Zeitschrift: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der Eidg. Tech. Hochschule, Stiftung Rübel, in Zürich

Herausgeber: Geobotanisches Institut, Stiftung Rübel (Zürich)

Band: 47 (1971)

Artikel: Vergleichend ökologische Untersuchungen an Plateau-Tannenwäldern im westlichen Aargauer Mittelland

Autor: Pfadenhauer, Jörg

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308371

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 23.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

VERÖFFENTLICHUNGEN DES GEOBOTANISCHEN INSTITUTES
DER EIDG. TECHN. HOCHSCHULE, STIFTUNG RÜBEL, IN ZÜRICH
47. HEFT

Vergleichend ökologische Untersuchungen an Plateau-Tannenwäldern im westlichen Aargauer Mittelland

von

JÖRG PFADENHAUER

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

1971

Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Zürich, 47. Heft

Vergleichend ökologische Untersuchungen an Plateau-Tannenwäldern im westlichen Aargauer Mittelland

von

JÖRG PFADENHAUER

1971

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

Inhalt

Vorwort 5

1. Einleitung 6
2. Gradientenanalyse 13
3. Standort und Gesellschaftsaufbau 16
3.1 Station «Bim scharfen Eggen» 16
3.2 Station «Gfill-Ischlag» 17
4. Methodik 19
4.1 Untersuchung der Saugspannung mittels Tensiometern 19
4.2 Methodik der Probeflächenauswahl für die floristische und bodenkundliche Untersuchung 21
4.3 Methodik der bodenkundlichen Untersuchung 21
5. Ergebnisse 24
5.1 Station «Bim scharfen Eggen» 24
5.2 Station «Gfill-Ischlag» 35
6. Diskussion 47
6.1 Der Wasserhaushalt 47
6.2 Der Stickstoff 49
6.3 Die organische Substanz 56
6.4 Mineralstoffe und Austauschkapazität 57
7. Versuch einer ökologischen Abgrenzung mittels Schwellenwerten 60

Zusammenfassung 66

Summary 68

Literaturverzeichnis 70

Vorwort

Im Jahr 1970 hatte ich Gelegenheit, am Geobotanischen Institut an der ETH Zürich, Stiftung RÜBEL, über die Ökologie schweizerischer Weißtannenwälder zu arbeiten. Neben Untersuchungen im Schweizer Jura, deren Schwerpunkt am Chasseral und am Weißenstein lag, sollten die bodenphysikalischen und bodenchemischen Verhältnisse der Plateau-Tannenwälder des westlichen Aargauer Mittellandes unweit Zofingen analysiert werden. Mein Aufenthalt in Zürich wurde in großzügiger Weise vom Zentenarfonds der ETH finanziert, der auch einen Druckkostenbeitrag spendete. Dafür sei an dieser Stelle sehr herzlich gedankt.

Für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für zahlreiche fruchtbare Diskussionen und Anregungen fachlicher und methodischer Art bin ich Herrn Dr. F. KLÖTZLI, für die freundliche Aufnahme und die Möglichkeit, am Geobotanischen Institut arbeiten zu dürfen, dem Direktor, Herrn Prof. Dr. E. LANDOLT, zu großem Dank verpflichtet.

Besonders herzlich danke ich auch Herrn Prof. Dr. F. RICHARD, Schweizerische Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf, sowie seinen Assistenten und technischen Mitarbeitern für die Aufgeschlossenheit, mit der sie meinen Untersuchungen entgegenkamen, für die Beratung in bodenphysikalischen Fragen und nicht zuletzt für die großzügige Bereitstellung von 150 Tensiometern, ohne die diese Arbeit nicht realisierbar gewesen wäre.

Die sehr zahlreichen bodenchemischen Analysen besorgte mit unermüdlichem und großem persönlichen Einsatz Frau M. SIEGL. Einige Laborarbeiten erledigte Frl. T. EGLOFF, verschiedene Zeichen- und Schreibarbeiten wurden von Frl. E. BRÄM ausgeführt (alle Geobotanisches Institut). Die Möglichkeit der Bestimmung von laktatlöslichem Phosphat und Kali in der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, gewährten mir die Herren Dr. E. FREI und Dr. HOFER. Ihnen allen gebührt mein herzlicher Dank.

Für manche wertvollen Anregungen und Diskussionen danke ich ferner den Herren A. GIGON, Zürich, Prof. Dr. A. KÖSTLER, München, Dr. R. KUOCH, Spiez, Prof. Dr. H. LEIBUNDGUT, Zürich, und P. SCHWARZ, Stadtforstamt Zofingen, sowie für die gewissenhafte Ablesung der Tensiometer den Herren A. WEBER, Vordemwald, und A. LÜTHI, Rothrist. Ganz besonders danke ich auch meiner lieben Braut, Frl. E. RUDOLPH, München, für ihre unermüdliche Hilfe im Gelände und bei der schriftlichen Ausarbeitung.

1. Einleitung

Im westlichen Aargauer Mittelland ist die Weißtanne auf extrem sauren und basenarmen, meist staunassen Böden auf Plateaus allen anderen Baumarten an Konkurrenzkraft überlegen und bildet fast reine Bestände, die sich pflanzensoziologisch gut von benachbarten Waldgesellschaften abgrenzen lassen. FREHNER (1963) gab diesen Wäldern die Bezeichnung *Querco-Abietetum* (Eichen-Tannen-Wald) und faßte sie mit verwandten Gesellschaften (*Querceto-Vaccinietum* aus dem Frankenwald von ZEIDLER 1953, *Melampyro-Abietetum* aus dem Schwäbischen Wald und *Periclymeno-Abietetum* aus dem Schwarzwald von OBERDORFER 1957) zu einer Assoziation zusammen. Hierher gehört auch die weißtannenreiche Subassoziation des *Mastigobryeto-Piceetum* von MEYER (1949). Ausgedehnte, nur wenig vom Menschen gestörte, plenterwaldartige Plateau-Tannenwälder gibt es ferner im Gebiet des Emmentals zwischen Napf und Hohgant (Kanton Bern), die von KUOCH (1954) ausführlich beschrieben wurden. Da gut ausgebildete Kontaktgesellschaften für vergleichende Untersuchungen erforderlich waren und mir nur ein Arbeitsjahr zur Verfügung stand, mußte ich mich auf das *Querco-Abietetum* im westlichen Aargauer Mittelland beschränken, wo Tannen- und Buchenbestände bei rasch wechselnden Standortsbedingungen eng miteinander verzahnt sind. Trotz der intensiven forstlichen Bewirtschaftung war es möglich, noch einige relativ natürliche Bestände zu finden.

Die standörtlichen Verhältnisse dieser Wälder, bei denen es sich nach ZOLLER (1962) um natürliche Vegetation handelt (starke Versauerung allerdings teilweise anthropogen bedingt durch Waldweide und Streu- bzw. Seegrasnutzung), sind in erster Linie auf ihre geologische Unterlage und das Relief zurückzuführen. Das Ausgangsgestein ist Rißmoräne, die aus zerriebenem Material der oberen Meeresmolasse besteht (nach NIGGLI 1912), und wegen ihrer großen Basenarmut (sehr niedriger pH-Wert) als nadelbaumförderndes Gestein angesehen werden muß (näheres bei KUOCH 1954 für ähnliche Verhältnisse im Emmentaler Gebiet, vgl. auch MAYER 1963). Die Plateau-Tannenwälder (Eichen-Tannen-Wald mit Torfmoos, nicht dagegen der Eichen-Tannen-Wald mit Hainsimse) stocken alle auf ebenen oder nur schwach geneigten Flächen, was bei relativ hohen Niederschlägen (Jahresniederschlag der auf 436 m ü. NN gelegenen meteorologischen Station Zofingen 1107 mm nach UTTINGER 1949, zit. aus FREHNER 1963) in der Submontan- und unteren Montanstufe leicht zu Staunässe führt, da das Niederschlagswasser nicht abfließen kann.

Im Kontakt zu diesen Weißtannenwäldern stehen kalkarme Tieflagen-

Fageten des Unterverbandes *Eu-Fagion* (Assoziationsgruppe der submontanen Silikatbuchenwälder), die der Assoziation *Melico-Fagetum* (Seegrasbuchenwald) angehören, auf Hängen oder Kuppen mit biologisch günstigerem Wasserhaushalt, und zwar in erster Linie die Subassoziationen *blechnetosum* und *caricetosum remotae*. Hier ist die Buche konkurrenzkräftiger als die Tanne.

Es erschien reizvoll, durch genaue floristische und standortskundliche quantitative Analysen die Ökologie der Plateau-Tannenwälder im Vergleich mit derjenigen der angrenzenden Buchenbestände herauszuarbeiten, um der Klärung der Frage näherzukommen, welcher ökologische Faktor für das Gedeihen der Weißtanne bzw. den Ausschluß der Buche auf Plateaus entscheidend ist. Dafür mußten Probeflächenpaare (Tannenbestand und benachbarter Buchenbestand) ausgewählt werden, die möglichst wenig anthropogen beeinflußt waren. Solche Flächen fanden sich in dem Waldgebiet westlich Vordemwald und südlich Rothrist im Kanton Aargau. Zwei Kontaktzonen schienen für die Untersuchung besonders geeignet:

1. Station «Bim scharfen Eggen»
   Querco-Abietetum sphagnetosum, Bazzania-Variante
   (Koordinaten 634,40 / 237,23)
   Melico-Fagetum blechnetosum
   (Koordinaten 633,90 / 237,20)

2. Station «Gfill-Ischlag»
   Querco-Abietetum sphagnetosum, Bazzania-Variante
   (Koordinaten 634,40 / 237,65)
   Melico-Fagetum caricetosum remotae
   (Koordinaten 634,27 / 237,82)

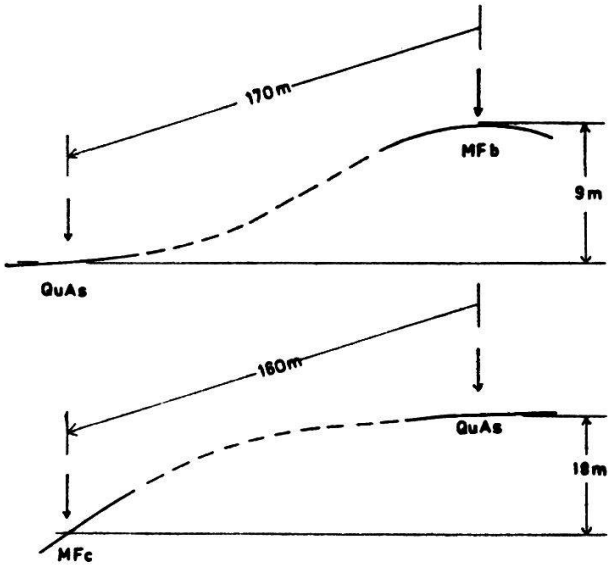


Abb. 1 Lageskizzen der Stationen «Bim scharfen Eggen» (a) und «Gfill-Ischlag» (b). Schematisch und nicht maßstabsgerecht. ↓ Tensiometerstation, —170 m→ Länge und Richtung der Transekte

In Abbildung 1 ist schematisch die Lage der beiden Probeflächenpaare oder «Stationen» dargestellt.

Es handelte sich also um eine Herausarbeitung der ökologischen Unterschiede zwischen der *Bazzania*-Variante des *Querco-Abietetum sphagnetosum* (im folgenden kurz *QuAs* genannt) und den Kontaktgesellschaften *Melico-Fagetum blechnetosum (MFb)* einerseits und *Melico-Fagetum caricetosum remotae (MFc)* anderseits. Die soziologischen Verhältnisse dieser drei Waldgesellschaften können detailliert bei FREHNER (1963) nachgelesen werden. Hier sei nur kurz an Hand von Tabelle 1 auf die wichtigsten floristischen Unterschiede eingegangen.

Das *Melico-Fagetum* unterscheidet sich vom *Querco-Abietetum* durch zahlreiche Buchenbegleiter der Trennartengruppen 1 und 2 in Tabelle 1, wie *Festuca sylvatica*, *Dryopteris filix mas*, *Athyrium filix femina*, *Oxalis acetosella* u.a., sowie durch das Fehlen einer Reihe von azidophilen Moosen (Gruppe 4), wie *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Leucobryum glaucum*, *Pleurozium schreberi*, *Bazzania trilobata* und *Sphagnum quinquefarium*. Das *MFb* vermittelt in seiner Artengarnitur und in seinen Standortsverhältnissen zum *Querco-Abietetum* (vgl. Abschnitt 3.1.1) mit der Trennartengruppe 3. Das *MFc* weist Beziehungen zum *Carici remotae-Fraxinetum* bzw. zu quelligen Stellen des *Pruno-Fraxinetum* mit hygrophilen Arten wie *Geranium robertianum*, *Epilobium montanum*, *Circaea lutetiana*, *Mnium undulatum* u.a. auf.

Bei den ökologischen und floristischen Analysen wurde großer Wert auf Genauigkeit bei der Probeflächenwahl gelegt. Dies konnte in erster Linie durch ein Aufnahmeverfahren, das als Gradientenanalyse bezeichnet wird, erreicht werden. Besonderes Augenmerk wurde dem Wasserfaktor gegeben, da die Frage Tanne oder Buche in erster Linie als eine Frage des Wasserhaushaltes des betreffenden Standorts erschien. Aber auch die Nährstoffverhältnisse, besonders der pflanzenverfügbare Stickstoff, mußten berücksichtigt werden, ferner Austauschkapazität, Basensättigung sowie laktatlösliches Phosphat und Kali.

Tabelle 1 Soziologische Charakterisierung der Vegetationseinheiten *Querco-Abietetum sphagnetosum*, *Bazzania*-Variante *(QuAs)*, *Melico-Fagetum blechnetosum (MFb)*, *Melico-Fagetum caricetosum remotae (MFc)* nach FREHNER (1963)

Trennarten		*MFc*	*MFb*	*QuAs*
D 1	*Epilobium montanum*	V	.	.
	Potentilla sterilis	V	.	.
	Geranium robertianum	V	I	.
	Fraxinus excelsior B	II	.	.
	S+K	V	I	.
	Plagiochila asplenioides	IV	II	II
	Brachypodium sylvaticum	IV	.	.

Trennarten		MFc	MFb	QuAs
Circaea lutetiana		V	I	.
Veronica montana		IV	.	.
Mnium undulatum		V	.	.
Impatiens noli tangere		IV	I	.
Cardamine flexuosa		IV	.	.
Carex digitata		III	.	.
Galium odoratum		III	.	.
Carex pendula		III	I	.
Ranunculus repens		III	.	.
Deschampsia caespitosa		II	.	.
Geum urbanum		II	.	.
Plagiothecium neglectum		I	.	.
Brachythecium velutinum		I	.	.
Sanicula europaea		I	.	.
Tilia cordata	K	I	.	.
Aruncus dioicus		I	.	.
Polystichum aculeatum		I	.	.
Euonymus europaeus	S	I	.	.
Vicia sepium		I	.	.
Cornus sanguinea	K	I	.	.
Carex flacca		I	.	.
Fissidens taxifolius		I	.	.
Primula elatior		I	.	.
Angelica sylvestris		I	.	.
Stachys sylvatica		I	.	.
Equisetum arvense		I	.	.
Chrysosplenium alternifolium		I	.	.
Urtica dioica		I	.	.
Cardamine pratensis		I	.	.
Galium palustre		I	.	.
Hypericum tetrapterum		I	.	.
Equisetum sylvaticum		I	.	.
Cirsium palustre		I	.	.
D 2 *Festuca gigantea*		V	V	.
Dryopteris filix mas		V	V	.
Athyrium filix femina		V	V	.
Oxalis acetosella		V	V	.
Dryopteris dilatata		V	V	.
Lysimachia nemorum		V	V	.
Luzula pilosa		V	V	.
Eurhynchium striatum		V	IV	I
Maianthemum bifolium		IV	V	.
Galium rotundifolium		IV	V	.
Galeopsis tetrahit		IV	V	.
Agrostis tenuis		IV	V	.
Atrichum undulatum		V	IV	.
Viola reichenbachiana + *riviniana*		V	IV	.
Rubus idaeus	S	V	III	.

Trennarten		MFc	MFb	QuAs
Carex sylvatica		V	III	.
Ajuga reptans		V	III	.
Acer pseudoplatanus	B	I	I	.
	S+K	III	V	.
Carex remota		V	III	.
Juncus effusus		IV	IV	.
Veronica officinalis		IV	IV	.
Carex pilulifera		III	V	.
Fragaria vesca		V	II	.
Sorbus aucuparia		III	IV	.
Moehringia trinervia		IV	III	.
Mycelis muralis		III	IV	.
Milium effusum		IV	III	.
Sambucus nigra	K	III	IV	.
Prunus avium	B	I	.	.
	S+K	III	III	.
Carex pallescens		III	III	.
Scrophularia nodosa		III	III	.
Ilex aquifolium		II	III	.
Hieracium sylvaticum		II	III	.
Hedera helix		II	III	.
Anemone nemorosa		III	II	.
Thelypteris phegopteris		II	III	.
Mnium affine		III	II	.
Stellaria alsine		III	II	.
Polygonatum multiflorum		II	II	.
Carpinus betulus	B	I	I	.
	S+K	II	II	.
Prenanthes purpurea		I	II	.
Larix decidua	B	I	II	.
Luzula albida		I	II	.
Lonicera periclymenon		I	II	.
Luzula multiflora		I	II	.
Sambucus racemosa	K	I	II	.
Viburnum opulus	K	II	I	.
Lamiastrum montanum		II	I	.
Thelypteris limbosperma		I	II	.
Corylus avellana	S+K	I	I	.
Lonicera xylosteum	S+K	I	I	.
Luzula sylvatica		I	I	.
Lophocolea bidentata		I	I	.
Paris quadrifolia		I	I	I
Epipactis helleborine		I	I	.
Gymnocarpium dryopteris		I	I	.
Mnium punctatum		I	I	.
Pellia epiphylla		I	I	.
Alnus glutinosa	B	I	I	.
Lotus uliginosus		I	I	.

Trennarten			*MFc*	*MFb*	*QuAs*
D 3	*Blechnum spicant*		.	V	III
	Pinus sylvestris	S+K	I	IV	III
	Rhytidiadelphus loreus		I	III	IV
	Pteridium aquilinum		.	I	I
D 4	*Hypnum cupressiforme*		I	II	V
	Dicranum scoparium		II	II	V
	Leucobryum glaucum		.	.	V
	Pleurozium schreberi		.	II	V
	Bazzania trilobata		.	.	V
	Sphagnum quinquefarium		.	I	V
	Dicranella heteromalla		.	I	IV
	Melampyrum pratense		I	II	IV
	Lepidozia reptans		.	.	III
	Calluna vulgaris		.	.	II
	Rhamnus frangula		I	II	II
	Cladonia coniocraea		.	.	I
	Molinia caerulea		.	.	I
Sonstige Arten					
	Picea abies	B	V	V	V
		S+K	V	V	V
	Abies alba	B	V	V	V
		S+K	V	V	V
	Fagus sylvatica	B	V	V	III
		S+K	V	V	V
	Polytrichum attenuatum		V	V	V
	Hylocomium splendens		IV	V	V
	Vaccinium myrtillus		IV	V	V
	Thuidium tamariscinum		V	V	V
	Rhytidiadelphus triquetrus		V	V	IV
	Carex brizoides		V	V	III
	Quercus robur	B	V	IV	III
		S+K	V	IV	II
	Pinus strobus	B+S	I	II	III
	Betula pendula	B	I	I	II
	Calypogeia fissa + *trichomanes*		I	I	I

Abkürzungsverzeichnis

Al_a^{3+}	Austauschbares Aluminium (mval/100 g *TB*)
H_a^+	austauschbare Wasserstoffionen (mval/100 g *TB*)
HOH %	Wassergehalt der Frischproben (% *TG*)
Humus %	Gehalt des Bodens an organischer Substanz (% *TB*)
K_2O_L	laktatlösliches Kalium (mg/100 g *TB*)
KUK	Kationenumtauschkapazität (= *T*-Wert; mval/100 g *TB*)
MFb	*Melico-Fagetum blechnetosum*
MFc	*Melico-Fagetum caricetosum remotae*
NH_4^+—N_{ak}	innerhalb sechs Wochen akkumuliertes Ammoniumion (mg/100 g *TG*)
NO_3^-—N_{ak}	innerhalb sechs Wochen akkumuliertes Nitration (mg/100 g *TG*)
NH_4^+—N_{mom}	Ammoniumgehalt in der Frischprobe (mg/100 g *TG*)
NO_3^-—N_{mom}	Nitratgehalt in der Frischprobe (mg/100 g *TG*)
N_{ak}	NH_4^+—N_{ak} + NO_3^-—N_{ak}
N_{tot}	Gesamtstickstoffgehalt (mg/100 g *TB*)
P_2O_{5L}	laktatlösliches Phosphat (mg/100 g *TB*)
P1, P1a, P2, P2a, ...	Nummer der Probeflächen der Transekte
PF	*Pruno-Fraxinetum*
QuAs	*Querco-Abietetum sphagnetosum, Bazzania*-Variante
S-Wert	Summe der austauschbaren Metallkationen (mval/100 g *TB*)
TB	Gewicht des luftgetrockneten Bodens
TG	Gewicht des bei 105 °C getrockneten Bodens
T-Wert	= *KUK*
V %	Basensättigungsgrad

Signaturen in den Skizzen der Bodenprofile nach RICHARD (1961)

Benützte Floren — Phanerogamen: *Flora europaea*, Bd. 1 und 2 (1964/1968). ROTHMALER (1966)
Kryptogamen: BERTSCH (1959)

Symbole der Bodenhorizonte nach *Arbeitsgemeinschaft Bodenkunde* (1965)

2. Gradientenanalyse

Bei dieser Arbeit geht es also darum, das *Querco-Abietetum sphagnetosum* von den angrenzenden Subassoziationen *blechnetosum* und *caricetosum remotae* des *Melico-Fagetum* ökologisch und floristisch abzugrenzen. Absolute Werte für eine bestimmte Vegetationseinheit oder – allgemein ausgedrückt – für ein bestimmtes Ökosystem sind bei dem Stand der heutigen Forschung noch nicht möglich. Man kann aber die relativen Unterschiede zwischen zwei Systemen erarbeiten, wobei große Vorsicht am Platz ist, wenn die gemessenen Werte über das Untersuchungsgebiet hinaus Gültigkeit haben sollen. Denn die Komplexizität der Standortsfaktoren ist so groß, daß man sie nicht einmal für eine Assoziation in einem kleinen Gebiet überblicken kann. Die Erarbeitung relativer Unterschiede erfordert aber zunächst einmal die Klärung der Frage der Abgrenzung zweier oder mehrerer Systeme voneinander.

Eine Grenze kann ganz allgemein als Scheidelinie zwischen zwei aneinander grenzenden Systemen verstanden werden. Sind die Unterschiede zwischen beiden Systemen groß, dann wird die Grenze als scharf bezeichnet; sind die Unterschiede gering, ist die Grenze unscharf. Die Differenz zwischen scharf und unscharf ist aber kein absoluter, sondern ein relativer Wert, der in erster Linie von der Art der Aufnahme abhängt (z.B. qualitative oder quantitative Untersuchung). Vegetationsgrenzen sind durch Unterschiede in den Vegetationsvariablen bestimmt (VAN DER MAAREL 1968), die in floristische und strukturelle Variablen unterteilt werden können. Konsequenterweise kann man also zwischen floristischen und strukturellen Grenzen unterscheiden, die in der Natur übereinstimmen können.

Ein bedeutsamer Unterschied besteht zwischen tatsächlichen Vegetationsgrenzen im Gelände und den mehr oder weniger abstrakten Grenzen zwischen mehr oder weniger abstrakten Vegetationseinheiten der Synsystematik. Die Probeflächenwahl und -aufnahme nach der Schule BRAUN-BLANQUET bedeutet ja zunächst das Sammeln von möglichst vielen homogenen Vegetationsaufnahmen. Ihre Auswertung durch Tabellenarbeit am Schreibtisch führt dann zu den bekannten Einheiten des pflanzensoziologischen Systems mit Charakter- und Trennartengruppen. Diese Abtrennung der erarbeiteten Einheiten, gleich, welchen Rangs sie sein mögen (Assoziation, Verband, Ordnung, Klasse), bedeutet aber immer eine Abstrahierung, wie sie jeder statistischen Methode innewohnt, und damit zwangsläufig eine Entfernung von den tatsächlichen Verhältnissen im Gelände. Zweifelsohne ist diese Art der Vegetationsaufnahme und -beschreibung notwendig; sie sollte aber nicht dazu verleiten, die tatsächliche Komplexizität der

Vegetation in der Natur zu übersehen. Synsystematik ist nur ein – zweifellos notwendiges – Hilfsmittel; im Vordergrund sollte aber die kausale Vegetationskunde, also die Ökologie stehen.

Es fehlt nicht an Versuchen zahlreicher Forscher, aus dem BRAUN-BLANQUETschen System auszubrechen und andere Wege zu gehen (vgl. zusammenfassende Darstellung mathematischer Ordination und Klassifikation bei GREIG-SMITH 1964). Diese Wege müssen dann zum Scheitern verurteilt sein, wenn es darum geht, die Vegetation eines größeren Gebietes zu katalogisieren, zu untergliedern und zu benennen. Hierbei leistet die Pflanzensoziologie der Schule Zürich-Montpellier die beste und brauchbarste Arbeit. Mathematisch-statistische Erhebungen führen im Prinzip zu keinem anderen Ergebnis als die Tabellenarbeit (vgl. MOORE und O'SULLIVAN 1968). Auf kleinräumigen Standorten ist es aber reizvoll, genaue Analysen ohne systematisierenden Hintergedanken durchzuführen. Dies kann zum Beispiel durch Kleinkartierungen von Mosaikkomplexen geschehen, wie sie zunächst in Hochmooren (z. B. MÜLLER 1965, KAULE 1969), später auch in Wäldern (PFADENHAUER 1971, PFADENHAUER und KAULE 1971) angewendet wurden. Vor allem bei ökologischen Untersuchungen bringen kleinflächige Analysen die besten und aufschlußreichsten Ergebnisse.

Wir wollen in dieser Arbeit versuchen, mit Hilfe der sogenannten Gradientenanalyse (engl. *gradient analysis*) dem Grenzproblem etwas näherzukommen. Diese Methode basiert darauf, entlang einer Linie bestimmter Länge, die senkrecht zu den zu untersuchenden Vegetationsgürteln angelegt wird, lückenlos oder in bestimmten Abständen Probeflächen gleicher Größe aufzunehmen (zusammenfassende Darstellung bei WHITTAKER 1967). Verschiedene Arten der Gradientenanalyse sind in der geobotanischen Forschung nicht neu (vgl. z. B. Linienschätzung bei MARKGRAF 1926 sowie DU RIETZ und NANNFELDT 1925, *point quadrat method:* zusammenfassende Darstellung bei GREIG-SMITH 1964; Methodenvergleich zwischen kanadischen und schweizerischen Wäldern bei GROENEWOUD 1965). WHITTAKER betont – und darin sind sich die meisten angloamerikanischen Autoren einig – daß es in der Vegetation keine scharfen Grenzen gibt. Innerhalb eines Transekts hat jede Art ihre eigene Binominalkurve. Nach dieser Auffassung besteht zwischen einzelnen aneinander grenzenden Vegetationssystemen ein unscharfer, kontinuierlicher Übergang; die Vegetation ist deshalb ein räumliches Kontinuum.

Sicherlich ist diese Formulierung etwas finalistisch. Daß es durchaus auch scharfe Vegetationsgrenzen gibt, wird niemand ernsthaft bezweifeln. Daß aber unscharfe Grenzen mit mehr oder weniger breiten Übergangsstreifen in der Mehrzahl sind, wird deutlich, wenn wir genaue floristische und ökologische Analysen über eine größere Strecke entlang eines Transekts durchführen. Nach CLEMENTS (1936) ist das Transekt eine Ökokline (engl. *oecocline*); es verdeutlicht ökologische (und floristische) Gradienten zwischen zwei oder mehreren Vegetationseinheiten.

Wir verwenden hier eine Modifikation der Gradientenanalyse, wie sie in ähnlicher Weise bei Untersuchungen der Küstenvegetation des mittelamerika-

nischen Raums benutzt wurde (z. B. POGGIE 1963, SAUER 1961 und 1966, THOM 1967, RANDALL 1970).

3. Standort und Gesellschaftsaufbau

3.1 Station «Bim scharfen Eggen»

3.1.1 *Querco-Abietetum sphagnetosum, Bazzania*-Variante

Baumschicht: Mischbestand aus Tanne, Buche und Fichte, wobei die Tanne überwiegt. Die Buche ist schlechtwüchsig, zeigt krumme Stämme und unregelmäßig ausgebildete Kronen.

Strauchschicht: Fehlt.

Krautschicht: Einzelne Flecken von *Vaccinium myrtillus*. Etwas *Luzula pilosa*.

Moosschicht: Häufig *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum attenuatum*, *Hylocomium splendens* und *Dicranum scoparium*, seltener *Leucobryum glaucum*, *Sphagnum quinquefarium* und *Bazzania trilobata*.

Boden (Abb. 2): Basenarmer Pseudogley mit leichter Tendenz zum Stagnogley. 10 cm starke Rohhumusauflage unter geringer Streuschicht. Geringe Naßbleichung (keine Podsolierung: vgl. MÜCKENHAUSEN 1962, S. 117ff.). Unterhalb 30 cm Tiefe rostrote Flecken, deren Zahl nach unten zunimmt, so daß der Boden ab 70 cm Tiefe durchgehend rostrot gefärbt ist.

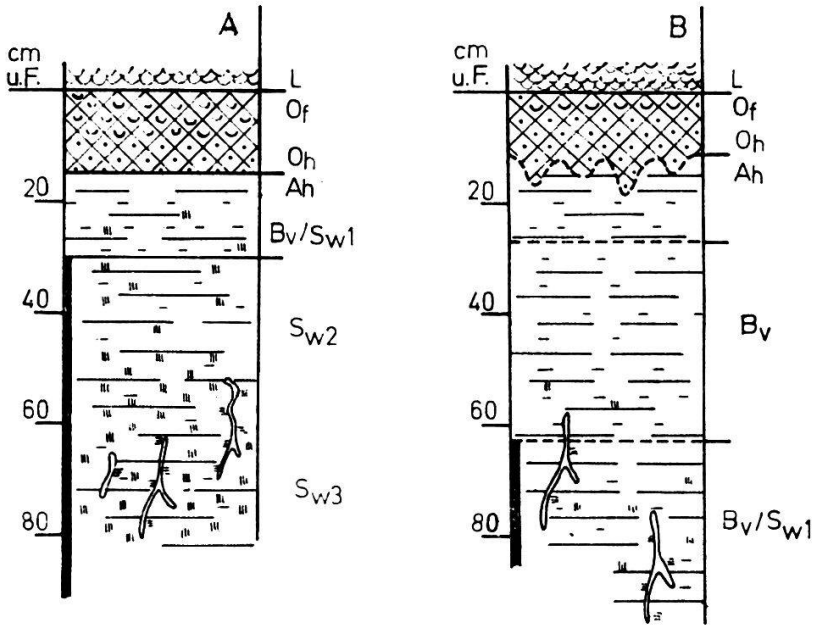


Abb. 2 Skizzen der Bodenprofile des *QuAs* (A) und *MFb* (B) der Station «Bim scharfen Eggen»

3.1.2 *Melico-Fagetum blechnetosum*

Baumschicht: Buchenbestand mit einzelnen Tannen und Fichten, lockerer, unregelmäßiger Kronenschluß. Die Buche ist gutwüchsig.

Strauchschicht: Fehlt.

Krautschicht: Herden von *Oxalis acetosella*, viel *Vaccinium myrtillus*. Dazwischen vereinzelt *Dryopteris carthusiana*, *Carex brizoides*, *Blechnum spicant* und *Sambucus nigra*.

Moosschicht: Herdenweise *Polytrichum attenuatum* und *Hylocomium splendens*.

Boden (Abb. 2): Basenarme Braunerde. Mäßig dicke Schicht von Buchenstreu, darunter Moder, unregelmäßig abgegrenzt gegen Mineralkörper. Sepiabrauner B_v-Horizont mit leichter, kaum sichtbarer Gleyfleckung ab 60 cm Tiefe.

3.2 Station «Gfill-Ischlag»

3.2.1 *Querco-Abietetum sphagnetosum*, *Bazzania*-Variante

Baumschicht: Geschlossener, gleichaltriger Tannenbestand, selten Fichte.

Strauchschicht: Fehlt.

Krautschicht: Reichlich *Vaccinium myrtillus*.

Moosschicht: Dichte Teppiche aus *Polytrichum attenuatum*, *Hylocomium splendens*, *Sphagnum quinquefarium*, *Bazzania trilobata* und *Pleurozium schreberi*. Vereinzelt *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium* und *Rhytidiadelphus loreus*.

Boden (Abb. 3): (Braunerde-) Pseudogley. Dicke Rohhumusschicht ohne Streuauflage, darunter leicht naßgebleichter B_v/S_w-Horizont. Ab 30 cm Tiefe stark zunehmende Gleyfleckung.

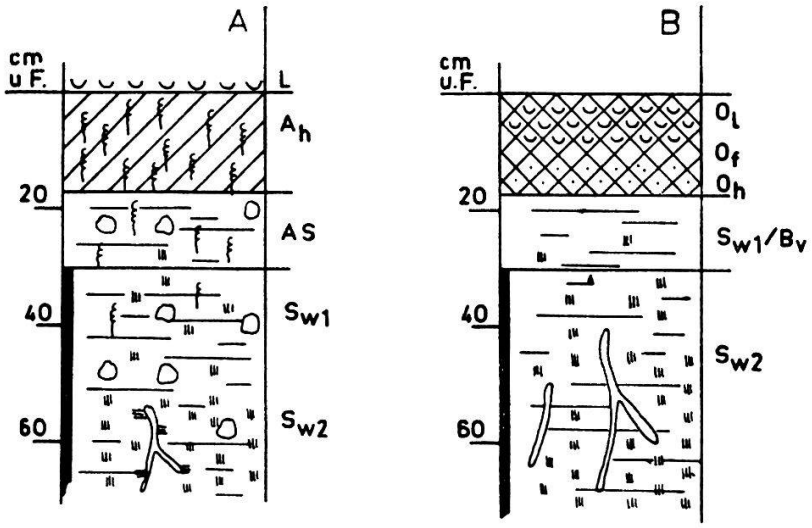


Abb. 3 Skizzen der Bodenprofile des *MFc* (A) und *QuAs* (B) der Station «Gfill-Ischlag»

3.2.2 *Melico-Fagetum caricetosum remotae*

Baumschicht: Lockerer Buchenbestand, am Rand vereinzelt Schwarzerlen.

Strauchschicht: Fehlt.

Krautschicht: Viel *Oxalis acetosella*, vereinzelt *Carex remota*, *Dryopteris carthusiana*, *Viola reichenbachiana*, Keimlinge von *Fraxinus excelsior*, *Athyrium filix femina*, *Lysimachia nemorum* und Keimlinge von *Abies alba*.

Moosschicht: Charakterisiert durch viel *Eurhynchium striatum* und *Catharinaea undulata*, weniger häufig *Plagiochila asplenioides*, *Mnium undulatum* und *Fissidens taxifolius*.

Boden (Abb. 3): Hang-Pseudogley. Sauerer Mull (Humusbestandteile gut mit dem Mineralkörper vermischt, pH-Werte bei 5,2) bis 15 cm Tiefe unter geringmächtiger, lockerer Buchenstreu; sehr zahlreiche Regenwurmröhren und -exkremente. Leichte Naßbleichung bei 20 cm Tiefe, Beginn der Gleyfleckung bei 30 cm Tiefe (deutliche Zunahme nach unten). Boden skeletthaltig.

4. Methodik

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

4.1 Untersuchung der Saugspannung mittels Tensiometer

Zur Charakterisierung des Bodenwasserhaushaltes wurden Tensiometer verwendet, die für die Messung der Saugspannung unter Feldbedingungen die geeignetsten Instrumente sind. Auf die Messung mit Neutronensonden konnte verzichtet werden, da die Saugspannungen den maximalen Meßbereich der Tensiometer (bis etwa 0,8 Atmosphären = 800 cm WS = 61,2 cm Quecksilberhöhe im Tensiometer) in unseren Böden nicht übersteigen. Eine eingehende Beschreibung der Funktion und die Definition der Kennwerte gab zuerst RICHARDS (1942 und 1949). BRÜHLHART (1969) und KÜHNEL (1969) führten ausgedehnte Versuche durch und diskutierten die Brauchbarkeit und Einsatzmöglichkeit der Tensiometer im Gelände. Es sei deshalb hier auf genauere Ausführungen zur Technik verzichtet.

Die von mir verwendeten Tensiometer wurden im Institut für Bodenkunde der Schweizerischen Anstalt für das forstliche Versuchswesen, Birmensdorf ZH, hergestellt. Ihre Konstruktion aus Kunststoff erwies sich im Gelände als brauchbar. An die Art jeder Versuchsfläche mußten spezielle Forderungen gestellt werden. Möglichst geringe Unterschiede in Struktur, Textur und Horizontierung des Bodens, homogener Bestand, Niederschlagsverteilung gleichmäßig, kein seitlicher Wasserzu- oder -abfluß (keine Draingräben). Die Anordnung auf den Versuchsflächen war folgendermaßen: Die beiden Probeflächenpaare «Bim scharfen Eggen» und «Gfill-Ischlag» bestehen aus je einem Tannen- und Buchenbestand. In jedem dieser Bestände wurden auf einer Fläche von rund 50 m^2 24 Tensiometer, je 8 in 10 cm, 50 cm und 100 cm Tiefe eingebaut. Drei Tensiometer, nämlich je eines für die drei vorgesehenen Tiefen, wurden zu einer Gruppe zusammengefaßt. Es waren also insgesamt vier Tensiometerstationen in Betrieb, je zwei benachbart (Buchenbestand und Tannenbestand). Bei der Wahl des Standorts für jede Dreiergruppe wurde darauf geachtet, daß sie möglichst gleichen Abstand zu den benachbarten Bäumen hatte, um Saugspannungsunterschiede zwischen den Gruppen durch unregelmäßige Durchwurzelung möglichst gering zu halten.

Vor dem Einsetzen der Tensiometer wurde mit einem 22-mm-Bohrer vorsichtig vorgebohrt, um einen guten Kontakt zwischen den Keramikzellen und dem Boden zu gewährleisten. Das Füllen der Tensiometer geschah mit gekochtem und entlüftetem Wasser nach einer Methode, wie sie bei KÜHNEL (1969, S. 347) beschrieben worden ist. Die Ablesung erfolgte von Ende April bis Anfang

November 1970 jeden dritten Tag zur selben Zeit. Undicht gewordene Tensiometer wurden sofort ersetzt.

Die Saugspannung wurde nach folgender Formel berechnet:

$$u = -\frac{D^2}{D^2 - d^2} \cdot (\gamma_{Hg} - \gamma_{HOH}) \cdot a$$

u Saugspannung in cm Wassersäule (cm WS)
D Innendurchmesser des Vorratsgefäßes in mm
d Innendurchmesser der Kapillare in mm
γ_{Hg} spezifisches Gewicht des Quecksilbers bei 20 °C
γ_{HOH} spezifisches Gewicht von Wasser bei 20 °C
a Ablesung der Quecksilberhöhe in cm (Mittelwert aus je 8 Werten pro Tiefe pro Tensiometerstation)

In den beiden Falttafeln im Anhang ist der Saugspannungsverlauf der Meßperiode wiedergegeben. Die dargestellten Saugspannungen sind Mittelwerte aus sämtlichen Wiederholungen einer Meßfläche. Auf dem oberen Teil einer jeden Tafel sind die täglichen Niederschläge der meteorologischen Station Zofingen dargestellt. Der Saugspannungsverlauf erscheint für den Boden unter dem Buchen- und dem Tannenbestand in zwei Bändern. In der Längsrichtung verläuft die Zeit und senkrecht dazu die Bodentiefe (0–100 cm). Durch lineare Interpolation über die Bodentiefe und zwischen den Ablesezeiten wurden Punkte gleicher Saugspannung bestimmt und unter sich zu Linien gleicher Saugspannung (Isotonen nach KÜHNEL 1969) verbunden. Daraus entstand ein Bild des Saugspannungsverlaufs. Folgende Saugspannungsstufen wurden interpoliert: 0, 20, 40, 80, 160, 320 und 640 cm WS (negative hydrostatische Drucke). Die Saugspannungsbereiche zwischen diesen Stufen sind durch verschiedene Schraffuren entsprechend der Legende gekennzeichnet. Positive hydrostatische Drucke (Quecksilbermeniskus unter dem Nullpunkt der Tensiometerskala) wurden nicht interpoliert (schwarzer Bereich in den beiden Falttafeln). Sie bedeuten Wassersättigung des Bodens. Definiert man den Wasserspiegel mit derjenigen Bodentiefe, in welcher die Druckhöhe gleich null ist, so läßt sich aus den Tensiometerablesungen durch Interpolation (s. oben) die Lage des Wasserspiegels zwischen zwei Meßtiefen berechnen (das ist nicht möglich, wenn hydraulische Gradienten auftreten; Diskussion darüber bei BRÜHLHART 1969, S. 149).

Während der Messungen zeigten die Tensiometer starke Streuungen. Das kam zum Teil daher, daß die 3er-Gruppen pro Meßfläche nicht in vollkommen gleich stark durchwurzelte und gleich strukturierte Flächen gesetzt werden konnten, obwohl soweit als möglich darauf Rücksicht genommen wurde (vgl. auch HARTGE 1963). So kam es vor, daß einzelne Tensiometer nach einem Regenfall noch unvermindert hohe Saugspannungen anzeigten, während die übrigen bereits stark gefallen waren. Denn die Versickerung des auf den Boden treffenden Niederschlagswassers erfolgt nicht gleichmäßig in geschlossener Front, sondern es werden einzelne Wurzelröhren oder Schwundrisse bevorzugt.

4.2 Methodik der Probeflächenauswahl für die floristische und bodenkundliche Untersuchung

Um zu einer genauen und brauchbaren Analyse der Verhältnisse zwischen zwei aneinander grenzenden Vegetationssystemen zu gelangen, wurde nach der Methode der «gradient analysis», die von WHITTAKER (1967) ausführlich dargestellt wurde, ein Transekt zwischen den benachbarten Beständen gelegt, also im Fall der Station «Bim scharfen Eggen» vom *QuAs* zum *MFb* (Länge des Transekts 170 m), im Fall der Station «Gfill-Ischlag» vom *QuAs* zum *MFc* (Länge des Transekts 160 m). Entlang dieser Linie wurden im Abstand von 5 m 1 m^2 große Flächen ausgelegt (fortlaufende Numerierung 1, 1a, 2, 2a, 3, 3a, 4, 4a, ... usw.) und darin sämtliche Pflanzenarten notiert und ihre prozentuale Artmächtigkeit geschätzt. In jedem zweiten Quadrat, also im Abstand von 10 m (fortlaufende Numerierung 1, 2, 3, 4, ... usw.) wurde die Vegetationsdecke vorsichtig entfernt und Mischproben aus einer Bodentiefe von 0 bis 5 cm (ohne Streulage) und 5 bis 15 cm Tiefe entnommen. Damit konnten bodenchemische und -physikalische Ergebnisse direkt mit der Vegetation der betreffenden Probefläche in Verbindung gebracht werden.

4.3 Methodik der bodenkundlichen Untersuchungen

4.3.1 *Pflanzenverfügbarer Stickstoff*

Nach ZÖTTL (1958, 1960a, b und c), RUNGE (1965) u.a. wurden die frischen Bodenproben durch ein 4-mm-Sieb gedrückt, was ohne Schwierigkeiten möglich war, da die Proben meist relativ trocken waren (vgl. RUNGE 1965, GIGON 1968) und sechs Wochen lang in einer Feuchtkammer (bei 95% relativer Luftfeuchtigkeit und 25 °C) inkubiert.

Bestimmung der NO_3^-- und NH_4^+-Ionen durch Extraktion mit $K[Al(SO_4)_2]$; NH_4^+-Bestimmung nach Mikrodiffusion in Convay-Schalen kolorimetrisch mit Neßlers Reagenz nach CONVAY (1962); NO_3^--Bestimmung kolorimetrisch über Xylenolnitrierung in konzentrierter Schwefelsäure und Wasserdampfdestillation (Parnaß-Apparatur) des nitrierten, gelb gefärbten Xylenols nach BALKS und REEKERS (1955). Ausführlich bei STEUBING (1965) sowie SCHLICHTING und BLUME (1966).

Die Differenz der Nitrat- bzw. Ammoniumgehalte vor und nach der Inkubierung ergab den pflanzenverfügbaren Stickstoff, der innerhalb sechs Wochen inkubiert wird (NO_3^-—N_{ak} bzw. NH_4^+—N_{ak}). Die Werte können nach ANTONIETTI (1968) für Mineralböden nur dann verwendet werden, wenn mehr als 0,35 mg N pro 100 cm^3 Boden vorliegen.

4.3.2. *Bodenreaktion* und 4.3.3 *Wassergehalt*

An derselben Probe, die für die Stickstoffanalyse verwendet wurde, wurde der pH-Wert in wäßriger Suspension (Batterie-pH-Meter Metrohm) und nach Trocknung bei 105 °C der Wassergehalt (HOH% TG) bestimmt (ausführlich bei ELLENBERG 1958, STEUBING 1965, SCHLICHTING und BLUME 1966).

4.3.4 *Gesamtstickstoff*

(N_{tot}; nach SCHLICHTING und BLUME 1966 sowie einer Anleitung des Instituts für Bodenkunde an der Forstlichen Forschungsanstalt München, n.p., Verfahren nach KJELDAHL.)

0,1 bis 0,5 g lufttrockener Boden (je nach Humusgehalt) werden durch Kochen mit konzentrierter Schwefelsäure aufgeschlossen (Katalysator Selenreaktionsgemisch). Der Stickstoff wird hierbei als $(NH_4)_2SO_4$ gebunden, NH_3 in einer Parnaß-Apparatur durch 30%ige NaOH ausgetrieben und in einer mit Salzsäure bekannter Menge und Normalität beschickten Vorlage aufgefangen. Nach Titration der unverbrauchten Säurevorlage läßt sich der N-Gehalt der Probe berechnen.

4.3.5 *Organische Substanz*

(Humus%, nasse Verbrennung nach SCHLICHTING und BLUME 1966.)

Der gebundene Kohlenstoff wird durch ein Gemisch aus Kaliumbichromat und konzentrierter Schwefelsäure in der Hitze zu CO_2 abgebaut. Die Menge der hierbei durch Reduktion gebildeten Cr^{III}-Ionen wird kolorimetrisch erfaßt und der Kohlenstoffgehalt einer Standardkurve entnommen. Humus% = C × 1,724 (unter Annahme eines C-Gehaltes der Humusstoffe von 58%; Diskussion bei SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1966, S. 68).

4.3.6 *Kationenumtauschkapazität (T-Wert)*

(*KUK*; nach SCHACHTSCHABEL; Methode des Instituts für Bodenkunde der Forstlichen Forschungsanstalt München, n.p.)

Austausch mit Ammoniumazetat im Perkolationsverfahren, Rücktausch der gebundenen NH_4^+-Ionen in einer Parnaß-Apparatur durch konzentrierte Natronlauge und Auffangen des NH_3 in einer mit Salzsäure bekannter Menge und Normalität beschickten Vorlage. Nach Titration der nicht verbrauchten Menge Salzsäure läßt sich die *KUK* des Bodens berechnen.

4.3.7 *Austauschbare Wasserstoffionen*

(H_a^+; nach MEHLICH; A.-C.-Methode der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, n.p.)

Austausch mit $BaCl_2$-Triäthanolamin im Perkolationsverfahren und Titration des nicht verbrauchten Triäthanolamins mit Salzsäure.

4.3.8 *Summe der austauschbaren Metallkationen (S-Wert)*

(nach KAPPEN 1929 aus STEUBING 1965.)

Austausch der Metallkationen im Gleichgewichtsverfahren mit 0,1 n HCl und Titration der nicht verbrauchten HCl durch 0,1 n NaOH.

4.3.9 *Austauschbares Aluminium*

(Al_a^{3+}; nach YUAN 1959; A.-C.-Methode der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, n.p.)

Austausch im Perkolationsverfahren mit KCl und Titration nach Maskierung des Aluminiums durch NaF mit Salzsäure.

4.3.10 *Laktatlösliches Phosphat und Kalium*
(P_2O_{5L}, K_2O_L; nach EGNER-RIEHM; A.-C.-Methode PK der Eidgenössischen Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, n.p.)

Austausch von P und K durch salzsaure Kalziumlaktatlösung (Verhältnis Boden : Lösung = 1 : 50). Kolorimetrische Bestimmung des Phosphats mit askorbinsaurem Ammoniummolybdat, flammenphotometrische Bestimmung des Kaliums.

5. Ergebnisse

5.1 Station «Bim scharfen Eggen»

5.1.1 *Verlauf der Saugspannung (Tafel 1)*

Aus Tafel 1 erkennt man, daß der Boden des *QuAs* einen Wasserspiegel hatte, der sich innerhalb der Meßtiefen entsprechend der Niederschlagsverteilung auf- und abbewegte. Während der Meßperiode erreichte er seinen höchsten Stand am 13. Mai bei 28 cm unter Flur und sank erst am 9. Juni unter 100 cm Tiefe ab. Am 22. August stieg er wieder bis knapp 50 cm Tiefe infolge der ausgiebigen Regenfälle und verschwand erst am 3. September unter der 100-cm-Meßtiefe. Im *MFb* trat dagegen während der gesamten Meßperiode kein Wasserspiegel oberhalb 100 cm Tiefe auf. Hier wurden auch die höchsten Saugspannungen erreicht, nämlich 571 cm WS am 14. Juli, 583 cm WS am 4. und 598 cm WS am 13. August (an denselben Tagen im *QuAs* 404, 454 und 448 cm WS). In beiden Profilen erreichte der Boden am 13. August die größte Austrocknung, wobei aber immer noch genügend frei verfügbares Wasser für die Pflanzen vorhanden war. Der Boden im *MFb* war während der Vegetationsperiode am 14. Mai am feuchtesten; hier herrschte in 100 cm Tiefe eine Saugspannung von 20 cm WS, also fast Sättigung. Die nach einer Vernässung des Bodens während der langsamen Austrocknung nach rechts abfallenden Isotonen machen deutlich, daß zwischen dem kapillaren Wasseraufstieg aus – feuchteren – tieferen Bodenschichten und der Evapotranspiration ein bestimmter Gleichgewichtszustand herrscht, dessen Maß von der Bodenart und dem Porenvolumen abhängig ist. Im Extremfall verlaufen die Isotonen horizontal, wenn die Evapotranspiration gleich dem kapillaren Wasseraufstieg ist.

Die deutlichen Unterschiede zwischen *MFb* und *QuAs* kommen auch in ihren Bodenprofilen zum Ausdruck (vgl. Abschnitt 2). Es ist klar, daß in einem Pseudogley im Winter und im zeitigen Frühjahr ein Wasserspiegel auftreten muß und daß dieser Pseudogley auch während der Vegetationsperiode feuchter sein wird als eine Braunerde. Freilich ist die unterschiedliche Saugspannung zwischen zwei Vegetationseinheiten (*MFb:* viel Buche, wenig Tanne; *QuAs:* viel Tanne, wenig Buche) in geringerem Maß auch durch die unterschiedlich große Transpiration beider Bäume bedingt. Nur ist in diesem Fall der unterschiedliche Wasserhaushalt des Bodens selbst die Ursache für Saugspannungsdifferenzen, und nicht die Transpiration; andernfalls würde man vor dem Buchenaustrieb in beiden Profilen ähnliche oder gar gleiche Wasserverhältnisse vorfinden.

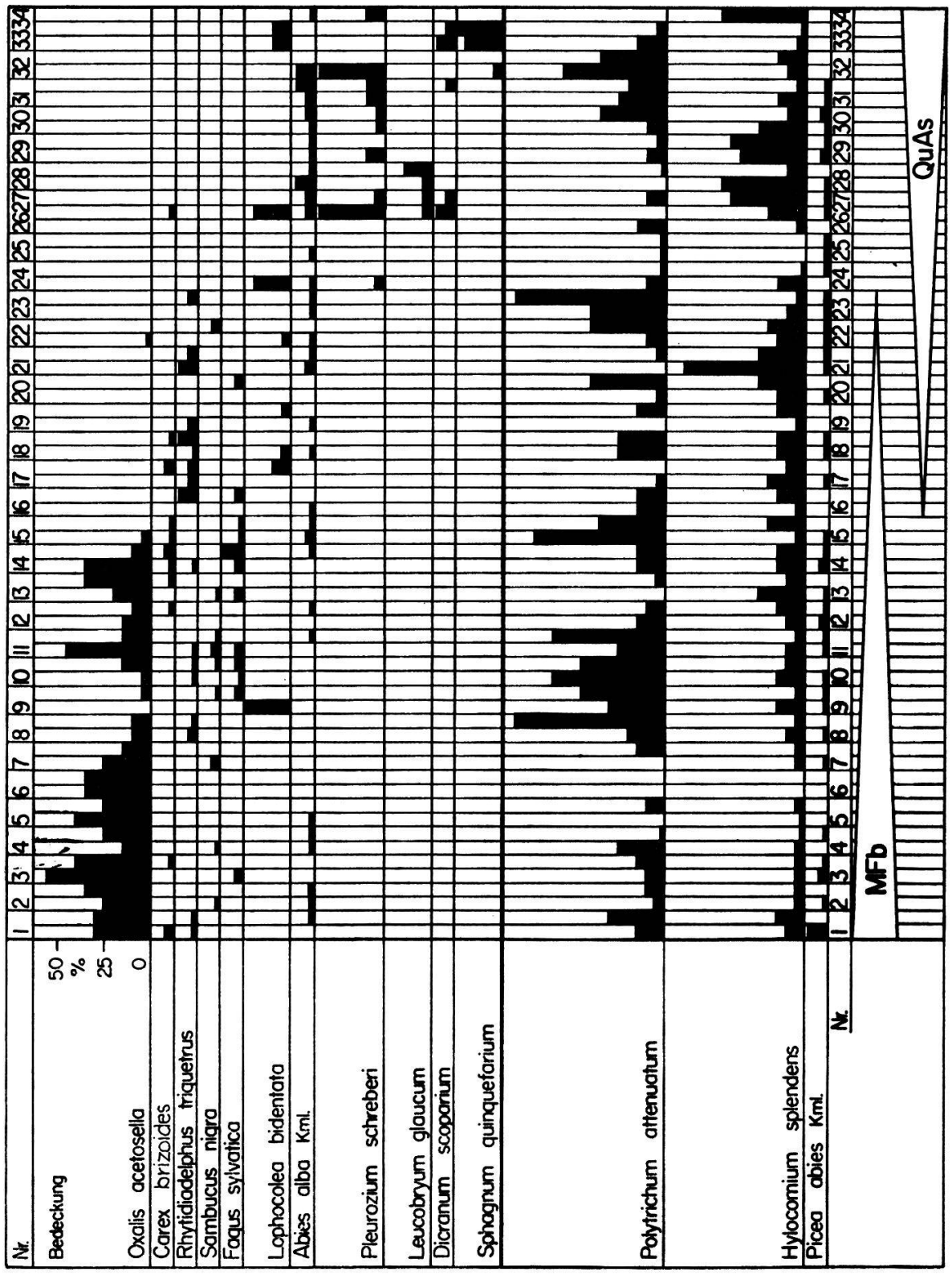


Abb. 4 Station «Bim scharfen Eggen»: Verteilung der Arten innerhalb des Transekts. Abszisse: Nummer der Probeflächen, Ordinate für jede Art: Artmächtigkeit (Bedeckung) in %

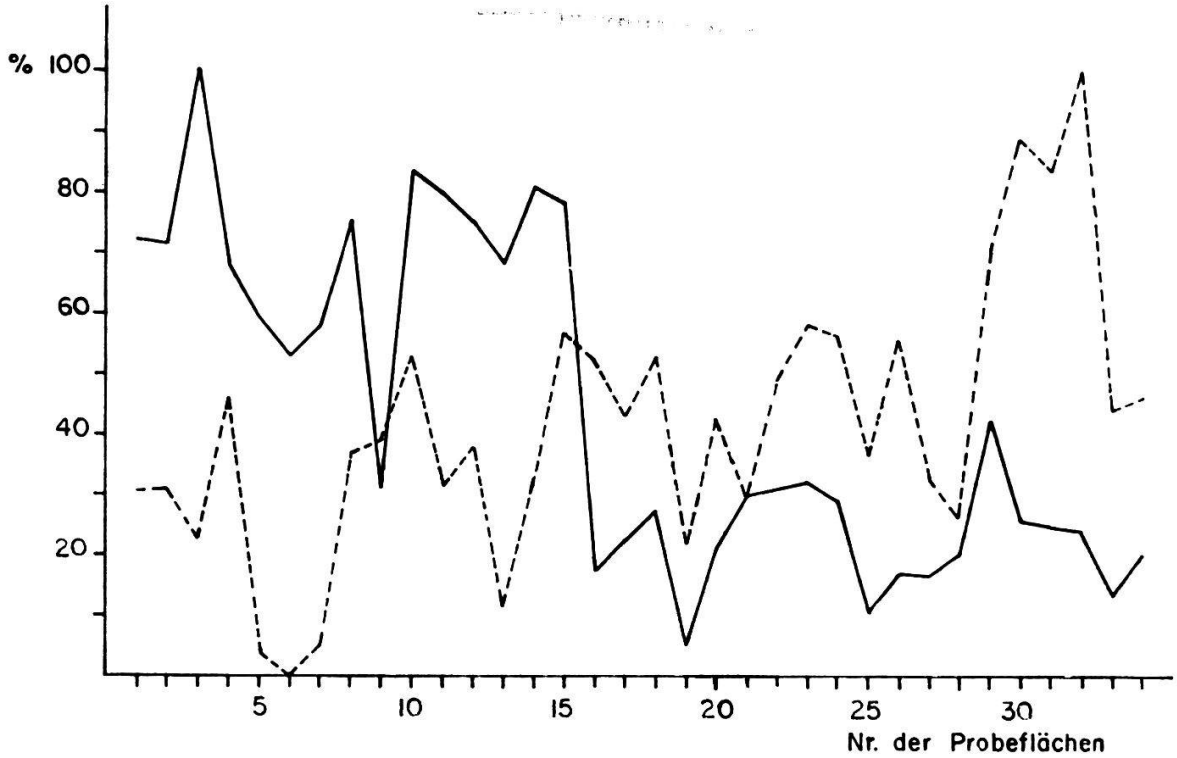


Abb. 5 Station «Bim scharfen Eggen»: Artmächtigkeits-Gemeinschaftskoeffizient der Probeflächen, für *MFb* bezogen auf P3 (———), für *QuAs* auf P32 (-----)

5.1.2 *Floristisch-soziologische Ergebnisse (Abb. 4)*

Erwartungsgemäß sind die Unterschiede zwischen *MFb* und *QuAs* entlang des Transekts nicht besonders deutlich ausgeprägt (vgl. auch Tab. 1). Auffallend ist aber zunächst das plötzliche Ende des Vorkommens von *Oxalis acetosella* bei P15. Die spärlich auftretenden azidophilen Moose *Pleurozium schreberi*, *Leucobryum glaucum*, *Dicranum scoparium* und *Sphagnum quinquefarium* markieren den Beginn des *QuAs* erst bei P27. Der über 50 m breite Übergangsstreifen zwischen P15 und P27 läßt einen unscharfen Grenzbereich zwischen beiden Vegetationseinheiten erkennen (Vegetation als räumliches Kontinuum). Die Arten *Carex brizoides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sambucus nigra* und *Fagus sylvatica* als Keimling und Jungpflanze treten mehr im Bereich des *MFb*, Keimlinge und Jungpflanzen von *Abies alba* mehr im Bereich des *QuAs* auf. Pflanzen, die sich vorzugsweise im Übergangsgebiet aufhalten, gibt es nicht, es sei denn, man betrachtet *Rhytidiadelphus* als eine solche. Ihr stärkeres Auftreten zwischen P16 und P21 ist allerdings zu undeutlich ausgeprägt, als daß es als eindeutiges ökologisches Maximum angesehen werden könnte.

Berechnet man den Gemeinschaftskoeffizienten nach JACCARD (1901 und 1928) auf Grund der Artmächtigkeit der einzelnen Arten für die Probeflächen P1 bis P34, wobei das *MFb* auf P3 und das *QuAs* auf P32 bezogen ist (Abb. 5), so erkennt man auch hier einen nicht besonders großen Unterschied zwischen beiden Vegetationssystemen, was sich vor allem durch starke Schwankungen

Tabelle 2 Chemische Zusammensetzung der Bodenproben aus 0 bis 5 cm Tiefe, Station «Bim scharfen Eggen»

Nr. der Probe-flächen	HOH % *TG*	pH	$NH_4^+-N_{mom}$ mg/ 100 g *TG*	$NO_3^--N_{mom}$ mg/ 100 g *TG*	$NH_4^+-N_{ak}$ mg/ 100 g *TG*	$NO_3^--N_{ak}$ mg/ 100 g *TG*	N_{ak} mg/ 100 g *TG*	Humus %	C/N	N_{tot} % *TB*	Al_d^{3+} mval/ 100 g *TB*
1	76,3	3,8	2,62	1,91	6,93	6,39	13,32	19,1	15,8	0,70	6,34
2	105,0	3,8	4,77	3,24	18,45	8,63	27,08	27,2	18,7	0,84	4,69
3	131,6	4,0	18,92	1,74	8,17	2,91	11,08	31,6	18,0	1,02	5,84
4	72,1	3,9	6,41	1,99	4,77	4,82	9,59	12,7	18,2	0,41	4,44
5	68,7	3,9	5,33	1,83	7,96	3,48	11,44	20,1	18,5	0,63	6,47
6	87,1	3,9	5,81	3,98	9,32	6,31	15,63	23,6	16,0	0,86	5,46
7	70,3	4,1	8,77	3,24	7,22	3,15	10,37	20,7	18,5	0,65	4,31
8	115,8	3,8	15,56	7,39	18,84	7,55	26,39	30,0	20,3	0,86	4,54
9	86,9	3,8	12,13	0,25	17,54	0,33	17,87	25,7	15,5	0,96	3,81
10	87,4	4,0	8,26	0,83	11,56	14,86	26,42	21,5	13,2	0,95	4,82
11	82,2	3,9	4,39	2,99	4,21	6,39	10,60	17,3	17,4	0,58	6,72
12	111,7	4,0	10,32	1,91	21,07	5,48	26,55	26,4	16,8	0,91	2,15
13	155,6	3,8	7,40	6,56	16,86	10,46	27,32	43,5	18,7	1,35	9,14
14	65,6	4,2	2,92	1,58	5,04	3,90	8,94	14,0	13,7	0,56	8,24
15	95,5	4,0	4,17	1,08	11,31	4,40	15,71	23,6	16,3	0,84	6,47
16	81,3	3,8	1,94	–	16,16	–	16,16	24,8	16,0	0,90	6,60
17	137,3	3,9	14,54	0,16	45,23	0,17	45,40	37,1	15,0	1,44	4,94
18	74,3	4,0	9,29	0,16	16,30	–	16,30	21,7	15,9	0,79	5,58
19	105,9	3,9	13,04	0,25	18,86	–	18,86	34,5	19,0	1,05	4,69
20	119,6	3,7	12,56	0,08	23,99	0,01	24,00	35,1	16,9	1,21	4,06
21	97,7	4,0	8,69	1,91	14,71	6,64	21,35	23,9	10,6	1,31	5,08
22	175,9	3,7	13,08	0,33	27,77	0,17	27,94	39,1	18,3	1,24	4,31
23	96,9	3,9	4,90	0,75	10,80	1,91	12,71	25,0	16,2	0,89	7,11
24	111,0	3,8	8,39	0,50	17,20	0,91	18,11	25,6	15,1	0,98	6,47
25	123,0	3,5	5,38	0,50	14,91	–	14,91	35,9	17,2	1,21	6,60
26	144,5	3,8	3,01	0,08	30,96	–	30,96	33,5	16,1	1,21	4,31
27	150,0	3,6	5,81	–	21,89	–	21,89	46,1	20,1	1,33	5,58
28	134,6	3,5	6,28	0,16	26,40	–	26,40	50,3	19,2	1,52	5,33
29	163,3	3,5	–	–	21,72	–	21,72	57,7	21,2	1,58	5,71
30	200,6	3,5	2,67	–	31,73	–	31,73	60,7	21,2	1,66	5,33
31	146,8	3,5	3,57	–	35,99	–	35,99	51,4	20,3	1,47	7,74
32	154,0	3,6	–	–	20,21	–	20,21	34,5	15,7	1,28	8,88
33	225,2	3,8	4,30	–	27,95	–	27,95	56,1	19,6	1,66	21,70
34	165,4	3,6	–	–	23,57	–	23,57	58,3	21,7	1,56	15,61

und gemeinsames Auftreten beider Koeffizienten im Bereich des *MFb* und des *QuAs* bemerkbar macht. Nach der Darstellung in Abbildung 5 ist der erwähnte Grenzbereich eher durch Arten des *QuAs* gekennzeichnet. Dies hängt aber wohl in erster Linie mit dem plötzlichen Fehlen von *Oxalis acetosella* ab P15 zusammen (vgl. auch P9!). Die starken Schwankungen gehen oft konform mit der unregelmäßigen fleckenweisen Verteilung der Moose *Polytrichum attenuatum* und *Hylocomium splendens*. Es ist klar, daß die geringe Artenzahl pro Probefläche schon deshalb keinen ausgeglichenen Verlauf der Kurven zuläßt, weil das Fehlen oder Vorhandensein einer Art den Koeffizienten sehr stark beeinflußt.

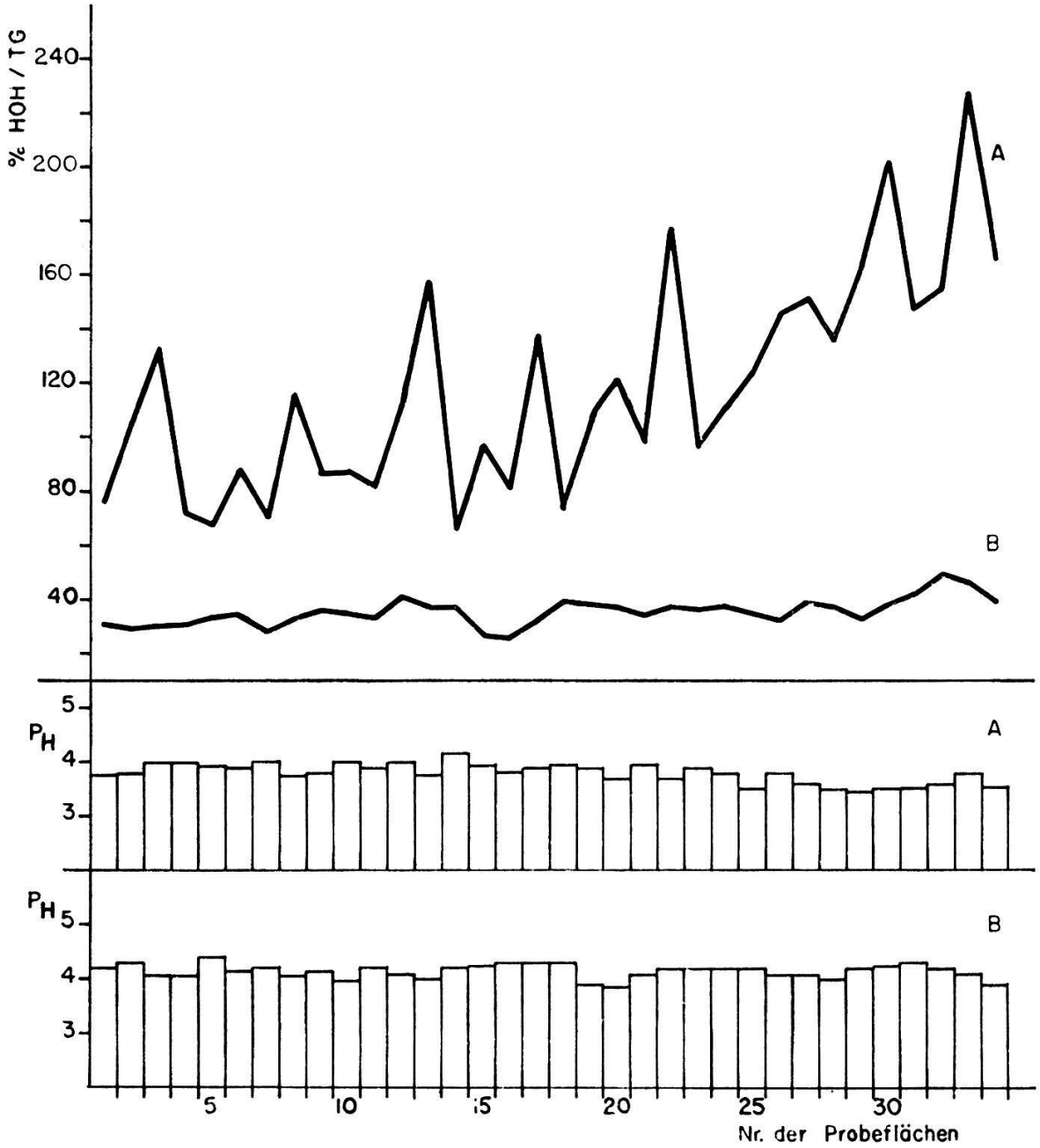


Abb. 6 Station «Bim scharfen Eggen»: Wassergehalt (HOH % *TG*) und pH der Bodenproben aus 0 bis 5 cm (a) und 5 bis 15 cm Tiefe (b)

5.1.3 *Edaphische Kennzeichnung der Proben aus 0 bis 5 cm Tiefe (Tab. 2)*

5.1.3.1 Wassergehalt (HOH%, Abb. 6)

Zur Zeit der Probeentnahme entlang des Transekts am 10. September betrug die Saugspannung in 10 cm Tiefe (Tafel 1) 170 cm WS im *MFb* und 110 cm WS im *QuAs*. Der Wassergehalt der oberflächennahen Bodenschicht, die hier untersucht wurde, wurde dagegen von den Tensiometern nicht registriert. Er ist je nach der Stärke der Vegetationsbedeckung und damit zusammenhängend nach der Größe der Evapotranspiration starken Schwankungen unterworfen. Insgesamt macht sich aber ein deutlicher Anstieg des HOH-Gehaltes vom *MFb* zum *QuAs* bemerkbar, was durch die mächtigere Humusauflage unter dem Tannenbestand bedingt ist.

5.1.3.2 Bodenreaktion (pH; Abb. 6)

Die pH-Werte schwanken innerhalb des Transekts zwischen 3,5 und 4,0. Eine leichte Depression gegen das *QuAs* ist festzustellen.

5.1.3.3 Gesamtstickstoff (N_{tot}; Abb. 7)

Der Gehalt der organischen Substanz an Gesamtstickstoff nimmt vom *MFb* zum *QuAs* deutlich zu, und zwar von etwa 6 bis etwa 16%. Das ist kein überraschendes Ergebnis; sind doch die N_{tot}-Gehalte des Rohhumus wegen der großen Menge an eiweißreichem Pilzmyzel sehr hoch (vgl. WAKSMAN 1952).

5.1.3.4 Organische Substanz (Humus%, Abb. 7)

Die geringere Mächtigkeit der Humusauflage im *MFb* und eine geringere Zersetzung des Humuskörpers im *QuAs* lassen einen Anstieg der Werte von Humus% von 20 bis fast 60% vom *MFb* zum *QuAs* erwarten.

5.1.3.5 C/N-Verhältnis (Abb. 7)

Die C/N-Verhältnisse sind wegen der hohen N_{tot}-Angebote im Rohhumus auch im *QuAs* überraschend eng. Sie liegen für beide Vegetationseinheiten zwischen 15 und 25. P11 zeigt einen eigenartig niedrigen Wert, was möglicherweise mit der hohen Artmächtigkeit von *Hylocomium splendens* zusammenhängt (über 60%). Ein Gradient zwischen *MFb* und *QuAs* kann jedoch nicht festgestellt werden.

5.1.3.6 Pflanzenverfügbarer Stickstoff (NH_4^+—N, NO_3^-—N; Abb. 7)

Sowohl die in der frischen Bodenprobe vorhandenen als auch die in der Feuchtkammer ausgebrüteten Mengen Stickstoff zeigen beachtliche Unterschiede zwischen *MFb* und *QuAs*. Der Optimalbereich der Nitrifikation liegt eindeutig im *MFb*, und zwar ausschließlich auf Flächen, auf denen *Oxalis acetosella* gedeiht. Nitrifiziert wird deshalb nicht in P9 und in den Flächen nach P15, mit Ausnahme von P21, die nicht nur das günstigste C/N-Verhältnis im gesamten Transekt aufweist (s. oben), sondern auch eine Menge von 6,64 mg NO_3^-—N_{ak}/

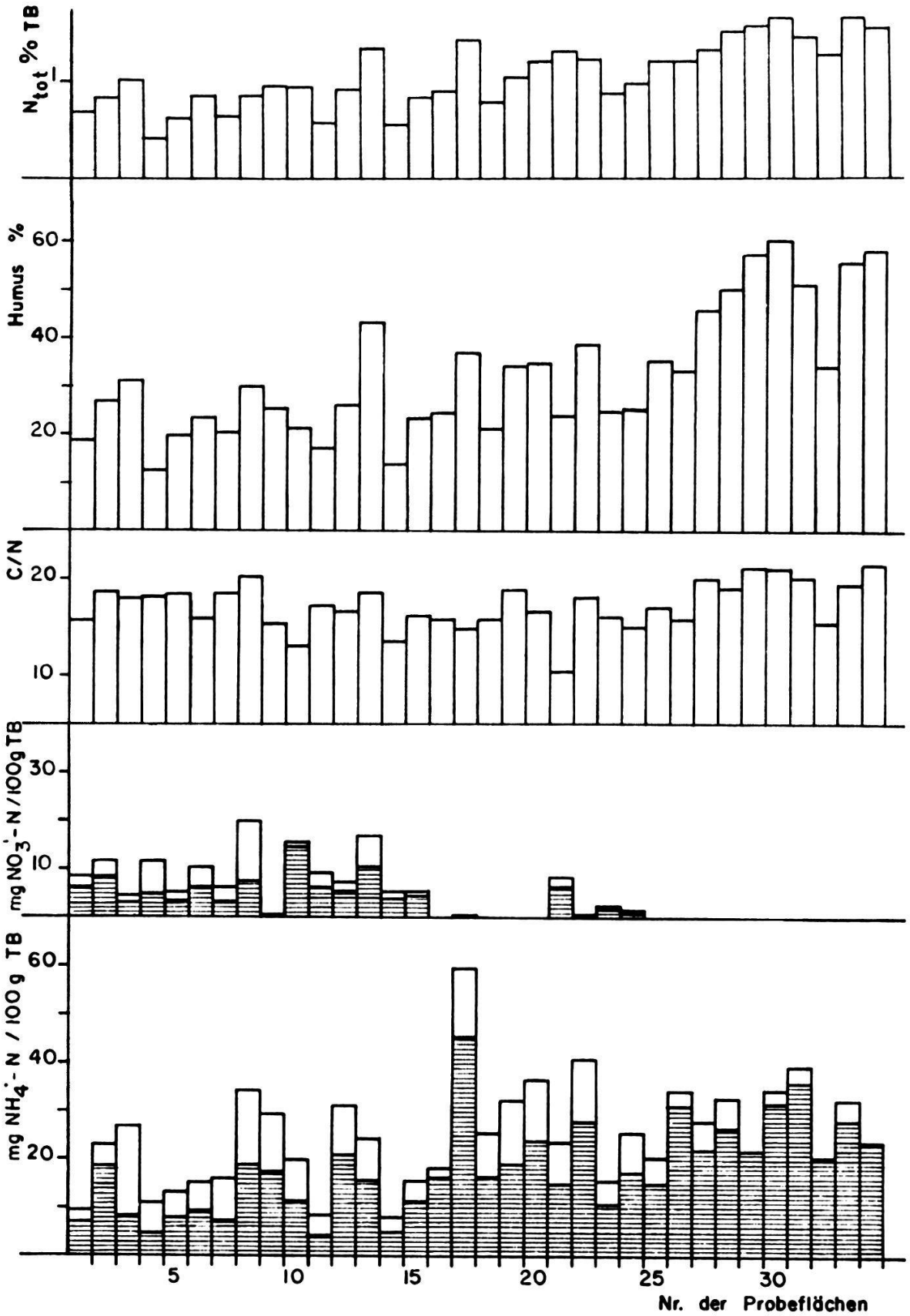


Abb. 7 Station «Bim scharfen Eggen»: Gesamtstickstoff (N_{tot} % *TB*), organische Substanz (Humus % *TB*), C/N-Verhältnis sowie Nitrifikation und Ammonifikation (weiß: NO_3^-—N_{mom} bzw. NH_4^+—N_{mom}, schraffiert: NO_3^-—N_{ak} bzw. NH_4^+—N_{ak} in mg/100 g *TG*)

100 g *TG* produziert (hohe Artmächtigkeit von *Hylocomium splendens*). Die übrigen Werte liegen durchschnittlich zwischen 3 und 15 mg NO_3^-—N_{ak}, also über der Unsicherheitsgrenze (vgl. Abschnitt 3.1.1). Im Bereich der Rohhumusböden des *QuAs* wird überhaupt kein Nitrat akkumuliert.

Umgekehrte Verhältnisse herrschen bei der Nachlieferung von Ammoniumionen. Die Ammonifikation nimmt vom *MFb* zum *QuAs* stark zu und läßt ein Maximum von 36 mg NH_4^+—N_{ak}/100 g *TG* bei P31 erkennen. Aber auch im *MFb* mit seiner guten Nitrifikation wird überdurchschnittlich viel ammonifiziert (Werte zwischen 5 und 20 mg NH_4^+—N_{ak}), so daß die NH_4^+- die NO_3^--Produktion übersteigt. Überraschend sind die hohen Ammoniumgehalte der Frischproben im *MFb*, die maximal fast 19 mg NH_4^+—N_{mom} in P3 betragen. Die NO_3^--Gehalte der Frischproben sind dagegen allgemein sehr niedrig und erreichten außer in P2, P6, P8, P11 und P13 nie mehr als 2 mg/100 g *TG*.

Die Gesamtmenge an akkumuliertem Stickstoff (N_{ak}) ist wegen der starken Ammonifikation im *QuAs* wesentlich höher (bei 36 mg N) als im *MFb* (maximal 26 mg, minimal 9,5 mg N/100 g *TG*). Dies bestätigt die Feststellung verschiedener Autoren (u. a. ELLENBERG 1964), daß Rohhumus zu den stickstoffreichsten Horizonten der Waldböden gehört.

5.1.3.7 Austauschbares Aluminium (Al_a^{3+}; Abb. 8)

Der Gehalt an austauschbarem Aluminium schwankt im Bereich des *MFb* und *QuAs* bis P30 zwischen 4 und 8 mval/100 g *TB*. Ein kleines Maximum bei P13 ist festzustellen. Auffallend ist der gewaltige Anstieg bei P31 bis P34, wobei über 20 mval Al_a^{3+} erreicht werden.

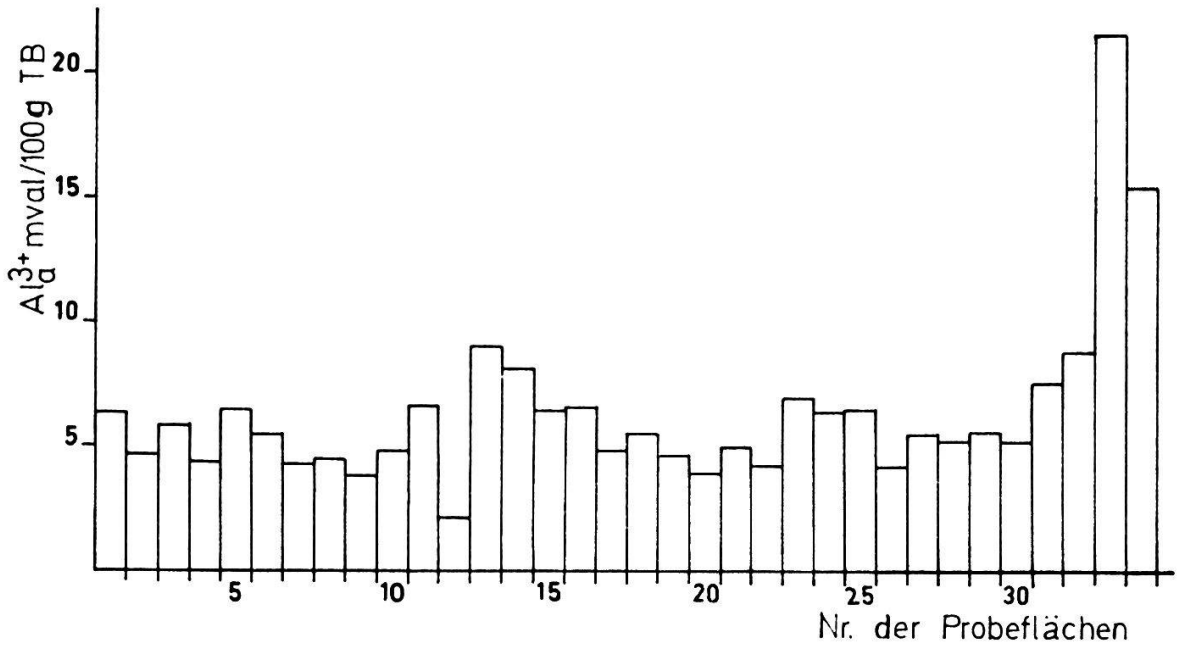


Abb. 8 Station «Bim scharfen Eggen»: Austauschbares Aluminium (Al_a^{3+} mval/100 g *TB*)

5.1.4 *Edaphische Kennzeichnung der Proben aus 5 bis 15 cm Tiefe (Tab. 3)*

5.1.4.1 Wassergehalt (HOH%; Abb. 6)

Der Wassergehalt liegt erheblich tiefer als bei den Proben, die von der Bodenoberfläche stammen, nämlich durchschnittlich zwischen 35 und 40% des Trokkengewichtes. Ein Unterschied zwischen den Proben aus dem *MFb* und denen des *QuAs* ist nicht nachzuweisen (vgl. auch die gleichen Saugspannungen beider Vegetationseinheiten zur Zeit der Probeentnahme am 10. September).

Tabelle 3 Chemische Zusammensetzung der Bodenproben aus 5 bis 15 cm Tiefe, Station «Bim scharfen Eggen»

Nr. der Probeflächen	HOH % *TG*	pH	*KUK* mval/ 100 g *TB*	H_a^+ mval/ 100 g *TB*	*S*-Wert mval/ 100 g *TB*	*V*%	P_2O_{5L} mg/ 100 g *TB*	K_2O_L mg/ 100 g *TB*
1	31,2	4,2	8,13	20,2	3,0	36,9	0,8	4,7
2	29,0	4,3	13,11	18,0	1,5	11,4	0,8	2,3
3	30,2	4,1	13,76	17,8	2,0	14,5	1,0	2,4
4	30,7	4,1	9,07	15,5	2,5	27,6	0,8	2,4
5	33,2	4,4	13,76	18,0	1,5	10,9	0,8	2,3
6	33,9	4,2	13,76	20,2	2,0	14,5	1,3	2,4
7	28,7	4,2	12,82	13,0	2,5	19,5	0,8	4,7
8	33,1	4,1	13,11	16,0	2,8	21,0	0,8	2,4
9	36,2	4,2	?	18,0	3,0	?	0,6	4,7
10	34,5	4,0	14,70	17,0	2,5	17,0	0,8	4,7
11	33,6	4,2	10,63	16,6	3,0	28,2	0,8	2,4
12	40,5	4,1	13,76	22,2	2,8	20,0	0,8	4,7
13	37,0	4,0	11,88	22,2	2,3	18,9	0,6	4,7
14	37,3	4,2	15,64	22,8	3,3	20,8	0,8	2,4
15	27,4	4,3	8,76	15,8	2,5	28,5	0,6	2,3
16	25,5	4,3	10,95	23,0	3,0	27,4	1,8	2,3
17	32,4	4,3	11,26	17,4	2,5	22,2	0,6	2,4
18	39,5	4,3	14,07	21,4	3,5	21,3	0,8	4,7
19	37,6	3,9	13,13	25,4	3,5	26,7	0,6	4,7
20	37,2	3,9	17,51	27,0	3,5	20,0	1,6	4,7
21	33,8	4,1	11,88	20,8	3,0	25,3	1,0	2,4
22	36,9	4,2	17,51	20,0	2,8	15,7	0,8	2,4
23	35,6	4,2	14,38	23,6	2,5	17,4	1,2	2,3
24	36,7	4,2	11,26	24,8	3,0	26,6	1,5	2,3
25	34,7	4,2	16,26	21,6	3,3	20,0	3,1	2,3
26	31,9	4,1	11,88	19,6	2,0	16,8	0,6	2,3
27	39,0	4,1	15,01	24,0	3,5	23,3	0,8	4,7
28	36,6	4,0	15,95	23,8	3,5	21,9	3,6	4,7
29	32,0	4,2	13,13	12,8	2,5	19,0	0,8	4,7
30	38,0	4,3	9,07	15,4	3,0	33,0	1,0	2,4
31	42,1	4,3	14,70	20,0	3,5	23,8	2,6	2,4
32	49,4	4,2	17,82	21,8	3,5	19,6	1,0	4,7
33	46,0	4,1	15,32	19,8	3,0	19,5	1,2	4,7
34	38,9	3,9	16,26	19,8	2,5	15,3	1,8	4,7

5.1.4.2 Bodenreaktion (pH; Abb. 6)
Auch bei den pH-Werten ist kein Unterschied feststellbar. Sie schwanken zwischen 3,8 und 4,2 und liegen damit etwas höher als die Werte der oberflächennahen Bodenschicht.

5.1.4.3 Austauschbare Wasserstoffionen (H_a^+; Abb. 9)
Die Austauschazidität läßt ebenfalls keine wesentlichen Unterschiede erkennen.

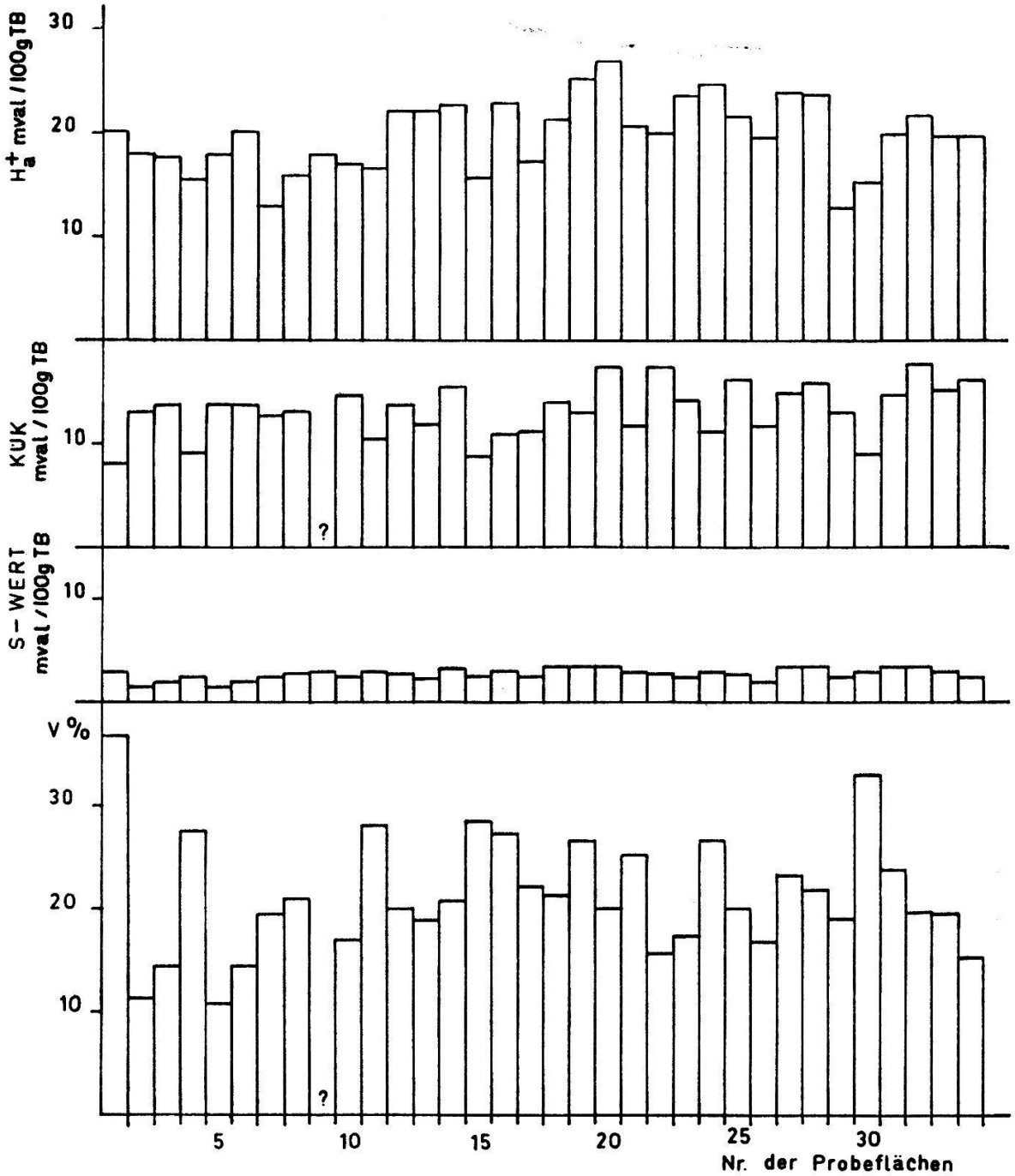


Abb. 9 Station «Bim scharfen Eggen»: Austauschbare Wasserstoffionen (H_a^+ mval/100 g *TB*), Kationenumtauschkapazität (*KUK* mval/100 g *TB*), *S*-Wert (mval/100 g *TB*) und Basensättigungsgrad (*V*%)

Sie liegt im allgemeinen sehr hoch und schwankt stark zwischen 15 und 25 mval/ 100 g *TB*, was auf einen hohen Gehalt an austauschbarem Aluminium hinweist. Die höchsten Werte (bis maximal 27 mval) liegen im Übergangsbereich.

5.1.4.4 Kationenumtauschkapazität (*KUK* = *T*-Wert; Abb. 9)
Das *QuAs* hat eine etwas höhere Kationenumtauschkapazität aufzuweisen als das *MFb*. Signifikant ist dieser Unterschied jedoch nicht. Die Werte schwanken zwischen 8 und 18 mval/100 g *TB*.

5.1.4.5 Austauschbare Metallkationen (*S*-Wert; Abb. 9)
Eine leichte Depression der Werte zwischen P1 und P6 ist festzustellen. Charakteristische Unterschiede zwischen *MFb* und *QuAs* sind aber ebenfalls nicht vorhanden. Die Werte bewegen sich zwischen 1,5 und 3,5 mval/100 g *TB*.

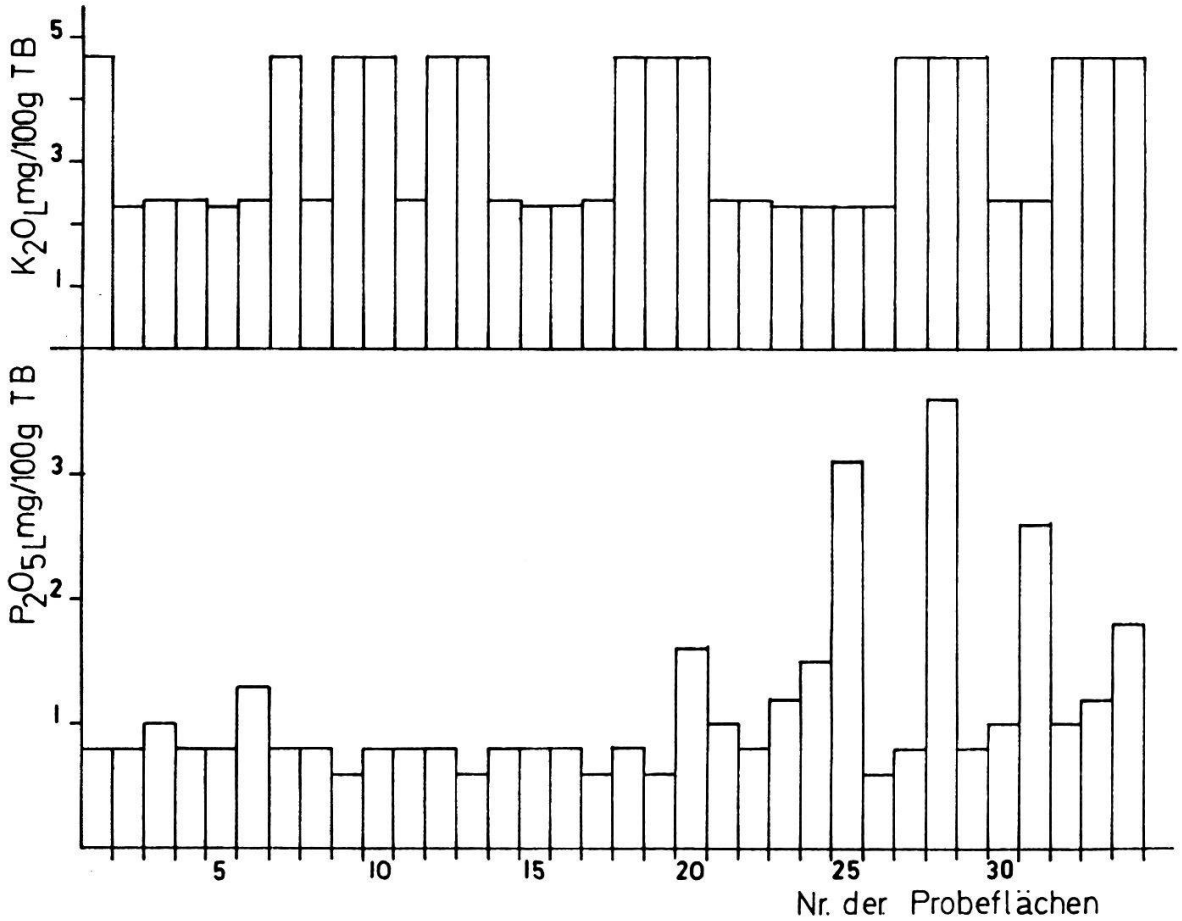


Abb. 10 Station «Bim scharfen Eggen»: Laktatlösliches Phosphat und Kali (P_2O_{5L} und K_2O_L in mg/100 g *TB*)

5.1.4.6 Basensättigungsgrad (V%; Abb. 9)
Das Verhältnis T-Wert zu S-Wert, der Basensättigungsgrad, läßt ebenfalls etwas geringere Werte im *MFb* erkennen (Ausnahmen P1, P4 und P11). Allerdings sind die Unterschiede so gering, daß die Werte keine Aussage erlauben.

5.1.4.7 Laktatlösliches Phosphat und Kali (P_2O_{5L}; K_2O_L; Abb. 10)
Der Gehalt an laktatlöslichem Phosphat und Kali ist in beiden Vegetationseinheiten recht gering. Während K_2O_L keinen Gradienten innerhalb des Transekts erkennen läßt (Werte zwischen 2,3 und 4,7 mg/100 g *TB*), treten höhere Werte für P_2O_{5L} im *QuAs* auf (maximal 3,7 mg/100 g *TB*).

5.2 Station «Gfill-Ischlag»

5.2.1 *Verlauf der Saugspannung (Tafel 2)*
Sowohl im *QuAs* als auch im *MFc* tritt ein Wasserspiegel auf, der während der Meßperiode bis Mitte Mai in beiden Meßflächen zwischen 50 und 70 cm Tiefe schwankt und im *MFc* bereits am 25. Mai, im *QuAs* erst am 28. Mai unter 100 cm absinkt. Bedingt durch die starken Regenfälle Mitte August stieg der Wasserspiegel in beiden Vegetationseinheiten, wobei das *MFc* kurzfristiger, aber stärker vernäßt war (GW bis 50 cm u. F.) als das *QuAs* (GW bis 75 cm u. F.). Totale Sättigung des Bodens tritt im Tannenbestand wieder Ende Oktober bei 80 cm Tiefe auf.

Der Saugspannungsverlauf zeigt auch sonst zwischen beiden Profilen große Ähnlichkeit. Eindeutige Unterschiede, die nicht durch die stärkere Transpiration des Buchenbestandes, sondern durch die Bodeneigenschaften selbst bedingt sind, konnten nicht festgestellt werden. Die höchste Saugspannung wurde am 13. Juli (*MFc:* 482 cm WS, *QuAs:* 429 cm WS) und am 6. August (*MFc:* 559 cm WS, *QuAs:* 460 cm WS) gemessen, wobei sich die Austrocknung im *MFc* in tiefere Bodenschichten ausbreitete und sich zeitlich länger hielt als im *QuAs*.

Der Wasserhaushalt ist im Buchenbestand wegen der Lage am Hang ziemlich kompliziert (keine lotrechten hydraulischen Gradienten, die eine relativ einfache Berechnung der Tiefensickerung zuließen). Hangwasserzug – ob parallel zur Bodenoberfläche oder nicht – ist sicher nicht auszuschließen. Die geringen Unterschiede zwischen beiden Profilen in den auftretenden Saugspannungen, auch die «Austrocknungslinsen» im Profil des *MFc* am 28. Juni, 19. Juli und 12. August sind ziemlich sicher auf die stärkere Transpiration des Buchenbestandes zurückzuführen. Nach den Bodentypen zu schließen (beides Pseudogleye) ist eine zeitweilige Vernässung im Winter und Frühjahr sowie nach stärkeren Regenfällen auch im Sommer zu erwarten. Daß die Buche trotzdem gut gedeiht und eine wirksame Konkurrenz durch die Tanne verhindern kann, muß durch die biologisch günstigere Hanglage des *MFc* erklärt werden. Auf dem Plateau stagniert das in den Boden eingedrungene Niederschlagswasser, wobei die für die Buche notwendige Durchlüftung des Bodens verhindert wird. Anscheinend ist diese Durchlüftung, vielleicht wegen der Sauerstoffzufuhr durch

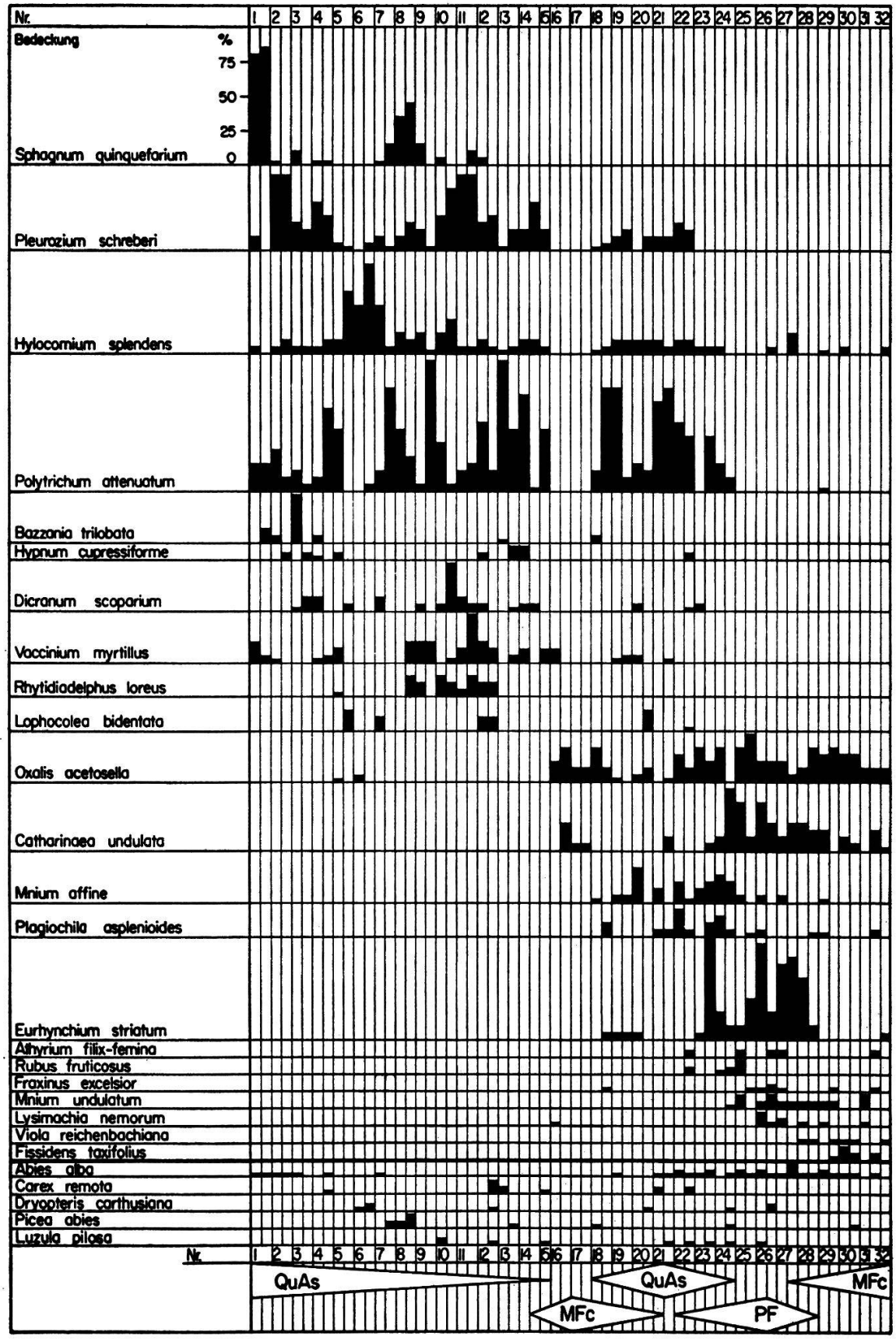


Abb. 11 Station «Gfill-Ischlag»: Verteilung der Arten innerhalb des Transekts. Abszisse: Nummer der Probeflächen, Ordinate für jede Art: Artmächtigkeit (Bedeckung) in %

fließendes Wasser, am Hang eher gewährleistet. Die Tatsache, daß Hangpseudogleye sich für die Vegetation biologisch günstiger auswirken, ist bekannt (vgl. z. B. MÜCKENHAUSEN 1954); unbekannt ist jedoch ihre pedologische Ursache, die mit genauen hydrologischen Methoden abgeklärt werden müßte.

5.2.2 *Floristisch-soziologische Ergebnisse (Abb. 11)*

Das Transekt, das vom *QuAs* zum *MFc* über eine Länge von 160 m verläuft, zeigt einen deutlich ausgeprägten floristischen Gradienten, der steiler verläuft als zwischen *MFb* und *QuAs* an der Station «Bim scharfen Eggen». Allerdings ist er nicht sehr einheitlich, da das Transekt eine unbefestigte Forststraße überquert, in deren unmittelbaren Nachbarschaft durch Aufkalkung und Eutrophierung eine Vegetationsänderung stattgefunden hat (P16, P16a, P17, P17a, P18), die im Bereiche des *QuAs* eine Vegetationsverschiebung in Richtung *MFc* bewirkt hat, und anschließend einen schmalen, leicht quelligen Streifen eines *Pruno-Fraxinetum* (P23–P27) schneidet. Hier häufen sich Feuchtigkeits- und Nährstoffzeiger wie *Eurhynchium striatum*, *Catharinaea undulata* und *Mnium affine*. Im allgemeinen ist aber eine langsame Abnahme der *QuAs*-Arten *Sphagnum quinquefarium*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum attenuatum*, *Bazzania trilobata*, *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Vaccinium myrtillus* und *Rhytidiadelphus loreus* festzustellen, vor allem im Bereich des ausklingenden *QuAs* jenseits der Forststraße (P18a–P24a).

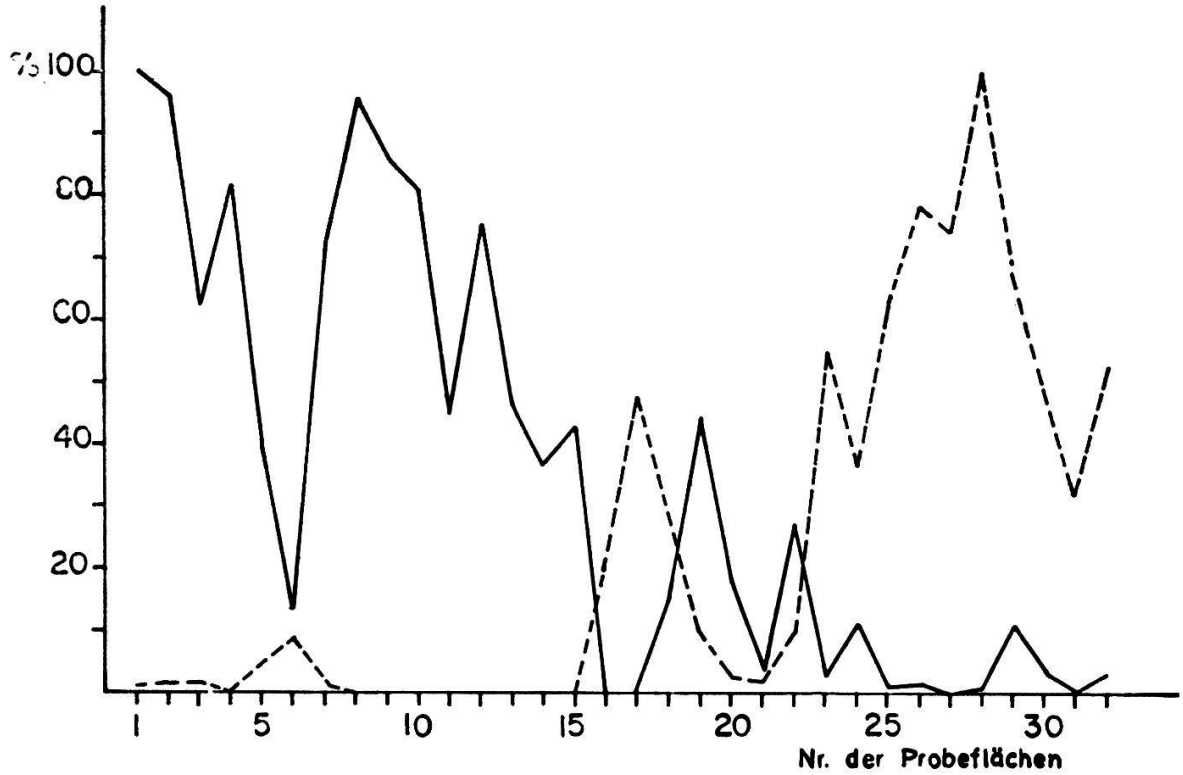


Abb. 12 Station «Gfill-Ischlag»: Artmächtigkeits-Gemeinschaftskoeffizient der Probeflächen, für *MFc* bezogen auf P28 (-----), für *QuAs* auf P1 (———)

Tabelle 4 Chemische Zusammensetzung der Bodenproben aus 0 bis 5 cm Tiefe, Station «Gfill-Ischlag»

Nr. der Probeflächen	HOH % *TG*	pH	$NH_4^+-N_{mom}$ mg/ 100 g *TG*	$NO_3^--N_{mom}$ mg/ 100 g *TG*	$NH_4^+-N_{ak}$ mg/ 100 g *TG*	$NO_3^--N_{ak}$ mg/ 100 g *TG*	N_{ak} mg/ 100 g *TG*	Humus %	C/N	N_{tot} % *TB*	Al_d^{3+} mval/ 100 g *TB*
1	133,9	3,6	3,57	0,08	7,22	–	7,22	33,1	12,9	1,54	9,39
2	175,0	3,5	13,63	0,25	61,97	–	61,97	44,5	18,4	1,40	7,11
3	254,4	3,7	51,60	0,25	30,10	–	30,10	56,0	19,7	1,65	4,31
4	149,5	3,6	14,11	0,08	50,39	–	50,39	43,4	20,8	1,21	5,71
5	161,2	3,5	9,46	–	18,49	–	18,49	45,7	19,4	1,37	6,85
6	126,2	3,5	7,99	0,34	19,96	–	19,96	49,0	19,2	1,48	5,33
7	209,4	3,7	20,64	0,25	73,75	–	73,75	60,0	20,3	1,72	3,81
8	223,4	3,8	24,08	0,25	72,40	–	72,40	48,8	18,3	1,54	4,69
9	105,8	3,6	3,78	0,16	18,66	–	18,66	28,3	16,4	0,90	8,37
10	135,9	3,7	5,07	–	12,21	1,91	14,12	43,8	15,1	1,68	16,11
11	259,4	3,7	10,75	–	56,90	–	56,90	58,3	23,0	1,47	4,44
12	205,8	4,0	27,52	1,20	47,65	16,89	64,54	40,0	17,5	1,33	4,19
13	79,3	3,9	1,72	–	4,04	2,57	6,61	14,7	12,8	0,77	11,17
14	78,2	3,6	0,60	0,08	6,37	–	6,37	26,6	23,8	0,65	9,01
15	133,5	3,6	4,43	–	26,96	–	26,96	39,7	12,4	1,86	8,63
16	60,9	5,0	0,22	5,31	0,17	13,12	13,29	16,6	21,1	0,46	–
17	64,6	4,9	1,08	4,15	–	13,86	13,86	17,4	23,7	0,43	–
18	47,7	5,5	–	3,24	0,34	6,06	6,40	9,4	14,2	0,38	–
19	170,0	3,6	5,25	10,13	37,75	10,70	48,45	41,4	20,8	1,16	3,43
20	137,9	3,6	4,04	3,24	10,37	5,39	15,76	48,7	27,5	1,05	5,08
21	146,9	3,3	7,01	7,89	22,41	4,48	26,89	37,4	19,1	1,14	6,98
22	137,5	3,4	1,51	6,89	21,24	7,72	28,96	42,4	19,3	1,28	5,58
23	192,8	3,4	1,76	5,89	16,69	5,73	22,42	53,7	23,1	1,35	3,55
24	110,0	3,8	0,22	4,23	10,60	8,14	18,74	29,0	17,1	0,98	6,47
25	72,3	4,9	0,52	2,41	–	9,71	9,71	8,9	13,4	0,39	1,40
26	50,7	4,7	1,08	1,25	–	6,22	6,22	7,9	14,3	0,16	1,14
27	53,1	5,3	–	1,08	0,47	1,99	2,46	7,4	15,7	0,27	–
28	40,7	5,1	0,08	0,50	4,26	2,41	6,67	6,6	12,8	0,30	0,51
29	53,0	4,7	0,95	1,58	4,68	4,06	8,74	9,7	12,9	0,43	1,40
30	49,9	5,2	–	2,08	–	3,07	3,07	8,0	15,1	0,31	0,13
31	44,9	5,2	–	1,25	3,23	3,98	7,21	5,9	18,2	0,19	–
32	43,9	5,2	1,03	1,66	2,63	4,81	7,44	7,0	20,7	0,20	1,78

Demgegenüber steht eine Zunahme in erster Linie von *Oxalis acetosella*, einer Art, die wir bereits als typischen Buchenbegleiter im *MFb* der Station «Bim scharfen Eggen» kennengelernt haben, ferner aufeinanderfolgend ab P16a *Catharinaea undulata*, P18a *Mnium affine*, P19 *Plagiochila asplenioides*, P19 bzw. P23 *Eurhynchium striatum*, P22a *Athyrium filix femina* und *Rubus fruticosus* coll., P24a *Mnium undulatum*, P25a Keimlinge von *Fraxinus excelsior*, P26 *Lysimachia nemorum*, P28 *Viola reichenbachiana* und P29a *Fissidens taxifolius*.

Auch in diesem Transekt besteht keine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Vegetationseinheiten, sondern ein mehr oder minder breiter Übergangsstreifen, der allerdings bei weitem nicht so deutlich ausgeprägt ist wie zwischen *MFb* und *QuAs*. Denn der floristische – und auch der ökologische – Unterschied zwischen *MFb* und *QuAs* ist geringer als der zwischen *MFc* und *QuAs*.

Die Gemeinschaftskoeffizienten nach JACCARD (1901 und 1928), berechnet für die Nummern P1 bis P34 des gesamten Transekts und bezogen auf P1 (für *QuAs*) und P28 (für *MFc*), kennzeichnen die einzelnen Vegetationseinheiten noch deutlicher (Abb. 12). Die Werte liegen in jedem Bereich (durchgehende Linie für *QuAs* und unterbrochene Linie für *MFc*) über 40%. Eine Ausnahme macht P6, wo *Polytrichum attenuatum*, *Sphagnum quinquefarium* und *Pleurozium schreberi* fehlen, Arten, die wegen ihrer hohen Artmächtigkeit in der Bezugsfläche P1 die Koeffizienten stark beeinflussen. Auch die Probeflächen P15 bis P25 fallen auf und erinnern an den Übergangsbereich zwischen *MFb* und *QuAs*. Hier liegt die Überschneidungszone, deren floristische Abweichung von den reinen Vegetationseinheiten des *QuAs* und *MFc* noch durch Einflüsse der Forststraße und durch das *PF* betont wird.

5.2.3 *Edaphische Kennzeichnung der Proben aus 0 bis 5 cm Tiefe (Tab. 4)*

5.2.3.1 Wassergehalt (HOH%; Abb. 13)

Der Wassergehalt der einzelnen Proben schwankt erheblich. Seine Größe richtet sich nach der Art des Humuskörpers. So liegen die höchsten Werte im Bereich des *QuAs*, also in unzersetztem Rohhumus, dessen Saugfähigkeit noch durch *Sphagnum*-Polster erhöht wird (bis 260% HOH des *TG*). Die geringsten HOH-Gehalte treten im *MFc* auf (bei 60%), wo die Humussubstanz mit dem Mineralboden vermischt ist und keine unzersetzten Pflanzenreste mehr auftreten. In der Umgebung der Forststraße liegt bei P16, P17 und P18 eine deutliche Depression, deren Werte denjenigen des *MFc* entsprechen.

5.2.3.2 Bodenreaktion (pH; Abb. 13)

Erwartungsgemäß liegt der pH-Wert im *QuAs* erheblich tiefer (zwischen 3,5 und 4,0) als im *MFc* (bei 5,0). Die Grenze zwischen beiden Bereichen ist ziemlich genau bei P24/P25 und durch das Ende des Vorkommens von *Polytrichum attenuatum* markiert. Werte, die denen des *MFc* entsprechen, zeigen P16, P17 und P18 im Bereich der Forststraße.

5.2.3.3 Gesamtstickstoff (N_{tot}; Abb. 14)
Im Rohhumus des *QuAs* ist der Gehalt an Gesamtstickstoff am größten (zwischen 6 und 17 mg N/100 g *TB*), im Bereich des *MFc* am geringsten (zwischen 1 und 4 mg N/100 g *TB*). Die Flächen P16, P17 und P18 weisen trotz relativ

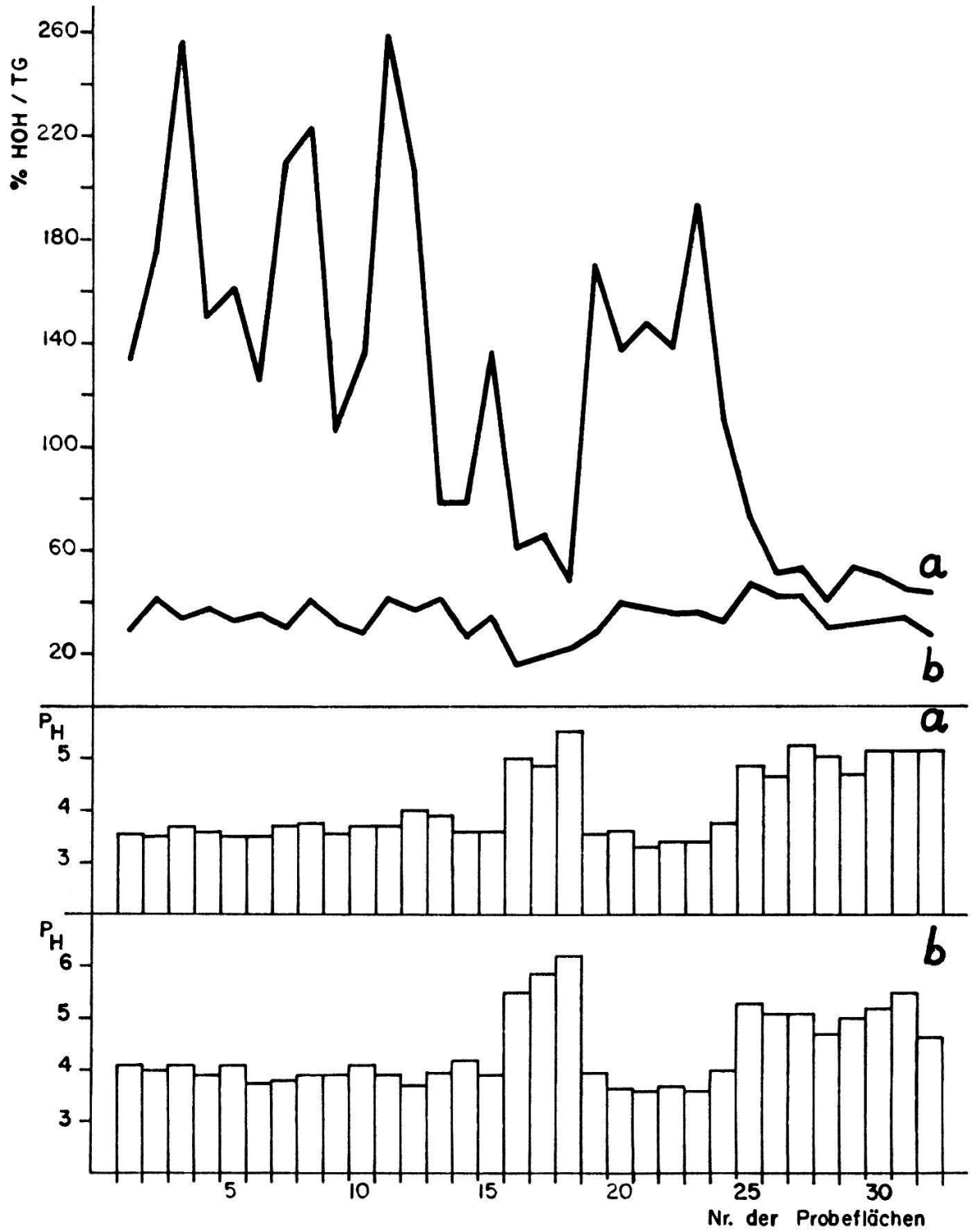


Abb. 13 Station «Gfill-Ischlag»: Wassergehalt (HOH % *TG*) und pH der Bodenproben aus 0 bis 5 cm (a) und 5 bis 15 cm Tiefe (b)

hoher Werte an organischer Substanz (s. unten) nur geringe N_{tot}-Gehalte auf (4,6, 4,3 und 3,8%).

5.2.3.4 Organische Substanz (Humus%; Abb. 14)
Die Menge an organischer Substanz ist im Oberboden des *MFc* am geringsten (unter 10%), wo Mull vorliegt und die Humusbestandteile durch bakterielle und zoogene Tätigkeit gut zersetzt und mit dem Mineralboden eng vermischt sind. Im *QuAs* liegen die Werte entsprechend der Stärke der Rohhumusauflage bei 50 bis 60%.

5.2.3.5 C/N-Verhältnis (Abb. 14)
Je höher der Gehalt an organischer Substanz, desto höher die Menge N_{tot}. Demgemäß ist das C/N-Verhältnis gar nicht so weit, wie für Rohhumus eigentlich zu erwarten wäre. Es schwankt zwischen 15 und 25 sehr stark und weist innerhalb des Transekts eine leichte Depression mit Werten bei 15 im Übergangsbereich auf.

5.2.3.6 Pflanzenverfügbarer Stickstoff (NO_3^-—N, NH_4^+—N; Abb. 14)
QuAs und *MFc* unterscheiden sich sehr deutlich in der Stickstoffnachlieferung ihrer Oberböden. Nitrifikation herrscht zwischen P16 und P32, also im *MFc*, *PF* und im Übergangsbereich am leicht geneigten Hang jenseits der Forststraße. Die höchsten Werte liegen – mit Ausnahme von P12, wo anscheinend eine zoogene oder anthropogene Stickstoffdüngung stattgefunden hat – zwischen 13 und 14 mg NO_3^-—N_{ak}/100 g *TG* interessanterweise nicht im reinen *MFc*, sondern im Übergangsgebiet zwischen *MFc* und *QuAs* zwischen P16 und P25. Die Menge des NO_3^-—N_{mom} und NO_3^-—N_{ak} nimmt von P16 nach P32 ab.

Die Nachlieferung von NH_4^+—N ist außergewöhnlich hoch (bis 73,8 mg) und stellt die ausschließliche Stickstoffquelle im reinen *QuAs* dar. Die Werte nehmen vom *QuAs* zum *MFc* mit starken Schwankungen langsam ab und sind im *MFc* ab P25 am geringsten (maximal 4,7 mg N). In P16, P17 und P18 fehlt eine nennenswerte Ammonifikation. Auch die in der Frischprobe vorhandenen Mengen Ammoniumstickstoff liegen zum Teil sehr hoch (bei P3: 51,6 mg NH_4^+—N_{mom}/100 g *TG*). Sie nehmen ebenfalls von P1 nach P32 kontinuierlich ab, so daß im Boden des *MFc* in den Frischproben fast kein NH_4^+—N angetroffen wurde.

Die gesamte Stickstoffnachlieferung (N_{ak}) ist also im *QuAs* zweifelsohne am höchsten, geringer im Übergangsbereich und am geringsten im *MFc*.

5.2.3.7 Austauschbares Aluminium (Al_a^{3+}; Abb. 15)
Im *QuAs* liegt die Menge an austauschbarem Aluminium im Bereich zwischen 4 und 16 mval/100 g *TB*, im *MFc* bei maximal 2 mval. In den Flächen P16, P17, P18, P27 und P31 konnte überhaupt kein Al nachgewiesen werden.

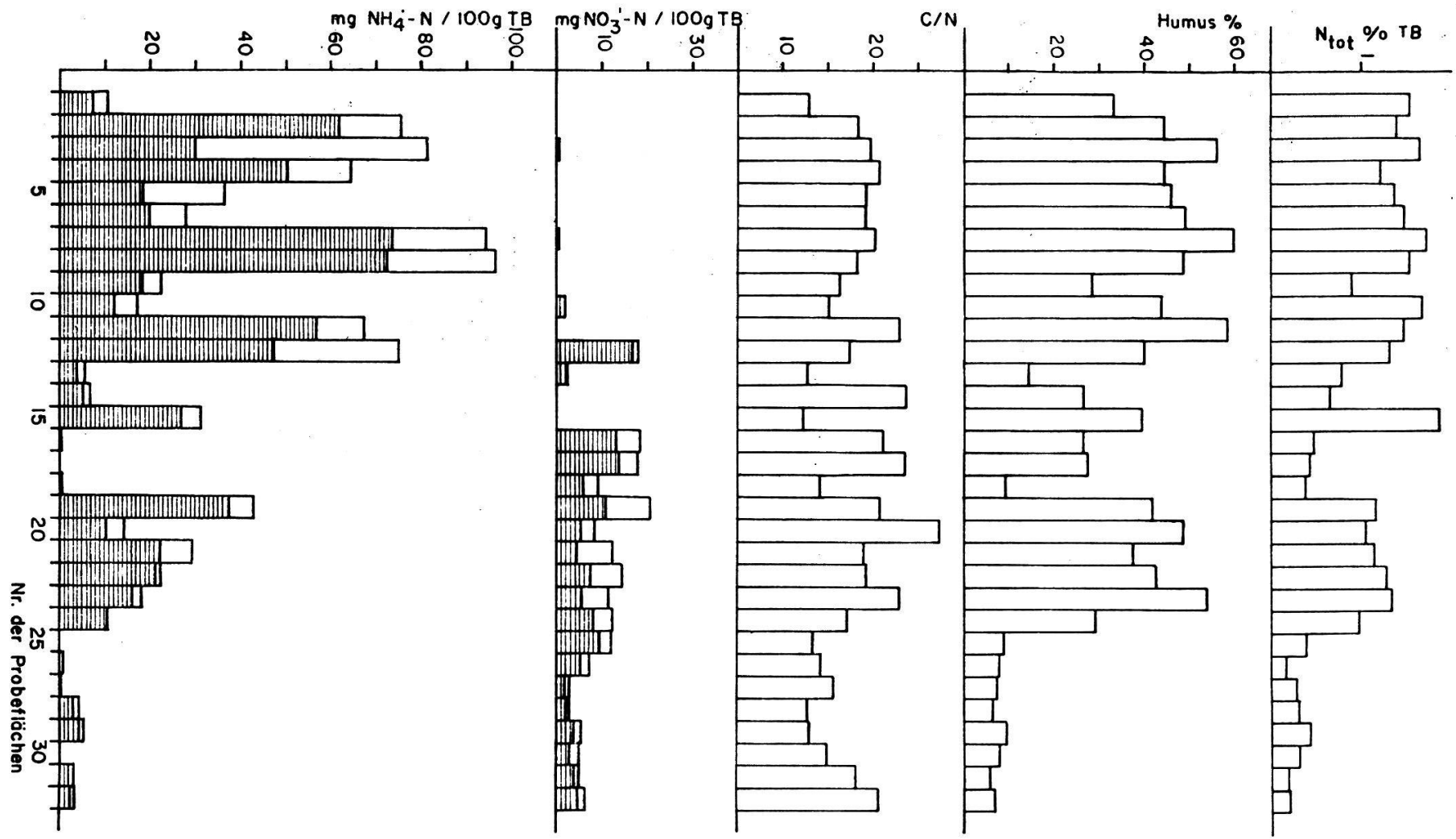


Abb. 14 Station «Gfill-Ischlag»: Gesamtstickstoff (N_{tot}% *TB*), organische Substanz (Humus% *TB*), C/N-Verhältnis sowie Nitrifikation und Ammonifikation (weiß: NO_3^-—N_{mom} bzw. NH_4^+—N_{mom}, schraffiert: NO_3^-—N_{ak} bzw. NH_4^+—N_{ak} in mg/100 g *TG*)

5.2.4 *Edaphische Charakterisierung der Proben aus 5 bis 15 cm Tiefe (Tab. 5)*

5.2.4.1 Wassergehalt (HOH%; Abb. 13)

Der Wassergehalt schwankt unregelmäßig zwischen 30 und 50%. Unterschiede zwischen *QuAs* und *MFc* sind nicht festzustellen. Eine leichte Depression liegt bei P16, P17 und P18.

5.2.4.2 Bodenreaktion (pH; Abb. 13)

Die pH-Werte sind in beiden Vegetationseinheiten um fast eine pH-Einheit höher in 10 cm Bodentiefe als an der Bodenoberfläche. Sie liegen im *QuAs* bei pH = 4, im *MFc* bei pH = 5. Am höchsten sind die Werte in P16, P17 und P18, was durch Aufkalkung entlang der Forststraße bedingt ist.

5.2.4.3 Austauschbare Wasserstoffionen (H_a^+; Abb. 16)

Innerhalb des Transekts ist die Menge austauschbarer Wasserstoffionen im *MFc* am niedrigsten, nämlich 5 bis 12,8 mval, entsprechend den höheren pH-Werten. Im Bereich des *QuAs* ist der pH niedriger, die Austauschazidität dementsprechend höher. Sie beträgt zwischen 14 und maximal 29 mval/100 g *TB*.

5.2.4.4 Kationenumtauschkapazität (*KUK* = *T*-Wert; Abb. 16)

Hier sind keine deutlichen Unterschiede zwischen beiden Vegetationseinheiten festzustellen. Die Werte für *KUK* streuen sehr stark und reichen von 7,8 bis 26,6 mval/100 g *TB*. Immerhin kann man beobachten, daß die höchsten Werte (26,6 mval bei P13) im *QuAs*, die niedrigsten (7,8 mval bei P13) im *MFc* auftreten. Durchschnittlich liegt also der *T*-Wert im *QuAs* höher als im *MFc*.

5.2.4.5 Austauschbare Metallkationen (*S*-Wert; Abb. 16)

Im Boden des *MFc* befinden sich erheblich mehr austauschbare Metallkationen (Na, K, Ca und Mg) als in dem des *QuAs*. Während dort der *S*-Wert 5 bis

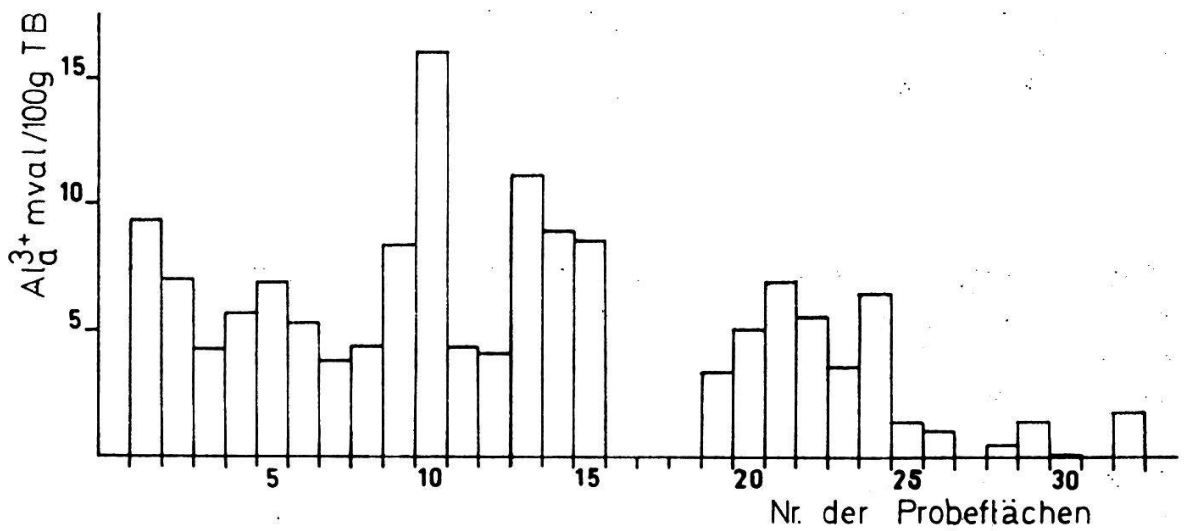


Abb. 15 Station «Gfill-Ischlag»: Austauschbares Aluminium (Al_a^{3+} mval/100 g *TB*)

Tabelle 5 Chemische Zusammensetzung der Bodenproben aus 5 bis 15 cm Tiefe, Station «Gfill-Ischlag»

Nr. der Probe-flächen	HOH % *TG*	pH	*KUK* mval/ 100 g *TB*	H_a^+ mval/ 100 g *TB*	*S*-Wert mval/ 100 g *TB*	*V*%	P_2O_{5L} mg/ 100 g *TB*	K_2O_L mg/ 100 g *TB*
1	29,4	4,1	10,95	14,2	1,3	11,8	0,6	4,7
2	41,4	4,0	16,89	21,8	1,6	9,4	0,8	4,7
3	33,7	4,1	15,64	18,6	2,3	14,7	1,0	4,7
4	37,0	3,9	12,20	22,2	3,0	24,5	0,8	7,0
5	33,0	4,1	14,07	20,6	1,4	9,9	0,8	4,7
6	36,2	3,8	21,89	24,6	2,3	10,5	0,8	7,0
7	29,5	3,8	16,69	18,6	3,2	19,1	1,0	4,7
8	39,9	3,9	14,07	19,8	2,1	14,9	0,6	4,7
9	32,2	3,9	12,20	15,8	1,7	13,9	0,6	4,7
10	27,7	4,1	10,63	13,0	1,6	15,0	0,5	2,4
11	41,9	3,9	14,38	19,0	1,8	12,5	0,6	7,0
12	37,1	3,7	16,26	20,4	1,1	6,7	0,6	4,7
13	40,8	4,0	26,58	22,6	1,2	4,5	1,0	4,7
14	26,1	4,2	14,07	12,6	0,4	2,8	1,0	4,7
15	34,2	3,9	20,95	26,2	0,6	2,8	1,3	4,7
16	15,7	5,5	7,82	5,0	6,4	88,8	0,6	7,5
17	18,8	5,9	9,07	5,8	5,7	62,8	1,0	4,7
18	22,4	6,2	11,88	5,6	9,8	82,4	1,0	7,5
19	28,0	4,0	11,88	21,4	1,2	10,2	0,6	2,4
20	40,2	3,7	22,51	29,4	1,6	7,1	0,6	4,7
21	37,5	3,6	18,45	26,6	1,6	8,6	0,8	4,7
22	36,1	3,7	18,14	24,6	1,6	8,8	0,6	4,7
23	36,3	3,6	16,57	25,6	1,4	8,4	0,6	2,4
24	32,9	4,0	14,38	20,8	0,8	5,5	0,5	2,4
25	47,7	5,3	15,64	12,8	8,2	52,4	0,6	7,0
26	42,6	5,1	16,88	12,4	7,6	45,0	0,8	4,7
27	42,0	5,1	12,51	11,8	7,7	61,5	1,0	4,7
28	30,3	4,7	10,63	12,2	5,0	47,0	0,5	4,7
29	30,6	5,0	13,38	12,6	7,8	58,2	0,8	4,7
30	32,7	5,2	16,26	12,2	9,3	57,1	0,8	4,7
31	33,5	5,5	12,82	9,0	11,1	86,5	0,6	4,7
32	28,3	4,7	13,13	12,4	3,7	28,1	0,5	4,7

12 mval beträgt, liegt er hier zwischen 0,5 und 3 mval/100 g *TB*. Ein Gradient, d.h. eine kontinuierliche Zu- oder Abnahme zwischen beiden Vegetationseinheiten ist nicht feststellbar; die hohen Werte beginnen vielmehr ziemlich abrupt bei P25.

5.2.4.6 Basensättigungsgrad (*V*%; Abb. 16)
Dasselbe gilt für den Basensättigungsgrad. Er liegt im *QuAs* bei minimal 2,8, maximal 24,5% und steigt im *MFc* bis weit über 80%.

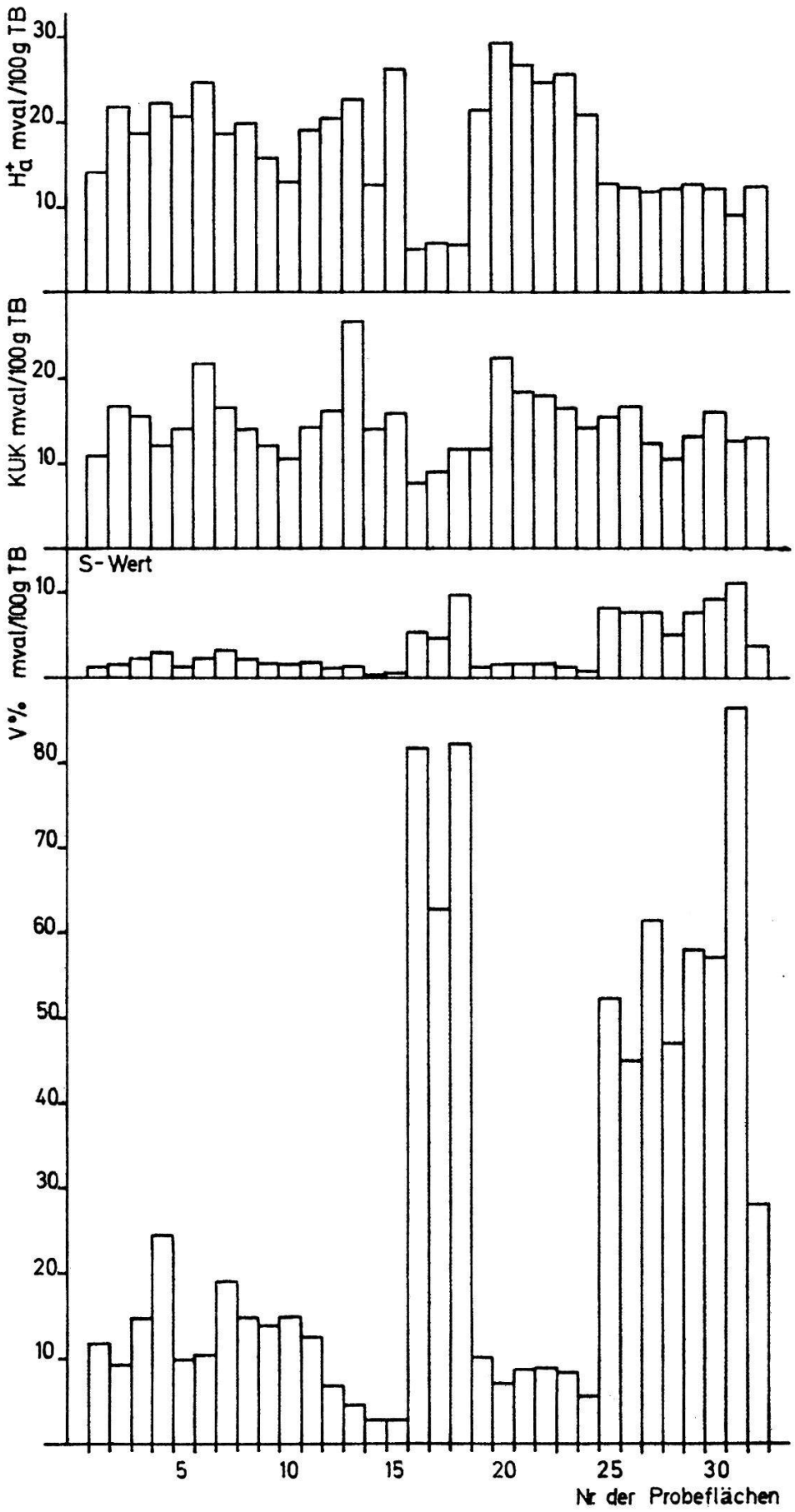


Abb. 16 Station «Gfill-Ischlag»: Austauschbare Wasserstoffionen (H_a^+ mval/100 g *TB*), Kationenumtauschkapazität (*KUK* mval/100 g *TB*), *S*-Wert (mval/100 g *TB*) und Basensättigungsgrad (*V*%)

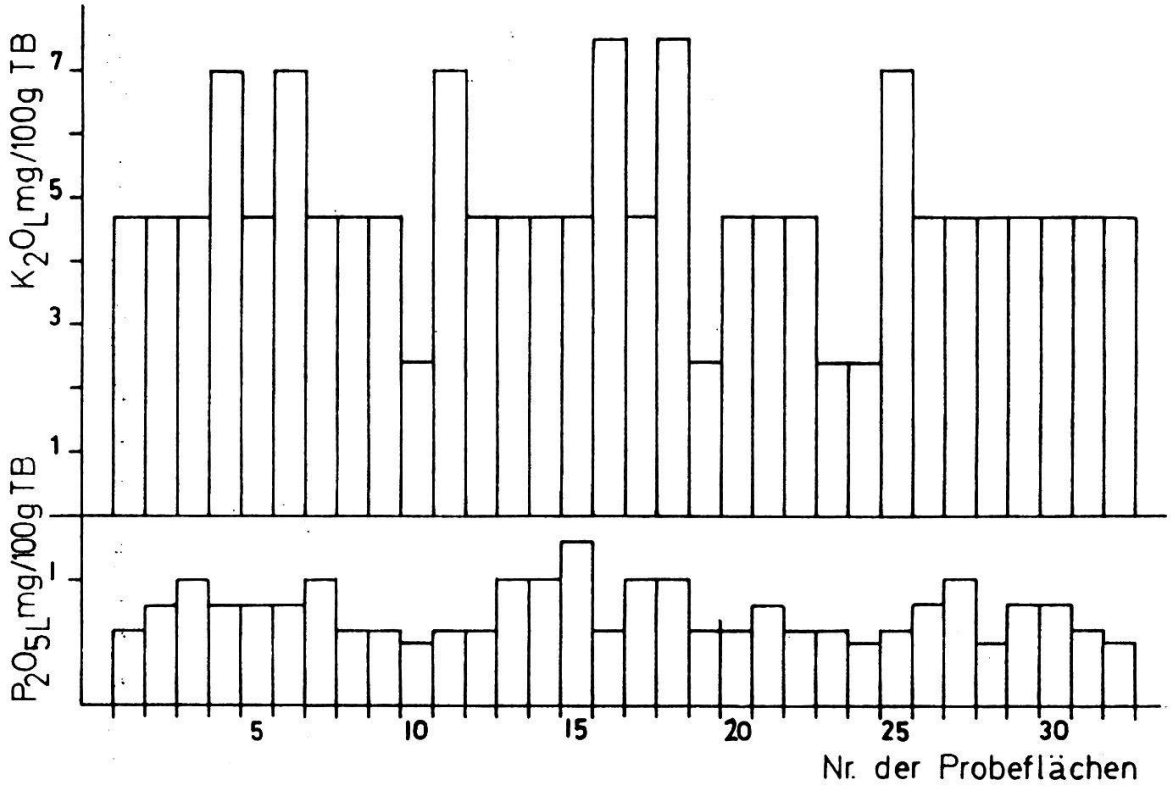


Abb. 17 Station «Gfill-Ischlag»: Laktatlösliches Phosphat und Kali (P_2O_{5L} bzw. K_2O_L mg/100 g *TB*)

5.2.4.7 Laktatlösliches Phosphat und Kali (P_2O_{5L}; K_2O_L; Abb. 17)
Der Gehalt an laktatlöslichem Kali schwankt zwischen 3 und 7,5 mg/100 g *TB* und läßt keine Unterschiede zwischen *MFc* und *QuAs* erkennen. Dasselbe gilt für P_2O_{5L}, wobei die Probeflächen Phosphormengen von 0,5 bis 1,3 mg/100 g *TB* aufweisen.

6. Diskussion

6.1 Der Wasserhaushalt

Für den Wasserhaushalt eines Bodens sind in erster Linie Qualität und Quantität der Poren innerhalb eines Profils ausschlaggebend. Bekanntlich unterscheidet man zwischen Grobporen mit einem Durchmesser größer als 50 μ, aus denen das Niederschlagswasser unter dem Einfluß der Schwerkraft in tiefere Horizonte sickert und damit als sogenanntes Gravitationswasser in normal drainierten Böden den Pflanzen nicht zur Verfügung steht, ferner zwischen Mittelporen (Durchmesser 10–0,2 μ), die Niederschlagswasser mit einer Saugkraft von 0 bis 15 at mehr oder weniger lang kapillar festhalten, und schließlich zwischen Feinporen (Durchmesser unter 0,2 μ), die das Wasser mit einer Saugkraft von mehr als 15 at binden. Pflanzenverfügbar ist nur Wasser, das in den Mittelporen gespeichert wird, wobei man zwischen leicht verfügbarem (0–0,8 at) und schwerverfügbarem Wasser (0,8–15 at) unterscheidet.

Das *QuAs* stockt auf schlufffreien Rißmoränenboden, die nach RICHARD (1953) außerordentlich porenarm sind. Verdichtungen im Unterboden in rund 50 cm Tiefe geben im Winter, im Frühjahr nach der Schneeschmelze und im Sommer nach Niederschlägen Anlaß zu Vernässungen. Der Wechsel zwischen Wassersättigung und Austrocknungsphase in bestimmter Tiefe führt zu einer Marmorierung des Bodens, also mehr oder minder starker rostfarbener Gleyfleckung im Wechsel mit fahlgrauen Reduktionszonen entlang von Wurzeln (Pseudogley).

Das geringe Porenvolumen dieser Böden macht natürlich eine wirksame Durchlüftung vor allem der tieferen Bodenschichten unmöglich. Dies und der zeitweilig bis 50 cm Tiefe anstehende Stauwasserspiegel verhindern eine gleichmäßige Durchwurzelung des Profils. Die Hauptmenge der Wurzeln von Sträuchern, Kräutern und Bäumen konzentriert sich deshalb in den obersten 20 cm des Bodens, was zu einer starken Wurzelkonkurrenz führt und eine geringe Anzahl und Artmächtigkeit der Phanerogamen zur Folge hat. Die maximal gemessenen Saugspannungen überschreiten in beiden Versuchsflächen im *QuAs* nie 600 cm WS, liegen also noch unter 0,8 at, d. h., es ist während der gesamten Vegetationszeit immer genügend leicht verfügbares Wasser vorhanden. Dies gilt auch für das *MFb*. Immerhin ist hier die Drainage noch so gut, daß kein Stauwasser oberhalb 100 cm Tiefe auftritt. Im *QuAs* ist wassergesättigter Boden dagegen nicht selten. Der Wasserspiegel hält sich innerhalb des Meßbereiches bis Anfang Juni und steigt im Sommer nach stärkeren Niederschlägen kurz-

fristig bis 50 cm Tiefe empor, Verhältnisse, wie sie für Pseudogleye typisch sind. Die Plateau-Lage verhindert seitlichen Wasserabzug, so daß das Niederschlagswasser durch die oberen porösen Bodenschichten sickert und sich an der Verdichtungszone staut. Die Stagnation macht eine ausreichende Durchlüftung unmöglich. Der hydraulische Gradient dürfte demnach lotrecht gerichtet sein.

Daß periodische Vernässung die Konkurrenzkraft der Buche durch Luftmangel im Wurzelbereich entscheidend schwächt, ist bekannt (vgl. z. B. ELLENBERG 1963). So stockt das *MFb*, in dem die Buche dominiert, auf einer basenarmen, aber ausreichend durchlüfteten und gut drainierten Braunerde. Hier trat während der Vegetationsperiode und allem Anschein nach auch im Winter und zeitigen Frühjahr kein Wasserspiegel oberhalb 100 cm Tiefe auf. Im Gegensatz dazu steht das *MFc*, dessen Boden einen ähnlichen Wasserhaushalt wie der des *QuAs* aufweist. Auch hier herrscht zu Beginn der Vegetationszeit, also auch zur Zeit des Buchenaustriebs, ein Wasserspiegel. Aus der Hanglage resultiert allerdings kein lotrechter hydraulischer Gradient; vielmehr bewegt sich das

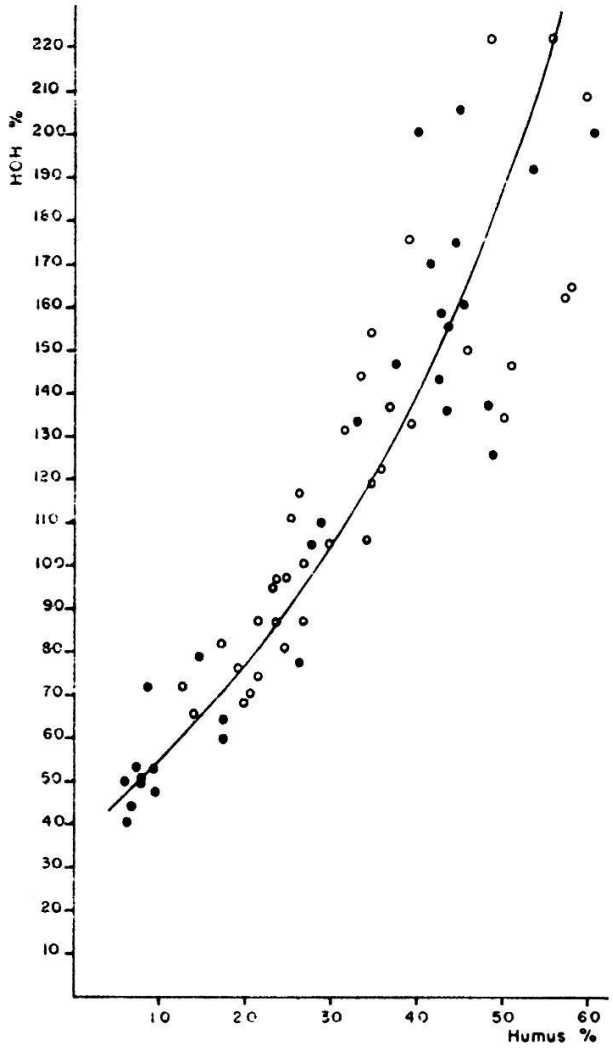


Abb. 18 Korrelation zwischen Humus % und HOH %

gestaute Wasser – parallel zur Bodenoberfläche oder nicht – hangabwärts. Anscheinend sind diese Verhältnisse für die Buche durchaus erträglich, was möglicherweise damit zusammenhängt, daß fließendes Bodenwasser meist reich an Sauerstoff und zahlreichen Nährstoffen ist. Sobald der Hang flacher wird und plateauartigen Charakter annimmt, kann sich die Buche gegen die Tanne bei denselben Saugspannungen nicht mehr durchsetzen.

Die Untersuchungen zeigen, daß in den Böden des *QuAs* und des *MFc* die verwertbare Wassermenge durch den gelegentlichen Wasserrückstau vergrößert wird, dergestalt, daß ein Teil des Gravitationswassers den Pflanzen ebenfalls zur Verfügung steht.

Im *QuAs* ermöglicht ferner die Rohhumusdecke sowie der dicke Moosteppich *(Sphagnum!)* eine enorme Wasserspeicherung. So kann gezeigt werden, daß der Wassergehalt der oberen Bodenschichten mit dem Gehalt an unzersetztem Humus eng korreliert (Abb. 18). Je höher der Anteil an organischer Substanz, desto mehr Wasser kann gespeichert werden. Anders ausgedrückt heißt das, daß die Niederschlagsmengen, die auf den Waldboden treffen, zunächst in der Moos- und Humusschicht aufgesaugt werden und nur langsam an tiefere Bodenschichten abgegeben werden. Aus Tafel 2 ist ersichtlich, daß Regenmengen, die zwischen dem 15. und 25. Juli gefallen sind, eine größere Durchfeuchtung im Profil des *MFc* bewirken als in dem des *QuAs*. Auch in der zweiten Augusthälfte werden die oberen 50 cm im Boden des *MFc* wesentlich mehr durchfeuchtet (zwischen 0 und 20 cm WS) als im *QuAs* (20–40 cm WS). Ähnliches kann auch am Saugspannungsverlauf im Mai festgestellt werden. Dies hängt freilich auch damit zusammen, daß in Laubbaumbeständen die Interzeption geringer ist als in Nadelbaumbeständen. So halten Nadelbaumkronen in allen Monaten durchschnittlich 50% der Niederschläge zurück, Laubhölzer dagegen lassen im Winter rund 85%, im Sommer rund 70% auf den Boden gelangen (BURGER 1933). Dies alles, also die speichernde Wirkung des Moosteppichs und die gleichmäßige Interzeption verursachen einen gleichmäßigen Verlauf der Saugspannungen unter dem *QuAs*.

6.2 Der Stickstoff

Art und Menge der Stickstoffversorgung im Boden hängen von sehr vielen Faktoren ab, die im einzelnen nicht leicht zu konkretisieren sind. Eine Rolle spielen zum Beispiel die Art der Streu, die Qualität und Quantität des Humus, der Gesamtstickstoff, das C/N-Verhältnis, die Bodenreaktion sowie Temperatur, Feuchtigkeit und Durchlüftung des Bodens (vgl. z. B. ZÖTTL 1958, 1960b und c, ALEXANDER 1961, SCHEFFER und ULRICH 1961, RUNGE 1968, GIGON 1968, KLÖTZLI 1969 u. a.). Unsere Untersuchungen erlauben nur eine Aussage über die oberen 5 cm des Bodens (ohne Streuauflage), also über die Rhizosphäre des *QuAs*, *MFb* und *MFc*. Die Unterschiede in der Stickstoffversorgung zwischen diesen drei Vegetationseinheiten sind erwartungsgemäß sehr stark.

Zunächst ist klar zu unterscheiden zwischen dem Rohhumus des *QuAs*, dem

Moder des *MFb* und dem Mull des *MFc*. Letzteres stockt auf biologisch recht aktivem Boden, wo die Buchenstreu rasch zersetzt wird und die Humusbestandteile durch zoogene Tätigkeit schnell mit dem Mineralboden vermischt werden (zahlreiche Wurmröhren). Hier herrscht Nitrifikation, während die Ammonifikation keine wichtige Rolle spielt. Allerdings ist die Menge innerhalb sechs Wochen akkumulierten NO_3^-—N nicht groß; sie übersteigt nie 10 mg/100 g *TG*. Ähnliches beobachtete auch LINDQUIST (1931) in *Melico-Fageten* Skandinaviens. Daß Mull im allgemeinen nur einer sehr langsamen Stickstoffmineralisation unterliegt, hängt nach SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL (1966) mit der großen Stabilität der Humusstoffe («Dauerhumus») zusammen, wogegen Moder und Rohhumus leicht zersetzbaren α-Amino-Stickstoff beinhalten (über 50% nach SPRINGER und KLEE 1958, zit. nach ZÖTTL 1960c und WITTICH 1952).

Dies wird deutlich, wenn man den Übergang zwischen *QuAs* und *MFc* der Station «Gfill-Ischlag» und das *MFb* der Station «Bim scharfen Eggen» betrachtet. Hier findet man sowohl Ammonifikation als auch Nitrifikation, wobei die NO_3-Nachlieferung erheblich höher liegt (bis fast 20 mg/100 g *TG*) als im *MFc*.

Im *QuAs* selbst herrscht NH_4^+-Nachlieferung. Auffallend sind die außerordentlich hohen Werte von NH_4^+—N_{ak} (bis 70 mg) im Transekt der Station

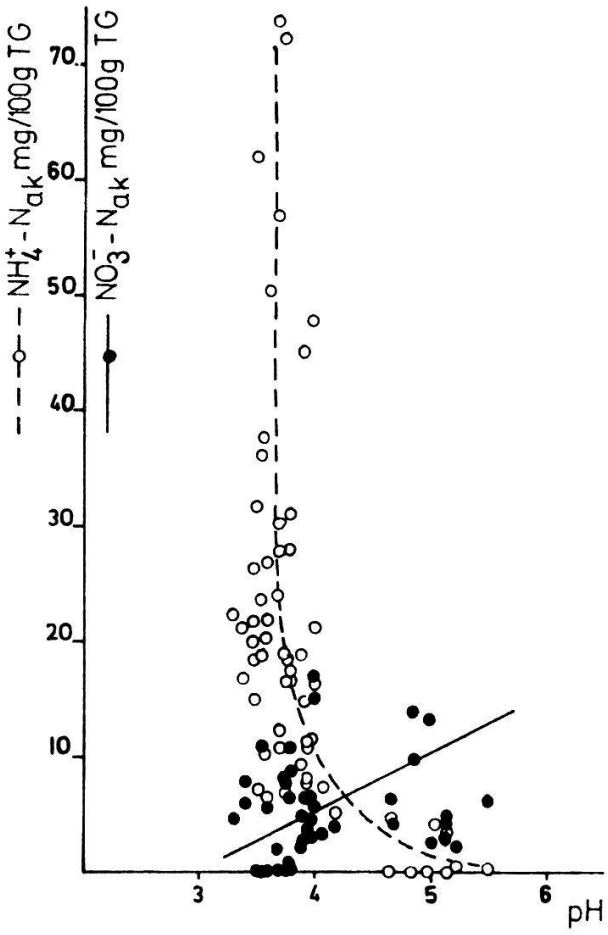


Abb. 19 Korrelation zwischen NO_3^-—N_{ak} bzw. NH_4^+—N_{ak} und pH

«Gfill-Ischlag». Denn nach ELLENBERG (1964) sind saure Rohhumusdecken die relativ stickstoffreichsten Horizonte in Waldbodenprofilen, was mit dem hohen N-Gehalt des reichlich vertretenen Pilzmyzels zusammenhängt (3,5–7% N nach WAKSMAN 1952). Während der Bebrütung sind die im Waldhumus vorhandenen Pilze gegenüber den Bakterien bei Temperaturerhöhung (auf 20 °C) in der Feuchtkammer weniger konkurrenzkräftig und werden zersetzt. Nitrifikation fehlt im *QuAs* vollständig. Das hier typische *Vaccinium myrtillus* gedeiht bei NH_4^+-Ernährung besser als bei NO_3^--Ernährung (MARTHALER 1939).

Insgesamt ist also das *QuAs* zweifelsohne am besten, das *MFc* am schlechtesten mit Stickstoff versorgt (N_{ak}; vgl. auch N_{tot}). Das *MFb* mit seiner gemischten Nitrat- und Ammoniumversorgung steht in der Mitte. Zwischen *MFb* und *QuAs*

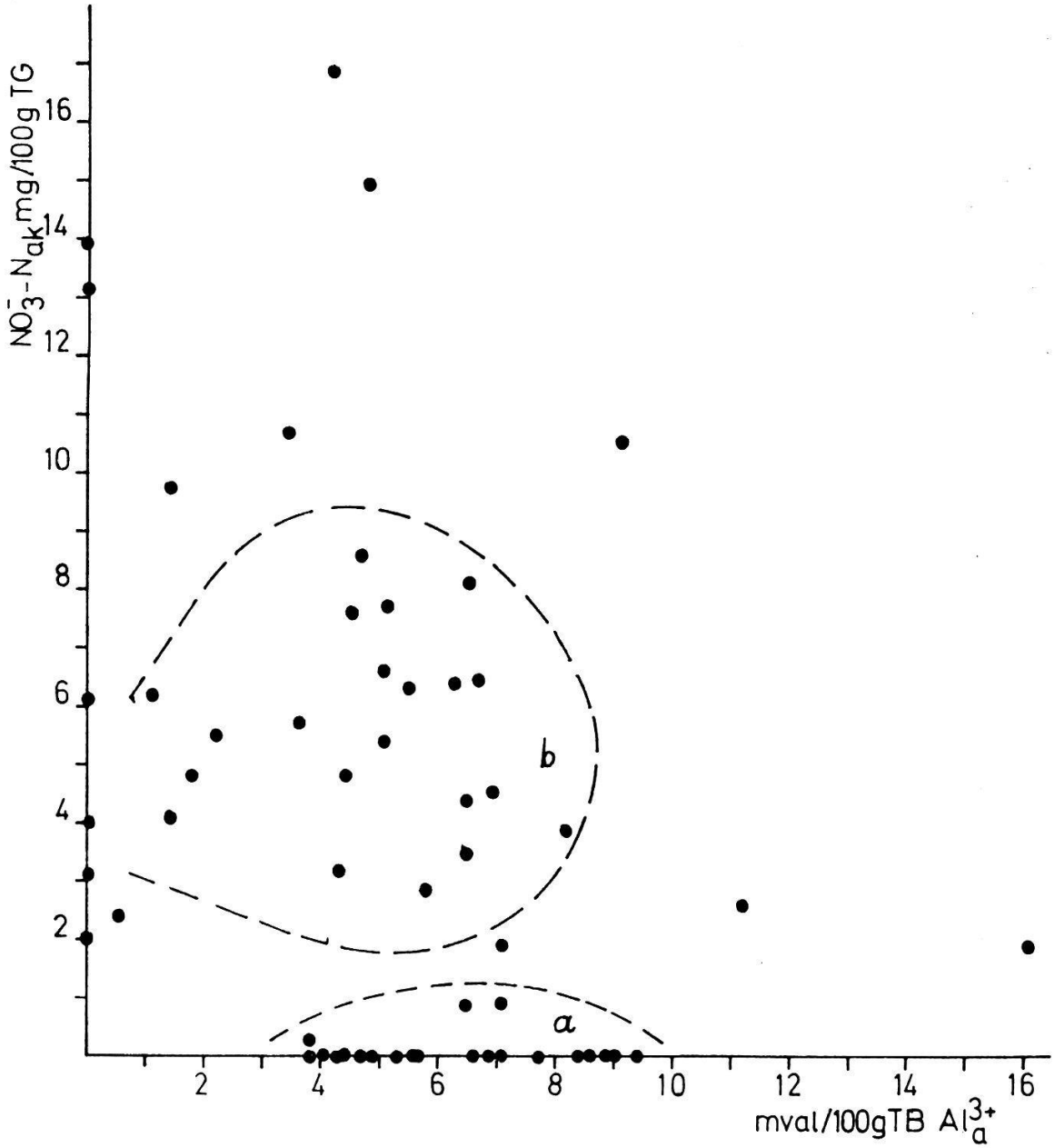


Abb. 20 Korrelation zwischen NO_3^-—N_{ak} und Al_a^{3+}

besteht ein deutlich ausgeprägter Gradient, wobei *Oxalis acetosella* Nitrifikation anzeigt.

Normalerweise wird bei pH-Werten unter 4,5 kaum mehr NO_3^-—N akkumuliert (z. B. AALTONEN 1926, SCHÖNHAR 1955, ZÖTTL 1958, 1960a und b, JENSEN 1959, ELLENBERG 1964, LEÓN 1968). Dagegen wurde in Erlenbruchwäldern durchaus auch Nitrifikation bei pH-Werten unter 3,8 (PEARSALL 1938), bei 3,6 (BOLLEN und LU 1968), bei 3,5 (KLÖTZLI 1969), in A_0-Horizonten amerikanischer Podsole bei 2,9 (KCl; ROMELL 1953) festgestellt. Auch im Boden des *MFb* wird bei pH = 3,3 bis 4,0 nitrifiziert (bis fast 17 mg NO_3^-—N_{ak}/100 g *TG*). Eine deutliche Korrelation zwischen Nitratnachlieferung und pH ist deshalb nicht festzustellen (vgl. dazu KLÖTZLI 1969: Korrelation zwischen H_a^+ und NO_3^+—N_{ak}). Dagegen besteht eine Beziehung zwischen Ammonifikation und Bodenreaktion derart, daß bei Werten oberhalb pH 4,2 nicht oder nur wenig Ammoniumionen akkumulieren (Abb. 19). Die Ursache dieser Abhängigkeit ist ungeklärt (ausführliche Diskussion bei RUNGE 1965). Es wird angenommen,

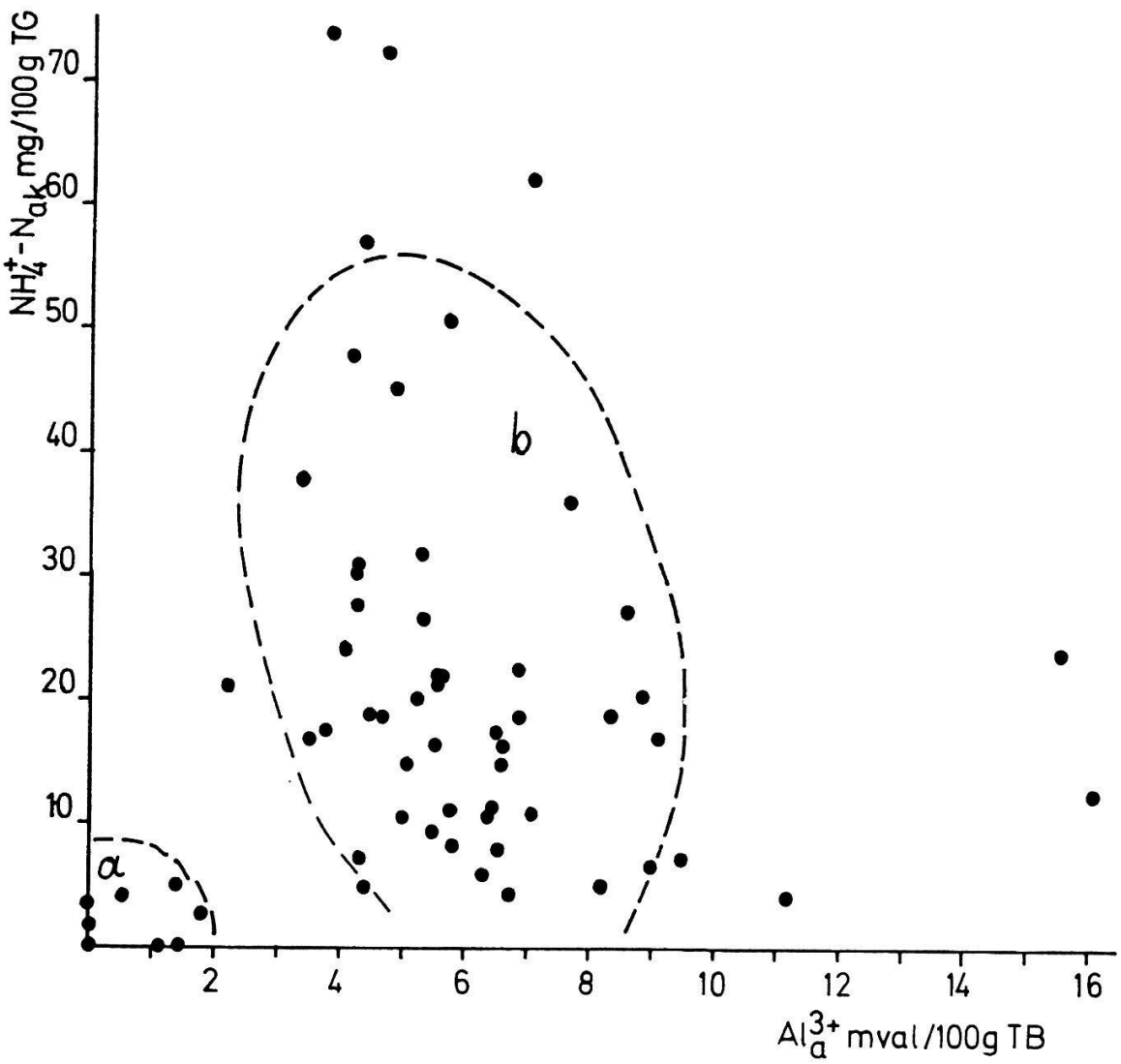


Abb. 21 Korrelation zwischen NH_4^+—N_{ak} und Al_a^{3+}

daß Nitrifikation nicht in erster Linie durch niedriges pH gemindert wird, sondern daß möglicherweise austauschbares Aluminium als Nitrifikationsgift wirkt (mdl. nach MORAVEC und NOIRFALISE, zit. nach KLÖTZLI 1969; Säurewirkung der hydratisierten Al^{3+}-Ionen von der Zusammensetzung $[Al(OH_2)_6]^{3+}$ vgl. SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1966, S. 160ff., sowie MAGISTAD 1925). Ein Zusammenhang zwischen NO_3^-—N_{ak} und Al_a^{3+} ist bei den hier untersuchten Flächen allerdings nur in geringem Maß vorhanden. Aus Abbildung 20 geht hervor, daß bei Al-Gehalten von 2 bis 16 mg/100 g *TB* im Humus durchaus noch nitrifiziert wird. Reine Rohhumusböden ohne Nitratakkumulation weisen Al-Gehalte von 4 bis 9 mg auf (Punkteschwarm a entlang der Abszisse in Abb. 20). Im Übergangsbereich zwischen *QuAs* und *MFc* sowie im *MFb* wird aber trotz gleicher Al-Konzentration Nitrat gebildet (Punkteschwarm b). Ein ähnliches Bild zeigt Abbildung 21, wo die Probeflächen des *MFc* im Bereich a auftreten (schwache Ammonifikation, geringe Al-Gehalte). Die Proben aus *QuAs* und *MFb* konzentrieren sich im Bereich b (höhere Al-Gehalte, geringe bis sehr hohe Ammonifikation).

Nach ZÖTTL (1960c) wird nur nitrifiziert, wenn im Humus mindestens 2,2% N_{tot} vorliegen und das C/N-Verhältnis enger als 25 ist. Die Werte für unsere Probeflächen weisen dagegen weit niedrigere N_{tot}-Gehalte auf (selten über 2%), während das C/N-Verhältnis auch im *QuAs* meist enger als 25 ist. Überhaupt sind die C/N-Verhältnisse im *QuAs* auffallend niedrig. Im Transekt der Station «Bim scharfen Eggen» tritt ein deutlich ausgeprägter Gradient auf, dergestalt, daß der Gehalt an Gesamtstickstoff vom *MFb* zum *QuAs* erheblich zunimmt. Dasselbe gilt für die Station «Gfill-Ischlag» vom *MFc* zum *QuAs* (0,4–1,0% im

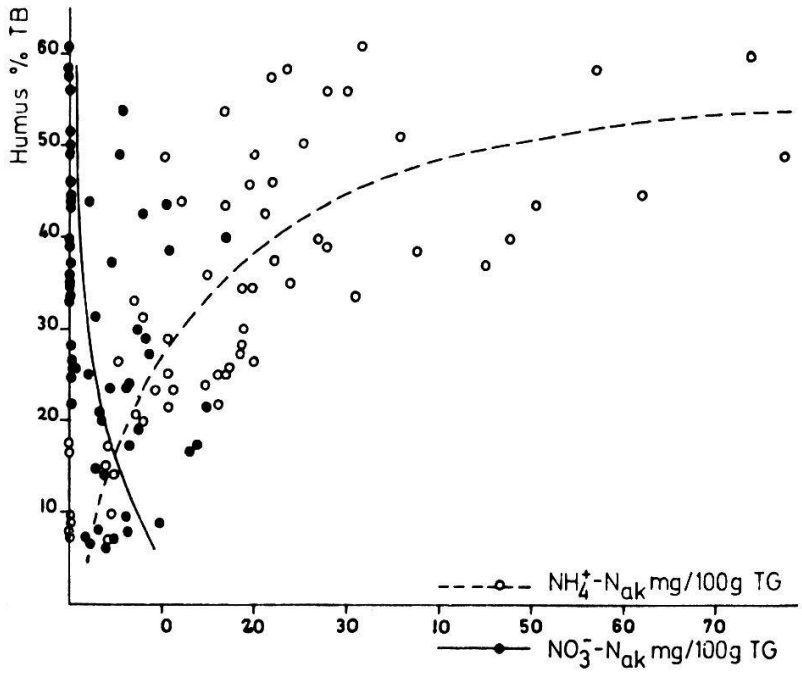


Abb. 22 Korrelation zwischen NO_3^-—N_{ak} bzw. NH_4^+—N_{ak} und Humus %

MFb, 0,2–0,4% im *MFc* und 1,2–1,9 im *QuAs*). N_{tot} entspricht damit den gemeinhin in der Literatur angegebenen Werten für Rohhumus (z. B. AALTONEN 1926: 1,5–3%; EHRHARDT 1961: 1,8–2,6%).

Mit der Zunahme der organischen Substanz geht eine Zunahme der Ammonifikation einher. Umgekehrt ist die Nitrifikation mit Humus % negativ korreliert, in unseren Böden allerdings nur schwach (Zunahme der organischen Substanz bedeutet in diesem Fall Mull → Moder → Rohhumus bei tiefen pH-Werten). Diese Verhältnisse sind in Abbildung 22 dargestellt.

Zwischen Gesamtstickstoff (N_{tot}) bzw. C/N-Verhältnis und Mineralisationsfähigkeit (N_{ak}) besteht normalerweise ebenfalls ein direkter Zusammenhang, so-

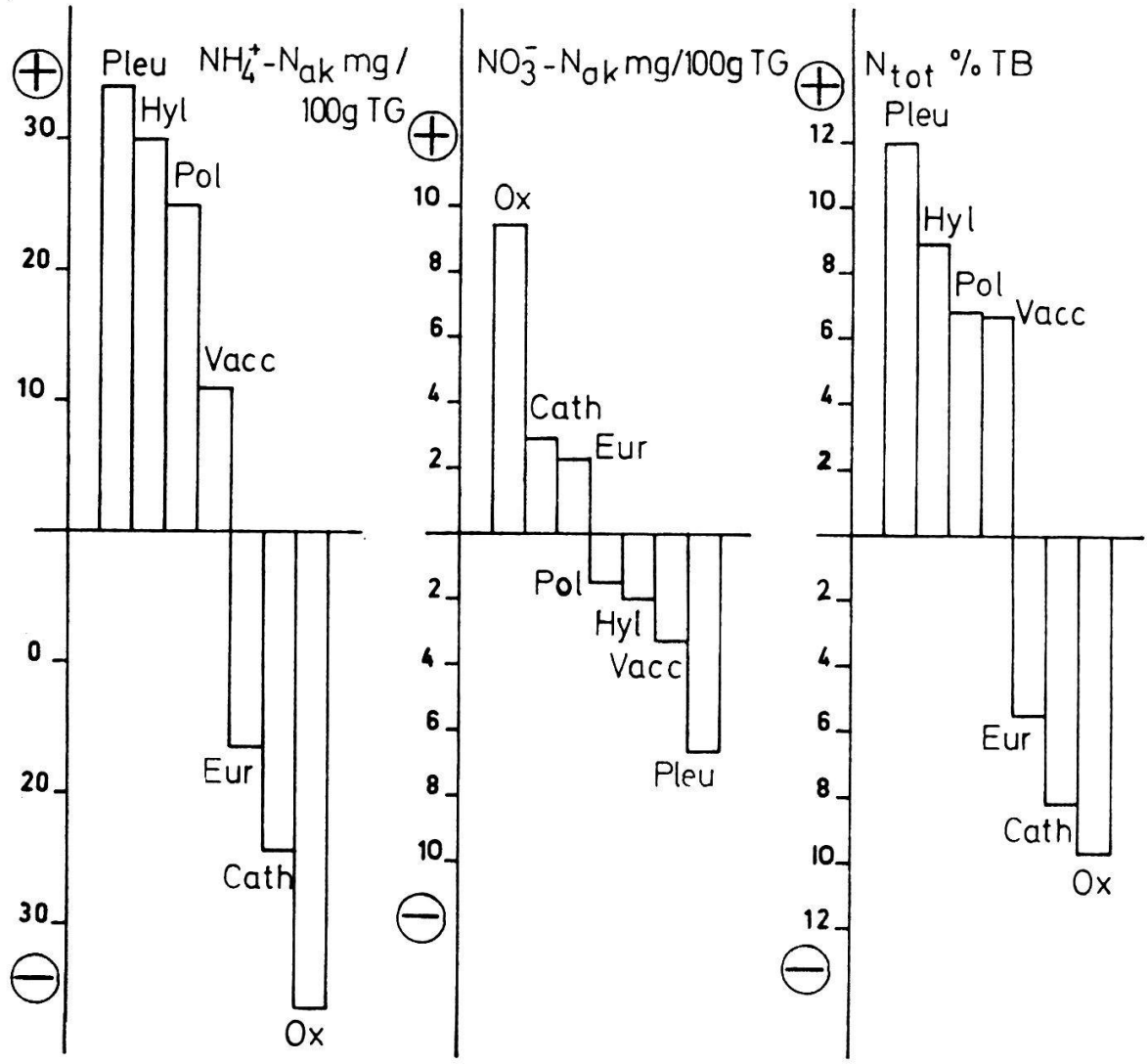


Abb. 23 Korrelation zwischen NO_3^-—N_{ak}, NH_4^+—N_{ak} bzw. N_{tot} und den Arten *Pleurozium schreberi (Pleu)*, *Hylocomium splendens (Hyl)*, *Polytrichum attenuatum (Pol)*, *Vaccinium myrtillus (Vacc)*, *Eurhynchium striatum (Eur)*, *Catharinaea undulata (Cath)* und *Oxalis acetosella (Ox)*. Erläuterung im Text

fern es sich um die gleiche Bodenart bei gleicher Bodenfeuchtigkeit handelt (ZÖTTL 1960c, ALEXANDER 1961, BÜCKING 1968). Je höher N_{tot}, desto mehr wird mineralisiert. Da unsere Proben nicht einheitlich waren, konnte dieser Zusammenhang nicht herausgearbeitet werden.

Daß die Stickstoffverhältnisse in der Vegetation ihren Ausdruck finden, ist selbstverständlich. Die meisten Waldpflanzen gedeihen am besten bei gemischter Stickstoffernährung (BOGNER 1966, SCHLENKER 1968). Diese Arten finden sich deshalb im *MFc* und vor allem im *MFb*, wobei *Oxalis acetosella* innerhalb der Transekte Nitrifikation anzeigt. Reine NH_4^+-Ernährung läßt die Krautschicht verarmen. Hier findet sich fast nur noch *Vaccinium myrtillus*, eine Art, die gegen reine NO_3^--Ernährung empfindlich reagiert und eine Wachstumsdepression bei pH 8 erkennen läßt (BOGNER 1966). EVERS (1963/1964 und 1964) hat gezeigt, daß *Picea abies* auf sauren Böden am besten bei gemischter NH_4^+-NO_3^--Ernährung gedeiht. Demnach wäre das *MFb* für Fichtenanpflanzungen am ehesten geeignet, wobei allerdings auf Tannen- und Buchenbeimischung wegen der Gefahr der Bodenverdichtung und Bodenverschlechterung unter Fichtenreinbeständen Wert gelegt werden müßte.

Beim Vergleich zwischen Abbildung 4 bzw. Abbildung 11 und Abbildung 7 bzw. Abbildung 14 wird deutlich, daß zwischen einzelnen Pflanzenarten und einzelnen Stickstofformen innerhalb der Transekte Korrelationen bestehen. So wurde schon öfter erwähnt, daß *Oxalis acetosella* nur dort gedeiht, wo nitrifiziert wird. Solche Beziehungen bestehen auch für einige andere Arten, von denen für das *QuAs Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum attenuatum*, *Hylocomium splendens* und *Pleurozium schreberi*, für das *MFb* bzw. *MFc* außer *Oxalis acetosella Catharinaea undulata* und *Eurhynchium striatum* untersucht wurden.

Man berechnet für jede Art, getrennt nach Probeflächen, auf denen sie vorkommt oder nicht vorkommt, Mittelwerte des entsprechenden Bodenfaktors. Die Differenz ergibt einen Wert (in der Einheit des Bodenfaktors), der angibt, um wieviel sich durchschnittlich Probeflächen ohne diese Art von denen mit dieser Art unterscheiden.

Die Berechnung verläuft also nach folgender Formel:

$$K = \frac{\sum W_+}{Z_+} - \frac{\sum W_-}{Z_-}$$

K Koeffizient (negativ oder positiv)
W_+ Wert eines Bodenfaktors einer Probefläche, in der die zu untersuchende Art vorkommt
W_- Wert eines Bodenfaktors einer Probefläche, in der die zu untersuchende Art nicht vorkommt
Z_+ Anzahl der Probeflächen, in denen die Art vorkommt
Z_- Anzahl der Probeflächen, in denen die Art nicht vorkommt

Die Pflanze kann zu einem Bodenfaktor positiv oder negativ korreliert sein, je nachdem ob sie bei optimalem (+) oder bei minimalem (—) Vorkommen dieses Faktors auftritt. Der Koeffizient *K* in der Einheit des Bodenfaktors erlaubt selbstverständlich keine gesicherte, über das Untersuchungsgebiet hinausgehende gültige Aussage über die ökologischen Ansprüche dieser Art.

In Abbildung 23 sind die berechneten Werte für NO_3^-—N_{ak}, NH_4^+—N_{ak} und N_{tot} zusammengestellt. Man erkennt daraus, daß *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum attenuatum*, *Hylocomium splendens* und *Pleurozium schreberi (Oxalis acetosella, Catharinaea undulata* und *Eurhynchium striatum)* positiv (negativ) zu NH_4^+—N_{ak}, negativ (positiv) zu NO_3^-—N_{ak} und positiv (negativ) zu N_{tot} korreliert sind. So übertrifft zum Beispiel der Durchschnittswert der Probeflächen, auf denen *Pleurozium schreberi* gedeiht, den der Probeflächen ohne *Pleurozium schreberi* um 34 mg NH_4^+—N_{ak}. Dort, wo *Oxalis acetosella* gedeiht, herrscht niemals Ammonifikation ($K = -36{,}5$ mg). Beide Arten weisen bei allen drei hier berechneten Bodenfaktoren die größten Koeffizienten auf. Sie charakterisieren also *MFc* bzw. *MFb* einerseits und *QuAs* anderseits sehr gut, was Ammonifikation, Nitrifikation und Gesamtstickstoff betrifft, und schließen sich in ihrem Vorkommen gegenseitig aus. Weniger gut, aber noch ohne weiteres brauchbar zur floristischen Abtrennung, sind die übrigen Arten korreliert.

6.3 Humus

Je mächtiger und saurer der Auflagehumus, desto deutlicher erweist sich die obere Vermoderungsschicht als die günstigste Lebensstätte, was zu einer Konzentration der Baum-, Strauch- und Krautwurzeln in dieser Zone führt (MEYER 1959). Denn die C/N-Verhältnisse sind im Moder *(MFb)* gar nicht so ungünstig; sie liegen zwischen 15 und 20 (typische Grenzwerte 15–25 nach DUCHAUFOUR 1960). Hier und im Rohhumus des *QuAs* spielen zweifelsohne die Mykorrhizapilze eine große Rolle, nicht nur für Tanne und Buche, sondern auch für *Vaccinium myrtillus*. Nach HARLEY (1939) wächst zum Beispiel der Wurzelpilz der Buche in der Natur am besten in ammonifizierenden Böden, und nach MELIN (1959) nutzen die meisten Mykorrhizapilze das produzierte Ammonium ebenso gut oder sogar besser als Nitrat. Insgesamt sind die Humusdecken des *QuAs* (und auch des *MFb*) keineswegs als stickstoffarm zu bezeichnen. Auch ist die Streu der Tanne bei weitem nicht so schwer zersetzlich wie die der Fichte oder Föhre. Sie wirkt auch nicht bodenverschlechternd wie diese, zumal Nadelanalysen (MUSTAFA 1934) zeigten, daß Tannennadeln reich an Kalk, Fichtennadeln reich an SiO_2 (bis 6% des *TG*) sind. Trotz des hohen Kalkbedarfs der Tanne ist ihr Anspruch an den Boden nicht hoch, da durch ihr tiefgreifendes Wurzelsystem eine Ca-Aufnahme auch auf armen Standorten ermöglicht wird. Insofern kann die Tanne geradezu als bodenverbessernd angesehen werden. Deshalb kommt es auch im Plateau-Tannenwald nie zu extrem dicken Rohhumusdecken mit C/N-Verhältnissen bis 50, wie dies unter Fichtenbeständen der Fall ist.

6.4 Mineralstoffe und Austauschkapazität

Verschiedene Mineralstoffe, wie P_2O_{5L} und K_2O_L, sind unter der Moder- bzw. Rohhumusschicht der untersuchten Böden im Mineralkörper nur in geringer Konzentration vorhanden. Dies gilt natürlich in erster Linie im Herbst, also zur Zeit der Probeentnahme, weil sie während der Vegetationszeit von den Pflanzen aufgenommen werden. Auswaschung dürfte nur eine geringe Rolle spielen, da die F-Lage der Rohhumus- und Moderschicht als Basenfilter wirkt (VIRO 1955). Die während der Zersetzung der Streu freiwerdenden Basen werden allerdings zum Teil schon im Winter und Frühjahr freigesetzt (MATTSON und KOUTLER-ANDERSSON 1941–1944). Die größte Mineralstoffmenge ist in unseren Wäldern also im Frühjahr in der Humusauflage zu erwarten.

Um überhaupt darüber Klarheit zu erhalten, ob sich *MFc*, *MFb* und *QuAs* auch dahingehend unterscheiden, daß der Mineralkörper verschiedene Mengen austauschbarer Nährstoffe enthält, wurde die Analyse über laktatlösliches Phosphat und Kali sowie über *KUK* nur an Proben vorgenommen, die aus 5 bis 15 cm Tiefe stammen, also unter der Humusauflage liegen. Denn daß zwischen Mull des *MFc* und Rohhumus des *QuAs* Unterschiede bestehen, ist ohnehin zu erwarten, weil hier die Qualität und Quantität der Streu, die Streuzersetzung, der C-Gehalt u. a. eine entscheidende Rolle spielen (Mittelwerte für *KUK* im Humus terrestrischer Mineralböden in Mitteleuropa ungefähr 200 mval/100 g Boden nach SCHEFFER und SCHACHTSCHABEL 1965). Deshalb erschien uns die Nachlieferung der Nährstoffe aus dem Unterboden wichtiger.

Wesentliche Unterschiede zwischen den drei Vegetationseinheiten konnten aber im Gegensatz zu den Stickstoffverhältnissen im Oberboden nicht festgestellt werden. Das Substrat, auf dem *QuAs*, *MFb* und *MFc* stocken, hat also überall annähernd ähnliche mineralische Zusammensetzung. So liegen die P_2O_{5L}-Werte meist im Bereich zwischen 0,5 und 1,5 mg/100 g *TB*, was eine recht geringe P-Versorgung bedeutet (vgl. z. B. ELLENBERG 1963: 3,5–5,0 mg P/100 g *TB* im *Carici-Fagetum* wird als mäßige Versorgung bezeichnet). Auffallend sind einige höhere Werte (bis maximal 3,6 mg) im *QuAs* der Station «Bim scharfen Eggen». Eine Aufdüngung durch eine ziemlich nahe gelegene Forststraßenkreuzung ist hier nicht auszuschließen. Immerhin dürfte die P-Versorgung in den übrigen Jahreszeiten nicht allzu schlecht sein, da bekanntlich NH_4^+, das hier in reichlichem Maße vorhanden ist, die Pflanzenverfügbarkeit von Phosphat entscheidend erhöht (SCHEFFER und ULRICH 1960, S. 220). Legen wir die Berechnung der Nährstoffeinheit nach KLÖTZLI (1969) zugrunde, wonach der Anteil an laktatlöslichem Phosphat rund ein Hundertstel des Anteils an Gesamtstickstoff im Humus ist und N_{tot} und P_2O_{5L} gut korreliert sind (ALEXANDER 1961), so können wir nach Mittelung des N_{tot}-Wertes für *QuAs* (1,52%), *MFb* (0,78%) und *MFc* (0,28%) einen Phosphatgehalt von 15,2 mg *(QuAs)*, 7,8 mg *(MFb)* und 2,8 mg/100 g *TB (MFc)* berechnen. Diese nur als Anhaltspunkt der P-Versorgung der oberflächennahen Bodenschicht anzusehenden Werte zeigen deutlich,

daß laktatlösliches Phosphat hier in wesentlich größerer Menge vorliegt, wobei am meisten im *QuAs* austauschbar ist.

Nach HARLEY und MCCREADY (1950) liegt das Optimum der P-Versorgung bei pH = 5, wobei nach SEBALD (1956) das Wurzelwachstum junger Buchen durch gute Phosphorversorgung gefördert wird. Da wir annehmen müssen, daß der Phosphorkreislauf im *QuAs* und *MFb* zum großen Teil den Mineralbodenhorizont gar nicht berührt, sondern die Humusschicht das beim Streuabbau freiwerdende Phosphat auffängt und den Pflanzen wieder zur Verfügung stellt, dürfte zumindest eine mäßige P-Versorgung gewährleistet sein. Dies können wir auch für das *MFc* annehmen, da hier ohnehin reichlich Buchenstreu anfällt und eine große biologische Aktivität besteht.

Ähnliche Verhältnisse herrschen in der Nachlieferung von Kalium. Auch hier sind relative Unterschiede nicht festzustellen. Immerhin fällt auf, daß das Transekt «Bim scharfen Eggen» durchschnittlich 2 mg K_2O_{2L}/100 g *TB* mehr enthält als das Transekt «Gfill Ischlag» (2,3–4,8 mg bzw. 4,8–7 mg K_2O_L/ 100 g *TB*). Diese K-Versorgung ist mäßig bis schlecht, obwohl der Tongehalt recht hoch ist. Allerdings ist zu bedenken, daß Kalium im Mineralboden zum großen Teil in schwer verfügbarer, also nicht austauschbarer Form vorliegt (Fixierung an Tonmineralien, deshalb auch Schutz vor Auswaschung).

Auch die Basenversorgung ist in den untersuchten Böden mäßig. Hierüber gibt zunächst am deutlichsten der *V*-Wert Auskunft. Bei einem *V*-Wert von durchschnittlich 15%, typisch für *MFb* und *QuAs*, ist der Ionenbelag des Bodens zu 15% aus Ca-, Mg-, K- und Na-Ionen und zu 85% aus H- und Al-Ionen zusammengesetzt. Je höher also der *V*-Wert, desto höher der *S*-Wert und desto niedriger die Menge der austauschbaren Wasserstoffionen (und Al-Ionen). Vergleichen wir die *V*-Werte der beiden Transekte, so bemerken wir keinen Unterschied zwischen *QuAs* und *MFb*, wohl aber zwischen *QuAs* und *MFc*. Im ersten Fall ist die Basensättigung sehr gering (10–20%; vgl. dazu FREI und JUHASZ 1963 und 1967: Humushorizonte von Parabraunerden um 60%, von basenarmen Braunerden um 30–50%); wir haben dementsprechend eine hohe Austauschazidität, die mit den tiefen pH-Werten der entsprechenden Böden in Übereinstimmung steht. Die *S*-Werte sind dagegen ausgesprochen nieder (zwischen 0,5 und 3 mval/100 g *TB*), was bedeutet, daß die Sättigung von Mg, Ca, Na und K nur einen geringen Anteil an der *KUK* hat. Anders verhält sich der Boden des *MFc*. Hier liegen *V*-Wert (rund 50–80%) und *S*-Wert (bis 10 mval) am höchsten, der *H*-Wert am niedrigsten (9–12 mval).

Daß Al_a^{3+} einen großen Teil der Umtauschkapazität einnimmt, geht schon daraus hervor, daß die Werte für *KUK* größer sind als die für H_a^+. Die Kationenumtauschkapazität weist innerhalb der Transekte keinen Gradienten auf. Sie schwankt unregelmäßig zwischen 10 und 15 mval (vgl. dazu *T*-Werte für Rohhumus in Fichtenwäldern des Harzes: Über 150 mval/100 g Boden nach GENSSLER 1959). Die Menge der austauschbaren Kationen bleibt also in allen drei Vegetationseinheiten gleich; unterschiedliche Verteilung zeigen nur der Anteil der austauschbaren H-Ionen einerseits und die Metallkationen ander-

seits. Im übrigen ist eine Mineralstoffzufuhr im *MFc* wegen dessen Hanglage nicht auszuschließen (Hangwasserzug). Eine Auswaschung ist dagegen im *QuAs* nicht anzunehmen, einmal wegen der adsorbierend wirkenden Rohhumusdecke, anderseits wegen des im Frühjahr, also zur Zeit der größten Streuzersetzung, ziemlich hoch anstehenden Stauwassers.

7. Versuch einer ökologischen Abgrenzung mittels Schwellenwerten

Die Charakterisierung der Böden der Probeflächen innerhalb der beiden Transekte ergab, daß zwischen *QuAs* und *MFb* einerseits und *QuAs* und *MFc* anderseits ökologische und floristische Gradienten bestehen. Wir haben versucht, bei den Abbildungen durch die Darstellungsweise der Meßwerte diese Gradienten in Form von Regressionsgeraden darzustellen, weil dies eine Abstraktion bedeuten würde, die nicht im Sinn dieser Arbeit läge. Zudem stellt sich natürlich

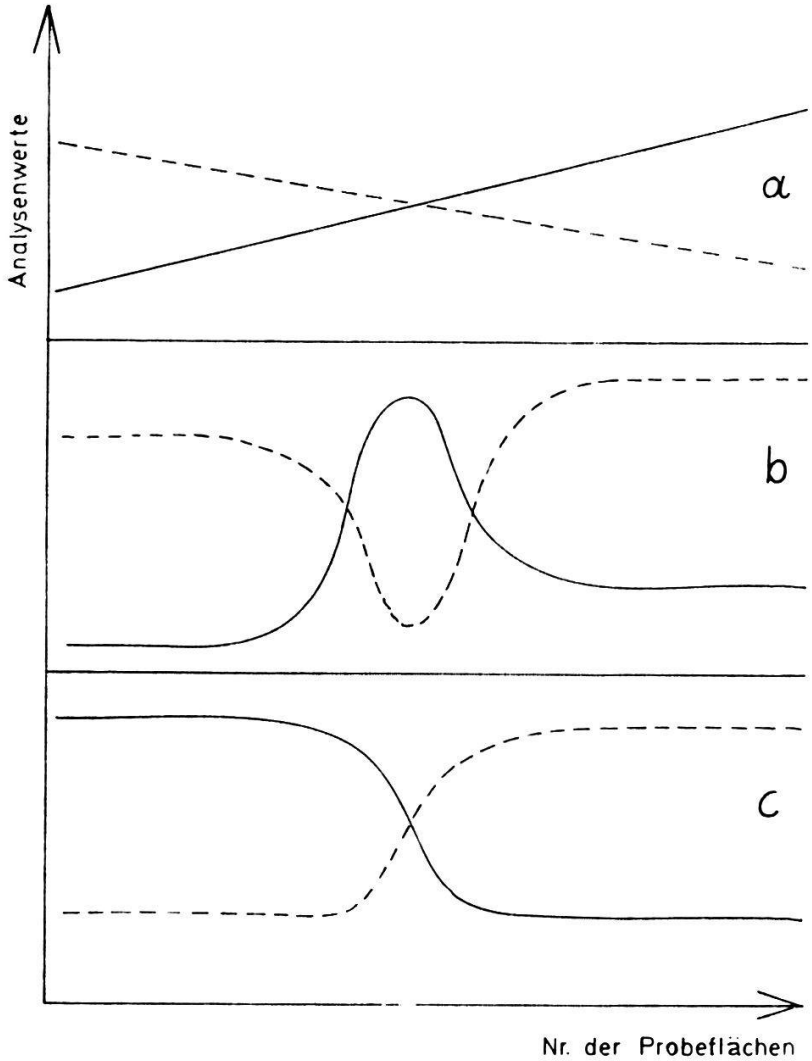


Abb. 24 Schematische Darstellung der drei Arten von möglichen Regressionskurven für verschiedene Bodenfaktoren innerhalb eines Transekts über eine Vegetationsgrenze. (a) Gerade, (b) Binominalkurve, (c) Neutralisationskurve

die Frage, ob es sich immer um Regressions*geraden* handelt. Es bestünde immerhin die Möglichkeit, daß die Werte einzelner Faktoren Regressions*kurven* ergäben, wie wir sie zum Beispiel bei der Neutralisation von Säuren durch Basen erhalten. Diese Kurven weisen einen Umschlagsbereich auf, der in der Chemie als Äquivalenzpunkt bezeichnet wird. Ferner könnten auch Optimum- bzw. Minimumkurven auftreten, wobei im Übergangsbereich optimale bzw. minimale Verhältnisse bezüglich eines bestimmten Bodenfaktors herrschen (Binominalkurven). In Abbildung 24 sind die drei möglichen Arten von Regressionskurven zusammengestellt.

Aus den ermittelten Analysenwerten solche Kurven zu berechnen, ist mathematisch ziemlich aufwendig und erschien für diese Arbeit nicht angebracht. Wir werden dagegen versuchen, durch eine andere Art der Darstellung zu ermitteln, ob innerhalb der Transekte gleichmäßige lineare Gradienten auftreten oder nicht und ob bei den einzelnen Bodenfaktoren Schwellenwerte berechnet werden können, die gleichsam den «Äquivalenzpunkt» eines Bodenfaktors darstellen, der über- bzw. unterschritten werden muß, damit die eine oder andere Vegetationseinheit ausgebildet wird.

Wie aus den Berechnungen der Gemeinschaftskoeffizienten und deren graphischer Darstellung (Abb. 5 und 12) sowie aus den floristischen Darstellungen (Abb. 4 und 11) hervorgeht, gibt es einen Übergangsbereich zwischen den einzelnen Vegetationseinheiten. Hier fehlen entweder die für das *QuAs* und *MFb* typischen Arten (Transekt der Station «Bim scharfen Eggen», im folgenden kurz als Transekt a bezeichnet), oder sie sind in gleichem Anteil vorhanden (Transekt der Station «Gfill-Ischlag», im folgenden kurz als Transekt b bezeichnet). Im ersten Fall ist der Übergangsbereich also negativ (Fehlen von *Oxalis acetosella* für das *MFb*, Fehlen der azidophilen Moose für das *QuAs*), im zweiten Fall positiv charakterisiert (gemeinsames Auftreten der azidophilen Moose für das *QuAs*, und *Oxalis acetosella*, *Eurhynchium striatum* und *Catharinaea undulata* für das *MFc*). Man kann nun für jedes Transekt die Mittelwerte für Tannenbestand, Übergangsbereich und Buchenbestand gesondert berechnen und einander gegenüberstellen. Hierfür wurden folgende Probeflächen ausgewählt:

- Station «Bim scharfen Eggen»:
  MFb: P1 bis P8, P10 bis P15
  Übergang: P16 bis P25
  QuAs: P26 bis P34

- Station «Gfill-Ischlag»:
  QuAs: P1 bis P15
  Übergang: P19 bis P24
  MFc: P15 bis P32

Die berechneten Werte sind in Tabelle 6 zusammengestellt und in Abbildungen 25 und 26 graphisch dargestellt.

Tabelle 6 Mittelwerte verschiedener Bodenfaktoren, berechnet für *QuAs*, *MFb* und *MFc* sowie für den Übergangsbereich (S)

Transekt	«Bim scharfen Eggen»			«Gfill-Ischlag»		
	MFb	S	*QuAs*	*QuAs*	S	*MFc*
pH (Humus)	3,9	3,8	3,6	3,8	3,5	5,0
pH (Mineralkörper)	4,2	4,2	4,1	4,0	3,8	5,1
HOH (Humus)	94,6	122,3	164,9	162,2	149,2	51,1
HOH (Mineralkörper)	32,7	35,0	39,3	34,7	35,2	36,0
NH_4^+—N_{ak}	10,80	19,74	26,71	33,79	19,84	1,91
NO_3^-—N_{ak}	6,34	0,88	–	1,43	5,36	4,53
Humus %	23,7	30,3	49,8	43,1	42,1	7,7
N_{tot}	0,75	1,21	1,47	1,37	1,16	0,28
C/N	17,2	16,0	19,5	18,0	21,2	15,4
KUK	12,35	13,82	14,36	15,83	16,99	13,91
H_a^+	16,7	22,5	20,8	19,3	24,7	11,9
S-Wert	2,4	3,1	3,0	1,7	1,4	7,6
V %	20,7	22,3	21,4	11,5	8,1	54,5
P_2O_{5L}	0,8	1,3	1,5	0,8	0,6	0,7
K_2O_L	3,2	3,1	3,9	5,0	3,6	5,0

Bereits bei oberflächlichem Vergleich fällt auf, daß die Werte des Übergangsbereichs sich keineswegs genau zwischen denen des *QuAs* und *MF* befinden. Sie sind in einigen Fällen tiefer, in anderen Fällen höher als diese. Hier besteht als Gradient keine Gerade, sondern eine Kurve, deren Optimum bzw. Minimum zwischen beiden aneinandergrenzenden Vegetationseinheiten im Übergangsbereich liegt. Hierzu gehört zum Beispiel das C/N-Verhältnis. Sein Zwischenwert ist im Transekt a niedriger als *QuAs* und *MFb*, im Transekt b höher als *QuAs* und *MFc*. Dasselbe kann man für NO_3^-—N_{ak} im Transekt b feststellen; es wurde bereits erwähnt, daß im Moder, der hier den Übergangsbereich kennzeichnet, höhere Nitrifikation stattfindet als im *MFc* (vgl. dazu auch die hohen Werte im *MFb*!). Interessant ist ferner die Menge der austauschbaren Wasserstoffionen. Auch hier liegt in beiden Transekten das Optimum im Übergangsbereich, während Buchen- und Tannenbestand niederere Werte aufweisen. Ähnliches gilt auch für laktatlösliches Kali und den Basensättigungsgrad im Transekt b. Diese Bodenfaktoren müßte man also zum Typ b der Regressionskurven (Binominalkurve) stellen. Zum Typ a (Regressionsgerade) sind dagegen Faktoren zu zählen, deren Werte für den Übergangsbereich in der Mitte zwischen beiden Extremen liegen. Hierher gehören HOH % (Transekt a), pH (Transekt a), N_{tot} (Transekt a), NH_4^+—N_{ak} (Transekt a und b), *KUK* (Transekt a), P_2O_{5L} (Transekt a).

Neutralisationskurven vom Typ c zeigen die Faktoren pH (Transekt b), HOH % (Transekt b), Humus % (Transekt a und b), N_{tot} (Transekt b), NO_3^-—N_{ak} (Transekt a), *S*-Wert (Transekt b), *V* % (Transekt b) und K_2O_L (Transekt a).

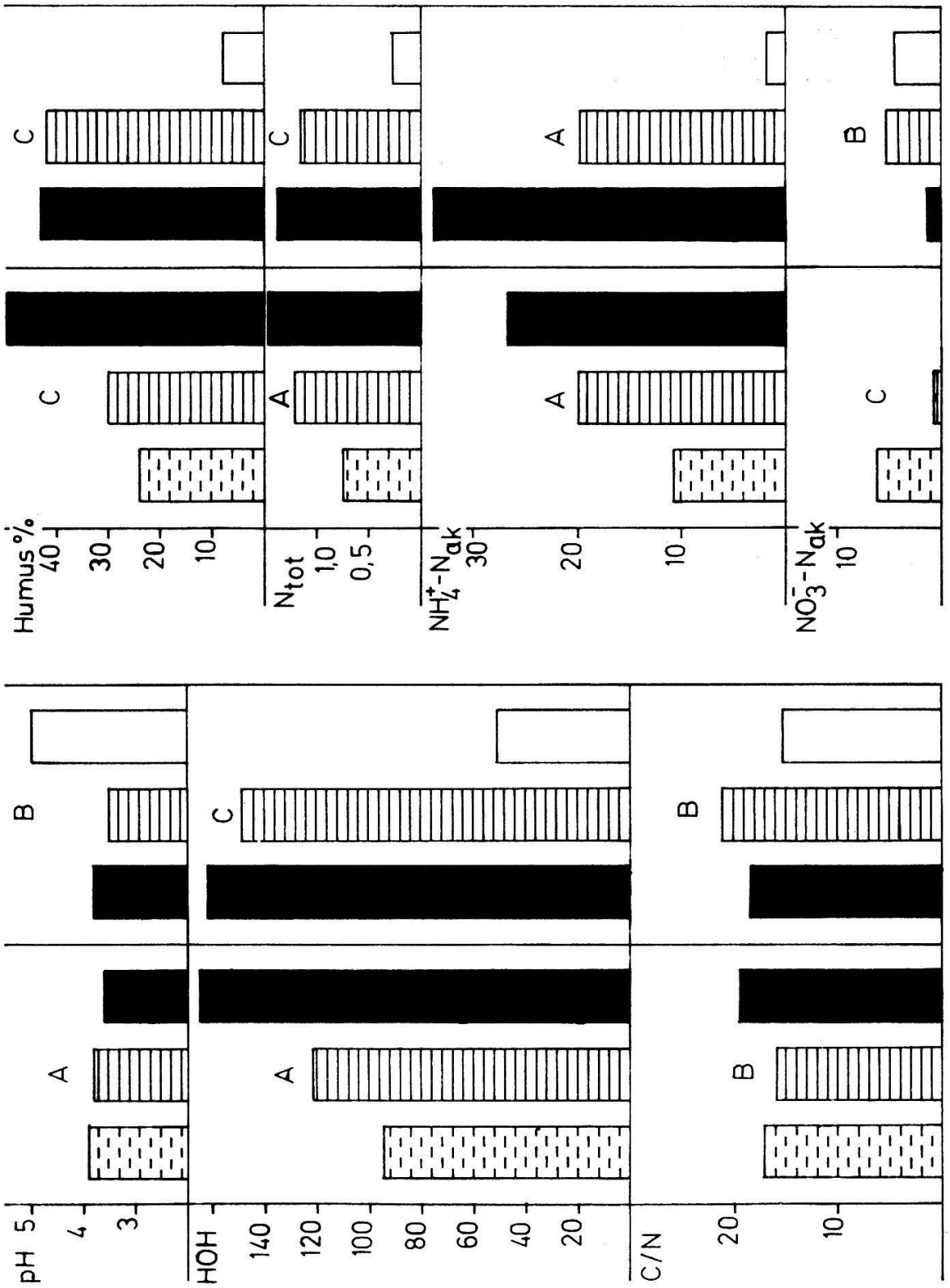


Abb. 25 Mittelwerte für *QuAs*, *MFb* und *MFc* sowie für die beiden Übergangsbereiche der in Proben aus 0 bis 5 cm Tiefe gemessenen Bodenfaktoren. Die linke Hälfte jeder Kolonne stellt das Transekt «Bim scharfen Eggen» (a), die rechte Hälfte das Transekt «Gfill-Ischlag» dar. Schwarz: *QuAs*, schraffiert: Übergangsbereich, unterbrochen schraffiert: *MFb*, weiß: *MFc*. Erklärung im Text

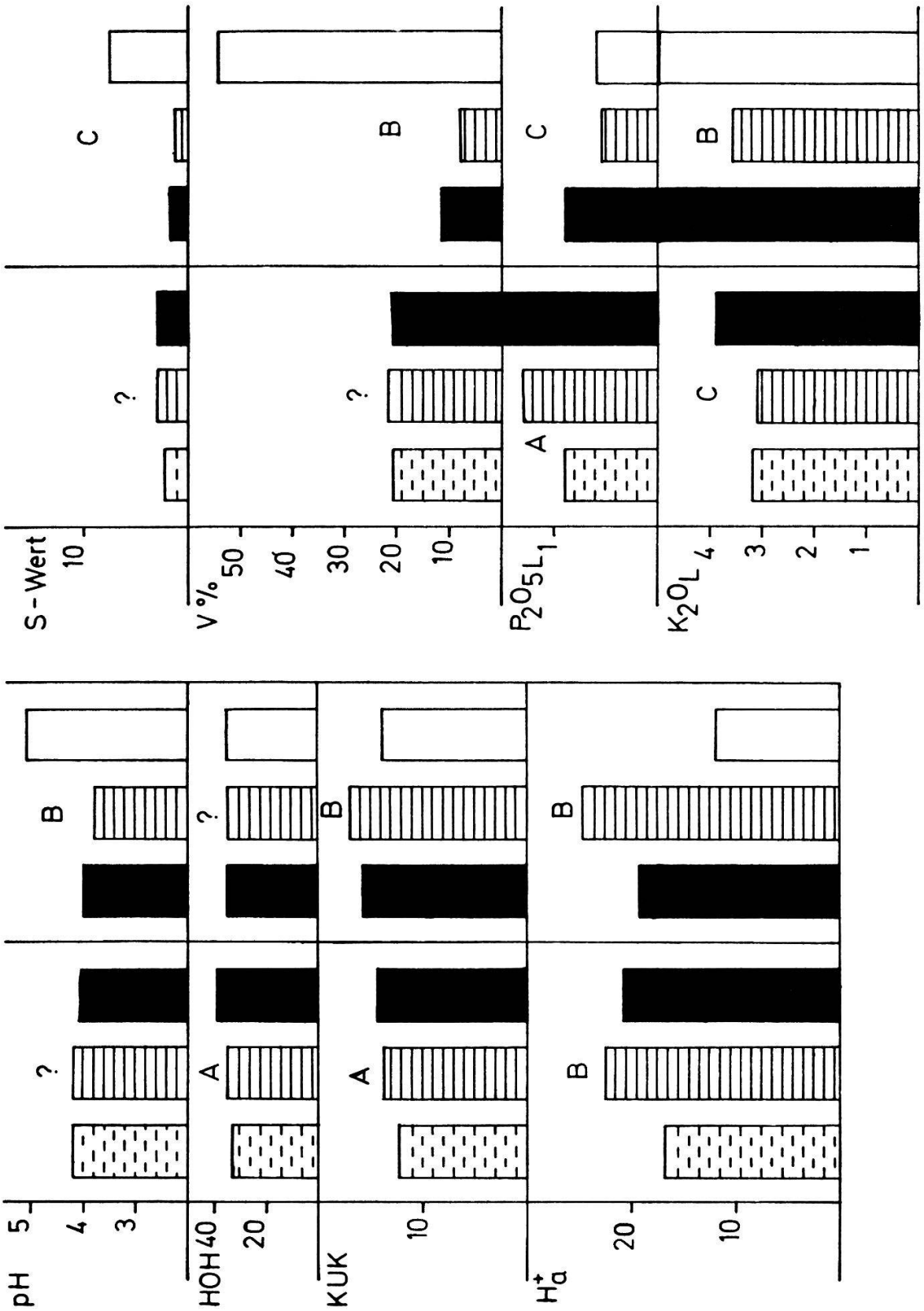


Abb. 26 Mittelwerte für *QuAs*, *MFb* und *MFc* sowie für die beiden Übergangsbereiche der in Proben aus 5 bis 15 cm Tiefe gemessenen Bodenfaktoren. Sonst wie Abbildung 25. Erklärung im Text

Keine Unterschiede zwischen Buchen- und Tannenbestand und demzufolge auch keinen charakteristischen Schwellenwert weisen die Faktoren pH (Unterboden, Transekt a), HOH% (Transekt b), *S*-Wert (Transekt a) und *V*% (Transekt a) auf.

Bei den einzelnen Faktoren bestehen also innerhalb eines jeden Transekts Unterschiede bezüglich der Art und Form der Regressionskurve. So folgen einige in ihrem Verlauf Neutralisations- oder Binominalkurven mit Umschlagspunkten oder optimalen bzw. minimalen Werten im Übergangsbereich. Interessanterweise kommen die einzelnen Kurven nicht gleichmäßig in beiden Transekten vor; so herrscht die normale Regressionsgerade im Transekt a (Übergangsbereich floristisch negativ charakterisiert), während Neutralisations- und Binominalkurven in erster Linie im Transekt b auftreten (Übergangsbereich floristisch positiv charakterisiert). Dies bedeutet aber letzthin, daß die Art der Regressionskurve innerhalb eines Transekts nicht von den einzelnen Bodenfaktoren, sondern vom Grad der Verwandtschaft zwischen beiden aneinandergrenzenden Vegetationseinheiten abhängt. Im Transekt a sind *QuAs* und *MFb* synsystematisch sehr nahe verwandt; dies hat sich aus der floristischen Analyse ergeben. Infolgedessen ändern sich die Bodenfaktoren, sofern überhaupt Unterschiede nachzuweisen sind, innerhalb des Transekts kontinuierlich. Im Transekt b unterscheiden sich dagegen *QuAs* und *MFc* floristisch sehr stark. Demgemäß ändern sich die Bodenfaktoren mehr oder weniger abrupt, und man bekommt Kurven vom Typ b und c.

Dies alles führt uns wieder zurück zum Ausgangspunkt dieser Arbeit, nämlich zur Frage, wie sich zwei aneinandergrenzende Vegetationseinheiten ökologisch voneinander abgrenzen lassen. Ob scharfe oder unscharfe Grenzen, ist ja eine Frage des Verwandtschaftsgrades, also abhängig von der Größe des Unterschieds zwischen beiden Systemen. Sind die Unterschiede relativ groß *(QuAs* und *MFc)*, ist die Grenze relativ scharf, der Übergangsbereich relativ schmal, und die Standortsfaktoren zeigen Umschlagsbereiche (Äquivalenzpunkte) innerhalb Kurven vom Typ b und c. Sind die Unterschiede aber relativ gering *(QuAs* und *MFb)*, ist die Grenze relativ unscharf, der Übergangsbereich relativ breit, und die Standortsfaktoren zeigen innerhalb eines Transekts Regressionsgeraden; sie ändern sich kontinuierlich.

Zusammenfassung

1. Die Plateau-Tannenwälder des westlichen Aargauer Mittellandes und die angrenzenden Buchenwälder wurden bereits von FREHNER (1963) eingehend soziologisch untersucht. Das *Querco-Abietetum sphagnetosum (QuAs)* unterscheidet sich vom *Melico-Fagetum blechnetosum (MFb)* bzw. *Melico-Fagetum caricetosum remotae (MFc)* durch das Vorkommen einer Reihe azidophiler Moose und das Fehlen zahlreicher Buchenbegleiter. Zur Untersuchung der ökologischen Abgrenzung wurden zwei Paare mit aneinander grenzenden Buchen- und Tannenbeständen in einem Waldgebiet westlich Vordemwald und südlich Rothrist, Kanton Aargau, ausgewählt.
Station «Bim scharfen Eggen»: *QuAs – MFb*
Station «Gfill-Ischlag»: *QuAs – MFc*

2. Um den Bodenwasserhaushalt charakterisieren zu können, wurde mittels 96 Tensiometern, die alle drei Tage abgelesen wurden, die Saugspannungen in 10, 50 und 100 cm Tiefe ermittelt. In jedem Bestand waren je 8 Tensiometer für jede vorgesehene Tiefe in Betrieb.

3. Die Gradientenanalyse ist die brauchbarste Methode, um floristische und ökologische Grenzprobleme zweier oder mehrerer aneinander grenzender Vegetationseinheiten zu untersuchen. Deshalb wurde mittels zweier Transekte, eines zwischen *QuAs* und *MFb* (Station «Bim scharfen Eggen»), eines zwischen *QuAs* und *MFc* (Station «Gfill-Ischlag») in regelmäßigen Abständen 1 m^2 große Probeflächen ausgelegt, floristisch untersucht und Mischproben aus 0 bis 5 cm (Humus ohne Streuauflage) und 5 bis 15 cm Tiefe (Mineralkörper) entnommen. Im Humus (*QuAs:* Rohhumus, *MFb:* Moder, *MFc:* Mull) wurde untersucht: pH, Wassergehalt, organische Substanz, Gesamtstickstoff, C/N-Verhältnis, Ammonifikation, Nitrifikation, austauschbares Aluminium. Im Mineralbodenhorizont wurde untersucht: pH, Wassergehalt, Kationenumtauschkapazität, *S*-Wert, Basensättigungsgrad, austauschbare Wasserstoffionen, laktatlösliches Phosphat und Kali.

4. Die Transekte vom *QuAs* zum *MFb* und vom *QuAs* zum *MFc* zeigen deutlich ausgeprägte floristische Gradienten. Eine scharfe Grenze zwischen den beiden aneinandergrenzenden Vegetationseinheiten konnte nicht festgestellt werden. Der breite Übergangsbereich, der durch gemeinsames Vorkommen der Arten beider Vegetationseinheiten (zwischen *QuAs* und *MFc*) oder durch Fehlen dieser Arten *(QuAs* und *MFb)* gekennzeichnet war, wird durch die Berechnung des Artmächtigkeits-Gemeinschaftskoeffizienten besonders deutlich: Vegetation als räumliches Kontinuum.

5. Aus dem Saugspannungsverlauf während der Vegetationszeit (Anfang Mai bis Anfang November) lassen sich deutliche Unterschiede zwischen *QuAs* und *MFb* feststellen: Das *QuAs* ist wesentlich feuchter als das *MFb* und besitzt im Frühjahr sowie im Sommer nach ergiebigen Regenfällen einen Wasserspiegel in rund 50 cm Tiefe (Pseudogley). Das *MFb* ist wesentlich trockener und zeigt keinen Wasserspiegel oberhalb 100 cm Tiefe (basenarme Braunerde). Der Boden des *MFc* hat ähnliche Wasserverhältnisse wie der des *QuAs*. Die Buche wird hier aber anscheinend wegen der biologisch günstigeren Hanglage nicht geschädigt.

6. Charakteristische Unterschiede ergaben sich in der Stickstoffversorgung. Während im *QuAs* und *MFb* ammonifiziert wird (bis 70 mg NH_4^+—N_{ak}/100 g Trockengewicht bei sechswöchiger Bebrütung in der Feuchtkammer), wird im *MFc* nur nitrifiziert. Im *MFb* halten sich Ammonifikation und Nitrifikation die Waage. Die Nitratnachlieferung ist hier und im Übergangsbereich zwischen *QuAs* und *MFc* am höchsten (bis 20 mg NO_3^-—N_{ak}/100 g Trockengewicht). Im *QuAs* ist ferner der Gehalt an organischer Substanz und an Gesamtstickstoff am

größten. Die C/N-Verhältnisse zeigen jedoch keine Unterschiede. Demnach ist das *QuAs* am besten, das *MFc* am schlechtesten mit Stickstoff versorgt. Eine undeutliche Beziehung zwischen Ammonifikation bzw. Nitrifikation und austauschbarem Aluminium ist vorhanden; mit steigendem Al-Gehalt nimmt die Nitrifikation ab, die Ammonifikation zu. Die Berechnung von Durchschnittswerten für einige Arten, bezogen auf Probeflächen mit einer bzw. Probeflächen ohne eine zu analysierende Art, ergaben eine deutliche Korrelation zwischen *Oxalis acetosella* bzw. *Pleurozium schreberi* und N_{ak} sowie N_{tot}.

7. Die Mineralstoffe (laktatlösliches Phosphat und Kali) lassen keine deutlichen Unterschiede im Mineralboden der drei untersuchten Vegetationseinheiten erkennen. Auch die Kationenumtauschkapazität kann nicht zur Charakterisierung dienen. Dagegen sind die Menge austauschbarer Wasserstoffionen und *S*-Wert und damit auch der Basensättigungsgrad im *QuAs* und *MFb* sehr gering, im *MFc* dagegen erheblich höher. P- und K-Nachlieferung ist zur Zeit der Probeentnahme im Herbst ebenfalls sehr gering. Sie dürfte aber im Rohhumus und Moder wesentlich höher sein.

8. Der Versuch, für jede der drei Vegetationseinheiten und für jeden Übergangsbereich eines jeden Transekts für eine Reihe von Bodenfaktoren Durchschnittswerte zu berechnen, ergab einen deutlichen Schwellenwert, der über- bzw. unterschritten werden muß, damit die eine oder andere Vegetationseinheit ausgebildet wird. Innerhalb der Transekte sind dabei verschiedene Arten von Regressionskurven zu erwarten, wobei Geraden bestimmter Steigung mit Vorliebe im Transekt zwischen *QuAs* und *MFb*, Neutralisations- und Binominalkurven im Transekt zwischen *QuAs* und *MFc* auftreten.

9. Insgesamt ergab sich, daß sich das *Querco-Abietetum sphagnetosum* in erster Linie durch den Wasserhaushalt von den angrenzenden *Melico-Fageten* unterscheidet. Dies und die unterschiedliche Bestockung dürften sekundär die Differenz in den anderen Bodenfaktoren bedingen.

Eidg. Technische Hochschule
Institut für spez. Botanik
Bibliothek
8006 Zürich, Universitätstr. 2

Summary

1. The Plateau fir woods of the western Midlands of Canton Aargau and the adjacent beech forests have already been thoroughly investigated by Frehner (1963) from the sociological point of view. The Querco-Abietetum sphagnetosum (Qu As) differs from the Melico-Fagetum blechnetosum (MFb), the Melico-Fagetum caricetosum remotae (MFc) respectively, by the occurence of a couple of acidophilous mosses and the absence of numerous beech companions. For the ecological delimitation, two pairs with adjacent beech- and fir-stands in a forested area west of Vordemwald and south of Rothrist, Canton Aargau, have been chosen.

- Station "Bim scharfen Eggen": QuAs-MFb
- Station "Gfill-Ischlag": QuAs-MFc

2. In order to characterize the water economy, by means of 96 tensiometers, read every three days, the absorption tension in 10, 50 and 100 cm depth has been calculated. In each stand, 8 tensiometers for each particular depth were in action.

3. The gradient analysis has proved the most appropriate method to interpret critical problems of two or several adjacent vegetation units. For this purpose, by means of two transects—one between QuAs and MFb (Station "Bim scharfen Eggen"), one between QuAs and MFc (Station "Gfill-Ischlag")—experimental areas of 1 m^2 surface have been staked out in regular distances, investigated floristically and mixed samples have been taken from depths of 0 to 5 cm (humus without litter cover) and 5 to 15 cm (mineral soil). In the humus have been examined: pH, water content, organic matter, total nitrogen, C/N relationship, ammonification, nitrification, exchangeable aluminum.

In the mineral soil horizon pH, water content, cation exchange capacity, S-value, base saturation degree, exchangeable H-ions, lactate soluble phosphate and potassium have been measured.

4. The transects from QuAs to MFb and from QuAs to MFc show distinctly marked floristical gradients. A sharp limit between the two adjacent vegetation units could not be ascertained. The broad transition area, characterized by common occurence of species of both vegetation units (between QuAs and MFc) or by absence of these species (QuAs and MFb) is made obvious by the calculation of the dominance common coefficient ("Artmächtigkeit = Gemeinschaftskoeffizient"): vegetation as a spatial continuum.

5. The course of the absorption tension during the growing season (beginning of May until beginning of November) permit to ascertain strong differences between QuAs and MFb: The QuAs is considerably more humid than the MFb and shows in spring and summer after abundant precipitation a water level at a depth of 50 cm (pseudogley). The MFb is far more dry and shows no water level above 100 cm (base lacking brown earth: "basenarme Braunerde"). The soil of the MFc has a similar water balance as the soil of QuAs. Apparently, due to the slope exposure, biologically favorable, the beech is not damaged there.

6. Characteristic differences were noted in the nitrogen supply, whereas in the QuAs and MFb ammonification takes place (up to 70 mg NH^4+-Nak/100 g dry weight by incubation during 6 weeks in the humidity chamber, there is only nitrification in the MFc.

In the MFb ammonification and nitrification are equal. In the QuAs the content of organic matter and nitrogen supply is optimal. The C/N relation however shows no difference. Therefore nitrogen supply is optimal in the QuAs, minimal in the MFc A vague relationship

between ammonification, nitrification respectively and exchangeable aluminum may be recognized; with increasing Al-content, nitrification decreases, ammonification augments. The calculation of mean values for some species, in relation to experimental areas with or without a particular species to be studied, showed a clear correlation between Oxalis acetosella, Pleurozium schreberi respectively, and Nak and Ntot.

7. Mineral substances (lactate soluble phosphate and potassium) show no distinct differences in the mineral soil of the three investigated units, nor can the cation exchange capacity be used for the characterisation. On the other hand the quantity of exchangeable H-ions and S-value and therefore also the base saturation degree in QuAs and MFb are very small, whereas they are considerably higher in the MFc. P- and K-supply is also insignificant at the period of the sample collecting in autumn. But it might be definitely higher in raw humus and mould (slightly decomposed humus, in German "Moder").

8. The attempt to evaluate for each of the three vegetation units and for each transition area of each transect mean values of a series of soil factors, resulted in a distinct critical value which has to be over-, respectively undergressed to permit the formation of the one or the other vegetation unit. Within the transects different kinds of regression curves can be expected, whereby straight lines of a certain inclination preferably occure in the transect between QuAs and MFb, neutralisation- and binominal-curves in the transect between QuAs and MFc.

9. It can be concluded, that the Querco-Abietetum sphagnetosum differs mainly by the water economy (relation) from the adjacent Melico-Fagetum. This and the diversity in stocking might be the secondary reason for the diversity of the other soil factors.

Literaturverzeichnis

AALTONEN, V.T., 1926: Über die Umsetzung der Stickstoffverbindungen im Waldboden. Comm.Inst.Forest.Fenn. *10*, 615.

ALEXANDER, M., 1961: Introduction to soil microbiology. New York/London: John Wiley & Sons, 472 S.

ANTONIETTI, A., 1968: Le associazioni forestali dell'orizzonte submontano del cantone Ticino su substrati pedogenetici ricchi di carbonati. Mitt.Schweiz.Anst.Forstl.Versuchsw. *44*, 83–226.

Arbeitsgemeinschaft Bodenkunde, 1965: Die Bodenkarte 1:25000. Anleitung und Richtlinien zu ihrer Herstellung. Hannover: Niedersächsisches Landesamt für Bodenkunde, 134 S.

ARRHENIUS, O., 1926: Kalkfrage, Bodenreaktion und Pflanzenwachstum. Leipzig.

BALKS, R., und I. REEKERS, 1955: Bestimmung des Nitrat- und Ammoniakstickstoffs im Boden. Landw.Forsch. *8*, 7.

BERTSCH, K., 1959: Moosflora von Südwestdeutschland. Stuttgart.

BOGNER, W., 1966: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. Diss.Bot.Inst.Landw.Hochsch.Hohenheim, 131 S.

BOLLEN, W.B., und K.C. LU, 1968: Nitrogen transformation in soils beneath red alder and conifers. In: J.M. TRAPPE et al. (edit.): Biology of alder. Portland (Oregon): Pac.NWFor. and Range Exp.Stat., For.Serv., US Dept.Agric., 141–148.

BRAUN-BLANQUET, J., 1964: Pflanzensoziologie. Wien/New York: Springer, 3.Aufl., 865 S.

BRÜHLHART, A., 1969: Jahreszeitliche Veränderung der Wasserbindung und der Wasserbewegung in Waldböden des schweizerischen Mittellandes. Mitt.Schweiz.Anst.Forstl.Versuchsw. *45*, 2, 127–232.

BÜCKING, W., 1968: Nitrifikation als Standortsfaktor von Waldgesellschaften. Staatsex.Arb. Univ.Freiburg i.Br., Bot.Inst.II.Mskr., 73 S.

BURGER, H., 1933: Waldklimafragen. II. Meteorologische Beobachtungen im Freien in einem Buchen- und in einem Tannenbestand. Mitt.Schweiz.Centralanst.Forstl.Versuchsw. *15*, 51–104.

CLEMENTS, F.E., 1936: Nature and structure of the climax. J.Ecol. *24*, 1.

CONVAY, E., 1947: Micro-diffusion analysis and volumetric error. 2.Aufl., London.

CUNNINGHAM, P.K., 1968: Catjon-Anjon relationship in Cop nutrition VI. J.Agric.Sci., Camb. *70*, 237–244.

DUCHAUFOUR, P., 1960: Stations, types, d'humus et groupements écologiques. Rev.Forest. Franç. *1960*, 484–494.

DU RIETZ, G.E., und J.A. NANNFELDT, 1925: Ryggmossen und Stigsbo Rödmosse, die letzten lebenden Hochmoore der Gegend von Uppsala. Führer für die vierte IPE. Svenska Växtsoc. Sällskapets Handlingar *3*.

EHRHARDT, F., 1961: Untersuchungen über den Einfluß des Klimas auf die Stickstoffnachlieferung von Waldhumus in verschiedenen Höhenlagen der Tiroler Alpen. Forstw.Cbl. *80*, 193–215.

Eidgenössische Forschungsanstalt für landwirtschaftlichen Pflanzenbau, Zürich-Reckenholz, 1960–1963: A.-C.-Methode UK, Al, PK, Mskr.

ELLENBERG, H., 1939: Über Zusammensetzung, Standort und Stoffproduktion bodenfeuchter Eichen- und Buchen-Mischwaldgesellschaften Nordwestdeutschlands. Mitt.Flor.-Soz.Arb. Gem.Niedersachsens *5*, 3–135.

— 1958: Bodenreaktion (einschließlich Kalkfrage). Hdb.Pfl.physiol. *4*, 638–708. Berlin/Göttingen/Heidelberg: Springer.
— 1963: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. In: H. WALTER: Einführung in die Phytologie IV/2. Stuttgart, 943 S.
— 1964: Stickstoff als Standortsfaktor. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *77*, 82–92.
EVERS, F.H., 1963/64: Die Wirkung von Ammonium- und Nitratstickstoff auf Wachstum und Mineralhaushalt von *Picea* und *Populus*. I. Das Wachstum bei abgestufter Azidität und verschiedener Ca^{++}-Konzentration im Nährmedium. Z.Bot. *51*, 61–79.
— 1964: Die Bedeutung der Stickstofform für Wachstum und Ernährung der Pflanzen, insbesondere der Waldbäume. Mitt.Ver.Forstl.Standortskde.Forstpfl.Züchtg. *14*, 19.
FIEDLER, H.J., 1965: Die Untersuchung der Böden. Bd. 2: Die Untersuchung der chemischen Bodeneigenschaften im Laboratorium. Die Ermittlung der mineralischen Zusammensetzung. Dresden/Leipzig, 256 S.
Flora europaea: Bd. 1 und Bd. 2. Cambridge 1964/1968.
FREHNER, H.K., 1963: Waldgesellschaften im westlichen Aargauer Mittelland. Beitr.Geobot. Landesaufn. *44*.
FREI, E., und P. JUHASZ, 1963: Beitrag zur Methodik der Bodenkartierung und der Auswertung von Bodenkarten unter Schweizer Verhältnissen. Schweiz.Landw.Jb. *2*, 249–307.
— 1967: Eigenschaften und Vorkommen der saueren Braunerde in der Schweiz. Die Bodenkarte Landiswil–Rüderswil, Emmental BE. Schweiz.Landw.Forsch. *6*, 371–393.
GENSSLER, H., 1959: Veränderung von Boden und Vegetation nach generationsweisem Fichtenanbau. Diss.Univ.Göttingen, Hann.Münden.
GIGON, A., 1968: Stickstoff- und Wasserversorgung von Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion) im Jura bei Basel. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftg.Rübel, Zürich, *38*, 28–85.
GREIG-SMITH, P., 1964: Quantitative plant ecology. 2.Aufl., London: Butterworths, 256 S.
GROENEWOUD, H. VAN, 1965: Ordination and classification of Swiss and Canadian coniferous forests by various biometric and other methods. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftg.Rübel, Zürich, *36*, 28–102.
HARLEY, J.L., 1939: Beech mycorrhiza: re-isolation and the effect of root extracts upon *Mycelium radicis Fagi* (Chan). New.Phytol. *38*, 352–363.
— und C.C. MCCREADY, 1950: The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. New.Phytol. *49*, 388–397.
HARTGE, K.H., 1963: Versuche mit Tensiometern. Ztschr.Kulturtechnik *2*, 115–123.
JACCARD, P., 1901: Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. Bull.Soc.Vaud.Sc.Nat. *37*.
— 1928: Die statistisch-floristische Methode als Grundlage der Pflanzensoziologie. Handb. Biolog.Arbeitsmeth. *11*, 5.
JENSEN, H.L., 1959: Die Mikrobiologie des Bodens. In: Hdb.Pfl.Physiol. *9*, 707–751. Berlin/Göttingen/Heidelberg.
IZDEBSKI, K., und J. MALICKI, 1968: Genetical and biological types of humus in the forest soils of Roztocze. Ann.Univ.Mariae Curie Sklodowska, Lublin, *23*, Sect.C, 109–129.
KAPPEN, H., 1929: Die Bodenazidität. Berlin.
KAULE, G., 1969: Vegetationskundliche und landschaftsökologische Untersuchungen zwischen Inn und Chiemsee. Diss.Techn.Univ.München, im Druck.
KAUSCH, W., 1957: Die Transpiration als Ursache täglicher Grundwasserschwankungen. Ber.Dtsch.Bot.Ges. *70*, 436–444.
KERSHAW, K.A., 1964: Quantitative and dynamic ecology. London, 183 S.
KLÖTZLI, F., 1969: Zur Ökologie nordschweizerischer Bruchwälder. Ber.Geobot.Inst.ETH, Stiftg.Rübel, Zürich, *39*, 56–123.
KOVAĆS, M., 1969: Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften als Anzeiger des Bodenstickstoffs. Acta Bot.Ac.Sc.Hung. *15*, 101–118.
KUBIËNA, W.L., 1953: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Stuttgart, 392 S.

KÜHNEL, H., 1969: Untersuchung des Dränungserfolges an 50 Jahre alten Anlagen. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. *45*, 4, 331–436.

KUOCH, R., 1954: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weißtanne. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchsw. *30*, 133–260.

LAATSCH, W., 1954: Dynamik der mitteleuropäischen Mineralböden. 3. Aufl., Dresden / Leipzig, 277 S.

— 1969a: Das Abschätzen der Wasserversorgung von Waldbeständen auf durchlässigen Standorten ohne Grund- und Hangzugwasser. Teil I: Leicht durchlässige Standorte. Forstw. Cbl. *88*, 5, 257–271.

— 1969b: Das Abschätzen der Wasserversorgung von Waldbeständen auf durchlässigen Standorten ohne Grund- und Hangzugwasser. Teil II: Böden mit vorübergehender Staunässe (Parabraunerden). Forstw. Cbl. *88*, 6, 351–358.

LEÓN, R.J.C., 1968: L'écologie des prairies non fertilisées à *Molina*, spécialement le facteur azote, aux alentours de Zurich. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, *41*, 2–67.

MAGISTAD, O.C., 1925: The aluminium content of the soil solution and its relation to soil reaction. Soil Sci. *20*, 181–213.

MARKGRAF, F., 1926: Kleines Praktikum der Vegetationskunde. In: SCHOENICHEN, W., Biologische Studienbücher, Berlin.

MARTHALER, H., 1939: Die Stickstoffernährung der Hochmoorpflanzen. Jb. Wiss. Bot. *88*, 723–758.

MATTSON, S., und E. KOUTLER-ANDERSSON, 1941–1954: The acid-base conditions in vegetation, litter and humus. Kungl. Lantbrukshögsk. Ann., 9–21.

MAYER, H., 1963: Tannenreiche Wälder am Nordabfall der mittleren Ostalpen. München / Basel / Wien.

MELIN, E., 1959: *Mycorrhiza*. Handb. Pflanzenphys. *11*, 605–638.

MEYER, F.H., 1959: Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen im Mull, Moder und Rohhumus. Arch. Mikrobiol. *33*, 149–169.

MEYER, P., 1949: Das *Mastigobryeto-Piceetum abietosum* im schweizerischen Mittelland und seine forstlich-waldbauliche Bedeutung. Vegetatio *1*, 203–216.

— 1954: Das *Piceeto-Abietetum praealpinum* OBERDORFER 1950 *asperuletosum subass. nova* im schweizerischen Mittelland. Vegetatio *5/6*, 302–308.

MOORE, J.J., und A. O'SULLIVAN, 1968: Zur mathematischen Bestätigung der tabellarischen Abgrenzung von Pflanzengesellschaften. Internationales Symposium über Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation, Rinteln, Mskr.

MÜCKENHAUSEN, E., 1954: Die Beurteilung des Faktors «Wasser» bei der bodenkundlichen Kartierung. Forstarch. *25*, 12, 269–273.

— 1959: Die wichtigsten Böden der Bundesrepublik Deutschland, dargestellt an 60 farbigen Bodenprofilen. 2. Aufl., Frankfurt a. M., 146 S.

MÜLLER, K., 1965: Zur Flora und Vegetation der Hochmoore des nordwestdeutschen Flachlandes. Schriften Naturwiss. Ver. Schleswig-Holstein, *36*, 30–77.

MUSTAFA, A., 1934: Beitrag zur Ökologie der Tanne. Diss. Dresden.

NIGGLI, P., 1912: Erläuterungen zur geologischen Karte von Zofingen. Bern.

OBERDORFER, E., 1957: Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Stuttgart.

— et all., 1967: Systematische Übersicht über die Pflanzengesellschaften Westdeutschlands. Schr. R. Veg.kde *2*, 7–62.

PEARSALL, W.H., 1938: The soil complex in relation to plant-communities. I. Oxidation-reduction potential in soils. II. Characteristic woodland soils. J. Ecol. *26*, 180–193, 194–209.

PFADENHAUER, J., 1971: Vegetation und Ökologie einer Doline im Wald des Grand Risoux VD. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, im Druck.

— und G. KAULE, 1971: Die Vegetation eines Waldquellenkomplexes im bayerischen Inn-Chiemsee-Vorland. Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, im Druck.

POGGIE, J.J., 1963: Coastal pioneer plants and habitat in the Tampico region, Mexico. La St. Univ. Cstl. Stud. Ser. *6*.

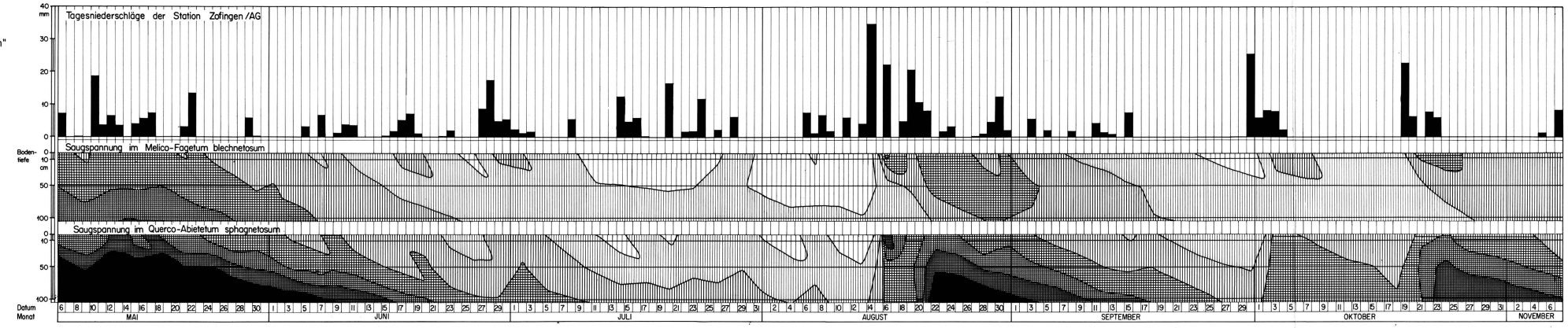
RANDALL, R.E., 1970: Vegetation and environment on the Barbados coast. J.Ecol. *58*, 1, 155–172.
RICHARD, F., 1953: Physikalische Bodeneigenschaften natürlich gelagerter Rißmoränewaldböden unter verschiedener Bestockung. Schweiz.Ztschr.Forstw. *104*, 1–19.
— 1959: Wasserhaushalt und Durchlüftung im Boden. Ber.Geobot.Forschungsinst.Rübel, Zürich, für das Jahr 1958, 76–90.
— 1961: Signaturen für morphologische Bodenaufnahmen. EAFV, ETH, Zürich. Mskr. 4 S.
RICHARDS, L.A., 1942: Soil moisture tensiometer materials and construction. Soil Sci. *53*, 241–248.
— 1949: Methods of measuring soil moisture tension. Soil Sci. *68*, 95–112.
ROMELL, L.G., 1953: Skogsmarkens och skogsproduktionens ekologi. Medd.Stat.Skogsforsk. inst. *42*, 158–163.
ROTHMALER, W., 1961–1963: Exkursionsflora von Deutschland, Bd.. I–III. Berlin.
RUNGE, M., 1965: Untersuchungen über die Mineralstickstoffnachlieferung an nordwestdeutschen Waldstandorten. Flora *155*, 353–386.
SAUER, J.D., 1961: Coastal plant geography of Mauritius. La St.Univ.Cstl.Stud.Ser. *5*.
— 1967: Plants and Men on the Seychelles Coast. Madison, Wisconsin.
SCHEFFER, F., und P. SCHACHTSCHABEL, 1966: Lehrbuch der Bodenkunde. 6.Aufl., Stuttgart.
SCHEFFER, F., und B. ULRICH, 1960: Humus und Humusdüngung. In: Lehrbuch der Agrikulturchemie und Bodenkunde, Stuttgart.
SCHLENKER, G., 1968: Kulturversuche mit Waldbodenpflanzen bei abgestufter Azidität und variierter Stickstofform. Oeco.Planta *III*, 7–27.
SCHLICHTING, E., und H.P. BLUME, 1966: Bodenkundliches Praktikum. Hamburg/Berlin.
SCHMID, H., und H. ZEIDLER, 1953: Beobachtungen und Gedanken zum Rückgang der Tanne. Forstw.Cbl. *72*, Hamburg.
SCHÖNHAAR, G., 1955: Untersuchungen über das mengenmäßige Auftreten von Nitrat- und Ammoniumstickstoff in Böden verschiedener Waldstandorte. Forstw.Cbl. *74*, 129–192.
SEBALD, O., 1956: Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser- und Sandkulturen bei abgestufter Azidität. Mitt.Württ.Forstl.Versuchsanst. *13*, 1, 83 S.
STEUBING, L., 1965: Pflanzenökologisches Praktikum. Berlin/Hamburg, 262 S.
SÜCHTING, H., 1950: Über die Stickstoffdynamik der Waldböden und die Stickstoffernährung des Waldbestandes. Z.Pfl.ernähr., Düng., Bodenkde. *48*, 1–37.
THOM, B.G., 1967: Mangrove ecology and deltaic geomorphology in Tabasco, Mexico. J.Ecol. *55*, 301–343.
UTTINGER, H., 1949: Die Niederschlagsmengen in der Schweiz 1901–1940. Zürich.
VAN DER MAAREL, E., 1968: Small-scale vegetational boundaries on their analysis and typology. Ref.Internat.Symp. über Tatsachen und Probleme der Grenzen in der Vegetation, Rinteln, Mskr.
VIRO, P.J., 1955: Investigations on forest litter. Comm.Inst.Forest.Fenn. *45*, 6, 65 S.
WAKSMAN, S.A., 1952: Soil microbiology. New York/London.
WHITTAKER, 1967: Gradient analysis of Vegetation. Biol.Rev. *49*, 207–264.
WITTICH, W., 1952: Der heutige Stand unseres Wissens von Humus und neue Wege zur Lösung des Rohhumusproblems im Walde. Schr.R.Forstl.Fak.Univ.Göttingen, *4*, Frankfurt a.M.
ZEIDLER, H., 1953: Waldstandorte des Frankenwaldes. Mitt.Flor.-Soz.Arbeitsgem.N.F. *4*, 88–109.
ZÖTTL, H., 1958: Bestimmung der Stickstoffmineralisation im Waldhumus durch den Brutversuch. Ztschr.Pfl.ernähr., Düng., Bodenkde. *81*, 1, 35–50.
— 1960a: Methodische Untersuchungen zur Bestimmung der Mineralstickstoffnachlieferung des Waldbodens. Forstw.Cbl. *79*, 72–90.
— 1960b: Beziehungen zwischen Mineralstickstoffanhäufung und Kohlendioxydproduktion von Waldhumusproben im Brutversuch. Ztschr.Pfl.ernähr., Düng., Bodenkde. *90*, 1/2, 132–138.
— 1960c: Dynamik der Stickstoffmineralisation in organischem Waldbodenmaterial. II. Ein-

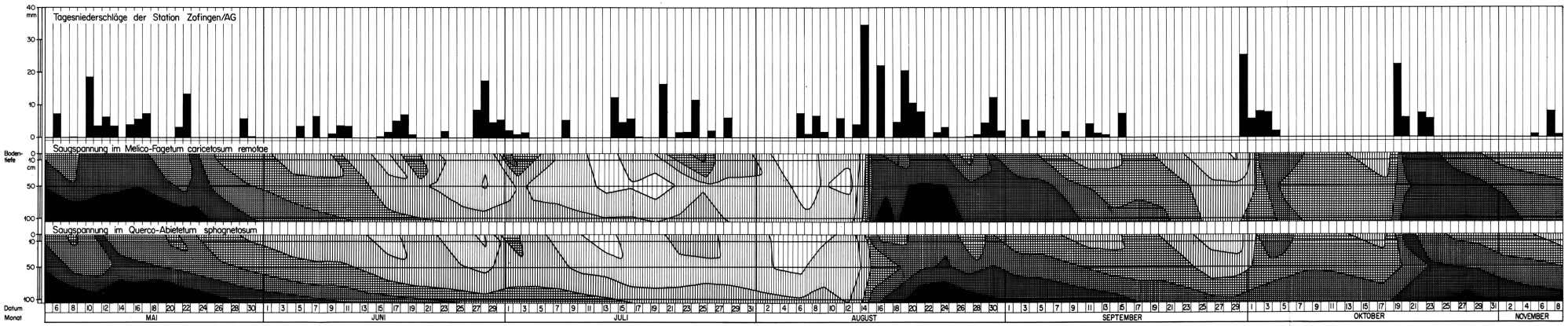
fluß des Stickstoffgehaltes auf die Mineralstickstoffnachlieferung. III. pH-Wert und Mineralstickstoffnachlieferung. Plant and Soil *13*, 183–206, 207–223.

ZOLLER, H., 1962: Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung tiefgelegener Weißtannenwälder im schweizerischen Mittelland. In: Festschrift Franz Firbas. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, *37*, 346–358.

Verlauf der Saugspannung
an der
Station „Bim scharfen Eggen"
Gem. Vordemwald/AG

Tafel 1



Verlauf der Saugspannung
an der
Station „Gfill-Ischlag"
Gem. Rothrist/AG

Tafel 2