

Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe?

1. Bewertung der Natürlichkeit anhand verschiedener Kompartimente und Diversitätsebenen unter besonderer Berücksichtigung des Bodens (Literaturstudie)

Soil heterogeneity as an indicator of naturalness?

1. Evaluation of naturalness on different compartments and levels of diversity, especially in regard to soil (Review article)

Falko Hornschuch & Winfried Riek

Abstract

This paper gives a review of studies in which biotic and abiotic ecosystem properties are used to assess naturalness and the degree of hemeroby, respectively. In this context especially the suitability of soil properties as an indicator of naturalness is examined. Most of the existing approaches focus on the actual conditions of ecosystem compartments and their correlations (naturalness s. l.; hemeroby). On the other hand the analysis of soil properties is suitable for estimating naturalness especially in historical perspective (naturalness s. str.). In connection with the multi-level biodiversity concept of WHITTAKER (1972) the question was posed, whether (i) the occurrence of specific properties (presence of properties), (ii) the intensity, amount, abundance (intensity of properties), (iii) the variability of parameters (α -diversity) and (iv) the small-scale heterogeneity and the dispersion of properties respectively (β -diversity) are suitable criteria to assess the ecosystem naturalness in view of various compartments. The genetic variability of principle tree species can be used as an indicator of naturalness and autochthony of forest stands, provided that population biology is considered. There exist some zoological and fungal indicator species of virgin forests. The number of biological species (α -diversity) is not suitable to indicate naturalness; however an aggregated dispersion (= overdispersion) of plants, animals and fungies (β -diversity) within the ecosystem is a criterion of low hemeroby. In view of the compartments stand structure and soil various parameters of different hierarchical levels can be used to determine naturalness. The various causes of soil diversity and heterogeneity and their relation to naturalness and hemeroby are explained.

Keywords: *naturalness, genetics, flora, fauna, fungies, stand structure, soil properties, α -diversity, β -diversity, variability, heterogeneity, autocorrelation, archive function*

Zusammenfassung

Die Literaturstudie befasst sich mit Bewertungsmöglichkeiten der Natürlichkeit von Ökosystemen anhand biotischer und abiotischer Merkmale verschiedener Kompartimente. Schwerpunktmäßig wird die Indikatoreignung des Bodens berücksichtigt. Es wird festgestellt, dass durch die meisten Untersuchungsansätze nur der aktuelle Zustand der Ökosystemkompartimente oder ihre Beziehungen untereinander und damit der Hemerobiegrad des Systems (des Bestandes) abgeschätzt werden können. Demgegenüber ist die Analyse von Bodeneigenschaften geeignet, die Natur-

lichkeit auch in historischer Perspektive, also die Naturnähe i. e. S., festzustellen. Vor dem Hintergrund des mehrstufigen biologischen Diversitätskonzeptes von WHITTAKER (1972) wird der Frage nachgegangen, ob sich im Hinblick auf die einzelnen Kompartimente (1) das Auftreten spezifischer Merkmale (Merkmalspräsenz), (2) die Intensität, Menge, Abundanz (Merkmalsausprägung), (3) die Variabilität des Merkmals (α -Ebene) und (4) die räumliche Heterogenität bzw. Verteilung des Merkmals (β -Ebene) zur Bewertung von Natürlichkeit eignen. Die genetische Variabilität der bestandesbildenden Baumart kann ein Merkmal für Naturnähe und Autochthonie sein, wenn die jeweilige Populationsbiologie berücksichtigt wird. In der Literatur werden tierische und pilzliche Urwaldzeigerarten beschrieben, während sich einzelne Gefäßpflanzen sowie die Artenanzahl (α -Diversität) von Pflanzen, Pilzen und Tieren nicht zur Indikation eignen. Eine geklumpfte Verteilung biologischer Arten (β -Diversität) innerhalb des Ökosystems stellt ein gutes Natürlichkeitskriterium dar. Bei den Kompartimenten Bestandesstruktur und Boden können sehr viele Merkmale verschiedener Hierarchieebenen herangezogen werden, um Natürlichkeit abzuschätzen. Da Bodendiversität und -heterogenität i. d. R. verschiedene Ursachen haben, werden diese in ihrem Bezug zu Naturnähe bzw. Hemerobie erläutert.

Schlüsselwörter: Naturnähe, Genetik, Flora, Fauna, Pilze, Bestandesstruktur, Bodeneigenschaften, α -, β -Diversität, Variabilität, Heterogenität, Archivfunktion

1 Fragestellung

In der Literaturstudie soll den Fragen nachgegangen werden, ob und wie sich in verschiedenen Kompartimenten eines (Wald-) Ökosystems dessen Natürlichkeit widerspiegelt und sich die genetische, biologische, bestandesstrukturelle und bodenkundliche Diversität zur Indikation eignen. Um ihren diagnostischen Wert zu beurteilen, sind dabei – wo möglich – die Hierarchieebenen (1) Merkmalspräsenz, (2) Merkmalsausprägung und in Anlehnung an das Biodiversitätskonzept von WHITTAKER (1972) (3) α -Diversität sowie (4) β -Diversität kompartimentbezogen zu definieren und getrennt voneinander zu betrachten. Da Aspekte der Pedogenese in der Naturwaldforschung bisher kaum Berücksichtigung fanden, soll dem Boden das Hauptaugenmerk gelten.

2 Begriffsbestimmung, Bezugspunkt, Skalenebenen und Bezugsgrößen von Natürlichkeit und Diversität

KOWARIK (1988, 1999) hat die Konzepte zur Ansprache von „Natürlichkeit“ – die i. d. R. von Geobotanikern in die Diskussion eingebracht wurden – in zwei Kategorien unterteilt. Beim „Hemerobie-Ansatz“ (JALAS 1955, SUKOPP 1972) wird vom gegenwärtigen Standortpotenzial ausgegangen und meistens die aktuelle Vegetation in ihrer ökologischen Beziehung zum Standort beurteilt. Demnach ist entscheidend, ob oder in welchem Maße das Ökosystem mit all seinen biotischen und abiotischen Komponenten selbsterhaltend und stabil, d. h. unabhängig von anthropogener Energiezufuhr ist und seine Stoffkreisläufe geschlossen sind. Im Gegensatz dazu wird „Naturnähe“ in historischer Perspektive, in Bezug auf die Abweichung vom primären Zustand, verstanden (Unberührtheit, Urtümlichkeit, Ursprünglichkeit). So sind Naturnähe und Hemerobie nicht als reziproke Begriffe für den Natürlichkeitsgrad zu verwenden. Eine Synopse unterschiedlicher Klassifikationsschemata, allerdings ohne Unterteilung in die beiden Kategorien, findet sich z. B. bei REIF & WALENTOWSKI (2008).

Im Gegensatz zum Naturnähekonzzept ist der ahemerobe „Nullpunkt“ eines Standortes nicht die ursprüngliche (primäre), sondern die heutige potenzielle natürliche Vegetation (hPNV) (TÜXEN 1956, KOWARIK 1987, 1999, LEUSCHNER 1997, ZERBE 1997). Auch wenn der Standort bereits irreversibel anthropogen verändert wurde, kann sich die neu etablierte (Sekundär-) Vegetation durch eine relativ niedrige Hemerobie auszeichnen (z. B. Robinienbestände auf ehemaligen Müllhalden). Weil das zu statische PNV-Konzept natürliche Regenerationspotentiale des Ökosystems und sukzessional veränderliche Standortbedingungen nicht ausreichend berücksichtigt, wurden von LEUSCHNER (1997) der Begriff der potenziellen standortgemäßen Vegetation (PSV) und von KOPP et al. (2002) – terminologisch im Sinne von KOWARIK nicht ganz korrekt – die Begriffe „aktuelle“ und „potenzielle Naturnähe“ geprägt.

Für eine Bewertung der Natürlichkeit sollten möglichst viele biotische und abiotische Kompartimente (Bezugsgrößen) separat und explizit untersucht und in einem Gesamtzusammenhang gebracht werden (PETERKEN 1996, WALENTOWSKI & WINTER 2007, REIF & WALENTOWSKI 2008). Bezugsgrößen können sein: Genetik der Gehölze, Baum- und Straucharten, Bodenvegetation, Epiphyten, Tiere, Pilze, Strukturen, Dynamik, Boden, Wasser- und Nährelementhaushalt usw. In den folgenden Abschnitten werden die wichtigsten Kompartimente behandelt und dabei vor allem die Bedeutung des Bodens herausgestellt.

Die Beurteilung der Natürlichkeit von Wäldern kann auf unterschiedlichen Maßstabsebenen erfolgen: (1) Waldgebiete / Waldlandschaften / waldökologische Naturräume, auf deren Fläche sich das regionale pflanzengeographische Potenzial und die standörtliche Variabilität in der Baumartenzusammensetzung widerspiegeln kann, (2) Ökosystemtypen innerhalb des Areals, in dem alle spezifischen Entwicklungsphasen zur Ausbildung kommen können (Minimum-Struktur-Areal, KOOP 1982), (3) Bestände, die sich durch Kriterien wie Schichtigkeit, Altbäume, Totholz usw. auszeichnen, (4) Einzelbaumstrukturen (Wuchsformen) und (5) Sonderstrukturen (Mulmhöhlen, Rindentaschen etc.) (erweitert nach WALENTOWSKI & WINTER 2007). Weniger für die Ausgangsfragestellung

relevant sind Maßstabsebenen unterhalb von Pflanzenstrukturen bzw. von Pflanzenorganen (HOBBOHM 2000), sieht man vom Studium des Genoms als solchem ab, weil die Träger (Individuen) der genetischen Information wiederum auf den o. g. unterschiedlichen Maßstabsebenen betrachtet werden können. Für Untersuchungen des Bodenkompartmentes, insbesondere der kleinräumigen Bodenheterogenität, empfiehlt sich nach heutigem Kenntnisstand (Kap. 7.2.1) eine Betrachtungsebene im dm- und m-Bereich innerhalb eines, hinsichtlich von Morphologie, Geologie und Bestockungstyp mehr oder weniger homogenen Bestandesausschnitts.

Vorliegender Artikel verfolgt nicht das Ziel, in die komplizierte Diskussion um den Begriff der „Diversität“ und der verschiedenen Modelle einzusteigen (Literatur z. B. in DELONG 1996, HOBBOHM 2000, COGĂLNICEANU 2003). Grundlegend für die vorliegende Abhandlung ist das von WHITTAKER im Jahre 1972 veröffentlichte Konzept zur Unterscheidung von α -, β -, γ -, δ - und ϵ -Diversität. Teilweise beziehen sich die differenzierten Diversitäten auf die Vielfalt von Einzelarten in einem Bezugsraum selbst, teilweise auf Unterschiede innerhalb der Vielfalt. Hinsichtlich einer begrifflichen Unterscheidung von Hierarchieebenen haben sich aber nur die α - und β -Diversität, die auf der Maßstabsebene eines Ökosystems (Zönose, Waldbestand) anwendbar sind, z. T. auch die γ -Diversität, die die Artenvielfalt eines Vegetationskomplexes oder einer Landschaft beschreibt, durchsetzen können. Die Elementareinheiten des WHITTAKER'schen Modells bilden Biospezies, es handelt sich ursprünglich also um ein Biodiversitäts-Konzept. Seit den 1980er Jahren wurde der Bedeutung raum-zeitlicher Heterogenität ökologischer Parameter vermehrt Aufmerksamkeit geschenkt (WIENS 1989, 2000, KOLASA & PICKETT 1991, LI & REYNOLDS 1994, 1995, GUO 2001). Dabei wurde die Heterogenität als ein komplexes Muster der Natur begriffen, was mehr als nur die Variation gewisser Merkmalsgrößen bedeutet. Das Diversitätskonzept wird seitdem vielfach auch auf geoökologische Zusammenhänge, z. B. abiotische Objekte oder trophische Ebenen innerhalb von Nahrungsbeziehungen übertragen (Struktur-Diversität, Tropho-Diversität).

In Tabelle 1 sind die α - und β -Ebene der Biodiversität aufgeführt und im rechten Teil um allgemeinere Begriffe ergänzt. Weil sich ökosystemare Merkmale auch unterhalb der α -Ebene beschreiben lassen, wurde das Diversitätskonzept von WHITTAKER nach unten um die beiden Ebenen „Merkmalspräsenz“ (z. B. Auftreten bestimmter Arten) und „Merkmalsausprägung“ (z. B. mengenmäßiges Auftreten bestimmter Arten) erweitert.

3 Genetische Bewertung der Natürlichkeit

Von SEITZ et al. (2007) wird begrifflich zwischen „genetischer Vielfalt“ (Anzahl verschiedener Allele oder Genotypen in einer Population, entspricht α -Ebene in Tab. 1, 2) und „genetischer Diversität“ (Anzahl und Verteilungsmuster der Genvarianten, entspricht β -Ebene) unterschieden. Wegen des hohen Aufwandes wird die Genetik meist nur auf der α -Ebene und auch nur mittelbar über Isoenzyme untersucht.

Erwartungsgemäß weisen autochthone und genetisch reiche Artenbestände ein höheres Maß an Heterozygotie und Allelfrequenzen auf als Bestände aus (allochthonen) Saatgutbeständen – im Extremfall z. B. Pappelklone oder Nachkommen nur weniger Samenbäume. Allerdings gibt es

Tab. 1: Benutzte Hierarchieebenen des Diversitätskonzeptes auf der Maßstabsebene eines Waldbestandes.

Table 1: Levels of the diversity concept hierarchy on forest stand scale.

Hierarchieebene	biologische Definition	allgemeine Definition
Merkmalspräsenz	Vorhandensein einer Art	Vorhandensein eines diskreten Merkmals
Merkmalsausprägung	Häufigkeit (Abundanz, Deckungsgrad, Artmächtigkeit) einer Art	Ausprägung, Intensität, Dichte, Häufigkeit, Abundanz, Menge, Vorrat eines Merkmals
α-Diversität	syn. „primäre Biodiversität“, „within habitat diversity“, Artenreichtum eines Bestandes, Ökosystems, einer Zönose	Merkmalsvielfalt, Anzahl von Merkmalen
β-Diversität	syn. „Dominanz-Diversität“, „between habitat diversity“, Wechsel der Artenzusammensetzung entlang ökolog. Gradienten, Artenverteilung innerhalb des Bestandes	räumliche Verteilung von Merkmalen oder der Merkmalsausprägung

populations- und verbreitungsbiologische Unterschiede zwischen den Baumarten, durch die diese Regel relativiert wird. Eine geringe genetische Differenzierung zwischen den Populationen (Herkünften) sowie eine hohe genetische Diversität innerhalb der Populationen zeigt sich nur bei solchen Arten, die hohe Genflüsse aufweisen, also Arten mit Fernausbreitungsmechanismen, mit großem, gering strukturierem Verbreitungsgebiet, mit hohem Anteil an Fremdbestäubung, langem Lebenszyklus sowie starkem anthropogenem Einfluss durch Saat oder Pflanzfähigkeit (SEITZ et al. 2007). Andererseits setzt sich ein autochthoner Bestand aus einer Baumart mit schwerem Samen (z. B. Eiche) im Allgemeinen nur aus dem Haplotyp der Gründerindividuen zusammen, weil die Samen eine sehr begrenzte Verbreitung erfahren (KÖNIG & STAUBER 2004). So zeigen *Rot-Buchen* (zusammenhängendes Areal) und *Wald-Kiefern* (gute Fernausbreitung, viele Bestände durch Pflanzung/Saat begründet) relativ geringe genetische Unterschiede zwischen ihren mitteleuropäischen Herkunftsgebieten. Innerhalb der Gebiete kann aber eine große genetische Variation auftreten (SEITZ et al. 2007, LIESEBACH 2008). Bei *Stiel-* und *Trauben-Eichen* ist es jedoch umgekehrt (LIESEBACH 2004, SEITZ et al. 2007).

Auf der Bestandesebene können manche Bewirtschaftungsformen – wie der Schirm- (MÜLLER-STARCK 1996) oder Saumschlag bei Buchen (ZIEGENHAGEN & SCHOLZ 2002) – zu einer Erhöhung der Selbstungsanteile aufgrund eines hohen Eigenpollenanteils in der Baumkrone und zur Reduktion der intraspezifischen genetischen Diversität führen. Auf der anderen Seite kann Dichtstand infolge der größeren Anzahl potentieller Paarungspartner eine erhöhte Heterozygotie zur Folge haben (MÜLLER-STARCK 1996). Bisher vorliegende Ergebnisse deuten jedoch darauf hin, dass waldbauliche Eingriffe nur einen geringen Einfluss auf die genetische Ausstattung von Buchenbeständen haben (MEYER et al. 2004).

4 Floristische Bewertung der Natürlichkeit

Eine „Habitatkontinuität“ (synonym: Habitat- oder Biotoptradition) wird in der Regel anhand *historischer Karten* (WULF & GROSS 2004, JANSEN 2005) oder der Analyse von *Pollenprofilen aus Kleinstmooren* (RICKERT 2005) erwiesen. Aber auch floristische Merkmale können einen Beitrag dazu leisten, die Habitatkontinuität der Formation „Wald“ und damit ein sehr grobes Merkmal von (historischer) Naturnähe zu indizieren. Als *Zeigerarten für „historisch alte Wälder“* (*ancient woodland*) eignen sich z. B. myrmekochore Gefäßpflanzen

(PEARSON et al. 1998, WULF 1994, 2004, MITCHELL et al. 2002) und epiphytische Flechten (BRADTKA 2006). Allerdings kann das Vorkommen typischer Zeigerpflanzen in historisch alten Wäldern durch bestimmte Bedingungen eingeschränkt sein (HERMY et al. 1999) oder für jüngere Wälder nicht prinzipiell ausgeschlossen werden (DUPOUEY et al. 2002, zit. in BÜRGER 2004).

Viele Versuche, primäre oder naturnahe sekundäre Waldgesellschaften von anthropogen begründeten Forstgesellschaften hohen Hemerobiegrades zu unterscheiden, erfolgen durch Trennarten (syn. Differenzialarten), die i. d. R. mehr oder weniger nitrophile Störungszeiger sind (TÜXEN 1950, MEISEL-JAHN 1955, PASSARGE 1962, 1968, HOFMANN 1969, ZERBE 1993, ZERBE & SUKOPP 1995). Auf diese Weise zeichnet sich ein Nadelbaumforst auf laubbaumfähigem Standort durch anspruchsvollere Bodenvegetationsarten aus, als ein naturnaher Nadelwald nährstoffarmer Böden aufweisen würde. Dabei muss die Zusammensetzung der Bodenvegetationsdecke im Forst aber nicht der des potentiell natürlichen Laubwaldes entsprechen (vgl. die Ökogramme mit den entsprechenden Typbeschreibungen bei HOFMANN in ANDERS et al. 2002). Die Typisierung in Wald-, Halbforst- und Forstökosysteme (HOFMANN & ANDERS 1995, HOFMANN 1997) basiert auf der Kenntnis solcher Artenkombinationen und -dynamiken, die entweder geschlossene (Wald) oder offene Stoffkreisläufe, Stabilität oder Entwicklungstendenzen (Forst) anzeigen. Nach dem Nordostdeutschen Verfahren der forstlichen Standortserkundung entspricht im Fall einer Forstvegetation die „Zustands-Vegetationsform“ – die in Beziehung zur aktuellen „Zustands-Standortsform“ (= Humusform) steht – nicht der Vegetationsausprägung, die im Gleichgewicht mit den angestammten Standortverhältnissen stehen würde (KOPP & SCHWANECKE 1994, SEA 95 1996, s. Kap. 7.1). Bei Zugrundelegung der Artmächtigkeiten derartiger (soziologisch-) ökologischer Artengruppen kann eine sicherere und differenziertere Diagnose erfolgen, als würde nur das Vorkommen einzelner Trennarten berücksichtigt.

Wird davon ausgegangen, dass in Wald- bzw. Forstgesellschaften die bestandesbildenden Baumarten als Edifikatoren die Führungsgröße für alle ökosystemaren Strukturen und Prozesse darstellen, kann die Natürlichkeit auf großmaßstäblicher Ebene durch den prozentualen Vergleich zwischen aktueller und potenziell natürlicher Baumartenzusammensetzung quantifiziert werden (JENSSEN & HOFMANN 2003). Bei solchen Verfahren wird nicht nur die aktuelle Baumartenzusammensetzung und ggf. der Schlussgrad berücksichtigt, es ist auch ein Referenzmodell für die Wald-

natur notwendig, in das standortsökologische Daten, wie Nährkraft-, Feuchte- und Klimastufe, eingeflossen sind, z. B. die Karte der potenziellen natürlichen Vegetation (PNV). Je mehr und differenzierter aktuelle und potenzielle Standortseigenschaften Berücksichtigung finden, umso zuverlässiger ist die Indikation (SCHMIDT et al. 2006).

KOWARIK (1988, 1999) führt Zeigerarten der verschiedenen Hemerobiestufen H1 (oligohemerob) bis H9 (polyhemerob) an. Derartige Listen können nur für sehr gut erforschte Gebiete erstellt werden und besitzen nur regionale Gültigkeit. Viele der Zeigerarten für geringe Hemerobie haben ihren Standort in gefährdeten Biotopen, z. B. in Hoch- oder Übergangsmooren, während Laubwaldarten in solchen Listen eher selten auftreten. Zahlreiche Kraut- und Moosarten weisen aber Stetigkeitsschwerpunkte in bestimmten Phasen des Waldumbaus von Kiefern- zu Buchen- (Eichen-) Beständen auf (DENNER 2007). Übergänge zwischen Wald- und Forstgesellschaften (entspricht den Hemerobiestufen H1 bis H3 und H3 bis H5) oder gar Natur- und naturnahen Wirtschaftswäldern (entspricht H1 und H2) können auf diese Weise – wenn überhaupt – oft nur unscharf herausgearbeitet werden. Im Gegensatz zur Fauna gibt es keine obligaten Urwaldzeigerpflanzen (OHEIMB 2003). Dazu sind die entsprechenden standortsökologischen Unterschiede zu gering.

Die Pflanzenartenvielfalt (α -Diversität) stellt kein geeignetes Kriterium dar, Natürlichkeit (Hemerobie) einzuschätzen, weil unterschiedliche Ökosystemtypen unter natürlichen Bedingungen verschiedene Artenzahlen aufweisen und daher vor dem Hintergrund des vorhandenen Nischen- und Ressourcenangebotes sowie der Gebietsflora bewertet werden müssen (KAULE 1991, HALPERN & SPIES 1995, KÖHL & ZINGG 1995, ANDERS & HOFMANN 1997, OHEIMB et al. 1999, JENSSEN & HOFMANN 2003, SCHMIDT et al. 1996). Trotz unterschiedlicher Artzahlen sind Ökosysteme jeweils „floristisch vollständig“ (RABOTNOV 1995), „stabil“ (SCHAEFER 1997, BAUMANN 2001) und zeichnen sich durch „biotische“ (ANGERMEIER & KARR 1994, SCHULTZ et al. 2002) bzw. „ökologische Integrität“ (BARKMANN 2001) aus. Außerdem hängt die aufgefundene Artenzahl vom Flächenbezug ab (Arten-Areal-Beziehung), wobei das Minimum-Areal mit relativer Artsättigung nicht immer leicht festzulegen ist.

Auch im Verlauf natürlicher Waldentwicklungszyklen kann innerhalb eines Ökosystems die Artenzahl variieren. So finden sich z. B. in der Optimalphase von Wäldern (JENSSEN & HOFMANN 2003, MEYER et al. 2004) oder in Sukzessionsstadien von Bestandeslücken (PEET 1978) weniger Arten als in anderen Phasen oder Bestandesstrukturen. Die Hypothese, dass sich durch Bodenheterogenität – die abhängig von der Hemerobie sein kann (Kap. 7.2) – die Nischenvielfalt für Pflanzenarten und damit ihre α -Diversität erhöht („*resource heterogeneity hypothesis*“, TILMAN 1982, REYNOLDS et al. 1997), ist umstritten. Es gibt Hinweise dafür, dass das Vorhandensein nährstoffarmer „*patches*“ das Überleben konkurrenzschwacher Arten ermöglicht, weil anspruchsvollere Arten diese Zonen weniger gut durchwurzeln (DAY et al. 2003). Durch andere Studien konnte jedoch kein Zusammenhang zwischen Boden- und Pflanzenartendiversität festgestellt werden (WIJESINGHE et al. 2005).

Durch menschlichen Einfluss, wie dem Anbau standortsfremder Baumarten, können in Wäldern Artenzahlen der Bodenvegetation ab- oder zunehmen (ZERBE 1997, LÜCKE & SCHMIDT 1997, ANDERS & HOFMANN 1997, OHEIMB et al. 1999, WECKESSER

2003, SCHMIDT et al. 2006, ZERBE et al. 2007). Auch der ökologische Waldumbau zu naturnäheren Zuständen, z. B. mit Rot-Buche, kann zeitweise oder dauerhaft zu einer Artenreduktion gegenüber einer Forstvegetation führen (JENSSEN & HOFMANN 2004, DENNER 2007). Saure, basische oder N-haltige Immissionen, die eine indirekte Form des Verlustes an Naturnähe darstellen, können einen Rückgang, eine Zunahme von Arten oder einen Austausch autochthoner durch habitatfremde Pflanzenarten zur Folge haben (BÜRGER 1991, HERPEL et al. 1995, GRABIETZ & FIEDLER 1996, RÖDER et al. 1996, JENSSEN & HOFMANN 2005). Naturwald-untypische Ruderalarten finden sich auch in Wäldern mit natürlicher Baumartenzusammensetzung entlang von Forstwegen und auf Rückegassen ein (SCHMIDT 1993, SCHMIDT & WECKESSER 2001, WESTPHAL 2001, OHEIMB 2003).

Meist bewirken *mäßig häufige und mäßig intensive* Störungen („*disturbances*“) eine Erhöhung der α -Diversität, während in störungsarmen (aufgrund weniger konkurrenzstarker K-Strategen) oder in sehr stark beeinflussten Ökosystemen (durch Extinktion) die Pflanzenartenvielfalt abnimmt (PALMER 1994, Abb. 1). Die Ursachen können in jedem der drei Fälle anthropogen oder natürlich sein.

Wegen des Bewertungskonfliktes, der sich aus der fehlenden Kopplung zwischen Naturnähe und α -Diversität über verschiedene Intensitätsstufen hinweg ergibt (BEIERKUHLEIN 2001), wird die Artenverteilung (β -Diversität) zur Diagnose von Natürlichkeit herangezogen. Auf diese Weise kann HAEUPLER (1982) mittels der „Evenness“ von Pflanzengesellschaften auf das Maß äußerer Störung schließen, die er als Merkmal von Hemerobie interpretiert. PRETZSCH (1996) untersucht und quantifiziert den Effekt, den waldbauliche Maßnahmen auf die β -Diversität der Baumarten in Fichten-Buchen-Mischbeständen haben.

5 Faunistische und mykologische Bewertung der Natürlichkeit

Prinzipiell lassen sich faunistische und mykologische Verhältnisse hinsichtlich ihres Weiserwertes für Natürlichkeit auf die gleiche Weise wie floristische Zustände interpretieren. Geeignet sind Untersuchungen zur Tier- und Pilzlebewelt besonders deshalb, weil es auf der Präsenz-Ebene mehrere Indikatorarten gibt, die explizit den Natürlichkeitsgrad und/oder die Habitatkontinuität anzeigen. So werden von MÜLLER et al. (2005) manche xylobionte Käferarten als „*Urwaldreliktararten*“ definiert. Auch Regenwürmer können als Indikatorarten ökologischer Bodenzustände dienen (FILSER et al. 1995, GRAEFE 1997) und auf landwirtschaftlichen Flächen Nutzungsänderungen anzeigen (GRAEFE 1999).

Im Blick auf bodenbewohnende (epigäische), mykorrhizabil-dende Pilze lassen sich i. d. R. keine Unterschiede zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern finden (SCHMIDT & HELFER 1999). ZEHFUSS & OSTROW (2005) konnten aber holzbewohnende (lignicole) Pilze in „*starke Naturnähezeiger*“ mit nahezu ausschließlichem Vorkommen in Wäldern mit umfangreichen und nachhaltigem Totholz-Angebot verschiedener Milieubedingungen und „*schwache Naturnähezeiger*“, die weitgehend auf standortgemäße Wälder beschränkt sind, klassifizieren (s. auch UTSCHIK & HELFER 2005).

Die α -Diversität kann kein alleiniges Kriterium von Naturnähe sein, weil Seltenheit und damit regionale Gefährdung und Schutzwürdigkeit baumarttypischer Tiere und Pilze durch

unterschiedliche Verbreitungsschwerpunkte und ein förderliches Bestandesklima auch durch standortswidrige Baumarten verursacht werden können. Beispielsweise lassen sich in Kiefern- oder Fichtenforsten mehr Spinnenarten nachweisen, als in naturnahen Laubwäldern (FINCH 2001, 2005, BRÄSICKE 2008). Prinzipiell ist in Naturwäldern eine höhere β-Diversität verbreiteter Waldarten aufgrund der Struktur- und Habitatvielfalt zu erwarten. Eine hohe Bodenheterogenität als Merkmal naturnaher Wälder (Kap. 7.2) wirkt sich auf die Diversität der Bodenfauna in der α- und β-Ebene aus (ETTEMA & WARDLE 2002).

Die große Artenzahl, die Mobilität und schwierige Determinierbarkeit der Individuen schränken die Effizienz zoologischer Untersuchungen – besonders auf der β-Ebene – zur Beurteilung der Natürlichkeit ein.

6 Bestandesdynamische und -strukturelle Bewertung der Natürlichkeit

Neuzeitliche Ökologie-Konzepte gehen nicht mehr vom Gleichgewichtszustand der Natur aus, da sie als offenes System begriffen wird (PICKETT et al. 1992). Da Ökosysteme natürlichen Störungen unterliegen, finden bei der Beurteilung von Natürlichkeit zunehmend auch dynamische Aspekte Berücksichtigung (SCHERZINGER 1996, STURM 1996, JAX 1998, JEDICKE 1998). Waldökosysteme zeichnen sich gegenüber Forstökosystemen höherer Hemerobie durch inhärente Regelmechanismen, wie Selbstorganisationsfähigkeit, Kontinuität und Stabilität aus (JENSSEN & HOFMANN 2003). Für Momentaufnahmen ist die Dynamik als Natürlichkeitskriterium jedoch ungeeignet bzw. nicht fassbar. Folge einer, wie auch immer gearteten dynamischen Bestandesgeschichte und das Ergebnis von Bewirtschaftungseingriffen sind aber die aktuellen Bestandesstrukturen, die Bodenheterogenität (Kap. 7.2) und damit die Habitatdiversität. Bei unveränder-

tem Störungsregime entscheidet die Häufigkeit der Störungen über die Habitatdiversität (PALMER 1994, Abb. 1). Mit hoher Strukturvielfalt ist i. d. R. ein Anstieg der biologischen Diversität verknüpft (KÖHL & ZINGG 1995, SCHERZINGER 1996, BAUMANN 2001), was durch Untersuchungen an vielen Tiergruppen (RECHER 1969, WILLSON 1974, UETZ 1974, DUESER & SHUGART 1978, MACMAHON 1981, GARDNER et al. 1995, SCHAEFER 2001) oder an der Vegetationsstruktur belegt werden kann (HORNSCHUCH & RIEK 2007, 2009).

Das Vorhandensein von Baumstubben stellt ein diskretes, negatives Naturnähekriterium auf unterster Betrachtungsebene dar (Merkmalspräsenz). Regional lassen bestimmte Wuchsformen der Bäume auf Autochthonie schließen, z. B. bei Fichten der Berglagen an ihrer Schmalkronigkeit und Kammform der Seitenzweige („Lamettawuchs“). Häufig sind Naturwälder in Folge der zyklischen Selbstorganisation und -differenzierung (REMMERT 1991, KORPEL 1995) struktureicher als Wirtschaftswälder, wo durch waldbauliche Maßnahmen oft eine strukturelle Vereinheitlichung angestrebt wird (SCHERZINGER 1996, ABS et al. 1999, MEYER et al. 2004). Die Endnutzung von Bestand bzw. Einzelstamm erfolgt i. d. R. während des Kulminationszeitpunktes, weshalb Altbäume fehlen oder selten sind. Unterhalb der Ebene von Beständen betrifft das auch das Vorkommen, die Vielfalt bzw. die Häufigkeit von Wuchsformen der Bäume, von Kleinstrukturen und von Mikrohabitaten (WINTER et al. 2003, 2004, BARTHA 2006), die im Wirtschaftswald seltener, weil unerwünscht sind (Häufigkeitsebene).

Unter Umständen können auch bestimmte Nutzungs- und Betriebsformen auf Bestandesebene zu starker Strukturierung führen – z. B. in Mittel- und Plenterwäldern oder durch Femelhieb – während ungeschichtete Altersklassenwälder mit autochthonen Baumarten im ökologischen Sinne recht naturnah sein können (SCAMONI 1966, ELLENBERG 1996). Eine allein aus der Bestandesstruktur oder Nutzungsform abge-

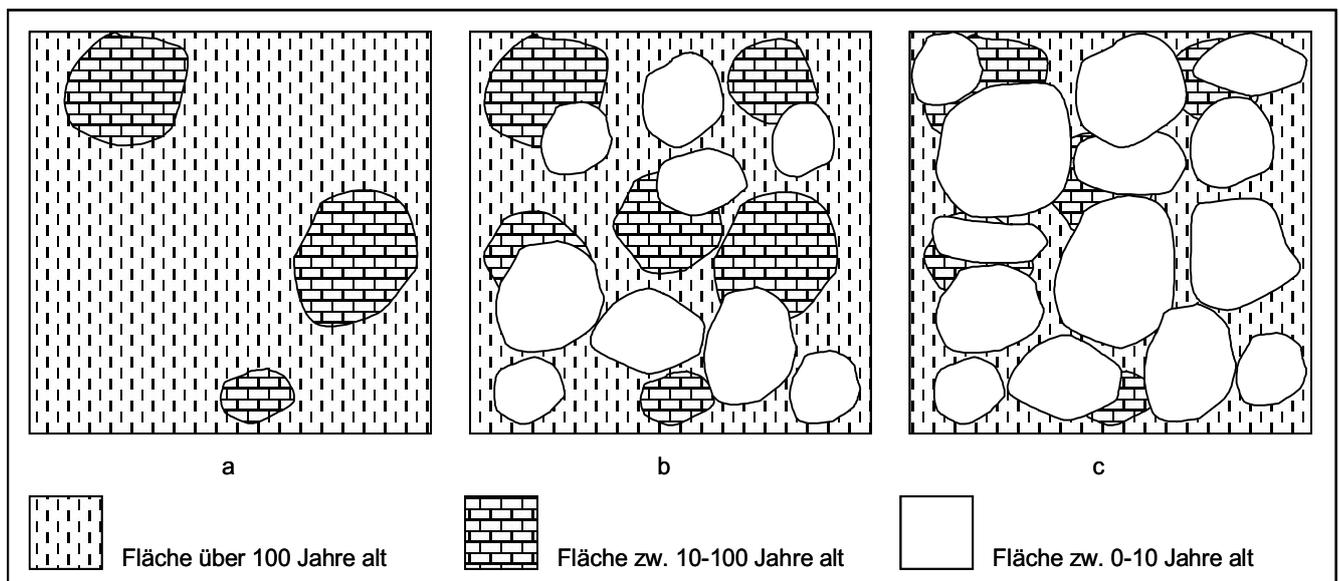


Abb. 1: Drei hypothetische Waldflächen mit einheitlichem Störungsregime und variabler Störungshäufigkeit. Die Habitatdiversität ist in a und c klein, aber in b höher. Fläche c mit sehr hoher Störungshäufigkeit weist hauptsächlich junge Teilflächen („patches“) auf. In Fläche b mit mittlerer Störungshäufigkeit sind Sukzessionsflächen sehr verschiedener Alter vorhanden, was zu hoher Biodiversität führt (verändert nach PALMER 1994 und COGĂLNICEANU 2003).

Fig. 1: Three hypothetical forest landscapes with constant disturbance regimes of varying disturbance frequency. Habitat diversity is smaller in a and c, but higher in b. Landscape c, with very frequent disturbance consists mainly of young patches. Landscape b, with intermediate frequency of disturbance has patches of many different ages, and hence higher biodiversity (redrawn after PALMER 1994 and COGĂLNICEANU 2003).

leitete Bewertung der Naturnähe von Waldstandorten führt daher allenfalls zu ökonomisch-landeskulturellen Kategorien, aber nicht zu einer standortsökologisch begründeten Differenzierung in Wald- und Forstökosysteme. So wird von GEHLKEN (1997) eine „plenterartig bewirtschaftete Dauerkultur“ als „Wald“ und ein „schlagweise bewirtschafteter Holzacker“ mit arbeitsintensiver Bestandesbegründung und -pflege (auch mit standortgerechten Baumarten) als „Forst“ charakterisiert.

Als Indices der Strukturdiversität auf Bestandesebene lassen sich z. B. das *Totholzvorkommen* (Präsenz, Menge), die *Durchmesserdifferenzierung* (syn. Umgebungsmaß, α -Ebene) und die *Stammverteilung* (Dispersion, Winkelmaß, β -Ebene) heranziehen (GADOW 1999, MEYER & POGODA 2001, HUI & GADOW 2002). Die *Baumartendurchmischung* (MEYER & POGODA 2001) ist eigentlich ein floristisches Diversitätsmaß für Arten der Baumschicht und lässt sich hier der α -Ebene zuordnen (Tab. 2). Sie kennzeichnet aber auch bestandesstrukturelle Heterogenität, weil unterschiedliche Baumarten als Edifikatoren des Ökosystems jeweils spezifische Eigenschaften besitzen (Kap. 5.1 in HORNSCHUCH & RIEK 2009). In der Literatur werden viele weitere Verfahren beschrieben (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974, HABER 1979, ALBERT et al. 1995, FÜLDNER 1995, JAEHNE & DOHRENBUSCH 1997, LATHAM et al. 1998, TRAUB & KLEINN 1999). Auch *geostatistische Methoden* werden zur Analyse der Strukturdiversität eingesetzt (WEBER 2000).

MEYER & POGODA (2001) empfehlen zur sicheren Einschätzung der Gesamtstrukturdiversität die Aufnahme möglichst vieler (α - und β -) Teildiversitäten, weil die *Transinformation* (Kopplung) der einzelnen Strukturparameter auch bei hoher Naturnähe gering sein kann.

7 Bodenkundliche Bewertung der Natürlichkeit

Obwohl die Ungestörtheit der Pedogenese Ausdruck der (historischen) Natürlichkeit eines Standortes ist, fanden Aspekte der Bodenentwicklung in der Naturwaldforschung bisher kaum Berücksichtigung (KNAPP & JESCHKE 1991, WOLF & BOHN 1991, GRABHERR et al. 1995, MEYER et al. 2004, BARTHA 2006). Der Begriff der „Naturnähe“ hat sich jedoch auch im Zusammenhang mit der „Archivfunktion“ von Böden für die „Naturgeschichte“ etabliert (LANTZSCH 2005). Zur Kennzeichnung naturnaher Böden wurden in diesem Zusammenhang z. B. ein ungestörter Profilaufbau und die über schriftliche Quellen zugängliche Nutzungsgeschichte vorgeschlagen.

Ohne genetische Untersuchungen oder sichere Weiserarten für Habitatkontinuität (Biotoptradition) können vegetationskundliche, zoologische, bestandesstrukturelle und standortsökologische Untersuchungen Natürlichkeit nur gegenwartsbezogen beurteilen (Hemerobiekonzept, Kap. 2). Aufgrund der Archivfunktion des Bodens kann man erwarten, dass mit Hilfe pedologischer Analysen auch Abweichungen vom ursprünglichen Zustand indiziert werden können (Naturnähekonzept).

7.1 Auftreten und Ausprägung von Bodenmerkmalen

An einem Pflughorizont kann leicht eine frühere landwirtschaftliche Nutzung abgelesen werden und archäologische

Artefakte sind ein sicheres Kennzeichen für anthropogenen Einfluss in der Vergangenheit (Präsenz-Ebene). Böden historisch alter Wälder und Böden von Wäldern mit vorangegangenen anderen Nutzungsformen unterscheiden sich oft auf der Ebene der Merkmalsausprägung, z. B. im Hinblick auf Podsoligkeit, Entkalkungstiefe, pH-Wert, Basensättigung, C/N-Verhältnis, Humus-, C-, P-, Ton-, Salz- und $\delta^{15}\text{N}$ -Gehalt (KUSSMAUL 1969, LEUSCHNER & IMMENROTH 1994, DUPOUEY et al. 2002, BÜRGER 2004, WULF 2004). Auch zwischen Natur- und Wirtschaftswäldern wurden beträchtliche Unterschiede im Humusgehalt der oberen Horizonte festgestellt, weil die Böden der Urwälder i. d. R. mehr organische Bodensubstanz akkumulieren (Literaturnachweise bei KORPEL 1995).

Bei kontinuierlicher Waldbestockung können bestimmte Forstnutzungen und Bewirtschaftungsverfahren, die in der Vergangenheit Anwendung fanden, die „Bodenqualität“ langfristig beeinflussen (BINKLEY & GIARDINA 1998, SCHOENHOLTZ et al. 2000). So kann der Boden potenzieller Laubbaumstandorte durch den Anbau von Nadelbäumen nachhaltig versauern (ZERBE 1993, ULRICH 1995, FINZI et al. 1998a, b, AUGUSTO et al. 2002, FRITZ 2006). Oft wird in Wäldern die Humusform und die Mächtigkeit der Humusaufgabe untersucht, die sich im Rahmen von Durchforstungsmaßnahmen, mit der Vornutzung, der Waldzusammensetzung und dem Bestandesalter ändern können (ARP & KRAUSE 1984, RIHA et al. 1986a, b, BELOTTI & BABEL 1993, EMMER & SEVINK 1994, LISKI 1995).

Nach dem Nordostdeutschen Verfahren der forstlichen Standortserkundung (KOPP & SCHWANECKE 1994, SEA 95 1996) ermöglicht der Vergleich der aktuellen Humusform („Zustands-Standortsform“) mit der theoretischen Humusform, die sich von Natur aus einstellen würde, d. h. die sich im „Gleichgewicht“ bzw. in „Harmonie“ mit der „Stamm-Standortsform“ befindet, eine Angabe zum Hemerobiegrad, ausgedrückt in Stufen der „Zustandsabweichung“. Das Konzept der Analyse der „Zustandsabweichung“ wurde von KOPP et al. (2002) weiterentwickelt, um dem Sachverhalt Rechnung zu tragen, dass der Standort selbst hinsichtlich seiner abiotischen Standortsfaktoren sukzessionalen Veränderungen unterworfen sein kann (Kap. 2). Da von den Autoren aktuelle und potentielle standortsökologische Befunde mit Vegetationsparametern verknüpft und auch den Besonderheiten der Waldentwicklungsphasen Rechnung getragen werden, ergeben sich hervorragende Voraussetzungen für eine objektivere Naturnäheabschätzung als bei rein floristischen oder zu statischen standortkundlichen Verfahren (SCHMIDT et al. 2006).

Nach Kahlschlag und/oder Bodenfeuer sind Humus- bzw. organische C-Vorräte reduziert und die N-Verfügbarkeit kurzfristig erhöht (HETSCH 1980, COVINGTON & SACKETT 1992, HÖLLERMANN 1995, TORGERSEN et al. 1995, JONES et al. 1998, GORGAN et al. 2000, WICHMANN & SCHMIDT 2000, GOODALE & ABER 2001, ANTOS et al. 2003, OLIVER et al. 2004, GUO et al. 2004, CERTINI 2005, GUNDALE et al. 2005, SMITHWICK et al. 2005). Bodenzustandsveränderungen durch Brandeinwirkung sind jedoch nicht immer anthropogenen Ursprungs bzw. als ein Hemerobiemerkmals zu werten, da je nach Region und Ökosystem Waldbrände ein Ausdruck des natürlichen Waldentwicklungszyklus sein können.

Neben bodenchemischen Veränderungen unterliegen bei forstlicher Nutzung möglicherweise auch bodenphysikalische Eigenschaften einem Wandel. Durch forstliche Eingriffe können die Bodenoberfläche verletzt und Bodenschich-

ten durchmischt werden sowie eine sekundäre Erosion einsetzen (BARTHA 2006). Es ist zu erwarten, dass sich durch permanente Befahrung auf nicht festgelegten Rückelinien die mittlere Lagerungsdichte des Oberbodens im Bestand erhöht (MANDL et al. 2006, s. Kap. 7.2.3).

7.2 Bodenvariabilität und Bodenheterogenität

7.2.1 Wissensstand

Während sich „Bodenvariabilität“ (syn. „Bodendiversität“) auf einzelne Merkmale bezieht (Variabilität des pH-Werts, der Auflagemächtigkeit usw.), die zufällig oder räumlich und zeitlich streuen können, meint „Bodenheterogenität“ („patchiness“) Variabilität mit einer räumlichen Struktur. Hierbei stellt sich die räumliche Ausprägung von Bodenfaktoren nicht uniform oder zufällig, sondern mehr oder weniger aggregiert unter Bildung von „patches“ dar (ETTEMA & WARDLE 2002). „Bodenheterogenität“ kann auch im Sinne einer *Konstellation mehrerer Merkmale* verstanden werden, woraus unterschiedliche räumliche Strukturen sowie kleinräumig differenziert ausgeprägte Wirkungen, Prozesse und Interaktionen des Stoffhaushalts resultieren. Somit ließe sich Bodenvariabilität der α -Ebene und Bodenheterogenität der β -Ebene des Diversitätskonzeptes zuordnen (Tab. 1, 2). Übersichtsarbeiten zum Thema „Bodenvariabilität und -heterogenität“ stammen von BECKETT & WEBSTER (1971), DAHIYA et al. (1984) und BURROUGH (1993). GUO (2001) legt das Konzept der räumlichen und zeitlichen Bodenheterogenität systematisch in Zusammenhang der Untersuchung eines gestörten Forstökosystems dar.

Während bei landschaftsökologischen Studien und bei der Erstellung von Bodenkarten die Heterogenität meist auf der Skalenebene von Kilometern relevant ist (WIENS 1989, O'NEILL et al. 1991, TURNER et al. 1993, 1997, FORMAN 1995, PICKETT & DADENASSO 1995), wurde die Diversität von Bodenkenngrößen auch im Skalenbereich von Metern oder Zentimetern analysiert (ROBERTSON et al. 1993, GÖTTLEIN et al. 1996, PECHÁĚKOVÁ et al. 1999, STOYAN et al. 2000). Für eine systematische Analyse forstlicher Standorts- und Bestockungstypen besteht insbesondere ein Bedarf an kleinräumigen Bodenuntersuchungen (Probenabstand 0,2 – 1 m) mit ausreichender Stichprobenzahl ($N \geq 50$) (MELLERT et al. 2008).

Verschiedene Bodenparameter, die kausal miteinander verbunden sind, bilden ähnliche Muster ab (LAVERMAN et al. 2002, GILLIAM et al. 2005). Die räumliche Variabilität kann durch eine zeitliche Dynamik Veränderungen unterliegen (FARLEY & FITTER 1999, LAVERMAN et al. 2000, KIRWAN et al. 2005).

LI & REYNOLDS (1995) stellen verschiedenen Methoden zur Quantifizierung von Bodenvariabilität dar und klassifizieren sie nach den vorliegenden Datentypen. Zur Einschätzung der Bodenvariabilität ohne räumlichen Bezug können statistische Streuungsmaßzahlen wie Varianz, Standardabweichung und Variationskoeffizienten herangezogen werden (BECKETT & WEBSTER 1971, BLYTH & MAC LEOD 1978, MOLLITOR et al. 1980, QUESNEL & LAVKULICH 1980, SEEBOLDT 1985, OLIVER & WEBSTER 1987a, GRIGAL et al. 1991, FOURNIER et al. 1994, LAIHO et al. 2004, ANTOS et al. 2003). Die räumliche Verteilung biologischer Arten und struktureller Merkmale werden häufig durch den aus der Informationstheorie stammenden „SHANNON-Index“ (syn. „SHANNON-WEAVER-Index“,

„SHANNON-WIENER-Index“, „BOLTZMANN'sche Entropiefunktion“) bzw. normiert mit der Evenness beschrieben. Viele andere vorgeschlagene Indices lassen sich auf diesen zurückführen und sind mit ihm korreliert. Sie tragen nach Meinung von HAEUPLER (1982) kaum zu neuem Erkenntnisgewinn bei. Große Bedeutung zur Beschreibung der räumlichen Bodenheterogenität haben geostatistische Auswertungsverfahren erlangt. Die Methoden der Geostatistik wurden ursprünglich für die angewandte Geologie bzw. Lagerstättenkunde entwickelt (AKIN & SIEMES 1988). Anwendungen fanden sich bald auch in anderen Wissenschaften, wie der Meteorologie, der Ökologie und dem Forstwesen (ROSSI et al. 1992, GOOVAERTS 1999, WEBSTER & OLIVER 2001). Über Stand und Perspektiven geostatistischer Auswertungsmethoden in der Bodenkunde referieren ausführlich BURROUGH (1993), ROBERTSON & GROSS (1994), GOOVAERTS (1999) und ELKATEB et al. (2003). Von ELKATEB et al. (2003) werden darüber hinaus weitere stochastische Analysemethoden raumbezogener Daten diskutiert (z. B. „stochastic finite element method“). Auch die Spektralanalyse wird herangezogen, um die räumliche Bodenvariabilität zu beschreiben (BÖTTCHER & STREBEL 1988a, Böttcher et al. 1997, PÉRIÉ et al. 2006).

7.2.2 Ursachen von Bodenvariabilität und -heterogenität ohne oder mit unklarem Bezug zur Naturnähe

Bevor Variabilitäten und kleinräumige Muster in der Ausprägung von Bodenmerkmalen zur Beurteilung der Naturnähe eines Standortes bzw. Bestandes herangezogen werden können, muss bekannt sein, was die dahinterstehenden Prozesse sind. Nach Möglichkeit müssen die „Fingerabdrücke“ erkannt werden, die natürliche Zustände bzw. Ereignisse und/oder anthropogene Störungen hinterlassen (Kap. 7.2.3) und von den für die Naturnähebestimmung nicht-relevanten Ursachen unterschieden werden (Kap. 7.2.2). Erfährt die Merkmalsvariabilität (α -Ebene) durch einzelne anthropogene Ursachen die gleiche Veränderungsrichtung wie durch natürliche Einflüsse, führen sie also zu gleichläufigen Trends, ist eine Interpretation der Gesamtvariabilität u. U. schwierig. Wenn im speziellen Fall aber Ursachen mit „störendem“ Einfluss ausgeschlossen werden können (z. B. Pflügen, Düngen u. a.), ist es möglich, anhand der Bodenvariabilität die relative Naturnähe abzuleiten (Vergleichsflächenansatz). Beeinflussungen des Bodenmusters (β -Ebene) durch Ursachen, die in keinem oder einem unklaren Zusammenhang mit der Hemerobie bzw. Naturnähe des Ökosystems stehen, könnten bei der Interpretation ausgeklammert werden, wenn diese als eigene Strukturen in geschachtelten Variogrammen zu determinieren sind (Kap. 2.4 und Abb. 1d in HORN-SCHUCH & RIEK 2009).

Kleinräumig variierende Zusammensetzungen des Ausgangsgesteins der Bodenbildung pausen sich auf die bodenchemischen Eigenschaften insbesondere des Unterbodens durch. Böden einheitlicher Genese und Textur, z. B. solche, die aus Schmelzwasser- oder Flugsanden aufgebaut sind, weisen eine geringe Variabilität ihrer Substrat- (und Boden-) Kennwerte auf (CAMBELL 1978, AGBU & OLSON 1990, LISTER et al. 2000). Die Variabilität bodenchemischer Parameter von Auenböden sind im Allgemeinen groß und unterscheiden sich je nach Sedimentationslagen (MOLLITOR et al. 1980). Anthropogen bedingt ist die räumlich extreme physikochemische Heterogenität von Kippböden (HÜTTL & WEBER 2001). Hier werden unterschiedlich hohe Konzentrationen

an Ca^{2+} - und Braunkohleanteilen (SCHAAF et al. 1999) und eine größere kleinskalige Variabilität hydrologischer Parameter als in natürlichen Böden gemessen (BUCZKO & GEHRKE 2005).

Mit fortschreitendem Bodenalter kann es zu einer Homogenisierung von ursprünglich heterogenen Böden kommen. Böden älterer Flussterrassen sind durch eine geringere räumliche Variabilität als die der jüngeren charakterisiert (SALDAÑA et al. 1998). SCHAAF et al. (1999) fanden in älteren bzw. in Braunkohle-freien Kippöden eine viel niedrigere raum-zeitliche Dynamik und Heterogenität als in jungen bzw. Braunkohle-haltige Kippböden. Dieser natürlichen Nivellierungstendenz infolge Entropiezunahme laufen allerdings ökosystemimmanente Strukturbildungsprozesse schwächerer Intensität entgegen (Kap. 7.2.3).

Die Entwicklungstiefe ist bereits ein pedogen geprägtes Merkmal, dessen Ursache z. B. die Art des Ausgangssubstrats sein kann. Sie selbst ist aber auch Ursache weiterer Bodeneigenschaften, ober- wie unterirdischer Vegetationsstrukturen und Artenverteilungsmuster (STARK 1994, MEREDIEU et al. 1996, EHRENFELD et al. 1997). Die kleinräumige Heterogenität des Humusvorrates ist oft ein Spiegel der Mächtigkeit des Solum (SCHÖNING 2005).

Muster von Boden- und Vegetationseigenschaften (Strukturen, Artenverteilung, dominierende Individuen) stehen oft in Beziehung zueinander (ROBERTSON et al. 1988, HOOK et al. 1991, JACKSON & CALDWELL 1993, HALVORSON et al. 1994, BRUNET et al. 1997, EHRENFELD et al. 1997, KLEB & WILSON 1997, BINKLEY & GIARDINA 1998, COLLINS & WEIN 1998a, b). Wichtiger Faktor bei der Ausbildung von kleinräumigen Mustern ist in Waldböden der Baumbestand bzw. der Einfluss der Einzelbäume. Durch Stammabfluss, Niederschlagsumverteilung, Streuakkumulation und ggf. Wurzelaußenwurzungen werden durch die Baumarten spezifische kleinräumige Muster von Bodeneigenschaften ausgebildet (ZINKE 1962, GERSPER & HOLOWAYCHUK 1970, KOENIES 1982, JOCHHEIM 1985, RIHA et al. 1986a, b, PAPRITZ 1987, BÖTTCHER & STREBEL 1988c, BENIAMINO et al. 1991, KOCH & MATZNER 1993, LISKI 1995, MANDERSCHIED & MATZNER 1995, SEILER & MATZNER 1995, LISTER et al. 2000, LAIHO et al. 2004, PENNE et al. 2007, HORNSCHUCH & RIEK 2007). Entsprechend der Mischungsanteile von Baumarten (BOERNER & KOSLOWSKY 1989, BOETTCHER & KALISZ 1990, FINZI et al. 1998a, b, ROTHE & BINKLEY 2001, AUBERT et al. 2006) oder bestandesstrukturbedingten Strahlungs- und Niederschlagsbedingungen (RITTER & VESTERDAL 2006) variieren Bodenparameter. Die verschiedenen Baumarten und -individuen haben insbesondere auf sandigen, wenig gepufferten und gut dränierten Böden einen Einfluss auf verschiedene Eigenschaften der Humusaufgabe, des Mineralbodens und der Bodenvegetation (MILES 1986, AUBERT et al. 2004). In bestimmten natürlichen Waldökosystemen kann es auch zu einer, einmal induzierten, dauerhaften Baumartenentmischung kommen, durch die die artspezifische Wirkung auf den Boden ortstreu erhalten wird (BINKLEY & GIARDINA 1998, Kap. 7.2.3). Aber nicht nur Bäume, auch krautige und grasartige Pflanzen beeinflussen über ihr Wurzelsystem und den biochemischen Stoffkreislauf das räumliche Muster von Bodeneigenschaften (GIBSON 1988, HOOK et al. 1991, ROBERTSON et al. 1988, JACKSON & CALDWELL 1993, BRÜLHEIDE & UDELHOVEN 2005). Nur wenn bekannt ist, ob und inwiefern unterschiedliche Vegetationstypen auch unterschiedliche Bodenmuster hinterlassen und wie lange diese erhalten bleiben, können aus dem Vergleich der unter dem Einfluss

der rezent etablierten Vegetation zu erwartenden und dem tatsächlich vorhandenen und ggf. archivierten Bodenmuster Naturnähe indiziert bzw. früherer Vegetations- und Nutzungswandel aufgezeigt werden (s. Kap. 7.2.3).

Meist sind Zusammensetzung und räumliche Verteilung der Bodenfauna von der Bodenheterogenität, also dem lokalen Habitat- und Ressourcenangebot sowie wechselnden Mikroklima- und Vegetationseigenschaften abhängig (PONGE & DELHAGE 1995, ETTEMA & WARDLE 2002). Als „ecosystem engineers“ (JOUQUET et al. 2006) können Bodentiere wiederum die räumliche Heterogenität von Bodeneigenschaften beeinflussen. Während soziale Insekten und Regenwürmer mit epi-anezischer Lebensweise durch ihre Bauten zur Diversifizierung beitragen, kann bei Dominanz endogäischer, geophager Regenwürmer – z. B. in Weide- und Grünlandböden – eine Homogenisierung des Oberbodens eintreten (WAGNER et al. 1997, RIBAS et al. 2003, JOUQUET et al. 2006). Die vom Edaphon verursachte Bodenheterogenität betrifft jedoch Intensitäten und Skalenbereiche, die selten analysiert werden (Mikrovariabilität). In vertikaler Richtung führt Bioturbation in den meisten Fällen zu einer Homogenisierung, seltener zu einer Schichtung des Bodenmaterials (HOLTMEIER 2005). Auch durch Säugetiere kann das Boden substrat gelockert und durchmischt, Stoffe verlagert und die Bodenoberfläche verformt werden (HOLTMEIER 2005). Hoher Schwarzwildbesatz führt zu veränderten Bodeneigenschaften und Nitratausträgen (SINGER et al. 1984). Dabei dürfte sich die Wühltätigkeit der Wildschweine je nach Populationsdichte unterschiedlich stark auf die Bodendiversität und -heterogenität auswirken. Auch durch Exkrememente, Bodenverdichtung oder Bodenerosion im Bereich bevorzugter Verweilorte oder entlang von Tierpfaden (SCHLESINGER et al. 1990, 1996, SMIT 1999) kann die Bodenheterogenität erhöht werden.

7.2.3 Ursachen von Bodenvariabilität und -heterogenität mit Bezug zur Naturnähe

In Naturwäldern werden oft größere Bodenvariabilitäten (α -Diversität) und ausgedehntere Bodenmuster (β -Diversität) als in Wirtschaftswäldern gemessen (GUO et al. 2004, HORNSCHUCH & RIEK 2009). Als Ursache kommt vor allem der höhere Struktureichtum (Kap. 6) bei gleichzeitig längerer Generationendauer (einschließlich Terminal- und Zerfallsphase), durch die sich bestimmte Bodenmuster manifestieren können, in Betracht. Hingegen fehlen Einflüsse, die größerflächige Muster zerstören, z. B. Bodenbearbeitung (s. u.). Entstehen durch Verwitterung von Baumleichen und Bodenstörung bei Entwurzelung alter Bäume spezifische Merkmalsvariabilitäten und -muster (KOOP 1982, SCHERZINGER 1996), sind diese in Naturwäldern häufiger als in Wirtschaftswäldern anzutreffen.

Nach der (tight-)weave-Hypothese können sich auch Bodenmuster in Naturwäldern bilden und manifestieren, die sich auf die spezifischen bodenprägenden Wirkungen der jeweiligen Mischbaumarten zurückführen lassen (BINKLEY & GIARDINA 1998). Nachdem durch Negentropie eine initiale Entmischung erfolgt ist, können durch die Begünstigung ihrer eigenen Reproduktion und Hemmung der anderen Art(en) diese Bodenmuster fixiert werden. Eine Anwendung der tight-weave-Hypothese auf natürliche Reinbestände könnte einen Fall beschreiben, bei dem sich bestimmte Baumpositionen über mehrere Generationen erhalten, weil die Etab-

lierungschancen des Nachwuchts unter bereits vorhandenen Baumkronen am größten ist (z. B. durch Ballochorie oder unterdrückter Bodenvegetation). Dieser selbsterhaltende Effekt würde zur generationenübergreifenden Fortdauer des lokalen Einzelbaumeinflusses führen, den Bodenkontrast verstärken und ein relativ grobtexturiertes Bodenmuster konservieren. Voraussetzung für einen solchen Fall wäre, dass sich das Waldökosystem in einer dauerhaften Plenterwaldphase (*steady-state*) befindet und sich nicht über Entwicklungsphasen mit jeweils anderen Edifikatoren und völlig anderen Strukturen regeneriert, denn das Mosaik der verschiedenen Entwicklungsphasen nebeneinander (Waldtextur, s. Kap. 6) dürfte kaum eine nachhaltige, räumliche Bodendiversifikation zur Folge haben. Im Wirtschaftswald jedwedem Betriebstyps ist die Möglichkeit gleicher Baumpositionen in verschiedenen Generationen nahezu ausgeschlossen.

Insgesamt führen großflächige und häufige Störungen, wie sie bei einer forstlichen Bewirtschaftung auftreten, zur Nivellierung (α -Diversität) und zu feinkörnigen Bodenmustern (β -Diversität, GUO 2001, GUO et al. 2004, HORNSCHUCH & RIEK 2009). Während innerhalb der Nutzungsform „Wald / Forst“ die „*patchiness*“ mit dem Hemerobiegrad also zunimmt, ist es beim Vergleich der Landnutzungsformen Wald – Grünland – Acker umgekehrt. Die Bodenvariabilität nimmt zwar von Wäldern über Buschformationen, Wiesen- und Weideböden hin zu Ackerlandschaften ab, die Autokorrelationslängen von Bodenkennwerten werden jedoch größer (BECKETT & WEBSTER 1971, SCHLESINGER et al. 1990, ROBERTSON et al. 1993, Kleb & Wilson 1997, HEATHER & SCOTT 1999, STOYAN et al. 2000, REICHE, zit. in BAUMANN 2001, CONANT et al. 2003). Da als Ursachen eine abnehmende Vegetationsstruktur und/oder eine Intensivierung der (Boden-)Bearbeitung in Frage kommen, muss jedoch differenziert werden, ob die wenig diversen Böden von Offenlandschaften unter natürlichen (Steppe, Buschformation) oder anthropogenen Bedingungen (Grünland, Acker) entstanden sind. Nutzungsbedingt verursachte Bodeneigenschaften und -muster können sich lange im Boden erhalten, nachdem diese Flächen wiederbewaldet sind bzw. aufgeforstet wurden („*Archivfunktion für die Naturgeschichte*“, LANTZSCH 2005). Manche Autoren haben daher Böden „*historisch alter Wälder*“ (*ancient woodland*), d. h. von Waldstandorten mit mindestens 250 Jahren Kontinuität, mit Böden jüngerer Waldflächen (*recent woodland*, WULF 1994, 2004) mit vorausgegangener anderer Nutzungsform verglichen (MUYS & LUST 1993, ROBERTSON et al. 1993, 1997, PETERSEN 1994, KOERNER et al. 1997, WILSON et al. 1997, VERHEYEN et al. 1999, GOODALE & ABER 2001, DUPOUEY et al. 2002, GILTRAP & HEWITT 2004, OLIVER et al. 2004, FRATERRIGO et al. 2005). Die Ergebnisse zeigen, dass die homogenisierenden Effekte vormaliger Acker- oder Weidenutzung noch Jahrzehnte nach Wiederbewaldung bzw. Aufforstung nachweisbar sind und dass sich demgegenüber die historisch alten Wälder oft durch eine höhere Diversität ihrer Bodeneigenschaften auszeichnen.

Eine Nivellierung von Bodeneigenschaften erfolgt jedoch nur bei wiederholtem, intensivem Pflügen. Dadurch erfährt der Boden einen hohen Grad an Fremdorganisation mit maximaler Entropie (Gleichverteilung der Strukturelemente, BAUMANN 2001). Diese Bodenhomogenisierung ist mit der Reduktion von Struktur- und Habitatvielfalt durch häufige Störung zu vergleichen (Abschn. 6, Abb. 1c). Einmalige Bodenbearbeitung im Wald hingegen bewirkt eine höhere Heterogenität (REHFUESS & KANTARCI 1977, RAKEI 1991, WES-

SOLEK & RIEK 1997). Stockrodung hat einen noch stärkeren punktuellen Einfluss, wobei die Wirkung mit einem (natürlichen) Sturmwurf zu vergleichen ist. Auch die Befahrung mit Forstmaschinen führt i. d. R. zu einer nur lokalen Störung des Bodengefüges. Daraus ergibt sich eine Differenzierung auch anderer Bodeneigenschaften zwischen Rückegassen und nicht befahrenem Waldboden (HILDEBRAND & SCHAACK-KIRCHNER 2002, MANDL et al. 2006, WILPERT & SCHÄEFFER 2006). Düngungsmaßnahmen (z. B. Waldkalkung) können kurzfristig zu hoher Bodenheterogenität führen. Langfristig ist eine Homogenisierung des Bodenzustandes wahrscheinlich, wie auch auf der Makroskala eine Nivellierung der Oberbodenverhältnisse der Wälder infolge des anthropogenen, flächendeckenden Stickstoff- und Säureeintrags zu beobachten ist (ELLENBERG 1996, RIEK et al. 2002).

Nach Kahlschlag und/oder Bodenfeuer lassen sich veränderte räumliche Muster bestimmter Bodenparameter feststellen (TORGERSEN et al. 1995, JONES et al. 1998, GOODALE & ABER 2001, GUO 2001, ANTOS et al. 2003, GUO et al. 2004, OLIVER et al. 2004, GUNDALE et al. 2005, SMITHWICK et al. 2005). Wie in Kap. 7.1 betont, können Waldbrände aber auch Ausdruck eines natürlichen Waldentwicklungszyklus sein. Neupflanzung (SELIN 2002), Sukzessionen (GROSS et al. 1995) und Unterbau (BENS et al. 2006) verursachen ebenfalls veränderte Bodenmuster. Innerhalb von wenigen Jahren nach der Störung, z. B. einer Hiebsmaßnahme, können Ausmaß und Muster der Bodenvariabilität aber wieder die frühere Charakteristik annehmen (GUO et al. 2004).

8 Synopse und Schlussfolgerungen

Für die Ableitung des Natürlichkeitsgrades sind nicht alle Merkmale der Ökosystemkompartimente, alle räumlichen Skalen- und jede hierarchische Betrachtungsebene gleichermaßen geeignet. Zur Beschreibung der Natürlichkeit von Waldökosystemen fanden bisher vor allem zoologische Weiserarten sowie floristische und bestandesstrukturelle Indices Verwendung, während Bodenmerkmale selten einbezogen wurden. Zur Diagnose von Natürlichkeit sollten möglichst viele Kompartimente, Hierarchieebenen und innerhalb derselben viele Teilelemente berücksichtigt werden. Die Untersuchung der Natürlichkeit erfolgt meist in der Dimension eines Ökosystems, Ökotops bzw. Bestandes, um Standorts- und Vegetationskontraste (Ökotope) auszuschließen. In Tabelle 2 sind Kennwerte verschiedener Kompartimente dargestellt und den Betrachtungsebenen des Diversitätskonzeptes zugeordnet, die sich nach Parametrisierung (Berechnung von Indices) zur Indikation eignen.

Durch die meisten Untersuchungsansätze können der *aktuelle* Zustand der Ökosystemkompartimente oder ihre Beziehungen untereinander und damit der *Hemerobiegrad* des Systems (des Bestandes) abgeschätzt werden. Demgegenüber ist aufgrund der Archivfunktion des Bodens die Analyse von Bodeneigenschaften geeignet, die Natürlichkeit auch aus *historischer* Perspektive, also zugleich eine zeitliche Kontinuität, die Ursprünglichkeit des Ökosystems, d. h. die *Naturnähe i. e. S.* festzustellen.

Eine hohe genetische Diversität wird meist mit einer hohen Naturnähe und mit Autochthonie gleichgesetzt, was nicht immer richtig ist. Es muss hierbei berücksichtigt werden, dass sich Baumarten populationsdynamisch unterscheiden. Der Genpool von Baumarten mit großem Areal sowie Windblütigkeit und -verbreitung ist überregional stark durchmischt

Tab. 2: Genetische, biologische, bestandesstrukturelle und bodenkundliche Kennwerte, die zur Bestimmung der Natürlichkeit beitragen können (Literaturquellen im Text).

Table 2: *Genetical, biological, stand structural and soil parameters to contribute determining naturality.*

Kompartiment	genetische Merkmale und Diversität	floristische, faunistische und mykologische Merkmale und Diversität („Biodiversität“)	bestandesstrukturelle Merkmale und Diversität („Strukturdiversität“)	bodenkundliche Merkmale und Diversität („Bodenvariabilität und -heterogenität“)
Weiserwert für	Autochthonie, Naturnähe	Hemerobie (Naturnähe)	Hemerobie (Naturnähe, Autochthonie)	Naturnähe
Präsenz-Ebene	–	obligate Zeigerarten	Baumstubben, Kronenform	archäologische Artefakte (z. B. Keramik), Pflughorizont, Humusform in Relation zum Standort
Ausprägungs-Ebene	–	Häufigkeit von (schwachen) Zeigerarten	Totholzvorrat, Durchmischung von lebenden und toten Bäumen, Häufigkeit von Uraltbäumen, Wuchsformen, Sonderstrukturen	Salz-, Ton-, Humus-, Phosphat-, $\delta^{15}\text{N}$ -Gehalt, C/N-Verhältnis, pH-Wert, Trockenraumdichte, Entkalkungstiefe, Podsolierungsgrad
α-Ebene	Heterozygotie, Anzahl der Allele (Allelfrequenz) und Genotypen (Haplotypen)	Artenvielfalt / -zahl, Baumartendurchmischung	Schichtung, Streuung der Baumdimensionen (z. B. Durchmesserdifferenzierung)	Variabilität einzelner Bodenmerkmale (z. B. Variationskoeffizient)
β-Ebene	Verteilungsmuster der Genvarianten, Distanzmaße (z. B. Fixierungs-Indices)	Dispersion der Arten (z. B. Evenness)	Dispersion der Baumindividuen (z. B. Winkelmaß)	kleinräumige Bodenheterogenität, Muster von Bodenmerkmalen (z. B. Autokorrelationslänge)

und reichhaltig. Demgegenüber zeichnen sich Kleinbestände aus Arten mit schweren Samen und begrenzter Ausbreitungsmöglichkeit auch unter natürlichen Bedingungen durch eine geringe Variabilität aus.

Während eine Anzahl tierischer und pilzlicher Zeigerarten für Habitatkontinuität und Naturnähe existieren, sind unter den Gefäßpflanzen und Moosen keine obligaten Urwaldzeigerarten bekannt (Präsenz-Ebene). Es sind aber Stetigkeitsschwerpunkte erkennbar (Ausprägungs-Ebene). Weil die Artenanzahl (α -Diversität) auch im anthropogen unberührten Zustand standortsbezogen stark schwanken kann oder durch anthropogene Störung zu- oder abnimmt, lässt sie sich kaum als Kriterium verwenden. Geklumpete Verteilungen von Arten der Phyto-, Zoo- und Mykozönose (hohe β -Diversität) weisen auf einen hohen Natürlichkeitsgrad hin.

Hinsichtlich der Bestandesstruktur zeigt sich ein hoher Natürlichkeitsgrad auf verschiedenen Hierarchieebenen: durch Vorhandensein (z. B. Baumstubben, Kronenform von Kammlagenfichten) oder die Ausprägung bestimmter Strukturmerkmale (z. B. Vorrat an Totholz), durch hohe Diversitäten des Strukturmerkmals (z. B. Streuung der Stammdurchmesser) oder durch räumliche Muster bestimmter Strukturen (z. B. räumliche Verteilung der Baumindividuen). Eine hohe Diversität bestimmter struktureller Merkmale muss jedoch nicht immer Folge von Naturnähe sein, weil aus Mittelwaldbewirtschaftung eine starke Schichtung folgt und durch Plenter- bzw. Femelhieb Stufigkeit und Lückenstrukturen gefördert werden. Da strukturelle Diversität in der Regel auch biologische Vielfalt zur Folge hat, bedürfen die häufig verwendeten Biodiversitätsindices immer einer kritischen Interpretation vor dem Hintergrund ihrer Entstehungsursachen.

Auch beim Boden lassen sich viele Merkmale verschiedener Betrachtungsebenen in die Natürlichkeitsanalyse einbeziehen (Tab. 2). Die Möglichkeit einer bodenkundlichen Indikation von Naturnähe hat allerdings Grenzen, die sich auf verschiedenen Ebenen des Diversitätskonzeptes zeigen:

- 1. Präsenz-Ebene:** Es gibt keine spezifischen bodenkundlichen Kennzeichen für Naturnähe. Die Abwesenheit archäologischer Artefakte und Pflughorizonte oder eine mit den natürlichen Standortverhältnissen im Gleichgewicht stehende Humusform erlauben nicht den Umkehrschluss, der Boden, der Bestand bzw. das Ökosystem sei naturnah.
- 2. Abundanz-Ebene:** Um den anthropogenen Einfluss anhand von Vorkommen, Intensitäten, Mengen oder Gehalten einzuschätzen, müssen für alle Standorte die natürlichen Referenzzustände bekannt sein (z. B. „natürlicher Vorrat“), was für große Teile Europas mangels geeigneter Naturwaldzellen schwer möglich ist. Außerdem dürfen nur Böden mit gleichen standörtlichen Rahmenbedingungen für die Pedogenese (Substrat, Klima usw.) verglichen werden. Waldböden im nordostdeutschen Tiefland zeichnen sich im Bundesvergleich beispielsweise durch sehr niedrige Humusgehalte aus (BARITZ et al. 1999). Auch die ursprüngliche Lagerungsdichte von Böden ist im Nachhinein schwer feststellbar und aus einem Vergleich zwischen Beständen verschiedener Standorte kann ein Bewirtschaftungseinfluss oft nicht bewiesen oder widerlegt werden (HORNSCHUCH & RIEK 2009), weil abweichende Korngrößenzusammensetzungen, Humusgehalte und Gefügeformen einen großen Einfluss haben.

3. α - und β -Ebene: Die wesentlichen Ursachen von Bodenheterogenität und ihr spezifischer „Fingerabdruck“ müssen bekannt sein, um statistische und geostatistische Kennwerte bodenkundlicher Merkmale zur Indikation von Naturnähe heranziehen zu können (Kap. 7.2.2 und 7.2.3). Als Natürlichkeitsmaß gilt nur der „Musterkomplex“, der sich auf die Bestandesstruktur und verschiedene anthropogene und natürliche Störungen zurückführen lässt. Modifikationen des Bodenmusters durch andere Ursachen (z. B. Substratheterogenität) sind möglichst herauszurechnen. In der Regel führen häufige Störungen, wie sie bei einer forstlichen Bewirtschaftung auftreten, zu niedrigeren Merkmalsvariabilitäten und „feinkörnigeren“ Bodenmustern. Jedoch nicht alle anthropogenen Einflüsse wirken sich nivellierend und alle natürlichen Ursachen verstärkend auf die Variabilität aus. Einzelne Wirkungen anthropogener und natürlicher Ursprünge können u. U. zu den gleichen Ergebnissen führen (WHITEHEAD 1982). Daher sind die Ursachen offensichtlicher kleinräumiger Störungen (z. B. bei Feststellung von Pflugfurchen im Wald) bei der Interpretation von Bodenvariabilität und -heterogenität zu berücksichtigen. Weiterhin muss zwischen kurz- und langfristigen Wirkungen unterschieden werden. Ob für bestimmte Bestandes- und Substrattypen Erwartungswerte geeigneter Indices, z. B. Autokorrelationslängen des Humusgehaltes (s. HORNSCHUCH & RIEK 2009), herausgearbeitet werden können, ist wegen der geringen Zahl von Studien in Waldbeständen auf entsprechender Maßstabsebene noch nicht abzuschätzen.

Danksagung

Vorliegende Studie entstand in Zusammenhang zweier Forschungsprojekte zum Thema Bodenheterogenität in Natur- und Wirtschaftswäldern, die durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (RI 1219 / 1-1) und durch das Bundesamt für Landwirtschaft und Ernährung (05HS021/2) finanziell gefördert wurden. Wir bedanken uns für die gewährte Hilfe. Herrn Dr. Paul Heydeck, Landesforstanstalt Eberswalde, danken wir für die Hinweise zur Mykologie.

Literatur

- ABS, C., FISCHER, A., FALINSKI, J.B. (1999): Vegetationsökologischer Vergleich von Naturwald und Wirtschaftswald, dargestellt am Beispiel des *Tilio-Carpinetum* im Waldgebiet von Bialowieza / Nordost-Polen. *Forstw. Cbl.* **118**: 181-196.
- AGBU, P.A., OLSON, K.R. (1990): Spatial variability of soil properties in selected Illinois Mollisols. *Soil Sci.* **150** (5): 777-786.
- AKIN, H., SIEMES, H. (1988): *Praktische Geostatistik – Eine Einführung für den Bergbau und die Geowissenschaften*, Springer, Berlin: 304 S.
- ALBERT, M., v. GADOW, K., KRAMER, H. (1995): Zur Strukturbeschreibung in Douglasien-Jungbeständen am Beispiel der Versuchsflächen Manderscheid und Uslar. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **166**: 205-210.
- ANDERS, S., HOFMANN, G. (1997): Vielfalt in der Vegetation von Wäldern und Forsten. *Schr. Reihe d. BML, „Angewandte Wissenschaft“*, Heft **465** „Biologische Vielfalt in Ökosystemen“: 94-108.
- ANGERMEIER, P.L., KARR, J.R. (1994): Biological integrity versus biological diversity as policy directives. *BioScience* **44**: 690-697.
- ANTOS, J.A., HALPERN, C.B., MILLER, R.E., CROMBACK, K., HALAJ, M.G. (2003): Temporal and spatial changes in soil carbon and nitrogen after clearcutting and burning of an old-growth Douglas-fire forest. *Res. Pap. PNW-RP-552*. Portland, OR: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, 19 p. Internet: <http://www.fs.fed.us/pnw/pubs/rp552.pdf>
- ARP, P.A., KRAUSE, H.H. (1984): The forest floor: Lateral variability as revealed by systematic sampling. *Can. J. Soil Sci.* **64**: 423-437.
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D., BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can. J. For. Res.* **34** (1): 233-248.
- AUBERT, M., MARGERIE, P., ERNOULT, A., DECAËNS, T., BUREAU, F. (2006): Variability and heterogeneity of humus forms at stand level: Comparison between pure beech and mixed beech-hornbeam forest. *Ann. For. Sci.* **63**: 177-188.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D., ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* **59**: 233-253.
- BALL, D.F., WILLIAMS, W.M. (1968): Variability of soil chemical properties in two uncultivated brown earths. *J. Soil Sci.* **19**: 379-391.
- BARITZ, R., ADLER, G.H., WOLFF, B., WILKE, B.-M. (1999): Regional distribution of carbon in German forest soils and its relation to climate change. *Z. Angew. Geol.* **45** (4): 218-227.
- BARKMANN, J. (2001): Ökologische Integrität. In: *Handbuch der Umweltwissenschaften. Grundlagen und Anwendung der Ökosystemforschung*. Landsberg am Lech.
- BARTHA, D. (2006): *Naturnähebeurteilung der ungarischen Wälder*. *Forst u. Holz* **61** (8): 258-260.
- BAUMANN, R. (2001): *Indikation der Selbstorganisationsfähigkeit terrestrischer Ökosysteme*. Diss. Christian-Albrechts-Universität zu Kiel: 168 S.
- BECKETT, P.H.T., WEBSTER, R. (1971): Soil variability: a review. *Soils and fertilizers* **34**: 1-15.
- BEIERKUHNLIN, C. (2001): Die Vielfalt der Vielfalt – Ein Vorschlag zur konzeptionellen Klärung der Biodiversität. *Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges.* **13**: 103-118.
- BELOTTI, E., BABEL, U. (1993): Variability in space and time and redundancy as stabilizing principles of forest humus profiles. *Eur. J. Soil Biol.* **29**: 17-27.
- BENIAMINO, F., PONGE, J.F., ARPIN, P. (1991): Soil acidification under the crown of Oak trees. 1. Spatial distribution. *Forest Ecol. Management.* **40**: 221-232.
- BENS, O., BUCZKO, U., SIEBER, S., HÜTTL, R.F. (2006): Spatial variability of O layer thickness and humus forms under different pine beech-forest transformation stages in NE Germany. *J. Plant Nutr. Soil Sci.* **169**: 5-15.
- BINKLEY, D., GIARDINA, C. (1998): Why do species affect soils? The warp and woof of tree-soil interactions. In: BREEMEN, N. VAN (ed.): *Plant-induced soil changes: Processes and feedbacks*. *Biogeochemistry* **42** (1/2): 89-106.
- BLYTH, J.F., MACLEOD, D.A. (1978): The significance of soil variability for forest soil studies in north-east Scotland. *J. Soil Sci.* **29**: 419-430.
- BOERNER, R.E.J., KOSLOWSKY, S.D. (1989): Microsite variations in soil chemistry and nitrogen mineralization in a beech-maple forest. *Soil Biol. Biochem.* **21** (6): 795-801.

- BOETTCHER, S.E., KALISZ, P.J. (1990): Single-tree influence on soil properties in the mountains of eastern Kentucky. *Ecology* **71** (4): 1365-1372.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O. (1988a): Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. Part 1: Methods for quantifying spatial variability (geostatistics, time series analyses, Fourier transform smoothing). *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **151**: 185-190.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O. (1988b): Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. Part 2: Field data for arable land and statistical analysis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **151**: 191-195.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O. (1988c): Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. Part 3: Field data for a coniferous forest and statistical analysis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.* **151**: 197-203.
- BÖTTCHER, J., STREBEL, O., LAUER, S. (1997): Räumliche Variabilität von Stoffkonzentrationen am Grundwasserspiegel bei einem grundwasserfernen Sandstandort unter Kiefern. *Zeitsch. Pflanzenernähr. Bodenk.* **160**: 67-72.
- BRADTKA, J. (2006): Massiver Rückgang epiphytischer Flechten im Wirtschaftswald. *LWF aktuell* **53**: 18-19.
- BRÄSICKE, N. (2008): Effekte von Waldumbaumaßnahmen in Kiefernforsten auf potenzielle Schädlingantagonisten am Beispiel der Webspinnenzönose (*Arachnida: Araneae*). Dissertation TU Dresden, Fakultät für Geo-, Hydro- und Forstwissenschaften Tharandt.
- BRÜHLHEIDE, H., UDELHOVEN, P. (2005): Correspondence of the fine-scale spatial variation in soil chemistry and the herb layer vegetation in beech forests. *Forest Ecol. Management* **210**: 205-223.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1997): Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: Importance of soil chemistry and management. *Ecography* **20**: 513-520.
- BUCZKO, U., GEHRKE, H.H. (2005): Estimating spatial distribution of hydraulic parameters for two-scale structured heterogeneous lignitic mine soil. *J. of Hydrology* **312**: 109-124.
- BÜRGER, K. (2004): Veränderung von Waldökosystemen aufgrund historischer Nutzung im Schwarzwald und in den Vogesen. Dissertation, Freiburg i. Brsg.
- BÜRGER, R. (1991): Immissionen und Kronenverlichtung als Ursachen für Veränderungen der Waldbodenvegetation im Schwarzwald. *Tuexenia* **11**: 407-424.
- BURROUGH, P.A. (1993): Soil variability: a late 20th century view. *Soils and Fertilizers* **56**: 529-562.
- CAMBELL, J.B. (1978): Spatial Variation of sand content and pH within single contiguous delineations of two soil mapping units. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **42**: 460-464.
- CERTINI, G. (2005): Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* **143**: 1-10.
- COGĂLNICEANU, D. (2003): Biodiversity. Verlag Dr. Kessel, Remagen: 105 pp.
- COLLINS, B., WEIN, G. (1998a): Soil heterogeneity effects on canopy structure and composition during early succession. *Plant Ecology* **138**: 217-230.
- COLLINS, B., WEIN, G. (1998b): Soil resource heterogeneity effects on early succession. *Oikos* **82**: 238-245.
- CONANT, R.T., GORDON, R.S., PAUSTIAN, K. (2003): Spatial variability of soil carbon in forested and cultivated sites: Implications for change detection. *J. Environ. Qual.* **32**: 278-286.
- COVINGTON, W.W., SACKETT, S.S. (1992): Soil mineral nitrogen changes following prescribed burning in Ponderosa pine. *For. Ecol. Management* **54**: 175-191.
- DAHIYA, I.S., RICHTER, J., MALIK, R.S. (1984): Soil spatial variability: a review. *Int. J. Trop. Agric.* **2**: 1-102.
- DAY, K.J., HUTCHINGS, M.J., JOHN, E.A. (2003): The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations. *Journal of Ecology* **91**: 305-315.
- DELONG, D.C. JR. (1996): Defining biodiversity. *Wildlife Society Bulletin* **24** (4): 738-749.
- DENNER, M. (2007): Auswirkungen des ökologischen Waldumbaus in der Dübener Heide und im Erzgebirge auf die Bodenvegetation. *Forstwiss. Beitr. Tharandt / Contrib. For. Sc.* **29**, Dissertation TU Dresden.
- DOROW, W.H.O., KOPELKE, J.-P., FLECHTNER, G. (2007): Wichtigste Ergebnisse aus 17 Jahren zoologischer Forschung in hessischen Naturwaldreservaten. *Forstarchiv* **78**: 215-222.
- DUESER, R.D., SHUGART, H.H. (1978): Microhabitats in a forest-floor small mammal fauna. *Ecology* **59**: 89-98.
- DUPOUEY, J.L., DAMBRINE, E., LAFFITE, J.D., MOARES, C. (2002): Irreversible impact of past land use on forest soils and biodiversity. *Ecology* **83** (11): 2978-2984.
- EHRENFELD, J.G., HAN, X., PARSONS, W.F.J., ZHU, W. (1997): On the nature of environmental gradients: temporal and spatial variability of soils and vegetation in the New Jersey Pinelands. *Journal of Ecology* **85**: 785-798.
- ELKATEB, T., CHALATURNYK, R., ROBERTSON, P.K. (2003): An overview of soil heterogeneity: Quantification and implications on geotechnical field problems. *Can. Geotech. J.* **40** (1): 1-15.
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Auflage, UTB, Ulmer Stuttgart: 1096 S.
- EMMER, I.M., SEVINK, J. (1994): Temporal and vertical changes in the humus form profile during a primary succession of *Pinus sylvestris*. *Plant and Soil* **167**: 281-295.
- ETTEMA, C.H., WARDLE, D.A. (2002): Spatial soil ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **17** (4): 177-183.
- FARLEY, R.A., FITTER, A.H. (1999): Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology* **87**: 688-696.
- FILSER, J., FROMM, H., MOMMERTZ, S., NAGEL, R.F., WINTER, K. (1995): Einsatzmöglichkeiten von Regenwürmern, Collembolen und Mikroorganismen als Indikatoren für Bodenzustände. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellschaft* **75**: 31-34.
- FINCH, O.-D. (2001): Die Webspinnen (*Araneae*) aus zwei Naturwäldern des staatlichen Forstamtes Sellhorn (Lüneburger Heide). *Ber. d. Norddeutsch. Naturschutzakademie* **14**: 39-43.
- FINCH, O.-D. (2005): Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (*Coleoptera: Carabidae; Araneae*). *Forest Ecol. Management* **204**: 21-34.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., VAN BREEMAN, N. (1998a): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* **8** (2): 440-446.
- FINZI, A.C., CANHAM, C.D., VAN BREEMAN, N. (1998b): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecological Applications* **8** (2): 447-454.
- FORMAN, R.T.T. (1995): Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology* **10**: 133-142.

- FOURNIER, R.E., MORRISON, I.K., HOPKIN, A.A. (1994): Short range variability of soil chemistry in three acid soils in Ontario, Canada. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* **25**: 3069-3082.
- FRATTERIGO, J.M., TURNER, M.G., PEARSON, S.M., DIXON, P. (2005): Effects of past land use on spatial heterogeneity of soil nutrients in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* **75** (2): 215-230.
- FRITZ, P. (Hrsg.) (2006): *Ökologischer Waldbau in Deutschland*. Oekom Verlag, München: 352 S.
- FÜLDNER, K. (1995): Zur Strukturbeschreibung in Mischbeständen. *Forstarchiv* **66**: 235-240.
- GADOW, K. v. (1999): Waldstruktur und Diversität. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **170** (7): 117-122.
- GARDNER, S.M., CABIDO, M.R., VALLADARES, G.R., DIAZ, S. (1995): The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *J. Veg. Sci.* **6**: 349-356.
- GEHLKEN, B. (1997): Die Verwendung des Forstbegriffes in der Pflanzensoziologie, der Vegetationskunde und der Landschaftsplanung. *Natur u. Landschaft* **72** (12): 550-555.
- GERSPER, P.L., HOLOWAYCHUK, N. (1970): Some effects of steam flow from forest canopy trees on chemical properties of soils. *Ecology* **52** (4): 691-702.
- GIBSON, D.J. (1988): The maintenance of plant and soil heterogeneity in dune grassland. *Journal of Ecology* **76**: 497-508.
- GILLIAM, F.S., LYTTLE, N.L., THOMAS, A., ADAMS, M.B. (2005): Soil variability along a nitrogen mineralization and nitrification gradient in a nitrogen-saturated hardwood forest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **69**: 247-256.
- GILTRAP, D.J., HEWITT, A.E. (2004): Spatial variability of soil quality indicators in New Zealand soils and land uses. *New Zealand Journal of Agricultural Research* **47**: 167-177.
- GOODALE, C.L., ABER, J.D. (2001): The long-term effects of land-use history on nitrogen cycling in northern hardwood forests. *Ecological Applications* **11** (1): 253-267.
- GOOVAERTS, P. (1999): Geostatistics in soil science: state-of-the-art and perspectives. *Geoderm* **89**: 1-45.
- GÖTTLEIN, A., HELL, U., BLASEK, R. (1996): A system for microscale tensiometry and lysimetry. *Geoderma* **69** (1/2): 147-156.
- GRABHERR, G., KOCH, G., KIRCHMEIR, H., REITER, K. (1995): Hemerobie österreichischer Waldökosysteme. Vorstellung eines Forschungsvorhabens im Rahmen des österreichischen Beitrags zum MAB-Programm der UNESCO. *Z. Ökologie u. Naturschutz* **4**: 105-110.
- GRABIETZ, S., FIEDLER, H.J. (1996): Umweltbedingte Vegetationsveränderungen nach 3 Jahrzehnten in einem Buchen-Plenterwald des Hainich. *Arch. f. Nat.-Lands. Forsch.* **34**: 245-255.
- GRAEFE, U. (1997): Bodenorganismen als Indikatoren des biologischen Bodenzustands. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellsch.* **85** (2): 687-690.
- GRAEFE, U. (1999): Die Empfindlichkeit von Bodenbiozöosen gegenüber Änderungen der Bodennutzung. *Mitteilgn. d. dtsh. bodenkundl. Gesellsch.* **91** (2): 609-612.
- GRIGAL, D.F., MACROBERTS, R.E., OHMANN, L.F. (1991): Spatial variation in chemical properties of forest floor and surface mineral soil in the North Central United States. *Soil Science* **151** (4): 282-290.
- GROGAN, P., BRUNS, T.D., CHAPIN, F.S. (2000): Fire effects on ecosystem nitrogen cycling in a Californian Bishop pine forest. *Oecologia* **122**: 537-544.
- GROSS, K.L., PREGITZER, K.S., BURTON, A.J. (1995): Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology* **83**: 357-367.
- GUNDALE, M.J., METLEN, K.L., FIEDLER, C.E., DELUCA, T.H. (2005): Nitrogen spatial heterogeneity influences diversity following restoration in a Ponderosa pine forest, Montana. *Ecological Applications* **16** (2): 479-489.
- GUO, D. (2001): Spatio-temporal patterns of soil resources following disturbance in a 40-year old Slash pine (*Pinus elliottii* Engelm.) forest in the coastal plain of South Carolina. Dissertation, Faculty of the Virginia Polytechnic Institute & State Univ. Blacksburg, Virginia: 140 p.
- GUO, D., MOU, P., JONES, R.H. (2004): Spatio-temporal patterns of soil available nutrients following experimental disturbance in a pine forest. *Oecologia* **138**: 613-621.
- HABER, W. (1979): Theoretische Anmerkungen zur "ökologischen Planung". *Verh. Ges. Ökol., Münster* **7**: 19-30.
- HAEUPLER, H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. *Diss. Bot.* **65**, Cramer, Vaduz: 268 S.
- HALPERN, C.B., SPIES (1995): Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. *Ecological Applications* **5** (4): 913-934.
- HALVORSON, J.J., BOLTON, H., JR., SMITH, J.L., ROSSI, R.E. (1994): Geostatistical analysis of resource islands under *Artemisia tridentata* in the shrub-steppe. *Great Basin. Naturalist* **54**: 313-328.
- HEATHER, R.K., SCOTT, D.W. (1999): Scales of heterogeneity in prairie and forest. *Can. J. Bot.* **77** (3): 370-376.
- HERMY, M., HONNAY, O., FIRBANK, L., GRASHOF-BOKDAM, C., LAWESSON, J.E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe and the implication for forest conservation. *Biological Conservation* **91**: 9-22.
- HERPEL, J., HEINZE, M., FIEDLER, H.J. (1995): Veränderungen von Boden und Vegetation in Kiefernbeständen der Dübener Heide zwischen 1966 und 1990. *Arch. f. Natursch. u. Landsch.forsch.* **34**: 17-41.
- HETSCH, W. (1980): Bodenphysikalische und bodenchemische Auswirkungen eines Waldbrands auf einen Braunerde-Podsol unter Kiefer. *Forstw. Cbl.* **99**: 257-273.
- HILDEBRAND, H.H., SCHACK-KIRCHNER, H. (2002): The influence of compaction on soil structure and functions in forest sites. In: AMBRASHT, R.S. (ed.): *Modern trends in applied terrestrial ecology*. Kluwer Academic Publisher: 1-11.
- HOBOHM, C. (2000): Biodiversität. *Quelle & Meyer, Wiebelsheim*: 218 S.
- HOFMANN, G. (1969): Zur pflanzensoziologischen Gliederung der Kiefernforsten des nordostdeutschen Tieflandes. *Fedd. Repert.* **80** (4-6): 401-412.
- HOFMANN, G. (1997): Mitteleuropäische Wald- und Forstökosystemtypen in Wort und Bild. *AFZ/Der Wald, Sonderheft*: 90 S.
- HOFMANN, G., ANDERS, S. (1995): Waldtypen und ihre Gefährdung. *Der Wald* **45** (9): 302-307.
- HÖLLERMANN P. (1995): Wald- und Buschbrände auf den westlichen kanarischen Inseln – Ihre geoökologischen und geomorphologischen Auswirkungen. *Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften in Göttingen, Vandenhoeck & Ruprecht in Göttingen*.
- HOLTMEIER, F.-K. (2005): *Tiere in der Landschaft. Einfluss und ökologische Bedeutung*. Ulmer, Stuttgart: 368 S.
- HOOK, P.B., BURKE, I.C., LAUENROTH, W.K. (1991): Heterogeneity of soil and plant N and C associated with individual plants and openings in North American shortgrass steppe. *Plant and Soil* **138**: 247-256.

- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2007): Einfluss der Bestandesstruktur auf Bodenvegetation, Durchwurzelung und Eigenschaften des Mineralbodens. *Archiv f. Forstwes. u. Landsch.ökol.* **41** (4): 152-161.
- HORNSCHUCH, F., RIEK, W. (2009): Bodenheterogenität als Indikator von Naturnähe? 2. Biotische und abiotische Diversität in Natur- und Wirtschaftswäldern Brandenburgs und Nordwest-Polens. *Waldökologie, Landschaftsforschung Naturschutz und* **7**: 55-82.
- HUI, G.Y., GADOW, K.V. (2002): Das Winkelmaß. Herleitung des optimalen Standardwinkels. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **173** (10): 173-177.
- HÜTTL, R.F., WEBER, E. (2001): Forest ecosystem development in post-mining landscapes: a case study of the Lusatian lignite district. *Naturwissenschaften* **88**: 322-329.
- JACKSON, R.B., CALDWELL, M.M. (1993): Geostatistic patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* **81**: 683-692.
- JAEHNE, S., DOHRENBUSCH, A. (1997): Ein Verfahren zur Beurteilung der Bestandesdiversität. *Forstw. Cbl.* **116**: 333-345.
- JALAS, J. (1955): Hemerobie und hemerochore Pflanzenarten. Ein terminologischer Reformversuch. *Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn.* **72** (11): 1-15.
- JANSEN, F. (2005): Ansätze zu einer quantitativen historischen Landschaftsökologie. *Landschaftsbilanzen und Natürlichkeitsgrade mit Hilfe der Schwedischen Matrikelkarten Vorpommerns. Dissertationes Botanicae* **394**, J. Cramer, Berlin, Stuttgart: 137 S.
- JAX, K. (1998/99): Natürliche Störungen: ein wichtiges Konzept für Ökologie und Naturschutz? *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* **7**: 241-253.
- JEDICKE, E. (1998): Raum-Zeit-Dynamik in Ökosystemen und Landschaften – Kenntnisstand der Landschaftsökologie und Formulierung einer Prozessschutz-Definition. *Naturschutz und Landschaftsplanung* **30**: 229-236.
- JENSSEN, M., HOFMANN, G. (2003): Die Quantifizierung ökologischer Potentiale der Phytodiversität und Selbstorganisation der Wälder. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **37** (1): 18-27.
- JENSSEN, M., HOFMANN, G. (2004): Konkurrenz und Diversitätspotentiale in Ökosystemen der Kiefer und Buche im ostdeutschen Tiefland. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **38**: 50-54.
- JENSSEN, M., HOFMANN, G. (2005): Einfluss atmosphärischer Stickstoffeinträge auf die Vielfalt der Vegetation in Wäldern Nordostdeutschlands. *Beitr. Forstwirtsch. u. Landsch.ökol.* **39**: 132-141.
- JOCHHEIM, H. (1985): Der Einfluß des Stammablaufwassers auf den chemischen Bodenzustand und die Vegetationsdecke in Altbuchenbeständen verschiedener Waldgesellschaften. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen* **13**: 225 S.
- JONES, R.H., MOU, P.P., MITCHELL, R.J. (1998): Spatial heterogeneity of soil resources in early successional forests: effects of different disturbances and responses of plants, in: *Consequences of Plant Responses to Spatial and Temporal Heterogeneity. Annual Meeting of the Botanical Society of America 2-6 August 1998 Baltimore, MD. Am. J. Bot. (Suppl.)* **85** (6): 27.
- JOUQUET, P., DAUBER, J., LAGERLO, LAVELLE, P., LEPAGE, M. (2006): Soil invertebrates as ecosystem engineers: Intended and accidental effects on soil and feedback loops. *Applied Soil Ecology* **32**: 153-164.
- KAULE, G. (1991): *Arten- und Biotopschutz*. 2. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 519 S.
- KIRWAN, N., OLIVER, M.A., MOFFAT, A.J., MORGAN, G.W. (2005): Sampling the soil in long-term forest plots: the implication of spatial variation. *Environmental Monitoring and Assessment* **111**: 149-172.
- KLEB, H.R., WILSON, S.D. (1997): Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest. *The American Naturalist* **150**: 283-298.
- KNAPP, H.D., JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. In: *Bundesforschungsanstalt für Naturschutz und Landschaftsökologie (Hrsg.): Naturwaldreservate. Schr. Reihe Vegetationskde.* **21**: 21-54.
- KOCH, A.S., MATZNER, E. (1993): Heterogeneity of soil and soil solution chemistry under Norway spruce (*Picea abies* Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* L.) as influenced by distance from the stem basis. *Plant and Soil* **151**: 227-237.
- KOENIES, H. (1982): Über die Eigenarten der Mikrostandorte im Fußbereich der Altbuchen unter besonderer Berücksichtigung der Schwermetallgehalte in der organischen Auflage und im Oberboden. *Ber. Forschungsz. Waldökosysteme/Waldsterben Göttingen* **9**: 288 S.
- KOERNER, W., DUPOUEY, J.L., DAMBRINE, E., BENOIT, M. (1997): Influence of past land use on the vegetation and soils of present day forest in the Vosges mountains, France. *Journal of Ecology* **85**: 351-358.
- KÖHL, M., ZINGG, A. (1995): Eignung von Diversitätsindizes bei Langzeituntersuchungen zur Biodiversität in Waldbeständen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **167** (4): 76-85.
- KÖNIG, A.O., STAUBER, T. (2004): Haplotypenbestimmung als Hilfsmittel. Zuordnungsmöglichkeiten von Eichenbeständen zu ihren nacheiszeitlichen Gründerpopulationen bzw. Herkunftsregionen. In: *LÖBF NRW: Berichte zur Fachtagung: Vitalität und genetische Variabilität der Eiche in Nordrhein-Westfalen*: 30-37.
- KOLASA, J., ALLEN, T.F. (eds.) (1991): *Ecological Heterogeneity. Ecological studies* **86**, Springer, Berlin, Heidelberg [u.a.]: pp. 332.
- KOOP, H. (1982): Waldverjüngung, Sukzessionsmosaik und kleinstandörtliche Differenzierung infolge spontaner Waldentwicklung. In *DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern, Ber. Internat. Vereinigung für Vegetationskunde Rinteln, Vaduz*: 235-275.
- KOPP, D., JESCHKE, L., BAUMGART, A., LINKE, C. (2002): Bestimmung der Naturnähe von Waldnaturräumen im nordostdeutschen Tiefland auf der Grundlage der Standortserkundung und Forsteinrichtung. *Archiv f. Natursch. u. Landsch.forschung* **41**: 187-241.
- KOPP, D., SCHWANECKE, W. (1994): *Standörtlich-naturräumliche Grundlagen ökologiegerechter Forstwirtschaft. Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin*: 248 S.
- KORPEL, S. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten. Stuttgart, Jena, New York*: 310 S.
- KOWARIK, I. (1987): Kritische Anmerkungen zum theoretischen Konzept der potentiell natürlichen Vegetation mit Anregungen zu einer zeitgemäßen Modifikation. *Tuexenia* **7**: 53-67.
- KOWARIK, I. (1988): Zum Einfluss des Menschen auf Flora und Vegetation. Theoretische Konzepte und ein Quantifizierungsansatz am Beispiel von Berlin (West). *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung* **56**.
- KOWARIK, I. (1999): Natürlichkeit, Naturnähe und Hemerobie als Bewertungskriterien. In: *KONOLD, W., BÖCKER, R., HAMPICKE, U. (Hrsg.): Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege, Loseblattsammlung, ecomed, Landsberg*: 1-18.

- KUSSMAUL, J. (1969): Vergleich von Lößböden unter Laubwald und Acker. Diss. Univ. München: 170 S.
- LAIHO, R., PENTTILÄ, T., LAINE, J. (2004): Variation in soil nutrient concentrations and bulk density within peatland forest sites. *Silva Fennica* **38** (1): 29-41.
- LANTZSCH, P. (2005): Untersuchungen zur Kennzeichnung (Darstellung) von Böden der Natur- und Kulturgeschichte nach dem Bundes-Bodenschutzgesetz in Brandenburg. Diss., Humboldt-Universität Berlin, veröff. als: Landesumweltamt Brandenburg (Hrsg.) (2005): Böden als Archive der Natur- und Kulturgeschichte – Ein Beitrag zur Darstellung der Archivfunktionen von Böden in Brandenburg. Fachbeiträge des Landesumweltamtes, Titelreihe – Heft Nr. **99**: 190 S.
- LATHAM, P.A., ZUURING, H.R., COBLE, D.W. (1998): A method for quantifying vertical forest structure. *Forest Ecol. Management* **104**: 157-170.
- LAVERMAN, A.M., BORGENS, P., VERHOEF, H.A. (2002): Spatial variation in net nitrate production in a N-saturated coniferous forest soil. *Forest Ecol. Management* **161**: 123-132.
- LAVERMAN, A.M., ZOOMER, H.R., VAN VERSEVELD, H.W., VERHOEF, H.A. (2000): Temporal and spatial variation of nitrogen transformations in a coniferous forest soil. *Soil Biology, Biochemistry* **32**: 1661-1670.
- LEUSCHNER, CHR. (1997): Das Konzept der potentiell natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. *Flora* **192**: 239-249.
- LEUSCHNER, CHR., IMMENROTH, J. (1994): Landschaftsveränderungen in der Lüneburger Heide 1770-1985. Dokumentation und Bilanzierung auf der Grundlage historischer Karten. *Arch. für Nat. Landsch.* **33**: 85-139.
- LI, H., REYNOLDS, J.F. (1994): A simulation experiment to quantify spatial heterogeneity in categorical maps. *Ecology* **75**: 2446-2455.
- LI, H., REYNOLDS, J.F. (1995): On the quantification of spatial heterogeneity. *Oikos* **73**: 280-284.
- LIESEBACH, H. (2004): Genetische Untersuchungen in Eichen-Dauerbeobachtungsflächen (*Quercus robur* und *Quercus petraea*). In: LÖBF NRW: Berichte zur Fachtarung: Vitalität und genetische Variabilität der Eiche in Nordrhein-Westfalen: 41-46.
- LIESEBACH, H. (2008): Geographische Strukturen der genetischen Variation von *Pinus sylvestris* L. In: MLUV Brandenburg: Landesforstanstalt Eberswalde (Hrsg.): Die Kiefer im Nordostdeutschen Tiefland – Ökologie und Bewirtschaftung. Eberswalder Forstliche Schriftenreihe **XXXII**. Potsdam, Eberswalde: 117-124.
- LISKI, J. (1995): Variation in soil organic carbon and thickness of soil horizons within a boreal forest stand – effect of trees and implications for sampling. *Silva Fennica* **29** (4): 255-266.
- LISTER, A.J., MOU, P.P., JONES, R.H., MITCHELL, R.J. (2000): Spatial patterns of soil and vegetation in a 40-year-old Slash pine (*Pinus elliottii*) forest in the Coastal Plain of South Carolina. *Can. J. For. Res.* **30**: 145-155.
- LÜCKE, K., SCHMIDT, W. (1997): Vegetation und Standortverhältnisse in Buchen-Fichten-Mischbeständen des Sollings. *Forstarchiv* **68**: 135-143.
- MACMAHON, J. (1981): Successional processes: comparison among biomes with special reference to probable roles of and influence on animals. In: WEST, D. C., SHUGART, H. H., BOTKIN, D. F. (eds.): *Forest succession*. Springer, New York, Heidelberg, Berlin: 277-304.
- MADER, D.L. (1963): Soil variability – a serious problem in soil-site studies in the Northeast. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **27**: 707-709.
- MANDERSCHIED, B., MATZNER, E. (1995): Spatial and temporal variation of soil solution chemistry and ion fluxes through the soil in a mature Norway spruce stand. *Biochemistry* **30**: 99-114.
- MANDL, H., BRÄUNING, A., BLÜMEL, W.-D. (2006): Flächenhafte Veränderungen von Waldböden durch Befahrung mit Holzerntemaschinen. *Archiv f. Forstwesen u. Landsch. ökologie* **40** (1): 29-35.
- MEISEL-JAHN, S. (1955): Die Kiefernforstgesellschaften des nordwestdeutschen Flachlandes. *Angewandte Pflanzensoziologie* **11**: 1-126.
- MELLERT K.H., KÖLLING, C., RÜCKER, G., SCHUBERT, A. (2008): Kleinräumige Variabilität von Waldboden-Dauerbeobachtungsflächen in Bayern – Ein Beitrag zur Unsicherheitsabschätzung der BZE II. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **6**: 43-60.
- MEREDIEU, C., ARROUAYS, D., GOULARD, M., AUCLAIR, D. (1996): Short range soil variability and its effect on Red oak growth (*Quercus rubra* L.). *Soil Science* **161**: 29-37.
- MEYER, P., BÜCKUNG, W., SCHMIDT, ST., SCHULTE, U., WILLIG, J. (2004): Stand und Perspektiven der Untersuchung von Naturwald-Reservaten. *Forstarchiv* **75**: 167-179.
- MEYER, P., POGODA, P. (2001): Entwicklung der räumlichen Strukturdiversität in nordwestdeutschen Naturwäldern. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **172** (12): 213-220.
- MILES, J. (1986): What are the effects of trees on soils? In: JENKINS, D. (ed.): *Trees and wildlife in the Scottish Uplands*, ITE Symp. No. **17**, Huntington: 55-62.
- MITCHELL, CHR. E., TURNER, M. G., PEARSON, S.M. (2002): Effects of historical land use and forest patch size on myrmecochores and ant communities. *Ecological Applications* **12** (5): 1364-1377.
- MOLLITOR, A.V., LEAV, A.L., MORRIS, L.A. (1980): Forest soil variability on north-eastern flood plains. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **44**: 617-620.
- MUELLER-DOMBOIS, D., ELLENBERG, H. (1974): *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley, Sons, New York, London, Sydney, Toronto: 547 p.
- MÜLLER, J., BUSSLER, H., BENSE, U., BRUSTEL, H., FLECHTNER, G., FOWLES, A., KAHLER, M., MÖLLER, G., MÜHLE, H., SCHMIDL, J., ZABRANSKY, P. (2005): Urwaldrelikt-Arten – Xylobionte Käfer als Indikatoren für Strukturqualität und Habitatattraktion. *Waldökologie Online* **2**: 106-112.
- MÜLLER-STARCK, R. (1996): Genetische Aspekte der Reproduktion der Buche (*Fagus sylvatica* L.) unter Berücksichtigung waldbaulicher Gegebenheiten. *Ber. Forschungsz. Waldökos. Göttingen, Rh. A*, Bd. **135**: 103 S.
- MUYS, B., LUST, N. (1993): Ecological change following afforestation with different tree species on a sandy loam soil in Flanders, Belgium. In: WATKINS, CH. (ed.): *Ecological effects of afforestation*. Wellingford, CAB International: 179-189.
- O'NEILL, R.V., GARDNER, R.H., MILNE, B.T., TURNER, M.G., JACKSON, B. (1991): Heterogeneity and spatial hierarchies. In: KOLASA, J., PICKETT, S.T.A. (eds.): *Ecological Heterogeneity*. Springer, New York: 85-96.
- OHEIMB, G. v. (2003): Einfluss forstlicher Nutzung auf die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Gefäßpflanzen in nordostdeutschen Laubwäldern. *Schriftenr. Naturwiss. Forschungserg.* **70**, Verlag Dr. Kovač, Hamburg.
- OHEIMB, G. v., ELLENBERG, H., HEUVELDOP, J., KRIEBITZSCH, W.-U. (1999): Einfluss der Nutzung unterschiedlicher Waldöko-

- systeme auf die Strauch- und Krautschicht unter besonderer Berücksichtigung von Aspekten des Naturschutzes und des Verbissdruckes durch Wild. Mitt. Bundesforschungsanst. Forst- u. Holzwirtschaft. **195**: 279-450.
- OLIVER, G.R., BEETS, P.N., GARRET, L.G., PEARCE, S.H., KIMBERLY, M.O., FORD-ROBERTSON, J.B., ROBERTSON, K.A. (2004): Variation in soil carbon in pine plantations and implications for monitoring soil carbon stocks in relation to land-use change and forest site management in New Zealand. *Forest Ecology and Management* **203**: 283-295.
- OLIVER, M.A., WEBSTER, R. (1987a): The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. I. Multivariate distribution. *Journal of Soil Science* **38**: 279-291.
- OLIVER, M.A., WEBSTER, R. (1987b): The elucidation of soil pattern in the Wyre Forest of the West Midlands, England. II. Spatial distribution. *Journal of Soil Science* **38**: 293-307.
- PALMER, M.W. (1994): Variation in species richness: Towards a unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax. Praha* **29**: 511-530.
- PAPRITZ, A. (1987): Veränderungen der Bodeneigenschaften im Stammfußbereich von Waldbäumen. *Schweiz. Zeitsch. Forstwesen* **138**: 945-862.
- PÄRTEL, M., WILSON, S.D. (2001): Root and leaf production, mortality and longevity in response to soil heterogeneity. *Functional Ecology* **15**: 748-753.
- PASSARGE, H. (1962): Gliederung und Systematik der Kiefernforstgesellschaften im Hagenower Land. *Archiv f. Forstwes.* **11** (3): 275-308.
- PASSARGE, H. (1968): Zur Ansprache des natürlichen Nadelholzanteils – Ein Beitrag zur Frage Waldgesellschaft-Forstgesellschaft. *Arch. Forstwes.* **17** (1): 17-31.
- PEARSON, S.M., SMITH, A.B., TURNER, M.G. (1998): Forest patch size, land use and mesic forest herbs in the French Broad River Basin, North Carolina. *Castanea* **63** (3): 382-392.
- PECHÁĚKOVÁ, S., DURING, H.J., RYDLOVÁ, V., HERBEN, T. (1999): Species-specific spatial pattern of below-ground plant parts in a montane grassland community. *J. Ecol.* **87**: 569-582.
- PEET, R.K. (1978): Forest vegetation of the Colorado Front Range: patterns of species diversity. *Vegetatio* **37**: 65-78.
- PENNE, C., BÖTTCHER, J., AHREND, B., DEURER, M. (2007): Räumliche Variabilität von C-Vorräten in der Humusaufgabe von Waldböden als Funktion der Kronendachstruktur. *Mitteilgn. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* **110** (2): 763-764.
- PÉRIÉ, C., MUNSON, A.D., CARON, J. (2006): Use of spectral analysis to detect changes in spatial variability of forest floor properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **70**: 439-447.
- PETERKEN, G.F. (1996): *Natural woodland. Ecology and conversation in northern temperate regions.* Cambridge: 522 pp.
- PETERSEN, P.M. (1994): Flora, vegetation and soil in broad-leaved ancient and planted woodland, and scrub on Rosns, Denmark. *Nordic Journal of Botany* **14**: 693-709.
- PICKETT, S.T.A., DADENASSO, M.L. (1995): Landscape ecology: spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* **269**: 331-334.
- PICKETT, S.T.A., PARKER, T., FIEDLER, P. (1992): The new paradigm in ecology: Implications for conservation biology above the species Level. In: FIEDLER, P., JAIN, S.K. (eds.): *Conservation biology.* New York u. a.: 65-88.
- PONGE, J.F., DELHAYE, L. (1995): The heterogeneity of humus profiles and earthworm communities in a virgin beech forest. *Biology and Fertility of Soils* **20** (1): 24-32.
- PRETZSCH, H. (1996): Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **167** (11): 213-221.
- QUESNEL, H.J., LAVKULICH, L.M. (1980): Nutrient variability of forest floors near Port Hardy, British Columbia, Canada. *Can. J. Soil Sci.* **60**: 565-573.
- RABOTNOV, T.A. (1995): *Phytocönologie: Struktur und Dynamik natürlicher Ökosysteme.* Ulmer, Stuttgart: 244 S.
- RAKEI, A. (1991): *Wasserhaushalt eines Alt- und Jungkiefernbestandes auf Rostbraunerde des Grunewaldes (Berlin).* Diss. TU Berlin.
- RECHER, H.F. (1969): Bird species diversity and habitat diversity in North America and Australia. *Amer. Natur.* **103**: 75-80.
- REHFUESS, K.E., KANTARCI, D. (1977): Einfluss von Meliorationsmaßnahmen auf die kleinräumige Variation von Waldbodeneigenschaften. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkde.* **140**: 677-688.
- REIF, A., WALENTOWSKI, H. (2008): The assessment of naturalness and its role for nature conservation and forestry in Europe. *Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz* **6**: 63-76.
- REMMERT, H. (1991): The mosaic-cycle concept of ecosystems – an overview. In: REMMERT, H. (ed.): *The mosaic-cycle concept of ecosystems (Ecological Studies 85).* Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 1-21.
- REYNOLDS, H.L., HUNGATE, B.A., CHAPIN III, F.S., D'ANTONIO, C.M. (1997): Soil heterogeneity and plant competition in annual grassland. *Ecology* **78** (7): 2076-2090.
- RIBAS, C.R., SCHROEDER, J.H., PIC, M., SOARES, S.M. (2003): Tree heterogeneity, resource availability and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology* **28**: 305-314.
- RIBEIRO, J., DIGGLE, P. (2001): geoR: A package for geostatistical analysis. *R-News* 1/2: 15-18.
- RICKERT, B.-H. (2005): Alte Waldstandorte in Schleswig-Holstein – Forschungsstand und Vorstellung landschaftsgeschichtlicher Untersuchungen an Kleinstmooren als Methode zur Ermittlung der Bestockungskontinuität von Wäldern. *Archiv f. Natursch. u. Landsch.forsch.* **44** (3): 3-25.
- RIEK, W., WOLFF, B., BOLTE, A. (2002): Angleichung von Standortseigenschaften und ihre Auswirkung auf die Waldvegetation. *Beitr. Forstwirtschaft. u. Landsch.ökol.* **36** (2): 65-68.
- RIHA, S.J., JAMES, B.R., SENESAC, G.P., PALLANT, E. (1986a): Spatial variability of soil pH and organic matter in forest plantations. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **50**: 1347-1352.
- RIHA, S.J., SENESAC, G.P., PALLANT, E. (1986b): Effects of forests vegetation on spatial variability of surface mineral soil pH, soluble aluminium and carbon. *Water, Air, Soil Poll.* **31**: 929-940.
- RITTER, E., VESTERDAL, L. (2006): Gap formation in Danish beech (*Fagus sylvatica*) forests of low management intensity: soil moisture and nitrate in soil solution. *Eur. J. Forest Res.* **125**: 139-150.
- ROBERTSON, G.P., CRUM, J.R., ELLIS, B.G. (1993): The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* **96**: 451-456.
- ROBERTSON, G.P., GROSS, K.L. (1994): Assessing the heterogeneity of belowground resources: Quantifying pattern and scale. In: CALDWELL, M.M., PEARCY, R.W. (eds.): *Plant exploitation of environmental heterogeneity.* Academic Press, New York, U.S.A.: 237-253.

- ROBERTSON, G.P., HUSTON, M.A., EVANS, F.C., TIEDJE, J.M. (1988): Spatial Variability in a successional plant community: Patterns of nitrogen availability. *Ecology* **69**: 1517-1524.
- ROBERTSON, G.P., KLINGENSMITH, K.M., KLUG, M.J., PAUL, E.A., CRUM, J.R., ELLIS, B.G. (1997): Soil resources, microbial activity, and primary production across an agricultural ecosystem. *Ecological Applications* **7**: 158-170.
- RÖDER, H., FISCHER, A., KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im *Luzulo-Fagetum* der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. *Forstw. Cbl.* **115**: 321-335.
- ROSSI, R.E., MULLA, D.J., JOURNAL, A.G., FRANZ, E.H. (1992): Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* **62** (2): 277-314.
- ROTHER, A., BINKLEY, D. (2001): Nutritional interactions in mixed species forests: A synthesis. *Can. J. For. Res.* **31**: 1855-1870.
- SALDAÑA, A., STEIN, A., ZINCK, J.A. (1998): Spatial variability of soil properties at different scales within three terraces of the Henares River (Spain). *Catena* **33**: 139-153.
- SCAMONI, A. (1966): Kiefernforsten. In: TÜXEN, R. (Hrsg.): Anthropogene Vegetation. *Ber. Int. Sympos. Int. Ver. Veg. kunde* 1961, Junk, Den Haag: 298-311.
- SCHAAF, W., GAST, M., WILDEN, R., SCHERZER, J., BLECHSCHMIDT, R., HÜTTL, R.F. (1999): Temporal and spatial development of soil solution chemistry and element budgets in different mine soils of the Lusatian lignite mining area. *Plant and Soil* **213**: 169-179.
- SCHAEFER, M. (1997): Biologische Vielfalt unter ökologischen Gesichtspunkten – Wieviel Vielfalt ist nötig? *Schriftenreihe des BML "Angewandte Wissenschaft"* **465**, „Biologische Vielfalt in Ökosystemen“: 240-251.
- SCHAEFER, M. (2001): Die Beziehung zwischen Waldstruktur und Diversität der Fauna. *Forst und Holz* **56**: 488-492.
- SCHERZINGER, W. (1996): Naturschutz im Wald. *Ulmer, Stuttgart*: 448 S.
- SCHLESINGER, W.H., RAIKES, J.A., HARTLEY, A.E., CROSS, A.F. (1996): On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* **77**: 364-375.
- SCHLESINGER, W.H., REYNOLDS, J.F., CUNNINGHAM, G.L., HUENNEKE, L.F., JARRELL, W.M., VIRGINIA, R.A., WHITFORD, W.G. (1990): Biological feedbacks in global desertification. *Science* **247**: 1043-1047.
- SCHMIDT, H., HELFER, W. (1999): Die Bedeutung der Naturwaldreservate für den Pilzartenschutz. *NUA-Seminarbericht* **4**: 140-146.
- SCHMIDT, I., WECKESSER, M. (2001): Struktur und Diversität der Waldvegetation als Indikatoren für eine nachhaltige Waldnutzung. *Forst und Holz* **56**: 493-498.
- SCHMIDT, I., ZERBE, S., BETZIN, J., WECKESSER, M. (2006): An approach to the identification of indicators for forest biodiversity – The Solling mountains (NW Germany) as an example. *Restoration Ecology* **14**: 137-147.
- SCHMIDT, P.A. (1993): Veränderung der Flora und Vegetation von Wäldern unter Immissionseinfluß. *Forstwiss. Cbl.* **112**: 213-224.
- SCHMIDT, S., STEINMEYER, A., KOPP, D., JENSSEN, M. (2006): Verfahren zur Bestimmung der Naturnähe im Praxisvergleich in einem Waldrevier Brandenburgs. *Forstarchiv* **77**: 179-184.
- SCHMIDT, W. (1999): Die Bodenvegetation als Indikator für die biotische Mannigfaltigkeit von Wäldern – Beispiele aus Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern. *Verh. Ges. Ökol.* **29**: 133-143.
- SCHMIDT, W., WEITERMEIER, M., HOLZAPFEL, C. (1996): Vegetation dynamics in canopy gaps of a beech forest on limestone – The influence of the light gradient on species richness. *Verh. Ges. Ökol.* **25**: 253-260.
- SCHOENHOLTZ, S.H., VAN MIEGROET, H., BURGER, J.A. (2000): A Review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities. *Forest Ecol. Management* **138** (1/3): 335-356.
- SCHÖNING, I. (2005): Organic matter stocks in temperate forest soils: composition, radiocarbon age, spatial variability. *Diss., Techn. Univ. München*.
- SCHULTZ, A., STACHOW, U., KIESEL, J., LATUS, C., LUTZE, G. (2002): Zeitliche und räumliche Variabilität der Biologischen Vielfalt in Agrarlandschaften – Beispiele aus der Uckermark. *Beitr. Forstwirtschaft. u. Landsch.ökol.* **36** (2): 55-60.
- SEA 95 (1996): Anleitung für die Standortserkundung im nordostdeutschen Tiefland (Standortserkundungsanleitung). Teile A-D, 2. Aufl. der SEA 1974, Schwerin, Eberswalde, 1996 (Teile A, B), 1997 (Teil C), 1996ff (Teil D).
- SEEBOLDT, M. (1985): Die lokale Variabilität von ausgewählten Bodenmerkmalen auf sandigen Böden. *Arch. Acker-Pflanzenb. Bodenkd.* **29** (2): 69-75.
- SEILER, J., MATZNER, E. (1995): Spatial variability of throughfall chemistry and selected soil properties as influenced by stem distance in a mature Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stand. *Plant and Soil* **176**: 139-147.
- SEITZ, B., JÜRGENS, A., KOWARIK, I. (2007): Erhaltung genetischer Vielfalt: Kriterien für die Zertifizierung regionaler Saat- und Pflanzguts. *Literatur-Studie. BfN-Skripten* **208**: 48 S.
- SELIN, S.J. (2002): Soil heterogeneity changes during forest succession: Test of a model using univariate and geostatistics. *Master of Science Thesis, Virginia Tech, Blacksburg*.
- SINGER, F.J., SWANK, W.T., CLEBSCH, E.E.C. (1984): Effects of wild pig rooting in a deciduous forest. *J. Wildl. Management* **48** (2): 464-473.
- SMIT, A. (1999): The impact of grazing on spatial variability of humus profile properties in a grass-encroached Scots pine ecosystem. *Catena* **36**: 85-98.
- SMITHWITCK, E.A.H., MACK, M.C., TURNER, M.G., CHAPIN, F.S., ZHU, J., BALSER, T.C. (2005): Spatial heterogeneity and soil nitrogen dynamics in a burned black spruce forest stand: Distinct controls at different scales. *Biogeochemistry* **76**: 517-537.
- STARK, J. (1994): Causes of soil nutrient heterogeneity at different scales. In: CALDWELL, M.M., PEARCY, R.W. (eds.): *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. Academic Press, Boston, Massachusetts, USA: 255-282.
- STOYAN, H., DE-POLLI, H., BÖHM, S., ROBERTSON, G.P., PAUL, E.A. (2000): Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale. *Plant and Soil* **222**: 203-214.
- STURM, K. (1996): Prozessschutz – ein Konzept für naturschutzgerechte Waldwirtschaft. *Zeitschr. Ökologie u. Naturschutz* **2**: 181-192.
- SUKOPP, H. (1972): Wandel von Flora und Vegetation in Mitteleuropa unter Einfluss des Menschen. *Ber. Landw.* **50**: 112-139.
- TILMAN, W. (1982): *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- TORGENSEN, C.E., JONES, J.A., MOLDENKE, A.R., LEMASTER, M.P. (1995): The spatial heterogeneity of soil invertebrates and edaphic properties in old-growth forest stand in western

- Oregon. In: COLLINS, H.P. et al. (eds.): The significance and regulation of soil biodiversity. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 225-236.
- TRAUB, B., KLEINN, C. (1999): Zur Erfassung von Flächenfragmentierung und struktureller Diversität. *Forstwiss. Cbl.* **118**: 39-50.
- TURNER, M.G., GARDNER, R.H., O'NEILL, R.V., PEARSON, S.M. (1993): Multiscale organization of landscape heterogeneity. In: JENSEN, M.E., BOURGERON, P.S. (eds.): *Eastside Forest Ecosystem Health Report: Volume II. Ecosystem management: principles and applications*. U. S. Department of Agriculture, National Forest System, Forest Service Research, Washington DC: 81-87.
- TURNER, M.G., PEARSON, S.M., ROMME, W.H., WALLACE, L.L. (1997): Landscape Heterogeneity and ungulate Dynamics: What spatial scales are important. In: BISSONETTE, J.A. (ed.): *Wildlife and landscape ecology*. Springer-Verlag, New York: 331-348.
- TÜXEN, R. (1950): Neue Methoden der Wald- u. Forstkartierung. *Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem., N.F.* **2**: 217-219.
- TÜXEN, R. (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. *Angew. Pflanzensoziol.* **13**: 5-42.
- UETZ, G.W. (1974): A method for measuring habitat space in studies of hardwood forest litter arthropods. *Environmental Ecology* **3** (2): 313-315.
- ULRICH, B. (1995): Der ökologische Bodenzustand – seine Veränderung in der Nachkriegszeit, Ansprüche der Baumarten. *Forstarchiv* **66**: 117-127.
- URBAN, D.L., O'NEILL, R.V., SHUGART, H.H. (1987): Landscape Ecology. *BioScience* **37**: 119-127.
- UTSCHIK, H., HELFER, H. (2003): Vergleichende ökologische Untersuchungen mittelschwäbischer Pilzzönosen in Wäldern unterschiedlicher Naturnähe. *Berichte d. Bayer. Akad. f. Natursch. u. Landschaftspflege (AHL)* **27**: 115-145.
- VERHEYEN, K., BOSSUYT, B., HERMY, M., TACK, G. (1999): The land use history (1278–1990) of a mixed hardwood forest in western Belgium and its relationship with chemical soil characteristics. *Journal of Biogeography* **26**: 1115-1128.
- WAGNER, D., BROWN, M.J.F., GORDON, D.M. (1997): Harvester and nests, soil biota and soil chemistry. *Oecologia* **112**: 232-236.
- WALENTOWSKI, H., WINTER, S. (2007): Naturnähe im Wirtschaftswald – was ist das? *Tuexenia* **27**: 19-26.
- WEBER, J. (2000): Geostatistische Analyse der Struktur von Waldbeständen am Beispiel ausgewählter Bannwälder in Baden-Württemberg. *Diss. Berichte Freiburger Forstliche Forschung*, H. 20.
- WEBSTER, R., OLIVER, M.A. (2001): *Geostatistics for Environmental Scientists*. Statistics in Practice, Wiley, Chichester: 271 pp.
- WECKESSER, M. (2003): Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt. Cuvillier, Göttingen: 192 S.
- WESSOLEK, G., RIEK, W. (1997): Analysing and modeling spatio-temporal patterns of plant water use of an old pine stand. In: Zentrum für Agrarlandschafts- und Landnutzungsforschung e.V. (Hrsg.). *ZALF-Berichte Nr. 31*: 29-38.
- WESTPHAL, C. (2001): Theoretische Gedanken und beispielhafte Untersuchungen zur Naturnähe von Wäldern im Staatlichen Forstamt Sellhorn (Naturschutzgebiet Lüneburger Heide). *Ber. d. Forschungszentrums Waldökosysteme, Reihe A* **174**: 189 S.
- WHITEHEAD, D. (1982): Ecological aspects of natural and plantation forests. *Forestry Abstracts* **43**: 615-624.
- WHITTAKER, R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21** (2/3): 213-251.
- WICHMANN, I., SCHMIDT, W. (2000): Der Nährstoffhaushalt von Waldbrandflächen in der Lüneburger Heide. *Forst und Holz* **55**: 648-654.
- WIENS, J.A. (1989): Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**: 385-397.
- WIENS, J.A. (2000): Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches. In: HUTCHINGS, M.J., JOHN, E.A., STEWART, A.J.A. (eds.): *The ecological consequences of environmental heterogeneity*, Blackwell Science: 9-32.
- WIJESINGHE, D.K., JOHN, E.A., HUTCHINGS, M.J. (2005): Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology* **93**: 99-112.
- WILLSON, M.F. (1974): Avian community organization and habitat structure. *Ecology* **55**: 1017-1029.
- WILPERT, K.V., SCHÄFFER, J. (2006): Ecological effects of soil compaction and initial recovery dynamics: a preliminary study. *Eur. J. Forest Res.* **125**: 129-138.
- WILSON, B.R., MOFFART, A.J., NORTCLIFF, S. (1997): The nature of tree ancient woodland soils in southern England. *Journal of Biogeography* **24**: 633-646.
- WINTER, S., KAYSER, A., KOLLING, T., PUUMALEINEN, J., VON DER WENSE, W.-H. (2004): Ein Ansatz zur Einbeziehung von Biodiversität und Naturnähe in die Waldinventur und -planung. *Forst und Holz* **59** (1): 22-26.
- WINTER, S., SCHUHMACHER, H., KERSTAN, E., FLADE, M., MÖLLER, G. (2003): Messerfunier contra Stachelbart? Buchenaltholz im Spannungsfeld konkurrierender Nutzungsansprüche von Forstwirtschaft und holzbewohnenden Organismen. *Forst und Holz* (15/16): 450-456.
- WOLF, G., BOHN, U. (1991): Naturwaldreservate in der Bundesrepublik Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. *Schriftenr. f. Vegetationskde.* **21**: 9-19.
- WULF, M. (1994): Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt an Beispiel „historisch alter Wälder“. *NNA-Berichte* **7** (3): 3-14.
- WULF, M. (2004): Historisch alte Wälder – Definition, Sachstand und Ziele. In: *Kennzeichen und Wert historisch alter Wälder*. Arnberg (Forstliche Dokumentationsstelle der Landesforstverwaltung NRW): 4-28.
- WULF, M., GROSS, J. (2004): Die Schmettau-Schulenburgsche Karte – eine Legende für das Land Brandenburg (Ostdeutschland) mit kritischen Anmerkungen. *Allg. Forst- u. J.-Ztg.* **175** (10/11): 189-198.
- ZEHFUSS, H., OSTROW, H. (2005): Pilze als Indikatoren für den Natürlichkeitsgrad von Wäldern. *Der Tintling* **10** (2): 28-34.
- ZERBE, S. (1993): Fichtenforste als Ersatzgesellschaften von Hainsimsen-Buchenwäldern. *Vegetation, Struktur und Vegetationsveränderungen eines Forstökosystems*. Ber. Forschungszentr. Waldökosyst., Reihe A, Nr. **100**: 173 S.
- ZERBE, S. (1997): Stellt die potentielle natürliche Vegetation (PNV) eine sinnvolle Zielstellung für den naturnahen Waldbau dar? *Forstwiss. Ctb.* **116**: 1-15.
- ZERBE, S., KEMPA, D., XINRONG, L. (2007): Managing biological diversity in forests by applying different development objectives. *Archiv f. Natursch. u. Landschaftsforsch.* **46** (1): 3-26.

ZERBE, S., SUKOPP, H. (1995): Gehören Forste zur Vegetation? Definition und Abgrenzung eines vegetationskundlichen und kulturhistorischen Begriffes. *Tuexenia* **15**: 11-24.

ZIEGENHAGEN, B., SCHOLZ, F. (2002): Der Beitrag der Genetik zur Biodiversitätsforschung in Wäldern. Schr. Reihe d. BMVEL "Angewandte Wissenschaft" **494**, „Biologische Vielfalt mit der Land- und Forstwirtschaft?": 51-58.

ZINKE, P. J. (1962): The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* **43** (1): 130-133.

submitted: 28.02.2008

reviewed: 28.10.2008

accepted: 02.02.2009

Autorenanschriften:

Dipl. Biol. Falko Hornschuch
Fachhochschule Eberswalde
Fachbereich für Wald und Umwelt
Alfred-Möller-Str. 1
16225 Eberswalde
E-Mail: fhornschuch@fh-eberswalde.de

Prof. Dr. Winfried Riek
Landesforstanstalt Eberswalde und
Fachhochschule Eberswalde
Fachbereich Wald und Umwelt
Alfred-Möller-Str. 1
16225 Eberswalde
Tel. 03334 - 65221
E-Mail: Winfried.Riek@LFE-E.Brandenburg.de,
wriek@fh-eberswalde.de