anschaulich aus einigen Profilgrabungen im Bestand Nr. 9 hervor, die ich mit gütiger Unterstützung der Landesforstverwaltung Hannover und des Forstamtes Haste im Spätsommer 1937 durchführen konnte. In diesem buchenreichen Eichen-Hainbuchenwalde gedeiht die Buche zwar recht gut, scheint aber der Eiche nicht unbedingt überlegen zu sein. Wie Abb. 20 zeigt, ist z. B. die Wurzelmasse einer etwa 100 jährigen Buche deutlich auf die oberen Bodenschichten zusammengedrängt. Schon der in 35—40 cm Tiefe beginnende typische Gleihorizont stellt ein sichtliches Hindernis für die Wurzelausbreitung dar, und nur wenige Wurzeln dringen tiefer als 65 cm; dabei gibt Abb. 20 sogar eine verhältnismäßig tief durchwurzelte Stelle in Stammnähe wieder. Offenbar bildet der Grundwasserspiegel, der sich im Frühjahr 1937 lange Zeit in 60—65 cm Tiefe hielt und in manchen Jahren diese Höhe erreichen dürfte (vgl. Abb. 15 und Tab. 4) ein starkes Hindernis für die Buchenwurzeln. Die Wurzeln einer benachbarten, etwa ebenso alten Eiche sind dagegen viel gleichmäßiger auf eine größere Bodentiefe verteilt. Zahlreiche Wurzeln dringen bis über 1 m Tiefe; einzelne fingerdicke traf ich sogar noch in 2 m Tiefe — in der Nähe des spätsommerlichen Grundwasserspiegels — mit lebenden Seitenwurzeln. Gleihorizont und Frühjahrswasserstand stören also die Wurzelausbreitung der Eiche kaum merklich.

Indirekt kommt die Empfindlichkeit der Buche gegen hohe Grundwasserstände auch darin zum Ausdruck, daß sie flachgründige Glei Böden zu erobern pflegt, sobald diese entwässert werden, und dann häufig sogar die durch die Grundwassersenkung geschwächte Eiche hart bedrängt. Wie man vielerorts beobachten kann (z. B. in der Eilenriede bei Hannover und im Forst Wathlingen bei Celle), wird sie in Beständen des *Qu.-Carp. stachyetosum* bereits durch eine Senkung des Frühjahrswasserstandes

um wenige Dezimeter stark begünstigt. Da derartige Senkungen häufig unbeabsichtigt als Folge von Meliorationen in der Umgebung solcher Wälder eintreten, dürfte auch das Eindringen der Buche in alte Eichen-Hudewälder, die vorwiegend dem *Qu.-Carp. stachyetosum* angehören, wie z. B. den Neuenburger Urwald in Oldenburg (vgl. Nitzschke 1932), zum Teil auf diese Ursache zurückzuführen sein.

In den besonders flachgründigen, während des Frühjahrs lange durchnässten Böden des *Qu.-C. filipenduletosum* wurzelt aber auch die Eiche flacher als 1 m. Die Buche kümmerst auf diesen Böden, wenn sie angepflanzt wird, sehr auffällig und bildet in der obersten Krume ein dichtes Wurzelgeflecht

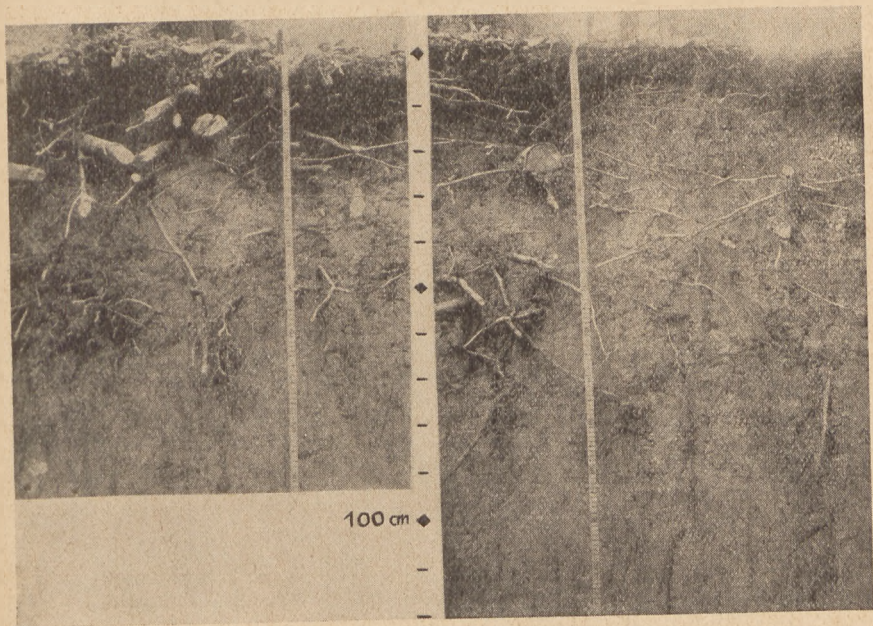


Abb. 20. Ausschnitte aus dem Wurzelwerk einer etwa 100jährigen Buche und einer benachbarten gleichalten Stieleiche, jeweils in 2 m Entfernung vom Stamm; nach senkrechtem Abstich 10 cm aus der Grubenwand herauspräpariert. Die Wurzeln der Buche drängen sich in dem Raum über 65 cm Bodentiefe, dem durchschnittlichen Grundwasserstand während der Frühjahrsmonate; fingerdicke Eichenwurzeln wurden dagegen noch in 2 m Tiefe angetroffen. (Typische Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, Versuchsfläche Nr. 9, Mitte November 1937.)

aus. Bei einigen älteren Buchen, die im „Hämeler Wald“ auf solchen Naßböden stocken, verlaufen die Hauptwurzeln noch in 1—2 m Entfernung vom Stamm vollkommen oberirdisch. Auch die Hainbuche bildet hier ein besonders seichtes Wurzelsystem aus, anscheinend aber ohne dadurch in ihren Wuchsleistungen in ähnlichem Maße geschwächt zu werden wie die Buche. Um so besser gedeiht die Erle auf den Böden des nassen Eichen-Hainbuchenwaldes, wenn ihr auch die Eiche noch überlegen bleibt. Je höher der Grundwasserstand, desto mehr büßt aber letztere an Konkurrenzkraft ein, bis auf den nassen Torfböden des *Alnetum glutinosae* allein die Erle herrscht (vgl. Ißler 1931).

Die Gründe für die so auffällig verschiedene Widerstandskraft des Wurzelsystems unserer wichtigsten Holzarten gegen zeitweiligen Luftabschluß sind m. W. physiologisch noch ungeklärt. Ebenso wenig sind uns die Gründe bekannt, weshalb die Differentialarten des *Qu.-C. filipenduletosum* so stark an flach-

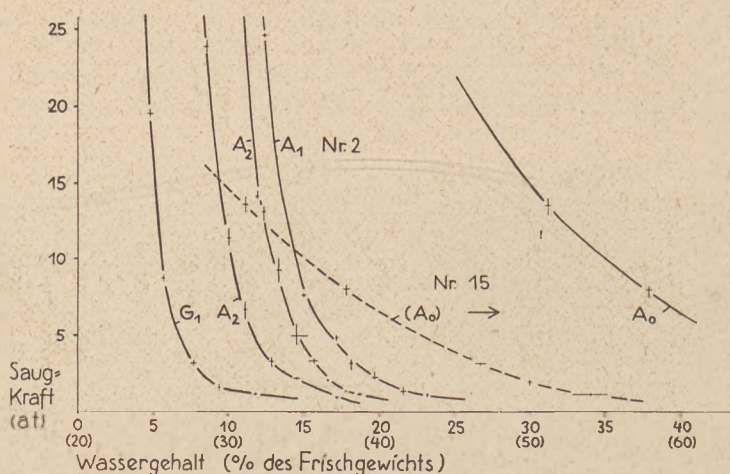


Abb. 21. Verhältnis der Saugkraft zum gewichtsmäßigen Wassergehalt des Bodens bei verschiedenen Horizonten eines Sauerhumusbodens (*Querceto roboris-Betuletum molinietosum* Nr. 15) und eines Auenwaldbodens (*Querceto-Carpinetum corydaletosum* Nr. 2). Die gestrichelte Kurve des A_0 -Horizontes ist gegenüber der ausgezogenen um 20 Einheiten nach links verschoben. Die Balken der Kreuze geben die Variationsbreite von jeweils 2 Wassergehalts- und 3 Saugkraftbestimmungen, ihr Schnittpunkt deren Mittelwerte wieder.

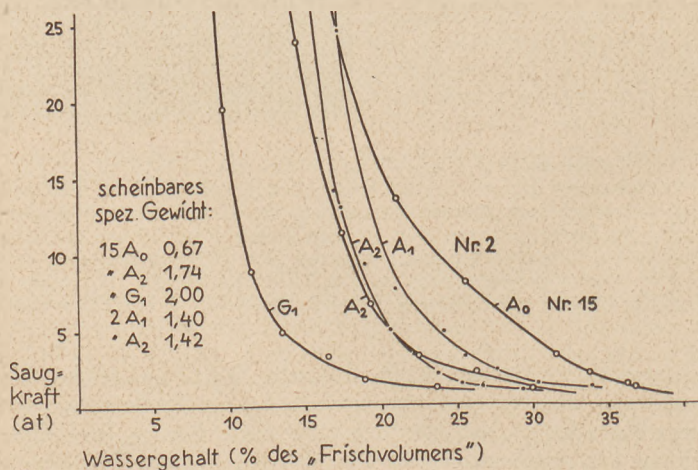


Abb. 22. Dieselben Kurvenbeispiele wie in Abb. 21, der Wassergehalt jedoch durch Multiplikation mit dem „scheinbaren spezifischen Gewicht“ in Volumprozent umgerechnet. (Fette Kurven mit Kreisen: *Querceto roboris-Betuletum molinietosum* Nr. 15, dünne Kurve mit Punkten: *Qu.-Carp. corydaletosum* Nr. 2; jeder Punkt bzw. Kreismittelpunkt entspricht den Mittelwerten von 2 Wassergehalts- und 3 Saugkraft-Bestimmungen.)

gründige, humus- und nährstoffreiche Naßböden gebunden sind. Sie müssen gerade in den Nässeperioden anderen Arten überlegen sein, ohne dabei unter der sommerlichen Bodentrockenheit zu leiden, die — wie S. 65 belegt werden wird — im *Qu.-C. filipenduletosum* keineswegs geringer, sondern eher beträchtlicher ist als in den übrigen feuchten *Querceto-Carpineten*.

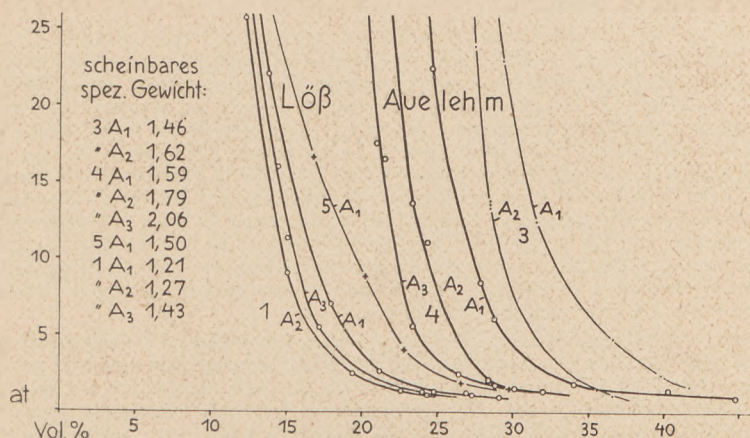


Abb. 23. Verhältnis der Saugkraft zum volumenmäßigen Wassergehalt des Bodens bei den untersuchten Böden des *Querceto-Carpinetum corydal-etosum* (berechnet wie in Abb. 22).

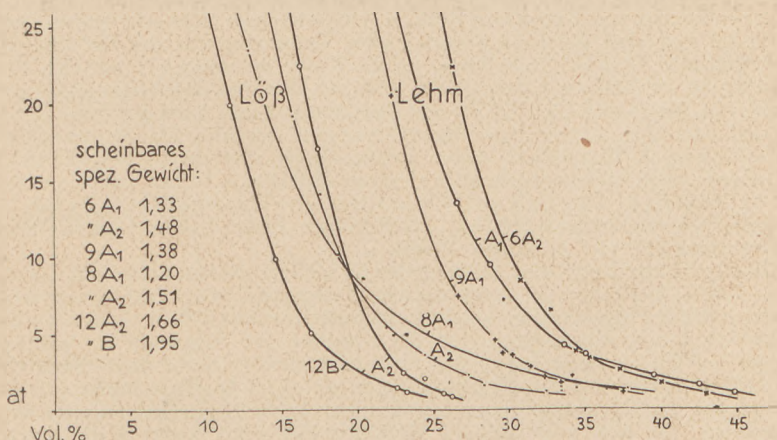


Abb. 24. Verhältnis der Saugkraft zum volumenmäßigen Wassergehalt des Bodens bei einigen Horizonten der untersuchten Böden des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum*, *stachyetosum* und *asperuletosum* (berechnet wie in Abb. 22).

4. Verhältnis der Bodensaugkraft zum Wassergehalt und zur Zusammensetzung der Böden.

So gut die regelmäßigen Wassergehaltsbestimmungen und die Analysen des Porenvolumens geeignet sind, den Wasserhaushalt des Bodens im allgemeinen und das Ausmaß seiner Vernässung im Frühjahr zu beurteilen, so wenig ver-

mögen sie über den ökologisch wirksamen Grad der sommerlichen Bodenaustrocknung auszusagen. Denn nicht der Wasservorrat als solcher, sondern die Kraft, mit welcher derselbe vom Boden festgehalten wird, und die Geschwindigkeit, mit der das aufgenommene Wasser ersetzt werden kann, entscheidet darüber, wieviel Wasser ihm die Pflanzenwurzeln in kritischen Zeiten entnehmen können.

Wie nach dem Vorgang von Gradmann (1928) durch Heilig (1933), Müller-Stoll (1935), Vageler (1932), Sekera (1932) u. a. gezeigt worden ist, hängt das Verhältnis der Saugkraft bzw. der „minimalen Wasserkapazität“ eines Bodens zu seinem Wassergehalt in erster Linie von seinem Gehalt an Humusstoffen und an mineralischen Kolloiden ab. Meine Untersuchungen, von denen Abb. 21—24 einige Beispiele wiedergeben, bestätigen diese Tatsache erneut. So hält z. B. der leichte Auflagehumus des Profils Nr. 15 (Abb. 21, A_0) etwa 55 % Wasser mit 10 Atm. fest, während der unmittelbar darunter liegende A_2 -Horizont erst bei einem Wassergehalt von etwa 10 %, der praktisch humusfreie, grobsandige G-Horizont sogar erst bei einem solchen von 5,5 % dieselbe Saugkraft erreicht. Die Kurven des A_1 - und A_2 -Horizontes des mäßig humosen, sandigen Auelehmbodens Nr. 2 liegen zwischen denen des eben genannten A_0 - und A_2 -Horizontes und — entsprechend dem gleichmäßigeren Aufbau dieses Profils — näher beieinander.

Diese Unterschiede werden allerdings verschoben und u. U. weitgehend ausgeglichen, wenn man den Wassergehalt nicht, wie es im Laboratorium zunächst geschieht, auf das Frisch- (oder Trocken-)gewicht des Bodens bezieht, sondern auf sein natürliches Frischvolumen. Um diese interessante Tatsache wenigstens anzudeuten, habe ich die ursprünglichen Daten durch Multiplikation mit dem „scheinbaren spezifischen Gewicht“, d. h. dem Gewicht eines Liters natürlich gelagerten Bodens von mittlerem Wassergehalt, auf Volumprocente umgerechnet. Die so erhaltenen Kurven (Abb. 22—24) geben zwar nicht in allen Bereichen die wirklichen Verhältnisse genau wieder, da sich das scheinbare spezifische Gewicht mit dem Wassergehalt in gewissen, nach Freckmann und Baumann (1937, S. 136) allerdings nicht sehr weiten Grenzen ändert; sie sind aber durchaus geeignet, eine Vorstellung von der Größenordnung zu vermitteln¹⁾. In Abb. 22 ist besonders die Kurve des Auflagehumus (Nr. 15, A_0) viel näher an die übrigen herangerückt, während sich der Gegensatz zwischen dem humusfreien Sandboden (Nr. 15, G) und den humosen und lehmigen Schichten eher verschärft hat. Die wirklichen Wassermengen, welche die so verschieden beschaffenen A-Horizonte dieser Profilbeispiele mit derselben Saugkraft festhalten, sind also, wie schon Bachmann (1927) u. a. betont haben, garnicht so sehr ungleich, wie das auf Grund der gewichtsmäßigen Daten (Abb. 21) zunächst erscheinen mochte. Kolloidarme Böden halten dagegen dieselben Wassermengen mit viel geringerer Kraft.

Im allgemeinen steigt die Saugkraft der humusreicheren Schichten, besonders der A_0 - und A_1 -Horizonte, bei abnehmendem Wassergehalt etwas früher, aber weniger steil an als die der humusarmen tieferen Schichten desselben Profils. Dieses Verhalten scheint mir darauf hinzudeuten, daß die Ursachen der Saugkraft bei vorwiegend humosen und bei mineralischen Böden nicht ganz gleicher Natur sind. Nach Holdheide (1935) spielen bei den Humuskolloiden vor allem Quellungskräfte eine Rolle, während bei den Mineralböden nach Vageler (1932) Hydrationskräfte stärker hervortreten. In dem verschiedenen Kurvenverlauf wäre demnach die „humose Verfälschung“ zu fassen, von der Vageler (1932, S. 68) spricht, indem er der Hydratation der Schwarmionen die entscheidende Bedeutung für das Zustandekommen der Bodensaugkraft zuschreibt (vergl. auch Laatsch 1938).

Aber nicht nur die Schichten eines und desselben Profils, sondern auch einander entsprechende Horizonte verschiedener Profile unterscheiden sich in dem Verhältnis der Saugkraft zum volum- wie gewichtsmäßigen Wassergehalt viel zu sehr, als daß ihre besondere Untersuchung entbehrlich wäre. Man vergleiche nur die morphologisch recht ähnlichen Böden der Lerchensporen-Eichen-Hainbuchen-Wälder miteinander (Abb. 23), in deren Reihe auch Nr. 2 (Abb. 22) einzuordnen wäre! Verhältnis-

¹⁾ Zur Berechnung der Jahreskurven der Bodensaugkraft (Abb. 25 und 31) habe ich stets die primär ermittelten Gewichtswerte verwendet.

mäßig große Wassermengen vermag der sehr feinkörnige, elektrolytreiche Auelehm-
boden Nr. 3 festzuhalten, während sandige Lehm Böden (Nr. 2 und 4) bei gleichem
Wassergehalt eine viel geringere Saugkraft entwickeln. Lößböden zeichnen sich in
allen Beispielen durch besonders niedrige Saugkräfte aus (ähnlich bei Müller-Stoll
1935). Eine einfache und praktisch allgemeingültige Beziehung zwischen Korngrößen-
aufbau und Humusgehalt des Bodens und den Saugkräften, die er bei bestimmtem
Wassergehalt entwickelt, wird sich aber wohl ebenso wenig finden lassen wie zwischen

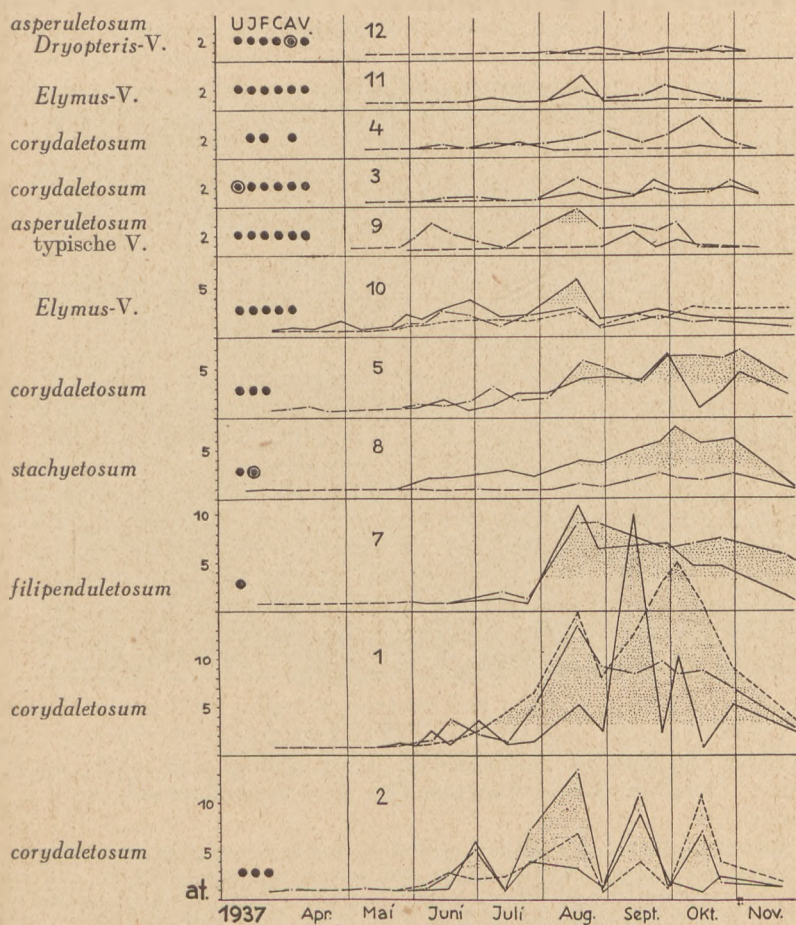


Abb. 25. Jahresgang der Bodensaugkraft in den Hauptwurzelhorizonten von Böden der *Dryopteris*-Variante (Nr. 12), der *Elymus*-Variante (Nr. 10 und 11) und der typischen Variante (Nr. 9) des *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, des *Qu.-Carp. corydaletosum* (Nr. 1, 2, 3, 4 und 5), *stachyetosum* (Nr. 8) und *filipenduletosum* (Nr. 7) und Vorkommen der feuchtigkeitsliebenden Differentialarten (U = *Urtica dioeca*, I = *Impatiens noli tangere*, F = *Festuca gigantea*, C = *Carex remota*, A = *Athyrium filix femina*, V = *Veronica montana*. Punkt = in der Dauerfläche vorhanden; Punkt mit großem Kreis = auffällig üppig gedeihend. Dick ausgezogene Kurven = A₁-Horizont; dünn ausgezogen mit abgesetzten Punkten = A₂; gestrichelt = A₃ bzw. AG; langgestrichelte Teile aller Kurven = Saugkraft unter 1 Atm.; punktierte Fläche = Saugkraft über 3 Atm., dem für die „Feuchtigkeitszeiger“ kritischen Wert.)

denselben Faktoren und der Hygroskopizität (vgl. Nostitz 1932), da immer auch die Humusbeschaffenheit, die Struktur und der Elektrolytgehalt des Bodens eine gewisse, schwer übersehbare Rolle spielen (vgl. auch Giesecke 1927).

Bestimmten Waldgesellschaften lassen sich die Saugkraftkurven, wie die Beispiele in Abb. 23 und 24 zeigen, nicht eindeutig zuordnen. Vielmehr ist das Maß, in dem sich die Bodensaugkraft mit dem Wassergehalt ändert, innerhalb derselben Gesellschaft je nach der Bodenart so ungleich, daß sich die Amplituden der verschiedenen feuchten Waldgesellschaften weit überschneiden. Diese Tatsache steht im Einklang mit der S. 22 und S. 29 hervorgehobenen Beobachtung, daß die Bodenart für die Zusammensetzung der hier untersuchten Gesellschaften nur eine geringe Rolle spielt.

5. Jahresgang und Extreme der Bodensaugkraft in den feuchten *Querceto-Carpineten*.

Umso größere Bedeutung für die Zusammensetzung der feuchten Waldgesellschaften hat dagegen der Jahresgang der Bodensaugkraft.

Wie Abb. 25 für verschiedene feuchte *Querceto-Carpineten* veranschaulicht, waren die Bodensaugkräfte unter diesen Waldgesellschaften selbst in einem so trockenen Sommer wie dem des Jahres 1937 im allgemeinen auffallend niedrig. In den Böden Nr. 12, 11, 4, 3 und 9 werden 5 Atm. überhaupt nicht, in Nr. 10, 5 und 8 nur kurze Zeit überschritten. Mit 25 Atm. erreichte der A₁-Horizont des Bodens Nr. 1 Mitte September 1937 den Höchstwert von allen Dauerversuchsflächen. Eine zu gleicher Zeit von einer anderen Stelle des letztgenannten Bestandes entnommene Probe ergab mit rund 30 Atm. das überhaupt von mir gemessene Maximum.

a) Verhalten einzelner Arten und Artengruppen.

Schon die Saugkräfte um 5 Atm. sind aber ökologisch nicht bedeutungslos. Der trockene September 1937 bot mir Gelegenheit, diese Tatsache an Hand von Welkungserscheinungen am natürlichen Standort zu studieren. Besonders eindrucksvoll waren diese im „Förster Holz“ nördlich Hildesheim (Nr. 2), einem Auenwald im Tal der Innerste.

Seit dieses Fließchen reguliert ist, wird — nach den Aussagen von Anliegern — der Boden des Auenwaldes nicht mehr wie ehemals fast regelmäßig bei Frühjahrüberschwemmungen durchfeuchtet. Zumal der Untergrund aus durchlässigem Kies besteht, ist er daher vermutlich auch im Sommer trockener geworden als in früheren Jahren. Diesem Umstande ist es wohl zuzuschreiben, daß zwar noch in allen Teilen des Auenwaldes „feuchtigkeitsliebende“ Arten vorkommen, aber besonders an den höher gelegenen Stellen nur kümmerlich gedeihen. Während z. B. *Impatiens noli tangere* und *Festuca gigantea* hier verhältnismäßig niedrig bleiben und nur wenige Blüten ausbilden, entwickeln sie sich auf dem viel feuchteren Grunde eines ehemaligen Flußbettes, das die Probetafel in weitem Bogen umzieht, zu meterhohen, kräftigen Pflanzen. Auch *Carex remota*, *Urtica* und *Stachys silvatica* (Abb. 28) gedeihen in dieser Senke viel üppiger als in höheren Teilen desselben Auenwaldes.

In der Zeit vom 16.—19. September beobachtete ich in diesem Waldgebiet zahlreiche Pflanzen in verschiedenen Welkungsstadien. Auf dem Grunde des Altbettes blieben alle Arten voll turgeszent. Aber schon an seiner Böschung ließen *Festuca gigantea* und *Carex remota* schlaff ihre Blätter hängen; die Wedel von *Athyrium filix*

femina waren auf die Erde gesunken und *Impatiens noli tangere* war bereits vertrocknet; auch *Urtica dioica* stand nicht so straff aufrecht wie an feuchteren Orten. Während jedoch die übrigen Arten hier keinerlei Welkungserscheinungen zeigten (Abb. 26), schien ihre Wasseraufnahme an noch trockneren Stellen ebenfalls mehr oder weniger erschwert zu sein. Ja, an den höchstgelegenen Stellen des Waldes, besonders unter dichtem Baumbestand, traf ich *Stachys silvatica*, *Geum urbanum*, *Aegopodium podagraria*, *Deschampsia caespitosa* und andere Arten gänzlich welk, und nur wenige Arten, namentlich *Carex silvatica* und *Milium effusum*, schienen ungeschwächt. Nach einigen Regenfällen am 20. und 21. September lebten jedoch außer *Impatiens* und *Athyrium* alle Pflanzen oder doch ihre jüngeren Blätter wieder auf.



Abb. 26. Ausschnitt der Krautschicht im „Förster Holz“ am 19. September 1937 bei etwa 5 Atm. Bodensaugkraft: *Athyrium filix femina* und *Carex remota* sind erschlafft, während *Geum urbanum* (oben Mitte) und *Carex silvatica* (Mitte links) noch keine Welkungserscheinungen erkennen lassen.

Um Anhaltspunkte für die kritischen Saugkräfte der beobachteten Arten zu gewinnen, habe ich am 18. und 19. Sept. Mischproben aus den Wurzelböden verschiedener Arten und Welkungsstadien entnommen und von jeder derselben drei Saugkraftbestimmungen ausgeführt; die Ergebnisse sind in Abb. 29 zusammengestellt. Danach beginnen die „Feuchtigkeitszeiger“ bereits bei etwa 3 Atm. Bodensaugkraft zu welken und sind bei 5–6 Atm. völlig erschlafft. *Stachys*, *Lanium maculatum*, *Geum urbanum* und vermutlich auch *Scrophularia nodosa* und *Deschampsia caespitosa* sind etwas widerstandsfähiger, während *Pulmonaria* und *Aegopodium* noch bei 5,5–6,5 Atm., *Carex silvatica* sogar noch bei 11,5 Atm. vollkommen frisch angetroffen wurden.

Im Bestand Nr. 1 waren schon am 14. Sept. bei einer Bodensaugkraft von etwa 25–30 Atm. folgende Arten vollkommen welk: *Stachys silvatica*, *Geum urbanum*, *Lanium maculatum*, *Deschampsia caespitosa*, *Mercurialis perennis*,

Polygonatum multiflorum, *Aegopodium*, *Stellaria holostea*, *Poa nemoralis*, *Campanula trachelium* und Jungpflanzen von *Sambucus nigra*. Auch diese Pflanzen hatten sich am 25. Sept. nach einigen Regenfällen wieder fast vollständig erholt (Ähnliches berichtet Volk 1937).

Wie man an den Jahreskurven beider Bestände (Abb. 25) deutlich erkennt, hängen derartige Welkungserscheinungen in erster Linie mit dem Gang der Saugkraft des A_1 -Horizontes, der Hauptwurzelschicht der meisten Kräuter, zusammen. Während der Trockenperiode Mitte August 1937 sind mir in beiden Beständen keinerlei Anzeichen einer erschwerten Wasseraufnahme auf-



Abb. 27. *Deschampsia caespitosa* von zunehmend trockenen Stellen des „Förster Holzes“ am 19. September 1937: Die welken Pflanzen haben bereits seit längerer Zeit unter erschwelter Wasserversorgung gelitten und sind in der Entwicklung zurückgeblieben.

gefallen, obwohl der A_2 - und A_3 -Horizont bereits hohe Saugkräfte aufwies. Im Bestand Nr. 7 dagegen, dessen A_1 -Horizont bereits im August nahezu 11 Atm. erreichte, hatten *Pulmonaria*, *Circaea lutetiana*, *Geum urbanum*, *Primula elatior*, *Stachys* und *Filipendula ulmaria* zum Teil schlaffe Blätter, während sie im September bei einer Saugkraft des A_1 -Horizontes von nur 7 Atm. — eine Folge der hohen Niederschläge Ende August — frisch blieben. Die Luftfeuchtigkeit spielt bei derartigen Welkungserscheinungen nach allen meinen Beobachtungen nur eine untergeordnete Rolle. Gerade das Nebeneinander verschiedenster Welkungszustände im Bestand Nr. 2 läßt sich m. E. nur aus der ungleichen Verteilung der Bodensaugkräfte heraus verstehen.

Selbst wenn wir berücksichtigen, daß dieselben Arten in verschiedenen Entwicklungsstadien, an verschiedenen Standorten und unter anderen Bedingungen möglicherweise verschieden reagieren, ergibt sich zusammenfassend folgendes: Die von Tüxen (1937) als „Differentialarten der feuchten Subassoziationsgruppe“ des *Querceto-Carpinetum* ausgeschiedenen Arten sind von allen untersuchten Arten am empfind-

lichsten gegen Wassermangel im Boden; sie welken bereits zwischen 3 und 5 Atm. Bodensaugkraft („1. Gruppe“). Auch diejenigen Arten, welche in den feuchten Subassoziationen der *Querceto-Carpineten* ihr Optimum haben und ausgesprochen trockene Waldböden meiden, welken bei niedrigen Bodensaugkräften, nämlich bei etwa 10 Atm. („2. Gruppe“). Diejenigen Arten dagegen, welche auch in allen trockenen *Querceto-Carpineten* und verwandten Gesellschaften ver-



Abb. 28. *Stachys silvatica* unter denselben Bedingungen wie *Deschampsia caespitosa* in Abb. 27.

breitet sind, werden erst bei Bodensaugkräften von über 20 Atm. in ihrer Wasseraufnahme gestört („3. Gruppe“). Naturgemäß gilt dieses nur von den sommergrünen Arten (vgl. Abb. 8). Die Frühlingsgeophyten sind wahrscheinlich viel empfindlicher, gedeihen aber auch in der Regel — selbst auf Böden, die im Spätjahr recht trocken werden, wie Nr. 1 und 2 — während ihrer Vegetationsperiode unter günstigen Wasserverhältnissen.

Das so gewonnene Bild wird durch die von Simonis (1936) ermittelten maximalen osmotischen Werte einiger Arten recht gut bestätigt. Im September bzw. Oktober wies z. B. *Scrophularia nodosa* („2. Gruppe“) einen maximalen osm. Wert von 15,0 Atm. auf, *Mercurialis* („3. Gruppe“) einen solchen von 29,7 Atm., *Pulmonaria officinalis* („3. Gruppe“) von 32,1 Atm.; *Oxalis* (18,6 Atm.), *Sanicula* (23,4 Atm.), *Asperula* (29,7 Atm. im Juli) und *Lamium galeobdolon* (29,7—; 0,5 Atm.) ordnen sich auch nach ihrer Verbreitung zwischen diese Arten. *Anemone nemorosa* erreichte dagegen nach Volk (1937) im *Querceto-Lithospermetum* absterbend einen höchsten osm. Wert von nur 14 Atm. und hatte nicht wie die übrigen von ihm untersuchten Waldpflanzen (außer dem ebenfalls geophytischen *Anthericum ramosum*) die Fähigkeit einer starken Erhöhung der osm. Werte.

Die große Empfindlichkeit der „Feuchtigkeitszeiger“ macht es verständlich, daß sie so verschieden zahlreich in den Dauerversuchsflächen vertreten sind. Am üppigsten gedeihen sie in dem Farn-Buchen-Mischwald Nr. 12 und in den übrigen Beständen, deren Bodensaugkraft im Jahre 1937 5 Atm. nicht überschritt. Hier trifft man sie in der Regel auch alle vereint (Abb. 25; Bestand Nr. 4 ist durch Buchenunterbau ungewöhnlich dunkel, so daß aus diesem Grunde einige der Feuchtigkeitszeiger ausgeschlossen sein dürften). In den Beständen Nr. 5 und 8, in deren Oberboden die kritischen Saugkräfte während des Spätsommers längere Zeit übertroffen wurden, finden wir nur mehr zwei der Feuchtigkeitszeiger, während Nr. 7 im Sommer bereits so trocken ist, daß

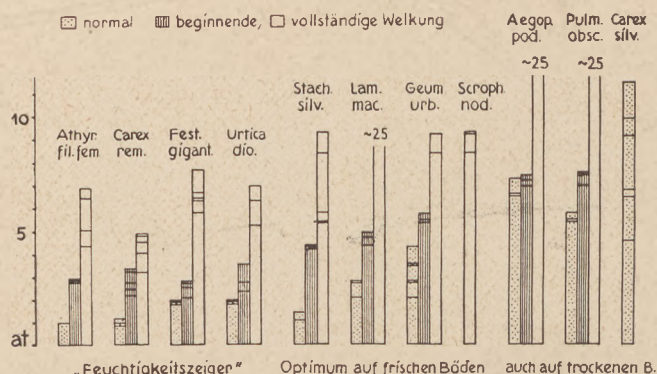


Abb. 29. Kritische Bodensaugkräfte im Wurzelbereich von voll turgeszenten schwach welken und stark welken Pflanzen im „Förster Holz“ am 18. und 19. September 1937 (jeder waagerechte Strich eine Einzelmessung).

allein noch *Urtica dioica*, anscheinend der anpassungsfähigste unter ihnen, an einer lichter Stelle vegetieren kann. Im trockensten der untersuchten Eichen-Hainbuchenwälder, in Bestand Nr. 1, schließlich vermag selbst sie nicht mehr zu konkurrieren, obwohl die Ernährungsbedingungen hier die denkbar günstigsten für sie wären (s. w. u.). Daß der Bestand Nr. 2 aus der Reihe fällt, dürfte auf die S. 60 genannten Ursachen zurückzuführen sein.

Wie aus Abb. 30 hervorgeht, steht auch der prozentuale Anteil der „Feuchtigkeitszeiger“ an der Gesamtartenzahl der Krautschicht der untersuchten Eichen-Hainbuchenwälder in deutlich erkennbarer, wenn auch nicht sehr enger Beziehung zur höchsten Bodensaugkraft, die im Laufe des Sommers 1937 erreicht wurde. Naturgemäß sind die an den Meßstellen ermittelten Extreme des Jahres 1937 als Relativwerte anzusehen, die nur eine grobe Vorstellung von der verschiedenen großen Trockenheit der Standorte geben. In vielen Jahren, wie z. B. auch im Jahre 1936, werden diese sicher nicht erreicht werden, in manchen Jahren aber wohl auch noch überschritten. Außerdem wechseln die Trockenheitsgrade sehr wahrscheinlich in demselben Bestande von Ort zu Ort und mit der Zeit je nach der Zusammensetzung der Baum- und Strauchschicht. Einwandfreie Grundlagen sind also erst durch laufende Untersuchungen während mehrerer Jahre und durch genaue flächen-

mäßige Aufnahmen der Verteilung der Saugkräfte im Boden zu gewinnen. Trotzdem scheinen mir meine Ergebnisse eine Regelmäßigkeit anzudeuten, die durch eingehende Untersuchungen nur noch klarer hervortreten dürfte.

Ob in erster Linie die Extremwerte oder aber die Dauer der Ueberschreitung gewisser Grenzwerte der Bodensaugkraft auslesend wirken, läßt sich auf Grund des wenigen vorliegenden Materials nicht entscheiden. Nur *Impatiens noli tangere* und *Athyrium filix femina* wurden durch die im Spätsommer 1937 im Bestand Nr. 2 erreichten Werte nachhaltig geschädigt. In Abb. 27 und 28 kommt hingegen sowohl in der Höhe als auch in der Blattgröße und in der Zahl der Verzweigungen gut zum Ausdruck, daß Individuen empfindlicher Pflanzen an trockeneren Standorten jeweils weniger üppig entwickelt sind. Die Konkurrenzfähigkeit dieser Arten dürfte also auch sehr stark von den Feuchtigkeitsverhältnissen während ihrer ganzen Vegetationsperiode und nicht allein von den gelegentlich erreichten Extremen abhängen.

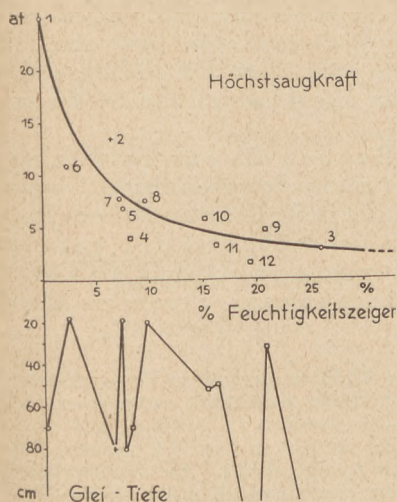


Abb. 30. Beziehung zwischen dem Gruppenwert der „feuchtigkeitszeigenden“ Differentialarten und der maximalen Bodensaugkraft im A₁-Horizont während des Sommers 1937 einerseits, der Obergrenze des Gleit-Horizontes andererseits. (Kreise = buchenarme Versuchsflächen, Quadrate = Versuchsflächen mit älteren Buchen; Kreuz: wahrscheinlich infolge Grundwassersenkung außer der Reihe, vgl. S. 60).¹⁾

b) Verhalten der verschiedenen Waldgesellschaften und der Buche zum Jahresgang der Bodensaugkraft.

Wie in der Zahl der „feuchtigkeitsliebenden“ Arten (vgl. S. 27), so haben die untersuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* auch in den Saugkraftverhältnissen ihrer Böden eine ziemlich beträchtliche Variationsbreite. Aus Abb. 30 geht außerdem klar hervor, daß der Grad der sommerlichen Bodenaustrocknung nicht in einfacher Beziehung zur Gleitlage und zur Grundwassertiefe steht, wie wir bereits aus unseren Beobachtungen S. 27 folgern mußten. Allerdings werden gewisse Zusammenhänge mit der Profilausbildung, namentlich mit der Mächtigkeit des A-Horizontes, auch durch die wenigen untersuchten Beispiele wahrscheinlich:

Ein ausgeglichener Verlauf der Saugkraftkurven zeichnet die Gleitböden mittlerer Tiefgründigkeit, die Böden der feuchten Buchen-Mischwälder (Nr. 11, 10 und 9) aus. Flachgründige Gleitböden, wie die des feuchten und besonders des nassen Eichen-Hainbuchenwaldes (Nr. 8 und 7, auch Nr. 6), erreichten im Sommer 1937 höhere Saugkräfte, obwohl letztere sogar im Frühjahr längere Zeit vom Grundwasser völlig durchtränkt waren. Diese Tatsache ist wohl in erster Linie darauf zurückzu-

¹⁾ Die Versuchsflächen-Nr. 6 und 7 in Abb. 30 sind zu vertauschen!

führen, daß die Wurzelmasse in den frühjahrsnassen Glei Böden auf einen engeren Raum beschränkt bleibt und diesen im Sommer naturgemäß stärker beansprucht, als wenn sie sich gleichmäßig auf einen tieferen Raum verteilen könnte, wie z. B. in den Profilen der Buchen-Mischwälder.

Untereinander sehr verschieden verhalten sich die Beispiele des *Lerchensporn-Eichen-Hainbuchenswaldes*. Während die im Frühjahr gut durchfeuchteten Aueböden Nr. 3 und 4 im Sommer 1937 nicht einmal 5 Atm. erreichten, überschritten die hoch über dem Grundwasserspiegel liegenden Böden Nr. 1, 2 und 5 diesen Wert längere Zeit beträchtlich. Bis Ende Mai, also während der Hauptvegetationszeit der Frühjahrsgeophyten, blieb aber die Saugkraft in allen fünf untersuchten Beispielen unter 2 Atm. Für die Differentialarten des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* unterschied sich also der Wasserzustand dieser Böden nicht wesentlich.

Eine Sonderstellung nimmt der *Farn-Buchen-Mischwald* ein, von dem leider nur ein Bestand (Nr. 12) laufend untersucht werden konnte. Obwohl sein Boden sehr durchlässig ist und im Frühjahr weder Grundwasser noch Stauwasser enthält, bleiben die Saugkräfte in ihm während des ganzen Jahres unter 2 Atm. Wir dürfen hierin wohl einen Ausdruck der hohen Luftfeuchtigkeit und geringen Transpiration an diesem sonnabgewandten Standort sehen.

Auffälligerweise spielt die Buche nur im Waldbild derjenigen Versuchsflächen eine nennenswerte Rolle, deren Böden im Jahreslaufe nicht stark austrocknen (vgl. Abb. 30 und Tab. 2). Die Böden der Buchen-Mischwälder Nr. 9, 10, 11 und 12 erreichen nicht einmal 5 Atm.; ebenso verhält sich der 150 m über NN gelegene Aueboden Nr. 4, auf dem die Buche als Unterholz üppig gedeiht. Auf den trockenen Böden Nr. 1, 2 und 5 dagegen, aber auch auf den stark wechselfeuchten Böden Nr. 6 und 7, fehlt die Buche ganz oder tritt sehr zurück. Ob sich hierin eine Empfindlichkeit der Buche gegen Bodentrockenheit offenbart oder lediglich der Zufall waltet, ist allerdings erst durch eingehendere Untersuchungen zu entscheiden.

Für eine derartige Empfindlichkeit sprechen andere Tatsachen. So fehlt z. B. die Buche innerhalb ihres geschlossenen Verbreitungsraumes in ausgeprägten Trockengebieten wie in Teilen des Grabfeldes (Meusel 1955, vgl. auch Hesmer 1937, S. 25) und der oberrheinischen Tiefebene (Ibler 1934). Nach Diemont (1938) klingen die eigentlichen *Fageten* gegen das niederschlagsarme östliche Harzvorland aus. Außerdem gedeiht die Buche an steilen süd- bis südwestgerichteten Hängen der südhannoverschen Kalkberge nur kümmerlich und macht dem lichten *Querceto-Lithospermetum* (Tüxen 1937) Platz. Aber auch in den tieferen Lagen des südhannoverschen Berglandes und in der nordwestdeutschen Ebene tritt die Buche auffallend zurück. Nur auf den frischen Glei Böden des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* gelangt sie hier regelmäßig und ohne Zutun des Menschen zur Herrschaft, obwohl besonders die Kalkböden des *Qu.-Carp. primuletosum* (Diemont 1938) und die Lößböden des *Qu.-Carp. typicum* (Tüxen 1937) zweifellos genügend Nährstoffe und Basen enthielten und ausreichenden Wurzelraum böten. In allen trockenen *Querceto-Carpineten* spielt aber die Buche, wie aus den Tabellen Tüxens (1937) deutlich hervorgeht, eine viel geringere Rolle (siehe Tabelle 5). Nach S. 53 meidet sie andererseits ausgesprochen nasse Böden, wie die des *Alnetum glutinosae*, des *Cariceto remotae-Fraxinetum* und des *Qu.-Carp. filipenduletosum*, wie ebenfalls aus Tabelle 5 hervorgeht.

Das gute Gedeihen der Buche im *Querceto-Carpinetum asperuletosum* ist mithin sehr wahrscheinlich in erster Linie darauf zurückzuführen, daß sie an dessen Standorten weder unter übermäßiger Nässe noch unter Trockenheit zu leiden hat, also Feuchtigkeitsverhältnisse vorfindet, die denen in der klima-

Tab. 5. Stetigkeit und Menge der Buche (*Fagus sylvatica*) in den Waldgesellschaften des nordwestdeutschen Flachlandes und der unteren Lagen des Hügellandes (größenteils aus Tüxen 1937):

		„staudenreich“	„staudenarm“
<i>Alnetum glutinosae</i>	—		
<i>Cariceto remotae-Fraxinetum</i>	15	+	
<i>Querceto-Carpinetum</i>			
feuchte Subassoziationsgruppe:			
<i>filipenduletosum</i>	7	+	
<i>corydaletosum</i>	44	+—1	
<i>stachyetosum</i>	38	+—1	14
<i>asperuletosum</i> , typische Variante	83	+—5	100
„ <i>Elymus</i> -Variante	100	+—5	100
„ <i>Dryopteris</i> -Variante	100	5	100
trockene Subassoziationsgruppe:			
<i>typicum</i>	77	+—1	82
<i>luzuletosum</i>			83
<i>primuletosum</i> (nw-deutsche Variante)	100	+—3	
„ (mitteldeutsche Variante)	81	+—3	
<i>Querceto-Betuletum</i>			
<i>Qu. roboris-B. typicum</i>	55	+	
„ „ <i>moliniotosum</i>	41	+—1	
<i>Qu. sessiliflorae-B.</i> (subatl. Variante)	100	+	
„ „ (mitteleurop. Variante)	60	+—2	
„ „ <i>moliniotosum</i>	62	+—1	
„ „ <i>violetosum Rivinianae</i>	23	+—1	

tischen Buchenstufe einigermaßen entsprechen. Außerdem fordert die Buche erfahrungsgemäß eine bestimmte Menge Nährstoffe und Basen im Boden. Auf den sauren, nährstoffarmen Böden der Eichen-Birkenwälder (s. S. 75) tritt sie daher zurück, obgleich diese zum Teil ebenso günstige Feuchtigkeitsverhältnisse bieten.

6. Der Wasserhaushalt der *Querceto-Betuletum* im Vergleich zu dem der *Querceto-Carpineten*.

Wie in der Tiefenlage des Gleichhorizontes (s. S. 24), so unterscheiden sich die Böden der feuchten Eichen-Birkenwälder auch in den untersuchten Faktoren des Wasserhaushaltes nicht grundsätzlich von denen der feuchten Eichen-Hainbuchenwälder. So bewegt sich z. B. der Grundwasserspiegel im Boden Nr. 14 (vgl. Abb. 15) in sehr ähnlicher Weise wie in dem Boden des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* Nr. 7, während er sich im Boden Nr. 15 zwischen den Kurven Nr. 7 und 9 hielt und im Profil Nr. 13 auch in Nässezeiten kein Grundwasserspiegel beobachtet wurde. Im physikalischen Aufbau (vgl. Abb. 17) unterscheiden sich zwar die Böden der *Querceto-Betuletum* von denen der *Querceto-Carpineten*, indem bei ersteren der Gegensatz zwischen dem leichten, porösen Auflagehumus und dem dicht gelagerten Gleichhorizont größer ist, als zwischen dem Ober- und Unterboden letzterer. Doch entsprechen sie in ihrem minimalen und maximalen Luftgehalt weitgehend den Böden des *Qu.-C. filipenduletosum* und *stachyetosum*. Tiefgründigere Profile des *Querceto-Betuletum moliniotosum*, die leider nicht laufend untersucht werden konnten, hätten wahrscheinlich Anklänge an die Profile des *Qu.-C. asperuletosum* ergeben.

Im Verhältnis der Bodensaugkraft zum gewichtsmäßigen Wassergehalt (Abb. 31) kommt wiederum der verschiedene Aufbau der Bodenprofile der Eichen-Birken- und Eichen-Hainbuchenwälder zum Ausdruck. Aber die Bodensaugkräfte halten sich während des ganzen Jahres in denselben Bereichen (Abb. 31) wie unter denjenigen *Querceto-Carpineten*, welche eine größere Anzahl der Feuchtigkeitszeiger enthalten (vgl. Abb. 25, oberer Teil).

Für den floristischen Gegensatz der feuchten *Querceto-Betuleten* zu den *Querceto-Carpineten* kann mithin der Wasserhaushalt des Bodens tatsächlich nicht wesentlich sein. Um innerhalb der feuchten *Querceto-Betuleten* —

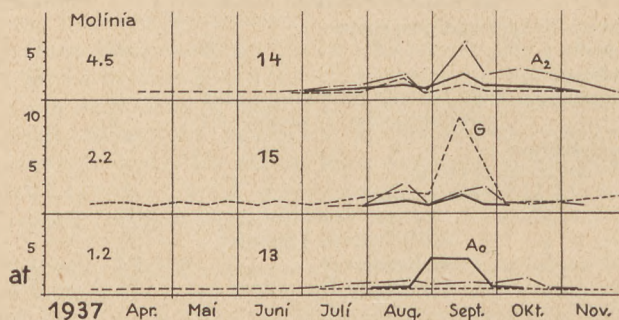


Abb. 31. Jahresgang der Bodensaugkraft in den Hauptwurzelhorizonten von Böden des *Querceto roboris*- und des *Querceto sessiliflorae*-Betuletum *molinietosum* und Menge und Soziabilität von *Molinia coerulea*.

ähnlich wie bei den *Querceto-Carpineten* — Beziehungen zwischen Feuchtigkeitsverhältnissen und floristischer Zusammenstetzung zu erkennen, reicht mein wenigens Material leider nicht aus.

III. Säuregrad und Nährstoffhaushalt des Bodens.

1. Jahreszeitliche Schwankungen der aktuellen Bodenazidität.

Sowohl im Jahre 1936 als auch im Jahre 1937 war die aktuelle Azidität aller untersuchten Böden und Horizonte beträchtlichen Schwankungen unterworfen; diese werden in Abb. 32—39 anschaulich. Bewegen sich die Linien im einzelnen auch ungleich, so wird man doch unschwer gewisse einheitliche Züge erkennen:

Während des Jahres 1937 erreichen die meisten Kurven — mit Ausnahme derjenigen für das *Qu.-C. filipenduletosum* Nr. 6 und 7 — zwischen Mitte März und Mitte April eine scharfe Spitze, der ein verhältnismäßig rascher Abfall folgt. Bei den Versuchsflächen südlich und östlich von Hannover (Abb. 34 und 33) ist dieses Säuremaximum leider nicht vollständig erfasst, da mit den Messungen erst später begonnen wurde. Die geringsten Säurewerte habe ich jeweils in der Zeit zwischen Ende April und Ende Juli, oft schon wenige

Wochen nach dem erwähnten Höchstwert, gemessen. Mit kleineren Schwankungen steigt der Säuregrad in allen Beständen während des Sommers allmählich wieder an, um im September oder Oktober einen zweiten Gipfel zu erreichen, der bei einigen Böden höher liegt als der frühjährliche. Auch von diesem fallen

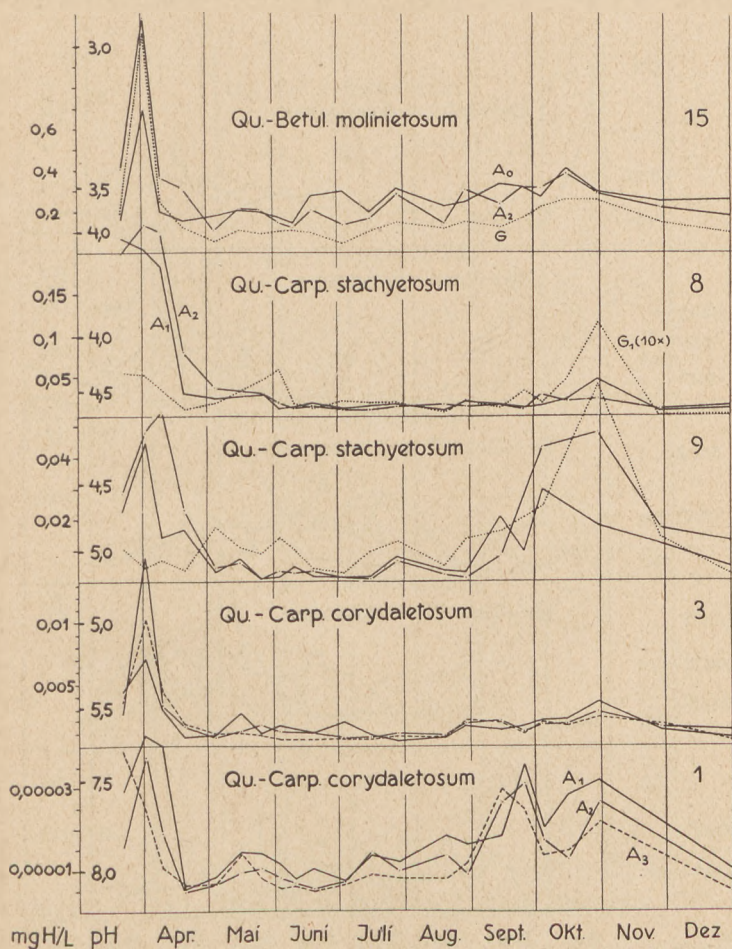


Abb. 32. Jahresgang (1937) der aktuellen Bodenazidität verschiedener Horizonte der laufend untersuchten Böden. — A. Versuchsflächen westlich Hannover. (Jeder Punkt der Kurven durch 3 (2—4) Parallelbestimmungen gesichert. Darstellung in mgH/Liter mit angepaßtem Maßstab. Ausgezogene Kurven = oberer A-Horizont, strichpunktierte = A₂-Horizont, gestrichelte = A₃-Horizont, punktierte = G-Horizont)

die Kurven verhältnismäßig schnell in mittlere Bereiche ab. Gegen das Frühjahr 1938 steigen sie wieder langsam an.

Im Jahre 1936 waren ebenfalls Säurespitzen im Frühjahr und im Herbst zu verzeichnen. Der Anstieg zu der letzteren erfolgte jedoch sehr schnell, und

zwischen beiden lag ein in den Oberschichten weniger ausgeprägter Gipfel im Juni oder Juli (vgl. Abb. 35).

In großen Zügen entspricht somit der Jahresgang des Säuregrades dem von Fehér (1933 u. a.) aus verschiedenen Teilen Europas, vor allem von ungarischen Waldböden beschriebenen. Die Kurven Fehérs haben jedoch in der Regel nur eine

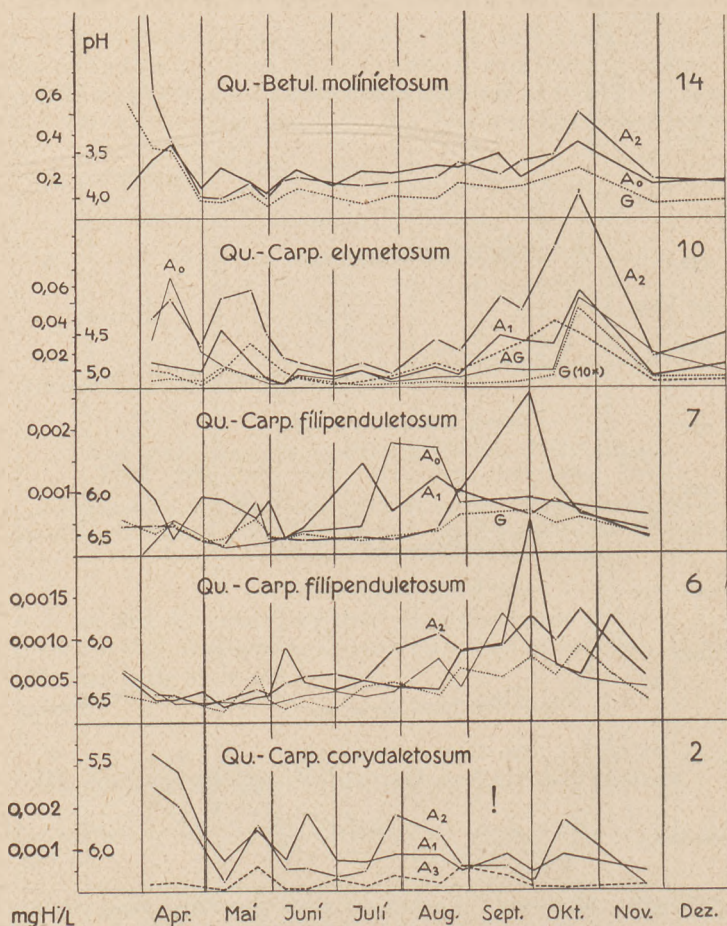


Abb. 33. Jahresgang (1937) der aktuellen Azidität verschiedener Horizonte der laufend untersuchten Böden. — B. Versuchsflächen östlich von Hannover. (Signaturen s. Abb. 32.)

Statt „Qu.-Carp. elymetosum“ lies: Qu.-C. *asperuletosum*, *Elymus*-Variante.

ausgeprägte Spitze mitten im Winter¹⁾, während die meinen fast alle deren zwei aufweisen — eine vor Beginn und eine andere im Ausklang des Winters.

Außerdem liegen die Extremwerte der von mir untersuchten Böden näher beieinander als bei im Mittel etwa gleich sauren Böden Fehérs. Sind schon Schwan-

¹⁾ Entlogarithmiert man die pH-Zahlen, so tritt diese noch deutlicher hervor als in Fehérs Originaldarstellungen.

kungen von z. B. pH 2,94—3,99 (Nr. 15, A₂), pH 3,63—5,04 (Nr. 8, A₂), pH 4,26—5,18 (Nr. 5, A₂), pH 5,15—6,33 (Nr. 3, A₁), pH 5,60—7,75 (Nr. 2, A₂) und pH 7,37—8,30 (Nr. 1, A₁), wie ich sie im Jahre 1937 feststellen konnte, sehr beträchtlich zu nennen (weitere Beispiele s. Tab. 6), so bewegen sich einzelne Zahlenreihen Fehérs (1933) zwischen pH 3,96—6,01 (Kiefernwald in Schweden, Versuchsfläche Nr. 34, 1930/31), pH 4,38—6,99 (*Robinia-Quercus robur-Acer pseudoplatanus*-Bestand bei Sopron,

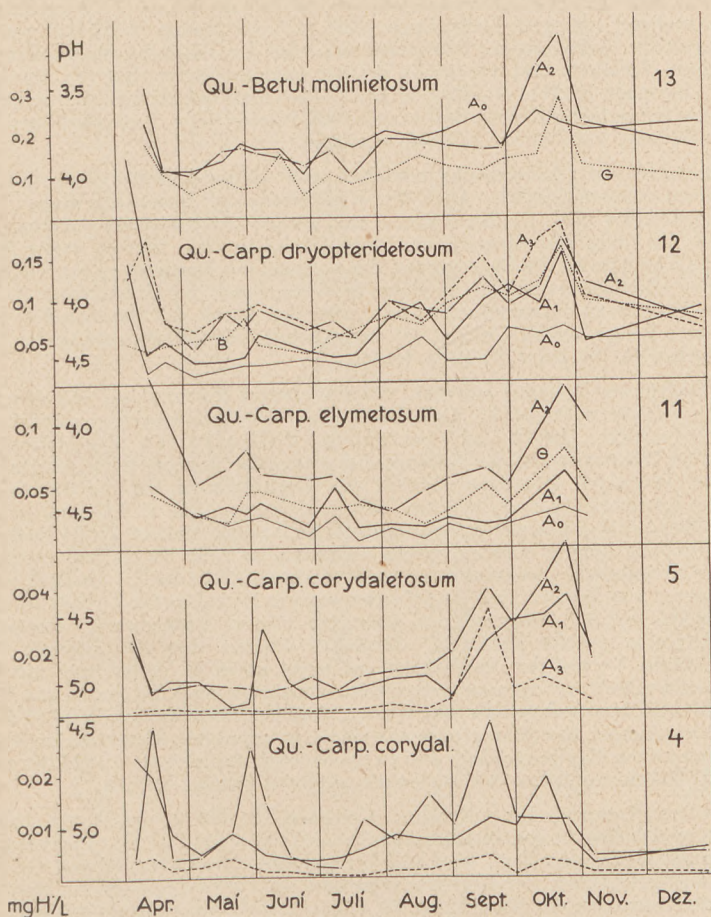


Abb. 34. Jahresgang (1937) der aktuellen Azidität verschiedener Horizonte der laufend untersuchten Böden. — C. Versuchsflächen südlich von Hannover. (Signaturen s. Abb. 32.)

Statt „*Qu.-Carp. dryopteridetosum*“ lies: *Qu.-C. asperuletosum*, *Dryopteris*-Variante;
statt „*Qu.-Carp. elymetosum*“ lies: *Qu.-C. asperuletosum*, *Elymus*-Variante.

Nr. 20, 1930) und pH 4,51—7,86 (*Carpinus*-Mischwald bei Sopron, Nr. 11, 1929/30; alle Proben in 10—20 cm Tiefe entnommen). Diese Unterschiede im Verlauf und im Ausmaß der Aziditätsschwankungen haben wohl vor allem klimatische Ursachen, dürften aber auch z. T. auf den Umstand zurückzuführen sein, daß ich auf gleichmäßige Behandlung der Proben, besonders auf gleichbleibendes Verhältnis Wasser : Boden bei der Messung und kurze Transportzeit, sorgfältiger achten konnte als Fehér.

Ueber die Ursachen der starken Aziditätsschwankungen in den untersuchten Waldböden läßt das vorliegende Material keine sicheren Schlüsse zu, wenn sich auch gewisse Gesetzmäßigkeiten im Verlauf der Kurven anzudeuten scheinen. Die hohen Säurewerte der meisten A-Horizonte im Frühjahr und Herbst 1936 und im Frühjahr 1937 sind wohl mit Nemec und Kvapil und Fehér als Auswirkung der Tätigkeit anaërober Mikroorganismen und deren vorwiegend sauren Stoffwechselprodukte zu deuten; denn zu diesen Zeiten herrschen infolge des hohen Wassergehaltes und dementsprechend geringen Luftraumes (Abb. 17) im Boden zweifellos verhältnismäßig anaërobe Bedingungen. Betrachtet man aber die Jahreskurven in allen Einzelheiten ihres Verlaufes und vergleicht sie mit entsprechenden Kurven des Wassergehaltes (Beispiele in Abb. 35–38), so beobachtet man bei keinem der untersuchten Waldböden so einfache Korrelationen zwischen Wasser- bzw. Luftgehalt und Säuregrad des Bodens, wie Fehér (1933) sie annimmt.

Namentlich die Gleihorizonte verhalten sich während großer Teile des Jahres oft geradezu entgegengesetzt. Auch die A-Horizonte der Böden des nassen Eichen-Hainbuchenwaldes (Abb. 33, Nr. 6 und 7) sind gerade in der Zeit am wenigsten sauer, in welcher sie völlig vom Grundwasser durchtränkt werden. Ebenso wenig läßt sich der allmähliche Anstieg des Säuregrades, der während des Sommers 1937 als allgemeine Tendenz zu erkennen ist und bis zu einem gewissen Grade der allmählichen Austrocknung des Bodens zu entsprechen scheint, oder der Abfall des Säuregrades, welcher in fast allen Beispielen im Gefolge der herbstlichen Wiederbefeuchtung des Bodens zunächst eintritt, im Sinne Fehérs deuten.

Die genannten Beispiele scheinen vielmehr darauf hinzuweisen, daß das Boden- bzw. Grundwasser unmittelbar einen Einfluß auf die Bodenreaktion ausübt, indem es durch seinen Gehalt an basischen Pufferstoffen der Säurebildung je nach dem Wasserzustand des Bodenprofils mehr oder weniger stark entgegenwirkt. Auf einen derartigen günstigen Einfluß des Grundwassers auf die Bodenazidität weist auch Laatsch (1938, S. 253) hin. Mit Salisbury (1921, S. 239), der an einigen Bodenproben aus einem englischen Eichenwald im Sommer saurere Werte beobachtete als im Frühjahr, könnte man außerdem vermuten, daß die festen Bodenteile selbst durch die sommerliche Austrocknung an Pufferkraft einbüßen¹⁾. Endlich wäre an die Aufnahme von Basen durch die Pflanzenwurzeln (vgl. Laatsch 1938) zu denken, deren Einfluß auf die Bodenreaktion allerdings vorerst ebenso wenig abzuschätzen ist wie derjenige anderer Faktoren. Jedenfalls dürften aber die Ursachen für den unregelmäßigen Verlauf der Aziditätskurven nicht allein in Verbindung mit mikrobiellen Stoffwechselvorgängen zu suchen sein, wenn auch nach Boresch und Kreyzi (1928) selbst bei konstant gehaltenem Wassergehalt in unbepflanzten Gefäßen ähnliche Jahresschwankungen des Säuregrades mit einem ausgeprägten Maximum im Frühjahr und einem zweiten Maximum Ende Juli zu beobachten sind und als Abbild des schwankenden Kohlensäuregehaltes der Bodenluft gedeutet werden können.

Aus dem Komplex der möglichen Ursachen für die beobachteten Aziditätsschwankungen stellen die genannten wahrscheinlich nur einen Teil dar. Ihr verwickeltes Kräfteverhältnis zu entwirren, wird nur bei gleichzeitiger Untersuchung der mikrobiologischen Verhältnisse, der Wasserbewegungen, des Gasaustausches, der Beschaffenheit des Bodenwassers, des Humus und der mineralischen Bestandteile und des Lebenshaushaltes der höheren Pflanzendecke, und auch dann nur bei wesentlich kürzerer Aufeinanderfolge der Messungen möglich sein, und lag nicht im Rahmen dieser Arbeit.

Um so bedeutungsvoller für den Gang meiner ökologischen Untersuchungen war aber die Tatsache derart beträchtlicher, wenig berechenbarer natürlicher Aziditätsschwankungen in allen untersuchten Waldböden, die mit dem vorliegenden

¹⁾ Diese Einbuße dürfte jedoch geringer sein, als Salisbury auf Grund eines Vergleichs der pH-Werte annimmt, welche er bei der Messung derselben Bodenproben in naturfeuchtem und ausgetrocknetem Zustand erhielt. Denn streng genommen wurden diese Messungen nicht bei demselben Verhältnis fester Bodenteile zum Wasser ausgeführt, so daß naturfeuchte Proben schon infolge stärkerer Verdünnung bei der Messung weniger sauer erscheinen mußten als lufttrockene.

Tab. 6. pH-Mittelwerte und -Jahresextreme 1937 der wichtigsten Bodenhorizonte unter den 15 Dauerversuchsflächen¹⁾.

<i>Querceto-Carpinetum corydaletosum</i>					
Nr.	1	2	3	4	5
A ₁	7,37	5,48	5,15	4,63	4,43
	7,80	5,90	5,71	5,06	4,82
	8,30	6,35	6,33	5,58	5,66
A ₂	7,43	5,60	4,81	4,52	4,26
	7,85	6,05	5,66	4,97	4,75
	8,32	6,75	6,13	5,72	5,18
A ₃	7,41	6,24	4,97	5,39	4,48
	7,90	6,68	5,71	5,65	5,38
	8,44	7,72	6,18	6,38	6,30
<i>filipenduletosum</i>		<i>stachyet. asperul. typ. V.</i>		<i>asperul. Elym.-V.</i>	
	6	7	8	9	10
A ₁	5,62	5,59	3,66	4,32	4,25
	6,20	6,04	4,35	4,96	4,79
	6,75	6,60	5,06	5,93	5,73
A ₂	5,90	6,00	3,63	4,26	3,94
	6,18	6,41	4,31	4,70	4,42
	6,67	6,84	5,04	5,99	5,14
G ₁	6,11	6,16	4,94	5,19	4,41
	6,39	6,40	5,62	5,89	4,94
	6,87	6,68	7,16	6,63	5,87
G ₂	—	—	5,98	5,89	5,33
	—	—	5,33	6,55	6,02
	—	—	7,50	7,12	7,14
<i>asperul. Elym.-V. Dryopt.-V.</i>		<i>Qu.-Betuletum molinietosum</i>			
	11	12	13	14	15
A ₁	4,21	3,81	3,59	3,44	3,16
	4,42	4,16	3,73	3,65	3,58
	4,79	4,59	3,99	3,91	3,84
A ₂	3,86	3,55	3,49	3,22	2,94
	4,23	3,99	3,70	3,50	3,55
	4,53	4,40	4,00	4,02	3,99
AG	4,10	3,72	3,47	3,25	2,97
	4,41	3,99	3,89	3,78	3,74
	4,71	4,27	4,28	4,18	4,32
G	—	3,79	—	—	—
	—	4,12	—	—	—
	—	4,44	—	—	—

¹⁾ In jeder Zahlengruppe bedeuten die fettgedruckten Zahlen das Jahresmittel 1937, die darüberstehende Zahl das pH-Minimum, die darunterstehende das pH-Maximum des Jahres 1937. Die Mittelwerte wurden nach Entlogarithmierung der pH-Daten aus folgender Anzahl von Einzelmessungen berechnet: Profil Nr. 1 = 63; 2 = 48; 3 = 60; 4 = 60; 5 = 57; 6 = 60; 7 = 60; 8 = 60; 9 = 60; 10 = 54; 11 = 45; 12 = 57; 13 = 57; 14 = 60; 15 = 66 (für jeden einzelnen Horizont).

Material wohl als eindeutig erwiesen gelten darf ¹⁾. Sie läßt den Wert einmaliger pH-Messungen für das Studium feinerer Beziehungen zwischen den Säureverhältnissen des Bodens und den Waldgesellschaften als sehr gering, zumindest sehr bedingt erscheinen. Um die Zufälligkeiten solcher Einzelwerte nach Möglichkeit auszuschalten, wird im Folgenden stets von den vorliegenden Jahreskurven oder von Jahresmittelwerten der Bodenazidität ausgegangen.

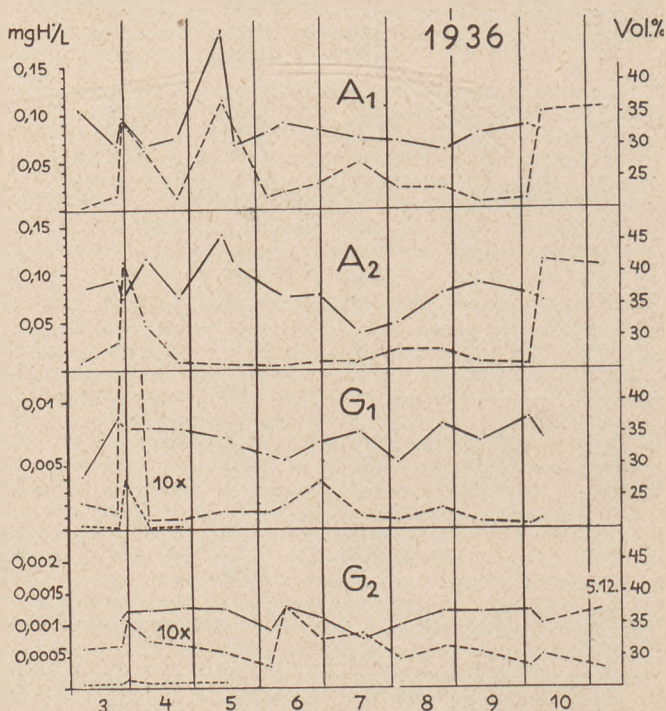


Abb. 35. Jahresgang der aktuellen Azidität und des Wassergehaltes in verschiedener Bodentiefe. — A. *Querceto-Carpinetum stachyetosum* Nr. 8, 1936, als Beispiel eines mäßig sauren Bodens. (Strichpunktirt = Wassergehalt in Vol. %, gestrichelt = Azidität in mg H⁺/L.)

2. Verhalten der Gesellschaften zur Bodenazidität.

Trotz der großen Schwankungen des Bodensäuregrades sind die untersuchten Waldgesellschaften in bestimmter, unseren Erwartungen (s. S. 28) entsprechen-

¹⁾ Es sei nochmals ausdrücklich betont, daß die Messungen bei gleichem Verhältnis fester Bodenteile zum Wasser, also unabhängig von den natürlichen Schwankungen des Wassergehaltes erfolgten. Wie mir auch Herr Dr. Deines aus seinen reichen Erfahrungen bestätigte, liegen die von mir festgestellten Jahresextreme der Bodenazidität allerdings viel weiter auseinander als die Säurewerte einer und derselben Bodenprobe, wenn man diese gleichzeitig bei Verdünnungsverhältnissen mißt, die den natürlichen Jahresextremen des Wassergehaltes entsprechen. Die natürlichen Schwankungen der Säuremenge im Boden sind also größer als die Wirkung verschiedener Verdünnung der Bodenproben auf das Meßergebnis, so daß sie auch bei weniger sorgfältiger Arbeitsweise zu erkennen gewesen wären.

der Weise voneinander abgesetzt: Sämtliche Kurven, die sich auf die feuchten *Querceto-Betuleten* beziehen, bewegen sich in stark sauren Bereichen. Bei den „staudenreichen“ *Querceto-Carpineten* schwanken sie dagegen um schwach saure bis schwach basische Werte, während sich die Böden der „staudenarmen“ *Querceto-Carpineten* zwischen beide Gruppen ordnen. Die Jahres-

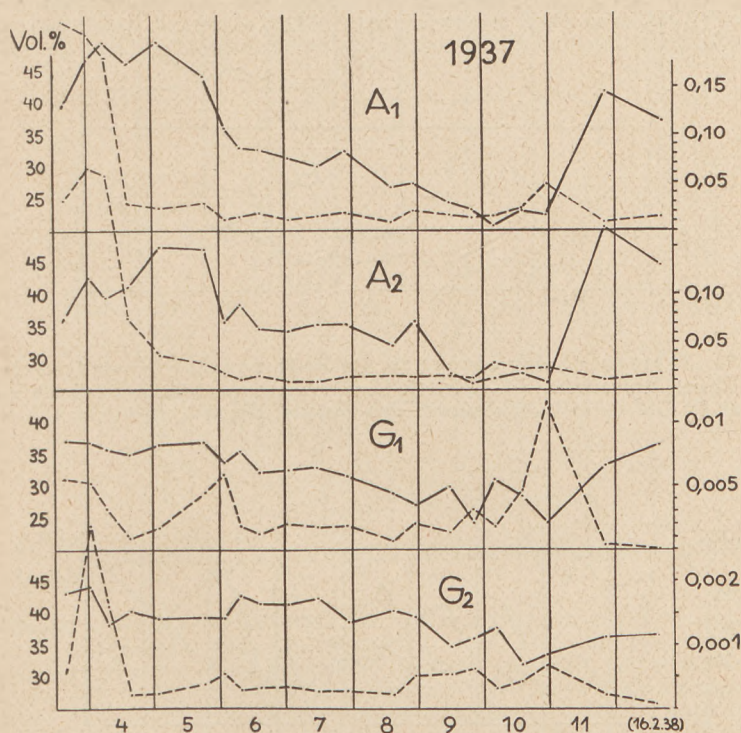


Abb. 36. Jahresgang der aktuellen Azidität und des Wassergehaltes in verschiedener Bodentiefe. — *B. Querceto-Carpinetum stachyetosum* Nr. 8, 1937. (Signaturen wie in Abb. 35.)

amplituden dieser drei Hauptgruppen überschneiden sich allerdings beträchtlich, wie aus den Abbildungen 32, 33, 34 und 39 hervorgeht.

Daß sich trotzdem die Eichen-Birkenwälder von den Eichen-Hainbuchenwäldern in den Säureverhältnissen ihrer Böden eindeutig unterscheiden, veranschaulicht Abb. 39. In ihr sind die Jahreskurven (1937) der A₀- und A₂-Horizonte der untersuchten *Querceto-Betuleten* und die Jahreskurven der A₁, A₂- und A₃-Horizonte der drei sauersten *Querceto-Carpineten* zusammengefaßt. Sie vereint mithin Eichen- und Buchenbestände aus dem westlichen, südlichen und östlichen Untersuchungsgebiet, aus der Ebene wie aus dem Hügelland und gleichzeitig Böden mit und ohne Gleihorizont sowie echte Grundwasserböden und grundwasserfreie Böden miteinander. Um so erstaunlicher und zur Kenn-

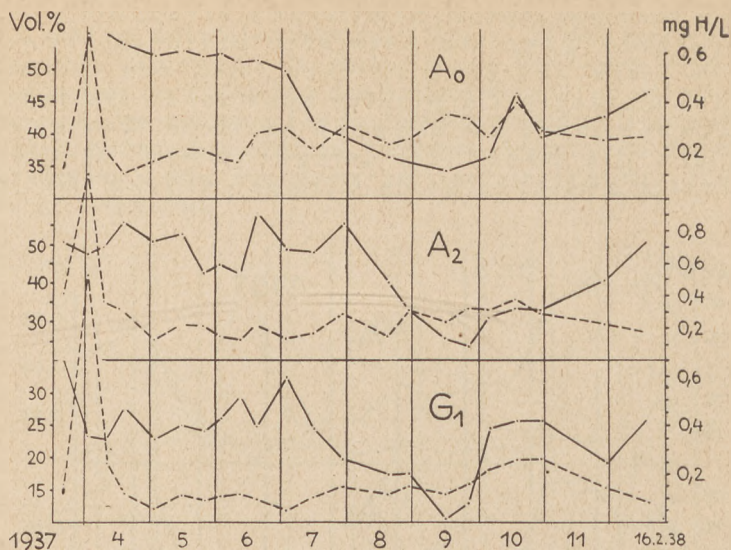


Abb. 37. Jahresgang der aktuellen Azidität und des Wassergehaltes in verschiedener Bodentiefe. — *C. Querceto-Carpinetum corydaletosum* Nr. 1 als Beispiel eines alkalischen und grundwasserfreien Bodens. (Signaturen wie in Abb. 35.)

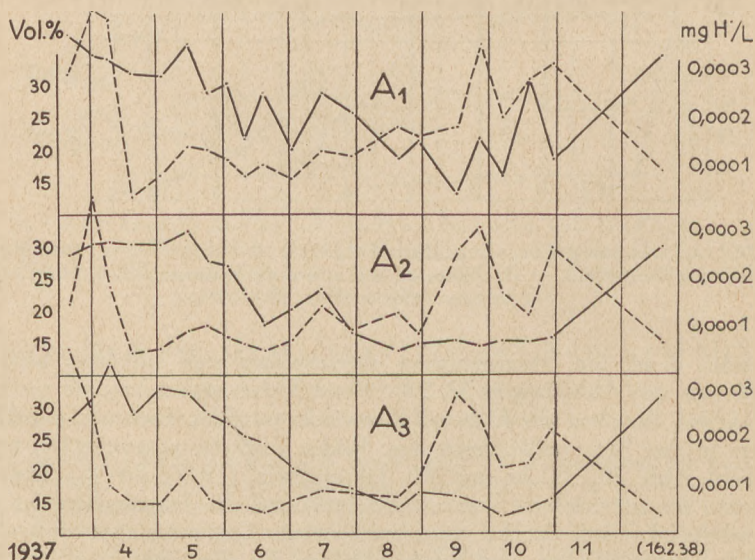


Abb. 38. Jahresgang der aktuellen Azidität und des Wassergehaltes in verschiedener Bodentiefe. — *D. Querceto roboris-Betuletum molinietosum* Nr. 15 als Beispiel eines stark sauren Grundwasserbodens. (Signaturen wie in Abb. 35.)

zeichnung der Assoziationen wertvoller ist die Tatsache, daß sich die Kurven der *Querceto-Betuleten* und *Querceto-Carpineten* ab Mitte April 1937 bis zum Jahresende nicht ein einziges Mal überschneiden.

In Abb. 39 kommt auch das Verhältnis der Bodenazidität unter Eichen-Birkenwäldern und Eichen-Hainbuchenwäldern sinngemäß zum Ausdruck (vgl. auch Abb. 43): die *Querceto-Betuleten* nehmen eine viel größere Spanne der Säuremenge ein als die *Querceto-Carpineten*; die typischen (staudenreichen) Varianten letzterer haben sogar nur eine so kleine Amplitude — gemessen in $\text{mg H}^+/\text{Liter}$ —, daß die Bodensäure-Kurven in Abb. 39 in dem schmalen Raum zwischen der untersten aller Kurven und der Abszisse hätten eingetragen werden müssen. Dieses Verhältnis

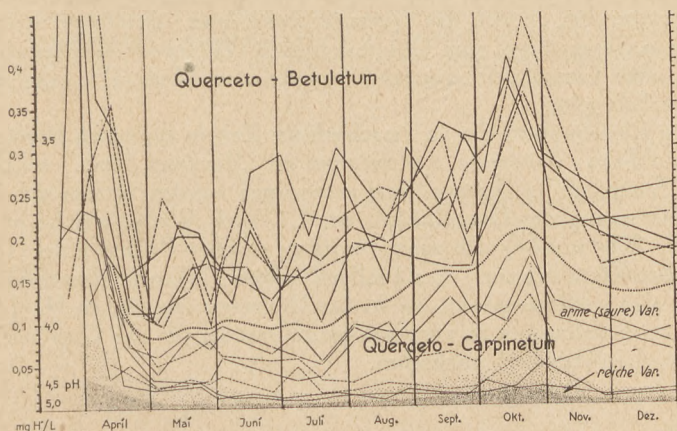


Abb. 39. Jahresgang der Azidität der A-Horizonte unter den untersuchten *Querceto-Betuleten* (Nr. 15, 14 und 13) und staudenarmen *Querceto-Carpineten* (Nr. 12, 11, 8), im gleichen Maßstab vereinigt. Die punktierte Linie deutet an, daß die Kurven beider Assoziationen sich nur im Frühjahr kurze Zeit überschneiden. Die Kurven für die staudenreichen *Querceto-Carpineten* würden sich in dem dicht feinpunktierten Raum bewegen und gelegentlich bis in den weit feinpunktierten Raum hineinreichen.

entspricht den großen floristischen Unterschieden der Gesellschaften weit besser, als es pH-Zahlen zum Ausdruck brächten. Umfassen doch die Eichen-Birkenwälder in der pH-Skala nur etwa eine Einheit (pH 3–4), die staudenarmen Eichen-Hainbuchenwälder $1\frac{1}{2}$ Einheiten (pH 3,5–5), die staudenreichen Eichen-Hainbuchenwälder aber allein etwa 4 Einheiten (pH 4–8). In absoluter Säuremenge ausgedrückt, verhalten sich die Schwankungsbereiche der drei Gruppen dagegen wie (1,0–0,1 $\text{mg H}^+/\text{Liter}$): (0,32–0,01) : (0,1–0,00001), d. h. wie 9 : 3 : 1. Die Amplitude der Eichen-Birkenwälder ist also wesentlich größer als es nach den pH-Zahlen erscheint¹⁾.

¹⁾ Ebenso beruht die in der Literatur verbreitete Ansicht, daß Arten auf sauren Böden eine geringere Amplitude in den Ansprüchen an den Säuregrad haben (Wlodek und Strzemiensky 1924, Christophersen 1935 u. a.) auf einer falschen Vorstellung von den wirklichen Säuremengen, die durch die pH-Zahlen bezeichnet werden.

a) Die *Querceto-Betuleten*.

Untereinander verhalten sich die Eichen-Birkenwälder recht einheitlich, besonders die beiden in der Ebene gelegenen Versuchsflächen Nr. 14 und 15, obwohl diese etwa 60 km voneinander entfernt und in verschiedenen Niederschlagsgebieten liegen. Die Jahresmittelwerte des Säuregrades der entsprechenden Horizonte sind für beide Profile nahezu dieselben (vgl. Tab. 6 und Abb. 43). Der Boden des feuchten Traubeneichen-Birkenwaldes Nr. 13 war im allgemeinen etwas weniger sauer — auch wenn man berücksichtigt, daß mit den Messungen erst Mitte April, also nach dem Säuremaximum im Frühjahr begonnen wurde. Der etwas geringere Säuregrad dieses Meßortes spiegelt sich im Auftreten von *Anemone nemorosa*, *Luzula pilosa* und *Oxalis acetosella* wider, d. h. von Arten, welche vor allem in den *Querceto-Carpineten* verbreitet sind. Da ich leider nur ein Beispiel dieser Waldgesellschaft untersuchen konnte, bleibt dahingestellt, ob sich das *Querceto sessiliflorae* - *Betuletum molinietosum* allgemein in diesem Sinne vom *Querceto roboris* - *Betuletum molinietosum* unterscheidet. Auf Grund der Gruppendifferentialarten (Tab. 1!) kann dieses als wahrscheinlich gelten.

Einige Einzelproben, die zu verschiedener Zeit in typischen Beständen des *Querceto roboris* - *Betuletum molinietosum* im „Bockmer Holz“ s. Hannover und im „Kampstüh“ n. Braunschweig entnommen wurden, ordnen sich recht gut in den Jahresgang der Dauerflächen ein¹⁾. Auch Werte, welche Vlieger (1937, S. 200 u. 201) für einige trockene Eichen-Birkenwälder (*Querceto roboris* - *Betuletum typicum*) aus Holland mitteilt, fallen in denselben Bereich. Wir sind also wohl berechtigt, die an den Dauerversuchsflächen Nr. 14 und 15 gewonnenen Erfahrungen zu verallgemeinern und als für das *Querceto roboris* - *Betuletum* charakteristisch anzusehen.

b) Die *Querceto-Carpineten*.

Obwohl die Unterschiede des Bodensäuregrades innerhalb der Eichen-Hainbuchenwälder, wie oben betont wurde, im Verhältnis zu den Unterschieden innerhalb der Eichen-Birkenwälder geringer sind, sind sie ökologisch nicht belanglos. Wie Abb. 40 a beweist, spricht die Artenzusammensetzung der Dauerversuchsflächen sogar in sehr feiner Weise auf die Bodenazidität bzw. auf die von ihr beeinflussten oder durch sie angezeigten Faktoren an: Der Anteil der Differentialarten der staudenreichen *Querceto-Carpineten* (vgl. Tab. 1 und S. 16) an der Gesamtartenzahl der Krautschicht steht in bemerkenswert enger Korrelation zu den Jahresmittelwerten der Säuremessungen aus dem A₁- und A₂-Horizont, dem Hauptwurzelraum dieser Arten.

Innerhalb der feuchten Subassoziationsgruppe des *Querceto-Carpinetum* gilt diese Beziehung anscheinend unabhängig von der jeweiligen Subassoziation. Sind

¹⁾ z. B. Probefläche Nr. 17 (19. III. 1937): A₀ = pH 3,45, A₂ = 3,68 — Nr. 22 (22. III.): A₀ = 3,51, A₂ = 3,35 — Nr. 27, 28, 29, 30, 31 (25. III.): A₀ = 3,18, 3,20, 2,88, 2,95, 3,40 — Nr. 103 a und b (22. V.): A₀ = 3,71, 3,62, A₂ = 3,70, 3,72, G = 3,86, 3,95 — Nr. 76 (26. VIII.): A₀ = 3,53, A₂ = 3,54, G = 4,01. (Alles Mittelwerte aus mehreren Bestimmungen.)

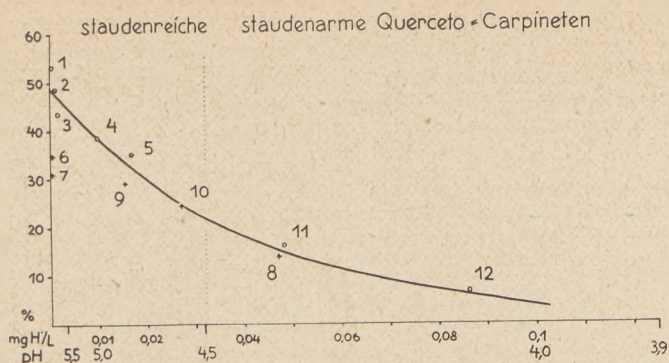


Abb. 40a. Beziehung zwischen dem „Gruppenanteil“ der Differentialarten der staudenreichen *Querceto-Carpineten* und der Azidität ihres Wurzelraumes ($A_1 + A_2$). — Jahresmittelwerte von den Dauerversuchsflächen. (Kreise = grundwasserfreie Böden, Kreuze = Grundwasserböden.)

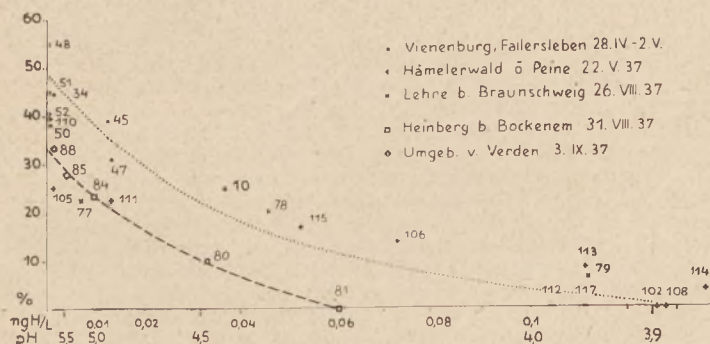


Abb. 40b. Einzelmessungen aus der Provinz Hannover. (Punktierter Kurve vgl. Abb. 40a.)

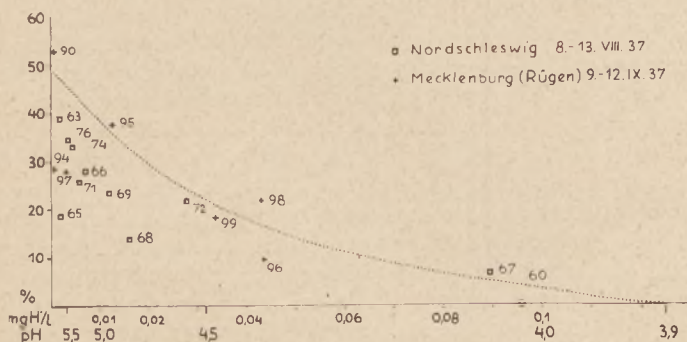


Abb. 40c. Einzelmessungen aus Schleswig, dem nördlichen Mecklenburg und Rügen. (Punktierter Kurve vgl. Abb. 40a.)

doch in Abb. 40 a Vertreter sämtlicher untersuchter Gesellschaften aufgeführt, ohne daß sie von der Ausgleichskurve in eindeutiger Weise abweichen. Nur die echten Grundwasserböden Nr. 3, 6, 7, 8 und 9 verhalten sich einheitlich, indem sie bei gleichem Prozentsatz „anspruchsvoller“ Arten im Durchschnitt etwas weniger sauer sind als die übrigen Böden.

Die „staudenarmen“ Varianten bzw. Subvarianten des *Querceto-Carpinetum stachyetosum* und *asperuletosum* stehen in Abb. 40 a deutlich getrennt von den „staudenreichen“ *Querceto-Carpineten*. Die Grenze zwischen diesen beiden Gruppen ist naturgemäß willkürlich, da sich die einzelnen Bestände in eine gleitende Reihe ordnen. Für 1937 möchte ich sie bei einem Jahresmittel von pH 4,5 bzw. von etwa 0,032 mgH⁺/L ansetzen.

In dem Säurebereich unterhalb dieser Grenze sind alle feuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* in Abb. 40 a vertreten, ohne daß einzelne von ihnen einen bestimmten Platz zu bevorzugen scheinen. Ähnlich verhalten sich die einzelnen Subassoziationen auch gegenüber dem Säuregrad tieferer Bodenschichten (vgl. Abb. 43). Innerhalb der staudenarmen Varianten der *Querceto-Carpineten* dürfte ebenfalls keine der Gesellschaften an bestimmte Bereiche des Säuregrades gebunden sein. Zwar lassen die drei Dauerversuchsflächen in dieser Hinsicht keine Schlüsse zu. Was das *Querceto-Carpinetum stachyetosum* und das *Qu.-C. asperuletosum* anbelangt, sprechen aber die in Abb. 40 b und 40 c zusammengestellten Einzelproben durchaus dafür (s. w. u.).

Bemerkenswert ist allerdings, daß die Gesellschaften verschieden häufig in ihrer staudenarmen Variante vorkommen (vgl. S. 16). Während es z. B. kaum gelang, für die Uebersichtstabelle Nr. 1 staudenreiche Farn-Buchen-Mischwälder aufzufinden, konnte ich andererseits nur wenige staudenarme feuchte Eichen-Hainbuchenwälder beibringen; *Elymus*- und typische feuchte Buchen-Mischwälder kommen sowohl in staudenarmer als auch in staudenreicher Subvariante häufig vor. Beim *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* wäre ebenfalls eine staudenarme Variante theoretisch denkbar; doch habe ich bisher keinen solchen Bestand entdeckt. Diese Tatsachen sind wohl in erster Linie darauf zurückzuführen, daß sich der Einfluß basenreichen Grundwassers in flachgründigen Profilen stärker als in tiefgründigen auswirken kann (vgl. S. 101), und daß er im Falle der *Dryopteris*-Variante des *Qu.-C. asperuletosum* überhaupt ausgeschlossen ist.

Durch Besonderheiten im Jahresgang des Säuregrades sind lediglich die Bestände des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* ausgezeichnet (Abb. 33, Nr. 6 und 7). Ihnen fehlt das Säuremaximum im Frühjahr vollkommen. Da aber diese Erscheinung nach S. 98 offenbar als Folge der hohen Grundwasserstände in diesen Böden während des Frühjahres anzusehen ist, dürfte der eigenartige Kurvenverlauf nur von sekundärer Bedeutung für die Pflanzendecke sein.

Die floristischen Unterschiede der feuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum medioeuropaeum* sind mithin nicht auf die Säureverhältnisse ihrer Böden zurückzuführen, sondern als Ausdruck anderer Faktoren, namentlich der Feuchtigkeit und der Durchlüftung ihrer Böden anzusehen. Mit der Bodenazidität hängt lediglich der Gegensatz zwischen *Querceto-Betuleten* und *Querceto-Carpineten* und — innerhalb der letzteren — der Gegensatz zwischen

staudenarmen und staudenreichen Varianten bzw. Subvarianten zusammen.

Leider sind die Schwankungen der Bodenazidität von Jahr zu Jahr so verschieden, daß aus meinem Material noch nicht sicher hervorgeht, ob die jahreszeitlichen Schwankungen als solche für die Aspektfolge und für das Vorkommen bestimmter Arten nennenswerte Bedeutung haben. Denkbar wäre z. B., daß so anspruchsvolle Arten wie *Impatiens noli tangere* und *Galium aparine* deshalb noch auf durchschnittlich recht sauren Böden (z. B. Nr. 12 und Nr. 8) gedeihen können, weil ihre Hauptentwicklung in eine Zeit fällt, in der die Böden im allgemeinen weniger sauer als das Jahresmittel sind. Dafür spricht auch die Tatsache, daß *Impatiens* in Bestand Nr. 12 Anfang September 1937, als die Säurekonzentration im Boden stärker anzusteigen begann, auffällig zu kümmern anfang, obwohl es über genügend Bodenfeuchtigkeit verfügte (vgl. Abb. 25) und auf weniger sauren Böden noch ungeschwächt gedieh. In synökologischer Hinsicht interessieren die Jahreskurven der Bodenazidität aber vor allem deshalb, weil sie die Säureverhältnisse der untersuchten Standorte einwandfrei zu charakterisieren gestatten, und weil ihre Kenntnis unentbehrlich ist, um einzelne pH-Messungen kritisch zu beurteilen.

c) *Querceto-Carpineten* außerhalb der Dauerversuchsflächen.

Eine größere Zahl einmaliger Aziditätsuntersuchungen in verschiedenen Gegenden Norddeutschlands bestätigt und ergänzt die an den Dauerversuchsflächen gewonnenen Ergebnisse.

Hierzu habe ich Bestände typischer Artenzusammensetzung ausgewählt und die Bodenproben unter Berücksichtigung des Profils in gleicher Weise wie für die laufenden Untersuchungen entnommen. Möglichst viele Proben wurden jeweils am gleichen Tage gesammelt, da sie dann am besten miteinander vergleichbar sind.

In Abb. 40b sind Mittelwerte der A_1 - und A_2 -Horizonte für Bestände aus Nord- und Südhannover eingetragen, in Abb. 40c entsprechende Werte für Bestände aus dem nordöstlichen Schleswig (Angeln), verschiedenen Teilen des mecklenburger Jungmoränengebietes und von der Insel Rügen. Um Raum zu sparen, mußte ich von einer Veröffentlichung der übrigen Säuredaten der Bodenprofile und der zugehörigen soziologischen Aufnahmen absehen. Letztere wurden sämtlich in der Uebersichtstabelle Nr. 1 verarbeitet. Auf verschiedene Subassoziationen verteilen sich die einzelnen Bestände folgendermaßen:

Querceto-Carpinetum corydaletosum: Nr. 34, 45, 47, 48, 50, 51, 52, 85;

Qu-C. filipenduletosum: Nr. 90, 94, 105, 110;

Qu-C. stachyetosum, staudenreiche Variante: Nr. 76, 77, (78), 84, 88, 95, 97, 111;

Qu-C. stachyetosum, staudenarme Variante: Nr. 79, 80, 81, 96, 99, 106, [108]¹⁾;

Qu-C. asperuletosum, staudenreiche Variante: Nr. 10, 63, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 74;

Qu-C. asperuletosum, staudenarme Variante: Nr. [60], 67, [102], [112], 113, [114], 115, [117]¹⁾.

Für sich betrachtet, ordnen sich die Säurewerte aus dem „Hämeler Wald“ östlich von Lehrte vom 22. Mai 1937 (Abb. 40 b) nach dem Prozentsatz „anspruchsvoller“ Arten in der Krautschicht in eine ähnliche Reihe wie die Jahresmittelwerte der Dauerversuchsflächen. Nur im schwach sauren Bereich streuen sie weiter. Gegen die Ausgleichskurve der Jahresmittelwerte (Abb. 40 a) sind die meisten Werte etwas nach der sauren Seite verschoben. Da zur gleichen

¹⁾ Eckige Klammer: Uebergang zum *Querceto roboris-Betuletum molinietosum*.

Zeit auch der Säuregrad des Bodens Nr. 10, in dessen Nähe die Proben entnommen wurden, um einen ähnlichen Betrag vom Jahresmittel abweicht, dürfen wir wohl annehmen, daß diese Böden sich nach ihren Aziditätsverhältnissen gut in den durch die Dauerversuchsflächen gebildeten Rahmen einfügen ließen.

Wie die Proben aus dem „Hämeler Wald“ verhalten sich auch einzelne Profile aus dem nordöstlichen Harzvorland (Vienenburg, Wolfenbüttel, Fallersleben), die ich um die Monatswende April/Mai 1937 untersuchte. Bemerkenswert ist aber vor allem die Tatsache, daß auch einige Bodenproben aus dem „Kampstüh“ (Forstamt Lehre) nördlich Braunschweig sich hier einfügen, welche kurz nach den ungewöhnlich hohen Niederschlägen im August (vgl. S. 47) entnommen wurden.

Einige wenige Beispiele aus der Umgegend von Verden und vom Heinberg bei Bockenem, die bei normalem sommerlichen Wasserzustand des Bodens untersucht wurden (Abb. 40 b), stehen in ähnlichem Verhältnis zueinander wie die Jahresmittelwerte der Dauerversuchsflächen, erscheinen jedoch, der Jahreszeit entsprechend, nach der basischen Seite verschoben.

Selbst die in Nordostschleswig und Mecklenburg im August bzw. September 1937 eingesammelten Proben (Abb. 40 c) zeigen dieselbe Beziehung überraschend gut, wenn man bedenkt, wie verschieden das Niederschlagsklima so weit voneinander entfernter Orte sein kann. Im ganzen Verbreitungsgebiet der feuchten *Querceto-Carpineten* bestehen also sehr wahrscheinlich die gleichen Zusammenhänge zwischen floristischer Zusammensetzung und Bodensäuregrad, wie sie Abb. 40 a für die von mir untersuchten Dauerflächen zum Ausdruck bringt.

d) Verhalten einzelner Arten außerhalb des Verbreitungsgebietes der untersuchten Waldgesellschaften.

Aber auch außerhalb der Verbreitungsgrenzen der untersuchten Gesellschaften verhalten sich die einzelnen Arten gegenüber der Bodenazidität ähnlich wie in Nordwestdeutschland. Beim Vergleich meiner Ergebnisse mit der umfangreichen Literatur ist allerdings zu berücksichtigen, daß pH-Bestimmungen allein schon nach der angewendeten Meßmethode sehr verschiedene Resultate liefern können: Gleichmäßige Bodensuspensionen ergeben z. B. im allgemeinen bei sauren Böden saurere, bei alkalischen Böden alkalischere Werte als unvollkommene Suspensionen, Extrakte oder Filtrate (vgl. S. 36); in ähnlicher Weise wirkt sich schwächere und stärkere Verdünnung der Bodenproben auf das Meßergebnis aus. Die Zahlen sind also nicht immer absolut miteinander vergleichbar, und man darf — wie auch Kotilainen (1928, S. 117) betont — lediglich aus dem Verhältnis verschiedener Arten zueinander Schlüsse ziehen. Außerdem wurden die Bodenproben von den meisten Autoren zu verschiedener Zeit eingesammelt. Entsprechende jahreszeitliche Aziditätsschwankungen vorausgesetzt, kennzeichnen sie daher die Säureverhältnisse des Standortes der Pflanzen kaum besser, als etwa einzelne, zu verschiedenen Zeiten ausgeführte Temperaturmessungen das Wärmeklima des Bodens. Von der Gesamtamplitude des Säuregrades, innerhalb derer die Pflanzen überhaupt noch zu gedeihen vermögen, geben andererseits einzelne Messungen eine um so richtigere Vorstellung, je gleichmäßiger sie über mehrere Vegetationsperioden verteilt sind (vgl. Féher, Kiß und Kiszely). Da im Rahmen meiner Arbeit weniger diese physiologisch-autökologische Frage interessiert als vielmehr die synökologische nach dem Zusammenhang von Standort und Pflanzengesellschaft, sei nur auf einige in diesem Sinne auszuwertende Arbeiten hingewiesen.

Neben den Untersuchungen von Olsen (1921), Hesselman (1925) und Lindquist (1931) möchte ich vor allem diejenigen Rühls (1935) in Laub- und Nadelwäldern Estlands heranziehen, da sie methodisch am besten mit den meinen übereinstimmen.

Tab. 7. Beziehungen einzelner Arten zum Bodensäuregrad nach Rühl (1935), Olsen (1923) und Kotilainen (1928).

1. Arten, die in den nordwestdeutschen Eichen-Birkenwäldern vorkommen (pH-Jahresmittel ca. 3,5—3,9):

	nach Rühl ¹⁾		nach Olsen	
	pH-Klassen: ²⁾	Maximum in Klasse:	pH-Klassen: ²⁾	Maximum in Klasse:
<i>Calluna vulgaris</i>	1—3	2		
<i>Melampyrum pratense</i>	1—4	2		
<i>Dicranum undulatum</i>	1—4	2		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	1—6	2	2—3	3
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1—7	2	2	2
„ <i>vitis idaea</i>	1—8	2		
<i>Entodon Schreberi</i>	1—7	2		
<i>Trientalis europaea</i>	1—7	4		
<i>Majanthemum bifolium</i>	1—8	4—7	2—5	3
<i>Veronica officinalis</i>	2—7	5		
<i>Molinia coerulea</i>	—	—	2—8	5 ³⁾

2. Arten, die in Nordwestdeutschland sowohl in Eichen-Birkenwäldern als auch in Eichen-Hainbuchenwäldern vorkommen (pH-Jahresmittel 3,5—7,8):

<i>Luzula pilosa</i>	1—8	4	2—6	2
<i>Oxalis acetosella</i>	1—9	5—7	2—10	6
<i>Convallaria majalis</i>	2—8	4 u. 7	2—3 u. 10	2
<i>Solidago virga aurea</i>	1—8	4	—	—

3. Arten, die in den staudenreichen und in den staudenarmen nordwestdeutschen Eichen-Hainbuchenwäldern vorkommen (pH-Jahresmittel 3,9—7,8):

<i>Dryopteris Linneana</i>	1—9	5	—	—
<i>Equisetum silvaticum</i>	2—7	6	—	—
<i>Anemone hepatica</i>	2—9	6	3—10	10
<i>Deschampsia caespitosa</i>	2—9	7	—	—
<i>Eurhynchium striatum</i>	3—8	4	—	—
<i>Stellaria holostea</i>	3—8	6	—	—
<i>Anemone nemorosa</i>	3—8	7	2—10	4. u. 9
<i>Asperula odorata</i>	4—7	4 (5 Proben)	3—10	6
<i>Viola Riviniana</i>	4—9	7 (5 Proben)	—	—
<i>Lamium galeobdolon</i>	4—8	7	3—10	3—7
<i>Milium effusum</i>	—	—	2—8	4
<i>Melica uniflora</i>	—	—	3—10	4

4. Arten, die in Nordwestdeutschland auf die staudenreichen Eichen-Hainbuchenwälder beschränkt sind (pH-Jahresmittel 4,5—7,8):

<i>Aegopodium podagraria</i>	2—8	7 (7 Proben)	6—9	7—8
<i>Sanicula europaea</i>	4—7	5 (8 Proben)	7—10	10
<i>Mercurialis perennis</i>	4—8	7	4—10	6 u. 10
<i>Filipendula ulmaria</i>	4—8	7	5—8	8 ³⁾
<i>Geum rivale</i>	4—8	7	—	—
<i>Galium palustre</i>	5—8	7	—	—
<i>Paris quadrifolia</i>	5—8	8	—	—
<i>Crepis paludosa</i>	5—9	7	5—8	8 ³⁾
<i>Anemone ranunculoides</i>	5—9	8	—	—
<i>Allium ursinum</i>	—	—	6—10	6 u. 8—19

¹⁾ Nach Rühl (1935, Tab. 3 und S. 321—323), vereinfacht und nur Arten berücksichtigt, für welche mehr als 10 Proben vorliegen.

²⁾ Grenzen der pH-Klassen:

	1	2	3	4
bei Rühl (1935):	< 3,6	3,6—4,0	4,1—4,5	4,6—5,0
bei Olsen (nach Mevius (1927):	—	3,5—3,9	4,0—4,4	4,5—4,9
pH-Klassen:	5	6	7	8
bei Rühl:	5,1—5,5	5,6—6,0	6,1—6,5	6,6—7,0
bei Olsen:	5,0—5,4	5,5—5,9	6,0—6,4	6,5—6,9
				7,0—7,4
				> 7,5

³⁾ Nach Kotilainen (1928, S. 52) auf finnischen Moorböden; Klassen wie bei Rühl.

Die pH-Zahlen Rühls beziehen sich auf Proben des humosen Oberbodens, die in den Jahren 1929 und 1935 jeweils in der Zeit von Mitte Juni bis Mitte August entnommen, getrocknet, und bei einem Verhältnis Boden : Wasser = 1 : 4 in Suspension gemessen wurden.

Einzelne Arten, die auch in unseren Wäldern eine Rolle spielen, verteilen sich nach Rühl in folgender Weise auf 9 pH-Klassen (Tab. 7).

Viele Arten unserer feuchten *Querceto-Betuleten* sind nach Tab. 7 auch in Estland und in Dänemark stark azidoklin und vor allem auf Böden von pH 3,6—4 verbreitet. Nur *Trientalis*, *Majanthemum* und *Veronica officinalis* sind dort auf weniger sauren Böden häufiger. Weitgehend indifferent gegen den Säuregrad des Bodens scheinen wie bei uns nur wenige Arten zu sein. Nur *Convallaria*, *Solidago* und *Molinia*, welche letztere nach Kotilainen auf finnischen Moorböden zwischen pH 4 und mehr als 6,5 gedeiht, kommen sowohl auf stark sauren Böden als auch auf kalkreichen Böden vor.

Diejenigen Arten, welche bei uns in allen Gesellschaften der Ordnung *Fagetalia*, insbesondere in allen feuchten *Querceto-Carpineten* anzutreffen sind, meiden in Estland im allgemeinen ebenfalls die sauersten Standorte, machen allerdings z. T. schon bei pH 4,6 halt. Die Differentialarten unserer staundenreichen Eichen-Hainbuchenhäuser schließlich sind — abgesehen von *Aegopodium* — auch nach Rühl und Olsen nur auf Böden von geringerem Säuregrad als pH 4,6 verbreitet.

Die Angaben Rühls bestätigen mithin nicht nur, was das gegenseitige Verhältnis der Arten anbetrifft, sondern auch absolut genommen recht gut die Vorstellung von den Ansprüchen einzelner Arten bzw. Artengruppen, die wir an Hand meiner Dauerversuchsflächen gewonnen haben. Daß die Säurewerte bei Rühl etwas geringer sind als meine Jahresmittelwerte, entspricht durchaus der Tatsache, daß die Waldböden im Sommer gewöhnlich weniger sauer sind als im Jahresdurchschnitt. In dasselbe Bild fügen sich auch die Daten Olsens (1923, z. T. zitiert bei Mevius 1927) aus dänischen Buchenwäldern und einige Zahlen Kotilainens (1928) aus Finnland, wie ebenfalls aus Tab. 7 ersichtlich ist.

Aber auch Lindquists (1931, S. 328) Einteilung der Synusien innerhalb der „kräuterreichen“ skandinavischen Buchenwälder, die zweifellos zur Ordnung *Fagetalia* zu rechnen sind und zum Teil dem *Querceto-Carpinetum asperuletosum* nahe stehen dürften, deckt sich vollkommen mit meinen Erfahrungen. Er nennt folgende Sozionen als „indifferent“ gegen den Säuregrad: *Fagus silvatica*-Soc., *Acer pseudoplatanus*-Soc., *Fraxinus excelsior*-Soc., *Rubus idaeus*-Soc., *Rubus fruticosus*-Soc., *Equisetum hiemale*-Soc., *Carex silvatica*-Soc., *Dactylis glomerata*-Soc., *Deschampsia caespitosa*-Soc., *Melica uniflora*-Soc., *Poa nemoralis*-Soc., *Anemone nemorosa*-Soc., *Asperula odorata*-Soc., *Lamium galeobdolon*-Soc., *Oxalis acetosella*-Soc., *Stellaria holostea*-Soc., *Ranunculus ficaria*-Soc. Während diese Sozionen bei pH 4,1 (—4,9) bis pH 7,0 (—8,0) und besonders häufig um pH 5,0 angetroffen wurden, fanden sich folgende „subneutrophile“ Synusien nur in dem engen Bereich zwischen pH 5,3 (4,8—6,6) bis pH 8,0 (7,0): *Elymus europaeus*-Soc., *Brachypodium silvaticum*-Soc., *Aegopodium podagraria*-Soc., *Allium ursinum*-Soc., *Corydalis cava*-Soc., *Mercurialis perennis*-Soc., *Primula elatior-vulgaris*-Soc., *Anemone hepatica*-Soc., *Sanicula europaea*-Soc.

Die Ergebnisse anderer schwedischer Forscher, welche Hård av Segerstad (1936) zusammenfassend referiert, deuten ein ähnliches Verhältnis der Arten zueinander an. Doch erscheinen die kritischen Säuregrade — wie auch bei Lindquist — durchweg etwas niedriger als bei Rühl (1935) und meinen Ergebnissen. Zweifellos ist diese Tatsache in erster Linie auf Unterschiede in den Meßmethoden zurückzuführen, auf deren Bedeutung bereits nachdrücklich hingewiesen wurde.

Aus demselben Grunde dürfen auch die pH-Zahlen, welche Aaltonen (1925) für verschiedene finnische Waldtypen ermittelte, als relativ hoch bezeichnet werden¹⁾. So erhielt er z. B. für den *Myrtillus*-Typ, der unseren Eichen-Birkenwäldern floristisch am besten vergleichbar ist, einen Mittelwert von pH 4,8, für den *Oxalis-Myrtillus*-Typ und den *Oxalis-Majanthemum*-Typ, die beide einige weniger säureertragende Arten enthalten, pH 5,2 bzw. 5,0.

Diese wenigen Beispiele mögen nur andeuten, daß man aus der Literatur ein durchaus einheitliches Bild von den Säureansprüchen einzelner Arten gewinnen kann, wenn man die methodischen Schwierigkeiten und die beträchtlichen jahreszeitlichen

¹⁾ Gerade das von diesem Autor angewandte kolorimetrische Verfahren ergibt geringere Säurewerte, weil es nicht mit Bodensuspensionen arbeitet.

Schwankungen der Azidität berücksichtigt. Tut man das, so stehen die bisherigen Arbeiten und die an meinen Dauerversuchsflächen gewonnenen Ergebnisse nicht nur in keinem Widerspruche miteinander, sondern bestätigen und ergänzen einander sogar in mannigfacher Hinsicht.

3. Verteilung der Säuremengen im Bodenprofil und Bewurzelung der Krautschicht.

Auf die Bedeutung der vertikalen Verteilung der Bodenazidität für die Bodenbildung und für das Wachstum verschieden tief wurzelnder Pflanzen haben vor allem Salisbury (1921) und neuerdings Aaltonen (1937, daselbst auch weitere Literatur) hingewiesen. Aaltonen stellte an finnischen Podsolprofilen in der Regel eine Abnahme der Azidität mit zunehmender Tiefe fest. Auch Salisbury kommt an verschiedenen englischen Laubwaldböden zu demselben Ergebnis; allerdings zeigen einige seiner Profile (a. a. O. S. 230 und 231, Fig. 8 und 9) ein Säuremaximum im unteren A-Horizont. Dieser letztere Fall wurde auch von Krauß (1924), Hesselman (1926), Frank (1927), Firbas (1927) und Pankakoski (1935) in humusreichen Böden beobachtet.

Ebenso verhalten sich die Profile fast aller meiner Dauerversuchsflächen (Abb. 41). Mit Ausnahme von Nr. 1, 2 und 6 weisen sie in 15–20 cm Tiefe, d. h. im unteren oder mittleren A-Horizont, die sauersten Werte auf. Sowohl nach unten als auch nach oben — von hier aus gesehen — nimmt der Säuregrad mehr oder weniger stark ab. Am

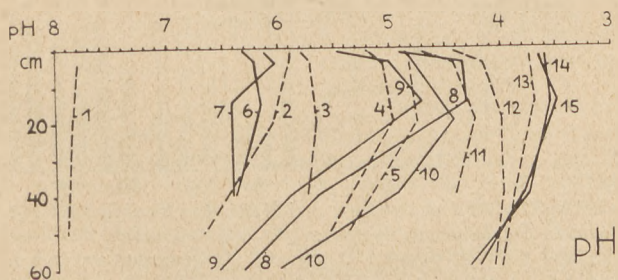
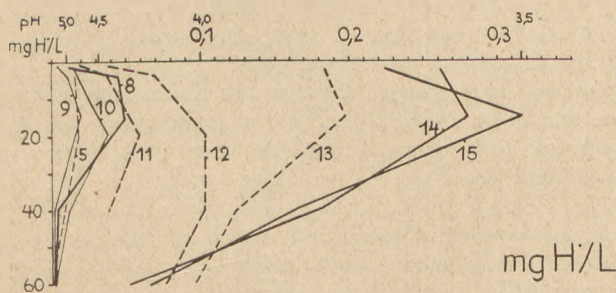


Abb. 41. Verteilung der Säuremengen im Bodenprofil (Jahresmittelwerte von den Dauerversuchsflächen).

a) Darstellung in pH-Werten.



b) Darstellung in $\text{mg H}^+/\text{Liter}$: Die größere Spanne der Eichen-Birkenwälder kommt besser zum Ausdruck als in a). (Ausgezogene Linien = Grundwasserböden, gestrichelte Linien = grundwasserfreie Böden.)

wenigsten sauer ist jeweils der untere Gleihorizont und die obersten Boden- bzw. Humusteilchen unter der Laubdecke. Nur in dem alkalischen Boden Nr. 1 und in dem schwach sauren Nr. 2 nimmt der Säuregrad mit wachsendem Humusgehalt, also nach oben hin gleichmäßig zu, wie es bei Salisbury (1921, S. 320) die Regel ist.

Das gegenseitige Verhältnis der Horizonte kann sich zwar vorübergehend verschieben, bleibt aber in den meisten Fällen während des ganzen Jahres erhalten. Wir können die oben skizzierte Verteilung der Säuremengen mithin als für unsere feuchten Waldböden charakteristisch ansehen. Darüber hinaus dürfte sie aber bei fast allen Böden unseres Gebietes zu beobachten sein — ich stellte sie z. B. unter

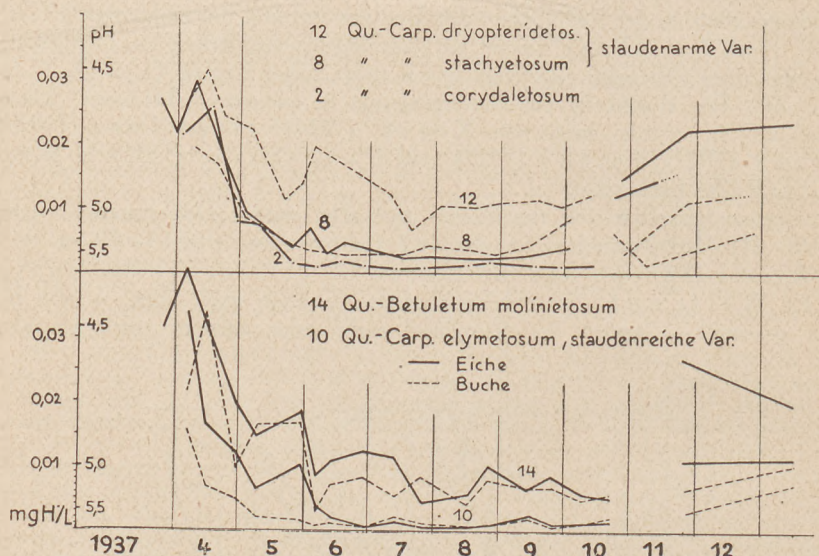


Abb. 42. Jahresgang der aktuellen Azidität des heurigen Falllaubes. Beispiele eines *Querceto-Betuletum molinietosum* (Nr. 14) und einiger staudenarmer (Nr. 12 und 8) und staudenreicher (Nr. 10 und 2) *Querceto-Carpineten*.

Statt „dryopteridetosum“ lies: „asperuletosum, Dryopteris-Var.“; statt „elymetosum“ lies: „asperuletosum, Elymus-Var.“; statt „Var.“ lies: „Subvar“.

Kalktrockenrasen fest —, wenn man auch die obersten Zentimeter des Profils mitberücksichtigt. Die Profile Salisburys u. a. Autoren beginnen meist erst in 5 cm oder noch größerer Tiefe und erfassen daher wahrscheinlich vielfach garnicht den Abfall des Säuregrades zur Bodenoberfläche hin.

Diese Säureverteilung spiegelt offenbar das Zusammenwirken zweier Vorgänge wider: der klimatischen Bodenbildung (vgl. Aaltonen, Salisbury 1921), in deren Verlauf der grundwasserfreie A-Horizont an Basen verarmt, und des Stoffkreislaufs durch die Pflanzendecke (vgl. Krauß 1924, Frank 1927, Firbas 1927), welche dem Boden aus ihrem gesamten Wurzelbereich Basen entnimmt und — sei es in der Streu oder durch die Exkretion und folgende Abwaschung der grünen Laubblätter (Arens 1934 u. a.) — von oben her wieder zugeführt. Hierdurch wird naturgemäß der oberste A-Horizont am meisten angereichert, während sich die klimatisch bedingte Basenverarmung vor allem im unteren A-Horizont aus-

wirken muß. In erster Linie sind die Bäume und Sträucher an diesem Stoffkreislauf beteiligt — nicht nur, weil sie den Großteil der Streu liefern, sondern vor allem auch, weil sie mit ihren Wurzeln tiefer in den basenreichen Unterboden eindringen als die meisten Kräuter. Krauß (1926, S. 402) spricht geradezu von einer natürlichen Düngung des Waldbodens durch den Blatt- und Nadelabfall der Bäume (vgl. auch E b e r m a y e r 1876).

Konnte Krauß (a. a. O.) zeigen, daß der Kalkgehalt der Buchenstreu weitgehend vom Kalkgehalt des Wurzelbodens abhängt, so mag eine Auswahl der von mir im Jahreslauf ausgeführten pH-Messungen an Eichen- und Buchenstreu andeuten, daß auch der Säuregrad des Fallaubes die Eigenschaften des Bodens mehr oder weniger deutlich widerspiegelt. Die im Frühjahr gemessenen Werte lassen allerdings noch keine Beziehungen erkennen (vgl. Abb. 42). Im Laufe der Zersetzung ändert sich jedoch

der ursprüngliche Säurewert des toten Laubes (vgl. Tüxen 1928). Während z. B. an demselben Standort frisches Buchen-Fallaub zunächst weniger sauer ist als

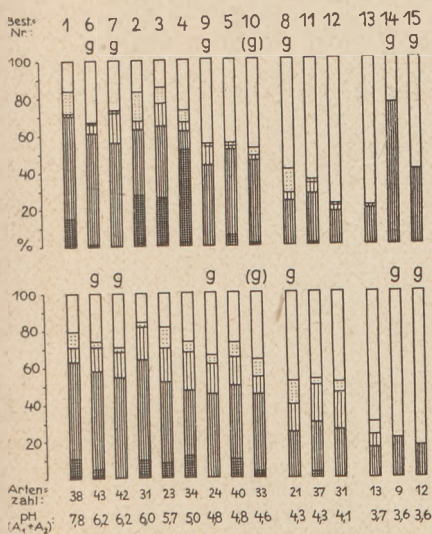


Abb. 43. Wurzelspektren bei zunehmendem Säuregrad des Bodens. (Weiß = Flachwurzler, Hauptwurzelmasse über 5 cm Bodentiefe; punktiert = annuelle Flachwurzler; weit schraffiert = Mitteltiefwurzler, Hauptwurzelmasse bis 10 cm, einzelne Wurzeln bis 15 cm Tiefe; eng schraffiert = Tiefwurzler, zahlreiche Wurzeln tiefer als 15 cm; gekreuzt = tiefwurzelnde Frühlingsgeophyten; g = Grundwasserböden).

Oben: Anteil der Wurzeltypen an dem Gesamtdeckungsgrad der Krautschicht („Gruppenmenge“).

Unten: Anteil der Wurzeltypen an der Gesamtartenzahl der Krautschicht („Gruppenanteil“ bzw. „ökologischer Gruppenwert“).

frisches Eichen-Fallaub, stimmen ihre Säuregrade in stark zersetztem Zustand praktisch überein. Diese sommerlichen Säurewerte entsprechen bis zu einem gewissen Grade den Säureverhältnissen des Untergrundes, indem die Laubstreu in den Eichen-Birkenwäldern durchweg saurer ist als in den staudenreichen Eichen-Hainbuchenwäldern, und die staudenarmen Eichen-Hainbuchenwälder in den meisten Fällen eine Mittelstellung einnehmen.

Der Säuregrad der obersten, mit den Zersetzungsprodukten der Laubstreu angereicherten Bodenschicht der untersuchten Profile entspricht im allgemeinen noch besser dem Säuregrad des Wurzelraumes als der Säuregrad der Laubstreu selbst, wie Abb. 41 veranschaulicht. Auf dem Wege über die Laubstreu der Bäume haben also gerade auch die flachwurzelnden Kräuter im Walde Teil an den Stoffvorräten und der geringen Azidität des Untergrundes und können deshalb auch als „Zeiger“ für die Beschaffenheit des gesamten Wurzelbereichs der Waldgesellschaft dienen. Waldgesellschaft und Waldboden sind eben als eine dynamisch verbundene Einheit anzusehen, nicht als ein bloßes Uebereinander verschiedener Schichten! (Vgl. auch L a a t s c h 1938, S. 136.)



Abb. 44. Tief und mitteltief wurzelnde Arten der Querceto-Carpineten, welche schwach saure Böden bevorzugen: *Listera ovata*, *Stachys silvatica*, *Primula elatior*, *Geum urbanum*, *Arum maculatum*, *Lamium maculatum*, *Melandrium diocum*, *Ranunculus lanuginosus*, *Pulmonaria officinalis* var. *immaculata*; sämtlich aus Versuchsfläche Nr. 1.



Abb. 45. Flach wurzelnde Arten der Querceto-Carpineten: *Siellaria holostea*, *Lamium galicobolon*, *Vicia sepium*, *Asperula odorata*, *Festuca silvatica*, *Melica uniflora*, *Galium aparine* (annuell) und *Geranium robertianum* (annuell); erstere beiden und letztere beiden aus Versuchsfäche Nr. 1, die übrigen aus Nr. 10.

Besondere ökologische Bedeutung gewinnt dieser Umstand, wenn der tiefere A-Horizont für bestimmte Pflanzenarten bereits ungünstig hohe Säuregrade aufweist — kann diesen doch dann oft der obere A-Horizont noch zusagende Bedingungen bieten. Gleiche Ansprüche an die Azidität oder mit dieser zusammenhängende Eigenschaften des Bodens vorausgesetzt, müssen daher auf solchen Profilen Arten, welche ein flaches Wurzelsystem ausbilden können, ausgesprochenen Tiefwurzlern überlegen sein.

Sehr wahrscheinlich ist dieser Fall für viele Arten in den Versuchsflächen Nr. 8, 11 und 12, d. h. in den staudenarmen Varianten der *Querceto-Carpineten*, gegeben. In ihnen herrschen solche Arten vor, die im allgemeinen flach wurzeln oder aber imstande sind, ihr Wurzelsystem weitgehend anzupassen (Abb. 45 und 47). Je geringer dagegen der Säuregrad des unteren A-Horizontes ist, desto konkurrenzfähiger sind offenbar die tiefwurzelnnden Arten der Eichen-Hainbuchenwälder gegenüber den flach wurzelnden, wie aus Abb. 43 anschaulich hervorgeht.

Besonders extreme Bedingungen herrschen andererseits in den Eichen-Birkenwäldern, bei deren Böden sich der Aufschluß der Laubstreu in erster Linie im Auflagehumus vollzieht. Hier treten Tiefwurzler zahlenmäßig ganz zurück, und die meisten Arten wurzeln nur in der Humusdecke (Abb. 46).

Die größere Kampfkraft der Tiefwurzler (vgl. Tab. 1 und Abb. 44) gegenüber den Flachwurzlern (Tab. 1 und Abb. 45) auf Böden, die beiden Gruppen zusagen — z. B. auf den weniger sauren Böden der staudenreichen Eichen-Hainbuchenwälder — dürfte zu einem großen Teil darauf zurückzuführen sein, daß auch ihre Sproßsysteme größeren Raum beanspruchen und ein dichteres Blattwerk ausbilden als die meisten Flachwurzler; ein Blick auf die Abbildungen 44 und 45 zeigt diese Unterschiede deutlich. In gleicher Weise erklärt Lindquist (1931, S. 321 und 498) die Verdrängung seiner „indifferenten“ Krautschicht-Sozionen der Buchenwälder durch „subneutrophile“ Sozionen auf subneutralen Böden durch oberirdische Konkurrenz.

Markgraf (1932, S. 235) versucht die verschiedene Wurzelverteilung der Krautschicht ähnlicher Waldgesellschaften aus Verschiedenheiten in der Wasserversorgung heraus zu deuten: die Pflanzen seines „Kiefern-Mischwaldes“ sollen genötigt sein, eine möglichst große Auffangfläche für den Regen zu bilden, indem sie den Auflagehumus waagerecht durchwurzeln, während sich die Wurzeln derselben und anderer Arten in Böden der „Eichen- und Birken-Mischwälder“ gleichmäßig ausbreiten können, weil ihnen das Sickerwasser auch in tieferen Schichten zugänglich ist und nicht von einer Humusdecke abgefangen wird. Nach meinen Beobachtungen stellt aber in den untersuchten Gesellschaften weder die Humusdecke ein merkliches Hindernis für Sickerwasser dar (vgl. Abb. 14), noch unterscheiden sich die Böden mit Humusdecke von den tiefgründigen Mullböden im Hinblick auf die Wassermengen, die sie den Kräutern bis zu einer bestimmten Grenzsaukraft zur Verfügung stellen können (vgl. S. 58). Die Wasservorräte des A_2 -Horizontes der Sauerhumusböden werden im Gegenteil garnicht ausgenutzt, so daß die Saugkraft dieses Horizontes während des ganzen Jahres sehr niedrig bleibt (Abb. 31). In dem von Markgraf angenommenen Sinne dürfte daher der Wasserhaushalt für die Bewurzelung der Kräuter in feuchten bis frischen Waldböden keine oder doch nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen.

Innerhalb der artenreichen Eichen-Hainbuchenwälder zeigt sich die zunehmende Konkurrenzkraft der Tiefwurzler bei abnehmender Bodenazidität noch deutlicher, wenn man statt ihres Anteils an der Gesamtartenzahl der Krautschicht, wie in Abb. 43 unten — also statt ihres „Gruppenanteils“ (Tüxen

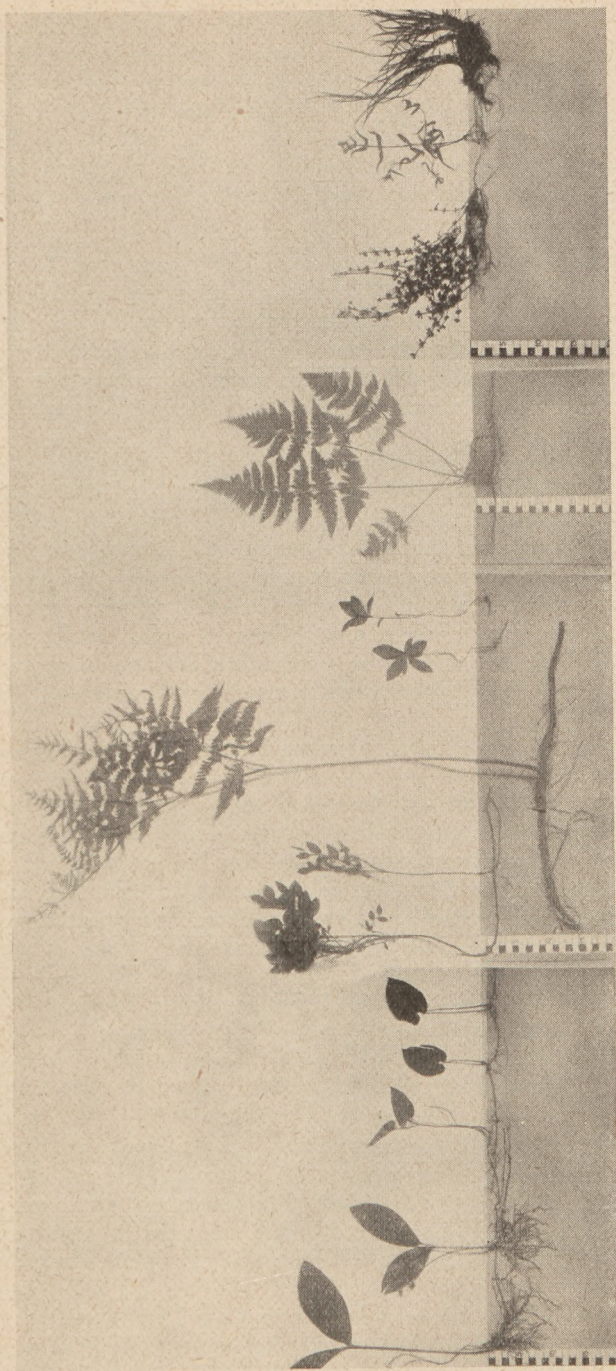


Abb. 46. Arten der *Querceto-Betuleten* — vorwiegend Flachwurzler: *Convallaria majalis* (Mitteltiefwurzler), *Majanthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, *Euphrasia aquilina* (Tiefwurzler), *Trientalis europaea*, *Dryopteris austriaca* ssp. *spinulosa*, *Galium saxatile*, *Melampyrum pratense*, *Carex pilulifera*.

u. Ellenberg 1937) — ihren Anteil am Gesamtdeckungsgrad der Krautschicht, ihre „Gruppengemeinschaft“ betrachtet (Abb. 43 oben). Bei den artenärmeren Eichen-Birkenwäldern treten dann allerdings die beiden einzigen Tiefwurzler *Eupteris aquilina* und *Molinia coerulea* stärker hervor, ohne Beziehungen zur Bodenazidität erkennen zu lassen. Der Mengenanteil dieser Arten ändert sich offenbar viel mehr mit dem Lichtgenuß (s. S. 101) und mit der Bodenfeuchtigkeit, weniger mit dem Säuregrad des Bodens. Von dem Verhältnis der verschiedenen ökologischen Typen zum Aziditätsprofil gibt also die erstere Darstellungsweise ein besseres Bild.

In beiden Darstellungen fallen die meisten der eigentlichen Grundwasserböden, welche in Abb. 43 mit „g“ bezeichnet sind, aus dem Rahmen der übrigen Beispiele heraus, indem auf ihnen die Tiefwurzler eine etwas geringere Rolle spielen, als nach der Azidität des A-Horizontes zu erwarten wäre. Anscheinend wird also ein Teil dieser tief wurzelnden Arten durch hohen Grundwasserstand geschädigt oder doch in seiner Konkurrenzkraft beeinträchtigt.

Dieselbe Reihenfolge der Dauerversuchsflächen wie in Abb. 43 hatte sich auch ergeben, als wir die Flächen nach dem Gruppenwert der Differentialarten der staudenreichen Varianten ordneten (Abb. 40 a). Wie ein Blick auf Tab. 1 lehrt, ist diese Übereinstimmung durchaus nicht zufällig, sondern beruht darauf, daß die Differentialarten der staudenreichen Varianten bzw. Subvarianten der *Querceto-Carpineten* nahezu sämtlich Tiefwurzler sind. Hierin ist wohl der Grund dafür zu suchen, daß diese Artengruppe so empfindlich auf den Säuregrad des Bodens reagiert und auf den Grundwasserböden im Verhältnis etwas weniger zahlreich auftritt.

Naturgemäß gelten die Beziehungen zwischen bestimmten Artengruppen und den Säureverhältnissen des Bodens in so einfacher Form nur dann, wenn man sie in großen Zügen betrachtet. Im einzelnen sind die Ansprüche verschiedener Arten an den Säuregrad und die mit diesem erfaßten Eigenschaften des Bodens so mannigfaltig, daß wohl kaum zwei Arten darin ganz übereinstimmen. Neben den „anspruchsvollen“ Tiefwurzlern, die sich einigermaßen einheitlich zu verhalten scheinen, gibt es durchaus solche, die gegen höhere Bodensäure mehr oder weniger indifferent sind, z. B. *Deschampsia caespitosa*, *Dactylis glomerata*, *Carex remota* und *Athyrium filix femina*, ja, sogar — wie *Molinia coerulea* und *Eupteris aquilina* (Abb. 46) — saure Böden bevorzugen oder gut ertragen. Auch unter den Flachwurzlern gibt es entsprechende Abstufungen, insbesondere einen deutlichen Gegensatz zwischen den weniger säureertragenden Arten der Eichen-Hainbuchenwälder und den stark azidoklinen Arten der Eichen-Birkenwälder.

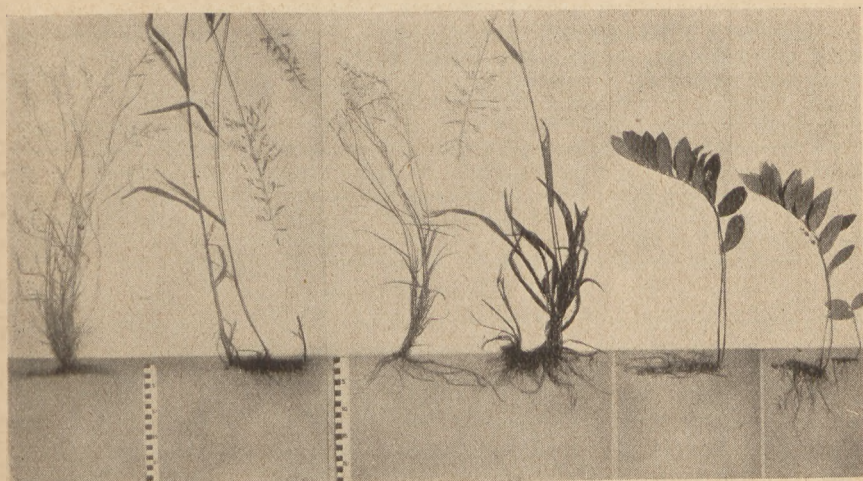
Für die Verteilung der Arten auf die einzelnen Gesellschaften sind also zweifellos ihre spezifischen Ansprüche an den Säuregrad oder mit diesem zusammenhängende Eigenschaften des Bodens primär entscheidend. Der Ausgang des Wettbewerbs zwischen einander in dieser Hinsicht nahestehenden Arten kann aber je nach den Eigenschaften des Bodenprofils ein ganz verschiedener sein. Dieses Verhalten aufzuzeigen, sind bereits so grobe Gruppeneinteilungen geeignet wie die oben angewendeten.

Abb. 47. Ungleiche Wurzeltiefe derselben Arten in verschiedenen sauren Böden.



3.9 4.1 4.3 4.6 6.2 7.8 pH.-Mittel des Oberbodens.

Oben: *Phyteuma spicatum* als anpassungsfähigste Art (*Phyteuma nigrum*, *Chaerophyllum temulum* und *Campanula trachelium* mit ähnlichen Wurzelsystemen sind weniger anpassungsfähig und fehlen auf sauren Böden).



pH: 4.3 7.8 4.3 7.8

Unten: *Poa nemoralis*, *Milium effusum* und *Polygonatum multiflorum* auf saurem (links) und (rechts) auf alkalischem Boden (Versuchsfläche Nr. 8 und Nr. 1).

Nach meinen Beobachtungen spielen vor allem die Eigenschaften des oberen A-Horizontes und der Einfluß des organischen Stoffkreislaufs auf diese eine entscheidende Rolle für die Zusammensetzung und das Gedeihen der Krautschicht. Mit Salisbury (1921, S. 240) könnte man aber auch vermuten, daß die tiefwurzelnenden Kräuter u. U. imstande wären, unmittelbar tiefere Bodenschichten mit günstigerer Reaktion auszunutzen. Einen solchen Fall habe ich bisher niemals beobachtet.

Im Gegenteil konnte ich bei allen Profiluntersuchungen feststellen, daß dieselben Arten um so flacher wurzeln, je saurer der A₂-Horizont ist (vgl. Abb. 47). Selbst „Tiefwurzler“ passen sich der gegebenen Basenverteilung an, wenn sie überhaupt an den Säuregrad des Bodens bestimmte Ansprüche stellen. Besonders augenfällig ist z. B. die verschiedene Lage der Rübe und der Seitenwurzeln von *Phyteuma spicatum* in verschiedenen sauren Böden (Abb. 47). *Polygonatum multiflorum* schickt seine Wurzeln vom Rhizom aus in sauren Böden vorwiegend nach oben, in weniger sauren vorwiegend nach unten. Selbst Flachwurzler wie *Poa nemoralis*, *Milium effusum*, *Melica uniflora* und viele andere Arten wurzeln in sauren Böden noch flacher als in schwach sauren (Abb. 47). Das gegenseitige Verhältnis der Tief-, Mitteltief- und Flachwurzler bleibt aber in den verschiedenen Böden in der Regel erhalten, so daß wir berechtigt waren, die relative Wurzeltiefe in Tab. 1 und Abb. 43 als arteigenes Merkmal zu behandeln.

Abb. 47 und ähnliche Beispiele zeigen zugleich sehr eindringlich, daß die Waldkräuter garnicht oder nur in beschränktem Maße befähigt sind, eine ihnen zusagende Reaktion in ihrem Wurzelbereiche selbst zu schaffen. Sie sind vielmehr genötigt, die Bereiche günstiger Wasserstoffionenkonzentration im Bodenprofil mit ihren Wurzeln aufzusuchen. Gerade dieser Umstand berechtigt uns ganz besonders, sie als „Zeiger“ für den Säurezustand des Bodens zu werten.

Wie bereits S. 35 allgemein erörtert, bleibt naturgemäß bei allen besprochenen Fällen unentschieden, ob der Säuregrad des Bodens selbst es ist, der auf die Zusammensetzung und die Wurzelverhältnisse der Krautschicht einwirkt, oder ob nicht andere Faktoren, die mit ihm direkt oder indirekt zusammenhängen, eine viel wichtigere Rolle spielen. Schon weil die aktuelle Azidität so beträchtlichen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist, dürfte es wenig wahrscheinlich sein, daß sie allein und als solche den Ausschlag gibt. Wenn trotzdem die Jahresmittelwerte des Säuregrades so klare Beziehungen zur Zusammensetzung der Gesellschaften erkennen lassen, so kann die aktuelle Bodenazidität jedoch ökologisch nicht so belanglos sein, wie namentlich Fehér, Kiß und Kiszely (1933) anzunehmen geneigt sind, sondern darf zumindest als ein gutes Symptom für einen wesentlichen Faktorenkomplex gelten.

4. Pufferung der Böden und ihre Bedeutung für die Jahresschwankungen der Bodenazidität.

Von größerer Bedeutung für die Pflanzendecke als die stark schwankende aktuelle Azidität sind wahrscheinlich solche chemisch-physikalischen Eigenschaften des Bodens, die wir als konstant oder doch weniger wandelbar ansehen dürfen — wie z. B. die Pufferkraft ¹⁾ des Oberbodens. Derartige „Material-

¹⁾ Die von Uehla und Martinec (vgl. z. B. Bodendämpfung und Vegetation, Planta 27, S. 334) eingeführten Begriffe der „Zeitdämpfungsflächenkurve“ und der „Zeitdämpfungszonenkurve“ wurden mir leider erst während des Druckes bekannt. Sie wären wahrscheinlich in diesem Zusammenhang noch besser geeignet.

eigenschaften“ des Bodens sind wohl in erster Linie dafür verantwortlich zu machen, daß sich die Aziditätsschwankungen, die ja in allen untersuchten Böden ziemlich gleichsinnig verlaufen und wohl weitgehend dieselben Ursachen haben, in so verschiedenen Säurebereichen abspielen.

Abb. 48 gibt Pufferkurven von 9 Profilbeispielen aus der Reihe meiner Dauerversuchsflächen wieder. Zum Vergleich mit diesen ist jeweils eine Gerade eingetragen, die der Aziditäts-Zunahme eines ungepufferten Systems bei Zugabe gleicher Säuremengen entspricht. Wie zu erwarten, ordnen sich die Böden nach ihrer Pufferkraft in dieselbe Reihe wie nach ihrer durchschnittlichen Azidität: Die Böden der Eichen-Birkenwälder sind schlechter gepuffert als diejenigen der staudenarmen Eichen-Hainbuchenwälder und diese wiederum schlechter als diejenigen der staudenreichen Eichen-Hainbuchenwälder. Besonders wenn man die A_2 -Horizonte der Profilbeispiele miteinander vergleicht, ist sogar das Verhältnis der einzelnen Bestände dasselbe: in der Reihenfolge Nr. 14, 13, 12, 8, 10, 5, 9, 3, 2 und 1 nimmt die Pufferung der Böden zu, wenn man unter Pufferung das Steigungsmaß der Kurven in Abb. 48 versteht und entsprechende Horizonte miteinander vergleicht.

Auch das Verhältnis der einzelnen Horizonte innerhalb eines und desselben Profils zueinander entspricht den Säureverhältnissen. Mit Ausnahme der Böden Nr. 1 und 2 ist z. B. jeweils der A_2 - (bzw. A_3 -) Horizont am schlechtesten gepuffert, während der A_1 -Horizont wesentlich mehr Pufferstoffe enthält. Die Pufferkurven weisen somit erneut auf den günstigen Einfluß des organischen Stoffkreislaufes auf den Oberboden hin. Salisbury (1921, S. 237/38) kommt bei zwei Buchenwaldböden ebenfalls zu dem Ergebnis, daß der tiefere A-Horizont weniger gut gepuffert ist als der humusreichere Oberboden.

In ihrem Verlauf unterscheiden sich die Pufferkurven der humusreichen Bodenschichten durchweg von denen der weniger humosen Horizonte. Die ersteren steigen gleichmäßiger und besonders bei sauren Böden wesentlich langsamer an als die Kurven der Gleihorizonte, die zunächst sehr wenig, bald aber viel steiler emporstreben und fast die Richtung des ungepufferten Systems annehmen (vgl. bes. Abb. 48 a u. b). In diesem Verhalten offenbart sich die verschiedene Natur der Pufferstoffe in den A- und G-Horizonten: die Widerstandskraft der A-Horizonte beruht vor allem auf ihrem Gehalt an Humussubstanzen (vgl. Zobrist 1935, S. 93). In den Gleihorizonten spielen dagegen neben Tonkolloiden vor allem Karbonate eine Rolle, nach deren Verbrauch die Pufferkraft plötzlich rascher abnimmt. Je weniger gleichmäßig diese Stoffe auf die Horizonte eines und desselben Profils verteilt sind, desto mehr unterscheiden sich infolgedessen ihre Pufferkurven. Während diese z. B. bei den Böden des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* recht einheitlich verlaufen (Abb. 48 d), weichen sie bei flachgründigen Glei Böden (Abb. 48 b und c) und besonders bei den Rohhumusböden der Eichen-Birkenwälder (Abb. 48 a) stark voneinander ab.

Bei der Darstellung der Meßergebnisse habe ich auch hier Angaben in mg H^+ /Liter den üblichen pH-Zahlen vorgezogen, weil sie m. E. ein viel anschaulicheres Bild von der Widerstandskraft des Bodens gegen den steigenden Zusatz von Säuren oder Basen geben. Nur bei dieser Darstellungsweise ist auch das verschiedene Verhalten humusreicher und humusarmer Böden zu übersehen. Schließlich führt sie zu dem gegenüber der Literatur (vgl. bes. Niklas, Hock und Frey 1932) überraschenden

Ergebnis, daß zwischen der Basen- und Säurepufferung derselben Bodenprobe kein grundsätzlicher Unterschied besteht; denn das Steigungsmaß der Kurven wird beim Uebergang von der einen zur anderen nicht — wie bei der Darstellung in pH-Einheiten — plötzlich ein anderes.

An Hand dieser Pufferkurven gewinnen wir auch eine Vorstellung von den Säuremengen, welche in den verschiedenen Böden und Horizonten produziert und wieder unschädlich gemacht werden müssen, um die Jahresschwankungen der Bodenazidität hervorzurufen. Für eine Reihe von Profilen, für die ausreichende Pufferungsbestimmungen vorliegen, sind in Tab. 8 die Säure- bzw. Basenmengen (angegeben in cem n/100 auf 10 g Boden) zusammengestellt, welche dem Abstand der jeweiligen Jahresextreme der aktuellen Bodenazidität (Tab. 6) entsprechen. Da die meisten zur Pufferungsbestimmung verwendeten Bodenproben ursprünglich Säuregrade aufwiesen, die zwischen diesen Extremwerten liegen, mußte ich zu diesem Zwecke Säure- und Basenmengen addieren. Ich halte dieses Verfahren für berechtigt, weil die Kurven in beiden Bereichen — wie soeben betont — kontinuierlich verlaufen.

Da die Aziditätsschwankungen in den entsprechenden Horizonten im großen und ganzen parallel verlaufen, sind die Zahlen in Tab. 8 untereinander weitgehend vergleichbar. Ob sie den in der Natur zu gewissen Zeiten wirklich erzeugten und durch die Bodenlösung wieder neutralisierten Säuremengen nahekommen, sei dahingestellt. In einigen Fällen ist dieses durchaus möglich, folgen doch extrem saure und basische Werte oft in kurzer Zeit aufeinander (vgl. Abb. 32—38).

Tab. 8. cem n/100 Salzsäure bzw. n/100 Natronlauge auf 10 g Bodentrockengewicht, welche der Jahresamplitude der aktuellen Azidität entsprechen.

<i>Querceto-Carpinetum corydaletosum</i>						<i>Qu.-C. filipenduletosum</i>	
Nr.	1	2	5	4	3	Nr.	6
A ₁	3,8	8,2	6,2	5,4	4,1	A ₁	4,0
A ₂	5,0	5,0	6,1	7,0	5,1	A ₂	2,8
A ₃	14,1	5,1	8,2	8,2	2,8	G ₁	3,2

<i>Qu.-C. stachyet. u. asperuletosum</i>				<i>Qu.-Betuletum molinietosum</i>		
Nr.	10	9	8	Nr.	13	14 15
A ₁	18,1	19,7	20,1	A ₀	(5,0)	17,7 24,0
A ₂	10,3	20,0	11,0	A ₂	(4,0)	4,9 —
G ₁	11,4	10,1	14,1	G ₁	(4,2)	5,0 —
G ₂	4,6	6,0	6,2			

Beim Vergleich ähnlich aufgebauter Profile überrascht eine große Einheitlichkeit der Zahlen in Tab. 8. Für den oberen A-Horizont der flachgründigen Gleiböden — Nr. 6 ausgenommen — liegen die Werte um 20 cem n/100 herum, gleichgültig, ob es sich dabei um die schwach sauren Profile Nr. 9 und 10, den stärker sauren Boden Nr. 8 oder um sehr saure Rohhumusdecken (Nr. 14 und 15) handelt. Bei dem Boden Nr. 13 wurde leider das frühjährliche Säureextrem nicht mehr erfaßt (vgl. Abb. 34), so daß die Werte für dieses Profil in Tab. 8 zu gering erscheinen.

Die A₂- und G₁-Horizonte derselben Profile weisen im allgemeinen niedrigere Werte auf, und der untere Gleihorizont jeweils die geringsten. Die Zahlen scheinen somit die Vermutung zu stützen, daß das Schwergewicht der biologischen Säureproduktion im Oberboden liege. Die raschere Abnahme der Zahlen in den A₂-Horizonten der Rohhumusprofile ist wohl darauf zurückzuführen, daß in diesen basenarmen Böden die Lebensbedingungen der Mikroorganismen mit zunehmender Tiefe schneller ungünstig werden als in den gut gekrümelten, tiefgründiger durchlüfteten und nährstoffreichen Böden der Eichen-Hainbuchenwälder.

Im Gegensatz zu den typischen Gleiböden sind bei den tiefgründigen Profilen des *Querceto-Carpinetum corydaletosum* in Tab. 8 die Zahlen für die A-Horizonte durchweg geringer. Hierin spiegeln sich offenbar die weniger anaeroben Bedingungen dieser Böden wider, die ja selbst in Nässezeiten gut durchlüftet sind (vgl. Abb. 7). Entsprechend den günstigen mikrobiologischen Bedingungen, welche in diesen Böden auch noch in größerer Tiefe herrschen, werden andererseits selbst in den A₃-Horizonten beträchtliche Säuremengen produziert. Die Zahlen der Profile Nr. 1, 4 und 5

Abb. 48. Pufferung der einzelnen Horizonte verschiedener Bodenprofile, bezogen auf 10 g Trockensubstanz. (Darstellung in mg H/L bei durchgehend gleichem Maßstab; die dünn ausgezogene Gerade entspricht einem vollständig un-gepufferten Seesand.)



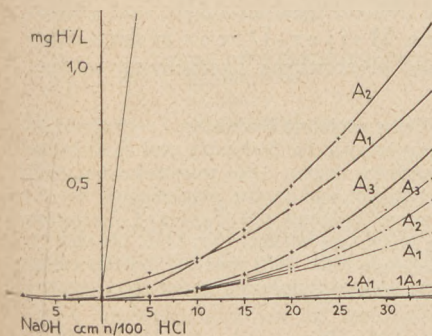
a

Querceto roboris-Betuletum molinietosum (Nr. 15, gestrichelt) und *Querceto sessiliflorae-Betuletum molinietosum* (Nr. 13, ausgezogen);



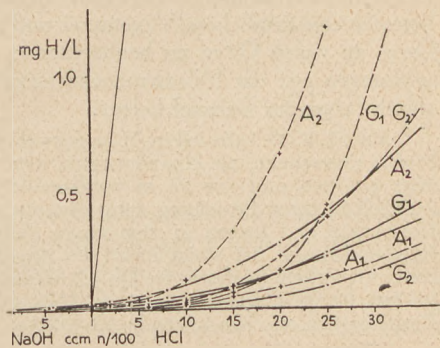
b

Staudenarme *Dryopteris*-Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* (Nr. 12, gestrichelt) und staudenarmes *Qu-C. stachyetosum* (Nr. 8, ausgezogen);



c

Staudenreiche *Elymus*-Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* (Nr. 10, gestrichelt) und staudenreiches *Qu-C. stachyetosum* (Nr. 9, ausgezogen);



d

Querceto-Carpinetum corydaletosum (Nr. 5, dick ausgezogen, Nr. 3 dünn ausgezogen, Nr. 2 und Nr. 1 mit Nummern bezeichnet).

sind außerdem als Ausdruck mit der Tiefe zunehmender anaerober Verhältnisse zu werten.

Einer besonderen Erklärung bedürfen die auffallend kleinen Zahlen für das Beispiel des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* (Nr. 6) und den A₃-Horizont des Profils Nr. 3. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir deren Ursache in dem Einfluß des an basischen Pufferstoffen reichen Grundwassers (vgl. Tab. 9) sehen, das namentlich alle Horizonte des Profils Nr. 6, aber auch den unteren A-Horizont des Bodens Nr. 3 während des Frühjahres 1937 längere Zeit durchtränkte und in diesen den säurebildenden Prozessen besonders kräftig entgegenwirken konnte.

Reichen auch die wenigen Zahlenbeispiele nicht hin, um die angedeuteten Schlüsse zu sichern, so weisen sie doch so sehr in die gleiche Richtung, daß ich sie nicht unerwähnt lassen wollte. Zusammen mit den Ergebnissen der Abschnitte C, I und D, III machen sie zumindest eines sehr wahrscheinlich: nämlich, daß die zur Säurebildung führenden Stoffwechselvorgänge in den verschiedensten Böden weitgehend dieselben sind und sich lediglich je nach dem Schichtenaufbau und der Struktur des Bodens, je nach seinem Wasserzustand und der chemischen Beschaffenheit des Bodenwassers, vor allem aber je nach seiner Pufferung verschieden auswirken.

5. Härte des Grundwassers und ihr Einfluß auf die Bodenazidität.

Auf die Bedeutung der chemischen Beschaffenheit des Grundwassers für die Bodenazidität und damit für die Waldgesellschaften auf Grundwasserböden wurde bereits mehrfach hingewiesen (vgl. besonders S. 29). Einen besonders günstigen Einfluß auf die Azidität hatte das Wasser in den Böden des nassen Eichen-Hainbuchenwaldes (Nr. 6 u. 7), in welchen es die biologische Säureproduktion auch während des extremen Frühjahres 1937 anscheinend vollkommen zu kompensieren vermochte.

Dieses Beispiel läßt an der allgemeinen Berechtigung der vorwiegend in praktischen Kreisen, aber auch in der Literatur (Mückenhausen, Stremme, Bülow, Laatsch) verbreiteten Ansicht zweifeln, hoch anstehendes Grundwasser begünstigte stets die Versauerung des Bodens und sei ihm daher schädlich. Gerade im Gegenteil vermittelt es in dem Falle der Versuchsflächen Nr. 6 und 7 einer altdiluvialen lehmigen Sanddecke von dem Karbonatreichtum der darunter anstehenden Kreidemergel. Wo sich in der Nähe dieser Bestände die Bodenoberfläche höher über den Wasserspiegel erhebt, herrscht eine ärmlichere Vegetation und die Säuremengen im Boden sind größer. Diese an vielen Orten zu beobachtende, von Meijer-Drees in ihren Auswirkungen auf die Pflanzendecke eingehend beschriebene Erscheinung sei hier durch folgendes Beispiel belegt:

Am 22. V. 37 habe ich im Hämelerwald w. Peine drei dem Boden Nr. 7 sehr ähnliche Profile untersucht, die einander nach dem Augenschein in Bodenart und Schichtenfolge gleichen und nur 25 m voneinander entfernt liegen. Sie unterscheiden sich lediglich in ihrer Beziehung zum Grundwasserspiegel und in der Mächtigkeit des A-Horizontes und tragen in dem einen Falle einen Bestand des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum*, der einige Arten des *Alnetum glutinosae* enthält (Nr. 110), im andern einen typischen Bestand des *Qu.-C. filipenduletosum* (Nr. 109) und im dritten einen solchen des *Qu.-C. stachyetosum* (Nr. 111). Je zwei getrennt nebeneinander entnommene Probenreihen ergaben folgende pH-Werte:

Nr.	110		109		111	
A ₁ (3 cm)	7.43	7.03	5.47	5.58	4.80	4.46
A ₂ (15 cm)	6.97	7.04	5.95	6.17	5.55	5.60
G (35 cm)	6.68	6.60	6.34	6.37	6.33	6.45
Grundwassertiefe	3 cm		12.5 cm		35 cm	

Die Zahlen bedürfen keiner weiteren Erläuterung!

Nur in den Sauerhumusböden Nr. 14 und 15 ist der günstige Einfluß des Grundwassers auf die Bodenreaktion weniger ausgeprägt, wenn auch zeitweise durchaus erkennbar (vgl. Abb. 38). Im Frühjahr 1937 bildet aber selbst der Boden N. 14 ein deutliches Säuremaximum aus, obwohl in ihm, wie in den Profilen Nr. 6 und 7, der Wasserspiegel längere Zeit dicht unter der Oberfläche stand (Abb. 15). Wenn das Grundwasser in diesem Falle nicht die Reaktion ausgleicht, so veranlaßt es doch auch keine besonders starke Säurebildung. Denn z. B. der grundwasserfreie Boden Nr. 13 und sogar das A B C-Profil Nr. 12 zeigen um dieselbe Zeit entsprechend hohe Säurewerte. Wir können aus dem Verlauf der Aziditätsschwankungen also nur schließen, daß das Grundwasser in den Böden Nr. 14 und 15 ärmer an basischen Puffersubstanzen ist als in den Böden Nr. 6 und 7, nicht aber, daß es durch seine bloße Gegenwart ungünstiger wirke.

Tatsächlich unterscheidet sich das Grundwasser in diesem Falle und unter allen untersuchten Eichen-Birkenwäldern und Eichen-Hainbuchenwäldern in auffälliger Weise durch seinen Gehalt an Mineralstoffen, besonders — wie bereits S. 29 vermutet — an Karbonaten. Einzelne Härtebestimmungen, bei denen mich Herr Werner freundlich unterstützte, ergaben folgende Werte:

Tab. 9. Härte des Grundwassers im April 1937.

Nr.	Datum	Gesellschaft und Ort	Härte (in deutschen Graden)		
			temporär	bleibend	gesamt
<i>Querceto-Carpinetum corydaletosum:</i>					
3	8. IV.	Gümmser Holz	12.8	1.3	14.1
<i>Qu.-C. asperuletosum:</i>					
10	15.	Hämelerwald	6.7	12.9	19.6
9	19.	Haste (staudenreich)	10.9	5.4	16.3
<i>Qu.-C. stachyetosum:</i>					
8	19.	Dedensen (staudenarm)	5.0	21.7	26.7
<i>Qu.-C. filipenduletosum:</i>					
6	15.	Bockmer Holz	5.1	7.2	12.3
7	15.	Bockmer Holz	4.4	7.6	12.0
Mittel:			7.5		
<i>verarmtes Qu.-C. asperuletosum:</i>					
40	15.	Hämelerwald	2.0	4.6	6.6
<i>Querceto-Betuletum molinietosum:</i>					
14	15.	Hämelerwald	1.5	1.3	2.8
15	8.	Haste	0.85	2.45	3.2
22	15.	Bockmer Holz	0.7	1.1	1.8
Mittel:			1.2		

Zwar reichen diese wenigen Zahlen nicht hin, um aus ihnen im Hinblick auf die einzelnen Gesellschaften allgemein sichere Schlüsse zu ziehen. Innerhalb der Dauerversuchsflächen, die ja nach ganz anderen Gesichtspunkten als gerade nach den Grundwassereigenschaften ausgewählt wurden, verhalten sie sich aber so eindeutig, daß wir sie wohl als eine Bestätigung unserer Ansichten über die Rolle des Grundwassers im Säurehaushalt des Bodens ansehen dürfen.

Nach Tab. 9 war die temporäre Härte (Karbonathärte) des Grundwassers im April 1937 unter den verschiedenen Vertretern der *Querceto-Carpineten* mindestens dreimal, im Mittel sogar sechsmal größer als unter den

Querceto-Betuleten, während sie unter einem sehr verarmten Buchen-Mischwald, welcher in Gestalt von *Molinia*, *Majanthenum bifolium* und *Convallaria majalis* bereits Arten der Eichen-Birkenwälder enthält, zwischen beiden Gruppen liegt. Im Verhältnis zu der üppigen Pflanzendecke und dem geringen Säuregrad fallen nur die niedrigen Werte der Böden Nr. 6 und 7 aus der Reihe. Da in diesen das Grundwasser zur Zeit der Probeentnahme den A-Horizont durchtränkte, können wir die geringere Härte als Ausdruck des stärkeren Basenverbrauchs durch organisch produzierte Säuren und damit als Bestätigung der S. 98 entwickelten Ansicht werten.

Zur bleibenden Härte steht dagegen weder die Pflanzendecke noch die Bodenazidität in eindeutiger Beziehung. Ist sie doch z. B. unter dem reichen Auwald Nr. 3 ebenso klein oder noch kleiner als unter den Eichen-Birkenwäldern, und bei Profil Nr. 9 weit geringer als bei dem saureren Profil Nr. 8.

Diese Tatsachen stehen im Einklang mit unserer Annahme, daß die Pufferkraft des Grundwassers, die ja in erster Linie von seinem Karbonatgehalt und weniger von seinem Gehalt an Chloriden, Sulfaten und anderen Salzen abhängt, auf den Säuregrad und die Säureschwankungen im Boden entscheidenden Einfluß habe. Sie bestätigen damit nur die alte Erfahrung der Fischereibiologie und Gewässerkunde (vgl. Menke u. Wiemann 1933, Schiemenz 1935), daß der Karbonatgehalt unmittelbar und durch seinen Einfluß auf den Säuregrad eine der biologisch wirksamsten Eigenschaften des Wassers ist.

Um nur anzudeuten, daß der Karbonatgehalt des Grundwassers keine feststehende Größe ist, sondern je nach den äußeren Bedingungen beträchtlich schwanken kann, seien einige Analysen vom September 1936 (Tab. 10) angeführt. Die Karbonathärte war zu jener Zeit — ganz entsprechend dem geringeren Säuregrad des Glei-Horizontes und der A-Horizonte (vgl. Abb. 35) — wesentlich größer als im April 1937 (Abb. 36). Da eine einwandfreie Probeentnahme bei tiefem Grundwasserstand zeitraubend ist, mußte ich leider davon absehen, gründlichere Untersuchungen in kürzeren Zeitabständen über das ganze Jahr auszuführen.

Tab. 10. Härte des Grundwassers am 8. September 1936.

Nr.	Gesellschaft und Ort	Härte (in deutschen Graden)		
		temporär	bleibend	gesamt
<i>Querceto-Carpinetum:</i>				
9	Haste	16.4	2.9	19.3
8	Dedensen	17.9	23.5	41.3
<i>Querceto-Betuletum:</i>				
15]]]	Haste	1.2	1.6	2.8

Darf die Rolle des Grundwassers als Stoffvermittler aus tieferen Schichten desselben Profils bereits als bedeutend angesehen werden, so muß sie in Böden, die an sich bis in große Tiefe kalkarm sind, durch seitliche Basenzufuhr (vgl. Hesselman 1917) geradezu beherrschend hervortreten. Leider konnte ich derartige Böden nicht laufend untersuchen, weil sie meist wiesenbaulich genutzt werden und geeignete Waldbestände zu weit entfernt lagen. Daß solche Fälle aber durchaus nicht selten sind, wurde schon S. 30 angedeutet.

Sehr schön sind sie z. B. im Gebiet des „Garlstorfer Waldes“ unweit Amelinghausen zu beobachten. Die altdiluvialen anlehmig-sandigen Endmoränenkuppen dieses Gebietes sind bis in große Tiefe entkalkt und tragen entweder trockenen Eichen-Birkenwald oder — auf glei-artigen Profilen — ärmsten Buchen-Mischwald. In den

Tälern und in Mulden dagegen, denen das Grund- und Quellwasser aus dem noch kalkhaltigen Kern dieser Kuppen zuströmt, gedeihen Bänder oder Flecken üppigen nassen Eichen-Hainbuchenwaldes. Die Säuregrade zweier am 16. Mai 1937 entnommener Profile am Hang (Nr. 55) und im Bachtal (54) in einem Teil des Garlstorfer Waldes verhielten sich folgendermaßen:

Hang (Nr. 55)			Bachtal (Nr. 54)			
<i>Qu.-C. asperuletosum</i> , sehr verarmt			<i>Qu.-C. filipenduletosum</i>			
A ₁ (3 cm)	3.84	3.92	A ₁ (3 cm)	5.73	6.99	6.11
A ₂ (15 cm)	3.85	3.96	A ₂ (15 cm)	5.63	6.07	6.12
AG (40 cm)	3.90	3.88	G ₁ (30 cm)	6.05	6.11	6.20
G (85 cm)	4.02	3.92	G ₂ (60 cm)	6.17	6.26	6.37

Die beiden Beispiele zeigen also recht deutlich den günstigen Einfluß des Grundwassers, da die Bodenart in beiden Fällen augenscheinlich dieselbe ist.

IV. Lichtgenuß der Krautschicht.

1. Relativer Lichtgenuß verschiedener Arten.

Daß einzelne Arten tieferen Waldesschatten besser zu ertragen vermögen als andere, ist seit den grundlegenden Arbeiten Wiesners (vgl. auch Rübel 1928) eine bekannte, vielfach bestätigte Tatsache. So weit man dieses aus dem Vorkommen der Arten bei verschiedener relativer Beleuchtungsstärke schließen darf, geht es erneut aus Tab. 11 ¹⁾ hervor. Vergleicht man Daten aus demselben Bestande miteinander, so fallen einige Arten auf — wie z. B. *Urtica dioica* und *Eupteris aquilina* —, die ausgesprochen lichtere Stellen bevorzugen, und andere, sehr genügsame Arten, z. B. *Oxalis acetosella* und *Asperula odorata*. Die meisten Arten aber halten sich in mittleren Helligkeitsbereichen, ohne sich in ihrem Lichtgenuß deutlich gegeneinander abzusetzen. Selbst wenn wir nur Pflanzen gleicher Vitalität berücksichtigen (wo nicht anders bemerkt, beziehen sich meine sämtlichen Messungen auf blühende, gut entwickelte Stücke), sind die Amplituden aller Arten verhältnismäßig groß und greifen weit ineinander. Am sichersten scheinen sie nach unten begrenzt zu sein, während nach oben ein unregelmäßig weiter Spielraum bleibt.

2. Räumliche Verteilung des Lichtes.

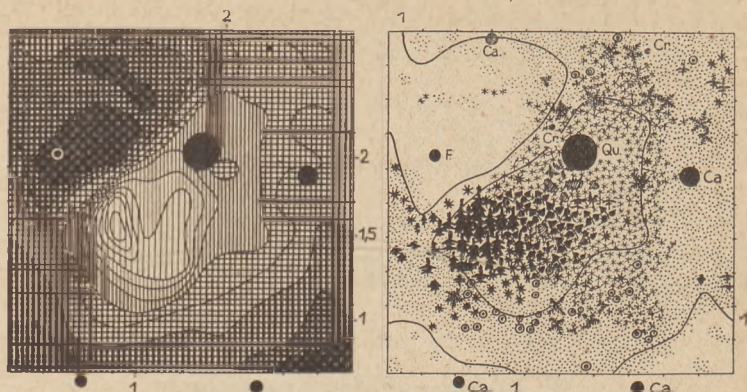
Trotzdem unterscheiden sich die Arten so weit in ihrer Fähigkeit, bei bestimmten Lichtmengen und unter ähnlichen Bodenverhältnissen mit anderen zu konkurrieren, daß sich in ihrer Anordnung auf kleinem Raum gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen.

Um diese zu veranschaulichen, habe ich von 10×10 m großen Probeflächen die Verteilung der Pflanzenarten und die Beleuchtungsstärke in Höhe der obersten Sproßspitzen (20—50 cm) kartiert. Die Beleuchtungsstärke wurde an den Schnittpunkten eines Quadratnetzes von 1 m Seitenlänge bestimmt und mit einem geeichten Kontrollpunkt inmitten der Probefläche verglichen. (Siehe S. 37). Durch graphische Interpolation entstanden die in Abb. 49 wiedergegebenen Linien gleicher Helligkeit.

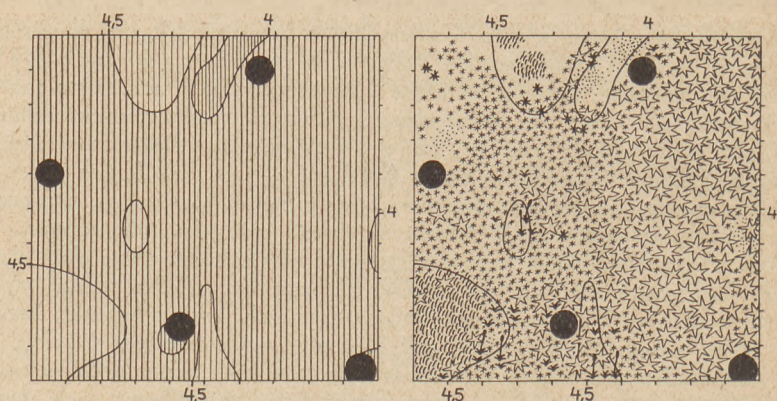
Ein Vergleich der Karten Nr. 49 a gibt eine Vorstellung von den Verhältnissen in Eichen-Hainbuchenwäldern (Probefläche Nr. 9):

¹⁾ Beilage im hinteren Einbanddeckel.

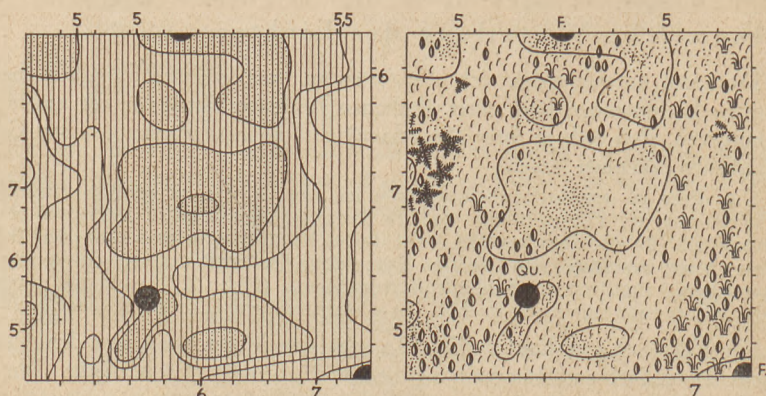
Abb. 49. Verteilung der Beleuchtungsstärke am Waldboden (links) und Zusammensetzung der Krautschicht (rechts) im Hochsommer 1937 (Größe der Probeflächen 10×10 m).



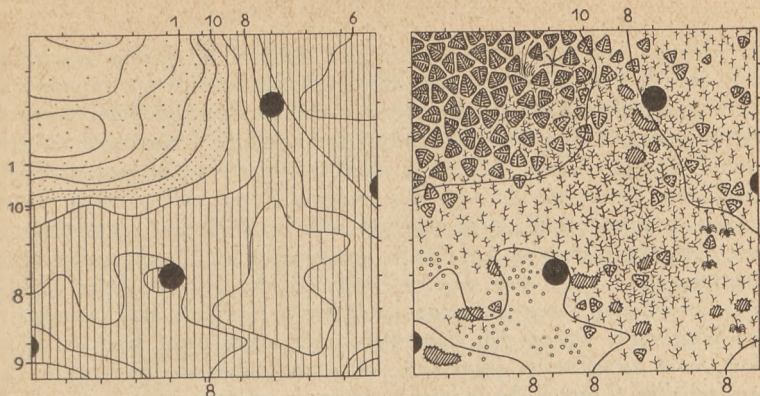
a) *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, typische (Eichen-reiche) Variante, neben Dauer-versuchsfläche Nr. 9: Eichen und Hainbuchen in der Baumschicht herrschend.



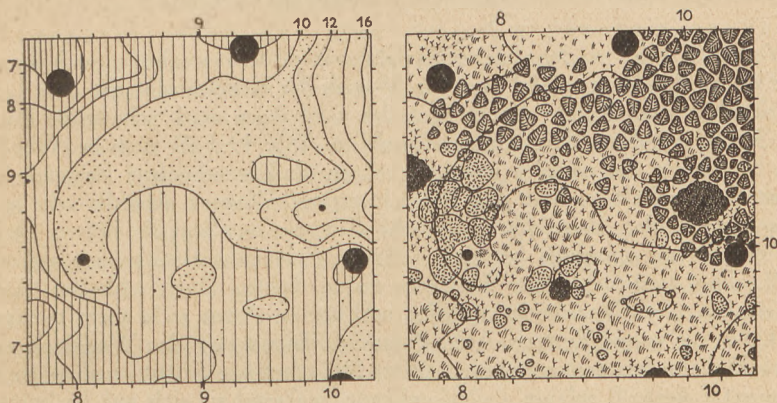
b) *Fagetum elymetosum* (Uebergang zum *Fagetum allietosum*) im Deister ö Kölnischfeld: Einheitliches Buchen-Laubdach.



c) *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, staudenarme *Elymus*-Variante, nahe Dauer-versuchsfläche Nr. 10: Buchen und einzelne Eichen.



d) *Querceto sessiliflorae - Betuletum molinietosum*, nahe Dauerversuchsfläche Nr. 13:
Einheitliches Eichen-Laubdach.



Legende:



e) *Querceto roboris - Betuletum molinietosum*, nahe Dauerversuchsfläche Nr. 14;
(obere Karte = Beleuchtungsverteilung in 1,50 m Höhe, untere Karte = Beleuchtungsverteilung in 20 cm Höhe über dem Erdboden).

Unten rechts: Legend zu Abb. 49 a bis e.

Stachys silvatica und *Impatiens noli tangere* nehmen in diesem Beispiel die lichtesten Stellen ein; auch *Circaea lutetiana*, *Aegopodium podagraria* und *Stellaria holostea* erscheinen lichtbedürftig, während *Brachypodium silvaticum*, *Sanicula europaea*, *Carex silvatica* und *Athyrium filix femina* sich in etwas dunkleren Bereichen halten. *Asperula odorata* gedeiht am üppigsten in einer noch dunkleren Zone, die ihr von den anderen Arten nicht streitig gemacht wird; *Oxalis acetosella* schließlich vegetiert noch bei 1 % des Tageslichtes und fehlt nur dort, wo dieses bis auf 0,5 % geschwächt ist. Andererseits vermag der Sauerklee auch unter dem dichten Blattwerk der übrigen Arten nicht zu gedeihen, welche das ihnen gebotene Licht bis auf 0,2 % und weniger abfangen. Weil diese Arten den Sauerklee verdrängen, nicht weil er größere Helligkeit nicht zu ertragen vermöchte, säumt er daher die nach dem Licht zusammengeballte Gruppe der anderen Arten in mehr oder weniger breiten Streifen. Wie auch Montfort (1937) betont, werden also die verschiedenen Reaktionstypen am Standort erst durch Konkurrenz deutlich.

Aehnlich wie in den Eichen-Hainbuchenwäldern wechselt auch in den Eichen-Birkenwäldern das Mosaik der Krautschicht mit dem Lichtgenuß. Nur sind letztere durchweg heller, weil ihnen stark schattende Bäume und Sträucher fehlen. Dies kommt sowohl in Abb. 49 d als auch in Abb. 49 e zum Ausdruck, die zugleich andeuten mögen, daß verschiedene Bestände derselben Gesellschaft auch in den Beleuchtungsverhältnissen einander sehr nahe stehen. In beiden Beispielen beherrscht *Eupteris aquilina* die lichten Stellen und gedeiht am üppigsten bei einer relativen Beleuchtungsstärke von mehr als 12 %. Dort, wo sich seine Wedel zu einem dichten Dach schließen, finden *Molinia coerulea*, *Vaccinium myrtillus* und andere Arten nicht mehr genügend Licht, wie die untere Karte in Abb. 49 e zeigt, die unter den Wedeln in etwa 20 cm Höhe aufgenommen wurde. Selbst Sträucher wie *Frangula alnus* treffen wir meist außerhalb solcher Adlerfarnhorste, während sie sich auf Lichtungen, auf denen dieser Konkurrent fehlt, üppig entwickeln. *Molinia coerulea* kommt nur an Lichtungen zur Blüte (z. B. Bestand Nr. 15), und dürfte zu optimalem Gedeihen in unseren Eichen-Birkenwäldern mehr als 15 % des vollen Tageslichtes benötigen. Abgesehen von den Moosen dringt *Vaccinium myrtillus* am weitesten in den Schatten vor; bei 3 % relativer Beleuchtungsstärke vegetiert es noch kümmerlich, vollblühend und fruchtend ist es aber auch erst bei mehr als 10 % anzutreffen.

Im Gegensatz zu den Eichenwäldern ist die Lichtverteilung in reinen Buchenwäldern außerordentlich gleichmäßig, wie z. B. Karte 49 b veranschaulichen möge, welche in einem Kalk-Buchenwald (*Fagetum elymetosum*) auf dem Kamme des Deisters sö Köllnischfeld aufgenommen wurde. In diesem Falle habe ich absichtlich eine Stelle berührt, in deren Nähe vor Jahren einige Buchenstämme geschlagen waren. Die dadurch entstandenen Lücken im Kronenraum lassen zwar nur wenig mehr Licht einfallen und können auch unmittelbar nach dem Aushieb nicht sehr viel größer gewesen sein. Trotzdem breitet sich *Melica uniflora* nur an solchen lichter Stellen aus; auch *Elymus europaeus* scheint durch größere Helligkeit begünstigt und blüht nur an den hellsten Flecken, während *Asperula* und *Mercurialis* sich den Rest der Fläche teilen, ohne bestimmte Beziehungen zum Licht erkennen zu lassen. Einige dunklere

Flecken im Probequadrat nimmt wiederum *Oxalis acetosella* ein. Selbst an sich so geringe Beleuchtungsunterschiede wie in diesem Beispiel wirken sich also noch in der Verteilung der Bodenflora aus. Im großen und ganzen ist die Lichtverteilung in den *Fageten* noch gleichmäßiger und die Bodenflora entsprechend eintöniger als auf der Probefläche 49 b.

Der auffällige Gegensatz der Lichtverhältnisse in Buchenwäldern und Eichen-Hainbuchenwäldern könnte — wie bereits S. 30 vermutet — eine wesentliche Ursache dafür sein, daß die *Fagion*-Arten und andere buchenholde Arten (s. Tab. 1) in ersteren, die *Fraxino-Carpinion*-Arten in letzteren ihr Optimum haben. In ihren Ansprüchen an Feuchtigkeit, Säuregrad und Kalkgehalt des Bodens unterscheiden sie sich ja nach den Abschnitten D II u. III nicht grundsätzlich voneinander. Ebenso wenig ist ihr absolutes Lichtbedürfnis wesentlich verschieden, wenn wir sie innerhalb eines und desselben Bestandes (z. B. Nr. 10 oder Nr. 6 in Tab. 11) miteinander vergleichen: Sowohl unter den Differentialarten des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* und den *Fagion*-Arten als auch unter den *Fraxino-Carpinion*-Arten gibt es (im Sommer) stärkeren Schatten ertragende Arten (z. B. *Asperula odorata* bzw. *Primula elatior* in Tab. 11), lichtbedürftige Arten (z. B. *Melica uniflora* bzw. *Impatiens noli tangere* und *Stachys silvatica*) und solche Arten, welche wir meist bei mittlerem Lichtgenuß finden. Die *Fagion*-Arten und die genannten Differential-Arten sind auch nicht unmittelbar an *Fagus silvatica* oder bestimmte Zersetzungsprodukte ihres Fallaubes gebunden, denn sie überschreiten fast ausnahmslos das Areal der Buche (Groß-Camerer 1931). Sie kommen aber selbst außerhalb der Buchenwälder in der Regel nur in einförmig zusammengesetzten, straucharmen Beständen vor und bekunden wohl auch damit eine Vorliebe für gleichmäßige Lichtverteilung. Ob diese „Vorliebe“ aber alle diese Arten auszeichnet, und worin sie begründet ist — ob etwa in der Neigung mancher von ihnen, vegetativ große geschlossene Herden zu bilden, während die meisten *Fraxino-Carpinion*-Arten einzeln oder in kleinen Horsten jedes ihnen zusagende Fleckchen besiedeln können —, darüber lassen sich vorerst nur Vermutungen anstellen. Auch über die Frage, wie lange sich die *Fagion*-Arten und die Differential-Arten des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* in Mittel- oder Niederwäldern halten, welche durch Eingriffe des Menschen aus ursprünglichen Buchenhochwäldern hervorgingen, liegt noch zu wenig Material vor.

Jedenfalls ist der Gegensatz des nur einschichtigen Baumbestandes in den *Fageten* und des vielschichtigen in den Eichen-reichen *Querceto-Carpineten*, in welchen das Unterholz den Lichtgenuß der Krautschicht sprunghaft abwandelt, in den Karten Nr. 49 a und b so eindringlich, daß mir ein Hinweis auf dieses Problem berechtigt schien. In Zahlen wird dieser Gegensatz deutlich, wenn wir das Verhältnis zweier benachbarter Meßpunkte des Quadratnetzes betrachten, welches den Karten zugrunde liegt. Für den Eichen-Hainbuchenwald Nr. 9 ist der Lichtgenuß eines Meßpunktes im Mittel 1,39 mal, im Höchstfalle sogar 3,53 mal größer bzw. kleiner als der Lichtgenuß eines benachbarten, d. h. 1 m von ihm entfernten Punktes über der Krautschicht. In dem *Fagetum* beträgt dagegen dieses Verhältnis — man könnte es „Lichtverteilungsfaktor“ nennen — im Durchschnitt nur 1,045 und höchstens 1,27, ist also wesentlich geringer.

Wie nicht anders zu erwarten, sind die Lichtverhältnisse in einem Buchen-Mischwald mit dominierender Buche (Abb. 49 c) weniger gleichmäßig als im *Fagetum*, aber nicht so wechselnd wie in den Eichenwäldern. Auch in diesem Beispiel stimmt die Verteilung der Arten in der Krautschicht mit derjenigen des Lichtes in großen Zügen überein und bedarf keines näheren Hinweises.

3. Lichtanspruch und Bodenazidität.

Die Verteilung der Arten in einem Bestande kann naturgemäß auch von anderen Faktoren abhängen als vom Lichtgenuß. Beispielsweise liegt der Gedanke nahe, daß die „Feuchtigkeitszeiger“ *Urtica dioica* und *Impatiens noli tangere* lichtere Stellen deshalb bevorzugen, weil diese — wie das nach *Altonen* (1920) häufig der Fall ist — zugleich etwas feuchter sind. Auch der Säuregrad und die Nitrifikation des Bodens (vgl. *Olsen* 1921) könnten in ähnlicher Weise verschieden verteilt sein und eine Zonierung nach dem Lichte nur vortäuschen. Wollte man aber dem Licht durchweg nur eine untergeordnete Rolle zumessen, so müßte man auf Grund der Karten 50 a—c annehmen, daß diese anderen Faktoren stets im gleichen Sinne variieren wie die Beleuchtungsstärke. Das ist aber wenig wahrscheinlich. In den Beständen Nr. 3, 9, 11, 12, 14 und 15 dürfte zudem allen Arten genügend Wasser zur Verfügung stehen, da die Saugkraft des Bodens selbst an den Probestellen unter dichtem Baumbestand 3 Atm. selten oder gar nicht überschreitet (vgl. Abb. 25). Von Probestfläche zu Probestfläche, in welchen ein und dieselbe Art gedeiht, ist die Bodenazidität in den meisten Fällen viel mehr verschieden, als innerhalb einer im Bodenprofil einheitlichen Fläche von 100 m² möglich wäre. Wenn die edaphischen Faktoren unter anderen Umständen auch eine größere Rolle spielen mögen als in unseren Beispielen, und wenn sie auch in diesen das Verhältnis der Arten zum Lichtgenuß nicht rein erkennen lassen, so steht mithin eine abgestufte Beziehung verschiedener Arten zum Lichtgenuß als solche doch außer Zweifel.

Viel auffälliger und ökologisch bedeutsamer ist der Einfluß der edaphischen Faktoren auf den Lichtanspruch einer und derselben Art. Vergleichen wir nämlich den relativen Lichtgenuß derselben Art in verschiedenen Beständen (Tab. 11), so kann dieser um ein Vielfaches größer oder kleiner sein als der Lichtgenuß verschiedener Arten in demselben Bestand. Anschaulich wird dieses Verhalten in Abb. 50, in welcher Mittelwerte des relativen Lichtgenusses einiger Arten durch Linien miteinander verbunden sind. Die Dauerversuchsflächen sind nach zunehmendem Säuregrad des Wurzelbodens gerordnet und einige Vergleichsbestände nach Maßgabe ihrer Artenzusammensetzung eingefügt.

In dem gleichen Sinne wie der Säuregrad nimmt in Abb. 50 auch der Lichtgenuß aller Arten zu, wenn wir von kleinen Unregelmäßigkeiten absehen. (Der niedrige Wert für *Oxalis* im Eichen-Birkenwald Nr. 15 bezieht sich auf einige nicht blühende, die Werte in den Eichen-Hainbuchenwäldern dagegen auf üppig entwickelte und blühende Stücke.) Wir könnten zunächst annehmen, daß der Lichtgenuß aller Arten in dieser Reihe von Beständen nur zufällig erhöht sei, weil aus irgendwelchen Gründen der Baumbestand in derselben Reihe lichter wird, und daß das Licht in den hier gegebenen Grenzen ohne besonderen Einfluß auf das Gedeihen der Arten wäre. Dagegen spricht aber die Tatsache, daß das

gegenseitige Verhältnis lichtliebender und schattenertragender Arten im großen und ganzen bei dieser allgemeinen Erhöhung des Lichtgenusses erhalten bleibt und daß auch die Verteilung der Arten nach der Helligkeit, wie wir S. 102 ff. sahen, in Beständen verschiedenster Bodenazidität eine durchaus gesetzmäßige ist. Schließlich ist auch das absolute Lichtminimum, bei dem überhaupt noch Kräuter am Waldboden zu existieren vermögen, auf sauren Böden höher als auf weniger sauren (Tab. 11). Auf Böden verschiedenen Säure-

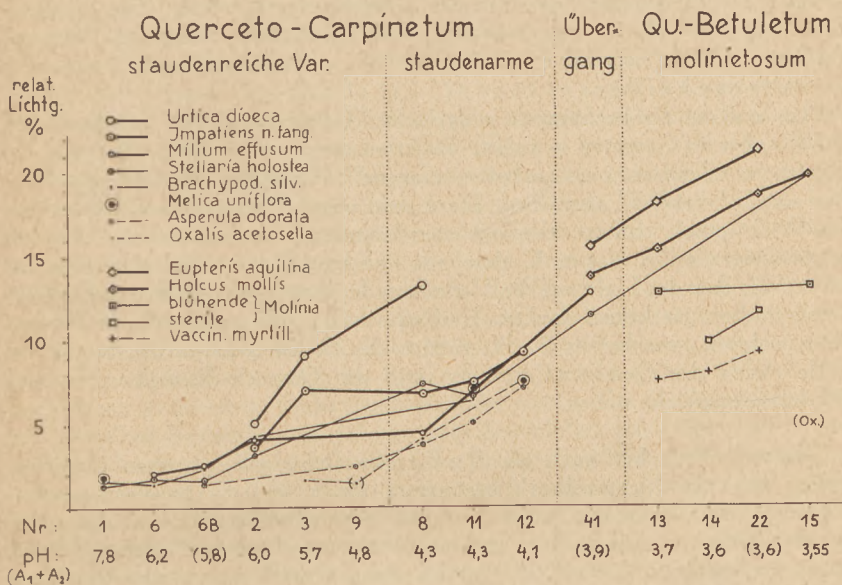


Abb. 50. Lichtgenuß einiger Arten des *Querceto-Carpinetum* und des *Querceto-Betuletum* bei steigendem Säuregrad des Bodens. In die Reihe der Dauerversuchsflächen sind folgende Bestände auf Grund ihrer Artenzusammensetzung und einzelner pH-Messungen eingeordnet: Nr. 6b = Typische Variante des *Qu.-C. asperuletosum*, Bockmer Holz nahe Dauerfläche Nr. 6; Nr. 41 = Mischbestand des *Qu.-C. stachyetosum* und des *Qu. roboris-Betuletum molinietosum*, Bockmer Holz; Nr. 22 = *Qu. roboris-Betuletum molinietosum*, Bockmer Holz nahe Dauerversuchsfläche Nr. 7.

grades und — wie wir wohl hinzufügen dürfen — verschiedenen Nährstoff-reichtums ist also nicht nur der Lichtgenuß, sondern auch der Lichtanspruch derselben Arten verschieden groß.

Auf die Aenderung des Lichtminimums derselben Art mit der Stickstoff-ernährung wiesen bereits Ramann (1893, S. 299), Hesselman (1904, S. 402 f.) und Maiwald (1923, S. 33) hin. Vielleicht ist auch in unseren Beispielen die Azidität nur als Symptom für Verschiedenheiten im Stickstoffhaushalt der Böden zu werten. Nach Lundegårdh (1924, S. 81 ff.) und Salisbury (1936, S. 8) könnte in diesem Zusammenhang auch die verschiedenen lebhaften Kohlensäureabgabe des Bodens eine Rolle spielen.

Abb. 50 weist noch auf ein anderes interessantes Problem: In Uebergangsbeständen zwischen Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwäldern (z. B. Nr. 41 in Abb. 50) kommt der Lichtgenuß und wohl auch der Lichtanspruch der Arten der Ordnung *Fagetalia* dem der Arten der *Quercetalia roboris-sessili-*

florae sehr nahe. *Stellaria holostea*, die man gelegentlich in Eichen-Birkenwäldern findet, gedeiht dort sogar nur an den lichtesten Stellen, während sie auf dem alkalischen Boden Nr. 1 kaum 2 % des Tageslichtes bedarf, um blühen und fruchten zu können. Und wenn man sich die Verbindungslinien der übrigen Arten in Abb. 50 verlängert denkt, schließt *Eupteris aquilina* an *Urtica dioica*, *Holcus mollis* an *Milium effusum* und *Vaccinium myrtillus* an die schatten-ertragenden Arten der Eichen-Hainbuchenwälder an. Mit anderen Worten: wenn wir die Aenderung des Lichtbedarfs mit der Bodengüte berücksichtigen, scheinen sich die Arten der Eichen-Hainbuchenwälder und der Eichen-Birkenwälder garnicht grundsätzlich in ihrem Lichtanspruch zu unterscheiden.

Aus unseren Beobachtungen in typischen Beständen beider Gesellschaften sind wir aber im Gegenteil gewohnt, die Arten der *Querceto-Carpineten* und der *Fageten* im allgemeinen als „schatten-ertragend“, diejenigen der *Querceto-Betuleten* als „lichtliebend“ anzusehen. Dazu steht unser Ergebnis in so überraschendem Widerspruch, daß es unbedingt einer breiteren Sicherung bedarf. Wenn es sich bestätigen sollte, was m. E. durchaus wahrscheinlich ist, bedeutete es nichts anderes, als daß das Licht auf die Verteilung der Arten auf unsere verschiedenen Gesellschaften gar keinen direkten Einfluß ausübe. Die entscheidende Auslese träfen vielmehr, wie bereits S. 31 erörtert, die Bodeneigenschaften, an welche ja die Arten der *Querceto-Carpineten* und der *Querceto-Betuleten* sehr verschiedene Ansprüche stellen.

Wahrscheinlich hat auch die Bodenfeuchtigkeit einen ähnlichen Einfluß auf den Lichtanspruch bestimmter Arten wie die Ernährungsbedingungen. Für die Arten der Krautschicht ist aber der Wasserhaushalt der untersuchten Böden nur innerhalb so enger Grenzen verschieden, daß sein Einfluß neben den größeren Gegensätzen in der Bodenazidität an unseren Beispielen nicht klar zu erkennen ist.

Eines darf aber mit Nachdruck betont werden: Daß es auch im Hinblick auf die Waldbodenpflanzen nicht berechtigt ist, für bestimmte Arten einen absoluten Lichtanspruch oder einen feststehenden relativen Lichtgenuß anzugeben, ohne ihn auf bestimmte Standortsbedingungen zu beziehen. Nur das gegenseitige Verhältnis verschiedener Arten bleibt mehr oder weniger konstant. Da sich unter diesen Umständen Angaben über den relativen Lichtgenuß aus der Literatur nur bedingt zum Vergleich heranziehen lassen, habe ich ganz davon abgesehen.

E. Untersuchungen zur Stoffproduktion.

I. Die Gesamtblattfläche der Baum- und Strauchschicht.

Unter gleichen klimatischen Bedingungen und bei gleicher Pflege hängt die Massenleistung und die Bonität des Baumbestandes in erster Linie von dem Wasser- und Nährstoffhaushalt des Bodens und von seiner Durchwurzelung

ab. In dem Maße, wie sich die untersuchten Gesellschaften in diesen Faktoren unterscheiden, dürfen wir daher auch in ihrer forstwirtschaftlichen Bedeutung Unterschiede erwarten.

Leider bedarf es der Arbeit von Jahren oder Jahrzehnten, um die Produktion eines Waldes so exakt zu erfassen, daß sie zu feineren Abstufungen in der Artenzusammensetzung und in den Standortverhältnissen in Beziehung gesetzt werden kann. Weder von meinen Daueruntersuchungsflächen, noch von anderen soziologisch gut definierten Beständen im Untersuchungsgebiet lag ein derartiges Material vor. Um trotzdem wenigstens einige Anhaltspunkte dafür zu schaffen, ob eine eingehende ertragskundliche Untersuchung der von Tüxen unterschiedenen Waldgesellschaften zu Aussichten auf ähnliche Erfolge berechtigt, wie sie die Arbeiten Cajanders, Ilvessalos und Lönnroths für die finnischen Waldtypen verzeichnen, mußte ich einen indirekten Weg wählen.

Schon S. 107 wurde angedeutet, daß nicht nur gewisse Arten der Krautschicht, sondern auch der Baumbestand der untersuchten Gesellschaften je nach den edaphischen Bedingungen in verschiedenem Grade befähigt ist, das Licht auszunutzen, und dementsprechend ein mehr oder weniger dichtes Laubdach ausbildet. Die gesamte Blattfläche eines Bestandes ist aber erfahrungsgemäß von größter Bedeutung für seinen Stoffgewinn. Sie muß daher eine ungefähre Vorstellung von dem Holzertrag der Gesellschaften geben — auch wenn beide Größen bei verschiedenen Holzarten, verschiedenem Alter und verschiedenen Durchforstungsgraden (vgl. Boysen-Jensen 1932, S. 85) nicht immer in gleichem Verhältnis zueinander stehen. Da die Blattfläche eines und desselben Bestandes von Jahr zu Jahr beträchtlich schwanken dürfte (vgl. den verschiedenen Streuanfall bei Ebermayer 1876), geben meine einmaligen Messungen allerdings nur grobe relative Werte. Einen ersten Ueberblick über die Produktionsverhältnisse der Waldgesellschaften zu vermitteln, schien mir die Bestimmung der assimilierenden Flächen aber trotzdem besonders deshalb geeignet, weil sie sich auf recht einfache Weise hinreichend genau ausführen läßt. Ich ging dabei von dem Fallaub eines Jahres aus:

An ausgeglichenen Stellen jedes Bestandes, möglichst auf ebenem Boden ohne hohe Krautschicht und ohne störendes Gesträuch¹⁾, und etwa gleich weit von den nächststehenden Stämmen entfernt, sammelte ich im Herbst 1937, kurze Zeit nachdem die Bäume völlig entlaubt waren, von abgegrenzten, 1 m² großen Flächen Proben der frischen Streu. Das vor kurzem gefallene Laub und Fallholz war im Herbst auch in den Eichen-Birkenwäldern, an deren Boden sich die Streu sehr langsam zersetzt, so gut von der älteren Streu zu unterscheiden, daß es sorgfältig abgelesen werden konnte. Um Ungleichmäßigkeiten in der Verteilung des Fallaubes am Waldboden auszuschließen, entnahm ich stets mehrere (3—5) Quadrate an verschiedenen Stellen eines und desselben Bestandes. Wie aus Abb. 51 hervorgeht, weichen die Werte der Gesamtblattflächen verhältnismäßig wenig innerhalb desselben Bestandes voneinander ab. Nur in Nr. 7, 6b, 13 und 15, welche in der Nähe des Waldrandes oder an Waldwegen liegen, wechselt die Streudecke beträchtlicher.

Die Proben wurden im Laboratorium rasch an der Luft getrocknet und zunächst die Zahl der Blätter, nach Holzarten gesondert, in der Weise bestimmt, daß von Bruchstücken nur solche berücksichtigt wurden, an denen noch ein Blattstiel zu erkennen war. Beim Zählen wurde jedes 10te (bzw. 20te) Blatt beiseite gelegt und 100 unversehrte Blätter dieser Zufallsauslese auf Pauspapier gezeichnet und planimetriert²⁾. Auf entsprechende Weise wurde auch das Gewicht von 100 lufttrockenen

¹⁾ Die Haselsträucher in den Beständen Nr. 3 und 7 waren alt und mehr als 2 m hoch.

²⁾ Für das Zählen und Planimetrieren bin ich den Herren stud. Gutscheke und Voßwinkel zu Dank verpflichtet.

Blättern bestimmt. Durch Multiplikation mit der Blattzahl ergibt sich die Gesamtfläche der Blätter (angegeben in m^2/m^2) und das Gesamtgewicht der Laubstreu (angegeben in g/m^2). Beide Werte sind etwas (maximal etwa 10 %) größer als die wirklichen Werte für die Streu, da nur vollständige, nicht durch Insektenfraß o. a. geschädigte Blätter als Grundlage für die Berechnung dienten. Zahl, Fläche und Gewicht variierten innerhalb desselben Bestandes nicht sehr beträchtlich, um so mehr dagegen in dem gesamten Material; die Extreme in letzterem waren folgende:

	Höchste Zahl pro m^2	100-Blatt- Fläche (m^2)	100-Blatt- Gewicht (g)
<i>Quercus robur</i>	3320	0,152—0,292	12,0—29,6
<i>Quercus sessiliflora</i>	2375	0,213—0,334	17,3—26,7
<i>Carpinus betulus</i>	2720	0,130—0,233	5,8—11,9
<i>Fagus sylvatica</i>	3720	0,166—0,252	9,4—14,3

Die 100-Blatt-Flächen und -Gewichte waren nicht gesetzmäßig auf bestimmte Standorte oder Gesellschaften verteilt; das Erbgut scheint stärkeren Einfluß auf diese Größen zu haben. Allerdings zeichnen sich die Eichenblätter in Eichen-Birkenwäldern vielfach durch bedeutende Größe und hohes Gewicht aus, während sie in den reichen Eichen-Hainbuchenwäldern häufig kleiner und leichter sind.

Betrachten wir zunächst die Blattflächen (Abb. 51 oben)! Die Zahlen veranschaulichen erneut, wie vollkommen das Licht in den Wäldern ausgenutzt wird. Beträgt nach Boysen-Jensen (1932, S. 74) das Areal der Blätter eines jungen Eschenbestandes das 5—6 fache der Standfläche, so wird in den von mir untersuchten staudenreichen feuchten Eichen-Hainbuchenwäldern das 8—9 fache erreicht. (Gerade in diesen Beständen waren nur wenige Blätter beschädigt, so daß diese Zahlen den wirklichen Blattflächen sehr nahe kommen.) Sogar in der *Eupteris*-Fazies des Eichen-Birkenwaldes (Nr. 22), in welcher die Bodenvegetation im Mittel noch 13,1 % der Orthshelligkeit genießt, machen die Eichenblätter das 3—4 fache der Bodenfläche aus. Andererseits dringt selbst in den Beständen mit größter Gesamtblattfläche (Nr. 3 und 9) noch über 2 % des Tageslichtes auf den Waldboden. Im übrigen ändert sich der Lichtgenuß der Krautschicht nicht immer eindeutig mit der Laubfläche, wie aus einem Vergleich der Tab. 11 mit Abb. 51 hervorgeht, sondern ist offenbar noch von der Anordnung der Blätter im Kronenraum abhängig. Namentlich ein niedriger, einschichtiger Baumbestand (Nr. 6) und dichtes Haselgesträuch (Nr. 7 und teilweise Nr. 3) entzieht der Krautschicht im Verhältnis zur Oberfläche seiner Blätter viel mehr Licht als ein vielschichtiger gestaffelter Bestand.

Abgesehen von den Versuchsflächen Nr. 6 und 7, nimmt die Gesamtblattfläche der untersuchten Bestände mit steigendem Säuregrad des Bodens ab (Abb. 52). Hieraus dürfen wir schließen, daß innerhalb der untersuchten feuchten Waldgesellschaften in erster Linie der Nährstoffhaushalt des Bodens — so weit dieser im Säuregrad seinen Ausdruck findet — der die Gesamtgröße der Laubfläche begrenzende Faktor ist. Dieses kann zwei Gründe haben: entweder beeinflussen die Eigenschaften des Bodens die Kardinalpunkte der Assimilation in Beziehung zum Lichtgenuß, wie weiter oben für viele Arten der Krautschicht wahrscheinlich gemacht werden konnte, oder die Menge der verfügbaren Baustoffe im Boden begrenzt die Zahl der von den Bäumen hervorgebrachten Blätter (vgl. Aaltonen 1923). Auf die Bedeutung der verfügbaren Stickstoffmenge für die Größe der Blattflächen machte bereits 1904 H e s s e l m a n aufmerksam.

Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint auch der verschiedene Schichtenbau der untersuchten Gesellschaften verständlich. In den Eichen-Birkenwäldern vermag vermutlich nur deshalb keine dichte Strauchschicht unter dem Kronendach der

Eichen aufzukommen, weil die Nährstoffe im Boden für sie nicht ausreichen, um das an sich verhältnismäßig wenig gedämpfte Licht vorteilhaft auszunutzen. Auf den reicheren Böden der Eichen-Hainbuchenwälder kann dagegen unter den Eichenkronen noch eine dichte, oft mehrfach gestaffelte, niedrige Baum- und Strauchschicht gedeihen und das Licht vollkommener ausnutzen. Herrscht die Buche in der Baumschicht der Eichen-Hainbuchenwälder, so unterdrückt sie das Unterholz, weil sie bereits selbst in der Lage ist, das Licht in mehr als achtfacher Fläche des Standraumes auszunutzen. Die Eiche hingegen scheint selbst auf den besten Böden nicht mehr als die sechsfache Bodenfläche zu erreichen (Abb. 51); allerdings konnte ich keine völlig geschlossenen Reinbestände daraufhin untersuchen.

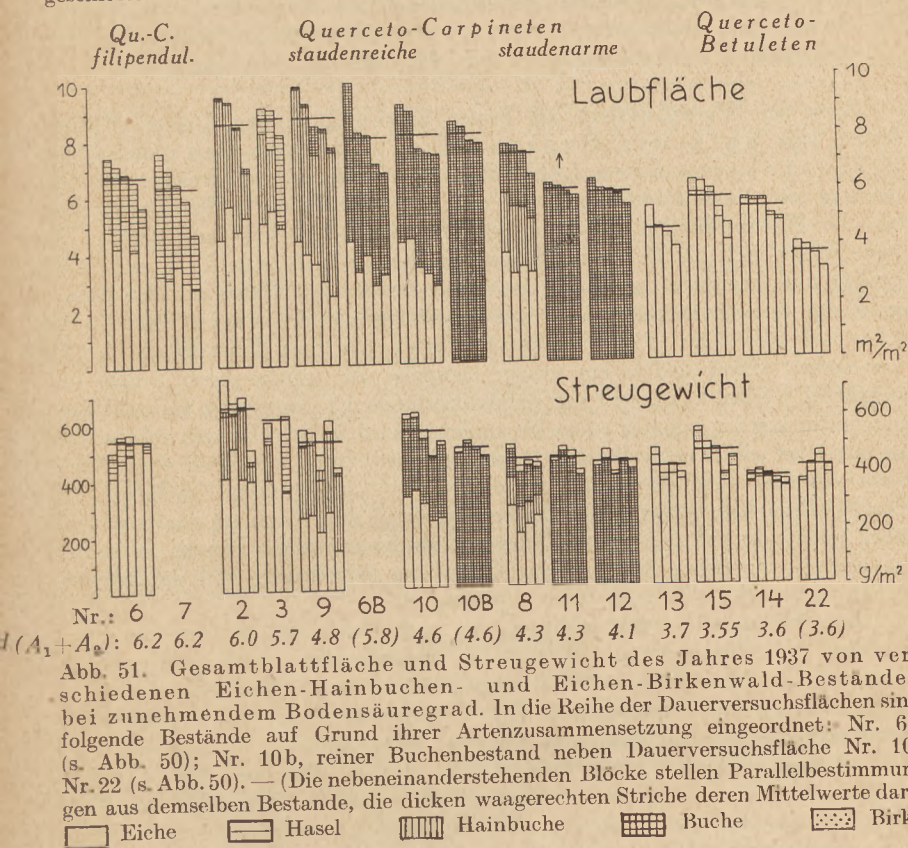


Abb. 51. Gesamtblattfläche und Streugewicht des Jahres 1937 von verschiedenen Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwald-Beständen bei zunehmendem Bodensäuregrad. In die Reihe der Dauerversuchsflächen sind folgende Bestände auf Grund ihrer Artenzusammensetzung eingeordnet: Nr. 6b (s. Abb. 50); Nr. 10b, reiner Buchenbestand neben Dauerversuchsfläche Nr. 10; Nr. 22 (s. Abb. 50). — (Die nebeneinanderstehenden Blöcke stellen Parallelbestimmungen aus demselben Bestände, die dicken waagerechten Striche deren Mittelwerte dar.)

Verschiedenheiten im Wasserhaushalt des Bodens beeinflussen die Produktion unserer Versuchsflächen offenbar weniger stark, als es nach Aaltonen (1923) im allgemeinen der Fall ist. Fast allen untersuchten Beständen steht ja auch Bodenwasser in so reichem Maße zur Verfügung, daß es kaum als begrenzender Faktor wirken kann. Nur der trockenere Boden Nr. 2 und der grundwasserfreie Gleioboden Nr. 13 fallen durch geringere Blattflächen etwas aus der Reihe der feuchten Waldgesellschaften in Abb. 51. Nach dem Lichtgenuß der Krautschicht zu urteilen, verhielte sich wahrscheinlich der Bestand Nr. 1 ebenso; leider liegt dieser aber so nahe am Westrand des Waldes und an einer breiten Straße, daß eine Blattflächenbestimmung nur unsichere Resultate geliefert hätte und daher unterlassen wurde.

Einen sehr deutlichen, und zwar einen schädigenden Einfluß auf die Wuchsleistung hat dagegen ein Uebermaß an Wasser im Boden, weil es den Wurzelbereich einengt. Besonders bei den Beständen des nassen Eichen-Hainbuchenwaldes (Nr. 6 und 7) und bei einem sehr nassen Eichen-Birkenwald, der zum Vergleich mit den Dauerflächen untersucht wurde (Nr. 22), ist aus diesem Grunde die Blattfläche auffallend viel kleiner, als nach dem Säuregrad ihrer Böden zu erwarten wäre. Die verhältnismäßig größte Blattfläche wird also offenbar auf solchen Grundwasserböden ausgebildet, in denen die Baumwurzeln weder unter Nässe noch unter Trockenheit leiden (Nr. 9, 6b, 10, 10b, 8, 15¹⁾ und 14).

Diese im Wasserhaushalt am besten übereinstimmenden Versuchsflächen lassen sich nach der Bodenazidität in eine regelmäßige Stufenfolge ordnen (Abb. 51), eine Tatsache, aus welcher die Bedeutung der Bodenazidität und der mit ihr verbundenen Bodeneigenschaften für die Blattproduktion des Holzbestandes besonders klar hervorgeht. Da andererseits auch die Zusammensetzung der Krautschicht, wie S. 78 und S. 90 gezeigt und begründet wurde, in derselben eindeutigen Weise auf den Säuregrad des Bodens anspricht, sind wir berechtigt, die Krautschicht direkt als Zeiger für die Blattproduktion der Baumschicht zu verwenden. Zwar sind es nur wenige Beispiele, auf welche dieser Schluß hier begründet werden kann, weil nur wenige Bestände mit der nötigen Gründlichkeit untersucht werden konnten. Ihre Beweiskraft wird jedoch dadurch erhöht, daß sie zunächst allein nach floristisch-soziologischen Gesichtspunkten ohne Rücksicht auf die — ja erst später gewonnenen — ökologischen Ergebnisse und Blattflächenzahlen ausgewählt wurden und somit ihre Auswahl weder bewußt noch unbewußt auf den obigen Schluß abgestimmt werden konnte. Trotzdem ist eine Nachprüfung auf breiterer Grundlage erforderlich und im Interesse einer praktischen Auswertung sehr zu wünschen.

Betrachtet man die vorliegenden Daten im Hinblick auf die einzelnen untersuchten Waldgesellschaften, so darf als wahrscheinlich gelten, daß sich die einzelnen feuchten Subassoziationen der *Querceto-Carpineten* — abgesehen vom *Qu.-C. filipenduletosum*, das aus dem oben genannten Grunde geringere Leistungen aufweist — in der Blattflächenproduktion ihrer Baumschicht nicht grundsätzlich unterscheiden. Innerhalb derselben Subassoziation dürfte sich dagegen jeweils die staudenarme Variante bzw. Subvariante von der staudenreichen durch geringere Leistungen abheben (vgl. S. 52). Noch geringer sind die Gesamtblattflächen in allen untersuchten *Querceto-Betuleten*.

Leider ist für keine der in der Baumschicht dieser Gesellschaften herrschenden Arten sicher bekannt, in welchem Verhältnis bei ihr Blattfläche und Holzproduktion zueinander stehen. Ob die untersuchten Wälder auch in ihrer wirtschaftlich wichtigen Massenleistung in demselben Sinne voneinander unterschieden sind, wie es für die Blattflächen wahrscheinlich ist, bedarf daher noch gründlicher Untersuchungen, ist aber sehr wohl denkbar.

¹⁾ Die Zahlen für den Bestand Nr. 15 in Abb. 51 sind vielleicht etwas höher als die wirkliche Blattfläche, da dieser nach W gegen einen Wirtschaftsweg offen ist und die Blätter an den Entnahmestellen etwas zusammengeweht sein können.

So deutet z. B. eine Auswertung der forstlichen Vorratsaufnahmen nach pflanzensoziologischen Gesichtspunkten, welche ich mit Erlaubnis des Reichsforstamtes im Rahmen dieser Arbeit begonnen habe, und deren erste Ergebnisse jetzt vorliegen, in dieselbe Richtung wie meine Blattflächenuntersuchungen. Auch sie läßt die staudenreichen feuchten *Querceto-Carpineten*, die staudenarmen feuchten *Querceto-Carpineten* und die feuchten *Querceto-Betuleten* als drei ertragskundlich voneinander und von anderen Waldgesellschaften gesonderte, in sich mehr oder weniger einheitliche Gruppen erscheinen. Die an Hand der Vorratsaufnahmen gewonnenen Ergebnisse sollen später im Zusammenhang mit einigen waldbaulichen Folgerungen veröffentlicht werden und zur praktischen Auswertung der soziologisch-synökologischen Untersuchungen überleiten.

Waren die Beziehungen zwischen Standort und Blattflächenproduktion mehr oder weniger vorauszusehen, so überrascht es, daß sie anscheinend weitgehend unabhängig von der Holzart gelten, vorausgesetzt, daß man sämtliche Schichten des Laubdaches berücksichtigt. Gleichgültig, ob es sich z. B. um einen mit Buchen unterbauten Stieleichenbestand (Nr. 6b), einen älteren Traubeneichen-Buchen-Mischbestand (Nr. 10) oder um einen fast reinen Buchenhochwald (Nr. 10b) handelt, die Gesamtblattfläche ist annähernd dieselbe und entspricht damit also ganz der sehr ähnlichen Bodenbeschaffenheit und Krautschicht dieser drei Bestände. Auch für die Bestände Nr. 8 und 11 dürfte entsprechendes gelten, wenn letzterer nicht erst vor kurzem durchforstet worden wäre. Ebenso ist es ohne nennenswerten Einfluß auf die Gesamtblattfläche, ob die Kronen der Eichen einander fast berühren und sich unter ihnen nur eine lockere Strauchschicht von Hasel oder Hainbuchen angesiedelt hat (Nr. 2 und 3), oder ob sich ihre Kronen einzelnstehend abgerundet haben und unter ihnen Hainbuchen eine geschlossene zweite Baumschicht bilden (Nr. 9).¹⁾

Wie weit sich in diesen wenigen Beispielen eine allgemeine Gesetzmäßigkeit andeutet, läßt sich naturgemäß noch nicht übersehen. Interessant erscheinen sie im Hinblick auf die von Wiedemann (1931) ausgewerteten langjährigen Durchforstungsversuche, nach denen die durchschnittliche Holzproduktion der Buche von der arbeitenden Holzmasse und von der Durchforstungsart innerhalb erstaunlich weiter Grenzen unabhängig ist. Die Ursache hierfür wäre möglicherweise darin zu suchen, daß die Gesamtblattfläche eines Bestandes als wichtiger unmittelbarer Produktionsfaktor annähernd dieselbe bleibt, einerlei, ob sie auf ein geschlossenes Kronendach oder auf verschiedene Altersklassen oder gar — wie beim „Seebachbetrieb“ — auf einzelne kräftig entwickelte Kronen und einen dichten Jungwuchs verteilt ist.

II. Streuproduktion.

Im großen und ganzen verhalten sich die Streugewichte in den verschiedenen Beständen und Gesellschaftsgruppen wie die Blattflächen. Doch ist die Stufenfolge der Bestände weniger deutlich, wohl weil das Lufttrockengewicht der Streu, auf gleiche Fläche bezogen, bei den Holzarten verschieden groß ist. Es nimmt in folgender Reihe ab: *Quercus sessiliflora* — *Quercus robur* — *Fagus silvatica* (Lichtblätter — Schattenblätter) — *Carpinus betulus* — *Corylus avellana*; für die Birken liegt zu wenig Material vor. Daß Eichenblätter das Streugewicht erhöhen, wird besonders augenfällig, wenn wir die Versuchsflächen Nr. 10 und 10 b vergleichen, die in ihrer Blattfläche nahezu übereinstimmen. Aus demselben Grunde erscheint das Streugewicht in den Eichen-Birkenwäldern und im *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* im Verhältnis zur Gesamtblattfläche sehr hoch (Abb. 51).

¹⁾ Der wirtschaftliche Wert solcher Bestände kann naturgemäß recht verschieden sein, aber nicht, weil die arbeitende Blattmasse an sich ungleich groß wäre, sondern weil sie das Licht wahrscheinlich ungleich ausnutzt (jedenfalls ist der Lichtgeuß der Krautschicht bzw. Strauchschicht in den verschiedenen Beständen verschieden), und weil sie auf verschieden wertvolle Holzarten verteilt ist. Es muß also Aufgabe des Wirtschafters sein, diese Verteilung unter Berücksichtigung der naturgegebenen Grenzen möglichst günstig zu gestalten.

Bestimmungen des Wassergehaltes der lufttrockenen Streu und chemische Analysen des Laubes, welche die Ursachen für das verschiedene Verhalten der Holzarten aufgeklärt hätten, konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht mehr ausgeführt werden.

Zu Rückschlüssen auf die Massenleistung der Waldbestände sind die Streugewichte in unseren Beispielen wohl weniger geeignet als die Gesamtblattfläche, weil sie stärker von den Eigenschaften der einzelnen Holzarten abhängen.

Für den Vergleich von Beständen derselben Holzart eignet sich jedoch die Streumasse recht gut, wie aus den Zahlen von Bühler (1918, zitiert nach Büsgen-Münch, S. 196) hervorgeht:

Ertrag an lufttrockener Laubstreu in kg/ha in Buchenbeständen abnehmender Bonität:

Bonität:	I	II	III	IV	V
kg/ha:	3047	2213	1462	1149	617

Diese Zahlen erscheinen im Vergleich zu den meinen sehr niedrig. Im Durchschnitt vieler Jahre und Orte und aller Altersklassen erhielt Ebermayer (1876, S. 44) für die Buche einen jährlichen Streuanfall von 4107 kg/ha (lufttrocken). Wenn wir berücksichtigen, daß die von mir bestimmten Streugewichte z. T. etwas höher sind als die wirklichen (vgl. S. 110), stimmen meine Ergebnisse für die staudenarmen Eichen-Hainbuchenwälder (Nr. 8, 11, 12) also mit den Werten Ebermayers recht gut überein. Die staudenreichen feuchten Eichen-Hainbuchenwälder produzierten dagegen mit etwa 5000—6500 kg/ha im Jahre 1937 wesentlich größere Streumengen.

III. Stoffproduktion der Krautschicht.

Mit wenigen Zahlen sei angedeutet, daß auch die Krautschicht der einzelnen Versuchsflächen in ähnlichem Sinne verschieden große Stoffmengen hervorbringt. Besonders gut vergleichbar sind Bestimmungen des Trockengewichtes von gleich großen Probeständen zur Zeit der vollen Frühlingsblüte, bevor die Belaubung der Bäume die Lichtverhältnisse in den verschiedenen Beständen ungleich gestaltet (Tab. 12). Wie schon der Augenschein lehrt, gedeiht die üppigste Kräutermasse auf den tiefgründigen, basenreichen, frischen und gut durchlüfteten Böden des *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. Im übrigen nimmt die Kräutermasse mit zunehmendem Säuregrad des Bodens ab. Da im Frühjahr in allen Beständen reichliche Wassermengen verfügbar sind (vgl. Abb. 25), dürften in erster Linie die Ernährungsbedingungen für das Gedeihen der Frühlingsgeophyten entscheidend sein. Je günstiger diese sind, desto mehr organische Substanz vermögen die Geophyten in ihrer kurzen Vegetationsperiode aufzubauen, desto mehr sind großwüchsige Formen wie *Allium ursinum*, *Corydalis* und *Leucoium vernalis* unter ihnen begünstigt. Auf den armen Böden der Eichen-Birkenwälder fehlen sie dagegen gänzlich (vgl. Tab. 1).

Wir haben uns offenbar vorzustellen, daß diese Frühlingsgeophyten eine bestimmte Nährstoff- (besonders Stickstoff-)Menge für ihre normale Entwicklung benötigen. Ist diese leicht verfügbar, so schließt z. B. *Anemone nemorosa* in wenigen Wochen ihren oberirdischen Entwicklungszyklus ab und ist schon Anfang Juni verschwunden (so in Bestand Nr. 1, 2, 3 und 9), während sie an ärmeren Standorten (z. B. Nr. 8 und besonders Nr. 12) noch bis in den August hinein vegetiert. Den großen Zwiebelpflanzen vermögen letztere Böden wahrscheinlich gar nicht mehr genügend Aufbaustoffe in der Zeiteinheit zu liefern, so daß diese Arten gezwungen sind, nährstoffreiche tiefgründige Böden aufzusuchen. Auf diese Weise fände die Verbreitung der Differentialarten des *Querceto-Carpinetum corydaletosum*, die ja auch im *Fagetum allietosum* unter ähnlich günstigen Bedingungen gedeihen, eine einleuchtende Erklärung. Endgültig wird das Problem allerdings erst nach gründlichen Feld- und Gefäß-Versuchen zu lösen sein.

Im Sommer ist die Lichtverteilung in den Beständen so verschieden, daß einzelne Probeflächen der Krautschicht nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden können. Doch mögen zwei Quadratserien aus einem Eichen-Hainbuchenwald (Nr. 8) und einem Eichen-Birkenwald (Nr. 13) andeuten, daß sich beide Gesellschaften auch im Sommer in der Massenentfaltung ihrer Krautschicht unterscheiden (Tab. 13): Diese nimmt mit steigendem Lichtgenuß in dem Eichen-Hainbuchenwald in viel stärkerem Maße zu als in dem Eichen-Birkenwald. Die Gegensätze wären vermutlich noch schärfer, wenn statt des Trockengewichtes die organische Substanz in Rechnung gesetzt würde. So sind z. B. zweifellos *Deschampsia caespitosa* und *Eupteris aquilina* durch den hohen Kieselsäuregehalt ihrer Blätter am Gesamtgewicht im Verhältnis zu anderen Arten stärker beteiligt. Da diese Untersuchungen jedoch nur orientierenden Charakter hatten, kann ich genaue Analysen nicht geben.

Tab. 12. Lufttrockengewicht von 1 m² Krautschicht im Frühjahr 1937.

Probefl. Nr.	Datum	Gesellsch. u. Fazies	Lufttrockengewicht (g/m ²)		pH Jahresm. A ₁ +A ₂
			Einzelwerte	Mittel	
staudenreiche <i>Querceto-Carpineten</i>					
6	30. V.	<i>Qu.-C. filipendulet.</i> , <i>Aegopodium-Brachypodium silv.-Lamium galeobdolon-F.</i>	157,6	157,6	6,2
3	30. V.	<i>Qu.-C. corydaletosum</i> , <i>Allium ursinum-F.</i>	129,6 138,0 150,4	139,3	5,7
4	29. V.	<i>Qu.-C. corydaletosum</i> , <i>Allium ursinum-F.</i>	123,8 131,8	127,8	5,0
10	30. V.	<i>Qu.-C. asperuletosum</i> , <i>Melica uniflora-Aegopodium-F.</i> <i>Mercurialis perennis-F.</i>	94,2 101,0 246,0	(97,6)	4,6
staudenarme <i>Querceto-Carpineten</i>					
11	29. V.	<i>Qu.-C. asperuletosum</i> , <i>Melica uniflora-Elymus-Anemone nemorosa-F.</i>	93,0 102,4 114,4	103,3	4,3
12	29. V.	<i>Qu.-C. asperuletosum</i> , <i>Athyrium filix femina-Asperula-Anemone nemor.-F.</i>	52,2 58,8 66,8	59,3	4,1
39	30. V.	<i>Qu.-C. asperuletosum</i> bis <i>Qu.-Betuletum moliniet.</i> , <i>Convallaria majalis-Melica uniflora-F.</i>	56,0	56,0	—
<i>Querceto-Betuletum</i>					
14	30. V.	<i>Qu. roboris - Betuletum molinietosum</i> , <i>Eupteris-Vaccinium myrtillus-F.</i>	61,8 68,6	65,2	3,6

Tab. 13. Trockengewicht von 1 m² Krautmasse bei steigendem relativem Lichtgenuß (Mitte Juli 1937).

A. *Querceto-Carpinetum stachyetosum* Nr. 8
(pH-Jahresmittel des Oberbodens 4,3)

Relativer Lichtgenuß (%)	Trocken- gewicht (g/m ²)	Vorherrschende Art:
1,34	1,5	} <i>Oxalis acetosella</i>
1,50	9,4	
1,69	30,8	
1,74	24,6	
1,83	28,1	
2,07	46,8	} <i>Asperula odorata</i>
2,66	69,4	
3,01	88,2	
3,72	78,2	
4,30	74,2	
5,0	88,0	} <i>Deschampsia caespitosa</i>
6,0	125,4	
7,5	131,6	
8,7	142,0	
10,8	144,8	
13,1	145,0	} <i>Rubus spec.</i>
13,9	162,4	
14,5	165,4	
		} <i>Urtica dioica</i>

B. *Querceto sessiliflorae-Betuletum molinietosum* Nr. 13
(pH-Jahresmittel des Oberbodens 3,7)

5,1	35	} <i>Vaccinium myrtillus</i> (junge Triebe)
7,6	66	
9,3	90	
13,8	174	} <i>Eupteris aquilina</i> (Rand eines Kahlschlages)
14,1	228	
15,6	308	
48,1	1006	

F. Zusammenfassender Ueberblick.

I. Oekologische Ergebnisse im Hinblick auf die einzelnen untersuchten Waldgesellschaften.

War es aus Rücksicht auf die geschlossene Darstellung der ökologischen Fragen erforderlich, dieselben zunächst nach Faktorengruppen gesondert zu behandeln, so seien sie nunmehr im Hinblick auf die einzelnen untersuchten Waldgesellschaften zusammengefaßt. Das auf Grund der floristischen Zusammensetzung, der Bodenprofile und anderer, der Beobachtung unmittelbar zugänglicher Gegebenheiten eingangs in groben Zügen entworfene Bild von den Lebensbedingungen dieser Gesellschaften konnte durch Untersuchung einiger als wesentlich erkannter Faktoren im ganzen bestätigt, in manchen Einzelheiten schärfer gezeichnet und durch bestimmtere Vorstellungen von der Stoffproduktion der Gesellschaften ergänzt werden.

Die einschneidendsten ökologischen Gegensätze verkörpern die typischen Vertreter der beiden Assoziationen, des *Querceto-Carpinetum medio-europaeum* und des *Querceto-Betuletum boreo-atlanticum*. Wir können sie bereits weitgehend umschreiben, obwohl wir in Gestalt der bodenfeuchten Waldgesellschaften nur einen Teil der Subassoziationen dieser beiden Assoziationen untersucht haben:

Alle untersuchten *Querceto-Betuleten* stocken auf podsolartigen, meist sandigen Böden mit mehr oder weniger mächtiger Sauerhumusauflage (S. 24), in der die meisten Arten der Krautschicht wurzeln (S. 90). Sämtliche Arten der Eichen-Birkenwälder ertragen hohe Wasserstoffionenkonzentrationen und beträchtliche jahreszeitliche Schwankungen der Säuremengen in ihrem Wurzelbereich (S. 75). Der Boden ist — abgesehen vom Auflagehumus — schlecht gepuffert (S. 95) und enthält, nach der Azidität zu urteilen, nur äußerst geringe Mengen Kalziumkarbonat. Wahrscheinlich ist die Nitrifikation auch in den obersten Humusschichten sehr gering und die Tätigkeit der niederen und höheren Bodenorganismen träge (S. 28). Diesen ungünstigen Bodeneigenschaften entsprechend, produzieren die Eichen-Birkenwälder, die in der Regel nur eine lichte Baumschicht und eine schütterere, artenarme Strauchschicht ausbilden (S. 17), nur beschränkte Blattflächen und Streumengen und wohl auch nur geringe Holzmassen (S. 112 ff.). Ebenfalls auf schlechte Nährstoffversorgung dürfte das Fehlen von Frühlingsgeophyten in der Krautschicht zurückzuführen sein (S. 114).

Wesentlich günstiger sind die Lebensbedingungen der *Querceto-Carpineten*. Sie bevorzugen braun- oder schwarzerde-ähnliche, weniger scharf horizontalisierte, gut gekrümelte Mullböden, die den jährlichen Streuanfall nahezu restlos während einer Vegetationsperiode umsetzen (S. 20 ff.). Diese Böden sind besser gepuffert als diejenigen der Eichen-Birkenwälder (S. 95) und enthalten wahrscheinlich größere Mengen Kalziumkarbonat. Bei höheren Säurekonzentrationen als etwa pH 3,9 (im Jahresmittel) sind die Arten der *Querceto-Carpineten* nicht mehr konkurrenzfähig (S. 79), sie verlangen vermutlich auch eine lebhaftere Nitrifikation (S. 28). Die bessere Ernährung wirkt sich in höheren Leistungen des Holzbestandes aus, der das Licht vielschichtiger ausnutzt (S. 105) und eine bis doppelt so große Blattfläche erzeugt wie die Eichen-Birkenwälder (S. 110), und auch wirtschaftlich in ähnlichem Maße mehr leisten dürfte (S. 122). Die Krautschicht durchwurzelt den Boden bis in größere Tiefe (S. 90) und zeichnet sich durch zahlreiche Frühlingsgeophyten aus, welche um so mehr hervortreten, je besser die Ernährungsbedingungen sind (S. 114). Trotz des stärker gedämpften Lichtes erzeugt die Krautschicht bedeutende Stoffmengen (S. 115).

Zwei Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum*, nämlich das *Qu.-C. stachyetosum* und das *Qu.-C. asperuletosum* mit seinen drei Varianten, kommen in verarmten Varianten bzw. Subvarianten vor (S. 15). Diesen fehlen eine Reihe großwüchsiger, tief wurzelnder Stauden, welche an den Basengehalt und wohl auch an die Nährstoffvorräte des unteren A-Horizontes (A₂) höhere Ansprüche stellen als flachwurzelnde Arten und andere, mehr oder weniger bodenvage Tiefwurzler (S. 90 ff.). Die Böden dieser „staudenarmen“ Eichen-Hainbuchenwälder weisen Merkmale einer schwachen „podsoligen Entartung“ auf: Eine dünne Rohhumusdecke, schärfere Schichtung und weniger gute Krümelung (S. 20). Sie sind weniger gut gepuffert (S. 95), und das Jahresmittel der aktuellen Azidität des A-Horizontes liegt zwischen pH 4,5 und

4,0 (S. 80). Auch die Blattproduktion der „staudenarmen“ *Querceto-Carpineten* ist geringer als diejenige der „staudenreichen“ (S. 112). Wenn sich somit die staudenarmen Eichen-Hainbuchenwälder nach allen Kennzeichen den Eichen-Birkenwäldern nähern, so entspricht doch ihre Artenkombination noch ganz dem *Querceto-Carpinetum* (Tab. 1); auch ihre Böden sind noch durchaus den Braunerden zuzurechnen (S. 20) und ihre Blattproduktion übertrifft die der *Querceto-Betuleten* deutlich (S. 112). Eigentliche Zwischenstufen zwischen den typischen *Querceto-Carpineten* und *Querceto-Betuleten*, wie man sie besonders im nordwestdeutschen Flachland beobachten kann, sind nicht nur floristisch, sondern auch ökologisch als solche charakterisiert, und lassen die Unterschiede zwischen beiden Assoziationen nur noch schärfer hervortreten.

Zweifellos sind die Unterschiede zwischen den beiden Assoziationen in erster Linie edaphisch begründet (S. 26); in allgemein-klimatischer und florensgeschichtlicher Hinsicht stehen ihre Vertreter dagegen häufig unter gleichen Bedingungen, und namentlich an das Temperatur- und Niederschlagsklima stellen beide keine grundsätzlich verschiedenen Ansprüche (S. 43). Unter den edaphischen Faktoren treten die oben genannten Erscheinungen des Stoffhaushaltes beherrschend hervor, der Wasserhaushalt dagegen ganz zurück (S. 68).

Umso größere Bedeutung hat der Wasserhaushalt und der mit diesem zusammenhängende physikalische Aufbau der Bodenprofile für die floristische Sonderstellung der untersuchten Subassoziationen. Sowohl die Gruppe der feuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* — mit Ausnahme der *Dryopteris*-Variante des *Qu.-C. asperuletosum* — als auch die beiden feuchten Subassoziationen des *Querceto-Betuletum* stocken auf Gleiböden (S. 19), welche in der Regel während des ganzen Jahres feuchter sein dürften als die Böden der trockenen Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* und des *Querceto-Betuletum*.

Dementsprechend zeichnen sich alle zur feuchten Subassoziationsgruppe des *Querceto-Carpinetum* gehörigen Gesellschaften vor den trockenen Subassoziationen durch eine Reihe von Differentialarten aus (Tab. 1), welche gegen starke sommerliche Austrocknung des Bodens sehr empfindlich sind, weil ihre Wasseraufnahme bereits bei 3—5 Atm. Bodensaugkraft merklich erschwert wird (S. 63 ff.). Aus dem Verhalten dieser und anderer Arten und aus dem Gang der Bodensaugkraft während des Jahres 1937 zu schließen, dürfte eine Höchstsaugkraft von etwa 8 Atm. in den Böden typischer Bestände der feuchten Subassoziationen selten und nur kurze Zeit, in den Böden der trockenen Subassoziationen dagegen häufiger und längere Zeit überschritten werden (S. 63). Bei den verschiedenen Vertretern jeder der feuchten Subassoziationen kann jedoch nicht nur die Zahl der „Feuchtigkeitszeiger“, sondern auch der Grad der sommerlichen Bodenaustrocknung in gewissen, bei allen Subassoziationen annähernd gleichweiten Grenzen unabhängig vom Grundwasserstand und von der Tiefenlage des Gleichhorizontes variieren (S. 27 und S. 65).

Der Frühjahrswasserstand und die Lage des Gleichhorizontes spielen ihrerseits eine wichtige Rolle bei der Ausbildung des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* (S. 55), *stachyetosum* und *asperuletosum* (S. 53), in gewisser Weise auch bei derjenigen des *Qu.-C. corydaletosum* (S. 52). Allerdings unterscheiden sich die Bodenprofile dieser Gesellschaften in beiden Faktoren im ganzen gesehen

nur in den Mittelwerten, während die Grenzen, vor allem infolge der Verschiedenheit der Bodenarten, ineinandergreifen; nur auf engem Raum bei gleicher Bodenart und einheitlichem Grundwasserspiegel sind die Grenzen scharf (S. 25).

Im Boden des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* erreicht der Grundwasserspiegel im Frühjahr häufig fast die Oberfläche. Der in der Regel weniger als 25 cm mächtige A-Horizont ist daher sehr stark humos und erinnert in seiner dunklen Farbe an den Bruchtorfboden des *Alnetum glutinosae*, dem diese Subassoziation auch floristisch nahesteht. Namentlich die Schwarzerle selbst verdankt offenbar der Bodenässe im Frühjahr ihre Konkurrenzfähigkeit innerhalb des „nassen“ Eichen-Hainbuchenwaldes.

In den Böden des *Querceto-Carpinetum stachyetosum* dürfte der Grundwasserspiegel selten höher als 20 cm unter die Oberfläche steigen, aber zumindest sein Kapillarsaum diese Höhe auch sehr häufig erreichen. Dementsprechend ist der A-Horizont weniger humos, geht aber ziemlich unvermittelt in einen typisch ausgebildeten Gleichhorizont über (S. 20 ff.). Das Wurzelwerk der Buche wird durch derartige Grundwasserverhältnisse merklich geschädigt (S. 53).

Wohl vor allem aus diesem Grunde tritt die Buche erst in der typischen Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* häufiger auf, in deren Böden der typische Gleichhorizont erst in etwa 30—35 cm Tiefe beginnt (zwischen A- und G-Horizont schaltet sich eine meist 10—15 cm mächtige Uebergangszone „AG“) und ein Grundwasserspiegel vielfach gar nicht ausgebildet wird.

Edaphisch wie floristisch steht diese Variante damit zwischen dem typischen feuchten Eichen-Hainbuchenwalde und der *Elymus*-Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum*. Bei dieser bleibt der Hauptwurzelraum bis zu einer Tiefe von etwa 50 cm in normalen Jahren frei von Grundwasser (S. 52). In eigentlichen Grundwasserböden beginnt auch der typische Gleichhorizont erst in dieser Tiefe, während er in grundwasserfreien Böden, auf denen der feuchte Buchen-Mischwald häufig vorkommt, der Bodenoberfläche näher liegen kann (Abb. 10). In jedem Falle beobachtet man einen bis mehrere Dezimeter mächtigen, reich durchwurzelten AG-Horizont (S. 22). Das Auftreten der Differentialarten und einiger *Fagion*-Arten in der Krautschicht des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* kann nicht unmittelbar auf diese Bodenverhältnisse zurückgeführt werden, sondern muß als eine Folge des spontanen Vorkommens der Buche in dieser Gesellschaft angesehen werden (S. 105). Wahrscheinlich spielt die durch die vorherrschende Buche geschaffene gleichmäßige Beleuchtungsverteilung eine in ihrem Wesen allerdings noch nicht aufgeklärte Rolle, da die relative Beleuchtungsstärke größtenteils nicht grundsätzlich von derjenigen in den übrigen *Querceto-Carpineten* abweicht (S. 105), und keine der Arten direkt an die Buche oder ihre Abfallprodukte gebunden ist.

Wie sich schon in der oben erwähnten unregelmäßigen Verteilung der „Feuchtigkeitszeiger“ auf diese drei Gesellschaften andeutet, geht in der Reihe vom *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* über das *Qu.-C. stachyetosum* zum *Qu.-C. asperuletosum* dem abnehmenden Grundwassereinfluß durchaus nicht der Grad der Bodenaustrocknung während des Sommers parallel (S. 65). Vielmehr kann der Oberboden gerade des nassen Eichen-Hainbuchenwaldes ver-

hältnismäßig hohe Saugkräfte erreichen, weil in ihm die gesamte Wurzelmasse auf einen engen Raum zusammengedrängt ist und seine Wasservorräte entsprechend stärker beansprucht werden (S. 66). Selbst während des trockenen Sommers 1937 herrschten dagegen in den tiefgründigen Böden des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* keine angespannten Wasserverhältnisse, so daß bei ihnen der Jahresgang der Bodenfeuchtigkeit recht ausgeglichen erscheint.¹⁾ Das *Querceto-Carpinetum stachyetosum* dürfte wie das eine untersuchte Beispiel auch im allgemeinen zwischen beiden Extremen stehen.

Nicht nur in der Artenzusammensetzung (Tab. 1), sondern auch in wichtigen Eigenschaften des Bodens ist dem typischen und besonders dem *Elymus*-reichen feuchten Buchen-Mischwald der Farn-Buchenmischwald, die *Dryopteris*-Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum*, nahe verwandt. Namentlich in der Mächtigkeit und im Wasserhaushalt (Abb. 17) des A-Horizontes entsprechen beide einander weitgehend, obwohl sich das Bodenprofil des letzteren durch einen B-Horizont an Stelle des G-Horizontes auszeichnet (S. 23). Infolge der mehr oder weniger ausgeprägten Schattlage an no- bis nw-gerichteten Hängen und Bergfüßen, welche der Farn-Buchenmischwald bevorzugt, bleibt die Feuchtigkeit des Oberbodens auch im Sommer sehr ausgeglichen (S. 66). Die Luftfeuchtigkeit dürfte gerade in der warmen Jahreszeit höher sein als in den übrigen *Querceto-Carpineten*, aus dem üppigen Gedeihen zahlreicher Farne zu schließen (vgl. Diemont 1938, S. 132).

Die staudenarme Variante des *Querceto-Carpinetum stachyetosum* und die staudenarmen Subvarianten des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* unterscheiden sich von den entsprechenden staudenreichen Gesellschaften in allen genannten Momenten des Wasserhaushaltes sehr wahrscheinlich überhaupt nicht, sondern verdanken ihre Eigenart lediglich der chemischen Bodenbeschaffenheit in der S. 80 angedeuteten Weise.

Stärker von den übrigen Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* gesondert steht das *Querceto-Carpinetum corydaletosum*. Es gedeiht nur auf frischen, sehr tiefgründig und gleichmäßig humosen (S. 23), basenreichen und gut gepufferten (S. 96) Böden und findet sich daher fast ausschließlich auf jungen Auelehmen oder schwarzerde-ähnlichen Profilen (S. 23). Anscheinend benötigen seine Differentialarten als große Frühlingsgeophyten für ihre rasche Entwicklung so bedeutende Nährstoffmengen innerhalb kurzer Zeit (S. 114), wie sie nur derartige Böden und die in dieser Hinsicht verwandten Böden des *Fagetum allietosum* (Diemont 1938) zu liefern vermögen. Da diese

¹⁾ Im Hinblick auf die ausgeglichenen Feuchtigkeitsverhältnisse entspricht der Standort des feuchten Buchen-Mischwaldes wahrscheinlich weitgehend demjenigen der klimatisch bedingten *Fageten* des Hügel- und Berglandes (Diemont 1938), während alle übrigen Böden besonders des Flachlandes entweder im Sommer trockener oder im Frühjahr nasser sind und darin der Buche offenbar weniger zusagen. In der Azidität und wohl auch im Nährstoffhaushalt unterscheiden sich vermutlich die Böden der klimatisch bedingten *Fageten* ebenso wenig wie die des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* grundsätzlich von den Böden der buchenarmen *Querceto-Carpineten*. Die wesentlichen ökologischen Ursachen für die Unterschiede der buchenreichen Gesellschaften, besonders der Gesellschaften des *Fagion*-Verbandes, von den *Fagion*-armen Gesellschaften des *Fraxino-Carpinion*-Verbandes sind daher meiner Ansicht nach auf dem Gebiete des Feuchtigkeitsklimas und des Bodenwasserhaushaltes zu suchen, während die chemische Bodenbeschaffenheit keine oder doch nur eine untergeordnete Rolle dabei spielt und lediglich die gemeinsame Grenze beider Verbände gegen den *Quercion-roboris-sessiliflorae*-Verband bestimmt.

Arten außerdem gegen hohe Grundwasserstände im Boden recht empfindlich sind, bezeichnet das *Querceto-Carpinetum corydaletosum* in den Ueberschwemmungsgebieten der Flüsse die vom normalen Frühjahrshochwasser nicht mehr erreichten Stellen (S. 27).

Den feuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* stehen nur zwei feuchte *Querceto-Betuleten* gegenüber. Diese sind noch dazu floristisch nahe miteinander verwandt (Tab. 1) und vertreten einander in ihren jeweiligen Verbreitungsgebieten, so daß den mannigfachen Abstufungen innerhalb der feuchten Eichen-Hainbuchenwälder eigentlich nur ein feuchter Eichen-Birkenwald entspricht. Sowohl auf flachgründigen Gleiböden, welche — abgesehen von der Humusbeschaffenheit — in ihrem Aufbau denen des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* gleichen und an die Bruchtorfböden des *Betuletum pubescentis* anklängen, als auch auf tiefgründigen Profilen, welche denen des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* ähneln oder gar den Uebergang zum trockenen Eichen-Birkenwald bezeichnen, und auf allen Zwischenstufen kann man das *Querceto roboris-Betuletum molinietosum* wie auch das *Querceto sessiliflorae-Betuletum molinietosum* in gleicher floristischer Zusammensetzung treffen (S. 24). Nicht einmal das mehr oder weniger starke Auftreten von *Molinia coerulea*, dem wichtigsten Feuchtigkeitszeiger in der Krautschicht, geht dieser Abstufung eindeutig parallel, da es außerdem stark von den Beleuchtungsverhältnissen beeinflusst wird (S. 104).

Diese Tatsache dürfte in erster Linie mit der ungünstigen chemischen Beschaffenheit des Bodens zusammenhängen, durch welche die *Querceto-Betuleten* wahrscheinlich allgemein gekennzeichnet sind (S. 78). Auf solchen sauren, nährstoffarmen Böden vermag naturgemäß nur eine kleine Reihe besonders angepaßter Arten zu konkurrieren, während die weniger sauren und auch in anderer Hinsicht keine extremen Bedingungen bietenden Böden der Eichen-Hainbuchenwälder einer größeren Anzahl verschiedenartiger Gewächse mit entsprechend mannigfaltigeren Bedürfnissen günstige Entwicklung ermöglichen. Nach Tab. 1 steht z. B. für den Aufbau der feuchten Eichen-Birkenwälder eine Auswahl von etwa 55 Arten zur Verfügung, während sich die feuchten Eichen-Hainbuchenwälder aus etwa 140 Arten zusammensetzen können.

Da in den meisten Beständen des *Querceto sessiliflorae-Betuletum molinietosum* einige Arten vorkommen, welche vorwiegend auf weniger sauren Böden verbreitet sind (S. 78), liegt es nahe, anzunehmen, daß die Bodenverhältnisse unter dieser Gesellschaft im allgemeinen etwas weniger extrem sind als unter dem *Querceto roboris-Betuletum molinietosum*, und darin eine der Ursachen für die floristische Verschiedenheit beider Gesellschaften zu sehen. Zu sicheren Schlüssen ist jedoch das vorliegende Material besonders in diesem Falle noch nicht hinreichend.

In ertragskundlicher und waldbaulicher Hinsicht lassen sich die untersuchten Gesellschaften auf Grund der ökologischen Ergebnisse in wenige Gruppen ordnen, die für die Zwecke der Praxis ausreichen dürften (Tab. 14).

II. Allgemeine Folgerungen.

Haben die vorliegenden Untersuchungen gezeigt, daß die typischen Vertreter der behandelten Assoziationen und Subassoziationen ökologisch recht gut getrennt werden können, so weisen sie doch auch andererseits darauf hin, daß in

der Natur die Typen floristisch wie ökologisch durch eine große Zahl von Zwischenstufen miteinander verbunden sind. Namentlich die einzelnen Vertreter der staudenreichen und staudenarmen *Querceto-Carpineten* lassen sich sowohl nach ihrer Zusammensetzung als auch nach der Bodenbeschaffenheit in eine gleitende Reihe ordnen, an die sich auch die feuchten *Querceto-Betuleten* anschließen dürften. Innerhalb der Eichen-Hainbuchenwälder nimmt z. B. der Anteil der „Differentialarten der staudenreichen Varianten bzw. Subvarianten“ und der Anteil der „Tiefwurzler“ an der Krautschicht, ebenso die Gesamtblattfläche des Holzbestandes, in dem gleichen Maße ab, wie die Säuremengen im A-Horizont des Bodens größer werden. In ähnlicher Weise, nur mit etwas weiteren Grenzen, ist sehr wahrscheinlich der Anteil der „Differentialarten der feuchten Subassoziationsgruppe“ der *Querceto-Carpineten* den sommerlichen Extremen der Bodensaugkraft umgekehrt proportional. Nach der Mächtigkeit des A-Horizontes und seiner Humusdecke, der Tiefenlage des Gleihorizontes, nach der Lichtdurchlässigkeit der Baum- und Strauchschicht und anderen Faktoren ließen sich ebenfalls ökologische Reihen aufstellen, welche sich mehr oder weniger eindeutig in der Zusammensetzung der untersuchten Gesellschaften ausprägen und der systematischen Einteilung der Gesellschaften z. T. folgen, z. T. aber auch ohne Beziehung zu ihr verlaufen.

Veranschaulichen solche Beispiele einerseits, wie fein die Zusammensetzung unserer Wälder auf gewisse Standortsfaktoren anspricht, so deuten sie andererseits auf Schwierigkeiten hin, welche der pflanzensoziologischen Systematik immer wieder begegnen, wenn sie ihre Typen exakt gegeneinander abgrenzen will, ohne die natürliche Mannigfaltigkeit der Einzelercheinungen zu vernachlässigen. Ebenso wie in der Sippen-systematik (v. Wettstein 1934, S. 836) werden auch in der pflanzensoziologischen Systematik die Unterscheidungsmerkmale der Einheiten durch Verwandtschaftsreihen abgeschwächt, die nach den verschiedensten Seiten ausstrahlen. Je spezieller die Erfahrung, desto schwieriger wird es, einen gegebenen Einzelbestand einem abstrakten Typus zuzuordnen. Dieser Nachteil ist allerdings unbedeutend gegenüber den wissenschaftlichen Gewinn (v. Wettstein a. a. O.) — der tieferen Erkenntnis der Zusammenhänge, hier also zwischen Pflanzendecke und Standort. Der Nachweis von Uebergangsreihen sagt also nichts gegen die wissenschaftliche und praktische Berechtigung des Braun-Blanquetschen Systems.

Wollte man mit Walter (1937, vgl. auch Lippmaa 1932, Meusel 1935 und Walter u. Alechin 1936) nicht die floristische Zusammensetzung der Pflanzengesellschaften, sondern ihre ökologische Verwandtschaft ihrer systematischen Einteilung zugrunde legen, so ergäben sich gerade bei speziellen soziologisch-ökologischen Untersuchungen viel größere Schwierigkeiten. Abgesehen davon, daß uns von den ausschlaggebenden Standortsfaktoren in der Regel nur ein Bruchteil ihrer Art nach und ein noch kleinerer Teil größenmäßig bekannt ist, dürfte aus den vorliegenden Untersuchungen wiederum hervorgehen, daß es in der Natur selten einfache ökologische Reihen gibt, weil die einzelnen Faktoren in komplizierter Weise ineinandergreifen und voneinander abhängen. So sind z. B. die feuchten Subassoziationen des *Querceto-Carpinetum* nicht streng nach „zunehmender Feuchtigkeit“ zu ordnen — obwohl sie zweifellos zwischen den trockenen Eichen-Hainbuchenwäldern und den Bruchwäldern stehen —, da die einzelnen Faktoren des Wasserhaushaltes,

Tab. 14. Überblick über die untersuchten Gesellschaften nach ertragskundlichen Gesichtspunkten.

	(Stauden-)reiche Eichen-Hainbuchenwälder auf schwach sauren Böden mit verhältnismäßig hoher Stoffproduktion	(Stauden-)arme Eichen-Hainbuchenwälder auf sauren Böden mit + mittelgroßer Stoffproduktion	Eichen-Birkenwälder auf stark sauren Böden mit verhältnismäßig geringer Stoffproduktion
Verringerte Wuchsleistung infolge flachgründigen Naßbodens:	Nasser Eichen-Hainbuchen-Wald, <i>Querceto-Carpinetum filipenduletosum</i>	—	(nasse, <i>Molinia</i> -reiche Fazies)
Gute Wuchsleistung der Hauptholzarten infolge günstigen Bodenwasserhaushalts:	(Stauden-)reiche feuchte Eichen-Hainbuchenwälder, <i>Qu.-C. corydaletosum</i> , <i>Qu.-C. stachyetosum</i> z. T.	(Stauden-)armer feuchter Eichen-Hainbuchenwald, — <i>Qu.-C. stachyetosum</i> z. T.	Feuchte Eichen-Birkenwälder, <i>Querceto roboris - Betuletum molinitetosum</i> , <i>Querceto sessiliflorae - Betuletum molinitetosum</i>
Vermutlich anschließend: verringerte Wuchsleistung infolge stärkerer Bodenaustrocknung:	(Stauden-)reiche feuchte Buchen-Mischwälder, <i>Qu.-C. asperuletosum</i> z. T. mit 3 Varianten	(Stauden-)arme feuchte Buchen-Mischwälder <i>Qu.-C. asperuletosum</i> z. T. mit 3 Varianten	(frische, ± <i>Molinia</i> -arme Fazies)
	(Stauden-)reiche trockene Eichen-Hainbuchenwälder, <i>Qu.-C. typicum</i> , mitteld. Var. <i>Qu.-C. primuletosum</i>	(Stauden-)arme trockene Eichen-Hainbuchenwälder, <i>Qu.-C. typicum</i> , nw-deutsche Var. <i>Qu.-C. luzuletosum</i>	Trockene Eichen-Birkenwälder, <i>Qu. roboris - B. typicum</i> . <i>Qu. sessiliflorae - B. typicum</i>

namentlich der Stand des Grundwasserspiegels und das Ausmaß seiner Schwankungen, die Nässe des Oberbodens im Frühjahr und der Grad seiner Austrocknung im Sommer, nicht einander parallel gehen, und z. T. ähnliche, z. T. entgegengesetzte Wirkungen auf die Pflanzendecke ausüben. Der „Nährstoffreichtum“ des Bodens ist ebenfalls ein komplexer Begriff, unter dem bald dieser, bald jener Faktor bestimmend hervortritt. Allein der Säuregrad des Bodens wirkt so verwickelt mit dem Wasserhaushalt, den Lichtverhältnissen u. a. Faktoren zusammen, daß eine einfache ökologische Reihe nur bei bestimmten Beispielen und mit großem Abstand der Stufen aufgestellt werden könnte und in Einzelheiten vielfach versagte.

Solange unsere Vorstellung von den ökologischen Zusammenhängen noch lückenhaft und damit wandelbar bleibt, wird sie aber schon allein deshalb nicht Grundlage eines einwandfreien soziologischen Systems sein können. Bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse ist eine streng floristische Gliederung der Pflanzengesellschaften nicht nur die einzige, welche folgerichtig auf vollständig faßbarer Grundlage aufbaut, sondern sie ist zugleich auch ein wertvolles Hilfsmittel bei ökologischen Untersuchungen, wenn diese die für die Zusammensetzung der Pflanzendecke wesentlichen Faktoren herausstellen wollen.

Nicht zuletzt hat das C a j a n d e r s c h e System der W a l d t y p e n deshalb zu so großen ökologischen und wirtschaftlichen Erfolgen geführt, weil es ebenfalls auf dieser Grundlage aufbaut. Wenn es sich vor der mitteleuropäischen Artenfülle nicht bewährte (vgl. S. 5), so liegt das offenbar daran, daß es nur einen Teil der Waldgesellschaften in dieser Weise erfaßt. In den nordischen Nadelholzgebieten spielt die Zusammensetzung der Baumschicht eine geringe Rolle; in den untersuchten Laubwaldgesellschaften hat sie dagegen eine viel größere Bedeutung, schon allein dadurch, daß jede herrschende Holzart eine eigenartige, räumlich und zeitlich mehr oder weniger verschiedene Lichtverteilung schafft. Baum-, Strauch- und Krautschicht bilden außerdem im Stoffhaushalt des Bodens eine Einheit und dürfen daher um so weniger grundsätzlich voneinander getrennt werden, je verschiedenartiger sie aufgebaut sind.¹⁾ Das B r a u n - B l a n q u e t s c h e System ist mithin das umfassendere, und die finnischen Erfahrungen werden sich wahrscheinlich ohne große Schwierigkeiten in dasselbe einfügen lassen.²⁾

Weit weniger als die finnischen Waldtypen haben sich bisher die nach der Dominanz einzelner Arten abgegrenzten Waldgesellschaften der schwedischen Schule (D u R i e t z 1936) als forstwirtschaftlich brauchbare Einheiten bewährt (vgl. B o r n e b u s c h 1931, L i n d q u i s t 1931). Diese

¹⁾ Praktische Schwierigkeiten ergeben sich allerdings, wenn standortsfremde Holzarten an die Stelle der natürlichen gesetzt worden sind, und wenn diese auch den typischen Unterwuchs der Gesellschaft weitgehend verdrängt haben. In solchen Fällen gelingt es jedoch meistens, durch das Studium der Bodenprofile und auf anderen indirekten Wegen Anhaltspunkte für die natürliche Holzartenauswahl und Leistungsfähigkeit des Standortes zu gewinnen.

²⁾ Die kürzlich erschienene Arbeit von K a l l i o l a, R.: Pflanzensoziologische Untersuchungen in der alpinen Stufe Finnisch-Lapplands (Annales Bot. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo 13, 2. Helsinki 1959), bringt hierzu eindringliche Beweise.

Tatsache dürfte darauf zurückzuführen sein, daß das Vorherrschen einzelner Arten in der Krautschicht von Wäldern häufig — wie in den hier untersuchten Beispielen — in erster Linie von den Lichtverhältnissen abhängt. Auf die untersuchten Waldgesellschaften angewendet, würde das wichtigste analytische Merkmal der Sozionen Du Rietz' aber nur einen Faktor erfassen, welcher sowohl für die Zusammensetzung eines Waldes als auch für die wirtschaftliche Leistung des Holzbestandes nur untergeordnete Bedeutung hat. Auch im Hinblick auf das Dominanzprinzip der schwedischen Schule erweist sich also das Braun-Blanquetsche System, zumindest für die hier untersuchten norddeutschen Waldgesellschaften, als das umfassendere, in das sich die Unterwuchssozionen leicht als Fazies bestimmter Assoziationen, Subassoziationen, Varianten oder Subvarianten einordnen lassen.

III. Zusammenfassung.

a) Die Zusammensetzung, Verbreitung und jahreszeitliche Entwicklung einer Reihe bodenfeuchter *Querceto-Carpineten* und *Querceto-Betuleten* und der Bau ihrer Bodenprofile wird kurz beschrieben.

b) Von diesen Gegebenheiten ausgehend wird versucht, einen Ueberblick über die Natur und das Zusammenspiel der für den Aufbau der Gesellschaften ausschlaggebenden ökologischen Faktoren zu gewinnen. Untersuchungen zum Wärme-, Wasser- und Säurehaushalt des Bodens in 15 nach soziologischen Gesichtspunkten ausgewählten Waldbeständen, welche während des Jahres 1937 (z. T. auch schon 1936) in durchschnittlich zweiwöchigem Abstand regelmäßig wiederholt wurden, bestätigen und ergänzen das so gewonnene Bild. Für die einzelnen Gesellschaften sind die Ergebnisse S. 116 ff. ausführlicher zusammengefaßt.

c) Aus den synökologischen Untersuchungen ergaben sich folgende Beiträge zu allgemeinen ökologischen Fragen:

1. Auf den Jahresgang der Bodentemperaturen in mehr als 10 cm Tiefe haben Wassergehalt und Grundwasserstand in keinem der untersuchten Böden nennenswerten Einfluß (Abb. 12).
2. Die Obergrenze des typischen Gleichhorizontes fällt nur in sandigen Böden mit dem normalen Frühjahrsstand des Grundwasserspiegels zusammen, während sie in kolloidreichen Bodenarten je nach der Mächtigkeit des Kapillarsaumes mehrere Dezimeter höher liegt (Abb. 16).
3. Besser als alle sonstigen physikalischen Bodenuntersuchungen gestatten Jahreskurven der Bodensaugkraft, die Feuchtigkeit verschiedenen Böden und Horizonte miteinander zu vergleichen (Abb. 25).
4. In den untersuchten Gleiböden lagen die Extreme der Bodensaugkraft selbst während des trockenen Spätsommers 1937 im allgemeinen unter 10 Atm., haben aber bereits in diesem niederen Bereich eine nachweisbar auslesende Bedeutung. Die empfindlichsten Arten, die Differentialarten der feuchten Subassoziationsgruppe der *Querceto-Carpineten*, welken z. B. bereits bei 3—5 Atm. und fehlen in Beständen, in denen die kritischen Werte längere Zeit überschritten werden (Abb. 25).

5. Die jährlichen Schwankungen der aktuellen Azidität waren sowohl im Jahre 1936 als auch 1937 in allen untersuchten Bodenhorizonten sehr beträchtlich, wenn auch geringer als die von Fehér mitgeteilten (Abb. 32—39). Da alle Bodenproben bei gleicher Verdünnung in Suspension gemessen wurden, können diese Schwankungen nicht durch Fehler bei der Messung bedingt sein, sondern müssen als natürlich angesehen werden. Die Schwankungen verlaufen in den verschiedensten Böden in großen Zügen parallel und haben anscheinend überall ähnliche Ursachen.
6. Auch hoch anstehendes Grundwasser hat in keinem der untersuchten Böden nachweisbar schädlichen Einfluß auf die Säureverhältnisse. Je nach seinem Karbonatgehalt wirkt es im Gegenteil mehr oder weniger stark im günstigen Sinne auf die Reaktion der oberen Bodenschichten ein. In den flachgründigen Naßböden des *Querceto-Carpinetum filipenduletosum* beschränkt der Grundwasserspiegel allerdings den nutzbaren Wurzelraum, so daß deren Leistungsfähigkeit auf diese Weise herabgesetzt erscheint.
7. Die Verteilung der Säuremengen im Bodenprofil ist nicht nur von der klimatischen Bodenauslaugung, sondern auch von dem Stoffkreislauf durch den Pflanzen-, insbesondere den Baumbestand abhängig. Infolgedessen ist der obere A-Horizont weniger sauer als der untere, der in der Regel die höchste H⁺-Konzentration des Profils aufweist, und spiegelt bis zu einem gewissen Grade die Beschaffenheit des Untergrundes wider (Abb. 41). Je saurer der A₂-Horizont des Bodenprofils, desto mehr treten flachwurzeln-de Kräuter hervor, während ihnen auf tiefgründig basenreichen Böden Tiefwurzler überlegen sind (Abb. 43).
8. In einem und demselben Bestande läßt die räumliche Anordnung der Arten am Waldboden deutlich Beziehungen zur Verteilung der relativen Beleuchtungsstärke erkennen (kartenmäßige Aufnahme, Abb. 49).
9. Bei allen untersuchten Arten wächst der Lichtanspruch annähernd gleichmäßig mit zunehmendem Bodensäuregrad. In Uebergangsbeständen scheinen die im allgemeinen als besonders schattenertragend angesehenen Arten der *Querceto-Carpineten* ebenso hohe Beleuchtungsstärken zu verlangen wie diejenigen der *Querceto-Betuleten* (Abb. 50).
10. Je nach der Bodengüte beträgt die Gesamtblattfläche aller Holzgewächse der untersuchten Waldgesellschaften das 3¹/₂- bis 8- (9-) fache der Bodenfläche. Sie wächst bei dem Großteil der untersuchten Beispiele mit abnehmendem Säuregrad des Bodens und scheint bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Holzart zu sein (Abb. 51).

d) Die in der Einleitung (S. 6) formulierten grundsätzlichen Fragen können folgendermaßen beantwortet werden:

1. Für einen großen Teil der untersuchten Gesellschaften konnten Standortsfaktoren nachgewiesen, für die übrigen wahrscheinlich gemacht werden, in welchen die verschiedenen Einzelbestände einer und derselben Gesellschaft weitgehend übereinstimmen, sich aber von anderen Gesellschaften unterscheiden.

Die beiden untersuchten Assoziationen erweisen sich dabei in ihren typischen Vertretern als nicht nur floristisch, sondern auch ökologisch am schärfsten voneinander getrennt, während sich die Subassoziationen, Varianten und Subvarianten in untergeordneten Faktoren oder weniger tiefgreifend unterscheiden. Die Faziesbildung in der Krautschicht erscheint in erster Linie von den Beleuchtungsverhältnissen, also von einem der räumlich und zeitlich am stärksten wechselnden Faktoren abhängig. An den untersuchten Beispielen bewährt sich somit das Braun-Blanquetsche, auf floristischen Unterschieden begründete System der Pflanzengesellschaften ökologisch sehr gut und besser als auf der Dominanz einzelner Arten aufbauende Einteilungsprinzipien.

2. Die Zusammensetzung der untersuchten Waldgesellschaften spiegelt einzelne wichtige Standortbedingungen selbst in Feinheiten deutlich wider. So steht z. B. innerhalb der Eichen-Hainbuchenwälder der Anteil einer bestimmten Gruppe von Arten an der Gesamtartenzahl der Krautschicht in enger Korrelation zum Jahresmittelwert der Azidität des A-Horizontes (vgl. Abb. 40 a). Eine ähnliche, aber weniger enge Beziehung besteht zwischen der Gruppe der „Feuchtkeitszeiger“ innerhalb der *Querceto-Carpineten* und dem Extremwert der Bodensaugkraft des A₁-Horizontes (Abb. 30). Im Hinblick auf andere Faktoren, z. B. die Tiefenlage des Gleihorizontes, die Bodendurchlüftung, die Humusbeschaffenheit, die Pufferung des Bodens, den Karbonatgehalt des Grundwassers und die relative Beleuchtungsstärke, ist das vorliegende Material noch zu gering, um die Beziehung der Pflanzendecke zu ihnen zahlenmäßig zu fassen, berechtigt aber zu der Erwartung, daß auch diese Beziehungen sich z. T. als recht eng herausstellen werden.

Auf die untersuchten Faktoren des Wasserhaushaltes spricht die Zusammensetzung der Eichen-Birkenwälder weniger fein an, weil diese Faktoren offenbar weit hinter die extremen Säure- (und Nährstoff-) Verhältnisse des Bodens zurücktreten, und außerdem für den Aufbau der Eichen-Birkenwälder nur eine sehr beschränkte Zahl von Arten zur Verfügung steht. Trotzdem wäre es denkbar, daß die Abstufungen im Wasserhaushalt des Bodens auch innerhalb der Eichen-Birkenwälder forstwirtschaftlich wichtig werden könnten. Als „Zeiger“ für derartige Abstufungen versagen dann jedoch nicht nur die Waldgesellschaften der Braun-Blanquetschen Schule, sondern versagt überhaupt die Zusammensetzung der Pflanzendecke. Das gleiche gilt im Hinblick auf eine Reihe anderer Faktoren, welche offenbar keinen wesentlichen Einfluß auf die Zusammensetzung der untersuchten Waldgesellschaften haben und sich daher auch nicht in dieser ausprägen können.

3. Im Verein mit den aufgezeigten ökologischen Beziehungen machen es die Ergebnisse der Blattflächenbestimmungen wahrscheinlich, daß die untersuchten Waldgesellschaften, namentlich die Gruppe der feuchten staudenreichen *Querceto-Carpineten*, die Gruppe der feuchten staudenarmen *Querceto-Carpineten* und diejenige der feuchten *Querceto-Betuleten*, auch in ihrer Stoffproduktion gut unterschiedene Einheiten darstellen. Eingehende forstlich-taxatorische Aufnahmen auf pflanzensoziologischer Grundlage wären daher in wissenschaftlichem wie in wirtschaftlichem Interesse sehr zu wünschen.

Schriftenverzeichnis.

- Aaltonen, V. T., 1920. Wasserverbrauch der Bäume und Feuchtigkeitsverhältnisse des Bodens. *Acta forest. Fennica* 14.
- 1923. Ueber die räumliche Ordnung der Pflanzen auf dem Felde und im Walde. *Acta forest. Fennica* 25.
- 1925. Ueber den Aziditätsgrad (pH) des Waldbodens. *Comm. inst. quaest. forest. Finl.* 9.
- 1926. Ueber die Umsetzungen der Stickstoffverbindungen in den Waldböden. *Comm. inst. quaest. forest. Finl.* 10.
- 1934. Die Entwicklung des Waldbestandes und die Wachstumsfaktoren. *Acta forest. Fennica* 40.
- Adriani, M. J. und Vlieger, W. J., 1936. Plantensoziologisch onderzoek, in het bijzonder van de Midden-Nederlandsche bosschen. *Natuurw. Tijdschr.* 18, congreß nummer, 123. Gent.
- Arens, K., 1934. Die kutikuläre Exkretion des Laubblattes. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 80.
- Bachmann, F., 1927. Ueber die Beziehungen zwischen dem Wassergehalte des Bodens und seinem Dampfdrucke, sowie über diejenigen zwischen der Saugkraft des Bodens und dem Welken der Pflanzen. *Planta* 4, 140.
- Barenscheer, F., 1939. Siedlungskundliches aus der südlichen Lüneburger Heide. Niedersächsischer Heimatbund, Schriftenreihe 20.
- Bartels, 1933. Morphologie des Ilmenautales und des Lüneburg-Uelzener Eisvorstoßes. *Diss. Hamburg.*
- Bartels, J., 1933. Verdunstung, Bodenfeuchtigkeit und Sickerwasser unter natürlichen Verhältnissen. *Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw.* 4, 204.
- Bharucha, F. R., 1933. Etude écologique et phytosociologique de l'Association à *Brachypodium ramosum* et *Phlomis lychnitis* des garigues languedociennes. *Beih. Bot. Centralbl.* II. 50.
- Björkenheim, 1919. Beiträge zur Kenntnis einiger Waldtypen in den Fichtenwäldungen des deutschen Mittelgebirges. *Acta forest. Fennica.*
- Blanck, Handbuch der Bodenlehre (insbes. Bd. 4). Berlin.
- Boresch, K., und Kreyzi, R., 1928. Ein Beitrag zur Frage nach der Abhängigkeit der Bodenreaktion von Düngung und Jahreszeit. *Fortschr. d. Landwirtsch.* 3, Heft 21, 963.
- Bornebusch, C. H., 1929. Danmarks Skovtyper. *Acta forest. Fennica* 34.
- 1931. Die Florentypen dänischer Buchenwälder und ihre wirtschaftliche Bedeutung. *Forstwiss. Zentralbl.*
- Boysen-Jensen, P., 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
- Braun-Blanquet, J., 1928. Pflanzensoziologie. Berlin.
- und Jenny, H., 1926. Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. *Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges.* 63, 2.
- Bülow, K. v., 1936. Deutschlands Wald- u. Ackerböden. Berlin.
- Büsgen, M.-Münch, E., 1927. Waldbäume. 3. Aufl. Jena.
- Cajander, A. K., 1913. Ueber Waldtypen. *Acta forest. Fennica* 1.
- 1922. Zur Begriffsbestimmung im Gebiet der Pflanzentopographie. *Acta forest. Fennica* 20.
- 1930. Wesen und Bedeutung der Waldtypen. *Silva Fennica* 15. Helsinki.
- und Ilvessalo, Y., 1922. Ueber Waldtypen. *Acta forest. Fennica* 20.
- Christiansen, W., 1929. Die Pflanzenwelt. In: Nordfriesland. Heimatbuch für die Kreise Husum u. Südtondern, 666. Husum.
- Christophersen, E., 1925. Soil reaction and plant distribution in the Sylene National park, Norway. *Transact. of the Connect. Acad. Arts and Sc.* 27.
- Clements, F. E., 1920. Plant indicators. *Carnegie Inst. of Wash.* 290.

- Deines, G., 1934. Vergleichende Untersuchungen zur Bestimmung des Wertes „S“ in Waldböden und ihren Humusarten. Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde A. 36.
- Deines, G., und Kürbis, P., 1935. Die Säuregradzahl. Ein Beitrag zu ihrer Problematik. Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde 40, 141.
- Dengler, A., 1935. Waldbau auf ökologischer Grundlage. 2. Aufl. Berlin.
- Diemont, W. H., 1938. Zur Soziologie und Synökologie der Buchen- und Buchenmischwälder der norddeutschen Mittelgebirge. Mitt. d. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 4, Hannover.
- Döring, B., 1935. Die Temperaturabhängigkeit der Wasseraufnahme und ihre ökologische Bedeutung. Zeitschr. f. Bot. 28, 305.
- Ebermayer, 1876. Die gesamte Lehre der Waldstreu. Berlin.
- Ehlers, K., 1926. Der Hasbruch. Bremen.
- Ellenberg, H. 1937. Ueber die bäuerliche Wohn- und Siedlungsweise in Nordwestdeutschland in ihrer Beziehung zur Landschaft, insbesondere zur Pflanzendecke. Mitt. d. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 3, Hannover.
- Engler, A., 1911. Untersuchungen über den Blattausschlag und das sonstige Verhalten von Schatten- und Lichtpflanzen der Buche und einiger anderer Laubbölzer. Mitt. d. Schweiz. Zentralanst. f. d. forstl. Versuchswes. 10.
- Faber, A., 1933. Pflanzensoziologische Untersuchungen in Süddeutschland. Ueber Waldgesellschaften in Württemberg. Bibliotheca Botanica 108. Stuttgart.
- Fehér, D., 1932 a. Untersuchungen über die zeitlichen Aenderungen der Bodenazidität. Wiss. Arch. f. Landw. 9, 172.
- 1932 b. Untersuchungen über die Pflanzenassoziationsverhältnisse und den Aziditätsgrad der Waldtypen des norweg. Lapplandes (Finnmarken). Magy. Tud. Akad. Math. Termesz. Közl. 48, 581 (ungar. m. deutsch. Zfg.).
- 1933. Untersuchungen über die Mikrobiologie des Waldbodens. Berlin.
- Fehér, D., Kiss, L., und Kiszely, Z., 1933. Untersuchungen über die Pflanzenassoziationsverhältnisse einiger mittel- und nordeuropäischer Waldböden mit besonderer Berücksichtigung der jahreszeitlichen Schwankungen der Bodenazidität. Bot. Arch. 36, 1.
- Firbas, F., 1927 (mit H. Sigmond). Vegetationsstudien auf dem Donnersberg im Böhmisches Mittelgebirge. Lotos 76, 113.
- Fischer, K., 1932. Niederschlag, Abfluß und Verdunstung im Weser- und Allergbiet. Jahrb. f. Gewässerkunde Norddeutsh. Bes. Mitt. 7, 2.
- Frank, E., 1927. Ueber Bodenazidität im Walde. Diss. Freiburg i. Br.
- Freckmann, W., und Baumann, H., 1937. Zu den Grundfragen des Wasserhaushalts im Boden und seiner Erforschung. Bodenk. u. Pflanzenernähr. 2, 127.
- Friedrich, W., 1933. Ueber die Verdunstung vom bewachsenen und unbewachsenen Erdboden (Ergebnisse der Lysimetermessungen in Eberswalde in den Abflußjahren 1930 u. 1931). Deutsche Wasserwirtschaft 4, 71.
- Gassert, E., 1933. Zwei bemerkenswerte Bruchwälder an der Grenze zwischen Brandenburg und der Grenzmark Posen-Westpreußen. Abh. u. Ber. d. Naturw. Abt. d. Grenzmark. Ges. z. Erforsch. u. Pflege der Heimat 8. Schneidemühl.
- Geering, J., 1936. Beitrag zur Kenntnis der Braunerdebildung auf Molasse im Schweizerischen Mittelland. Landw. Jahrb. d. Schweiz.
- Giesecke, F., 1927. Die Hygroskopizität in ihrer Abhängigkeit von der chemischen Bodenbeschaffenheit. Chemie der Erde 3, 98.
- Gradmann, H., 1928. Untersuchungen über die Wasserverhältnisse des Bodens als Grundlage des Pflanzenwachstums I. Jahrb. f. wiss. Bot. 69, 1.
- 1934. Ueber die Messung von Bodensaugwerten. Jahrb. f. wiss. Bot. 80, 1.
- Gradmann, R., 1936. Das Pflanzenleben der schwäbischen Alb. 3. Aufl., 1. Bd. Stuttgart.
- Groß, H., 1933. Lindenwaldbestände in Ostpreußen. Naturschutz 14. Neudamm.
- 1933. Die Traubeneiche in Ostpreußen. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen 65, 144.
- 1934. Die Rotbuche in Ostpreußen. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. 66, 622.
- 1935. Der Döhlauer Wald in Ostpreußen. Beih. Bot. Centr. B 53, 405.

- Groß-Camerer, H., 1931. Arealmäßige und ökologische Beziehungen verschiedener Waldpflanzen zur Formation des Rotbuchenwaldes. Fedde's Rep. Beih. 61.
- Halden, B. E., 1926. Studier över skogsbeståndens inverkan på markfuktighetens fördelning hos skilda jordarter. Skogsvårdsför. tidskr., 125.
- Hård av Segerstad, F., 1935. Pflanzengeographische Studien im nordwestlichen Teil der Eichenregion Schwedens. Arkiv f. Bot. 27.
- Hartmann, F. K., 1925. Untersuchungen zur Azidität märkischer Kiefern- und Buchenstandorte unter Berücksichtigung typischer Standortsgewächse als Weiser. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdw. 57.
- 1930. Ueber den waldbaulichen Wert des Grundwassers I. Mitt. aus Forstwirtschaft. u. Forstwiss.
- 1933. Die Waldbodenkartierung. Mitt. aus Forstwirtschaft. u. Forstwiss. 2, 324.
- 1934. Zur soziologisch-ökologischen Kennzeichnung der Waldbestände in Norddeutschland. Silva 22. 12/13, 89 und 22. 35/36, 273. Berlin.
- 1934. Ueber den Einfluß des Grundwassers auf Waldboden und Waldtyp, insbesondere über Humusgleipodsole und ihre standörtliche Nachhaltigkeit. Deutsche Forschung 24. Berlin.
- Heilig, H., 1931. Untersuchungen über Klima, Boden und Pflanzenleben des Zentralkaiserstuhls. Zeitschr. f. Bot. 24, 516.
- Hesmer, H., 1935. Neue Wege der vegetationskundlichen Forschung. Jahresber. d. deutsch. Forstver.
- 1937. Die heutige Bewaldung Deutschlands. Berlin.
- Hesselman, H., 1904. Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. Bot. Centralbl. 17.
- 1917. Studier över salpeterbildningen i naturliga jordmåner och dess betydelse i växtekologisk avseende. Medd. fr. Stat. Skogsförsöksanst. 13—14 297.
- 1925. Studier över Barrskogens Humustäcke, dess egenskaper och bervende av skogsvården. Medd. fr. Stat. Skogsförsöksanst. 22, 169.
- Hoffmeister, 1930. Das Klima Niedersachsens. Wirtschaftswiss. Ges. z. Studium Niedersachsens. B. 6. Oldenburg. Hannover.
- Holdheide, W., 1935. Ueber die Beeinflussung der Bodensaugkraft durch die Temperatur. Jahrb. f. wiss. Bot. 81, 747.
- Horstmann, H., 1936. Der Bärenlauch. Die Heimat 46, 1. Kiel.
- Hosang, W., 1937. Die Ermittlung „künstlicher“ Grundwassersenkungen. Deutsche Wasserwirtsch. 10, 186.
- Huber, B., 1931. Untersuchungen über das Knospentreiben der Buche und einiger anderer Gehölze. Mitt. d. deutsch. Dendrolog. Ges. 43.
- Hueck, K., 1934. Erläuterungen zur vegetationskundlichen Karte des Memeldeltas (südl. Teil). Beitr. z. Naturdenkmalpflege 15, 4. Neudamm.
- Ilvessalo, Y., 1920. Untersuchungen über die taxatorische Bedeutung der Waldtypen, hauptsächlich auf den Arbeiten für die Aufstellung der neuen Ertragstafeln Finnlands fußend. Acta forest. Fennica 15.
- 1923. Ein Beitrag zur Frage der Korrelation zwischen den Eigenschaften des Bodens und dem Zuwachs des Waldbestandes. Acta forest. Fennica 25.
- Issler, E., 1926. Les associations végétales des Vosges méridionales et de la plaine Rhénane avoisinante. I. Les Forêts. Colmar.
- 1931. Les associations silvatiques haut-rhinoises. Bull. Soc. Bot. de France 78, 62.
- 1934. Erlen und Hagebuchenbestände im Elsaß. Bull. Soc. Dendrol. de France 92, 50.
- Jeswiet, J., 1931. Enkele Boschtypen van de „Slangenburg“ soziologisch-öekologisch bezien. Nederlandsche Boschb.-Tijdsch. 4, 10.
- Kaiser, E., 1926. Die Pflanzenwelt des Hennebergisch-Fränkischen Muschelkalkgebietes. Fedde's Rep. Beih. 44.
- 1933. Landeskunde von Thüringen. Erfurt.

- Kalinowska, L. J., 1933. Natolin (Description du parc). Ann. de la société dendrologique de Pologne 5.
- Kalkreuth, P., 1934. Die Vegetation des oberen Rechnitztales. 56. Ber. des westpreuß. Bot.-Zool. Ver. Danzig.
- Kamlah, K., 1932. Ein Beitrag zur Erfassung und Darstellung der Struktur des Bodens. Fortschr. d. Landwirtschaft 7, 297.
- Keßler und Lorbacher, 1927. Zusammenhänge zwischen der physiologisch-chemischen Bodenbeschaffenheit und der Bestandesgüte. Allg. Forst- u. Jagdzeitg. 103, 134.
- Kleinschmit, Deines und Oelkers, 1933. Zur Versäuerung und Humusfrage im Waldbestände. Allg. Forst- u. Jagdzeitg. 109, 209.
- Klika, J., 1932. Wälder im xerothermen Gebiete Böhmens. Ann. d. Tschechoslowak. Akad. d. Landwirtsch. A. 7. Prag.
- Kobendza, R., 1930. Les rapports phytosociologiques dans l'ancienne grande forêt de Kampinos. Planta polonica. Contrib. à la flore de la Pologne II. Warszawa.
- Kochne, W., 1923. Die Ausführung und Bewertung von Grundwasserstandsbeobachtungen. Deutsche Wasserwirtschaft 3, 38.
- 1928. Grundwasserkunde. Stuttgart.
- Kotilainen, M. J., 1928. Untersuchungen über die Beziehungen zwischen der Pflanzendecke der Moore und der Beschaffenheit, besonders der Reaktion des Torfbodens. Wiss. Veröff. d. Finnischen Moorkulturvereins 7.
- Krauß, G., 1926. Ueber die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenem Standort. Forstw. Centralbl., 469.
- und Härtel, F., 1935. Zur Waldboden-Untersuchung. Bodenkundl. Forsch. 4, 3.
- Krohn, V., 1931. Ueber die Vegetation und Flora des äußersten Schärenrings Südwest-Kareliens. Ann. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 15, Beih. Helsinki.
- Kujala, V., 1929. Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation. Acta forest. Fennica 34.
- Laatsch, W., 1937. Die gerbsaure Zerstörung nasser Eichenwaldböden. Forstw. Centralbl. 59, 8.
- 1938. Dynamik der deutschen Acker- und Waldböden. Dresden u. Leipzig.
- Lange, B., 1936. Die Photoelemente und ihre Anwendung, Leipzig.
- Lautenschlager, O., 1917. Die forstlichen Verhältnisse des Bialowieser Urwaldes. Bialowies in deutscher Verwaltung 2. Berlin.
- Lauterborn, R., 1917. Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. II. Sitzungsber. Heidelberger Akad. Wiss. math.-nat. Klasse Abt. B. Heidelberg.
- Libbert, W., 1932. Bericht über eine Exkursion in die Neumark. Ber. dtsch. Bot. Ges. 50, 1. Generalvers., Heft.
- 1933. Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft unter Berücksichtigung der angrenzenden Landschaften. Verh. d. Botan. Ver. d. Provinz Brandenburg 75, 229.
- Lindquist, B., 1931. Den skandinaviska bogskogens biologi (The ecology of the skandinavian beech-woods). Svenska Skogsv.-för. Tidskr. 3, Stockholm.
- Linkola, K., 1924. Waldtypenstudien in den Schweizer Alpen. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel in Zürich 1.
- und Tiirikka, A., 1936. Ueber Wurzelsysteme und Wurzel ausbreitung der Wiesenpflanzen auf verschiedenen Wiesenstandorten. Ann. Bot. Soc. Fenn. Vanamo 6, 6.
- Linstow, O. v., 1929. Bodenanzeigende Pflanzen. Abh. Preuß. Geolog. Landesanstalt N. F. 114.
- Lippmaa, T., 1932. Pflanzensoziologische Betrachtungen. Fedde's Rep. Beih. 66, 88.
- Lönnroth, 1925. Untersuchungen über die innere Struktur und Entwicklung gleichaltriger naturnormaler Kiefernbestände. Acta forest. Fennica 31.

- Lüdi, W., und Luzatto, G., 1935. Vergleichende Untersuchung zweier Methoden zur physikalischen Bodenanalyse. Ber. üb. das Geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich f. d. Jahr 1934, 51.
- Lundegårdh, H., 1924. Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena.
- Mäkela, T., 1936. Ueber Haine und Verbreitung der Hainbuchenpflanzen im Gebiete von Nord-Pirkkala-Tyrvää. *Silva Fennica* 37.
- Malmström, C., 1923. Degerö Stormyr. En botanisk, hydrologisk och utvecklingshistorisk undersökning över ett nordsvenskt myrkomplex. Akad. Avh. u. Meddel. fr. Stat. skogsförsöksanst. 20.
- Markgraf, F., 1932. Aus der Bredower Forst. Oekologie ihrer landschaftstypischen Pflanzengesellschaften. Beih. Bot. Centralbl. 49, Erg. Bd.
- 1937. Vegetationsstudien im Naturschutzgebiet Bellinchen. Beitr. z. Naturdenkmalpflege u. Naturschutz in Berlin u. Brandenburg. Berlin.
- Meijer-Drees, E., 1936. De Bosvegetatie van de Achterhoek en enkele aangrenzende gebieden. Proefschrift. Wageningen.
- Menke und Wiemann, D., 1933. Neue Methoden zur Untersuchung von Erdboden und Wasser im Zusammenhang mit Pflanzengesellschaften im Nahe- und Rheingebiet. Verh. Naturf. Ver. d. preuß. Rheinl. u. Westfalens 89. Bonn.
- Merz, M., 1932. Die Florentypen des Erzgebirges und Vogtlandes. Thar. forstl. Jahrb.
- Meusel, H., 1935. Die Waldtypen des Grabfelds. Beih. Bot. Centralbl. B. 53.
- Mevius, W., 1927. Reaktion des Bodens und Pflanzenwachstum. Naturwiss. u. Landwirtsch. 11.
- 1931. Die Bestimmung des Fruchtbarkeitszustandes des Bodens auf Grund des natürlichen Pflanzenbestandes. Handb. d. Bodenlehre (Blanck) 8, 49.
- Militzer, 1934. *Gagea spathacea* Salisb., ein neuer Bürger der schlesischen Flora. 106. Jahresber. d. Schles. Ges. f. Vaterl. Kultur. 1933. Breslau.
- Mitscherlich, E. A., 1923. Bodenkunde für Land- und Forstwirte, 4. Aufl. Berlin.
- Molinier, R., 1935. Etude phytosociologique et écologique en Provence occidentale. Commun. S. I. G. M. A. 35. Montpellier und Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille 27.
- Montfort, C., 1937. Die Trockenresistenz der Gezeitenpflanzen und die Frage der Uebereinstimmung von Standort und Vegetation. Ber. d. dtsh. Bot. Ges. 55, 85.
- Mückenhausen, E., 1934. Die Böden der weiteren Umgebung von Landsberg (Warthe) und besondere Untersuchungen an Grundwasserböden. Landw. Jahrb. 79, 283.
- 1936. Die deutschen Bodentypen nach dem Stande der heutigen Bodentypenlehre. Geolog. Rundschau 27, 2, 129.
- Müller-Stoll, W. R., 1935. Oekologische Untersuchungen an Xerothermpflanzen des Kraichgaues. Zeitschr. f. Bot. 29, 161.
- Némec, A., und Kvapil, K., 1925. Studien über einige physikalische Eigenschaften der Waldböden und ihre Beziehung zur Bodenazidität. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwes. 57, 540.
- Nietsch, A., 1927. Mitteleuropäischer Urwald. Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin.
- Niklas, H., Hock, A. und Frey, A., 1932. Vergleichende Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen Sättigungsgrad und Pufferung eines Bodens und den Reaktionswerten. Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde A. 25, 203, 330.
- Nitzschke, H., 1932. Der Neuenburger Urwald bei Bockhorn in Oldenburg. Karsten u. Schenck, Vegetationsbilder. 23. Reihe, H. 6/7. Jena.
- 1933. Eiche und Buche im Kampf. Natur u. Museum 12.
- Nostitz, v., 1932. Die Hygroskopizitäts- und Wasserkapazitätsbestimmung als Mittel zur steuerlichen Bodenbewertung. Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde A. 25, 275.

Sie

Sigmond,

2.

Simonis, W.,

vom

Jahrb.

Šimr, J., Wald

(Tschech

Soroceanu, E.,

de la F

Steffen, H., 19.

Stremme, H., 1

Peterr

Svinhufvud, V.

schiede

Teräsuvuori, A., 19.

des Elektro

louskoetoimini

Troll, W., 1926. Die n.

Landeskundl. For.

Tüxen, R., 1930. Ueber einig

Verbreitung. Jahrb. 1.

1931. Die Pflanzendecke

ner, W., Unsere Heimat.

Ith. Hildesheim.

1931/32. Die Pflanzensoziologie

schaften. Der Biologe 1, 8. Münche.

1932. Ist die Buche die „Nährmutt

archiv 1.

1937. Die Pflanzengesellschaften Nordwestde.

soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 3. Hannover.

und Ellenberg, H., 1937. Der systematische und der ökolog

wert. Mitt. d. florist.-soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 3. Ham

Ursprung, A., und Blum, G., 1930. Zwei neue Saugkraft-Meßmet
f. wiss. Bot. 72, 254.

Vageler, P., 1932. Ueber Wesen und Bedeutung der Hygroskopizität und des

Bodenwassers für die angewandte Bodenkunde. Fortschr. d. Landw.

1932. Der Kationen- und Wasserhaushalt der Mineralböden. Berlin

Valle, K. J., 1929. Können die südfinnischen Seen vermittle

Vegetation und Flora bonitiert werden? Acta forest. Fennica 34.

Valmari, J., 1921. Beiträge zur chemischen Bodenanalyse. Acta forest. Fennica

Vareschi, H., 1934. Waldtyp und Waldassoziation in den Bergwäldern des obo

Isartales. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen 60, 166.

Vlieger, J., 1937. Ueber einige Waldassoziationen der Veluwe. Mitt. d. f

soziol. Arbeitsgem. Niedersachsen 3. Hannover.

Ref.

dem Ge-
mun. S. I.

bodenkundliche
42, 357.

scale Schwankung
and Waldböden.

n Neustrelitz aus
Naturgesch. in

seeküste. Schr.

chénaié dans le
1935.

de. Schriften a. d.

deutschland. Beitr. z.

of vegetation units 1930—

tischer Grundlage. Abderh.

som ekologisk Faktor. Die Boden-
bedd. fr. Stat. Skogsförsöksanst. 19,2.

Dresden u. Leipzig.

stand der Waldtypenfrage. Ztschr. f. Welt-

graphischen Grundlagen des Waldbaus. 2. Aufl.

Lichtklima und Lichtgenuß. Abderh. Handb. d. biol. Arb. Meth.

1935. Angaben über die Humusazidität der Pflanzenunionen estländischer
tälder. Ann. soc. reb. naturae invest. Tartu 42, 186.

1. 1921. Stratification and hydrogen-ion concentration of the soil
to leaching and plant succession with special reference to wood-
urn. of Ecology 9.

the light climate of Woodlands. Ber. Schweiz. Botan. Ges. 46.
1872. Zur Kenntnis der Vegetationsverhältnisse von Neu-Vorpommern
Rügen. Diss. Kiel.

F., 1935. Binnenfischerei und natürliche Landschaft in Niedersachsen.
Wirtschaftswiss. Ges. z. Studium Niedersachsens A. 25. Oldenburg.

nitt, R., 1936. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Bodenflora
und ihre relative Abhängigkeit von den einzelnen Bodeneigenschaften in
Buchenverjüngungen. Würzburg.

ucker, Th., und Drude, G., 1934. Verbreitungsgesetze bei Pflanzen, bes.
Allium ursinum. Beih. Bot. Centralbl. A. 52, 540.

Tabelle 3. Relativer Lichtgenuß (in %) verschiedener Arten der Eichen-Hainbuchen- und Eichen-Birkenwälder ¹⁾.

Gesellschaften: Versuchsfläche Nr.:	staudenreiche <i>Querceto-Carpineten</i>								staudenarme <i>Qu.-C.</i>			Uebg.	<i>Querceto-Betuleten</i>			
	1	6	6b ²⁾	2	3	4	9	5	8	11	12	41 ⁴⁾	13	14	15	22 ⁵⁾
<i>Allium ursinum</i> (im Frühjahr begrünte, z. Zt. der Messung ve- getationsfreie Stellen)	0.93 0.80 0.65 6				2.18 1.54 0.77 12	2.60 1.85 1.43 14										
<i>Oxalis acetosella</i> (Nr. 15 außerhalb der Dauerversuchsfläche)						2.46 1.73 1.34 9	2.97 1.52 0.69 53		6.21 4.13 2.80 7		10.25 7.60 5.65 8				(7.3) (5.7) (4.4) 8	
<i>Asperula odorata</i> (Nr. 8 außerhalb der Dauerversuchsfläche) D. A. ²⁾			2.14 1.62 1.40 8				4.51 2.54 1.21 25	3.39 2.33 1.20 16	6.20 3.96 2.78 12	6.72 5.20 3.11 15	8.20 7.19 5.34 8					
<i>Primula elatior</i> Carp. ²⁾		2.23 1.54 0.85 7				4.23 2.85 2.27 5										
<i>Lamium galeobdolon</i>			2.12 1.65 1.26 15													
<i>Carex silvatica</i>			2.50 2.25 2.00 7													
<i>Crepis paludosa</i>		2.20 1.77 1.08 7														
<i>Circaea lutetiana</i>			2.58 2.35 1.76 7		12.20 6.00 2.12 10				(4.62) (3.58) (2.26) 7							
<i>Dryopteris Linnaeana</i> (Nr. 11 außerhalb der Dauerversuchs- fläche)										7.63 7.14 5.93 6	9.33 8.07 6.66 8					
<i>Stellaria holostea</i> (Nr. 2 und 15 außer- halb der Dauerver- suchsfläche) Carp.	2.03 1.43 0.77 7	2.80 2.13 1.60 7	2.18 1.70 1.34 15	3.41 3.22 3.02 4				(2.65) (1.83) (1.03) 15	9.55 7.48 4.33 6	7.15 6.75 6.30 6		14.1 11.6 10.3 12				27.4 19.8 15.4 10
<i>Melica uniflora</i> D. A.	2.65 1.64 0.93 16									8.79 8.06 7.02 7	8.51 7.50 6.31 5					
<i>Carex remota</i> Carp.										5.93 5.72 5.25 5	11.1 11.4 10.7 4					
<i>Poa nemoralis</i> (Nr. 8 außerhalb der Dauerversuchsfläche)			2.10 1.68 0.98 3					2.44 2.04 1.49 7	7.40 6.21 5.72 6	8.37 7.18 6.11 4		12.0 11.3 10.2 12				
<i>Milium effusum</i>		2.80 2.11 1.35 6	3.68 2.62 1.96 7	4.65 4.04 2.82 7				(2.23) (1.77) (1.14) 15	9.90 4.52 2.39 15			14.4 12.8 11.6 8				
<i>Aegopodium podagraria</i> Carp.	(2.07) (1.67) (1.30) 7	2.23 1.68 0.85 7		4.23 3.95 3.70 7				2.38 2.08 1.76 7								
<i>Stachys silvatica</i> (Nr. 5 außerhalb der Dauerversuchsfläche) Carp.		2.80 2.07 1.33 3	3.08 2.54 2.16 7	4.61 3.97 3.05 15	7.28 5.66 2.42 5		6.00 3.50 (1.68) 10	4.08 2.86 2.00 7								
<i>Elymus europaeus</i> Fag.										7.27 6.70 5.99 5						
<i>Brachypodium silvati- cum</i> Carp.	2.75 1.60 0.93 15		3.76 3.27 2.56 4	6.54 4.20 2.62 7				(2.02) (1.80) (1.32) 7		7.48 6.58 5.80 7						
<i>Dactylis glomerata</i>		3.20 2.10 1.51 7	2.54 1.89 (1.26) 7	5.25 4.30 2.82 7												
<i>Impatiens noli tangere</i> Carp.				4.70 3.76 3.05 15	13.10 7.02 4.48 7		4.33 3.51 (1.68) 9		8.95 6.86 (2.03) 15	10.20 7.45 5.93 7	10.56 9.30 6.35 7					
<i>Urtica dioica</i>				6.35 5.90 5.10 5	13.80 9.18 6.50 15			5.38 3.90 (2.27) 6	23.7 13.3 (3.7) 13	10.9 8.27 (7.02) 5						
<i>Vaccinium myrtillus</i>													12.6 7.6 (2.6) 23	10.1 8.1 5.1 23		12.8 9.3 6.6 15
<i>Molinia coerula</i>													19.9 12.9 (9.3) 6	(10.4) (9.9) (9.2) 8	18.8 13.2 (8.3) 35	15.4 11.7 7.6 12
<i>Holcus mollis</i>												15.1 13.8 12.1 9	23.5 15.5 10.7 13		27.4 19.6 15.4 10	20.7 18.6 17.0 9
<i>Eupteris aquilina</i>												17.4 15.6 14.4 8	29.8 18.2 13.6 12			31.4 21.3 16.2 15
ohne Krautschicht (eingeklammert: im Frühjahr begrünt, s. a. <i>Allium ursinum</i>)	(0.93) (0.80) (0.65) (6)				(2.18) (1.54) (0.77) (12)	(2.60) (1.85) (1.43) (14)		0.68 0.58 0.40 4	2.39 1.90 1.48 7				2.55 2.17 1.59 5			2.55 1.85 1.44 7
Mittelwerte sämtlicher Messungen:	1.51	1.87	2.04	3.88	5.99	1.97	2.17	2.13	6.25	6.69	7.25	12.8	13.4	8.56	14.3	13.1
Zahl der Messungen in jedem Bestand:	51	44	80	67	49	28	97	84	88	67	40	49	59	31	63	58
pH-Jahresmittelwerte (A ₁ +A ₂):	7.8	6.2	(5.8)	6.0	5.7	5.0	4.8	4.8	4.3	4.3	4.1	(3.9)	3.7	3.6	3.55	(3.6)

¹⁾ Die fettgedruckte Zahl bedeutet jeweils das Mittel der relativen Beleuchtungsstärke (in % des Freilandes) aus sämtlichen Einzelmessungen, die Zahl darüber den höchsten, die Zahl darunter den niedrigsten gemessenen Wert. Die unterste Zahl bedeutet die Zahl der Einzelmessungen. Diese ist im allgemeinen kleiner als 10, da es Verf. nicht so sehr darauf ankam, möglichst zahlreiche Daten für eine statistische Auswertung zu erlangen, als vielmehr innerhalb der nur 100 m² großen Dauerversuchsflächen jede Pflanzenart unter möglichst verschiedenen Beleuchtungsverhältnissen zu erfassen; die Beschränkung auf die Dauerversuchsflächen bot den Vorteil, daß die Beleuchtungsstärke zu eingehend untersuchten edaphischen Faktoren in Beziehung gesetzt werden konnte. — Die eingeklammerten Zahlen beziehen sich auf nicht blühende, in ihrer Vitalität reduzierte Pflanzen, die übrigen auf normal entwickelte, blühende Pflanzen in möglichst reinen Gruppen.

²⁾ Fag. = Verbandscharakterart des *Fagion*; Carp. = Verbandscharakterart des *Fraxino-Carpinion*; D. A. = Differentialart des *Querceto-Carpinetum asperuletosum*.

³⁾ Typische Variante des *Querceto-Carpinetum asperuletosum* nahe Versuchsfläche Nr. 6, mit ähnlichen Bodensäure-Verhältnissen wie bei dieser.

⁴⁾ Durchdringung des *Querceto roboris* - *Betuletum molinietosum* mit einzelnen Arten des *Querceto-Carpinetum* (z. B. *Stellaria holostea*, *Milium effusum* und *Poa nemoralis*), nahe Versuchsfläche Nr. 7 im „Bockmer Holz“.

⁵⁾ *Querceto roboris* - *Betuletum molinietosum* nahe Versuchsfläche Nr. 7 im „Bockmer Holz“.

