

Falko Hornschuch

Ausbreitungsstrategien der Feinwurzelsysteme von
Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris* L.) und Rot-Buche
(*Fagus sylvatica* L.) in Rein- und Umbaubeständen

Modifikation durch Konkurrenz und kleinräumige Bodenheterogenität

Heft **30**
November 2009

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt /
Contributions to Forest Sciences

Dieser Band entspricht der gleichnamigen Dissertation des Autors.
Tag des Rigorosums: 2.7.2009

Herausgeber: Prof. Dr. Andreas Roloff c/o Fachrichtung Forstwissenschaften, Tharandt
Redaktion: Dr. Stephan Bonn
Wiss. Beirat: Prof. Dr. Andreas W. Bitter
Prof. Dr. Franz Makeschin
Dr. Michael Vogel

Bezug über:

Institut für Dendrochronologie, Baumpflege und Gehölzmanagement Tharandt
an der Technischen Universität Dresden
Pienner Str. 8
01737 Tharandt
Tel.: 035203-38 31205
Fax: 035203-38 31218
e-mail: dendro@forst.tu-dresden.de

und:

Verlag Eugen Ulmer
Wollgrasweg 41
70599 Stuttgart
Tel.: 0711-4507-0
Fax: 0711-4507-120
e-mail: info@ulmer.de

Gefördert durch das Dendro-Institut Tharandt e.V. (DIT)

Manuskript-Eingang: 2.7.2009
Manuskript-Annahme: 10.10.2009

Bibliografische Information der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.d-nb.de> abrufbar.

ISBN 978-3-8001-5690-0
ISSN 1434-8233

© 2009 Eugen Ulmer KG, Stuttgart
Druck: addprint AG Possendorf

Inhaltsverzeichnis

1 EINLEITUNG	1
2 STAND VON WISSENSCHAFT UND FORSCHUNG	3
2.1 Naturnaher Waldbau und ökologischer Waldumbau im Verbreitungsgebiet mitteleuropäischer Buchenwälder	3
2.1.1 Allgemeine waldbauliche Einsichten und Entwicklungen	3
2.1.2 Unterbau und Voranbau von Buche unter Kiefer	5
2.2 Wurzelforschung	6
2.2.1 Wurzelforschung im europäischen Raum	6
2.2.2 Feinwurzelkonkurrenz	7
2.2.3 Bodenheterogenität und Wurzelplastizität	8
3 MATERIAL UND METHODEN	9
3.1 Auswahl der Untersuchungsflächen	9
3.2 Holzmesskundliche und bestandesstrukturelle Aufnahme	11
3.3 Bodenkundliche Erhebungen	12
3.4 Bodenbiologie	15
3.4.1 Bodenbiologische Aktivität	15
3.4.2 Regenwurmbesatz	15
3.5 Wurzelaufnahme	16
3.5.1 Auswahl der Probepunkte und Beprobungsturnus für die Bohrzyklindermethode	16
3.5.2 Wurzelgewinnung, -verarbeitung und -analyse	18
3.5.3 Statische Wurzelparameter	20
3.5.4 Dynamische Wurzelparameter	24
3.5.5 Konkurrenzausschluss Kiefer / Bodenvegetation	26
3.5.6 Übersicht über angewandte Wurzel-Untersuchungsmethoden und erhobene Wurzel- Parameter	28
3.6 Statistik und Geostatistik	29
4 KENNZEICHNUNG DER UNTERSUCHUNGSBESTÄNDE	31
4.1 Geographische Lage und Naturraum	31
4.2 Klima	34
4.3 Geologie	34
4.4 Boden	36
4.5 Vegetation	37
4.6 Holzmesskundliche Bestandesdaten und Bestandesstruktur	40
4.7 Bestandesgeschichte und Bestandesalter	46

5	ERGEBNISSE	49
5.1	Bodenkundliche Parameter	49
5.1.1	Bestandesbedingte Unterschiede zwischen den Waldumbau-Flächen	49
5.1.2	Bestandesbedingte Unterschiede zwischen den Teilarealen innerhalb der Waldumbau- und Bodendiversitäts-Flächen	52
5.2	Bodenbiologische Parameter	58
5.2.1	Bodenbiologische Aktivität	58
5.2.2	Lumbricidenzönose	60
5.3	Struktur und Dynamik der Wurzelsysteme	64
5.3.1	Spezifische Wurzelmorphologie	64
5.3.2	Wurzelvorrat und Verhältnis zum Baumholz	76
5.3.3	Wurzelflächen- und Wurzellängenindex	79
5.3.4	Profil der Wurzelmasse dichte	81
5.3.5	Profil der Wurzellängendichte	87
5.3.6	Profil der Wurzelspitzendichte	88
5.3.7	Horizontale Variabilität der Wurzelmasse dichte	90
5.3.8	Modellierung der horizontalen Wurzelverteilung anhand oberirdischer Strukturparameter	93
5.3.9	Variabilität des Feinwurzelprofils in Abhängigkeit von der oberirdischen Bestandesstruktur	102
5.3.10	Räumliche Wurzelverteilung der Bodenvegetation in Abhängigkeit von der Bestandesstruktur und Baumwurzel dichte	106
5.3.11	Räumliche Wurzelverteilung in Abhängigkeit von der chemischen Heterogenität der Bodenfestphase	112
5.3.12	Einwuchs der Wurzeln von Kiefer, Buche und Bodenvegetation in konkurrenzfreie Räume (<i>ingrowth core</i> -Methode)	124
5.3.13	Feinwurzelproduktion und -umsatz	129
5.4	Fehlerbetrachtung und Methodenkritik	136
6	DISKUSSION DER ERGEBNISSE UND LITERATURSTUDIE	145
6.1	Bodenökologische Wirkungen des Buchenunterbaus unter besonderer Berücksichtigung des Regenwurmbesatzes	145
6.1.1	Regenwurmfauna als Indikator für die Standorts- und Streuqualität	145
6.1.2	Bedeutung der Standortausstattung für die meliorative Wirksamkeit des Buchenunterbaus	146
6.1.3	Bodenzustand der einzelnen Zeitreihen-Glieder	148
6.1.4	Kleinräumige Bodenheterogenität durch Bestandesstrukturen	153
6.2	Struktur und Dynamik der Feinwurzelsysteme von Kiefer und Buche in ihren Reinbeständen	158

6.2.1 Ökologische Bedeutung der Feinwurzeln sowie Feinwurzelmorphologie und -architektur von Kiefern- und Buchen-Reinbeständen	158
6.2.2 Feinwurzel-dichte und -vorrat von Kiefern- und Buchen-Reinbeständen	160
6.2.3 Vertikalstruktur der Feinwurzelsysteme von Kiefern- und Buchen-Reinbeständen ..	162
6.2.4 Horizontalstruktur der Feinwurzelsysteme von Kiefern- und Buchen-Reinbeständen	166
6.2.5 Feinwurzel-dynamik von Kiefern- und Buchen-Reinbeständen	176
6.3 Konkurrenz und Einnischung der Wurzelsysteme von Bodenvegetation und Baumbestand	181
6.3.1 Wurzelreaktionen auf artfremde Wurzelsysteme	181
6.3.2 Bodenvegetation als Wurzelkonkurrent	183
6.3.3 Baumbestand als Wurzelkonkurrent	184
6.3.4 Vertikalstruktur der Wurzelsysteme von Kiefer und Bodenvegetation im Kiefern-Reinbestand	185
6.3.5 Horizontalstruktur der Wurzelsysteme von Kiefer und Bodenvegetation im Kiefern-Reinbestand	186
6.4 Konkurrenz und Einnischung der Feinwurzelsysteme von Kiefern und Buchen in ihren Mischbeständen	188
6.4.1 Feinwurzelarchitektur und -morphologie in Kiefern-Buchen-Mischbeständen	188
6.4.2 Feinwurzel-dichte und -vorrat von Kiefern-Buchen-Mischbeständen	190
6.4.3 Vertikalstruktur der Feinwurzelsysteme von Kiefern-Buchen-Mischbeständen	193
6.4.4 Horizontalstruktur der Feinwurzelsysteme von Kiefern-Buchen-Mischbeständen ..	198
6.4.5 Feinwurzel-dynamik von Kiefern-Buchen-Mischbeständen	201
6.4.6 Synopse: Voraussetzungen und Synergismen des Kiefern-Buchen-Mischbestandes	204
6.5 Einfluss der Standortsbedingungen auf die Feinwurzelsysteme (Makroskala)	208
6.5.1 Einfluss der mittleren Wasserversorgung auf die Feinwurzelsysteme	208
6.5.2 Einfluss der mittleren Nährstoffverfügbarkeit auf die Feinwurzelsysteme	211
6.6 Einfluss der horizontal differenzierten Bodeneigenschaften auf die Feinwurzelsysteme (Mikroskala)	215
6.6.1 Feinwurzelreaktionen in nährstoffreichen und feuchten Zonen (<i>patches</i>)	215
6.6.2 Artspezifische Reagibilität und Strategien der Feinwurzelsysteme in <i>patches</i>	219
6.6.3 Einfluss der mittleren Standortsausstattung auf die Feinwurzelreaktion in <i>patches</i> ..	224
6.6.4 Einfluss der Bodentiefe auf die Feinwurzelreaktion in <i>patches</i>	226
6.6.5 Einfluss verschiedener Bodenmerkmale und -eigenschaften auf das Feinwurzelsystem	227
6.7 Einfluss der vertikal differenzierten Bodeneigenschaften auf die Feinwurzelsysteme ..	232
6.7.1 Einfluss der mittleren Nährstoffausstattung auf den Nährstoff- und den Wurzel-dichtegradienten	232

6.7.2 Einfluss vertikaler Diskontinuitäten von Bodeneigenschaften auf das Feinwurzelprofil	234
6.7.3 Wechselseitige Beeinflussung von Humus- und Feinwurzelprofil.....	236
6.8 Abschließende Bewertung und Ausblick.....	239
7 ZUSAMMENFASSUNG	242
SUMMARY	248
LITERATURVERZEICHNIS	253
GLOSSAR	294
ANLAGEN	301

7 Zusammenfassung

In sechs Beständen einer unechten Zeitreihe, die den Waldumbau von Kiefer zu Buche repräsentieren, in zwei Kiefern- und zwei Buchenbeständen jeweils unterschiedlicher Trophie sowie in zwei Kiefern- und zwei Buchenbeständen jeweils unterschiedlicher Naturnähe wurden bodenkundliche, bodenbiologische und wurzelökologische Parameter erhoben. Die Untersuchungstiefe betrug i.d.R. 60 cm.

Veränderung humusmorphologischer, bodenchemischer und -biologischer Parameter im Verlauf des Waldumbaus

Während des Waldumbaus ändern sich die bodenökologischen Indikatoren nur langsam und betreffen zunächst die Of-Lage. Die deutlichsten Änderungen stehen mit der Entnahme der Kiefern in Verbindung und betreffen auch den Oberboden (Humusmächtigkeit, Basensättigung, K-, Mg-Konzentration, pH-Wert, C/N-Verhältnis).

Die Bestände erweisen sich hinsichtlich der Regenwurmfauna als relativ arten- und individuenarm. Es wurden sechs Arten determiniert. Artenausstattung, Lebensformtypenspektrum, Biomasse und Abundanz der Regenwürmer hängen stark vom pH-Wert, der Basensättigung und dem C/N-Verhältnis ab. Diese stehen in Zusammenhang mit dem Bucheneinfluss (Waldumbau) und/oder den Standortbedingungen. Im Übergangsstadium des Waldumbaus ist die Regenwurmzönose verarmt und noch nicht an die sich verbessernden Bodenbedingungen angepasst. Der Anstieg des Verhältnisses von Juvenilen zu Adulttieren zeigt aber bereits verbesserte Ernährungs- und Reproduktionsbedingungen an.

Unter dem Einfluss der Bestandesstruktur und Mischungsanteile ergeben sich kleinräumige Variabilitäten von Auflage- und Bodeneigenschaften sowie bodenbiologischen Parametern. Innerhalb der untersuchten, relativ geschlossenen Buchenbestände zeigen sich aber nur mittelbar über die Bodenparameter Zusammenhänge zwischen Bestandesstruktur und Regenwurmfauna.

Wurzelstrategien in Kiefern- und Buchen-Reinbeständen

Die Wurzelbeprobungen auf den Waldumbau- und Bodendiversitätsflächen erfolgten nach unterschiedlicher Methodik, was ihre quantitative Vergleichbarkeit einschränkt.

Die Kiefern-Reinbestände weisen eine geringere Feinwurzeldichte ($109\text{-}218\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$) als Buchenbestände ($212\text{-}535\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$) auf. Innerhalb Mitteleuropas sind Kiefernforste Nordostdeutschlands durch besonders niedrige Vorräte charakterisiert.

Mit ihrem Wurzeldimorphismus – einem großen Anteil oberflächennaher, trockenheitsresistenter und einiger tief reichender Wurzeln, die in attraktiven Bodenschichten weitere

Wurzelhorizonte bilden können – ist die Kiefer gut an Niederschlagsarmut und Lockersubstrate mit geringer Feldkapazität angepasst. Die vertikalen Wurzelverteilungskoeffizienten im Hauptwurzelhorizont sind klein ($\beta < 0,95$). Buchenwurzeln zeigen hier eher eine Präferenz für den Mineralboden. Die relativ schwache Durchwurzelung in 0-5 cm wird mit der Sensitivität der Buchenwurzeln für Austrocknung interpretiert.

Die Variabilität der Wurzelichte ist bei geringer Gesamtdurchwurzelung des Bestandes (z.B. infolge Nährstoffreichtums), bei hoher Bestandesstrukturdiversität und Bodenheterogenität groß. Die Autokorrelationslängen auf unterschiedlichen Skalenebenen sind bei Kiefernwurzeln kleiner ($a = 4,8$ m) als bei Buchenwurzeln ($a > 7$ m). Der Anteil räumlich nicht erklärbarer Mikrovarianz (Nugget-Effekt) ist bei Kiefer größer (70 %) als bei Buche (40 %, 49 %). Die hohe kleinräumige Variabilität (Clusterung) bei Kiefer weist auf starkes chemo- und hydrotropes Wurzelwachstum und/oder eine starke Reaktion in *patches* bei nur schwacher Bindung an den Bestandaufbau hin (*precision*-Strategie), während die Bewurzelung der Buche kleinräumig zusammenhängender ist und stärker von der Bestandesstruktur kontrolliert wird (Tiefen- und Stammfußgradient, *scale*-Strategie).

Das Kiefernwurzelsystem ist horizontal sehr weitläufig und reagiert relativ plastisch auf heterogene Ressourcenverteilung (Einwachsen von Wurzeln, *proliferation*), sodass die Zusammenhänge zwischen Stammkoordinaten und Wurzelverteilung schwach sind. Die Wurzelichte steht auf höherer Skalenebene jedoch mit der Kreisfläche des Teilareals in Beziehung. In den Buchenbeständen besteht bezüglich der Feinwurzelmenge ein steiler Gradient zu den Stammkoordinaten, während der Einfluss der Baumdimension in großer Entfernung gering ist. Das trifft besonders für die schwach durchwurzelten, nährstoffreichen Böden zu. Die relativ gleichmäßig hohe Zwischenstamm- und Lückendurchwurzelung nährstoffarmer Buchenbestände wird als Ausweichreaktion der Buchenwurzeln bei zu hoher intraspezifischer Konkurrenz und Ressourcenbeanspruchung im stammnahen Bereich interpretiert („*evitation*“).

Räumliche Muster der Bodenvegetationswurzeln ($a = 3,2-3,7$ m) hängen mit der baumkronen- bzw. strahlungsbedingten, oberirdischen Struktur der Bodenvegetationsdecke zusammen.

Diese Ergebnisse zur Wurzelndynamik (Kiefernfeinwurzel-Produktion $160 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; -umsatz $1,03 \text{ a}^{-1}$; Buchenfeinwurzel-Produktion $153, 263 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$; -umsatz $0,37; 0,54 \text{ a}^{-1}$) sind insofern unsicher und möglicherweise zu niedrig, weil zu wenige Aufnahmetermine gewählt wurden, um die saisonale Schwankungsbreite des Bio- und Nekromassevorrates vollständig erfassen zu können.

Wurzelstrategien in bodenvegetationsreichen Kiefernbeständen

Die Bodenvegetation stellt für die Kiefer einen starken Konkurrenten um die Ressource Wasser dar, was an der Reduktion des Verzweigungsindex und der vertikalen und

horizontalen Verdrängung der Kiefernurzeln bei Drahtschmielen- und Himbeerdominanz nachgewiesen werden kann. Das weit ausstreichende Wurzelsystem der Kiefer und eine geringere Drahtschmielenkonkurrenz bei gleichzeitig verbesserten Bodenbedingungen ermöglicht der Kiefer, attraktive (im Sinne von „*patches*“) Lückengebiete oberflächennah noch gut bis überdurchschnittlich gut zu durchwurzeln.

Kiefernurzeln beeinflussen die Biomasse und Biomassekompartimentierung (Spross, Stolonen, Wurzeln) der Bodenvegetationsarten Drahtschmiele, Himbeere und Blaubeere ungünstig.

Durch die starke Beschattung und intensive Feindurchwurzelung in kalkarmen Buchenbeständen können sich dort oft nur mesophile, schattentolerante, krautartige Flach- oder Humuswurzler etablieren.

Wurzelstrategien in Kiefern-Buchen-Mischbeständen

Kiefernurzeln reagieren auf die Konkurrenz mit Buchen „konservativ“, indem eine etwas bessere Nährstoffaufnahme durch Dickenwachstum und Oberflächenvergrößerung erzielt wird. Die Buchenwurzelmorphologie erweist sich bei Konkurrenz mit Kiefer als sehr plastisch, indem die spezifische Feinwurzellänge erhöht wird, um die Ressourcen effizienter zu nutzen (*morphological plasticity*). Bei hoher Wurzeldichte werden von beiden Baumarten i.d.R. mehr verzweigungsarme Langwurzeln gebildet (*architectural plasticity*).

Die Buche reagiert auf Kiefern-Konkurrenz mit einer Erhöhung ihrer Feinwurzeldichte bzw. niedrigen Spross-Wurzel-Verhältnissen (Aggregation, *scale*-Strategie). Bereits in der Mischbestandsphase *W 3* übersteigt der Buchen- den Kiefernfeinwurzelsvorrat. Trotz Rückgang von Baumholz- und Feinwurzelsvorrat sowie Feinwurzelsproduktion geht die oberirdische Nettoprimärproduktion (NPP) der Kiefer nur wenig zurück, was eine Erhöhung des Spross-Wurzel- und NPP-Wurzel-Verhältnisses zur Folge hat. Die konkurrenzschwächere Kiefer profitiert im (ungleichaltrigen) Mischbestand mit Buche von verschiedenen Synergismen (*facilitation*).

Aufgrund der Plastizität ihres Wurzelsystems (*root system plasticity, biomass allocation plasticity*) kann die Kiefer in Mischung die vertikale Kompatibilität mit dem Wurzelsystem der Buche noch verbessern. Die höheren Gesamtwurzeldichten in den Mischbeständen werden durch die gesteigerte Buchenwurzelbildung (Aggregation) und die Einnischung (vertikale Segregation, *niche partitioning* bei Kiefer) erzielt. Die Kiefer weist im Hauptwurzelhorizont – auch in lückigen oder buchendominierten Bestandesbereichen – eine Präferenz für die organische Auflage und den Oberboden auf, die jetzt frei von Konkurrenten der Bodenvegetation sind. Das führt im Verlaufe des Waldumbaus zu niedrigeren Wurzelverteilungskoeffizienten (β von 0,96 auf 0,93), während bei Buche in Mischung mit Kiefer ein stärkeres Tiefenstreben zu beobachten ist ($\beta > 0,96$ im Vergleich zu 0,95). Beide Wurzelarten

erreichen große Bodentiefen (> 210 cm), infolge der höheren Aufnahmeeffizienz profitiert davon vor allem die Kiefer.

Die horizontale Kiefern- und Buchenwurzelverteilung wird im Verlauf des Waldumbaus zunehmend von der Verteilungsstruktur der Buchen gesteuert. Trotz aggressiver, aber ortstreuer Bewurzelung der Buche kann sich die defensiv und extensiv wurzelnde Kiefer aufgrund der hohen Plastizität ihres Wurzelsystems einnischen (horizontale Segregation, *niche partitioning* bei Kiefer).

Die Kiefernfeinwurzelproduktion geht im Verlaufe des Waldumbaus zurück. Gleichzeitig nimmt die Umsatzrate ab und die Lebensdauer von Kiefernwurzeln erhöht sich, was zur Folge hat, dass nur ein moderater Rückgang des Kiefernfeinwurzelsvorrates beobachtet wurde. Die Vitalität oberflächennaher Kiefernwurzeln kann an der besseren Streuqualität und der fehlenden Konkurrenz durch die Bodenvegetation liegen.

Wurzelstrategien bei differenzierter Ressourcenausstattung auf Ökosystem- und Bestandesskala

Während auf der *Ökosystemskala* nährstoffreiche Böden mit i.d.R. dickeren Feinwurzeln geringerer Produktion schwächer durchzogen werden als nährstoffarme Standorte, werden auf der *Mikroskala* nährstoffreiche Areale (*patches, microsites*) mit relativ dünneren Wurzeln relativ stärker durchwurzelt als ihre nährstoffärmere Umgebung.

Die Kiefer vermag *patches* besser aufzuspüren und ihr Feinwurzelsystem räumlich an eine heterogene Ressourcenverteilung bzw. Konkurrenzsituation anzupassen (*root system plasticity, biomass allocation plasticity*), während die Buche vorhandenen Ressourcen des von ihr durchwurzelteten Bodenraumes aufgrund hoher Wurzelintensität und -verzweigung besser nutzen kann (*exploitation efficiency*).

Betrachtet man die *ingrowth cores* als attraktive Bodenbereiche, entspricht das Verhalten der Kiefer der *precision*-Strategie, da sie bei ähnlicher Standortsausstattung im Kiefern-Reinbestand ihren (zwar niedrigeren) Bestandesvorratswert schneller erreicht als die Buche im Buchen-Reinbestand. Im Mischbestand wurde der Bestandeswert bei Buchenfeinwurzeln wahrscheinlich wegen der konkurrenzbedingten Produktionssteigerung schneller erreicht.

Wurzelarchitektonische und -morphologische Parameter wurden auf den Bodendiversitäts-Flächen nicht erhoben, die Wurzelparameter der Waldumbau-Flächen lassen aber indirekt Rückschlüsse auf das Verhalten in Nährstoff*patches* zu. In den Mischbeständen sind die Verzweigungsindices von Kiefer und Buche positiv miteinander korreliert, was eine gleichgerichtete Reaktion in Nährstoff*patches* vermuten lässt. Die Buche bildet in *patches* (z.B. *ingrowth cores*) ausgesprochen dünne Wurzeln (*morphological plasticity*).

Bei sehr hoher Buchenfeinwurzel-dichte verzweigen sich Kiefern- und Buchenwurzeln seltener, was auf Ressourcenerschöpfung im Buchen-Stammbereich hinweist. Eine lokal

höhere Kiefernwurzelndichte ist mit einer stärkeren Kiefern- und im Mischbestand ebenfalls ausgeprägten Buchenwurzelverzweigung verbunden. Dies deutet auf gezieltes Einwachsen und Ausbeuten von *patches* durch Kiefer (*proliferation*, *precision*-Strategie) und einen Mitnahmeeffekt bei Buche hin (stärkere Verzweigung am Ort vorhandener Wurzeln, *scale*-Strategie). In der Auflage des älteren Mischbestandes verzweigten sich beide Wurzelarten auch bei sehr hoher Wurzelndichte stärker, was mit kürzeren Depletionszonen in diesem Milieu erklärt wird. Beide Wurzelarten, aber besonders die Wurzeln der Kiefer, verzweigen sich in den *ingrowth core*-, „*patches*“ stärker (*architectural plasticity*).

Die Erwartung, dass die Reaktion auf Nährstoff*patches* umso stärker ausfällt, je nährstoffärmer der Bestand ist, konnte durch die eigenen Untersuchungen nicht eindeutig bestätigt werden.

Die Korrelation zwischen Wurzelndichte und Humus-, C- und N-Anreicherung wird mit der Tiefe meist straffer, es sei denn, dass auf sehr nährstoffarmen Kiefernstandorten keine gezielte Wurzelinvestition aufgrund des zu geringem Nährstoffkontrastes ausgelöst wird und wegen zu geringen Nährstoffgehaltes auch nicht lohnt.

Da die Verteilung der Bodenvegetationsarten von der Baumkronenstruktur abhängig ist, bestehen nur schwache Zusammenhänge zwischen ihrer Wurzelndichte und der kleinräumigen Bodenheterogenität auf der Meterskala.

Kleinräumig mächtige Rohhumusauflagen haben im Mineralboden niedrigere Kiefernwurzelvorräte und mächtigere Moderauflagen höhere Buchenwurzelvorräte zur Folge. Bei hohem Bestandesniederschlag erhöhen sich Kiefern- und Bodenvegetationswurzelndichte.

Auf armen Böden reagieren die Kiefernwurzeln empfindlich auf den Humus- und N-Gehalt. Der negative Zusammenhang zwischen Humusgehalt und pH-Wert auf Sandböden führt dazu, dass die am wenigsten sauren Bereiche (geringe AKe, Wasserhaltefähigkeit, N- und S-Gehalte durch Humusmangel) und die humusreichsten Bereiche (Basenarmut durch Fulvosäuren) nicht generell am stärksten durchwurzelt sind. Bei Buche und bei hohem Basengehalt ist die Humussensitivität schwach. Bei den Elementsättigungen ist Magnesium überall positiv, Aluminium überall negativ mit der Wurzelndichte korreliert.

Eine Verflachung des Wurzelsystems auf nährstoffarmen Standorten entsprechend des steileren Nährstoff-Gradienten ist nur beim nährstoffarmen Buchenbestand, der aus Unterbau hervorgegangen ist, erkennbar. In anderen Fällen führen bodengenetische Aspekte, z.B. die Bildung eines Bh, eher zu einer Erhöhung des Verteilungskoeffizienten im Hauptwurzelhorizont.

Die Wurzelprofile der Bodenvegetationsarten sind bei Nährstoffarmut flacher.

Unter anderem durch die Konstruktionseigenschaften der spezifischen Skelettwurzelsysteme reagieren Kiefernwurzeln stärker auf Unterschiede des Humusgehaltes im Oberboden und

Buchenwurzeln stärker auf Unterschiede des Humusgehaltes im mittleren/unteren Bodenbereich.

Innerhalb des Hauptwurzelaumes stehen die deutlichsten vertikalen Diskontinuitäten der Wurzeldichte mit den Horizontgrenzen von Eluvial- und Illuvialhorizont in den Kiefernbeständen in Verbindung. Meist lässt sich ein Zusammenhang zwischen der Stärke des tiefenbezogenen Humus- und Wurzeldichtegradienten nachweisen. Er ist bei Buche und guter Basenausstattung schwächer, was dazu führt, dass Humus- und Wurzelprofil im nährstoffreichsten Buchenbestand nicht miteinander übereinstimmen.

Summary

Dispersal strategies of fine root systems of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) in pure and mixed stands of forest transformation – Modifications by competition and small-scale soil heterogeneity

The dissertation comprised research on pedological, soil biological and root ecological parameters for six stands of a chronosequence that represented the forest transformation from pine stand to beech stand. Two pine and two beech stands of different trophic levels as well as two pine and two beech stands of different semi-natural states were analysed – usually at a soil depth of 60 cm.

Changes of humus morphological, soil chemical and soil biological properties during the forest transformation

The soil ecological indicators change slowly during the forest transformation – first of all only for the Of layer. The greatest changes happen when the pines are harvested, which concerns also the topsoil (thickness of organic layer, base saturation, K and Mg concentrations, pH value, C/N ratio).

The earthworm community is poor in species with a low abundance for the estimated stands. Six species were determined. The spectrum of species and life forms, biomass and abundance of earthworms strongly depends on pH value, base saturation and the C/N ratio. It is related to the influence of beech (succession stage of forest transformation) and/or site factors. In the transition stage of forest transformation the earthworm community is poor in species and not yet adapted to the improving soil conditions. The increase in the juvenile/adults ratio shows however already an improved nutritional status and conditions of reproductivity.

The influence of stand structure and composition ratio of tree species leads to small-scale variability of conditions for humus layer, topsoil and soil biological properties. Connections between stand structure and earthworm community in the relatively closed beech stands exist only indirectly based on the soil properties.

Rooting strategies in pure stands of pine and beech

The roots were sampled by different methods at forest transformation sites and at soil heterogeneity sites, which restricts their comparability.

The pure stands of pine have a lower fine root density ($109\text{-}218 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) than beech stands ($212\text{-}535 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). Especially pine forests in northeast Germany are characterized by low storage.

With their dimorphism of root systems pines are especially adapted to low precipitation and coarse-textured soils with low field capacity. They have a great portion of superficial drought-resistant roots as well as some deep roots, which can create further rooting horizons in attractive soil layers. The vertical root distribution coefficients in the main root horizon are low ($\beta < 0.95$). Here, beech roots rather show a preference for mineral soils. The low rooting density in 0-5 cm depth is interpreted as drought sensitivity of beech roots.

The variability of rooting density is high under a low total stand rooting density (e.g. under high nutrition) and under high stand structure diversity and soil heterogeneity. The ranges on different scales are lower for roots of pine ($a = 4.8$ m) than those of beech ($a > 7$ m). The portion of non-spatial micro-variance (nugget effect) is greater for pine (70 %) than for beech (40 %, 49 %). The high small-scale variability (clustering) of pine roots refers to a strong chemo- and hydro-tropism and weak connections to stand structure (precision strategy), while the rooting of beech is more connected at small scale and is more controlled by stand structure (gradient of depth and stem position, scale strategy).

The root system of pine is horizontally extensive and reacts plastically towards heterogeneous spatial distribution of resources – hence connections between stem and root distributions are weak. At a higher scale however the root density relates to the basal area of partial stand area. At beech stands there exists a steep gradient for rooting density in relation to stem coordinates, while there is only a weak influence of tree dimension at greater distances. This situation is especially found at nutrient-rich stands with low rooting density. The high, homogenous rooting density for intermediate areas between trees and at gaps in nutrient-poor stands of beech is interpreted as an avoiding reaction of roots towards high intra-specific competition and resource depletion near stems of beech („evitation”).

Spacing patterns of rooting density of ground vegetation ($a = 3.2$ - 3.7 m) are connected to the ground vegetation cover aboveground, which is a result of grown structure and radiation respectively.

The turnover (1.03 a^{-1}) and production ($160 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) of fine roots of pine and fine root production of beech ($153, 263 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$) correspond to the (lower) spectrum of published data. Relatively low turnover rates of fine roots were found in pure stands of beech ($0.37, 0.54 \text{ a}^{-1}$). The results of root dynamics are uncertain insofar, as too few sampling dates existed to determine the total seasonal variance of bio- and necromass correctly.

Rooting strategies in pine stands with rich ground vegetation

For pines the ground vegetation is a strong competitor for the water resources. This is determined by the decreasing branching density and the vertical and horizontal out-competing of pine roots by dominating Wavy Hair-grass (*Avenella flexuosa*) and Raspberry (*Rubus idaeus* agg.). If the Wavy Hair-grass competition decreases and the soil properties improve

simultaneously, the roots of pine can reach attractive gaps (patches) in the topsoil due to their extensive radiated superficial rooting system.

The pine roots influence biomass and biomass allocation (shoots, stolons, roots) of Wavy Hair-grass, Raspberry and Blueberry (*Vaccinium myrtillus*) in an unfavourable way.

In low-lime beech stands only shade tolerant, mesophilic herbaceous plants can be established because of the strong shading and high fine rooting density of trees.

Rooting strategies in mixed pine-beech forests

Pine roots react “conservatively” towards competition of beeches by a slight increase in nutrient uptake based on tree diameter and surface growth. The root morphology of beech reacts very plastically on competition of pine, whilst the specific root length increases to use the resources more efficiently (morphological plasticity). If the root density is high, both tree species will create low branching roots (architectural plasticity).

The fine root density and root/shoot ratio of beech increase compared to pine (aggregation, scale strategy). Already in the early mixing phase the fine root storage of beech is higher than that of pine. In spite of a decrease in sawtimber storage, fine root storage and fine root production the aboveground net primary production (NPP) of pine is only decreasing slightly – resulting in a lower root/shoot ratio and root/NPP ratio. The poorly competitive pine profits from different synergisms (facilitations) in (different-aged) mixing stands.

The compatibility of root systems of pine and beech can be improved in mixed stands due to the plasticity of the pine root system (biomass allocation plasticity). The higher fine root production of beech by competition (aggregation) and the niche partitioning of pine (segregation) leads to higher total fine root storage in mixing stands. The pine roots prefer the organic layer and the topsoil in mixed stands without competition of ground vegetation – also in gaps and beech-dominated areas. As a result the vertical root distribution coefficient is decreasing during the forest transformation (β from 0.96 to 0.93), while the root system of beech tends to grow deeper in mixed stands with pine ($\beta > 0.96$ in comparison to 0.95). Roots of pine as well as beech reach high soil depths (> 210 cm). Due to its higher nutrient uptake efficiency pine profits mostly from that.

During the succession of forest transformation the horizontal rooting pattern for pine and beech are increasingly controlled by dispersion of beech stems. In spite of the aggressive but location-fitted rooting of beech the defensive and extensive rooting of pine can occupy suitable niches due to their high root system plasticity (horizontal segregation, niche partitioning).

The production of fine roots of pine decreases during the forest transformation. Turnover and longevity of fine roots of pine increase at the same time. As a result the reservoir of pine root

is only decreasing slightly. The vitality of superficial fine roots might be a result of a better litter quality and missing competition of ground vegetation.

Rooting strategies under differentiated resource availabilities at ecosystem and site scale

While root density and production is lower and the roots are thicker in nutrient-rich soils than in nutrient-poor soils at ecosystem scale, the root density is higher and the roots are thinner in nutrient-rich patches (microsites) than the surrounding nutrient-poor soils at microscale. The pine can locate and exploit patches better than beech. The pine can adapt its root system to heterogeneous resource distribution or competitive status spacing respectively (root system plasticity, biomass allocation plasticity). The beech can better use the resources in their rooting zone due to its high fine root density and branching density (exploitation efficiency).

If the ingrowth cores are interpreted as attractive soil areas (patches), the behaviour of pine in pure stands corresponds to the precision strategy because it reaches its site-specific fine root storage faster (although lower) than beech their higher fine root storage under the same site conditions in pure beech stand. The site level of fine root storage of beech was reached faster in mixed stand, which could be the effect of the competition-induced higher production.

Although architectural and morphological root parameters were not estimated at soil heterogeneity sites, the root parameters of forest transformation sites allow for indirect conclusions about the behaviour of roots in nitrogen-rich patches. In mixed stands the root branching densities of pine and beech show a positive correlation, which could be derived from similar reactions in nutrient-patches. The beech creates very thin roots in patches (morphological plasticity).

If fine root density of beech is very high, the roots of pine and beech have a low branching density due to resource depletion near beech stems. A local higher fine root density for pine is connected to a higher root branching density of pine, and in mixed forests also with root branching density of beech. This indicates a directed proliferation of pine roots into patches and a cash-and-carry effect by beech roots (higher branching density of local roots, scale strategy). If the rooting density is very high in the organic layer of mixed stands, the root branching density of pine as well as beech is also higher, which might be related to shorter depletion zones under the respective conditions. Roots of both trees species – especially pine – are more branched in the ingrowth cores (patches) (architectural plasticity).

The prediction of stronger reactions in nutrient-poorer sites could not be confirmed in the analysis.

The correlations between root density and humus as well as C and N enrichment are stronger with depth. This is not valid, if the root biomass allocation is not induced due to an insufficient nutrient-threshold and -contrast in nutrient-poor pine sites.

The correlations between root density of ground vegetation and small-scale heterogeneity of soil properties are low at the metric scale, because the dispersion of ground vegetation cover depends on crown structure.

The local thickness of raw humus correlates negatively with root storage of pine in mineral soils, while the local thickness of mildew correlates positively with root storage of beech. Precipitation correlates positively with root density of pine and ground vegetation.

Roots of pine react sensitively towards the humus and N content in nutrient-poor soils. The negative connection between humus content and pH value in sandy soil has the effect that the least acid areas (low CEC and water-holding capacity, low N and S contents through humus-poorness) and the most humus-rich areas (base-poverty due to fulvo acids) generally do not have the highest rooting density. The sensitivity towards the humus content is low for beech and for a high base content. In all situations, magnesium is positively correlated and aluminium is negatively correlated to rooting density.

At nutrient-poor sites a concentration of roots in the topsoil was only found in the pure beech stand of forest transformation sites. In other cases the specific soil-genetic properties (for example Bh horizon) rather lead to an increased vertical distribution coefficient in the main rooting horizon at nutrient-poor sites.

The roots profiles of ground vegetation species are concentrated in the shallower topsoil at nutrient-poor sites.

Roots of pine react stronger towards differences of humus content in the topsoil, while roots of beech react stronger towards differences of humus content in deeper soils. Among other things, this is related to the construction properties of specific skeletal root systems.

The greatest vertical discontinuities of rooting densities within the main root horizon are connected with the borderlines of the Ae and Bs horizons for pine stands. In the most stands exists a connection between the depth-related gradients of humus content and root density. It is weaker for beech and under good base abundance, which leads to a lack of correlation between the humus content profile and the rooting profile in the most nutrient-rich pure stands of beech.

Forstwissenschaftliche Beiträge Tharandt / Contributions to Forest Sciences

- | | | |
|-----------|---|-------------------|
| 1 | (1997) A. Roloff/ K. Klugmann
Ursachen und Dynamik von Eichen-Zweigabsprüngen
97 S. | 5,00 € |
| 2 | (1998) D. Krabel
Mikroanalytische Untersuchungen zur Physiologie des Baumkambiums
von <i>Thuja occidentalis</i> L. und <i>Fagus sylvatica</i> L.
96 S. | 5,00 € |
| 3 | (1998) S. Bonn
Dendroökologische Untersuchung der Konkurrenzdynamik in
Buchen/Eichen-Mischbeständen und zu erwartende Modifikationen
durch Klimaänderungen
226 S. | 12,50 € |
| 4 | (1998) W. Nebe/ A. Roloff/ M. Vogel (Hrsg.)
Untersuchung von Waldökosystemen im Erzgebirge als Grundlage
für einen ökologisch begründeten Waldumbau
255 S. | 15,00 € |
| 5 | (1999) R. Kießner
Ein auf Strahlungsmessungen basierendes Verfahren zur Bestimmung
des Blattflächenindex und zur Charakterisierung der Überschirmung
in Fichtenbeständen
192 S. | 11,40 € |
| 6 | (1999) D. Bartelt
Oberirdische Phyto- und Nährelementmassen auf meliorierten,
immissionsbelasteten Standorten des Erzgebirges
178 S. | 11,40 € |
| 7 | (1999) A. Bolte
Abschätzung von Trockensubstanz-, Kohlenstoff und Nährelement-
vorräten der Waldbodenflora – Verfahren, Anwendung und Schätztafeln
285 S. | <i>vergriffen</i> |
| 8 | (1999) E. D. Mungatana
The Welfare Economics of Protected Areas: The Case of
Kakamega Forest National Reserve, Kenya
265 S. | 16,40 € |
| 9 | (2000) G. Mackenthun
Die Gattung <i>Ulmus</i> in Sachsen
294 S. | 16,40 € |
| 10 | (2000) H. Wolf/ J. Albrecht (eds.)
The Procurement of Forestry Seeds in Tropical and Subtropical
Countries – the Example Kenya –
233 S. | 13,90 € |
| 11 | (2001) U. Neumann
Zusammenhang von Witterungsgeschehen und Zuwachsverläufen in | |

	Fichtenbeständen des Osterzgebirges 193 S.	11,40 €
12 (2001)	H. Lemme Populationsdynamik der Frostspanner <i>Operophtera fagata</i> (SCH.) und <i>Operophtera brumata</i> (LINNÉ) während einer Retrogradation in Ebereschen-Bestockungen des Erzgebirges 238 S.	13,90 €
13 (2001)	T. Schreiter Auswirkungen von Landnutzungssystemen auf die Zusammensetzung von Coleopterenzönosen (Insecta – Coleoptera) 186 S.	11,40 €
14 (2001)	H. Weiß Informationsverwaltung in Botanischen Gärten am Beispiel des Forstbotanischen Gartens in Tharandt 194 S. + CD-ROM	11,40 €
15 (2001)	G. Slotosch Waldschulen. Beitrag zum Bewerten und Verstehen waldbezogener Bildungsprozesse 394 S. + 65 S. Anhangsband	27,40 €
16 (2002)	J. Schumacher Untersuchungen über den Gesundheitszustand der Schwarz-Erle (<i>Alnus glutinosa</i> [L.] GAERTN.) im Nationalpark Vorpommersche Boddenlandschaft – Erhebung und Ursachenanalyse biotischer Schadfaktoren 183 S.	11,40 €
17 (2002)	A. Roloff / S. Bonn (Hrsg.) Ergebnisse ökologischer Forschung zur nachhaltigen Bewirtschaftung von Auenwäldern an der Mittleren Elbe 227 S.	13,90 €
18 (2004)	K. H. Müller Lückendynamik in Fichtenreinbeständen des Erzgebirges – Bestandesreaktion, Ressourcenverfügbarkeit und Empfehlungen zum Waldumbau 230 S.	13,90 €
19 (2004)	J. Schröder Zur Modellierung von Wachstum und Konkurrenz in Kiefern/Buchen-Waldumbaubeständen Nordwestsachsens 271 S.	16,40 €
20 (2004)	C. Fürst / A. W. Bitter / D.-R. Eisenhauer / F. Makeschin / H. Röhle / A. Roloff / S. Wagner (eds.) Sustainable Methods and Ecological Processes of a Conversion of Pure Norway Spruce and Scots Pine Stands into Ecologically Adapted Mixed Stands 244 S.	13,90 €

- 21** (2004) H.-P. Reike
 Untersuchungen zum Raum-Zeit-Muster epigäischer Carabidae
 an der Wald-Offenland-Grenze
 373 S. 21,40 €
- 22** (2005) W. Nebe, K.-H. Feger (Hrsg.)
 Atmosphärische Deposition, ökosystemare Stoffbilanzen und
 Ernährung der Fichte bei differenzierter Immissionsbelastung
 129 S. 8,90 €
- 23** (2005) M. Rothe
 Reaktionen des Wasserhaushaltes der Fichte (*Picea abies* [L.] KARST.)
 auf extremen Trockenstress
 175 S. 11,40 €
- 24** (2005) A. Muchin
 Analytische Untersuchungen zum Einfluss des Standorts auf das
 Wachstum von Stiel- und Traubeneiche im nordostdeutschen Tiefland
 264 S. 16,40 €
- 25** (2005) U. Pietzarka
 Zur ökologischen Strategie der Eibe (*Taxus baccata* L.) –
 Wachstums- und Verjüngungsdynamik
 195 S. 11,40 €
- 26** (2006) C. Heidecke
 Optimierung der Stammapplikation systemischer Pflanzenschutzmittel
 auf der Grundlage baumbiologischer und holzanatomischer Aspekte
 143 S. 11,40 €
- 27** (2006) D. Ißleib
 Genetische Strukturen in Buchen-Altbeständen und Naturverjüngung
 (*Fagus sylvatica* L.) des Mittleren Erzgebirges
 140 S. 11,40 €
- 28** (2006) C. Fürst, V. Janecek, C. Lorz, F. Makeschin, V. Podrazky, H. Vacik (eds.)
 Future-oriented concepts, tools and methods for forest management
 and forest research crossing European borders
 250 S. 16,40 €
- 29** (2007) M. Denner
 Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus in der Dübener Heide
 und im Erzgebirge auf die Bodenvegetation
 402 S. + CD-ROM 26,40 €
- 30** (2009) F. Hornschuch
 Ausbreitungsstrategien der Feinwurzelsysteme von Wald-Kiefer
 (*Pinus sylvestris* L.) und Rot-Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Rein- und
 Umbauständen
 340 S. 21,40 €

Beihefte (ohne Begutachtungsverfahren, teilweise mit finanzieller Förderung gedruckt)

– nur über Dendro-Institut Tharandt e.V. zu beziehen; www.dendro-institut.de –

- | | | |
|-----------------|---|-------------------|
| 1 (2000) | S. Wagner (Hrsg.)
Perspektiven in der Waldbau Wissenschaft
186 S. | <i>vergriffen</i> |
| 2 (2002) | E. Schuster (2. erweiterte Auflage)
Chronik der Tharandter forstlichen Lehr- und Forschungsstätte 1811-2000
284 S. | 10,00 € |
| 3 (2002) | S. Rajanov
Geschichte der Tharandter Immissionsforschung 1850 - 2002
172 S. | <i>vergriffen</i> |
| 4 (2003) | H. Landmesser (Hrsg.)
Chemie und Forstwirtschaft – Gegensatz oder Symbiose
142 S. | 8,00 € |
| 5 (2004) | S. Kätzel, H. Landmesser, S. Löffler, O. Wienhaus (Hrsg.)
Einsatz von Biomarkern für das forstliche Monitoring
176 S. | 9,00 € |
| 6 (2007) | A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)
Urbane Gehölzverwendung im Klimawandel und aktuelle Fragen
der Baumpflege
132 S. | <i>vergriffen</i> |
| 7 (2008) | A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)
Aktuelle Fragen der Baumpflege und Stadtböden als Substrat für ein
Baumleben
162 S. | 12,00 € |
| 8 (2009) | A. Roloff, D. Thiel, H. Weiß (Hrsg.)
Konzepte und Gestaltung mit Stadtbäumen und aktuelle Fragen
der Baumpflege
132 S. | 12,00 € |