

Regeneration eines naturnahen Fichtenwaldökosystems im Harz nach großflächiger Störung

Sebastian Keidel*, Peter Meyer** und Norbert Bartsch**

*Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen, Büsingenweg 1, D-37077 Göttingen

**Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Grätzelstraße 2, D-37079 Göttingen

(korrespondierender Autor: Peter.Meyer@nw-fva.de)

Eingegangen: 15.05.2008 Angenommen: 18.08.2008

Kurzfassung: Auf dem Quitschenberg im Hochharz wurde ein Fichtenaltbestand während der 1990er-Jahre durch mehrfache Sturmwürfe und Befall durch Borkenkäfer bis auf wenige Reste vernichtet. Es bildete sich ein Mosaik aus lebendem Bestand, stehendem Totholz, Verhau und mehr oder weniger freien Flächen (Straten). Im Jahr 1994 wurde eine Versuchsfläche zur Beobachtung der Entwicklung der Gehölzverjüngung nach den Störungen eingerichtet. Anschließend wurden in einem überwiegend jährlichen Turnus Verjüngungsaufnahmen durchgeführt. Bis zum Jahr 2006 zeigte sich die folgende Entwicklung:

An dem einsetzenden Regenerationsprozess sind im Wesentlichen Fichte und Eberesche beteiligt. Die Verjüngungsdichte hat seit 1995 in allen Straten zugenommen und schwankte im Jahr 2006 je nach Stratum zwischen 1.350 und 3.940 Jungpflanzen ha⁻¹. Eine dauerhafte Wiederbewaldung des Bestandes ist gesichert.

Signifikant höhere Verjüngungsdichten der Fichte wurden in denjenigen Bereichen festgestellt, in denen ein größerer Teil des Fichtenaltbestandes überlebt hatte. Daran zeigt sich, dass die Etablierung von Fichtenjungpflanzen wesentlich von den verbliebenen Samenbäumen und der Entwicklung der Bodenvegetation bestimmt wird.

In den weniger dicht verjüngten Bereichen erzielte die Eberesche Verjüngungsanteile von über 70 %. Zukünftig wird vermutlich der Anteil der Eberesche wegen hoher Verbissbelastung (Terminaltriebverbiss von bis zu 80 %) geringer sein als zum heutigen Zeitpunkt. Die Fichte war von Verbiss kaum betroffen.

Von den auf der Fläche untersuchten Kleinstandorten wirkten sich nur Reisig und Stubben allgemein verjüngungsfördernd auf die Fichte aus. In 4 von 5 untersuchten Straten förderte zudem liegendes Totholz die Fichtenverjüngung. Dieser positive Effekt war jedoch aufgrund des geringen Zersetzungsgrades des Totholzes weniger stark ausgeprägt als in vergleichbaren Untersuchungen. In Zukunft ist – unter der Voraussetzung eines entsprechenden Sameneintrags – mit einer steigenden Bedeutung der Moderholzverjüngung zu rechnen. Die Verjüngung der Eberesche wurde hingegen durch die vorhandenen Kleinstandorte nicht erkennbar gefördert. Wie der Vergleich gezäunter und ungezäunter Untersuchungsflächen zeigt, hängt ihre Entwicklung im Wesentlichen vom Wildeinfluss ab.

Regeneration of a near-natural spruce forest ecosystem in the Harz mountains after large-scale disturbance

Abstract: The natural regeneration of a heavily disturbed spruce forest ecosystem after a storm-induced bark beetle infestation was investigated in the years 1995 to 2007. The damaged area is located on Quitschenberg in the upper regions of the Harz National Park not far from Brocken Mountain. Only a few remnants of the former forest survived the bark beetle calamity in the 1990s. As a consequence the composition of the forest after that was a mixture of living trees, standing dead trees, piles of trunks, and bare land. Regeneration data of the experimental site established in 1994 were collected almost annually. From the data the following conclusions about regeneration patterns were drawn:

Only Norway spruce and mountain ash were important for the regeneration process due to their continuous abundance and seed production. Since 1995, the number of seedlings and saplings increased in all areas examined. In 2006 the regeneration density ranged between 1,350 and 6,550 trees per hectare.

In the future mountain ash will be less abundant due to severe browsing damages (terminal bud browsing rates of up to 80%). Compared to this Norway spruce was barely affected by browsing.

On the microsite level only brushwood and stumps enhanced regeneration of Norway spruce. In 4 out of 5 of the examined areas fallen logs enhanced the regeneration of spruce. However, comparable studies showed higher regeneration under similar conditions. This might be due to the low degree of decomposition of the fallen logs in our study. Therefore, it is predictable that this microsite will be more important for establishing regeneration of Norway spruce in the future. Compared to Norway spruce mountain ash did not favour any kind of microsite for regeneration.

Key words: forest dynamic, seedling, microsite, *Picea abies*, *Sorbus aucuparia*

1 Einleitung

Massenvermehrungen von Borkenkäfern führen in Nadelwäldern der gemäßigten und der borealen Zonen zu großflächigen Störungen (Heurich 2001, Bouget u. Duelli 2004, DeRose u. Long 2007). Häufig folgen sie Windwürfen, durch die sonnenexponierte Stämme als Brutmaterial bereitstehen (Jehl 1995, Göthlin et al. 2000, Heurich

2001, Wermelinger et al. 2002, Bouget u. Duelli 2004).

Nach flächigem Absterben von Altbeständen durch Borkenkäfer verläuft die Regeneration insbesondere im montanen Reitgras-Fichtenwald (*Calamagrostis villosae-Piceetum*) sehr langsam (Hlawatsch 1994, Reif u. Przybilla 1995). *Calamagrostis villosa* wirkt stark verjüngungshemmend (Stöcker 1994), sodass sich die Gehölze oftmals nur auf Moderholz und anderen Sonderstandorten verjüngen (Rall

1995, Jehl 2001, Stöcker 2001, Bauer 2002).

Nach einem partiellen Sturmwurf im Jahr 1990 (Orkane Vivian und Wiebcke) kam es auf dem Quitschenberg in den Hochlagen des Harzes zu einer Massenvermehrung von Borkenkäfern (Niemeyer et al. 1995), in deren Folge die Fichten auf großer Fläche abstarben. Im Jahr 1994 wurden dort durch die Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt in Göttingen (ab 2006 Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt) Dauerflächen zur Untersuchung der Entwicklung der Gehölzverjüngung eingerichtet. Die in den Jahren 1995 bis 2006 durchgeführten 9 Aufnahmen wurden durch eine eigene Erfassung im Jahr 2007 ergänzt. Folgende Fragestellungen stehen bei der Auswertung dieser Datenreihen im Vordergrund:

- Ist eine flächendeckende Wiederbewaldung zu erwarten?
- Welchen Einfluss haben die unterschiedlichen Bestandessituationen (Lebender Bestand, Stehendes Totholz, Verhau aus Sturmholz und Kronenmaterial, Freifläche) auf den Regenerationsprozess?
- Welche Bedeutung hat die Eberesche für den Regenerationsprozess?
- Welchen Einfluss haben Kleinstandorte auf die Etablierung der Verjüngung?
- Welche Bedeutung hat der Wildverbiss für die Wiederbewaldung?

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

2.1.1 Standort

Der Quitschenberg liegt im Wuchsbezirk Hochharz (Gauer u. Aldinger 2005) in einer Höhe von 751-900 m ü. NN. Das Gelände ist eben bis schwach nach Norden geneigt. Die Versuchsfläche von rund 55 ha gehört zur Nationalparkförsterei Torfhaus (Niedersächsisches Forstplanungsamt 1992, 2003).

Das Klima des Harzes ist durch sehr hohe Niederschläge, geringe Temperaturen, lange und schneereiche Winter sowie eine kurze Vegetationszeit geprägt (Otto 1991, Knolle et al. 1997) (Tab. 1). Die Schneebedeckung beträgt 135 Tage pro Jahr (Otto 1991).

Durch die langsame Verwitterung des Ausgangsgesteins Granit sind am Quitschenberg überwiegend flach- bis mittelgründige Podsol-Braunerden mit sandig-lehmiger Textur ausgebildet (Weihs 1993, Meyer u. Petersen 2003). Die Wasserversorgung ist auf der überwiegenden Zahl der Untersuchungsflächen frisch bis vorratsfrisch, z. T. befinden sie sich auch auf Quell- oder Moorstandorten. Die Standorte sind durchgehend schwach mit Nährstoffen versorgt.

2.1.2 Bestand

Die Flurbezeichnung Quitschenberg deutet an, dass in historischer Zeit ein bedeutsamer Anteil von Ebereschen auf der Fläche vorhanden war (Quitsche = Eberesche, s. Messerschmidt 1985). Bereits für den Zeit-

raum zwischen dem 13. und dem 15. Jahrhundert ist das Vorkommen von Fichten auf dem Quitschenberg dokumentiert (Schubart 1978). Vom 16. bis zum 18. Jahrhundert wurde der Forstort als bruchiger oder nasser reiner Fichtenwald beschrieben.

Forstwirtschaftliche Maßnahmen in jüngerer Zeit (1974 bis 1990) waren die Aufarbeitung von Windwürfen, Käferholz und immissionsgeschädigten Bäumen sowie bis 1981 das Anlegen von Lochhieben. Nur 7 % der Nutzungen erfolgten planmäßig. Von 1978 bis 1991 wurden auf Kleinflächen Fichten und Ebereschen gepflanzt, in geringer Stückzahl auch Roterle, Weißerle und Birke.

Der gesamte Quitschenberg war bis zum Jahr 1983 noch weitgehend bewaldet (Wagner 1993). Danach lösten sich die Altbestände schrittweise durch Einzel- oder Gruppensturmwürfe sowie nachfolgenden Borkenkäferbefall auf (Wagner 1993, Meyer u. Petersen 2003). Im Februar 1990 führten die Orkane Vivian und Wiebke zu einem flächenhaften Windwurf. Eine Luftbilddauswertung ergab, dass der Flächenanteil des lebenden Bestandes von ca. 60 % im Jahr 1992 auf etwa 5 % im Jahr 2000 zurückgegangen ist. Die Fläche mit stehendem Totholz vergrößerte sich im gleichen Zeitraum von 0,5 % auf 50 %. Das aktuelle Bestandesbild ist durch einen kleinräumigen Wechsel von Freiflächen und umgestürztem oder stehendem Totholz geprägt (Abb. 1).

2.2 Datenaufnahme

2.2.1 Versuchsflächendesign

Im Jahr 1994 wurden 50 Probekreise mit einem Radius von 5,64 m (= 100 m²) gutachtlich über die Fläche verteilt, um die verschiedenen Straten Freifläche, Verhau, Stehendes Totholz und Lebender Bestand in homogenen Ausschnitten zu repräsentieren (Meyer u. Petersen 2003). Der anfänglich noch lebende Bestand ist mittlerweile auf einigen Untersuchungsflächen abgestorben (Stehendes Totholz). Diese Probekreise werden derzeit im sog. Mischstratum zusammengefasst. Um weiterhin eine möglichst ausgeglichene Stichprobenverteilung bei angemessenem Aufwandaufwand zu gewährleisten, wurden im Jahr 2006 10 Probekreise aufgegeben. Von den verbleibenden 40 Probekreisen sind 23 gegen Wildverbiss gezäunt. Insgesamt ergeben sich die folgenden Stichprobenzahlen:

- Freifläche: 5 gezäunte und 5 ungezäunte Untersuchungsflächen
- Mischstratum: 5 gezäunte und 4 ungezäunte Untersuchungsflächen
- Stehendes Totholz und Verhau: jeweils 4 gezäunte und 4 ungezäunte Untersuchungsflächen
- Lebender Bestand: 5 gezäunte Probeflächen.

2.2.2 Aufnahme der Kleinstandorte

Im Zeitraum von August 1994 bis Juni 1995 wurden auf den Probeflächen verschiedene Kleinstandorte aufgenommen (Röker, undatiert). Wurzelteller, Steine, Kronen, Reisigfelder und zum Teil die Gräben wurden flächenhaft als Polygone vermessen. Das liegende Totholz (ab einem Durchmesser von ≥ 7 cm am stärkeren Ende) und ein Teil der Gräben wurden in Form von Linien erfasst. Lebende Fichten, stehende tote Fichten sowie Stubben wurden als Punkt eingemessen, und der Brusthöhendurchmesser (D in 1,3 m Höhe) der lebenden Fichten und der stehenden toten Fichten wurde erfasst.

2.2.3 Aufnahme der Verjüngung

Die erste Aufnahme der Verjüngung erfolgte im Oktober 1995. Von 1997 bis 2003 sowie in den Jahren 2006 und 2007 wurde die Verjüngung im Frühjahr aufgenommen.

Innerhalb eines Probekreises wurden die

Tab. 1. Klimadaten der Wetterstation Quitschenberg (aus Sauerbrey 1999).
Climate data from the meteorological station Quitschenberg (from Sauerbrey 1999).

Mittlere Dauer der forstlichen Vegetationsperiode (bei angenommenen 10 °C)	95 Tage
Mittlere Dauer der forstlichen Vegetationsperiode (bei angenommenen 8 °C)	134 Tage
Mittlerer Jahresniederschlag	1602 mm
Mittlerer Niederschlag in der forstlichen Vegetationsperiode	563 mm
Jahresdurchschnittstemperatur	4,46 °C
Durchschnittstemperatur in der forstlichen Vegetationsperiode	10,64 °C
Mittleres Temperaturminimum	-16,77 °C
Mittleres Temperaturmaximum	22,68 °C
Durchschnittliche Eis-/Frosttage pro Jahr	112
Durchschnittliche Sommertage pro Jahr	4



Abb. 1. Verhau und Stehendes Totholz im Jahr 2007.
Windthrow (above) and standing dead wood (below) in the year 2007.

Polarkoordinaten, die Baumart, die Verjüngungsart (Pflanzung, Naturverjüngung), die Pflanzenhöhe (bis 2 m mit Zollstock, bis 5 m mit Teleskopmesslatte, über 5 m mit Vertex II) und der aktuelle Terminaltriebverbiß jeder Verjüngungspflanze erfasst (Näheres s. Bachofen 2000, Keidel 2008). Alle Pflanzen wurden seit Beginn der Aufnahmen mit nummerierten Schlaufenetiketten dauerhaft markiert.

2.3 Datenauswertung

2.3.1 Kartenmäßige Darstellung der Kleinstandorte und der Verjüngung

Die Darstellung der Kleinstandorte und der Lage der Verjüngungspflanzen erfolgte mit dem Programm ArcView GIS 3.2 (ESRI Geoinformatik, Redlands/USA). Bestimmte Kleinstandorte wurden um eine Umfassungszone ergänzt, damit ein Einfluss der direkten Umgebung eines Kleinstandes auf die Etablierung von Verjüngung untersucht werden konnte. Die Umfassungszone um lebende Fichten und stehende tote Fichten orientierte sich an den Dimensionen des Stammfußes. Als Umfassungszone für das liegende Totholz (Liegholz) wurde der halbe Mittendurchmesser angenommen. Für Gräben und Steine wurde der Umfassungszone gutachtlich auf 20 cm, für Wurzelteller auf 50 cm festgesetzt. Reisigfelder und liegende Kronen erhielten keine

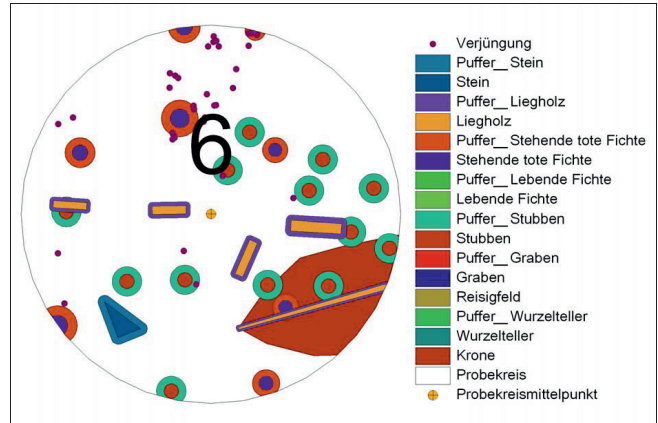


Abb. 2 Probekreis 6 mit den darin enthaltenen Kleinstandorten und der aufgenommenen Verjüngung. Zur Verjüngung zählen alle Individuen, die während des Versuchszeitraums registriert wurden, unabhängig davon, ob sie im letzten Aufnahmejahr lebend, tot oder unauffindbar waren.
Plot nr. 6 with microsites and regeneration. Regeneration includes all individuals recorded during the monitoring period irrespective of being alive, dead or untraceable in the last year of investigation.

Umfassungszone. Abbildung 2 zeigt beispielhaft die Verteilung der Kleinstandorte in einem Probekreis.

2.3.2 Statistische Auswertung

Die vor Beginn der Untersuchung gepflanzten Fichten und Ebereschen blieben bei der Datenauswertung unberücksichtigt, da ausschließlich das eigendynamische Regenerationsvermögen betrachtet werden soll.

Statistische Auswertungen wurden mit dem Programm SAS 8.2 (SAS Institute Inc., Cary/USA) durchgeführt. Für statistische Vergleiche zwischen den verschiedenen Straten wurde der Kruskal-Wallis-Test verwendet. Um signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Straten aufzudecken, wurde in einer zweiten Stufe der Scheffé-Test angewendet (Köhler et al. 2002). Unterschiede zwischen gezäunten und ungezäunten Probekreisen wurden mit dem verteilungsfreien Mann Whitney U-Test geprüft (Bortz 2005). Das Signifikanzniveau der Tests betrug durchgängig 5 %. Ergebnisse, die für mehrere Jahre dargestellt wurden, wurden nur für das Aufnahmejahr 2007 (entspricht der Vegetationsperiode 2006) auf signifikante Unterschiede getestet.

3 Ergebnisse

3.1 Entwicklung der Baumartenanteile und Pflanzenzahlen

Die Verjüngung wurde von Fichte und Eberesche bestimmt. Weiden und Birken traten nur vereinzelt auf und fielen im Laufe der Untersuchung vollständig aus. Die Zäunung beeinflusste die Pflanzendichten nicht signifikant.

Der Baumartenanteil der Eberesche variierte stark zwischen den Straten. Auf der Freifläche, im Stehenden Totholz und im Verhau war die Eberesche seit Untersuchungsbeginn mit einem Anteil von über 70 % die dominierende Baumart. Im Lebenden Bestand verringerte sich der Anteil der Eberesche im gleichen Zeitraum von 33 % auf 21 % und im Mischstratum erhöhte er sich von 5 % auf 7 %.

Im Oktober 1995 lag die mittlere Verjüngungsdichte der Fichte zwischen 822 St. ha⁻¹ im Mischstratum und 75 St. ha⁻¹ im Verhau (Abb. 3). Im Lebenden Bestand wurden 700, im Stehendem Totholz 338 und auf der Freifläche 220 Pflanzen ha⁻¹ gezählt.

Über den gesamten Versuchszeitraum nimmt nur im Lebenden Bestand und im Mischstratum die Verjüngungsdichte erheblich zu.

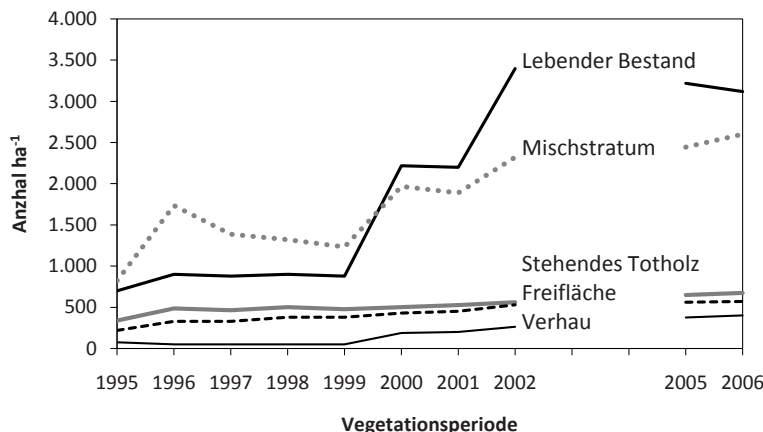


Abb. 3. Durchschnittliche Verjüngungsdichte der Fichte je Hektar in den einzelnen Straten. Für das Jahr 2006 konnte ein signifikanter Einfluss des Stratum auf die Verjüngungsdichte der Fichte nachgewiesen werden, Einzelne Straten ließen sich jedoch nicht signifikant abgrenzen.

Mean regeneration density of Norway spruce per hectare in the respective strata. The influence of the factor "stratum" on the regeneration density of spruce was significant in 2006.

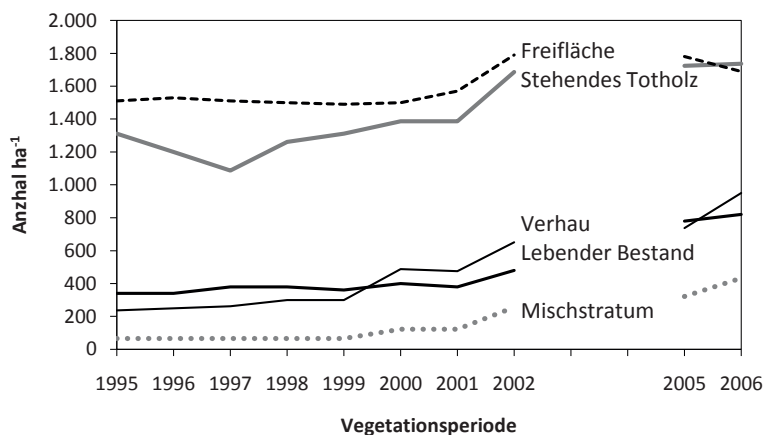


Abb. 4. Durchschnittliche Verjüngungsdichte der Eberesche je Hektar in den Straten. Für das Jahr 2006 konnte kein signifikanter Einfluss des Faktors Stratum auf die Entwicklung der Baumartenanteile nachgewiesen werden.

Mean regeneration density of mountain ash per hectare in the respective strata. The composition of tree species was not significantly affected by the factor "stratum" in 2006.

Unter stehendem Totholz, auf der Freifläche und im Verhau bleibt hingegen die Jungpflanzendichte auch nach mehr als 10 Jahren weit unter 1.000 St. ha⁻¹.

Deutliche Unterschiede ergaben sich bei der Ausgangsdichte der Ebereschenverjüngung. Im Mischstratum, im Verhau und im Lebenden Bestand lag die Ausgangspflanzenzahl der Verjüngung lediglich zwischen 67 und 340 St. ha⁻¹ (Abb. 4). Auf der Freifläche und im Stehenden Totholz waren hingegen von Versuchsbeginn an erheblich höhere Verjüngungsdichten vorhanden. Der Abstand zu den anderen Straten verringerte sich im Untersuchungszeitraum kaum.

3.2 Ansamung und Mortalität

In jedem Stratum war die über den Untersuchungszeitraum gemittelte Etablierungsrate der Jungpflanzen größer als die durchschnittliche Mortalitätsrate (Abb. 5). Die einzelnen Straten unterschieden sich diesbezüglich deutlich voneinander, wobei die Raten vom Lebenden Bestand über das Mischstratum und das Stehende Totholz zur Freifläche und zum Verhau abnahmen.

Ab einer Höhe von 150 cm waren Fichten nicht mehr von Mortalität betroffen. Hingegen verteilen sich bei der Eberesche die abgestorbenen Pflanzen über alle Höhenklassen.

3.3 Höhenentwicklung

Im Jahr 1995 gab es in den Straten Freifläche, Stehendes Totholz und Verhau keine Fichten mit einer Höhe über 150 cm (Abb. 6). Im Laufe des Untersuchungszeitraums veränderte sich die Verteilung der Fichtenpflanzen auf die 4 gewählten Höhenklassen im Lebenden Bestand kaum. Dagegen stiegen in den anderen Straten die Anteile in den höheren Klassen stetig an.

Ebereschen waren 1995 in der Höhenklasse 4 nur im Stehenden Totholz und im Verhau vorhanden (Abb. 7). Das weitere Höhenwachstum war im Vergleich zur Fichte geringer. In den einzelnen Straten verlief die Entwicklung zudem sehr unterschiedlich. Der Anteil der Ebereschen mit einer Mindesthöhe von 150 cm stieg nur auf der Freifläche deutlich an.

3.3 Einfluss von Kleinstandorten auf die Etablierung

3.3.1 Flächenanteile der Kleinstandorte

Einen Überblick über die Flächenanteile der in den Jahren 1994 und 1995 aufgenommenen Kleinstandorte bzw. deren Umfassungszonen in den einzelnen Straten gibt Tabelle 2.

Die Fläche der Kleinstandorte variierte je nach Stratum zwischen rund 40 % und 148 % (Verhau). Im Verhau bedeckte allein der Kleinstandort Krone nahezu die gesamte Fläche. Kleinstandorte mit einem Anteil von mehr als 10 % waren die Reisigfelder auf der Freifläche, Gräben und Kronen im Lebenden Bestand sowie liegendes Holz, dessen Umfassungszone sowie die Kronen im Verhau.

3.3.2 Verjüngungspotenzial der Kleinstandorte

Aus dem Verhältnis zwischen dem bei zufälliger Verteilung zu erwartendem und dem beobachteten Anteil der Verjüngung auf dem jeweiligen Kleinstandort kann auf dessen verjüngungsfördernde oder -hemmende Wirkung geschlossen werden.

Werte des Quotienten über 1 weisen einen Kleinstandort als verjüngungsfördernd, Werte kleiner 1 als verjüngungshemmend aus. Für die Fichtenverjüngung wirkte sich der Kleinstandort Reisigfeld in allen Straten positiv aus (Tab. 3). Die höchsten Quotienten ergaben sich mit 6,6 für den Verhau und mit 4,2 für das Mischstratum. Stubben und liegendes Holz sind ebenfalls verjüngungsfördernde Kleinstandorte in weitgehend allen Straten. Für die übrigen Kleinstandorte ergeben sich keine eindeutigen Beziehungen.

Die Verjüngung der Eberesche wurde von keinem Kleinstandort über alle Straten hinweg gefördert (Tab. 4). Insgesamt sind die Bezie-

Abb. 5. Für die Jahre 1996-2006 gemittelte jährliche Etablierungs- und Mortalitätsrate sowie die Nettoentwicklung von Fichte (oben) und Eberesche (unten) in den einzelnen Straten. Straten mit gleichen Buchstaben unterscheiden sich nicht signifikant.

Mean annual rates of seedling establishment and mortality of Norway spruce (above) and mountain ash (below) in the respective strata from 1996 to 2006. Strata with varying letters differ significantly.

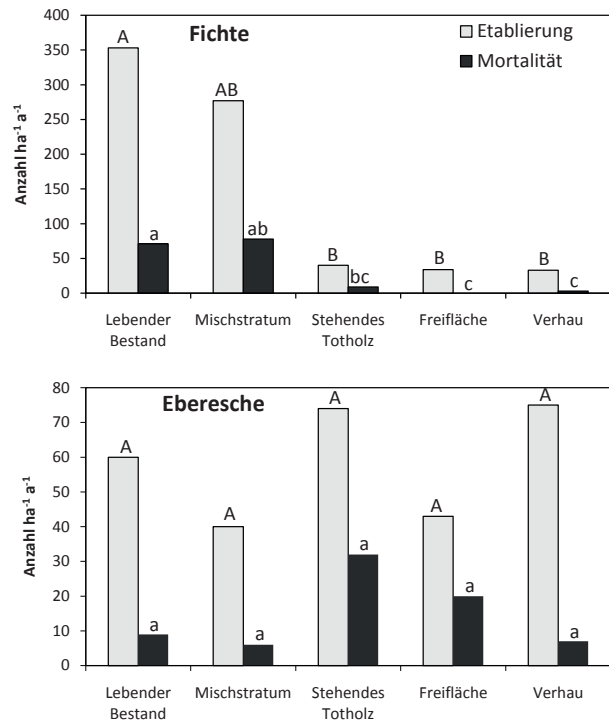


Abb. 6. Durchschnittliche Verteilung der Fichtenverjüngung auf die Höhenklassen (HK) 1-4 in den Straten. Dargestellt sind die Verteilungen für die Jahre 1995, 2000 und 2006.

Mean distribution of Norway spruce regeneration on height classes 1 to 4 in the strata. Distributions are given for the years 1995, 2000 and 2006.

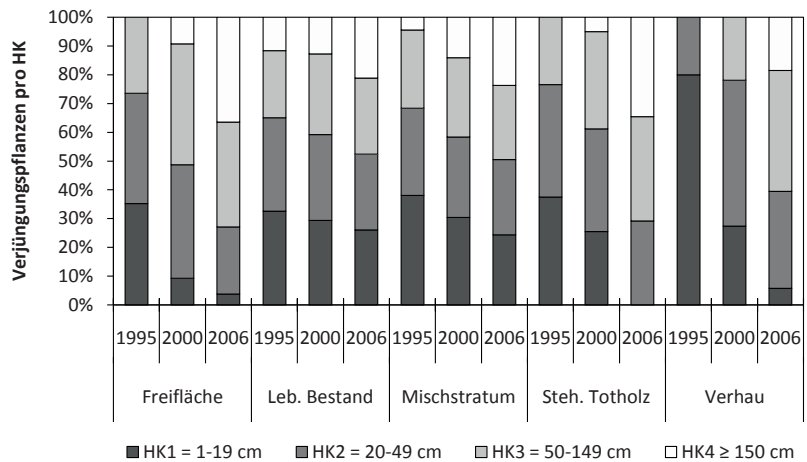
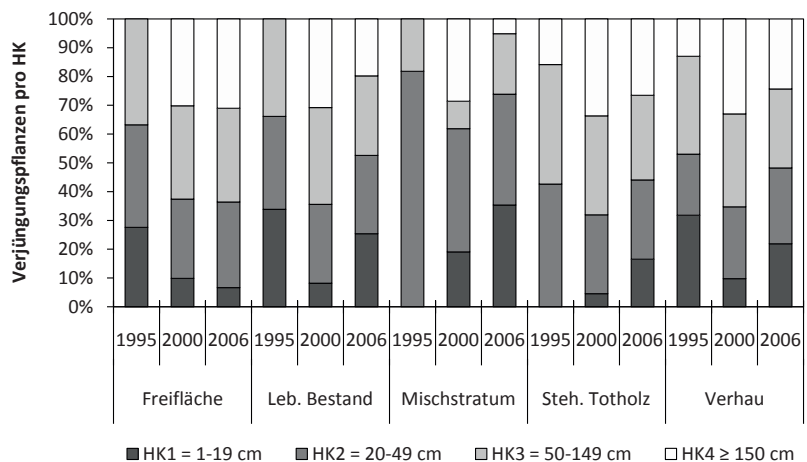


Abb. 7. Durchschnittliche Verteilung der Ebereschenverjüngung auf die Höhenklassen (HK) 1-4 in den Straten. Dargestellt sind die Verteilungen für die Jahre 1995, 2000 und 2006.

Mean distribution of mountain ash regeneration on height classes 1 to 4 in the strata. Distributions are given for the years 1995, 2000 and 2006.



Kleinstandorte	Anteil an der Gesamtfläche der Straten (%)				
	Freifläche	Leb. Bestand	Mischstratum	Steh. Totholz	Verhau
Graben	0,00	11,79	1,09	0,00	0,00
UZ Graben	0,00	2,96	1,02	0,00	0,00
Krone	2,45	12,76	8,92	6,88	99,42
Lebende Fichte	0,00	0,56	0,54	0,00	0,00
UZ Lebende Fichte	0,00	1,67	1,55	0,00	0,00
Liegholz	2,20	1,38	1,98	1,37	12,36
UZ Liegholz	2,45	1,35	2,04	1,44	11,04
Reisigfeld	17,84	6,77	7,01	6,67	1,72
Stehende tote Fichte	0,00	0,01	0,08	0,68	0,26
UZ Steh. tote Fichte	0,00	0,04	0,25	2,03	0,76
Stein	7,18	2,11	4,26	8,16	4,79
UZ Stein	6,44	2,66	5,77	8,28	4,64
Stubben	2,23	2,37	2,38	1,59	1,28
UZ Stubben	6,54	6,76	6,78	4,70	3,67
Wurzelteller	1,42	0,00	0,14	0,00	1,68
UZ Wurzelteller	2,19	0,00	0,36	0,00	6,42
Summe	50,94	53,19	44,16	41,80	148,03

Tab. 2. Durchschnittliche Flächenanteile der aufgenommenen Kleinstandorte bzw. der gebildeten Umfassungszonen (UZ) in den Straten im Jahr 1995.

Mean percentages of microsites and rim zones (UZ) on the total study areas in 1995.

Kleinstandorte	Quotient (Verj. je Kleinstandort (%)/ Flächenanteil des Kleinstandortes (%)) bei Fichte				
	Freifläche	Leb. Bestand	Mischstratum	Steh. Totholz	Verhau
Graben+Umfangzone	-	0,4	1,0	-	-
Krone	1,4	0,6	0,3	2,1	1,0
Leb. Fichte+Umfangzone	-	1,4	0,8	-	-
Liegholz+Umfangzone	2,9	2,6	1,2	2,3	1,0
Reisigfeld	1,6	1,9	4,2	2,9	6,6
Steh. tote Fichte+Umfangzone	-	0,0	0,6	1,2	2,8
Stein+Umfangzone	1,0	0,0	0,3	0,9	1,2
Stubben+Umfangzone	1,5	1,3	1,2	2,8	1,7
Wurzelteller+Umfangzone	0,5	-	0,4	-	3,2

Tab. 3. Quotient aus relativem Anteil der Fichtenverjüngung auf den erfassten Kleinstandorten (gemessen an der Gesamtpflanzenzahl) und dem relativen Anteil dieser Kleinstandorte an der Gesamtfläche des betreffenden Flächenkompartiments. Hierbei wurden alle Fichten berücksichtigt, die während des Untersuchungszeitraums auf Kleinstandorten wachsend erfasst wurden, unabhängig davon, ob die Pflanzen in 2006 lebend, tot oder unauffindbar waren (ein Strich zeigt an, dass dieser Kleinstandort im entsprechenden Stratum nicht vertreten ist).

Ratio of the relative percentage of spruce regeneration at the microsites (related to total number of plants) and the relative percentage of the microsites related to the total area of the single strata compartment. All spruce trees growing on the microsites during the time of investigation were considered, irrespectively of being alive, dead or untraceable in the year 2006 (bars indicate the absence of a microsite in the corresponding stratum).

Kleinstandorte	Quotient (Verj. je Kleinstandort (%)/ Flächenanteil des Kleinstandortes (%)) bei Eberesche				
	Freifläche	Leb. Bestand	Mischstratum	Steh. Totholz	Verhau
Graben+Umfangzone	-	0,3	0,8	-	-
Krone	0,4	1,7	0,2	0,9	1,0
Leb. Fichte+Umfangzone	-	0,0	0,9	-	-
Liegholz+Umfangzone	0,4	2,2	1,3	1,5	1,4
Reisigfeld	1,3	2,4	1,3	0,7	0,0
Steh. tote Fichte+Umfangzone	-	0,0	16,3	1,5	0,0
Stein+Umfangzone	0,6	0,0	0,2	0,3	1,1
Stubben+Umfangzone	0,6	1,3	1,6	0,7	0,5
Wurzelteller+Umfangzone	0,8	-	0,0	-	1,0

Tab. 4. Quotient aus relativem Anteil der Ebereschenverjüngung auf den erfassten Kleinstandorten (gemessen an der Gesamtpflanzenzahl) und dem relativen Anteil dieser Kleinstandorte an der Gesamtfläche, getrennt nach Flächenkompartimenten. Hierbei wurden alle Ebereschen berücksichtigt, die während des Untersuchungszeitraums auf Kleinstandorten wachsend erfasst wurden, unabhängig davon, ob die Pflanzen in 2006 lebend, tot oder unauffindbar waren (ein Strich zeigt an, dass dieser Kleinstandort im entsprechenden Stratum nicht vertreten ist).

Ratio of the relative percentage of mountain ash regeneration at the microsites (related to the total number of plants) and the relative percentage of the microsites related to the total area of the single strata. All mountain ash trees growing on the microsites during the time of investigation were considered, irrespectively of being alive, dead or untraceable in the year 2006 (bars indicate the absence of a microsite in the corresponding stratum).

hungen nicht eindeutig und aufgrund der z. T. geringen Pflanzenzahlen zufälligen Effekten unterworfen.

3.4 Auswirkungen der Zäunung

3.4.1 Wildverbiss

Die Ergebnisse der Verbißaufnahmen zeigen die zu erwartende Bevorzugung der Eberesche durch das Schalenwild. So liegen in den nicht gezäunten Flächen die Verbißprozente der Eberesche in den Jahren 1996–2005 zwischen knapp 60 % und 80 %, während in diesem Zeitraum nur maximal 10 % der Fichten verbissen wurden. Ein Großteil der verbissenen Ebereschen war zwischen 20 und 149 cm hoch. Ebereschen über 150 cm Höhe waren deutlich weniger stark von Verbiß betroffen (Maximum 7 % in 2001).

3.4.2 Maximalhöhe

Anhand des Vergleichs der erreichten Maximalhöhen je Probekreis und Baumart in den gezäunten und den ungezäunten Flächen wird der Einfluss des Wildverbisses auf die Höhenentwicklung erkennbar (Abb. 8). Bei den Fichten unterschieden sich die Werte zwischen gezäunten und ungezäunten Flächen im gesamten Untersuchungszeitraum kaum. Für ihre Höhenentwicklung war der Wildverbiss offenbar ohne signifikanten Einfluss. Hingegen unterscheiden sich die Maximalhöhen der Eberesche im gezäunten und im ungezäunten Bereich im Jahr 2006 erheblich. Während die durchschnittliche maximale Höhe der im Zaun befindlichen Ebereschen 319 cm betrug, lag der Wert der ungezäunten Probeflächen nur bei 186 cm. Dieser Unterschied ist statistisch signifikant (Mann Whitney U-Test, $p = 0,018$). Die Eberesche war der Fichte in der Maximalhöhe fast durchgängig überlegen. Allerdings führte der starke Verbißdruck außerhalb der Zäune im Jahr 2006 zu einem Absinken der durchschnittlichen Maximalhöhe der Ebereschen unter den Wert der Fichten.

4 Diskussion

4.1 Bedeutung der Eberesche

Verschiedene Autoren weisen darauf hin, dass in der Fichtenvegetationsstufe die Eberesche als einzige Laubbaumart häufiger vorkommt (Messerschmidt 1985, Otto 1991, Stöcker 1994, Leder 1998). Der Bergahorn, der von Otto (1991) als weitere Begleitbaumart der Fichte im ober- und hochmontanen Bereich angegeben wird, kommt aufgrund der ungünstigen Nährstoffversorgung auf dem Quitschenberg nicht vor.

Die bedeutende Rolle der Eberesche bei der natürlichen Wiederbewaldung wird durch die Untersuchungsergebnisse bestätigt. In den Straten Freifläche, Stehendes Totholz und Verhau war die Eberesche im Untersuchungszeitraum mit einem Verjüngungsanteil von über 70 % die dominierende Baumart.

Nach Sturmwurf und Borkenkäferbefall im Bayerischen Wald wurde von verschiedenen Autoren u. a. auch die Verjüngung der Eberesche untersucht. Hierbei wurden Pflanzenzahlen zwischen 311 und 840 St. ha⁻¹ (Reif u. Przybilla 1995) sowie ca. 500 St. ha⁻¹ im belassenen Windwurf und ca. 800 St. ha⁻¹ im geschlossenen Altbestand (Jehl 2001, Mindesthöhe von 20 cm) festgestellt. Der Verjüngungsanteil der Eberesche lag zwischen 27 % (geschlossener Altbestand) und weniger als 10 % (stehendes Totholz und belassener Windwurf). Eine regelmäßige Inventur der Hochlagenwälder des Bayerischen Waldes erfasste für das Jahr 1991 215 Ebereschen ha⁻¹ mit einer Mindesthöhe von 20 cm bei einem Anteil der Eberesche an der Gesamtverjüngung von 22 %. Bis 2005 stieg die Verjüngungsdichte auf 355 St. ha⁻¹ an, der Anteil sank jedoch auf unter 8 % (Heurich u. Rall 2006). Bauer (2002) beobachtete im Nationalpark Bayerischer Wald, dass die Eberesche in der gesicherten Verjüngung (Mindesthöhe 0,5 m) die deutlich dominierende Baumart war. Fischer et al. (1990) stellten

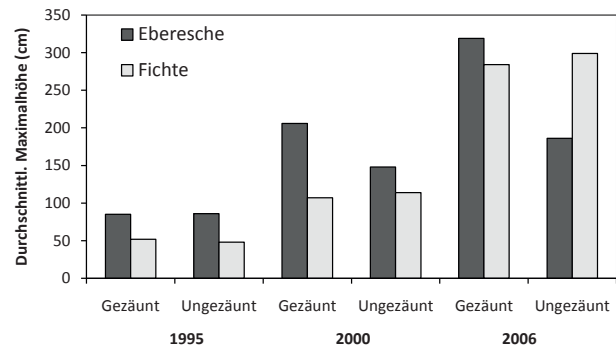


Abb. 8. Durchschnittliche Maximalhöhen von Fichte und Eberesche in den gezäunten und in den ungezäunten Probekreisen. Dargestellt sind die Jahre 1995, 2000 und 2006. Für die Eberesche bestand für 2006 ein signifikanter Unterschied bei der durchschnittlichen Maximalhöhe zwischen gezäunten und ungezäunten Ebereschen. Der Unterschied bei der Fichte war für 2006 nicht signifikant.

Mean maximum heights of Norway spruce and mountain ash in fenced and unfenced plots. Data are given for the years 1995, 2000 and 2006. Unlike for Norway spruce the mean maximum height of mountain ash in 2006 was significantly different between fenced and unfenced plots.

5 Jahre nach einem Windwurf fest, dass die Eberesche eine völlig untergeordnete Rolle beim Regenerationsprozess einnahm. Hingegen hatte sich im Nationalpark Berchtesgaden 7 Jahre nach einem Windwurf insbesondere die Eberesche stark ausgebreitet (Zierl u. Siegrist 1999). Bei einer weiteren Untersuchung im Nationalpark Berchtesgaden nahm der Ebereschenanteil an der Verjüngung (Pflanzen ab 20 cm Höhe und BHD von max. 5 cm) von ca. 6 % in 1984 auf ca. 10 % in 1997 zu (Konnert 2000). Einen deutlich höheren Ebereschenanteil von 40 % ermittelte Siegrist (2000) in einer Untersuchung auf einer Windwurffläche, wobei das Schädereignis 7 Jahre zurücklag. Die Verjüngungsdichte bezifferte er mit 3.500 Ebereschen ha⁻¹.

Die vorgenannten Untersuchungen lassen eine stark unterschiedliche Bedeutung der Eberesche für den Regenerationsprozess erkennen, sowohl bei der Dichte als auch beim Anteil an der Gesamtverjüngung. Die auf dem Quitschenberg ermittelten Verjüngungsdichten der Eberesche fallen in den Rahmen der Literaturwerte. Lediglich die Anteile der Ebereschen an der Gesamtverjüngung lagen zum Teil deutlich darüber. Dies ist unter anderem auf die Verjüngungsschwierigkeiten der Fichte auf dem Quitschenberg zurückzuführen (s. u.).

Durch ihre zoochore Ausbreitung (Vögel) ist der Verjüngungserfolg der Eberesche nur bedingt an das Vorhandensein von Samenbäumen in unmittelbarer Nähe gebunden. Im Unterschied zur Fichte zeigt sich kein positiver Effekt in Straten mit verbliebenem Altholzschirm. Am Quitschenberg sind offenbar ausreichend Samenbäume für eine flächendeckende Verjüngung vorhanden (vgl. Sauerbrey 1999).

Der Anteil der Eberesche an der Verjüngung lässt erwarten, dass die Baumart zumindest in einigen Straten das zukünftige Waldbild auf der Sukzessionsforschungsfläche Quitschenberg mitbestimmt. Eine hohe Wuchsleistung in den ersten 20 Lebensjahren (Türk 1998) und eine gewisse Toleranz gegenüber Seitendruck bis zum mittleren Alter (Leder 1998) sollten es der Eberesche ermöglichen, mehrere Jahrzehnte erfolgreich mit der Fichte zu konkurrieren.

Die Eberesche ist jedoch auf dem Quitschenberg ohne Zäunung einem enormen Verbißdruck ausgesetzt. Dadurch kann ein Großteil der Ebereschen dem verbißgefährdeten Bereich nur langsam entwachsen. Somit wird der Konkurrenzvorteil des raschen Jugendwachstums nicht voll ausgenutzt. Ein zukünftiger Rückgang des Ebereschenanteils ist daher wahrscheinlich.

4.2 Etablierung der Fichte

Jehl (2001) ermittelte im Bayerischen Wald Verjüngungsdichten zwischen 2.200 und 8.500 St. ha⁻¹ für über 20 cm hohe Fichtenpflanzen. Die höchste Dichte wurde im Stehenden Totholz gefunden, die niedrigste im geschlossenen Altholz. Der Anteil der Fichtenverjüngung lag dabei zwischen 73 % und über 90 %. Bei der Hochlageninventur im Bayerischen Wald (Jungpflanzen größer 20 cm) betrug die Dichte der Fichtenverjüngung 711 St. ha⁻¹ im Jahr 1991 bei einem Anteil an der Gesamtverjüngung von 73 %. Vierzehn Jahre später war die Dichte auf 4.033 Fichten ha⁻¹ angestiegen. Der Anteil an der Gesamtverjüngung erhöhte sich auf ca. 90 % (Heurich u. Rall 2006). Reif und Przybilla (1995) stellten im Bayerischen Wald Pflanzenzahlen der Fichte zwischen 2.618 und 7.320 St. ha⁻¹ fest. Bauer (2002) ermittelte einen Fichtenanteil von deutlich über 90 %. Bei Betrachtung der gesicherten Verjüngungsindividuen (Mindesthöhe 0,5 m) sank der Fichtenanteil jedoch auf 22 bis 34 % in verschiedenen Aufnahmejahren. Fünf Jahre nach einem Windwurf fand Fischer (1996) ca. 1.400 Fichten ha⁻¹ vor. Weitere 5 Jahre später war die Fichtendichte auf ca. 10.000 St. ha⁻¹ gestiegen. Der Anteil der Fichte an der Verjüngung erhöhte sich dabei von 24 % auf 77 %. Im Nationalpark Berchtesgaden ermittelte Konnert (2000) ca. 1.500 Fichten ha⁻¹ über 20 cm Höhe und mit einem BHD unter 5 cm. Die Fichte machte etwa die Hälfte der Gesamtverjüngung aus. Die Inventur bezog sich jedoch nicht nur auf Schadflächen. Sieben Jahre nach dem Windwurf eines Altbestandes mit einem Fichtenanteil von 70 % betrug die Verjüngungsdichte der Fichte annähernd 2.500 St. ha⁻¹. Der Anteil an der Gesamtverjüngung lag bei 28 % (Siegrist 2000).

Die Angaben zur Verjüngungsdichte und zu den Baumartenanteilen der Fichtenverjüngung zeigen eine weite Spanne. Im Vergleich mit der eigenen Untersuchung ist allerdings die unterschiedliche Aufnahmeschwelle zu berücksichtigen. Die Anzahl an Fichten-Jungpflanzen hat auf dem Quitschenberg während des Untersuchungszeitraums in allen Straten zugenommen. Allerdings sind auch rund 17 Jahre nach den Stürmen Vivian und Wiebke die Verjüngungsdichten in den Straten Freifläche, Stehendes Totholz und Verhau im Vergleich zu anderen Untersuchungen eher gering. Hingegen fallen die Werte im Lebenden Bestand und im Mischstratum in den Bereich der auch von anderen Autoren angegebenen Zahlen. Als wichtigste Ursachen für den vergleichsweise geringen Verjüngungserfolg kommen vor allem die Hemmung der Verjüngung durch das Wollige Reitgras und ein geringes Samenangebot in Betracht.

Bekannterweise können sich Fichten-Jungpflanzen im dichten Filz des Wolligen Reitgrases (*Calamagrostis villosa*) nur vereinzelt oder gar nicht ansiedeln (Stöcker 1994, Brang 1996, Bauer 2002). Kabel (1999) und Koch (2001) zählen das Wollige Reitgras zu den Dominanzarten auf dem Quitschenberg. Sauerbrey (1999) konnte dort einen Zusammenhang zwischen ausbleibender Fichtenverjüngung und hoher Dominanz des Wolligen Reitgrases feststellen.

Eine stammzahlreiche Fichten-Verjüngung ist an das Vorhandensein von Altbäumen in unmittelbarer Nähe gebunden. Dies wird an den signifikant höheren Pflanzenzahlen im Lebenden Bestand und im Mischstratum deutlich. Neben der dämpfenden Wirkung des Altbestandes auf die Entwicklung der Bodenvegetation dürfte der höhere Sameneintrag die wichtigste Ursache für die förderliche Wirkung des Altholzschildes sein. Da die Fichtensamen überwiegend durch Wind verbreitet werden, ist deren Reichweite deutlich geringer als die der Eberesche. Nicht mehr als ein Zehntel der Fichtensamen fliegt bei normalen Windverhältnissen weiter als 50 m (Heiseke 1969, Rohmeder 1972, Röhrig et al. 2006). Eine Verbreitung von Fichtensamen bis zu einer Strecke von ca. 200 m ist nach Heiseke (1969) sowie Mößnang und Kühnel (1999) möglich. Die Dichte der Samen ist dann jedoch als gering anzusehen.

Aufgrund fehlender Samenbäume sind auf der Freifläche, im Stehenden Totholz und im Verhau die Verjüngungsdichten der Fichte gering. Dennoch stiegen auch hier die Jungpflanzenzahlen an. Hohe Windgeschwindigkeiten, die auf dem exponierten Standort der Harz-

hochlagen häufig sind, können dazu beitragen, Fichtensamen über weite Distanzen zu transportieren. Nach Heurich (2001) können Samen auf einer verharrten Schneeoberfläche auch mithilfe des Windes über weite Entfernungen verweht werden.

4.3 Verjüngungserfolg

Bei der Beurteilung des Regenerationserfolgs spielt neben der Entwicklung der Verjüngungsdichte auch die Höhe der Verjüngung eine bedeutende Rolle. Heurich (2001) schließt aus Untersuchungen im Nationalpark Bayerischer Wald, dass eine Verjüngungspflanze ab einer Höhe von 20 cm eine hohe Überlebenswahrscheinlichkeit besitzt. Als gesichert stuft Bauer (2002) Verjüngungspflanzen ein, die höher als 50 cm sind. Mettin (1977) sieht Verjüngung erst dann als gesichert an, wenn sie größer als 75 cm ist. Individuen mit einer Größe von 21-75 cm hält er für bedingt gesichert. Auf dem Quitschenberg war nur 1 % der Fichtenverjüngung zum Zeitpunkt ihres Absterbens größer als 49 cm. Bei der Eberesche waren 76 % der abgestorbenen Individuen kleiner als 50 cm.

Einen Richtwert für eine gesicherte Wiederbewaldung als Kombination aus Verjüngungsdichte und Mindesthöhe gibt Bauer (2002) an. Sofern mindestens 1.000 Verjüngungspflanzen pro Hektar mit einer Höhe über 10 cm vorhanden sind, wird ein Bestand als ausreichend verjüngt angesehen. Mettin (1977) bezeichnet eine Verjüngungsdichte von 1.000 bis 3.000 St. ha⁻¹ als ein ausreichendes Verjüngungspotenzial.

Im Jahr 2006 werden die Mindestanforderungen von Bauer (2002) an eine gesicherte Verjüngung von 1.000 St. ha⁻¹ der über 10 cm hohen Pflanzen in allen Straten erfüllt. Bei einer höheren Anforderung an die Mindesthöhe (≥ 50 cm) ist im Jahr 2006 die Verjüngung der Straten Freifläche, Mischstratum und Stehendes Totholz als gesichert einzustufen. Im Lebenden Bestand wurden diese Anforderungen nicht erfüllt. Dies wird durch die hohe Dichte von 3.940 St. ha⁻¹ ausgeglichen. Selbst im Verhau ließen sich 782 Verjüngungspflanzen ha⁻¹ finden, die größer als 50 cm waren. Auf dem Quitschenberg ist demnach eine dauerhafte Wiederbewaldung aus Naturverjüngung sichergestellt.

4.4 Bedeutung der Kleinstandorte

Die sog. *Moderholzverjüngung* ist für die Fichte im Hochgebirge und in den Hochlagen der Mittelgebirge nach zahlreichen Untersuchungen von entscheidender Bedeutung (Eichrodt 1970, Hillgarter 1971, Zierl 1972, Stöcker 1994, Rall 1995, Stöckli 1995, Brang et al. 2003, Beier u. Göttlieb 2006, Beier et al. 2007). Stöcker (ebd.) bezieht den Anteil der Moderholzverjüngung in Reitgras-Fichtenwäldern des Harzes mit 80 %. Insbesondere Eichrodt (1970) hat sich eingehend mit diesem Phänomen beschäftigt. Die Vorteile einer Verjüngung auf Moderholz fasst er folgendermaßen zusammen: fehlende Staunässe, fehlende Möglichkeit der Verdichtung, gute Wasserversorgung, verzögerte Evaporation, keine bzw. wenig Konkurrenz durch Kraut- und Strauchvegetation sowie kürzere Dauer der Schneebedeckung. Jehl (2001) weist darauf hin, dass Moderholz im Bergfichtenwald zu den wenigen Bereichen gehört, welche frei sind von krautiger Vegetation und damit einen Konkurrenzvorteil für die Verjüngung bieten. Als weiterer Vorteil wird eine stärkere Erwärmung von Moderholz im Vergleich zur Umgebung genannt (Bauer 2002).

Der Bedeutung von Totholz für die Baumverjüngung lässt sich nur einschätzen, wenn der Flächenanteil des Totholzes berücksichtigt wird. Hofgaard (1993) stellte in einem Fichtenurwald in Nordschweden fest, dass 40 % der Fichtenverjüngung auf liegendem Holz und Stubben wuchsen, die beiden Kleinstandorte aber nur einen Flächenanteil von zusammen 6 % einnahmen. Konnert (2000) beobachtete im Nationalpark Berchtesgaden, dass sich 14 % der Fichten auf Totholz etabliert hatten, dieser Kleinstandort aber nur 1,5 % der Gesamtfläche ausmachte. Bauer (2002) fand auf Schadflächen nach Borkenkäferbefall im Bayerischen Wald, dass sich 5 % der Fichtenverjüngung auf

liegendem Totholz und 13,8 % auf Stubben etablierten, die aber nur in 4 % bzw. 3,3 % der Probekreise der dominierende Kleinstandort waren. Reif und Przybilla (1998) ermittelten im Bayerischen Wald auf starken Stubben (Durchmesser > 20 cm), die älter als 20 Jahre waren, die dichteste Fichtenverjüngung aller Kleinstandorte mit mehr als 20.000 St. ha⁻¹. Heurich (2001) konnte zeigen, dass Fichtenverjüngung auf Moderholz 7-fach wahrscheinlicher auftrat als auf der Gesamtfläche.

Diese Ergebnisse können für die Fichtenverjüngung auf dem Quitschenberg bestätigt werden. Allerdings ist der Effekt vergleichsweise schwach ausgeprägt. Dies dürfte auf den bisher geringen Zersetzungsgrad des liegenden Holzes zurückzuführen sein. So weisen mehrere Autoren darauf hin, dass Moderholzverjüngung vor allem auf fortgeschritten zersetztem Holz stattfindet (Hofgaard 1993, Rall 1995, Ertle 1998, Siegrist 2000, Bauer 2002, Kupferschmid u. Bugmann 2005).

Heurich (2001) stellte im Bayerischen Wald eine leicht verjüngungshemmende Wirkung von Moderholz für die Eberesche fest – ein Ergebnis, dass sich auch am Quitschenberg bestätigt hat.

Die Bedeutung von *Wurzeltellern* als Kleinstandort für die Verjüngung wird unterschiedlich bewertet. Bauer (2002) und Heurich (2001) konnten einen verjüngungsfördernden Effekt dieses Kleinstandorts nachweisen. Auf Eberesche wirkten Wurzelsteller jedoch verjüngungshemmend. Lässig und Schönenberger (1997) weisen allgemein darauf hin, dass auf Wurzeltellern viele junge Bäume wachsen. Ungünstige Eigenschaften dieses Kleinstandorts für die Verjüngung sind die schlechte Wasserspeicherfähigkeit sowie die physikalische Instabilität (Peterson u. Pickett 1990).

Kleinstandorte, die sich auf dem Quitschenberg über alle Straten hinweg als verjüngungsfördernd für die Fichte erwiesen haben, waren Reisigfelder und Stubben. Für die Stubben deckt sich das Ergebnis mit den in der Literatur gefundenen Aussagen, wobei der Effekt auf dem Quitschenberg nicht sehr deutlich ausfiel. Die von Heurich (2001) festgestellte starke Begünstigung der Verjüngung der Eberesche durch Reisig konnte auf dem Quitschenberg nicht beobachtet werden.

4.5 Einfluss des Wildes

Der bevorzugte Verbiss der Eberesche im Vergleich zur Fichte ist vielfach beschrieben worden (Mettin 1977, Hytteborn et al. 1987, Otto 1991, Kabel 1999, Konnert 2000, Siegrist 2000, Heurich 2001, Bauer 2002). Dabei liegen die Angaben für den Terminaltriebverbiss zwischen 14 % und 48 % (Mettin 1977, Konnert 2000, Siegrist 2000, Heurich 2001). Die auf dem Quitschenberg ermittelten Verbissprozente sind deutlich höher.

Die in der Literatur angegebenen Verbissprozente für die Fichte liegen mit Werten bis 10 % deutlich unter denen der Eberesche (Mettin 1997, Konnert 2000, Siegrist 2000, Heurich 2001). Vergleichbare Werte wurden auf dem Quitschenberg ermittelt. Das geringe Verbissprozent der Fichte dürfte u. a. auf das Vorhandensein der Eberesche im Sinne eines „Blitzableiters“ zurückzuführen sein (Otto 1991).

4.6 Zusammenfassende Wertung der Einflussfaktoren

In der vorliegenden Untersuchung konnte in weitgehender Übereinstimmung mit vergleichbaren Studien (Stöcker 1994, Heurich 2001, Jehl 2001, Weckesser et al. 2006) die Regenerationsfähigkeit eines mitteleuropäischen Hochlagen-Fichtenwaldes belegt werden. Frühere Befürchtungen einer ausbleibenden Wiederbewaldung nach größeren Störereignissen haben sich nicht bestätigt. Als wichtigste Faktoren für das Ausmaß und die Geschwindigkeit der Gehölzverjüngung zeigten sich bei der Fichte das Vorhandensein von Samenquellen, die Konkurrenz der Begleitvegetation, insbesondere von *Calamagrostis villosa*, sowie das Angebot geeigneter Kleinstandorte wie Moderholz und Reisigfeld. Inwieweit die Eberesche auch zukünftig an der weiteren Waldentwicklung in relevantem Ausmaß beteiligt sein wird, bestimmt im Wesentlichen der Wildverbiss. Unter den gegenwärtigen Bedin-

gungen ist die Eberesche als Mischbaumart nur bei entsprechendem Zaunschutz gesichert.

Danksagung

Für die Versuchskonzeption sowie die Anlage und Aufnahme der Untersuchungsflächen möchten die Autoren Prof. Dr. Sven Wagner, Burckhardt Röker, Uwe Dickel und Regina Petersen herzlich danken. Roland Steffens sei besonders gedankt für die Erstellung der GIS-Karten.

Literatur

- Bachofen H. 2002. Erfassung der Verjüngung in Versuchsflächen der Waldwachstumsforschung: Methoden und erste Resultate. In: Kenk, G. (Hrsg.) Deutscher Verband Forstlicher Forschungsanstalten, Sektion Ertragskunde, Beiträge zur Jahrestagung 2002, 177-184
- Bauer M.L. 2002. Walddynamik nach Borkenkäferbefall in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. Dissertation TU München
- Beier R., Göttlein A. 2006. Verjüngung der Fichte im naturnahen Bergmischwald und auf Schutzwald-Sanierungsflächen. AFZ/DerWald 61, 820-822
- Beier R., Meyer R., Göttlein A. 2007. Regeneration of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. Eur. J. For. Res. 126, 11-22
- Bortz J. 2005. Statistik für Human- und Sozialwissenschaftler. 6. Aufl. Springer, Heidelberg
- Bouget C., Duelli, P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. Biol. Conserv. 118, 281-299
- Brang P. 1996. Experimentelle Untersuchungen zur Ansammlungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Beiheft Schweiz. Zeitschrift Forstwesen 77
- Brang P., Moran J., Puttonen P., Vyse A. 2003. Regeneration of *Picea engelmannii* and *Abies lasiocarpa* in high-elevation forests of south-central British Columbia depends on nurse logs. Forestry Chronicle 79, 273-279
- DeRose R.J., Long, J.N. 2007. Disturbance, structure, and composition: spruce beetle and Enbelmann spruce forests on the Markagunt Plateau, Utah. For. Ecol. Manage. 244, 16-23
- Eichrodt R. 1970. Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Beiheft Zeitschr. Schweiz. Forstverein 45
- Erlbeck R. 1998. Die Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*) – ein Porträt des Baum des Jahres 1997. Ber. Bayer. Landesanstalt Wald u. Forstwirtschaft 17, 2-14
- Ertle, I. 1998. Bestandesstruktur, Totholz, Verjüngung und Vegetation auf Dauerbeobachtungsflächen im Reitgras-Fichtenwald des Nationalparks Hochharz. Diplomarbeit Universität Göttingen
- Fischer A. 1996. Forschung auf Dauerbeobachtungsflächen im Wald – Ziele, Methoden, Analysen, Beispiele. Archiv für Naturschutz und Landschaftsforschung 35, 87-106
- Fischer A., Jehl H. 1999. Vegetationsentwicklung auf Sturmwurfflächen im Nationalpark Bayerischer Wald aus dem Jahre 1983. Forstl. Forschungsber. München 176, 93-101
- Fischer A., Abs G., Lenz F. 1990. Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf. Ansätze einer „Urwaldforschung“ in der Bundesrepublik. Forstwiss. Cbl. 109, 309-326
- Gauer J., Aldinger E. (Hrsg.) 2005. Waldökologische Naturräume Deutschlands. Mitt. Verein Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenz. 43
- Göthlin E., Schroeder L.F., Lindelöw A. 2000. Attacks by *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* in windthrown spruces (*Picea abies*) during the two years following a storm felling. Scand. J. For. Res. 15, 542-549
- Heiseke D. 1969. Untersuchungen über Samenproduktion und Samenflug, Keimung und Keimlingsentwicklung bei der Fichte. Dissertation Universität Göttingen
- Heurich M. 2001. Waldentwicklung im montanen Fichtenwald nach großflächigem Buchdruckerbefall im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.) Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Wissenschaftliche Reihe 14, 99-177
- Heurich M., Rall H. 2006. Hochlageninventur 2005 und Luftbilddauswertung 2003 bis 2005 – Ergebnisse der Untersuchungen zur Waldentwicklung im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.) Berichte aus dem Nationalpark 3

- Hillgarter F.W. 1971. Waldbauliche und ertragskundliche Untersuchungen im subalpinen Fichtenurwald Scatlé/Brigels. Beiheft Zeitschr. Schweiz. Forstverein 48
- Hlawatsch H. 1994. Die Wälder des Nationalparks Hochharz. In: Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Sachsen-Anhalt. Nationalparkverwaltung Hochharz (Hrsg.) Nationalpark Hochharz: Wald und Waldentwicklung – Belastungen und Chancen im Nationalpark, 11-17
- Hofgaard A. 1993. Structure and regeneration patterns in a virgin *Picea abies* forest in northern Sweden. Journal of Vegetation Science 4, 601-608
- Hyttborn H., Packham J.R., Verwijst T. 1987. Tree population dynamics, stand structure and species composition in the montane virgin forest of Vallibacken, northern Sweden. Vegetatio 72, 3-19
- Jehl H. 1995. Die Waldentwicklung auf Windwurfflächen im Nationalpark Bayerischer Wald. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.) Nationalpark Bayerischer Wald: 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Ber. wissenschaftliche Beobachtung der Waldentwicklung, 112-145
- Jehl H. 1999. Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.) Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall. Wissenschaftliche Reihe 14, 49-98
- Kabel V. 1999. Erfassung und Bewertung der Verjüngungsdynamik auf der Borkenkäfersukzessionsfläche am Quitschenberg. Diplomarbeit Fachhochschule Hildesheim/Holzminde/Göttingen
- Keidel S. 2008. Regeneration eines naturnahen Fichtenwaldökosystems nach großflächiger Störung. Masterarbeit Universität Göttingen
- Knolle F., Oesterreich B., Schulz R., Wrede V. 1997. Der Harz: Geologische Exkursionen. Klett-Perthes, Gotha
- Koch A. 2001. Erfassung und Auswertung der Verjüngungsdynamik und der Vegetationsentwicklung am Quitschenberg/Harz. Diplomarbeit. Fachhochschule Hildesheim/Holzminde/Göttingen
- Köhler W., Schachtel G., Voleske P. 2002. Biostatistik: Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler. 3. Aufl. Springer, Berlin, Heidelberg
- Konnert V. 2000. Gemeinsame Auswertung der 1. und 2. permanenten Stichprobeninventur. In: Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.) Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 43, 7-92
- Kupferschmid A.D., Bugmann H. 2005. Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. Forest Ecology and Management 205, 251-265
- Lässig R., Schönenberger W. 1997. Was passiert, wenn man die Natur sich selber überlässt? Ergebnisse der Sukzessionsforschung auf Windwurfflächen. In: Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege (Hrsg.) Wildnis – ein neues Leitbild!? Laufener Seminarbeiträge 1, 67-74
- Leder B. 1992. Weichlaubhölzer: Verjüngungsökologie, Jugendwachstum und Bedeutung in Jungbeständen der Hauptbaumarten Buche und Eiche. In: Landesanstalt für Forstwirtschaft Nordrhein-Westfalen (Hrsg.) Schriftenr. Landesanstalt für Forstwirtschaft Nordrhein-Westfalen (Sonderband)
- Leder B. 1998. Die Vogelbeere – eine unterschätzte Baumart unserer Mittelgebirge. Ber. Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft 17, 25-43
- Messerschmidt J. 1985. Zum geschichtlichen Waldbild des Westharzes und den potentiell-natürlichen Bäumen und Sträuchern der Betriebsklasse „Harzhochlagen“. Diplomarbeit Universität Göttingen
- Mettin C. 1977. Zustand und Dynamik der Verjüngung der Hochlagenwälder im Werdenfelser Land. Dissertation Ludwig-Maximilians-Universität München
- Meyer P., Petersen R. 2003. Regeneration naturnaher Fichtenwälder nach großflächigen Störungen. Forst u. Holz 58, 401-406
- Mößnang M., Kühnel S. 1999. Natürliche Verjüngung auf Sturmflächen vom Februar 1990 in Bayern: Ergebnisse von Dauerbeobachtungen und Folgerungen für die Praxis. Forstl. Forschungsber. München 176, 61-69
- NFA (Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt) 1995. Bericht über die Standortsklassifizierung der Probekreise der Sukzessionsforschungsfläche „Quitschenberg“ aus der Grundakte „Quitschenberg“. Göttingen
- Niedersächsisches Forstplanungsamt. 1992. Bestandeslagerbuch Forstamt Oderhaus, Revier Torfhaus. Wolfenbüttel
- Niedersächsisches Forstplanungsamt. 2003. Bestandeslagerbuch Nationalpark Harz, Nationalparkrevier Torfhaus. Wolfenbüttel
- Niemeyer H., Ackermann J., Watzek G. 1995. Eine ungestörte Massenvermehrung des Buchdruckers (*Ips typographus*) im Hochharz. Forst u. Holz 50, 239-243
- Otto H.J. 1991. Langfristige, ökologische Waldbauplanung für die Niedersächsischen Landesforsten. Band 2. Aus dem Walde: Mitteilungen der Niedersächsischen Landesforstverwaltung 43
- Petersen R., Guericke M. 2004. Untersuchungen zur Wuchsdynamik und Verjüngung der Fichte in Plenterwaldstrukturen. Forst u. Holz 59, 58-62
- Peterson C.J., Pickett S.T.A. 1990. Microsite and elevational influences on early forest regeneration after catastrophic windthrow. Journal of Vegetation Science 1, 657-662
- Rall H. 1995. Die Wälder im Nationalpark Bayerischer Wald: Von forstwirtschaftlicher Prägung zur natürlichen Entwicklung. In: Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald (Hrsg.) Nationalpark Bayerischer Wald: 25 Jahre auf dem Weg zum Naturwald. Ber. wiss. Beobachtung der Waldentwicklung, 9-57
- Reif A., Przybilla M. 1995. Zur Regeneration der Fichte (*Picea abies*) in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. Hoppea, Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft 56, 467-514
- Reif A., Przybilla M. 1998. Regeneration der Fichte in den Hochlagen des NP Bayerischer Wald. AFZ/DerWald 53, 400-403
- Rohmeder E. 1972. Das Saatgut in der Forstwirtschaft. Paul Parey, Hamburg, Berlin
- Röhrig E., Bartsch N., von Lüpke B. 2006. Waldbau auf ökologischer Grundlage. Ulmer, Stuttgart
- Röker, B. (undatiert): Sukzessionsforschung auf dem Quitschenberg im Nationalpark Harz. Unveröffentlichter Bericht aus der Grundakte „Quitschenberg“. Nordwestdt. Forstl. Versuchsanstalt Göttingen
- Sauerbrey J. 1999. Erfassung und Bewertung der Verjüngungsdynamik auf der Borkenkäfersukzessionsfläche am Quitschenberg im Traktverfahren. Diplomarbeit. Fachhochschule Hildesheim/Holzminde/Göttingen
- Schubart W. 1978. Die Verbreitung der Fichte im und am Harz vom hohen Mittelalter bis in die Neuzeit. Aus dem Walde: Mitt. Nieders. Landesforstverwaltung 28
- Siegrist J. 2000. Natürliche Wiederbewaldung und Struktur eines ungeräumten Fichten-Windwurfs auf potentiell Bergmischwaldstandort im Nationalpark Berchtesgaden. In: Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.) Waldentwicklung im Nationalpark Berchtesgaden von 1983 bis 1997. Nationalpark Berchtesgaden Forschungsbericht 43, 93-146
- Stöcker G. 1994. Natürliche Dynamik der Berg-Fichtenwälder im Nationalpark Hochharz. In: Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Sachsen-Anhalt; Nationalparkverwaltung Hochharz (Hrsg.) Nationalpark Hochharz: Wald und Waldentwicklung – Belastungen und Chancen im Nationalpark, 38-45
- Stöcker G. 2001. Wachstumsdynamik der Fichte (*Picea abies* (L.) KARS-TEN) in naturnahen Fichtenwald-Ökosystemen des Nationalparks Hochharz. 1. Regenerations- und Wachstumsphase. Forstwiss. Cbl. 120, 187-202
- Stöckl B. 1995. Moderholz für die Naturverjüngung im Bergwald. Anleitung zum Moderanbau. Wald u. Holz 76, 8-14
- Türk W. 1998. Die Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*) als Bestandteil einheimischer Wald- und Gebüschgesellschaften. Ber. Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft 17, 18-24
- Wagner S. 1993. Sukzessionsforschungsprojekt „Quitschenberg“. Unveröffentlichter Bericht aus der Grundakte „Quitschenberg“. Nordwestdt. Forstl. Versuchsanstalt Göttingen
- Weckesser M., Schmidt, J.E.U., Meyer, P., Unkrig, W., Wevell von Krüger, A. 2006. Der Naturwald Bruchberg im Nationalpark Harz – Vegetation, Waldstruktur und Arthropodenfauna. Schr. Forstl. Fakultät Univ. Göttingen u. Nordwestdt. Forstl. Versuchsanstalt 141
- Weiss U. 1993. Walderneuerung auf Problemstandorten der Harzhochlagen – ein Baumartenanbau- und Düngungsversuch. Ber. Forschungszentrum Waldökosysteme Univ. Göttingen A 102
- Wermelinger B., Duelli P., Obrist M.K. 2002. Dynamics of saproxylic beetles (*Coleoptera*) in windthrow areas in alpine spruce forests. For. Snow Landscape Res. 77, 133-148
- Zierl H. 1972. Der Hochwald. Untersuchungen über die Fichtenbestände in den Hochlagen des Bayerischen Waldes. Forstwissenschaftliche Forschungen. Beiheft Forstwiss. Cbl. 33
- Zierl H., Siegrist J. 1999. Sturmwürfe 1990 im Nationalpark Berchtesgaden und Folgeentwicklungen. Forstl. Forschungsber. München 176, 82-92