Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 146 (1995)

Heft: 3

Artikel: Zur ökologischen Charakterisierung von Waldgesellschaften am Beispiel des Waldsimsen-Buchenwaldes (Luzula silvaticae-Fagetum)

Autor: Zimmerli, Stephan / Schütz, Martin

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-766953

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: 17.08.2025

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

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen
Journal forestier suisse

146. Jahrgang | März 1995 | Nummer 3

Zur ökologischen Charakterisierung von Waldgesellschaften am Beispiel des Waldsimsen-Buchenwaldes *(Luzula silvaticae-Fagetum)*

Von *Stephan Zimmerli* und *Martin Schütz*

Keywords: forest associations, beech forests, synecology, site factors.

FDK 101: 176.1 Fagus: 182: 187

1. Einleitung

Pflanzengesellschaften bzw. Vegetationseinheiten werden definiert als Kombinationen von Arten(-gruppen). Zur Beschreibung und Abtrennung der einzelnen Vegetationseinheiten erstellen wir Vegetationstabellen. Aus ihnen werden Charakter- und Differentialarten ersichtlich.

Für die Waldgesellschaften der Schweiz geben *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) Stetenkombinationen an; die mehr oder weniger oft dominierenden Arten sind hervorgehoben. Einzelne Arten oder Artengruppen werden dabei ökologisch charakterisiert, z. B. als Säure- oder Basenzeiger, Nässe- oder Trockenheitszeiger, Magerkeits- oder Nährstoffzeiger usw. Damit kann man Schlüsse auf den Standort einer Pflanzengesellschaft ziehen. Derartige Folgerungen können aber nur soweit korrekt sein, als die Zeigereigenschaften der einzelnen Arten richtig eingeschätzt wurden.

Für Veränderungen in der Artenzusammensetzung sind immer die gleichen physikalischen und chemischen primären Standortsfaktoren verantwortlich (vgl. z. B. *Keller* 1975): Mechanische Faktoren (Wind, Lawinen, Steinschlag), das Lichtregime, das Temperaturregime (Wärmesumme, Frost, Hitze), das Wasserregime (Trocknis, Sauerstoffmangel infolge Nässe) und der Ionenhaushalt (Nährstoffe, toxische Verbindungen). Der in der Literatur oft verwendete Pufferbereich des Bodens (pH) beeinflusst die Pflanzen in erster Linie indirekt auf unterschiedlichste Weise, d. h. er ist ein sekundärer Standortsfaktor. Auch die zur ökologischen Charakterisierung von Vegetationseinheiten ebenfalls häufig verwendete Exposition und die Höhenlage sind sekundäre Faktorenkomplexe.

Der Zusammenhang zwischen Vegetation und Standort kann in Ökogrammen dargestellt werden. Sie vermitteln im Überblick die Vorstellungen des entsprechenden Autors über die Beziehungen einzelner Umweltfaktoren zu ausgewählten Vegetationseinheiten. Dabei fliessen unter anderem die Ergebnisse vergleichender Beobachtungen im Gelände mit ein. Da einfache Ökogramme zweidimensional sind, die Einnischung von Pflanzen in Raum und Zeit jedoch ein mehrdimensionales Problem darstellt, werden pflanzensoziologische Einheiten zudem meist in Kommentaren beschrieben.

Selbstverständlich sollten alle genannten Hilfsmittel zur Darstellung der Ergebnisse vegetationskundlicher Analysen in ihren Aussagen übereinstimmen. Dies trifft allerdings oft nicht zu. Das Ziel dieser Publikation soll die kritische Betrachtung der ökologischen Charakterisierung von Waldgesellschaften in der Literatur sein. Zusätzlich wird ein neuer Ansatz zur standörtlichen Beschreibung von Waldgesellschaften unter ausschliesslicher Verwendung von primären Standortsfaktoren vorgestellt.

2. Synökologische Angaben in der Literatur und ihre Synthese

Gegenstand des vorliegenden Beitrags soll die *Synökologie* des Waldsimsen-Buchenwalds *(Luzulo-silvaticae Fagetum)* sein, also seine Abhängigkeit von Standortsfaktoren. Im Mittelpunkt steht die Frage, in welchen primären Standortsfaktoren sich der Waldsimsen-Buchenwald (*Luzulo-silvaticae Fagetum;* Nr. 1, 2, Nomenklatur *Ellenberg* und *Klötzli* 1972) von benachbarten Einheiten, insbesondere vom Waldmeister-Buchenwald (*Galio odorati-Fagetum;* Nr. 7, 6) unterscheide. Die Betrachtungen beziehen sich hauptsächlich auf die Wälder der submontanen Stufe der Schweizer Alpennordseite.

In diesem Bereich steht der Typische Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) meist in Kontakt zum Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse (*Galio odorati-Fagetum luzuletosum;* Nr. 6), der zum Typischen Waldmeister-Buchenwald (*Galio odorati-Fagetum typicum;* Nr. 7) überleitet. Klimatische Faktoren wie Frost oder die Wärmesumme während der Vegetationszeit können deshalb als vegetationsdifferenzierende Standortsfaktoren in den folgenden Betrachtungen vernachlässigt werden. Die entscheidenden Standortsfaktoren, in denen sich die genannten Gesellschaften innerhalb des umgrenzten Klimabereichs unterscheiden, sind in der Wasser- und Nährstoffversorgung zu suchen.

In der Übersicht der Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz von *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) wurden der Typische Waldsimsen-Buchenwald (*Luzulo silvaticae-Fagetum typicum;* Nr. 1) und der Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (*Luzulo silvaticae Fagetum leucobryetosum;* Nr. 2) überwiegend aufgrund von Material von *Frehner* (1963) und *Richard* (1961) sowie von unveröffentlichten Aufnahmen von Klötzli gefasst. Der Typische Wald-

simsen-Buchenwald (Nr. 1) und der Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (Nr. 2) entsprechen etwa dem Wachtelweizen-Buchenwald (*Melampyro-Fagetum typicum* und *leucobryetosum*) von *Frehner* (1963).

a) Synökologische Angaben bei Frehner 1963

Nach *Frehner* (1963) kommt der Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1, 2) in Übereinstimmung mit *Richard* (1961) auf relativ trockenen, kalkarmen bis kalkfreien Standorten vor. Bestände mässig frischer Standorte, die noch «mesophile bzw. nitratzeigende» Arten wie Waldhirse (*Milium effusum* L.), Mauerlattich (*Mycelis muralis* (L.) Dumortier) und Knotige Braunwurz (*Scrophularia nodosa* L.) enthalten, stellt *Frehner* (1963) zum Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse (*Galio odorati-Fagetum luzuletosum;* Nr. 6).

Im Untersuchungsgebiet von *Frehner* (1963) im westlichen Aargauer Mittelland stellt sich der Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1, 2) in der Submontanstufe und in der unteren Montanstufe auf Böden ein, die trockener sind als die aller anderen kalkarmen bis kalkfreien Gesellschaften. Diese relative Trockenheit ist dort meistens dadurch bedingt, dass die Gesellschaft auf süd- bis südwestexponierten Rücken, Kanten oder Oberhängen liegt. Auf diesen vorspringenden Geländeteilen fliesst ein Teil des Niederschlagswassers oberflächlich ab, und die sonnige, windausgesetzte Lage fördert den Wasserverlust durch Verdunstung und Transpiration. Das Fallaub wird oft vom Wind weggefegt und in geschützten Mulden abgelagert. Durchlässiges Muttergestein begünstigt die Entstehung des Waldsimsen-Buchenwalds (Nr. 1, 2).

Der Boden des Typischen Waldsimsen-Buchenwalds (Nr. 1) ist eine schwach podsolierte, relativ trockene Braunerde. Als Anzeichen für die Trockenheit wertet *Frehner* (1963) die gerollte und verfilzte Streu, die Pilzhyphen und das Zurücktreten der Regenwürmer. Die Humusform ist ein Moder.

Der Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (Nr. 2) wächst auf den am stärksten ausgeprägten Kanten. Sein Standort ist daher noch trockener. Die Humusform ist ein rohhumusartiger Moder. Die Variante mit Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.) scheint nach *Frehner* (1963) trockener zu sein als diejenige mit Waldsimse (*Luzula silvatica* (Huds.) Gaud.).

In den Ökogrammen von *Frehner* (1963) ergibt sich auf stark sauren Böden von frisch nach trocken eine logische Abfolge der Einheiten 7, 6, 1 und 2. Die Wasserversorgung verschlechtert sich in zunehmendem Mass vom Typischen Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7) über den Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse (Nr. 6) zum Typischen Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) und zum Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (Nr. 2).

Der Oberboden des Typischen Waldmeister-Buchenwalds (Nr. 7) ist dank guter, ausgeglichener Wasserversorgung biologisch sehr aktiv. Dies hat zur

Folge, dass das anfallende organische Material in kurzer Zeit abgebaut und mineralisiert wird. Die Nährstoffversorgung der Pflanzen ist entsprechend gut; die Humusform wird als Mull bezeichnet. Im Typischen Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) wird das Bodenleben durch periodische Austrocknung gehemmt und die Nährstoffversorgung ist entsprechend schlechter. Die Laubstreu ist erst nach mehr als einer Saison vollständig zersetzt, und es bildet sich ein Moder.

Die von der Einheit 7 über die Einheiten 6, 1 und 2 schlechter werdende Wasser- und Nährstoffversorgung äussert sich deutlich in der abnehmenden Bonität dieser Waldstandorte (vgl. *Tabelle 1*).

Tabelle 1. Höhenbonität der Buche bzw. anderer Laubbäume nach *Keller* (1982) in verschiedenen Waldgesellschaften (Oberhöhe ist Höhe der 100 stärksten = dominierenden Bäume im Alter von 50 Jahren) und Oberhöhe der Buche [Weisstanne] mit 100 Jahren nach *Frehner* (1963). Nummern der Einheiten nach *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) bzw. in Klammern nach *Frehner* (1963). Skalierung nach *Badoux* (1983).

Höhenbonität nach Keller (1982) (m)	Waldgesellschaft nach Ellenberg und Klötzli (1972)	* * * * *	Waldgesellschaft nach Ellenberg und Klötzli (1972) (bzw. Frehner 1963)	Oberhöhe der Buche im Alter 100 Jahre nach Frehner (1963) (m)
8	trockenheitsertragende	*		12
9	Eichenmischwälder	*		
10		*		15
11		*		
12		*		18
13	2	*	2 (3b)	
14		*		21
15		*		
16	1, 10	*	1 (3a)	24
17		*	6 (1d)	
18	13	*		27
19	6, 9	*		
20	7, 12	*	7 (1a), [46 (4a)]	30
21		*		
22		*	[30 (10)]	33
23		*		
24		*		36
25	Eschenwälder	*	[26 (8)]	
26		*		39

b) Synökologische Angaben bei Ellenberg und Klötzli (1972)

Die Ökogramme bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) geben den ungefähren Lebensraum der betreffenden Gesellschaft im Hinblick auf den Nährstoffreichtum (Abszisse) und die Feuchtigkeit des Bodens (Ordinate) an. Damit

wird der Zustand des Bodens gekennzeichnet. Der Boden ist jedoch wie die Höhe über Meer oder die Exposition ein sekundärer Standortsfaktor.

Gemäss den Ökogramm-Übersichten bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972, S. 930) nimmt der Nährstoffreichtum des Bodens vom Typischen Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7) über den Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse (Nr. 6) zum Typischen Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) ab und ist im Typischen Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7) «mittel» und im Typischen Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) «arm». Als reich hingegen wird die Nährstoffversorgung im Lungenkraut-Buchenwald (Nr. 9, 10) und im Zahnwurz-Buchenwald (Nr. 12, 13) bezeichnet. Aus diesen Angaben müsste man schliessen, dass das Baumwachstum dank höherem Nährstoffreichtum in der Einheit 12 besser ist als in der Einheit 7, in der Einheit 9 besser als in der Einheit 6 und in der Einheit 10 viel besser als in der Einheit 1. Dies ist jedoch offensichtlich nicht der Fall (vgl. Höhenbonitäten in *Tabelle 1*).

Landolt (1977) kennzeichnet mit seiner Nährstoffzahl insbesondere das Stickstoffangebot des Bodens. *Ellenberg et al.* (1991) nennen ihre Nährstoffzahl auch Stickstoffzahl; sie charakterisiert die Versorgung der Pflanzen mit Mineralstickstoff (Nitrat und/oder Ammonium), dem quantitativ wichtigsten Nährstoff. Analysiert man die Anmerkungen bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972), so erkennt man, dass die Autoren offensichtlich im Fall der Waldgesellschaften unter Nährstoffreichtum nicht die Versorgung mit Stickstoff verstehen, sondern diejenige mit Basen und mithin den Pufferbereich der Bodenlösung (Säuregrad, pH-Wert).

Bei der Anmerkung zum Typischen Zahnwurz-Buchenwald (Nr. 12) in *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) ist etwa zu lesen: «Diese Gesellschaft ist ein Kalk-Buchenwald ohne floristische Besonderheiten. Er wurde deshalb als *«Fagetum silvaticae»* schlechthin bezeichnet, zumal der Kalk-Buchenwald im Gegensatz zum Sauerhumus-Buchenwald als Idealbild des *Fagetum* galt.» Mit «Sauerhumus-Buchenwälder» meinen die Autoren *Luzula*-Buchenwälder (Nr. 1–4) und ähnliche Gesellschaften. Sie betrachten saure Buchenwälder als nährstoffarm und kalkreiche als nährstoffreich. Als entscheidend stufen sie dabei offensichtlich den Reichtum an Kalziumkarbonat (Kalk) ein.

Dass *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) basenarm mit nährstoffarm gleichsetzen und umgekehrt, sei noch am Beispiel des Peitschenmoos-Fichten-Tannenwalds (Nr. 46) gezeigt. Das Ökogramm bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) stuft den Boden der Einheit 46 als feucht und (nährstoff-)arm ein. Wie jedoch *Pfadenhauer* (1971) in den Wäldern westlich von Zofingen nachgewiesen hat, ist die Stickstoffversorgung im staufeuchten Peitschenmoos-Fichten-Tannenwald (Nr. 46) gut, was sich auch in der Produktivität der Weisstanne äussert (vgl. *Frehner* 1963); auffällig gering hingegen sind die Kalziumgehalte des Bodenwassers.

Der pH-Wert gilt als allgemeines Mass für die Basenversorgung. Der pH-Wert des Bodenwassers ist bei uns fast ausschliesslich von der Konzentra-

tion der Kalzium- und Magnesiumionen abhängig, also vom Vorhandensein kalzium- und magnesiumhaltiger Verbindungen aus dem Muttergestein. Solange im Boden «freier Kalk» vorhanden ist, bleibt der pH-Wert hoch.

Das Wachstum der Pflanzen ist jedoch nie durch den Mangel an Kalzium oder Magnesium begrenzt, nicht einmal in Hochmooren (vgl. *Kinzel* 1982). Die Wirkungen des Kalks und somit des pH-Werts sind indirekt (vgl. Abschnitt über den pH-Wert).

Die Angaben bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) zum ungefähren Lebensraum der Gesellschaften 1, 6, 7 und 9 (10, 12) im Hinblick auf den Nährstoffreichtum lassen sich demnach etwa so interpretieren, wie dies üblicherweise geschieht (vgl. etwa *BGU* 1989, 1993): die «Kalk-Buchenwälder» 9, 10 und 12 stellen sich auf basenreichen Böden ein; der Typische Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7) als Gesellschaft «mittlerer» Standorte gedeiht auf neutralen, der Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse (Nr. 6) auf sauren und der Typische Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) auf sehr sauren Böden. Dass dem nicht so ist, werden wir später zeigen.

Bezüglich Bodenfeuchte unterscheiden sich die Einheiten 7, 6 und 1 in den Ökogrammen bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) nicht; alle drei Gesellschaften gedeihen auf frischen Böden. Dass dies nicht zutreffen kann, wird später erläutert. Ungeklärt bliebe so auch die Frage, weshalb die Bäume in Einheit 1 weniger gut wachsen als in Einheit 7.

Einzig der Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (Nr. 2) steht in den Ökogramm-Übersichten bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972, S. 930) im trockeneren Bereich als der Typische Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7). In der Anmerkung zur Einheit 2 schreiben die Autoren: «Während andere Sauerhumus-Buchenwälder mittlere bis hohe Produktivität erreichen können, ist das *Luzulo silvaticae-Fagetum leucobryetosum* stets leistungsgehemmt, weil sein Stoffkreislauf durch Wegwehen des Fallaubes und durch oberflächlich hangab fliessendes Regenwasser immer wieder verarmt. Wo der Boden nicht alljährlich von Laubstreu überdeckt wird, breiten sich in den sonst moosarmen Buchenwäldern Rohhumus bildende Moose aus. Unter diesen zeigt das wasserspeichernde *Leucobryum* nicht nur die Verhagerung an, sondern weist auch darauf hin, dass die windexponierten Sonnhänge oder Waldränder zeitweilig austrocknen.»

c) Synökologische Angaben bei BGU (1989, 1993)

Gemäss dem Ökogramm bei *BGU* (1989) gedeiht der Typische Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7a) auf frischen, neutralen Böden; die Humusform ist ein Moder. Der Waldmeister-Buchenwald mit Hainsimse (Nr. 6) gedeiht auf sauren Böden und steht etwas trockener. Die Humusform ist ein Rohhumus. Der Typische Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) gedeiht nach *BGU* (1989) auf

noch stärker sauren Böden, und zwar, im Gegensatz zu den Angaben von *Ellenberg* und *Klötzli* (1972), auf trockenen und nicht auf frischen Böden. Andererseits soll sich nach *BGU* (1989) die Einheit 2 von der Einheit 1 dadurch unterscheiden, dass sie noch stärker saure Böden besiedelt und nicht etwa trockenere wie bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972). Wie im folgenden gezeigt wird, gibt es keinerlei Hinweise, die eine derartige Differenzierung der Vegetation aufgrund des Säuregrades der Bodenreaktion rechtfertigen würden. Die Unterscheidung von bis zu 7 (–10) Säurebereichen (*BGU* 1989, 1993) auf feuchten bis trockenen Böden entbehrt jeglicher Grundlage.

d) Synthese der Fakten

Die Bodenprofil-Schemata bei *Frehner* (1963), die auf Messwerten beruhen, zeigen, dass im Typischen Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1) und im Typischen Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7) bis in eine Bodentiefe von 120 cm identische pH-Werte (4,2–4,7) angetroffen werden. Dasselbe gilt im übrigen auch für den immer wieder als besonders sauer gebrandmarkten Peitschenmoos-Fichten-Tannenwald (Nr. 46) mit pH-Werten von 4,1 bis 4,6 und pH 5 ab 1 m Tiefe.

Im Moder und Rohhumus werden in wässriger Lösung etwas tiefere pH-Werte gemessen (3,5–3,8). In diesem Zusammenhang sei jedoch darauf aufmerksam gemacht, dass in Hochmooren viel zu tiefe pH-Werte gemessen werden und die korrigierten Werte effektiv um pH 4,4 liegen (vgl. *Zimmerli* 1988). Sowohl bei den organischen Auflagehorizonten des Rohhumus wie bei Torf handelt es sich um akkumuliertes organisches Material, das reich an Huminsäuren ist, so dass wohl mit vergleichbaren Fehlmessungen gerechnet werden muss. Ein Typischer Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7) auf kalkarmem bis kalkfreiem Untergrund unterscheidet sich also in bezug auf den pH-Wert in wässriger Lösung von einem Hochmoor nicht oder allgemeiner formuliert: Die Buchenwälder des Mittellandes auf Meeresmolasse, Deckenschotter und Rissmoräne sind gleich sauer wie ein Hochmoor.

Richard (1961) gibt für das *Luzulo-Fagetum* bis in 40 cm Tiefe pH-Werte von 4,1 bis 4,4 an. In *Ellenberg* (1986) werden Moder-Buchenwälder (= Hainsimsen-Buchenwälder) mit pH-Werten von 3,5 bis 5,1 im Oberboden (bis 15 cm Tiefe) charakterisiert (Moderauflage: pH 3,4 bis 4,0), Braunmull-Buchenwälder, wozu die Einheit 7 zu rechnen ist, mit pH-Werten von 3,7 bis 4,7. Im Rahmen der Waldschaden-Inventur (*WSI, Rigling* und *Walthert* 1993) erhobene vegetationskundliche und bodenkundliche Daten ordnen der Einheit 7 pH(H_2O)-Werte zu, die von der Bodenoberfläche bis 40 cm Tiefe zwischen 3,5 und 8,0 liegen. Diese grosse Spannweite darf nicht erstaunen, wird innerhalb des Typischen Waldmeister-Buchenwaldes (Nr. 7) doch eine Ausbildung ohne Basenzeiger (Nr. 7a) und eine solche mit «Kalkzeigern» (Nr. 7f)

unterschieden. Profilumfassende pH-Messungen von *Lüscher* (1991, 1992) in den Kantonen Bern und Freiburg ordnen der Einheit 1 pH-Werte von 3,2 bis 4,6 zu. Die Einheit 7a wird durch pH-Werte von 3,8 bis 8,0 charakterisiert. Mehrere Profile der Einheit 7a liegen dabei profilumfassend im stark sauren Bereich, während bei anderen eine Kalkgrenze auftreten kann (zwischen 80 und 160 cm).

Aus den zitierten Quellen geht zweifelsfrei hervor, dass sich die Einheiten 46, 7a, 6, 1 und 2 bezüglich des pH-Werts nicht unterscheiden. Die Einheiten, die im Ökogramm von *BGU* (1989) zwischen neutral und sehr sauer in 6 bis 7 Abstufungen angesiedelt wurden, sind in Tat und Wahrheit alle auf stark saure Unterlage beschränkt. Die floristischen Unterschiede bedürfen demnach einer anderen Erklärung.

Der Pufferbereich der Bodenlösung bestimmt die Löslichkeitsgleichgewichte sowohl von Ionen, die für die Ernährung der Pflanzen nötig sind, wie auch für potentiell giftige Ionen. Unterhalb eines pH-Werts von 5,2 (in wässriger Lösung) gehen viele Metallionen in Lösung und können für bestimmte Arten giftig wirken; bewiesen ist dieser Zusammenhang für das Aluminium (Al). Andererseits sind dieselben Metalle bei einem pH-Wert über 6,7 nur schwer löslich und können zu Mangelelementen werden. Experimentell nachgewiesen ist dieser Zusammenhang für das Eisen (Fe), das von den Pflanzen in grossen Mengen für lebenswichtige Prozesse wie die Photosynthese benötigt wird. Es erstaunt somit nicht, dass alle Waldbodenpflanzen bei einem pH-Wert um 6 gut gedeihen (vgl. z. B. *Bogner* 1966; *Bogner* und *Dieterich* 1968) und fast alle Arten im schwach sauren Bereich (pH 5,2–6,7) ihr Optimum haben (vgl. auch *Landolt* 1977). Es ist sehr unwahrscheinlich, dass dem pH-Wert innerhalb des (schwach) sauren Bereichs eine vegetationsdifferenzierende Wirkung zukommt. Es wären in einem Ökogramm somit höchstens drei floristisch relevante Bereiche zu unterscheiden: der stark saure Bereich (pH $<5{,}2$) ohne «Basenzeiger», der schwach saure Bereich (pH 5,2–6,7) mit «Basen- und Säurezeigern» und der neutrale bis basische Bereich (pH $>6{,}7$) ohne «Säurezeiger».

Die bei Standortskartierungen als «Säurezeiger» dienenden Artengruppen erwiesen sich in den Laborversuchen von *Bogner* (1966) und *Bogner* und *Dieterich* (1968) als heterogene, aus verschiedenartigen Reaktionstypen zusammengesetzte Konglomerate (vgl. *Schlenker* 1968).

Gemeinsam ist ihnen, dass sie mehr auf die Form der Stickstoffversorgung (Nitrat oder Ammonium) reagieren als auf den pH-Wert. In der Natur gibt es jedoch nur einen lockeren Zusammenhang zwischen pH-Wert und der angebotenen Stickstofform (vgl. *Wilmanns* 1978), so dass bei den Waldbodenpflanzen «Säurezeiger» im engeren Sinn sehr selten sind und stark saure Standorte oft nur am Fehlen von Basenzeigern zu erkennen sind. Diese Aussage wird durch die Ergebnisse von Tabellenarbeiten gestützt, bei denen die «Basenzeiger» viel prominenter als Gruppe in Erscheinung treten als die

«Säurezeiger». Es sei nicht verschwiegen, dass auch viele «Basenzeiger» wie das Bingelkraut (*Mercurialis perennis* L.) in Tat und Wahrheit auf die Form der Stickstoffversorgung reagieren und nicht auf den pH-Wert. Insgesamt dürften in der Praxis wohl nur zwei Bereiche unterschieden werden können, und zwar Waldgesellschaften auf stark sauren Böden (pH < 5,2) und solche auf (schwach) sauren bis basischen Böden (pH > 5,2).

Der Aronstab-Buchenmischwald (Nr. 11), für den dichte Bestände des Bärlauchs kennzeichnend sind, kommt gemäss dem Ökogramm bei *BGU* (1989) nur auf basenreichen Böden vor und fehlt bei neutraler und (schwach) saurer Bodenreaktion. Nach *Ellenberg* (1986) gedeiht aber *Allium ursinum* L. noch aspektbildend bei pH-Werten zwischen 5 und 5,5. Dieses Beispiel zeigt nochmals deutlich, welche Schwierigkeiten sich ergeben, wenn mit dem pH-Wert als vegetationsdifferenzierendem Faktor argumentiert wird.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass die floristischen Unterschiede zwischen den Einheiten 7, 6, 1 und 2 mit der Wasser- und Nährstoffversorgung erklärt werden müssen. Hierbei sei generell vorausgeschickt, dass aufgrund einzelner Bodeneigenschaften (z.B. Wasserspeicherkapazität) nur beschränkt auf die Wasser- und Nährstoffversorgung einer Pflanzengesellschaft geschlossen werden kann und noch weniger auf diejenige einzelner Pflanzen. Entscheidende Faktoren wie der Wasserfluss, die Austrocknung durch Wind oder die Verbesserung der Wasserbilanz für einzelne Pflanzenarten durch häufige Nebel, Taubildung und hohe Luftfeuchte werden nämlich über die Bodeneigenschaften nicht oder nur ungenügend erfasst. Jeder Wasserfluss ist zugleich ein Nährstofffluss; daraus resultiert eine höhere Verfügbarkeit von Nährionen (vor allem Nitrat und Kalium) pro Zeiteinheit. Wo Wasser abfliesst, gehen hingegen Nährstoffe aus dem Kreislauf verloren.

Aus der Arbeit von *Frehner* (1963) geht zweifelsfrei hervor, dass die Böden von der Einheit 7a über die Einheit 6 zu den Einheiten 1 und 2 trockener werden. Die Austrocknung des Oberbodens während spätsommerlichen Trockenperioden hemmt die Bodenlebewesen und somit die Abbauprozesse und beeinflusst die Humusbildung.

Im ständig frischen Boden der Einheit 7a ist die biologische Aktivität bei naturgemässer Bestockung gross genug, um die anfallende Streu innerhalb Jahresfrist abzubauen (vgl. *Frehner* 1963). Die intensive Regenwurm-Tätigkeit sorgt für eine gute Krümelung, die wiederum das Wasserspeichervermögen des Oberbodens verbessert, und trägt viel zur Vermischung des abgebauten organischen Materials mit der Feinerde bei. Die Humusform ist ein (modriger) Mull. Mull entsteht bevorzugt bei hoher biologischer Aktivität im Darm von Bodentieren. Trotz stark saurer Bodenreaktion wird demnach im Typischen Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7a) das anfallende organische Material gut abgebaut, dank eines reichen Bodenlebens infolge hoher Bodenfeuchte.

Im periodisch austrocknenden Oberboden des Waldsimsen-Buchenwaldes (Nr. 1, 2) wird der Abbau der anfallenden Streu und die Vermischung mit der

Feinerde derart gehemmt, dass sich ein Moder oder sogar ein Rohhumus bildet. Je mehr der Abbau durch Trockenheit gehemmt ist, desto geringer ist die Stickstoffnachlieferung aus dem Boden durch Mineralisierung organischer Substanz. Zusammen mit der Verlustlage im Gelände und dem Wassermangel im Oberboden bedeutet dies eine markant schlechtere Stickstoffversorgung der Pflanzen. Dass diese Versorgung mit Stickstoff stark abhängig vom Wasserhaushalt ist und mit zunehmender Trocknis immer einseitiger wird, sei im folgenden erläutert. Wasser- und Stickstoffversorgung sind eng miteinander gekoppelt.

3. Die Bedeutung der Stickstoffversorgung

Der gebundene Stickstoff im Boden stammt aus dem Stickstoff-Reservoir der Luft und gelangt vor allem durch N_2-bindende Mikroorganismen (gewisse Bakterien, Blaualgen und Pilze) in den Boden. Er wird durch einen eigenen Kreislauf, bei dem unter natürlichen Bedingungen die Verluste sehr gering bleiben, im Ökosystem gehalten. Da der Stickstoff aber mit 1–8 % der Trockensubstanz von Pflanzen ein Makronährstoff ist, ist er dennoch neben Wasser der häufigste Minimumfaktor (*Wilmanns* 1978), d. h. jener Faktor, dessen Steigerung die grösste Produktionszunahme bewirkt. Grundsätzlich muss davon ausgegangen werden, dass jene Faktoren, die das Wachstum und die Vitalität der Pflanzen beeinflussen, die Vegetation auch differenzieren.

Die Nachlieferung von Stickstoff aus dem Boden durch Mineralisation nimmt von feucht nach trocken ab. *Von Gadow* (1975) fand unter vergleichbaren experimentellen Bedingungen für Aceri-Fraxineten (Ahorn-Eschenwälder) bis zu 380 kg/ha·a mineralisierten Stickstoff, für Melico-Fageten (anspruchsvolle Buchenwälder) 100 bis 200 kg/ha·a, für Carici-Fageten (Seggen-Buchenwälder) etwa 30 kg/ha·a. Mit andern Worten: In einem frischen Buchenwald ist die Stickstoffversorgung fünfmal besser als in einem Seggen-Trockenhangbuchenwald, in einem Ahorn-Eschenwald sogar zehnmal besser. Selbstverständlich äussert sich dies nicht nur in der floristischen Zusammensetzung der Waldgesellschaften, sondern ebenso in der Produktivität.

Die Stickstoffnachlieferung aus dem Boden wird durch Hitze und Kälte sowie durch Trocknis und Sauerstoffmangel (infolge Nässe) reduziert, da diese Faktoren die Bodenlebewesen beeinträchtigen, die die organische Substanz zersetzen und dadurch Stickstoff freisetzen. Dieser fällt als Endprodukt des Abbauprozesses in der Form von Ammonium an. Unter günstigen Bedingungen wird das *Ammonium* von den nitrifizierenden Bakterien *Nitrosomonas* und *Nitrobacter* zu *Nitrat* oxydiert. Dazu ist Sauerstoff nötig. *Nitrosomonas* und *Nitrobacter* werden wie die meisten Bakterien durch stark saure Bedingungen gehemmt. Bei einer Kombination ungünstiger Faktoren, z. B. stark sauer (pH-Wert tiefer als 5,2) und trocken (Einheit 2) oder stark sauer und

sauerstoffarm (Einheit 46) wird die Nitrifikation unterbunden. Dies bedeutet ein einseitiges oder fast ausschliessliches Ammoniumangebot.

Die meisten mitteleuropäischen Pflanzen können aufgrund ihres Stoffhaushalts *Nitrat* viel besser verwerten als *Ammonium* (vgl. Versuche von *Bogner* 1966 und *Bogner* und *Dieterich* 1968). Ihre Physiologie hat sich im Lauf der Evolution auf Nitrat als Stickstoffquelle eingestellt, da eine überwiegende Nitrat- oder zumindest eine gemischte Nitrat-Ammonium-Versorgung den Normalfall darstellt. Standorte mit überwiegendem Ammoniumangebot sind als weit verbreitete Sonderfälle zu betrachten (z. B. subalpiner Fichtenwald). In den Versuchen von *Bogner* (1966) wurden 84 von 113 Bestleistungen im Sprosswachstum bei einer gemischten Stickstoffversorgung erreicht (70% Nitrat, 30% Ammonium).

Wird Stickstoff fast ausschliesslich als Ammonium angeboten, hat dies eine scharf selektionierende Wirkung. In Waldgesellschaften, in denen überwiegend Ammonium zur Verfügung steht (vgl. Übersicht bei *Wilmanns* 1978), kommen bei genügend Licht anstelle der Sträucher Zwergsträucher aus der Familie der Erikagewächse (z. B. Heidelbeere, Heidekraut) vor; diese leben wie viele Baumarten in Symbiose mit Mykorrhizapilzen, die Ammonium aufnehmen und der Wirtspflanze zuführen können. Die Krautschicht dieser Standorte ist sehr artenarm. *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) geben für die Feldschicht der Einheit 2 eine mittlere Artenzahl von 12 an, für die Einheiten 45 und 46 mit reiner Ammoniumversorgung noch eine mittlere Artenzahl von 9. Andererseits weist die Einheit 7 bei *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) in der Feldschicht eine mittlere Artenzahl von 28 auf, die in der Einheit 6 auf 23 und in der Einheit 1 auf 20 fällt. Dass diese abnehmende Artenzahl in der Feldschicht von der Einheit 7 über die Einheiten 6, 1 und 2 nicht auf die zunehmende Trockenheit, sondern auf die zunehmend einseitige Stickstoffversorgung zurückzuführen ist, zeigt die hohe mittlere Artenzahl von 34 im Typischen Weisseggen-Buchenwald (Nr. 14), der ebenfalls trocken ist, in dem der Stickstoff jedoch infolge höheren pH-Werts als Nitrat angeboten wird (vgl. Übersicht bei *Wilmanns* 1978).

Wo der Stickstoff nur in der Form von Ammonium angeboten wird, treten immer wieder dieselben wenigen Pflanzenarten auf. Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.), Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), Wachtelweizen (*Melampyrum pratense* L.) und Biegsame Schmiele (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.) beispielsweise sind sowohl im trockenen Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (Nr. 2) wie im staufeuchten Peitschenmoos-Fichten-Tannenwald (Nr. 46), ja zum Teil sogar im nassen Föhren-Birkenbruchwald (Nr. 45) vertreten. Die scharfe Selektion als Folge des einseitigen Stickstoffangebots führt rein floristisch betrachtet zu einer nahen Verwandtschaft von ökologisch – insbesondere in bezug auf den Wasserhaushalt – doch sehr unterschiedlichen Pflanzengesellschaften. Das Produktionspotential eines Waldsimsen-Buchenwalds mit Weissmoos (Nr. 2) oder dasjenige eines Föhren-Birkenbruchwalds

ist weitgehend uninteressant, währenddem die nicht zu nasse Ausbildung des Peitschenmoos-Fichten-Tannenwalds (Nr. 46) mit der Weisstanne gute Leistungen erbringen kann (vgl. *Frehner* 1963).

4. Problematik der Zeigerwerte

In den *Tabellen 2* und *3* sind die Zeigerwerte häufig verwendeter Differentialarten sowie ausgewählter kennzeichnender Arten des Waldsimsen-Buchenwaldes (*Luzulo silvaticae-Fagetum*; Nr. 1, 2) und des Waldmeister-Buchenwaldes (*Galio odorati-Fagetum typicum* Nr. 7 und *Galio odorati-Fagetum luzuletosum* Nr. 6) nach *Landolt* (1977) und *Ellenberg et al.* (1991) zusammengestellt. Die Zeigerwerte von *Ellenberg et al.* (1991) werden häufig auch in der Schweiz verwendet, weshalb es sinnvoll schien, auch diese zu berücksichtigen. Die genannte Auswahl an Arten erlaubt eine prägnantere Diskussion der Zeigerwerte und ein besseres Herausarbeiten der entscheidenden Standortsfaktoren aufgrund der morphologischen Anpassungen der einzelnen Arten als die Berücksichtigung des gesamten Artenspektrums realer Aufnahmen.

Tabelle 2. Vergleich der Zeigerwerte nach *Landolt* (1977). Aufgeführt sind die Differentialarten (DA) und kennzeichnende Arten (KA) für den Waldsimsen-Buchenwald (*Luzulo silvaticae-Fagetum;* Nr. 1, 2) und den Waldmeister-Buchenwald (*Galio odorati Fagetum;* Nr. 7a, 6) stark saurer Ausbildung. Systematik und Nomenklatur der Einheiten vgl. *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) sowie *BGU* (1989, 1993), bezüglich Abgrenzung der Einheiten auch *Frehner* (1963) und *Richard* (1961). R = Reaktionszahl, F = Feuchtezahl, N = Nährstoffzahl, L = Lichtzahl; *Skala* = 1–5.

Luzulo silvaticae-Fagetum					**Galio odorati-Fagetum**				
(w=Wechselfeuchtezeiger)	Zeigerwerte				** Mullbodenpfl. (Ellenberg, 1986)*	Zeigerwerte			
Art	**R**	**F**	**N**	**L**	**Art**	**R**	**F**	**N**	**L**
Calluna vulgaris (L.) Hull (DA)	1	3	1	3	Circaea lutetiana L. (DA)	3	4	4	2
Molinia litoralis Host (DA) w	4	3	3	3	Lysimachia nemorum L. (DA) *	3	4	3	2
Deschampsia flexuosa (L.) Trin (DA)	2	2	2	2	Lamium montanum Pers. (DA) *	3	3	3	1
Melampyrum pratense L. (DA)	1	3	2	3	Brachypodium silvaticum P.B. (DA) *	3	4	3	3
Lathyrus montanus Bernh. (DA, KA)	2	2	2	2	Scrophularia nodosa L. (DA)	3	3	4	2
Teucrium scorodonia L. (DA, KA)	2	2	2	2	Geranium robertianum L. (DA)	3	3	4	2
Luzula nemorosa (Poll.)Meyer (DA, KA)	2	2	2	2	Milium effusum L. (DA) *	3	3	3	2
Luzula silvatica (Huds.) Gaud. (DA, KA)	2	3	2	2	Oxalis acetosella L. (DA)	3	3	3	1
Vaccinium myrtillus L. (KA)	1	3	2	2	Epilobium montanum L. (DA)	3	3	3	2
Pteridium aquilinum (L.)Kuhn (KA)	2	3	2	3	Athyrium filix-femina L. (Roth) (DA) *	3	3	3	2
					Dryopteris filix-mas (L.) Schott (DA) *	3	3	3	2
					Carex silvatica Hudson (DA, KA) *	3	3	3	1
					Phyteuma spicatum L. (DA, KA) *	3	3	3	2
					Anemone nemorosa L. (KA) *	3	3	3	2
					Polygonatum multiflorum (L.)All. (KA) *	3	3	3	2
					Galium odoratum (L.) Scop. (KA) *	3	3	3	1
					Viola silvestris Lam. (KA) *	3	3	3	2
Mittlere Zeigerwerte	**1.9**	**2.6**	**2.0**	**2.4**		**3.0**	**3.2**	**3.2**	**1.8**

Tabelle 3. Vergleich der Zeigerwerte nach *Ellenberg et al.* (1991). Aufgeführt sind die Differentialarten (DA) und kennzeichnende Arten (KA) für den Waldsimsen-Buchenwald (*Luzulo silvaticae-Fagetum;* Nr. 1, 2) und den Waldmeister-Buchenwald (*Galio odorati Fagetum;* Nr. 7a, 6) stark saurer Ausbildung. Systematik und Nomenklatur der Einheiten vgl. *Ellenberg* und *Klötzli* (1972) sowie *BGU* (1989, 1993), bezüglich Abgrenzung der Einheiten auch *Frehner* (1963) und *Richard* (1961).
R = Reaktionszahl, F = Feuchtezahl, N = Nährstoffzahl, L = Lichtzahl; *Skala* = 1–9.

Luzulo silvaticae-Fagetum					**Galio odorati-Fagetum**				
(w=Wechselfeuchtezeiger)	Zeigerwerte				** Mullbodenpfl. (Ellenberg, 1986)*	Zeigerwerte			
Art	**R**	**F**	**N**	**L**	**Art**	**R**	**F**	**N**	**L**
Calluna vulgaris (L.) Hull (DA)	1	x	1	8	Circaea lutetiana L. (DA)	7	6	7	4
Molinia litoralis Host (DA) w	x	x	2	7	Lysimachia nemorum L. (DA) *	7	7	7	2
Deschampsia flexuosa (L.) Trin (DA)	2	x	3	6	Lamium montanum Pers. (DA) *	7	6	6	3
Melampyrum pratense L. (DA)	3	x	2	x	Brachypodium silvaticum P.B. (DA) *	6	5	6	3
Lathyrus montanus Bernh. (DA, KA)	3	5	2	x	Scrophularia nodosa L. (DA)	6	6	7	4
Teucrium scorodonia L. (DA, KA)	2	4	3	6	Geranium robertianum L. (DA)	x	x	7	5
Luzula nemorosa (Poll.)Meyer (DA, KA)	3	5	4	4	Milium effusum L. (DA) *	5	5	5	4
Luzula silvatica (Huds.) Gaud. (DA, KA)	4	5	4	4	Oxalis acetosella L. (DA)	4	5	6	1
Vaccinium myrtillus L. (KA)	2	x	3	5	Epilobium montanum L. (DA)	6	5	6	4
Pteridium aquilinum (L.)Kuhn (KA)	3	5	3	6	Athyrium filix-femina L. (Roth) (DA) *	x	7	6	3
					Dryopteris filix-mas (L.) Schott (DA) *	5	5	6	3
					Carex silvatica Hudson (DA, KA) *	6	5	5	2
					Phyteuma spicatum L. (DA, KA) *	6	5	5	x
					Anemone nemorosa L. (KA) *	x	5	x	x
					Polygonatum multiflorum (L.)All. (KA) *	6	5	5	2
					Galium odoratum (L.) Scop. (KA) *	6	5	5	2
					Viola silvestris Lam. (KA) *	7	5	6	4
Mittlere Zeigerwerte	**2.6**	**4.8**	**2.7**	**5.8**		**6.0**	**5.4**	**5.9**	**3.1**

a) Allgemeine Bemerkungen zum Umgang mit Zeigerwerten

Mittlere Zeigerwerte können dazu dienen, floristisch definierte Einheiten zu beschreiben. Sie dürfen allerdings nicht dazu gebraucht werden, um eine standörtliche Grenze zwischen zwei Einheiten zu ziehen oder den Übergang zwischen zwei Einheiten zu charakterisieren. Konkret heisst das, dass mittlere Zeigerwerte nicht dazu gebraucht werden dürfen, um zu erklären, warum in unserem Beispiel beim Übergang von Einheit 7 zu Einheit 1 die «mesischen» Arten verschwinden und sogenannte «Säurezeiger» auftreten.

Mittlere Zeigerwerte beschreiben *per definitionem* die ökologischen Bedingungen, die in der Mitte einer Einheit herrschen (vgl. *Tabellen 2, 3*), nicht aber an deren Grenzen. Auch die Verwendung des Zeigerwertspektrums aller in einer Einheit gefundenen Arten oder auch nur jenes der Differentialarten, hilft nicht weiter. Zwar erhält man in diesen beiden Fällen eine Varianz für den mittleren Zeigerwert, aber nur eine scheinbare. Denn die Zeigerwerte, die jeder einzelnen Art zugeordnet wurden, sind bereits mittlere Werte, d. h. sie charakterisieren den Standort, an dem die Art am häufigsten auftritt (öko-

logisches Optimum). Die physiologischen, aber auch die ökologischen Möglichkeiten (Amplitude) der Pflanzen werden durch die Zeigerwerte jedoch meist nicht wiedergegeben (*Landolt* 1977; *Ellenberg et al.* 1991). Somit kann uns die Verwendung des Zeigerwertspektrums nicht weiterhelfen, um die Grenze zwischen zwei Einheiten zu beschreiben; dies gilt insbesondere für die Reaktionszahl. Auch «mittlere» Arten sind bezüglich des pH-Werts des Bodens kaum wählerisch. *Phyteuma spicatum* L. (R=3; vgl. *Tabelle 2*) beispielsweise reproduziert zwischen pH-Werten von etwa 4 bis über 8 (*Ellenberg* 1958). Sie reagiert also bezüglich Bodenreaktion viel flexibler als durch die Reaktionszahl vermittelt wird. Arten mit «mittleren» Reaktionszahlen können in der Regel auch auf stark sauren und gut basenversorgten Böden gedeihen, während Zeigerarten für mittlere Feuchtigkeit eben weder auf sehr nassen noch auf zu trockenen Böden wachsen können (z. B. *Lamium montanum* Pers., *Milium effusum* L.).

Besonders problematisch wird die Interpretation von Zeigerwertberechnungen, wenn – wie in unserem Beispiel – der Verbreitungsschwerpunkt vieler Differentialarten genau in den zu interpretierenden Einheiten liegt (vgl. *Tabelle 2, Galio odorati-Fagetum)*. Die mittlere Reaktionszahl entspricht in diesem Fall etwa der Reaktionszahl jeder einzelnen Differentialart. Die Reaktionszahlen der einzelnen Arten wurden also z. B. aufgrund der mittleren pH-Werte, die in den entsprechenden Einheiten gemessen wurden, festgelegt, wodurch die mittlere Reaktionszahl eine «gemittelte» Mitte der Einheiten beschreibt. Dass wir damit dem uns interessierenden Übergang zwischen den zwei Einheiten keinen Schritt näherkommen, dürfte offensichtlich sein.

Für die standörtliche Grenzziehung müssen Messwerte, experimentelle Befunde oder, falls diese fehlen, plausible Herleitungen (z. B. Bauplan der Arten, Lage im Gelände) herangezogen werden.

b) Mittlere Zeigerwerte der beiden Gesellschaften

Vergleicht man die mittleren Zeigerwerte beider Gesellschaften (vgl. *Tabellen 2, 3*), so stellt man sowohl mit den Zeigerwerten von *Landolt* (1977) wie mit denjenigen von *Ellenberg et al.* (1991) die markantesten Unterschiede bei der Reaktionszahl und bei der Nährstoffzahl fest. In beiden Fällen treten bei der Feuchtezahl geringere Unterschiede zutage. Immerhin wird bei der Berechnung mit den Zeigerwerten von *Landolt* (1977) deutlich, dass das *Luzulo-Fagetum* in etwas trockener Lage wächst, was bei denjenigen von *Ellenberg et al.* (1991) nicht der Fall ist.

Dass die Nährstoffversorgung (Stickstoffversorgung) im *Galio odorati-Fagetum* besser ist als im *Luzulo-Fagetum,* ist plausibel. Verlustlage im Gelände und die periodische Austrockung des Oberbodens führen dazu. Die

Übernutzung der Wälder durch die Niederwaldwirtschaft führte ebenfalls zu einem ausgeprägten Stickstoffmangel, auch bei genügender Wasserversorgung.

Dass der Typische Waldmeister-Buchenwald (Nr. 7a) innerhalb des umgrenzten Gebietes auf genau gleich sauren Böden vorkommt wie der Waldsimsen-Buchenwald (Nr. 1, 2) und sich die beiden Gesellschaften aufgrund des pH-Werts nicht unterscheiden lassen, haben wir eingehend dargelegt. Dass die Zeigerwerte die weit verbreiteten falschen Annahmen stützen, zeigt einzig, wie diese definiert und entstanden sind (Zirkelschluss).

Die Zeigerwerte von *Ellenberg et al.* (1991) machen im Gegensatz zu denjenigen von *Landolt* (1977) deutlich, dass viele Differentialarten des Typischen Waldsimsen-Buchenwaldes (Nr. 1) und insbesondere des Waldsimsen-Buchenwaldes mit Weissmoos (Nr. 2) sehr lichtbedürftig sind. Das Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) und das Pfeifengras *(Molinia)* kommen vor allem an Weg- und Waldrändern vor, die Biegsame Schmiele (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.), der Adlerfarn (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) und etwas weniger ausgeprägt die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.) fristen im dunklen Buchenbestand – wenn überhaupt – nur ein kümmerliches Vorkommen und können sich erst im lückigen Altholzbestand richtig entwickeln. Zu einem beträchtlichen Teil dürfte es sich in den heutigen Buchenbeständen um Reliktvorkommen aus der Zeit der Nieder- und Mittelwaldwirtschaft handeln, als noch viel mehr Licht auf den Waldboden gelangte. Dass Arten wie der Wiesen-Wachtelweizen (*Melampyrum pratense* L.), der Waldgamander (*Teucrium scorodonia* L.) und die Bergplatterbse (*Lathyrus montanus* Bernh.) aus ehemaligen Mittelwäldern, die wieder nährstoffreicher und dunkler geworden sind, verschwinden, zeigen die Arbeiten von *Kuhn et al.* (1987) und *Kuhn* (1990) deutlich. Nur auf Standorten, wo das Wachstum der Buche infolge Trockenheit (und Nährstoffmangel als Folge der Trockenheit und der Lage im Gelände) geschwächt ist und genügend Licht in den Bestand dringt, vermögen sich diese Arten zu halten.

Wasser- und Nährstoffversorgung sind eng miteinander gekoppelt, und von Natur aus sind trockene Standorte nährstoffarm und zugleich lichtreich. Dies erklärt, weshalb auf (noch) stickstoffarmen lichtreichen (z. B. ehemalige Niederwälder), aber genügend mit Wasser versorgten Standorten oft dieselben Pflanzenarten auftreten wie auf trockenen und infolgedessen auch nährstoffarmen Standorten. Die Waldnutzung der vergangenen Jahrhunderte führte daher zum Auftreten von «Trockenheitszeigern» auf Böden, die zwar nicht trocken, aber ausgehagert waren. In Wirklichkeit handelt es sich um lichtbedürftige Arten, die sich in der Naturlandschaft nur in konkurrenzarmen Biotopen dauerhaft halten können. Bezeichnend hierfür sind ein Grossteil der Differentialarten des *Luzulo-Fagetum* in *Tabelle 2* und *3*. Wer sich in Erinnerung ruft, wie kümmerlich der Waldgamander (*Teucrium scorodonia* L.) im *Luzulo-Fagetum* gedeiht und zu welch ansehnlicher Staude er sich am Wald-

rand entwickelt, der erkennt, wo der Verbreitungsschwerpunkt solcher lichtbedürftigen Arten liegt. Es sind Arten lichter Wälder (Eichenwälder), der Säume (*Teucrium* in Kalkschutthalden) und halboffener Biotope (*Calluna* in Mooren).

c) Zeigereigenschaften einzelner Arten

Abgesehen vom Strand-Pfeifengras (*Molinia litoralis* Host) gelten nach *Landolt* (1977) sämtliche in *Tabelle 2* aufgeführten differenzierenden und kennzeichnenden Arten des *Luzulo silvaticae-Fagetum* als Säurezeiger. Die Zeigerwerte von *Ellenberg et al.* (1991) vermitteln das gleiche Bild. Das Strand-Pfeifengras (*Molinia litoralis* Host) gilt bei *Landolt* (1977) als Basenzeiger. *Ellenberg et al.* (1991) stufen andererseits das Verhalten von *Molinia litoralis* zum Umweltfaktor Bodenreaktion als indifferent ein.

Die beiden Zwergsträucher aus der Familie der Heidekrautgewächse, die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.) und das Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull), gehören zu den wenigen Pflanzenarten, die bei reiner Ammoniumversorgung gut gedeihen, ja das Heidekraut hat dort sogar sein Wuchsoptimum (*Bogner* 1966). Beide Arten gedeihen bei reiner Nitratversorgung und (schwach) saurem bis basischem Milieu (pH >5,2) nicht (*Bogner* 1966); die Kombination, stark saure Bodenreaktion (pH <5,2) und reine Nitratversorgung, kommt in der Natur nicht vor. Bei gemischter Stickstoffversorgung (70% Nitrat, 30% Ammonium) gedeiht *Calluna* bei pH-Werten von 3,3 und 6 gut, nicht mehr hingegen bei pH 8; *Vaccinium myrtillus* L. verhält sich ähnlich. Eine überwiegende oder gar eine reine Ammoniumversorgung bei (schwach) saurem bis basischem Milieu kommt in der Natur nur unter sehr nassen Bedingungen vor, so z. B. im Steifseggenried (*Caricetum elatae;* vgl. *Ellenberg* 1986) oder im Schlammseggenried (*Caricetum limosae;* vgl. *Zimmerli* 1988). In diesen Gesellschaften können jedoch weder die Heidelbeere (*Vaccinium myrtillus* L.) noch das Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) gedeihen. Erstens verfügen sie über kein Aerenchym, mit dem sie die Wurzeln mit dem lebensnotwendigen Sauerstoff versorgen könnten, und zweitens leben diese Zwergsträucher in einer Symbiose mit Mykorrhizapilzen, die ebenfalls auf eine genügende Sauerstoffversorgung angewiesen sind. In der Natur kommen demnach nur saure Substrate mit reiner Ammonium- oder gemischter Stickstoffversorgung für die Besiedlung durch diese beiden Zwergsträucher in Frage: unter anderem Moder und Rohhumus in Wäldern, Torf im aeroben Bereich in Mooren. Pilze zersetzen diese stark sauren, organischen Substrate, und mit Hilfe von Wurzelpilzen (Mykorrhiza) werden unter anderem die freiwerdenden Stickstoffverbindungen von den Zwergsträuchern aufgenommen.

Beide Arten können demnach als Zeiger saurer Bedingungen gelten, die Standorte mit pH-Werten über 6,7 meiden. Die Heidelbeere (*Vaccinium myr-*

tillus L.) wurzelt sehr flach in den organischen Auflagen von Nadelwäldern (*Polomski* und *Kuhn* 1994); diese sind stickstoffreich, können jedoch ausgesprochen wechseltrocken sein. Es erstaunt daher nicht, dass sich die Heidelbeere ebenfalls in organischen Auflagen oberflächlich austrocknender Laubwälder wie dem *Luzulo-Fagion* behaupten kann. Bezogen auf ihren Wurzelhorizont ist sie auch ein Trockenheitszeiger. Der spalierstrauchförmige Wuchs der *Ericaceae* ist als Anpassung an trockene Bedingungen zu deuten. Viel ausgeprägter als bei der Heidelbeere ist diese Anpassung beim Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull): eine mit dicht stehenden Ästen und besenartigem Wuchs immergrüne Pflanze, mit nur 1 bis 3 mm langen und 0,3 bis 0,6 mm breiten Blättern (vgl. *Landolt* 1984, *Hess et al.* 1967–72). Das Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) kommt ausser auf windgefegten Kanten wie beispielsweise im Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (*Luzulo silvaticae-Fagetum leucobryetosum;* Nr. 2) vor allem auch auf Hochmoorbulten und bestandsbildend in Sandheiden vor. Im Hochmoor muss das Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) wegen Vernässungsgefahr flach wurzeln, auf den Sandböden der Heide um an das spärliche Stickstoffangebot des Oberbodens (Auswaschung gross!) zu gelangen. Hochmoorbulten können stark austrocknen und küstennahe Heiden sind windig (hoher Wasserverlust der Pflanzen!) und die Sandböden haben ein geringes Wasserrückhaltevermögen; insbesondere wird kaum Wasser durch Kapillarwirkung aus der Tiefe hochgezogen. Das Heidekraut (*Calluna vulgaris* (L.) Hull) zeigt demnach eine starke periodische Austrocknung des Oberbodens an, was in den Zeigerwerten nicht zum Ausdruck kommt. Dasselbe gilt im übrigen für das wasserspeichernde und der Einheit 2 namengebende Weissmoos (*Leucobryum glaucum* (L.) Schimp.).

Die Biegsame Schmiele (*Deschampsia flexuosa* (L.) Trin.) zeigt ähnlich wie die besprochenen Zwergsträucher eine Abneigung gegen eine reine Nitratversorgung und neutrale bis basische pH-Werte (vgl. *Bogner* 1966). Direkt ausschlaggebend für ihr Vorkommen in der Natur ist wiederum vor allem die Stickstofform, währenddem ihre «Säurezeiger-Eigenschaften» auf indirekten Zusammenhängen beruhen. Vergleicht man ihre fadenförmigen Blätter z. B. mit den bis 1,5 cm breiten Blättern der Waldhirse (*Milium effusum* L.) aus der Einheit 7, so wird wiederum die Anpassung an die periodische Austrocknung des Oberbodens deutlich. Ein sehr ähnliches Phänomen ist bei zwei Waldmeister-Arten zu beobachten: *Galium rotundifolium* L., ein kümmerliches Pflänzchen, das im Rohhumus wurzelt, ist kleinwüchsiger als *Galium odoratum* (L.) Scop. (Einheit 7), hat eine kleinere Blattzahl und die Blätter sind erst noch viel kleiner. *Landolt* (1977) hat die Anpassung von *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. an zeitweilig austrocknende Standorte erkannt (vgl. *Tabelle 2,* F = 2), nicht hingegen *Ellenberg et al.* (1991; vgl. *Tabelle 3,* F = x).

Die Berg-Platterbse (*Lathyrus montanus* Bernh.) gedeiht im Gegensatz zu den drei bereits erwähnten «Säurezeigern» nicht bei reiner Ammoniumver-

sorgung (*Bogner* und *Dieterich* 1968). Sie fehlt daher im Peitschenmoos-Fichten-Tannenwald (Nr. 46) und tritt im Waldsimsen-Buchenwald mit Weissmoos (Nr. 2) nur sporadisch auf (vgl. *Frehner* 1963). Sowohl bei gemischter Stickstoffversorgung wie bei reiner Nitratversorgung gedeiht sie gut, und dies bei pH-Werten von 3,3 und 6, nicht oder schlecht hingegen bei pH 8. Sie kann demnach in dem Sinn als Säurezeiger gelten, als sie neutrale bis basische Böden (pH >6,7) meidet. Bei *Landolt* (1977) kommt die trockenheitszeigende Eigenschaft zum Ausdruck (F = 2; vgl. *Tabelle 2*), nicht hingegen bei *Ellenberg et al.* (1991; vgl. *Tabelle 3,* F = 5). Die meisten Schmetterlingsblütler kommen an zeitweise trockenen Standorten vor, da ihnen dort ihr Zusammenleben mit stickstoff-fixierenden Bakterien offensichtlich Konkurrenzvorteile verschafft.

Dass das Vorkommen des Waldgamanders (*Teucrium scorodonia* L.) nicht auf saure Standorte beschränkt ist, geht z. B. aus der Arbeit von *Sebald* (1956) hervor. Die Versuche von *Bogner* (1966) zeigen, dass er reine Ammoniumernährung meidet. Bezüglich der Reaktionszahl ist er wahrscheinlich weitgehend indifferent, kommt er doch regelmässig auf Jurakreten und in Kalkschutthalden vor. Die Art ist lichtbedürftig, was die Lichtzahl bei *Landolt* (1977) schlecht zum Ausdruck bringt.

Die Busch-Hainsimse (*Luzula nemorosa* (Poll.) Meyer) gilt sowohl bei *Landolt* (1977) wie bei *Ellenberg et al.* (1991) als Säurezeiger. Nach *Bogner* (1966) und *Bogner* und *Dieterich* (1968) gedeiht die Art bei reiner Ammoniumversorgung eher schlecht, bei gemischter Stickstoffernährung im ganzen pH-Bereich gut. Die Busch-Hainsimse (*Luzula nemorosa* (Poll.) Meyer) kann demnach nicht als Säurezeiger gelten. Die Reaktionszahl wird weder ihren ökologischen noch ihren physiologischen Möglichkeiten gerecht. *Luzula*-Arten sind, vergleichbar mit vielen Seggenarten auf basenreichen und trockenen Böden, langsamwüchsige, konkurrenzschwache Arten. Sie sind zum Teil wintergrün, was die «Allzeit-bereit-Strategie» unterstreicht. Die Wasserbilanz einer Pflanze hängt nicht alleine von der Wasserspeicherkapazität des Bodens ab. Vorerst sind die Fähigkeiten der Pflanze, Wasser aus dem Boden und der Luft aufzunehmen, von entscheidender Bedeutung. Luftfeuchte, Nebel- und Taubildung sowie Wind beeinflussen die Wasserbilanz erheblich. Wie bereits mehrfach gezeigt wurde, kann aus der Morphologie der Pflanzen viel bezüglich ihrer Strategie zur Aufrechterhaltung der Wasserbilanz abgeleitet werden.

Simsenarten (*Luzula*) sind mit ihren rosettenbildenden Blättern «Wassersammler». *Luzula nemorosa* (Poll.) Meyer und *L. nivea* (L.) DC haben schmale Blätter und einen dicht behaarten Blattrand. Diese langen Haare könnten dazu dienen, die Luftfeuchtigkeit aufzufangen und in das dachrinnenförmige Blatt zu leiten, welches das gesammelte Wasser dem Zentrum der Pflanze zuführt. Schmale Blätter und Behaarung schützen andererseits wieder vor Wasserverlusten. Steigt man von der submontanen Stufe in die (luft)feuchtere montane Stufe auf, so nimmt nach *Keller* (1972) beispielsweise die Häu-

figkeit der Busch-Hainsimse (*Luzula nemorosa* (Poll.) Meyer) zu; die Fähigkeit, Luftfeuchte mit den Blättern aufzufangen, verschafft hier möglicherweise Konkurrenzvorteile.

Ellenberg und *Klötzli* (1972) schreiben in der Anmerkung zur Einheit 1: «Von diesen drei Simsenarten (*Luzula nivea* (L.) DC, *L. nemorosa* (Poll.) Meyer, *L. silvatica* (Huds.) Gaud.; Anm. der Autoren) stellt *L. silvatica* (Huds.) Gaud. die höchsten Ansprüche an Luftfeuchtigkeit und an krisenfreie Wasserversorgung. Ihr häufiges Vorkommen in den Buchenwäldern der nördlichen Randalpen, des Mittellandes und kalkarmer Teile des Juras deutet recht gut darauf hin, dass hier die Sauerhumus-Buchenwälder ein niederschlagsreicheres und stärker ozeanisch getöntes Klima geniessen, als die *Luzula nemorosa*-Buchenwälder im alpenfernen Zentraleuropa und die *Luzula nivea*-Buchenwälder Insubriens.»

Die Feuchtezahl soll Aussagen über das ökologische Verhalten einer Art bezüglich der Bodenfeuchte im Wurzelraum machen. *Landolt* (1977) hat *Luzula nemorosa* (Poll.) Meyer deshalb richtigerweise als Trockenheitszeiger (F = 2; vgl. *Tabelle 2*) eingestuft. Die Angaben in *Ellenberg et al.* (1991, F = 5, *Tabelle 3*) hingegen werden dem ökologischen Verhalten dieser Art im Untersuchungsgebiet nicht gerecht.

Dass Farne als Luftfeuchtigkeitszeiger gelten, ist allgemein bekannt. Einerseits dürften sie über einen wenig wirksamen Verdunstungsschutz verfügen, andererseits können sie wahrscheinlich mit Hilfe ihrer Schuppen Luftfeuchtigkeit auffangen. Der Adlerfarn (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) gilt als Zeiger oberflächlicher Austrocknung. Die ledrige, oberseits glänzende Blattspreite ist unterseits dicht behaart. Dank fingerdickem Rhizom ist die Art sehr regenerationskräftig und durch die auch tiefe Bodenhorizonte erschliessenden Wurzeln von oberflächlicher Austrocknung kaum betroffen (*Polomski* und *Kuhn* 1994). Der Adlerfarn kann in oberflächlich austrocknenden Torfmooren grosse Bestände bilden und ist besonders in küstennahen Mooren, Heiden und Weiden weit verbreitet, aber auch auf aufgelassenen Alpweiden (hohe Luftfeuchte!). In den Zeigerwerten von *Landolt* (1977) und *Ellenberg et al.* (1991) kommt diese Toleranz gegen Austrocknung nicht zum Ausdruck (vgl. *Tabellen 1, 2*).

Abgesehen von *Molinia litoralis* Host haben die in *Tabellen 2* und *3* unter dem *Galio odorati-Fagetum* aufgeführten Arten sowohl bei *Landolt* (1977) wie bei *Ellenberg et al.* (1991) durchwegs höhere Reaktionszahlen als diejenigen im *Luzulo silvaticae-Fagetum.* Dies, obwohl alle aufgeführten Arten bei genau gleich tiefen pH-Werten vorkommen können wie die Arten im *Luzulo silvaticae-Fagetum.* Es ist offensichtlich, dass diese Zeigerwertsysteme nicht für die standörtliche Analyse vegetationskundlicher Daten verwendet werden sollten; Fehlschlüsse sind vorprogrammiert. Bezüglich der Zeigerwerte der unter dem *Galio odorati-Fagetum* aufgeführten Arten (vgl. *Tabelle 3*) sei einzig noch darauf hingewiesen, dass die bei *Ellenberg et al.* (1991) mit R = 7 eingestuften

Arten (*Circaea lutetiana* L., *Lysimachia nemorum* L., *Lamium montanum* Pers., *Viola silvestris* Lam.) niemals auf stark sauren Böden vorkommen dürften. Im Schweizer Mittelland tun sie gerade dies jedoch sehr regelmässig, wie auch die mit R = 6 und mit R = 5 eingestuften Arten, die dies eigentlich auch nicht tun dürften. *Circaea lutetiana* L., *Lysimachia nemorum* L., *Lamium montanum* Pers. und *Scrophularia nodosa* L. sind hingegen zusammen mit *Stachys silvatica* L. relativ gute Feuchtigkeitszeiger (vgl. *Ellenberg* 1986), d. h. sie sind relativ empfindlich auf Trocknis und treten umso mehr zurück, je häufiger ein Waldboden austrocknet. Hinzu kommt, dass sie wie die meisten Pflanzenarten bei reiner Ammoniumversorgung nicht gedeihen (vgl. *Bogner* 1966).

Abschliessend soll noch festgehalten werden, dass für einzelne Standortsfaktoren wie die Wasserversorgung, das Licht und die Temperatur ein 9stelliger Code bei den Zeigerwerten nicht nur angebracht, sondern zur genügend feinen Differenzierung sogar nötig ist, nicht hingegen bei der Reaktionszahl oder bei dem noch fehlenden Code für die Stickstofform. Bezüglich Chemismus des Bodens können beim pH zwar 6 Bereiche unterschieden werden (z. B. *Ulrich et al.* 1984), bezüglich Physiologie der Pflanzen dürften allerdings 2 bis 3 Bereiche genügen. Der Wasserfaktor differenziert die Vegetation zusammen mit dem Sauerstoffmangel bei einer «Überversorgung» sehr stark. Man denke etwa an folgende Abfolge im Gelände: Seerosengesellschaft, Röhricht, Grosseggenried, Erlenbruchwald, Eschenmischwald, Waldmeister-Buchenwald, Seggen-Buchenwald, trockenheitsertragende Eichenmischwälder, Föhren-Gratwald, Trockenrasen, Felsflur mit Sukkulenten.

Zusammenfassung

Für Veränderungen in der Artenzusammensetzung sind immer die gleichen physikalischen und chemischen primären Standortsfaktoren verantwortlich: Mechanische Faktoren, das Lichtregime, das Temperaturregime, das Wasserregime und der Ionenhaushalt. In der Literatur werden jedoch oft sekundäre Faktorenkomplexe wie Exposition oder Höhe über Meer zusammen mit dem pH des Bodens verwendet, die die Pflanzen aber auf unterschiedlichste Weise beeinflussen können.

Zeigerwerte sind auf Expertenwissen basierende Zahlen für primäre Standortsfaktoren. Die Verwendung von mittleren Zeigerwerten zur standörtlichen Differenzierung von floristisch definierten Gesellschaften ist jedoch problematisch. Das Hauptproblem dürfte darin liegen, dass bei dieser Anwendung Verbreitungsgrenzen von Arten interessieren, d. h. ihre ökologischen Möglichkeiten bzw. die Amplitude ihrer Verbreitung, die mit den Zeigerwerten nicht erkannt werden können. Besonders deutlich äussert sich dieses Problem bei der Reaktionszahl: Säurezeiger beispielsweise sind eben nicht auf stark saure Böden beschränkt, sondern meiden bloss neutrale bis basische Böden. Die Feuchtezahlen von *Landolt* (1977) werden trotz der enger gewählten Skala den Schweizer Verhältnissen gerechter als diejenigen von *Ellenberg et al.*

(1991), die im hier diskutierten Zusammenhang nicht gebraucht werden sollten. Bei der Lichtzahl dagegen kommen die Vorteile der neunteiligen Skala von *Ellenberg et al.* (1991) zum Tragen.

Zeigerwertspektren sind oft besser geeignet zur Darstellung von Standortsunterschieden als mittlere Zeigerwerte; im Bereich der stark sauren Buchenwälder bringen sie jedoch keinen erkennbaren Vorteil.

Im Bereich der stark sauren Buchenwälder in der submontanen Stufe der Schweizer Alpennordseite (Einheiten 1, 2, 6, 7) müssen die Wasser- und die Nährstoffversorgung als entscheidende Standortsfaktoren betrachtet werden. Die Wasser- und somit auch die Nährstoffversorgung nimmt von Einheit 7 über die Einheiten 6, 1 und 2 ab, was sich deutlich in der abnehmenden Bonität äussert. Gleichzeitig verschiebt sich die Form, in welcher der Stickstoff angeboten wird, von einem gemischten Nitrat-Ammonium-Angebot, zu einem praktisch alleinigen Ammonium-Angebot.

Diese ausschliesslich auf primären Standortsfaktoren aufbauende Analyse wird dem Verständnis für die Zusammenhänge zwischen Vegetation und Standort gerechter, als die gängigen Beschreibungen mit Hilfe von (sekundären) Faktorenkomplexen.

Résumé

Caractérisation écologique des associations végétales forestières à l'exemple d'une Hêtraie à Luzule des bois *(Luzula silvaticae-Fagetum)*

Les changements survenus dans la composition des espèces sont toujours imputables aux mêmes facteurs stationnels primaires, d'ordre physique et chimique, à savoir des facteurs mécaniques, les régimes de la lumière, des températures et des eaux ainsi que le bilan ionique. Pourtant, la littérature évoque souvent des facteurs secondaires comme l'exposition, l'altitude et le Ph du sol, des facteurs capables d'influencer les plantes de diverses manières.

D'après le savoir des experts, les valeurs indicatrices correspondent à des chiffres fondés pour des facteurs stationnels primaires. Or, il n'est pas possible d'utiliser des valeurs indicatrices moyennes pour caractériser les différences existant entre des associations végétales floristiquement définies. Le problème majeur résiderait dans le fait que lors de cette différentiation, il est intéressant de définir les limites de l'aire de distribution des espèces, c.-à-d. leurs aptitudes écologiques, à savoir l'amplitude de leur distribution, un élément qui ne peut être décelé à l'aide de valeurs indicatrices. Ce problème est particulièrement évident lorsqu'il s'agit de chiffrer les réactions: les indicateurs d'acidité, par exemple, ne sont justement pas limités à un sol fortement acide mais ils évitent simplement les sols neutres à basiques. Les valeurs d'humidité énoncées par *Landolt* (1977) sont mieux appropriées aux conditions suisses – malgré l'échelle restreinte qu'il a choisie – que celles d'*Ellenberg et al.* (1991), qui ne devraient être utilisées dans le contexte qui nous intéresse. Dans les valeurs de lumière en revanche, les avantages de l'échelle à neuf degrés d'*Ellenberg et al.* (1991) prennent toute leur importance. Les spectres des valeurs indicatrices sont souvent mieux appropriés à la carac-

térisation écologique que les valeurs indicatrices moyennes; mais dans la zone des Hêtraies fortement acides, ils n'apportent aucun avantage évident. Dans la zone des Hêtraies fortement acides de l'étage submontagnard du Nord des Alpes suisses (unités 1, 2, 6, 7), l'approvisionnement en eau et en éléments nutritifs doit être considéré comme un facteur clé.

L'approvisionnement en eau, et donc aussi en éléments nutritifs, diminue de l'unité 7 en passant par les unités 6, 1 et 2, ce qui se reflète clairement dans l'indice de fertilité. Dans cette même tendance, la forme sous laquelle l'azote est apporté passe d'un mélange de nitrate et d'ammonium à un apport d'ammonium pratiquement pur.

Cette analyse, fondée uniquement sur des facteurs stationnels primaires, sera plus utile à la compréhension des liens entre la végétation et le milieu que les descriptions courantes illustrées à l'aide de facteurs complexes (secondaires).

Traduction: *Monique Dousse*

Literatur

Badoux, E., 1983: Ertragstafeln für die Buche in der Schweiz. Eidg. Anst. forstl. Versuchsw., Birmensdorf. 3. Aufl.

BGU, 1989: Beratungsgemeinschaft für Umweltfragen: Vegetationskundliche Grundlagen für den Unterricht in Waldbau an der ETH Zürich. Waldgesellschaften der kollinen und montanen Stufe. Institut für Wald- und Holzforschung, Fachbereich Waldbau ETH, Zürich. 120 S.

BGU, 1993: Die Waldstandorte im Kanton Zürich. VDF, Zürich. 287 S.

Bogner, W., 1966: Experimentelle Prüfung von Waldbodenpflanzen auf ihre Ansprüche an die Form der Stickstoffernährung. Diss. Hohenheim: 131 S., und: Mitt. Vers. Forstl. Standortskunde Forstpflanzenzüchtung *18:* 3–45.

Bogner, W., Dieterich, H., 1968: Weitere Kulturversuche mit variierter Stickstoff-Form und abgestufter Azidität. Baden-Württemberg. Mitt. Vers. Forstl. Standortskunde Forstpflanzenzüchtung *18:* 46–58.

Ellenberg, H., 1958: Bodenreaktion (einschliesslich Kalkfrage). Handb. Pflanzenphysiol. *4,* 638–708.

Ellenberg, H., 1986: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 4. Aufl. Ulmer, Stuttgart. 989 S.

Ellenberg, H., Klötzli, F., 1972: Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. *48,* 4: 589–930.

Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1991: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica *XVIII:* 248 S.

Frehner, H. K., 1963: Waldgesellschaften im westlichen Aargauer Mittelland. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, *44:* 1–96.

Hess, H., Landolt, E., Hirzel, R., 1967–1972: Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete. Birkhäuser, Basel. 3 Bde. 2690 S.

Keller, M., 1972: Kleinräumige Verbreitung von Pflanzenarten im Luzerner Seetal im Vergleich zu Gesamtverbreitung und Umwelt. Mitt. Naturf. Ges. Luzern, *23:* 1–189.

Keller, W., 1975: *Querco-Carpinetum calcareum* Stamm 1938 *redivivum*? Schweiz. Z. Forstw. *126,* 10: 729–749.

Keller, W., 1982: Die Waldgesellschaften im 2. Aargauischen Forstkreis (Prov. Ausgabe). Waldwirtschaftsverband 2. Forstkreis (Hrsg.), Kanton Aargau.

Kinzel, H., 1982: Pflanzenökologie und Mineralstoffwechsel. Ulmer, Stuttgart. 534 S.

Kuhn, N., Amiet, R., Hufschmid, N., 1987: Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. Allg. Forst-Jagdztg. *158,* 5/6: 77–84. Anhang mit Originaltabellen.

Kuhn, N., 1990: Veränderung von Waldstandorten. Ber. Eidg. Anst. forstl. Versuchswes. *319:* 47 S.

Landolt, E., 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *64:* 1–208.
Landolt, E., 1984: Unsere Alpenflora. 3. Aufl. Schweizer Alpenclub. 318 S.
Lüscher, P., 1991: Bodenkundliche Erhebungen in den Kantonen Bern und Freiburg. Bodenkundliche Datenbank WSL.
Lüscher, P., 1992: Bodenkundliche Erhebungen in den Kantonen Bern und Freiburg. Bodenkundliche Datenbank WSL.
Pfadenhauer, J., 1971: Vergleichend- ökologische Untersuchungen an Plateau-Tannenwäldern im westlichen Aargauer Mittelland. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *47:* 76 S.
Polomski, J., Kuhn N., 1994: Die Wurzeltracht von Wald- und Grünlandpflanzen (in Vorbereitung).
Richard, J.-L., 1961: Les forêts acidophiles du Jura. Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz *38:* 164 S.
Rigling, A., Walthert L., 1993: Waldschadeninventur (WSI). Bodenkundliche Datenbank WSL.
Schlenker, G., 1968: Kulturversuche mit Waldbodenpflanzen bei abgestufter Azidität und variierter Stickstoff-Form. Oecol. Plant. *3:* 7–27.
Sebald, O., 1956: Über Wachstum und Mineralstoffgehalt von Waldpflanzen in Wasser- und Sandkulturen bei abgestufter Azidität. Mitt. Württemb. Forstl. Vers. Anst. *13:* 3–83.
Ulrich, B., Meiwes, K.J., König, N., Khanna, P.K, 1984: Untersuchungsverfahren und Kriterien zur Bewertung der Versauerung und ihrer Folgen für Waldböden. Forst. Holzwirt. *39:* 278–286.
Von Gadow, A., 1975: Ökologische Untersuchungen in Ahorn-Eschenwäldern. Diss. Uni Göttingen. 76 S.
Wilmanns, O., 1978: Ökologische Pflanzensoziologie. 2. erw. Aufl. Heidelberg. Quelle und Meyer, UTB. 288 S.
Zimmerli, S., 1988: Vegetation und Standort von Schwingrasen in der Schweiz. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich, *102:* 105 S.

Gedruckt mit Unterstützung der Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), CH-8903 Birmensdorf.

Verfasser:
Dr. Stephan Zimmerli, Oekovera, Herlimatt 7, CH-5040 Schöftland.
Dr. Martin Schütz, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL), CH-8903 Birmensdorf.