Peter Meyer, Göttingen

Natürliche Dynamik mitteleuropäischer Fichtenwälder unter dem Einfluss des Klimawandels am Beispiel der Waldforschungsfläche Bruchberg im Nationalpark Harz

1. Einleitung

In der natürlichen Waldvegetation Deutschlands würden Fichtenwälder lediglich einen Anteil von 0,2 % der derzeitigen Waldfläche in den Hochlagen einiger Mittelgebirge und den Alpen einnehmen (eigene Auswertung der Karte von Suck et al. 2013). Als natürliche Mischbaumart ist die Fichte zudem in Bergmisch- und Moorwäldern vertreten. Sie wurde allerdings weit über ihr natürliches Verbreitungsgebiet hinaus forstlich angebaut und gefördert, so dass ihr heutiger Anteil an der Waldfläche nach den Daten der jüngsten Bundeswaldinventur 25 % beträgt.

Fichtenwälder gelten als besonders störungsanfällige Ökosysteme (Spellmann et al. 2007, Kölling et al. 2009, Staupendahl 2011), einerseits wegen ihrer Sturm- und Schneebruchgefährdung, anderseits wegen des Befalls durch Borkenkäfer und hier insbesondere des Buchdruckers. Der Borkenkäferbefall wird durch das Angebot an bruttauglichem Fichtenholz und die Temperatur gesteuert (Wermelinger 2004). Eine trocken-warme Vegetationszeit begünstigt die Populationsentwicklung und kann insbesondere in Verbindung mit einem hohen Angebot an Windwurfholz zu einer Massenvermehrung führen, in deren Folge Fichtenwälder flächenhaft absterben. Diese Prozesse dürften durch den prognostizierten Klimawandel deutlich verstärkt werden (Rahmstorf & Coumou 2011, Thom & Seidl 2016). Sowohl aus Sicht des Naturschutzes als auch der Forstwirtschaft ist es von Interesse, die Störungsdynamik von Fichtenwäldern sowie die nachfolgenden Regenerationsprozesse besser zu verstehen. Die langfristige Untersuchung von Wäldern mit natürlicher Entwicklung kann hierzu entscheidend beitragen. So können die Folgen einer Unterschutzstellung besser abgeschätzt und Rückschlüsse auf die Behandlung bewirtschafteter Fichtenwälder gezogen werden. Insbesondere vor dem Hintergrund des Klimawandels ist ein verbessertes Verständnis von Störungen in Fichtenwäldern und deren Potenzial zur Regeneration von zentraler Bedeutung.

Am Beispiel der mehrfach durch Stürme und Borkenkäferbefall betroffenen Waldforschungsfläche (WFF) Bruchberg im Nationalpark Harz wurden daher die folgenden Fragestellungen untersucht:

- Haben Stürme und Borkenkäferbefall zu einem flächenhaften Absterben der Waldbestände geführt?
- Hat nach diesen Störungen eine Erneuerung des Baumbestandes durch Etablierung und Aufwachsen von Jungpflanzen stattgefunden?
- Wenn ja, gleicht die Regeneration das störungsbedingte Absterben weitgehend aus? Wie nah befindet sich der Waldbestand an einem Fließgleichgewicht zwischen Absterben und Regeneration?
- Nehmen Pionierbaumarten nach den Störungen zu?
- Nimmt die Heterogenität des lebenden Baumbestandes nach der Störung ab?

2. Die Waldforschungsfläche Bruchberg

Die WFF Bruchberg liegt in einer Höhe zwischen 820 und 918 m ü. NHN und repräsentiert die natürlichen Fichtenwälder des Hochharzes. Hier kommen sowohl der Wollreitgras-Fichtenwald auf mineralischen Standorten als auch der Torfmoos- und Moor-Fichtenwald vor, zudem finden sich auf kleiner Fläche natürlicherweise waldfreie Nieder- und Hochmoore (Weckesser et al. 2006). Die WFF Bruchberg entspricht dem 1972 ausgewiesenen Naturwald Bruchberg und ist Teil des Naturwaldsystems der NW-FVA (Meyer et al. 2015). Naturwälder sind Waldgebiete, die nicht mehr bewirtschaftet werden und deren natürliche Entwicklung wissenschaftlich untersucht wird.

Die Entwicklung der Waldbestände im Naturwald Bruchberg wurde in den vergangenen Jahrzehnten durch Windwürfe und Borkenkäferbefall geprägt. Windwürfe sind in den Jahren 1972 (Novemberorkan), 1976, 1990, 2003 und 2009 dokumentiert. Ein stärkerer Borkenkäferbefall fand in den Jahren 1996 und 1997 statt und führte zu einem größerflächigen Absterben der Altbestände. Entsprechend der Naturwald- und Nationalparkidee wurden keine Bekämpfungsmaßnahmen durchgeführt.

Die Waldbestände wurden in den Jahren 1997, 2008 und 2018 auf jeweils 71 Probekreisen von 0,1 ha Größe nach dem niedersächsischen Verfahren für die Naturwaldforschung erfasst (Meyer & Fricke 2018). Anhand dieser Inventurdaten ist es möglich, die natürliche Entwicklung dieses Fichtenwaldes über einen Zeitraum von 21 Jahren zu verfolgen und einer genaueren Analyse zu unterziehen.

3. Klimaentwicklung im Harz

Um die klimatischen Rahmenbedingungen der Naturwaldentwicklung einzuordnen, wurden die Klimadaten der Wetterstationen Wernigerode, Braunlage und Brocken ab dem Jahr 1950 ausgewertet. Als wichtige Kennwerte wurden die Tagesmitteltemperatur und die Niederschlagssumme in der Vegetationszeit in ihrer zeitlichen Entwicklung von 1950 bis 2018 näher betrachtet (Abb. 1).

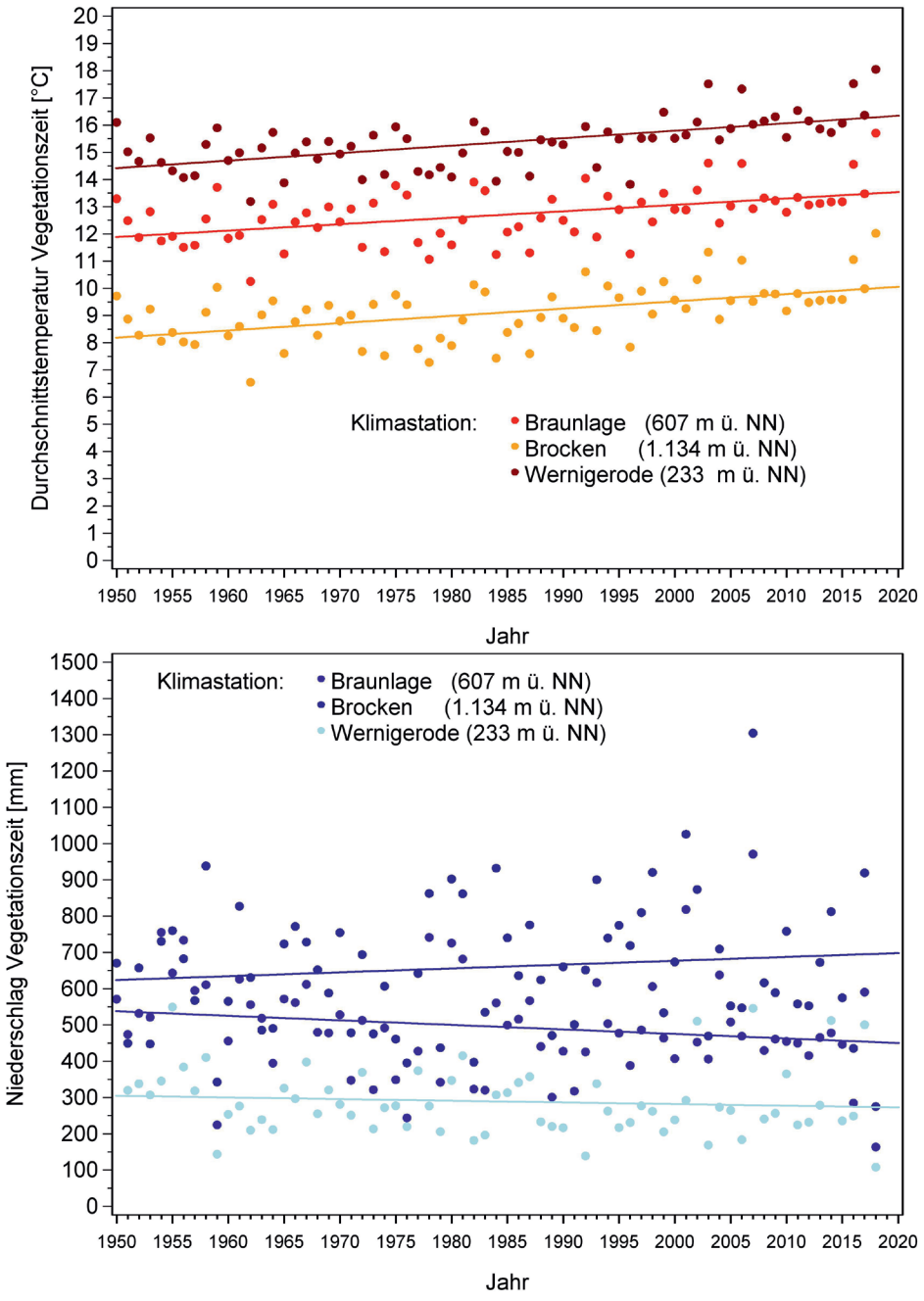

Abb. 1: *Entwicklung der Tagesmitteltemperatur (oben) und der Niederschlagssumme (unten) in der Vegetationszeit (01.05.-30.09.) für verschiedene Klimastationen im Harz von 1950 bis 2018.*

Während die Tagesmitteltemperatur deutlich in allen Höhenlagen mit etwa gleicher Rate angestiegen ist, lässt die Höhe des Niederschlages keinen Trend erkennen (vgl. aber Lange 2013 und Baumann 2019 in diesem Band). Bei gleichbleibenden Niederschlägen und steigender Temperatur verringert sich die klimatische Wasserbilanz und das Risiko von Trockenstress nimmt zu. Durch den Temperaturanstieg verlängert sich zudem die Vegetationszeit, was zu einer erhöhten Verdunstung und einer Verschlechterung der Wasserversorgung führen dürfte. Höhere Temperaturen begünstigen die Entwicklung der Borkenkäferpopulation zum einen direkt, da ihre Entwicklung durch die Temperatur gesteuert wird und zum anderen indirekt durch ein erhöhtes Angebot an bruttauglichen Fichten, da der Harzfluss der Bäume vermindert und damit die Abwehrmechanismen geschwächt werden.

4. Ergebnisse

4.1 Status und Entwicklung der Bestandesdichte im Derbholzbestand

Bereits 1997 war die Dichte des lebenden Derbholzbestandes (Bäume mit einem Durchmesser in Brusthöhe ≥ 7 cm) mit einer durchschnittlichen Grundfläche von 17,8 m^2 je Hektar und einem mittleren Holzvorrat von 115 m^3 je Hektar vergleichsweise gering (Tab. 1). Im Verlauf des Untersuchungszeitraums hat sie weiter abgenommen. Das gilt ebenfalls für die Baumzahl. Ein Baumartenwechsel oder eine Zunahme der schon 1997 unbedeutenden Mischbaumarten hat im Untersuchungszeitraum nicht stattgefunden. Weder die Eberesche noch die Birken nehmen einen nennenswerten Anteil ein. Zwar ist ein flächenhafter Zusammenbruch des Baumbestandes nicht zu erkennen, jedoch schreitet das Absterben im Untersuchungszeitraum weiter voran, wird jedoch durch Einwuchs (Bäume überschreiten die Durchmesserschwelle von 7 cm) und Zuwachs des verbleibenden Baumbestandes teilweise ausgeglichen.

Der jährliche Holzzuwachs lag im Durchschnitt bei 2,4 m^3 je Hektar. Überschlägig dürfte demnach von 1997 bis 2018 ein Holzvolumen von 76,4 m^3 je Hektar (Zuwachs 2,4 m^3 je Hektar x 21 Zuwachsperioden + 26 m^3 je Hektar Differenz zwischen 1997 und 2018) abgestorben sein, was einer jährlichen Totholznachlieferung von 3,6 m^3 je ha entspricht. Die mittlere Totholzmenge hat jedoch lediglich um 21 m^3 je Hektar zugenommen, da ein erheblicher Teil im Lauf des Untersuchungszeitraums zersetzt worden ist. Die Menge des liegenden Totholzes ist von 14 m^3 je Hektar im Jahr 1997 auf mehr als das Dreifache bis 2018 angestiegen. Diese Zunahme geht sowohl auf Windwürfe und Schneebruch als auch das Umbrechen von bereits toten stehenden Bäumen und Stümpfen zurück. Die Zunahme der Anzahl stehender toter Bäume zeigt, dass auch nach 1997 Borkenkäferbefall eine Rolle in der WFF gespielt hat.

Baumart	Aufnahmejahr und Differenz	Lebender Bestand			Totholz		
		Stammzahl	Grundfläche [m^2]	Volumen [m^3]	stehend Stammzahl	liegend [m^3]	gesamt [m^3]
Fichte	2018	425	15,2	88	276	57	101
	Diff.	-16	-2,4	-26	16	44	22
Birke	2018	7	0,2	1	2	0	0
	Diff.	-2	0,0	0	-1	0	0
Eberesche	2018	<0,5	<0,5	<0,5	0	0	0
	Diff.	<0,5	<0,5	<0,5	0	0	0
Summe	2018	431	15,4	89	278	57	101
	Diff.	-18	-2,4	-26	15	44	22

Tab. 1: *Mittelwerte der Probekreiserhebungen für den Derbholzbestand je Hektar im Jahr 2018 und Differenz zur ersten Inventur im Jahr 1997 (liegendes Totholz wurde erst ab einem Mindestdurchmesser von 20 cm erfasst)*

4.2 Status und Entwicklung der Gehölzverjüngung

Mit durchschnittlich mehr als 3.800 Jungpflanzen je Hektar im Jahr 2018 kann die Verjüngung des Baumbestandes der WFF Bruchberg als gesichert angesehen werden (Tab. 2). Insgesamt hat die Anzahl an Jungpflanzen in allen drei Höhenklassen von 1997 bis 2018 zugenommen. Zudem wird anhand des starken Anstiegs in den Höhenklassen 0,5-2 m sowie >2 m erkennbar, dass die Jungpflanzen aufwachsen. Daneben kommt es aber offensichtlich auch zur Etablierung neuer Individuen, da trotz des Aufwachsens in die höheren Klassen auch die Anzahl der unter 0,5 m hohen Pflanzen angestiegen ist. Der Anteil der Mischbaumarten in der Verjüngungsschicht ist sehr gering und hat im Untersuchungszeitraum vor allem bei den Birken stark abgenommen. Einigen Ebereschen ist es gelungen, über eine Höhe von 0,5 m aufzuwachsen, ohne jedoch die Grenze von 2 m Höhe überschreiten zu können.

Baumart	Aufnahme-jahr	Anzahl Bäume je Hektar und Höhenklasse			
		<0,5 m	0,5-2,0 m	>2,0 m	Summe
Fichte	1997	1.132	378	172	1.683
	2018	1.566	1.513	699	3.778
Birke	1997	349	14	0	363
	2018	68	1	0	69
Eberesche	1997	28	2	0	30
	2018	6	23	0	28
Summe	1997	1.510	394	172	2.076
	2018	1.639	1.537	699	3.875

Tab. 2: *Mittlere Anzahl Bäume je Hektar in der Verjüngungsschicht (Bäume < 7 cm Durchmesser in Brusthöhe, außer Keimlingen) in den Jahren 1997 und 2018.*

4.3 Mortalität, Einwuchs und Nettoentwicklung

Die Dichte eines Baumbestandes verändert sich durch verschiedene Prozesse. Hier sind insbesondere die Etablierung und das Aufwachsen von Jungpflanzen, der Einwuchs in den Derbholzbestand ≥ 7 cm Brusthöhendurchmesser (BHD) sowie Mortalität und Zuwachs der Bäume des Derbholzbestandes zu nennen. Erst die Betrachtung der einzelnen Prozesse, ihrer Abhängigkeit voneinander sowie von den ökologischen Rahmenbedingungen führt zu einem Verständnis der Entwicklungsdynamik. Nachfolgend wird ausschließlich die Anzahl an lebenden und toten Bäumen im stehenden Derbholzbestand je Hektar betrachtet. Die Auswertungen konzentrieren sich auf Einwuchs und Mortalität des Derbholzbestandes.

Die mittleren Mortalitäts- und Einwuchsraten liegen in beiden Untersuchungsperioden auf einem ähnlichen und insgesamt sehr hohen Niveau (Tab. 3). Während von 1997 bis 2008 die Mortalität etwas höher war als der Einwuchs, gleichen sich Einwuchs und Mortalität in der zweiten Perioden zwischen 2008 und 2018 aus.

Parameter	Untersuchungsperiode	
	1997-2008	2008-2018
Mortalität ha^{-1} a^{-1}	12,1 ± 10,5	9,9 ± 11,8
Einwuchs ha^{-1} a^{-1}	10,3 ± 10,5	9,9 ± 12,7
Veränderung der Stammzahl ha^{-1} a^{-1}	-1,8 ± 16,3	0,03 ± 20,0

Tab. 3: *Mittelwerte und Standardabweichungen der Mortalitäts- und Einwuchsraten sowie der Veränderung der Stammzahl in den beiden Untersuchungsperioden 1997-2008 und 2008-2018.*

Insgesamt findet im Baumbestand der WFF Bruchberg eine sehr starke Veränderung statt. Durch Abgang und Zugang wird ein großer Teil des lebenden Baumbestandes ausgetauscht (Abb. 2). Trotz dieses hohen Turnovers bleibt die Baumzahl nahezu konstant, da sich beide Prozesse weitgehend ausgleichen. Gegenüber dem Ausgangswert im Jahr 1997 (siehe Tab. 1) ergibt sich nur eine geringe Änderung. Auch im Bestand der toten Bäume halten sich Abgang und Zugang in etwa die Waage.

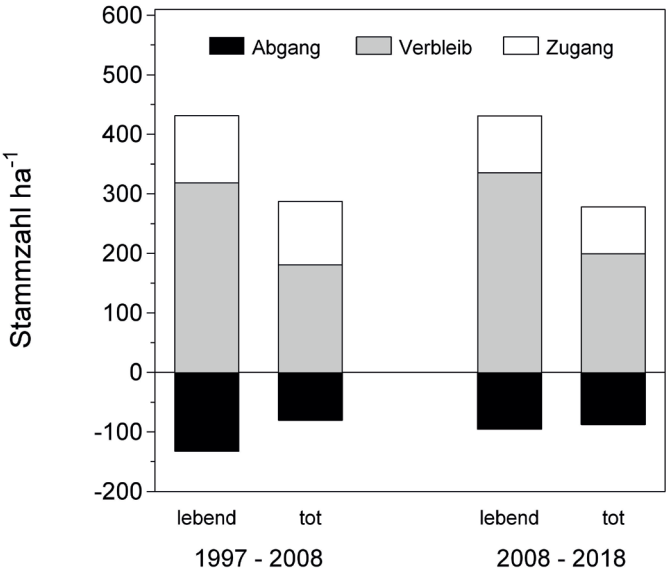

Abb. 2: *Veränderungsprozesse im lebenden und toten Baumbestand. Je Untersuchungsperiode wird zwischen verbleibenden, hinzugekommenen (Zugang) und absterbenden bzw. im Fall stehender toter Bäume umfallenden und umbrechenden Bäumen (Abgang) unterschieden. Zugang und Verbleib ergeben zusammengenommen die Baumzahl am Ende der Periode.*

Die Dynamik des lebenden Baumbestandes weist zudem eine hohe kleinräumige Heterogenität in der WFF Bruchberg auf. Das zeigen die Raten von Einwuchs, Mortalität und Nettoentwicklung für die einzelnen Probekreise (Abb. 3). Während sich in der ersten Untersuchungsperiode noch viele Gruppen von Probekreisen erkennen lassen, in denen einer der beiden Prozesse vorherrscht, treten hohe Einwuchs- und Mortalitätsraten in der Folgeperiode häufiger gleichzeitig auf einer Probefläche auf.

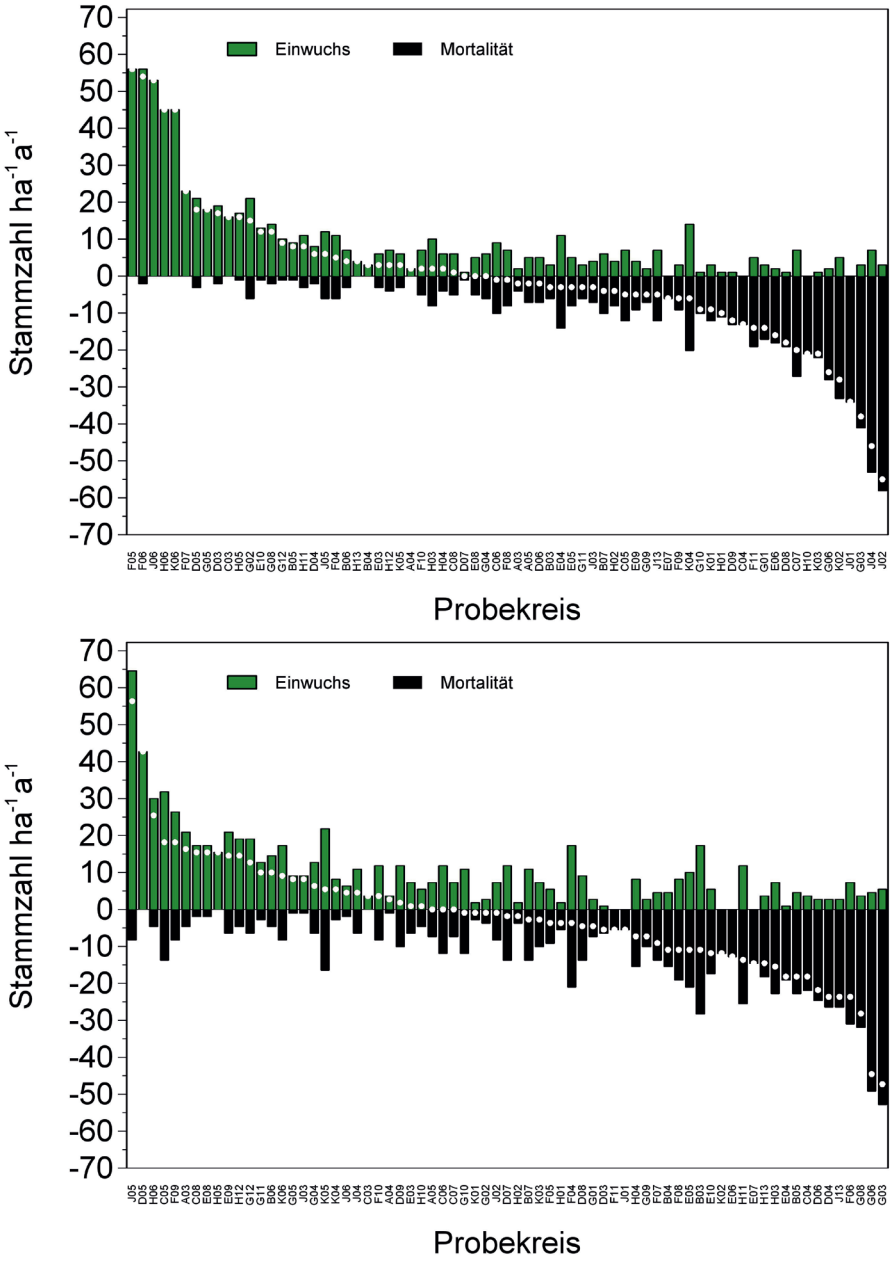

Abb. 3: *Einwuchs, Mortalität und Nettoentwicklung der Stammzahl (weißer Kreis) je Hektar und Jahr der einzelnen Probekreise in der ersten (oben) und zweiten (unten) Untersuchungsperiode.*

4.3.1 Einfluss der Flächengröße auf die Gleichgewichtsnähe

Bei großen Unterschieden zwischen den einzelnen Probekreisen gleichen sich Einwuchs und Mortalität auf der Gesamtfläche der WFF Bruchberg weitgehend aus. Über diese Feststellung hinaus ist es für die Beurteilung der Störungs- und Regenerationsdynamik interessant zu untersuchen, ab welcher Flächengröße ein solcher Gleichgewichtszustand eintritt. Um dieser Frage nachzugehen, wurden benachbarte Probekreise zu Gruppen unterschiedlicher Größe zusammengefasst. Es wurden nur diejenigen Gruppen in die Auswertung einbezogen, die sich nicht räumlich überlappten, d.h. die keine gemeinsamen Probekreise aufwiesen. Da das Ergebnis der Gruppenbildung davon abhängig war, mit welchem Probekreis die erste Gruppe gebildet wurde, sind 10 Varianten errechnet worden, um eine zufällige Variation zu erreichen. Je Variante ergaben sich 27-30 räumlich getrennte Einzelflächen mit 2 Probekreisen (Bezugsfläche 2 Hektar), 16-18 Einzelflächen mit 3 Probekreisen (Bezugsfläche 3 Hektar), 10-13 Einzelflächen mit 4 Probekreisen usw. Ab einer Anzahl von 30 Probekreisen ließ sich in jeder Variante nur noch eine zusammenhängende Einzelfläche bilden.

In einem dynamischen System ist ein Gleichgewichtszustand dadurch gekennzeichnet, dass sich auf- und abbauende Prozesse die Waage halten. Bezogen auf die Baumzahl im lebenden Derbholzbestand kann die Nähe zu einem solchen Fließgleichgewicht durch den Gleichgewichtsquotienten GQ quantifiziert werden:

$$GQ = 1 - \frac{|EIN - MORT|}{EIN + MORT}$$

wobei:

GQ	=	Gleichgewichtsquotient
EIN	=	Einwuchs ha^{-1} in der Untersuchungsperiode
MORT	=	Mortalität ha^{-1} in der Untersuchungsperiode

Die aus den 10 Varianten gemittelten GQ-Werte steigen mit zunehmender Flächengröße zunächst bis zu einem Wert von ca. 20 Hektar steil an (Abb. 4). In der ersten Untersuchungsperiode von 1997 bis 2008 verändert sich GQ ab dieser Flächengröße nicht mehr. Mit einer Höhe von rund 0,9 wird jedoch ein insgesamt hoher Wert erreicht: 90 % der Mortaliät werden durch Einwuchs ausgeglichen. In der zweiten Untersuchungsperiode steigt GQ mit zunehmender Flächengröße weiter an. Bei einem Wert von 70 Hektar wird ein Gleichgewichtszustand erreicht.

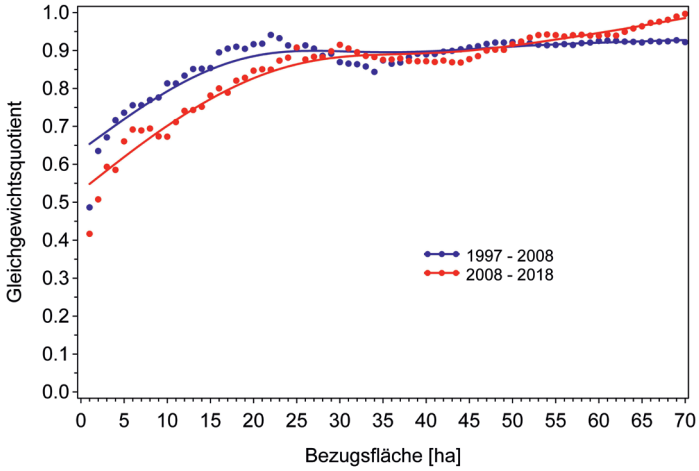

Abb. 4: *Entwicklung des Gleichgewichtsquotienten in Abhängigkeit von der Flächengröße in der ersten und zweiten Untersuchungsperiode. Der Ausgleich erfolgte mit einer Spline-Funktion.*

4.3.2 Räumliche Korrelation der Prozesse

Mit einer Variogramm-Analyse (proc variogram unter SAS 9.4) wurde untersucht, ob Einwuchs, Mortalität und Nettoveränderung der Stammzahl in den beiden Untersuchungsperioden eine statistisch signifikante räumliche Korrelation aufweisen (Tab. 4). Eine fehlende räumliche Korrelation deutet darauf hin, dass die untersuchten Prozesse kleinräumig unterschiedlich ablaufen. Als Kenngrößen wurden Geary's c und Moran's I herangezogen. Negative Z-Werte von Geary's c und positive Z-Werte von Moran's I zeigen eine positive räumliche Korrelation an. Insgesamt ergaben sich ausschließlich positive räumliche Korrelationen, die aber lediglich in der zweiten Untersuchungsperiode und auch hier nur teilweise statistisch signifikant waren. Eine sehr deutliche positive räumliche Beziehung bestand zwischen den Einwuchsraten der einzelnen Probekreise in der zweiten Untersuchungsperiode.

Parameter	1997-2008		2008-2018	
	Geary's c	Moran's I	Geary's c	Moran's I
Mortalität ha^{-1} a^{-1}	-0,6	0,2	-1,2	2,1*
Einwuchs ha^{-1} a^{-1}	-0,6	1,9	-3,4***	4,1***
Veränderung der Stammzahl ha^{-1} a^{-1}	-0,5	1,2	-2,6*	3,3*

Tab. 4: *Z-Werte der Kenngrößen Geary's c und Moran's I für die jährlichen Mortalitäts-, Einwuchs- und Veränderungsraten der Stammzahl je Hektar. Statistisch signifikante Ergebnisse werden anhand der Anzahl an * angezeigt (Irrtumswahrscheinlichkeit p: * < 0,05, ** < 0,01, *** < 0,001).*

4.3.3 Zeitliche Korrelation der Prozesse

Um zu klären, ob es eine Beziehung zwischen den Untersuchungsperioden im Sinne einer Selbstverstärkung (positive Korrelation) oder Dämpfung (negative Korrelation) gibt, wurden Mortalität und Einwuchs der beiden Perioden gegeneinander aufgetragen (Abb. 5). Für die Gesamtzahl der Probekreise lässt sich weder eine positive noch ein negative Korrelation erkennen.

4.3.4 Bestimmungsgrößen von Mortalität und Einwuchs

Die Einwuchsraten sind ein Maß für die Geschwindigkeit der Regeneration des Baumbestandes, während die Mortalitätsraten die Stärke der Störung durch Windwurf und Borkenkäfer zum Ausdruck bringen. Mit einem allgemeinen linearen Modell wurde der Einfluss verschiedener Umweltfaktoren auf diese beiden Prozesse untersucht. Als potenziell bedeutsame Umweltfaktoren gingen die Waldgesellschaft (Weckesser et al. 2006), die Nährstoff- und Wasserversorgung nach der niedersächsischen forstlichen Standortkartierung, die Stammzahl und Grundfläche je Hektar am Anfang der Periode, die Dichte an Jungpflanzen der Voraufnahme (nur für die Einwuchsraten), die Mortalitätsrate in der vorherigen und in der aktuellen Untersuchungsperiode (nur für die Einwuchsraten) sowie die Werte von Einwuchs bzw. Mortalität der vorherigen Untersuchungsperiode (s.o. zeitliche Autokorrelation; nur für die Periode von 2008-2018 möglich) in die Modellbildung ein. Die Optimierung der Modelle erfolgte mit der Prozedur proc glmselect unter SAS 9.4.

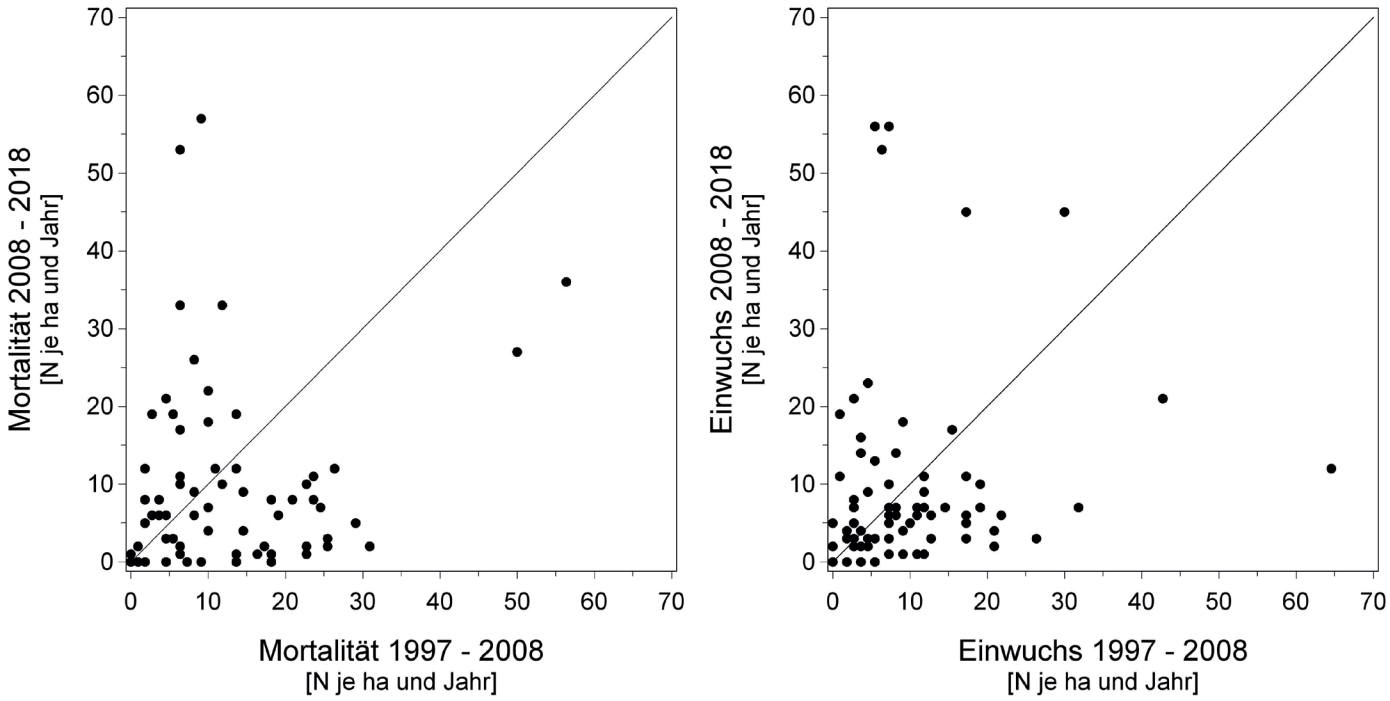

Abb. 5: *Mortalität und Einwuchs in den beiden Untersuchungsperioden je Probekreis (N = Baumzahl).*

Die Bestimtheitsmaße der vier Modelle lagen mit Werten zwischen 0,38 und 0,51 in einem mittleren Bereich (Tab. 5a-d). Hinsichtlich der Einflussfaktoren unterscheiden sich die vier Modelle deutlich. Mit einer Erhöhung der Stammzahldichte geht in beiden Perioden eine starke Erhöhung der Mortalitätsraten einher (Tab. 5a und 5b). Dieser Befund kann als Ausdruck eines vorwiegend störungsbedingten Absterbens interpretiert werden, das einen in etwa gleichen Anteil der Ausgangspopulation betrifft. Hingegen wäre bei vorwiegend konkurrenzbedingtem Absterben eine Erhöhung der relativen Mortalität mit zunehmender Stammzahldichte zu erwarten.

In der ersten Untersuchungsperiode sinkt die Mortalität vom Reitgras-Fichtenwald auf Mineralbodenstandorten über den Torfmoos- zum Moor-Fichtenwald deutlich ab (Tab. 5a). Das dürfte auf die verbesserte Wasserversorgung bzw. den geringeren Trockenstress entlang dieser Abfolge zurückzuführen sein.

In der zweiten Untersuchungsperiode ist hingegen die Waldgesellschaft kein signifikanter Einflussfaktor. Stattdessen verringert sich die Mortalitätsrate mit zunehmendem Einwuchs der Vorperiode (Tab. 5b). Vermutlich führt die höhere Zahl jüngerer Bäume zu einer geringeren Anfälligkeit des Baumbestandes gegenüber Windwurf und Borkenkäferbfall, was als Stabilisierungsprozess interpretiert werden kann.

Stammzahl ha^{-1} 1997	Reitgras-Fichtenwald	Torfmoos-Fichtenwald	Moor-Fichtenwald
p25 = 290	14	8	3
p50 = 450	18	13	8
p75 = 600	22	17	12

Tab. 5a: *Allgemeines lineares Modell für die Mortalitätsrate je Jahr und Hektar in der ersten Untersuchungsperiode (r^2 = 0.4271). Dargestellt werden die Modellergebnisse für das 25 %-Perzentil (p25), den Median (p50) und das 75 %-Perzentil (p75) des Prädiktors Stammzahl je Hektar im Jahr 1997 sowie der Waldgesellschaft.*

Stammzahl ha^{-1} 2008	Einwuchsrate ha^{-1} a^{-1} 1997-2008		
	p25 = 3,6	p50 = 7,3	p75 = 12,7
p25 = 220	7	5	2
p50 = 400	12	10	7
p75 = 610	19	17	14

Tab. 5b: *Allgemeines lineares Modell für die Mortalitätsrate je Jahr und Hektar in der zweiten Untersuchungsperiode (r^2 = 0.3867). Dargestellt werden die Modellergebnisse für das 25 %-Perzentil (p25), den Median (p50) und das 75 %-Perzentil (p75) der folgenden Prädiktoren: Stammzahl je Hektar im Jahr 2008 und Einwuchsrate in der Vorperiode 1997-2008.*

Die Höhe der Einwuchsraten in der ersten Periode wird durch drei Einflussfaktoren bestimmt (Tab. 5c). Mit verbesserter Nährstoffversorgung steigt die Einwuchsrate deutlich an. So ist eine sprunghafte Erhöhung zur Stufe „gering mesotroph" festzustellen. Zudem wird die Einwuchsrate durch die bereits vorhandene Verjüngung positiv beeinflusst. Unklar bleibt, warum die Mortalitätsrate einen negativen Einfluss auf den Einwuchs hat. Möglicherweise ist auch der nachwachsende Bestand von den Störungen betroffen.

Jungpflanzen > 2 m Höhe ha^{-1} 1997	Mortalität ha^{-1} a^{-1} 1997-2008	stark oligotroph	oligotroph	mäßig oligotroph	gering mesotroph
p25 = 0	5	4	8	8	23
	8	4	7	7	23
	17	2	5	5	21
p50 = 80	5	6	9	9	25
	8	5	9	9	24
	17	3	7	7	22
p75 = 240	5	9	13	12	28
	8	8	12	12	27
	17	6	9	8	23

Tab. 5c: *Allgemeines lineares Modell für die Einwuchsrate je Jahr und Hektar in der ersten Untersuchungsperiode (r^2 = 0,5138). Dargestellt werden die Modellergebnisse für das 25 %-Perzentil (p25), den Median (p50) und das 75 %-Perzentil (p75) der folgenden Prädiktoren: Anzahl an Jungpflanzen > 2 m Höhe je Hektar im Jahr 1997, Mortalitätsrate und der Nährstoffversorgung.*

Auch in der zweiten Periode wirken sich wiederum drei Einflussfaktoren signifikant auf die Einwuchsraten aus (Tab. 5d). Auf den Mineralbodenstandorten des Reitgras-Fichtenwaldes sind die Einwuchsraten sehr viel höher als im Torfmoos- und Moor-Fichtenwald. Ein hohe Stammzahldichte zu Beginn der Periode dämpft den Einwuchs. Das deutet auf Konkurrenz zwischen dem vorhandenen Derbholzbestand und dem Nachwuchs hin. Wie schon in der ersten Periode wirkt sich auch in der zweiten Periode die Höhe der Jungpflanzenzahl am Beginn der Periode positiv auf die Einwuchsrate aus.

Jungpflanzen > 2 m Höhe ha^{-1} 2008	Stammzahl ha^{-1} 2008	Reitgras-Fichtenwald	Tormoos- und Moor-Fichtenwald
p25 = 0	220	20	6
	400	18	3
	610	15	1
p50 = 80	220	22	7
	400	19	5
	610	17	3
p75 = 200	220	24	10
	400	22	8
	610	19	5

Tab. 5d: *Allgemeines lineares Modell für die Einwuchsrate je Jahr und Hektar in der zweiten Untersuchungsperiode (r^2 = 0.4667). Dargestellt werden die Modellergebnisse für das 25 %-Perzentil (p25), den Median (p50) und das 75 %-Perzentil (p75) der folgenden Prädiktoren: Anzahl an Jungpflanzen > 2 m Höhe je Hektar im Jahr 2008, Stammzahl 2008 und der Waldgesellschaften Reitgras-Fichtenwald und Torfmoos- und Moor-Fichtenwald.*

4.4 Heterogenität der Bestandesdichte

Anhand der Variationskoeffizienten der Dichte des lebenden Baumbestandes kann beurteilt werden, wie sich die Heterogenität zwischen den 71 Probekreisen in der WFF Bruchberg von 1997 bis 2018 verändert hat (Tab. 6). Bei drei der vier Kenngrößen ist es zu einer Erhöhung der Variabilität bis 2018 gekommen. Nur bei der Stammzahldichte sinkt die Heterogenität geringfügig. Dies kann als Ausdruck des Ausgleichs störungsbedingter Unterschiede durch Einwuchs interpretiert werden.

Dichtekenngröße	Variationskoeffizient [%] je Aufnahmejahr		
	1997	2008	2018
Stammzahl ≥ 7 cm BHD lebend ha^{-1}	58	58	53
Grundfläche ≥ 7 cm BHD lebend ha^{-1}	52	71	68
Anzahl Jungpflanzen > 2 m ha^{-1}	150	125	170
Anzahl Jungpflanzen 0,5 – 2 m ha^{-1}	105	149	139

Tab. 6: *Variationskoeffizienten verschiedener Kenngrößen des lebenden Baumbestandes zu den drei Aufnahmezeitpunkten.*

5. Diskussion und Schlussfolgerungen

In der WFF Bruchberg greifen Störungen durch Stürme und Borkenkäferbefall auf der einen Seite sowie die Regeneration des Baumbestandes in Form von Etablierung und Aufwachsen neuer Bäume auf der anderen Seite unmittelbar ineinander. Entgegen häufig geäußerter Befürchtungen ist der Bestand des Waldes trotz der dramatisch erscheinenden Störungen keineswegs gefährdet. Im Gegenteil: Heterogenität und Strukturvielfalt erhöhen sich (Abb. 6). Die zu beobachtenden Reaktionsmuster des Baumbestandes hängen sowohl vom Standort (Waldgesellschaft, Nährstoffversorgung), den Ausgangsbedingungen (Stammzahldichte, Vorverjüngung) als auch den Prozessen in der vorangegangenen Periode ab. Sie zeigen eine hohe Komplexität und zeitliche Variabilität.

Trotz intensiver Störungen befindet sich der Baumbestand weitgehend in einem Fließgleichgewicht zwischen Mortalität und Einwuchs. Dabei liegt die Mindestfläche, ab der ein solcher Gleichgewichtszustand erreicht wird, bei nicht mehr als ca. 20 Hektar. Dieser Wert entspricht den auch für Buchenwälder ermittelten Flächengrößen (Koop 1982, Korpel 1982, 1995). Die bisherigen Störungen haben nicht nur die strukturelle Vielfalt, sondern auch die Resilienz erhöht, indem es zu einer räumlich heterogenen Verjüngung des Baumbestandes gekommen ist. Die Anfälligkeit des zukünftig stärker ungleichaltrigen Waldes gegenüber Störungen dürfte gering sein. Durch die erhebliche Totholzmenge steigt zudem die Wahrscheinlichkeit von Moderholzverjüngung (Eichrodt 1969, Svoboda et al. 2010), was wiederum den Aufbau eines ungleichaltrigen, stark strukturierten Folgebestandes fördert. Daher ist zu erwarten, dass der Wald der WFF Bruchberg eine erhöhte Resistenz und Resilienz bei zukünftigen Störungen besitzt. Selbst bei erhöhter Störungsfrequenz und -intensität im Zuge des absehbaren Klimawandels dürfte sein Bestand nicht gefährdet sein.

Trotz der intensiven Störungen sind keine relevanten Anzeichen einer Sukzession zu erkennen. Pionierbaumarten, wie insbesondere die Eberesche, spielen bei der Regeneration des Baumbestandes kaum eine Rolle. Die große potenzielle Bedeutung der Eberesche in den Hochlagen-Fichtenwäldern des Harzes wird erst erkennbar, wenn ihre Verjüngung unter Ausschluss des Schalenwildeinflusses betrachtet wird (Mann 2009, Meyer 2014). Ebereschen werden zwar sehr effektiv durch Vögel ausgebreitet, jedoch durch Rot- und Rehwild bevorzugt verbissen, gefegt bzw. zerschlagen. Die Inventurdaten der Gehölzverjüngung in der WFF Bruchberg zeigen, dass diese Baumart bei den gegenwärtigen Schalenwildbeständen kaum Entwicklungsmöglichkeiten hat. Der Einfluss des Störfaktors Schalenwild ist

Abb. 6: *Die Wollreitgras-Fichtenwälder am Bruchberg sind durch Borkenkäferbefall auf größerer Fläche zusammengebrochen. Liegendes und stehendes Totholz sowie die beginnende Verjüngung schaffen einen strukturreichen und gleichzeitig halboffenen Wald. Foto: Peter Meyer.*

offenbar wesentlich bedeutsamer als der von Stürmen und Borkenkäferbefall, da das Baumartenspektrum hierdurch stark reduziert wird. Das dürfte neben der Eberesche auch für andere vom Wild bevorzugte Laubbaumarten gelten.

Es zeigt sich, dass die Naturwaldentwicklung den Bestand des Waldes in den Harzhochlagen durch eine langsam verlaufende und heterogen verteilte Naturverjüngung gewährleistet und offenbar ein hohes Maß an struktureller Heterogenität mit sich bringt. Diese Entwicklung hat insgesamt positive Auswirkungen auf die Diversität der Lebensgemeinschaften.

6. Literatur

Eichrodt, R. (1970): Über die Bedeutung von Moderholz für die natürliche Verjüngung im subalpinen Fichtenwald. Beiheft zu den Zeitschriften des Schweizerischen Forstvereins 45, 122 S.

Kölling, C., Knoke, T., Schall, P. & Ammer, C. (2009): Überlegungen zum Risiko des Fichtenanbaus in Deutschland vor dem Hintergrund des Klimawandels. Forstarchiv 80: 42-54.

Koop, H. (1982): Waldverjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandörtliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung. In: Dierschke, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Berichte der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, 1981: 235-267.

Korpel, S. (1982): Degree of equilibrium and dynamical changes of the forest on example of natural forest of Slovakia. Acta facultatis forestalis 24: 9-31.

Korpel, S. (1995): Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, 310 S.

Lange, A. (2013): Hydrologische Untersuchungen im Westharz mit Blick auf ein sich änderndes Klima. Schriftenreihe aus dem Nationalpark Harz 10: 5-9.

Mann, T.E. (2009): Vegetationsökologisches Monitoring im Nationalpark Harz unter besonderer Berücksichtigung des Schalenwild-Einflusses und der Waldstruktur. Dissertation, Georg-August-Universität Göttingen, 201 S.

Meyer, P. (2014): Monitoring der eigendynamischen Gehölzverjüngung in Waldforschungsflächen des Nationalparks Harz (WFF) und niedersächsischen Naturwäldern. Schriftenreihe aus dem Nationalpark Harz 12: 27-36.

Meyer, P. & Fricke, C. (2018): Probekreisinventuren in niedersächsischen Naturwäldern. Download unter: https://www.nw-fva.de/index.php?id=229

Meyer, P., Lorenz, K., Mölder, A., Steffens, R., Schmidt, W, Kompa, T. & Wevell von Krüger, A. (2015): Naturwälder in Niedersachsen – Schutz und Forschung, Band 2. Leinebergland Druck, Alfeld (Leine), 396 S.

Rahmstorf, S. & Coumou, D. (2011): Increase of extreme events in a warming world. Proceedings of the National Academy of Sciences 108: 17905–17909.

Spellmann, H., Sutmöller, J. & Meesenburg, H. (2007): Risikovorsorge im Zeichen des Klimawandels. AFZ-Der Wald 62: 1246-1249.

Staupendahl, K. (2011): Modellierung der Überlebenswahrscheinlichkeit von Waldbeständen mithilfe der neu parametriesierten Weibull-Funktion. Forstarchiv 82: 10-19.

Suck, R., Bushart, M., Hofmann, G. & Schröder, L. (2013): Karte der Potentiellen Natürlichen Vegetation Deutschlands Band II Kartierungseinheiten. BfN-Skripten 349: 1-304.

Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bace, R. & Zenáhlíková, J. (2010): Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. Forest Ecology and Management 260: 707-714.

Thom, D. & Seidl, R. (2016): Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests: Disturbance impacts on biodiversity and services. Biological Reviews 91, 760-781.

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. Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen und der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt 141: 1-132.

Wermelinger, B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle Ips typographus – a review of recent research. Forest Ecology and Management 202: 67-82.

Anschrift des Autors:
Dr. Peter Meyer
Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt
Sachgebiet Waldnaturschutz/Naturwaldforschung
Grätzelstr. 2
D-37079 Göttingen
Peter.Meyer@nw-fva.de