

Standortökologische Untersuchungen in Laubwäldern des Oldenburger Raumes

Cord Pepler-Lisbach

Abstract: Soil chemical and hydrological parameters were investigated to characterize semi-natural deciduous forest types near Oldenburg (northwestern Germany). Univariate comparisons and multivariate ordination techniques (DCA, CCA) are applied to quantify the ecological requirements of the woodland community types. – The dominant ecological gradient consists of the correlated influences of base supply and water regime, playing a decisive role for the floristic composition of the woodland communities. *Stellario-Carpinetum stachyetosum*, *Galio-Fagetum circaeetosum* and the *Alno-Ulmion*-community require wet sites with a high base supply (pH (CaCl₂) > 3.8, base saturation > 60%, Al/Ca ratio < 1, humus type L-F-mull, C/N ratio ≤ 14, average water table > 60 cm below soil surface). However, the plots of the *Alno-Ulmion*-community investigated in the present study show exceptional dry and base-poor conditions. – The other extreme of the gradient (pH (CaCl₂) < 3.0, base saturation < 30%, Al/Ca ratio > 3, humus type Moder/Mor, C/N ratio > 20, average water table < 95cm below soil surface) is preferred by *Deschampsio-Fagetum* and the *Ilex aquifolium-Fagus*-community. *Oxalido-Fagetum* and *Stellario-Carpinetum Ioniceretosum/typicum*, having a nearly identical floristic composition of the field layer, are restricted to the intermediate part of the gradient. A parsimonious CCA model including pH, duration of water saturation in the topsoil and humus form widely reflects the basic synecological patterns. The characteristic situation of older pleistocene (Saale) ground moraine landscapes with a strong link between water regime and base supply is emphasized and discussed.

1. Einleitung

Naturnahe Laubwälder decken trotz ihrer geringen Flächenausdehnung in Nordwestdeutschland eine vielfältige Palette von Standorten ab. Von silikatarmen Flugsanddecken über Geschiebelehme und -mergel bis hin zu grundwassernahen Talsedimenten werden die unterschiedlichsten Substrate besiedelt. Je nach Situation haben sich dabei verschiedene Waldgesellschaften entwickelt, deren regionale Flora und Soziologie im nördlichen Weser-Ems-Gebiet bereits eingehend beschrieben sind (TAUX 1981, MOHR 1989, WIEGLEB et al. 1991, PEPLER-LISBACH & PETERS 1999, BRAND 2000, HUNTKE 2002, RÜTHER & PEPLER-LISBACH 2007). Neben Buchen- und Eichen-Birkenwäldern (*Deschampsio-Fagetum*, *Oxalido-Fagetum*, *Betulo-Quercetum*) finden sich vor allem Eichen-Hainbuchenwälder (*Stellario-Carpinetum*) sowie auf feuchten Böden Erlen-Eschenwälder (*Alno-Ulmion*) bzw. Erlen- und Birkenbruchwälder (*Alnion*, *Betulion pubescens*). In dieser Arbeit werden die in drei naturnahen Oldenburger Waldgebieten vorkommenden Laubwaldgesellschaften vergleichend analysiert, um die standörtliche „Einnischung“ der Vegetationstypen zu verdeutlichen und zu quantifizieren.

Standortökologische Angaben zu den genannten Pflanzengesellschaften im Oldenburger Raum geben besonders BRAND (2000), HUNTKE (2002) und RÜTHER & PEPLER-LISBACH (2007). POTT & HÜPPE (1991), DÖRING-MEDERAKE (1991) und HEINKEN (1995) liefern als überregionale Bearbeitungen auch Ergebnisse aus dem nördlichen Weser-Ems-Raum. Mit der synökologischen Charakterisierung einiger genannter Gesellschaften in anderen Teilen des norddeutschen Tieflandes beschäftigen sich z. B. GÖNNERT (1989), WULF (1992) und HÄRDLE (1995) und HÄRDLE et al. (2003, 2005). Während die allgemeinen standörtlichen Bedingungen, unter denen die häufigen Waldgesellschaften Nordwestdeutschland vorkommen, durch die genannten Arbeiten weitgehend verdeutlicht werden, sollen folgende Fragestellungen hier genauer untersucht werden:

- Durch welche bodenchemischen und bodenhydrologischen Faktoren lassen sich die einzelnen Waldgesellschaften regional am besten charakterisieren?
- Wo verlaufen wichtige standörtliche Grenzen?
- In welchem Verhältnis stehen bodenchemische und bodenhydrologische Faktoren zueinander?

Diese Fragen sollen besonders mit Hilfe multivariater statistischer Verfahren beantwortet werden. Die Daten entstammen drei an der Universität Oldenburg, AG Landschaftsökologie, angefertigten Diplomarbeiten (PETERS 1998, RÜTHER 1998, HEINE 2002).

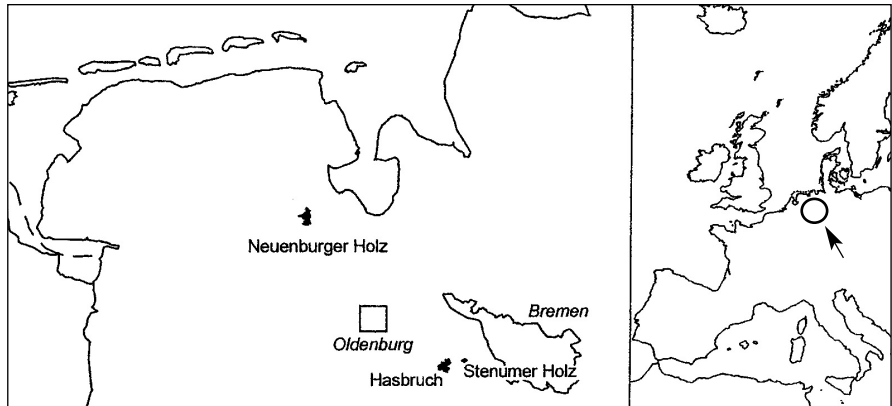


Abb. 1: Lage der Untersuchungsgebiete Neuenburger Holz, Hasbruch und Stenumer Holz.

2. Untersuchungsgebiet

Die untersuchten Probeflächen befinden sich in drei Waldgebieten der Oldenburger Umgebung (Abb. 1), im Neuenburger Holz bei Bockhorn (ca. 640 ha, Landkreis Friesland) und in den im Landkreis Oldenburg gelegenen Gebieten Hasbruch bei Hude (ca. 630 ha) und Stenumer Holz (ca. 96 ha). Das Neuenburger Holz liegt in der naturräumlichen Einheit „Ostfriesische Geest“, die beiden anderen Gebiete befinden sich in der Einheit „Dümmer Moorniederung und Ems-Hunte-Geest“ (GLASER & HAUKE 2004). Die geologische Situation in den Untersuchungsgebieten ist in den Grundzügen sehr ähnlich. Es herrschen saalezeitliche (Drenthe I) Geschiebelehme vor, teilweise (Hasbruch und Stenumer Holz) unterlagert von Geschiebemergel, die z. B. in den östlichen Teilen des Hasbruchs in einer Tiefe von 1 bis 2 m unter Geländeoberfläche anstehen (PETERS 1998). Das Grundmoränenmaterial ist großflächig von wechsellagernden Geschiebe- und Flugsanden überlagert. In allen drei Gebieten sind die Geschiebelehme bzw. -mergel von Lauenburger Ton unterlagert, der besonders im Neuenburger Holz auch oberflächennah ansteht. Stauende Tone und Geschiebelehme bedingen in allen Gebieten einen weit verbreiteten Staunäseeinfluss in den Böden, so dass Braunerde-Pseudogley (bei Geschiebesandüberlagerung) und Pseudogley die beiden häufigsten Bodentypen darstellen. Daneben finden sich bei mächtiger Sand- bzw. Flugsandüberlagerung Podsol bzw. Podsol-Pseudogley sowie entlang der Bachläufe Gley und Pseudogley-Gley (PETERS 1998, RÜTHER 1998, HEINE 2002).

Das Klima der Untersuchungsgebiete ist ozeanisch geprägt (Jahresmitteltemperatur ca. 8,5°, Januar-mittel ca. 0,5°, Julimittel ca. 16,5°, jährliche mittlere Niederschlagssumme ca. 740–780 mm, ANONYMUS 1985). Dabei unterliegt das Neuenburger Holz durch seine küstennähere Lage einem noch stärker ozeanischen Einfluss, was sich z. B. in etwas höheren Niederschlagsmengen und einer geringeren Schwankung der Jahrestemperatur äußert.

Alle drei Waldgebiete sind überwiegend mit naturnahen Laubwäldern bestockt und stellen historische alte Waldstandorte dar. Die Definition „historisch alter Wald“ folgt dabei GLASER & HAUKE (2004). Der Waldanteil und der Anteil von historisch alten Wäldern an der Gesamtwaldfläche betragen auf der Ostfriesischen Geest 8,5 bzw. 17,6 %, im Bereich der Dümmer Moorniederung und Ems-Hunte Geest 11,8 bzw. 8,9 % (GLASER & HAUKE 2004). – Die drei Untersuchungsgebiete sind als FFH-Gebiete Bestandteil des europäischen Natura-2000-Schutzgebietssystems (EUROPÄISCHE UNION 2008). Die Nutzungsgeschichte der drei Waldgebiete weist viele Gemeinsamkeiten auf. Es handelt sich bei allen Gebieten um sog. „ganz herrschaftliche Holzungen“ (HESMER & SCHROEDER 1963). Diese gehörten zwar alleine dem Landesherrn (Grafen bzw. Herzöge von Oldenburg), wodurch die Gebiete wegen des Holztrages und der jagdlichen Nutzung vor der Rodung bewahrt wurden. Es bestanden jedoch bis weit ins 19. Jahrhundert bäuerliche Nutzungsrechte, wie Waldweide, Streuentnahme und Plaggenhieb (HESMER & SCHROEDER 1963, POTT & HÜPPE 1991, TIELKING 1999, RÜTHER & PEPPLER-LISBACH 2007), welche zu einer starken Belastung der Bestände und Böden führten. Wenn auch einige Bestände aus dieser Zeit im Neuenburger Holz und im Hasbruch bis heute erhalten geblieben sind und als „Urwälder“ mit beeindruckenden Baumgestalten überregionale Bekanntheit erlangt haben, wurde das Gros der historisch alten Waldfläche im 19. Jahrhundert durch neu entstandene Pflanzungen auf weitgehend degradierten Waldflächen regeneriert. Da die Bestandesbegründungen durch relativ lockere Heisterpflanzungen erfolgten, zeigen besonders die Eichen-Hainbuchen-Wälder heute jedoch eine recht abwechslungsreiche, naturnah wirkende Struktur.

3. Material und Methoden

3.1. Vegetation

Die Waldbestände von 49 exemplarisch ausgewählten Flächen (Hasbruch: 15, Neuenburger Urwald: 15, Stenumer Holz: 19) wurden durch pflanzensoziologische Aufnahmen erfasst (vgl. PETERS 1998, RÜTHER 1998, HEINE 2002). Die Methodik folgt dabei der üblichen Vorgehensweise nach BRAUN-BLANQUET (DIERSCHKE 1994). Die Aufnahmen wurden im Jahr 1996 bis 1998 durchgeführt. Für die vorliegende Bearbeitung wurden die Aufnahmen der standortökologischen Untersuchungsflächen entsprechend der bei RÜTHER & PEPPLER-LISBACH (2007) bzw. bei HUNTKE (2002) vorgelegten Gliederung der Waldgesellschaften im Oldenburger Raum klassifiziert und den oben genannten Gesellschaften zugeordnet. – Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), die der Moose nach KOPERSKI et al. (2000).

3.2. Bodenkundliche Untersuchungen

Auf den exemplarisch ausgewählten Flächen wurden bodenmorphologische und bodenchemische Untersuchungen durchgeführt (Humusform, Bodentyp, aktueller und potentieller pH-Wert, effektive Austauschkapazität, S-Wert, Basensättigung, molares Al/Ca-Verhältnis der austauschbaren Kationen, C/N-Verhältnis). Die Bestimmung der Humusform und des Bodentyps erfolgte nach der Bodenkundlichen Kartieranleitung (AG BODEN 1994). Die Humusformen wurden für die numerischen Analysen in eine ordinale Skala gebracht (1: L-Mull, 2: F-Mull, 3: mullartiger Moder, 4: Moder, 5: rohhumusartiger Moder, 6: Rohhumus).

Für die bodenchemischen Analysen wurden 3 bis 5 Bodenproben des obersten Mineralbodenhorizonts zu einer Mischprobe vereinigt. Gemessen wurden der aktuelle pH-Wert (in deionisiertem Wasser) und der potentielle pH-Wert in 0,01 M CaCl_2 -Lösung (VDLUFA-Vorschrift A5.1.1.1). Die austauschbaren Kationen (Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium, Aluminium, Mangan, Eisen) wurden durch dreimaliges Ausschütteln der Bodenproben mit SrCl_2 , Zentrifugieren und Abfiltrieren gewonnen, anschließend wurde ihr Gehalt mit einem Atomabsorptionsspektrometer gemessen (vgl. SCHLICHTING et al. 1995, RÜTHER & PEPPLER-LISBACH 2007). Die Bestimmung der effektiven Kationenaustauschkapazität erfolgte durch Ausschütteln der Bodenrückstände aus der Gewinnung der austauschbaren Kationen mit MgCl_2 . Anschließend wurde der Sr-Gehalt mittels eines Atomabsorptionsspektrometers festgestellt. Der Basensättigungsgrad (BS) berechnet sich aus der Aufsummierung der Gehalte an basisch wirkenden Kationen (Natrium, Kalium, Magnesium, Calcium) in Prozent der effektiven Kationenaustauschkapazität. Durch diese Vorgehensweise liegt bei einzelnen Messpunkten der Basensättigungsgrad über 100 Prozent. In diesem Fall wird BS für die numerische Auswertung gleich 100 gesetzt. Das Al/Ca-Verhältnis der austauschbaren Kationen bezieht sich auf das molare Verhältnis der beiden Elemente an den Austauschern. Der S-Wert ist die Summe der basischen Kationen in cmol_c Ionenäquivalent/kg TB.

Das C/N-Verhältnis wurde mittels eines C/N-Analyzers für den obersten Mineralbodenhorizont bestimmt. Zusätzlich wurden in 32 der 49 Probeflächen Grundwassermessbrunnen angelegt, der Flurabstand wurde in 1–2 wöchentlichem Abstand gemessen. In dieser Arbeit werden die Daten der aus allen drei Gebieten überlappenden Messperiode Anfang Mai bis Ende August 1997 verwendet. Als Parameter für die numerischen Analysen werden der Median (WS Median) und das Maximum (WS Max) des Wasserstandes (in cm), sowie der relative Anteil an Messungen mit einem Flurabstand ≤ 50 cm (WS 50) bzw. ≤ 20 cm (WS 20) verwendet.

Für die Errechnung der mittleren gewichteten Zeigerwerte wurden die Zeigerwerte von ELLENBERG et al. (1992) herangezogen.

3.3. Datenauswertung

Die Auswertung der Daten erfolgte mit Hilfe des Statistikprogramms R 2.7.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2008) unter Verwendung des Pakets vegan zur multivariaten Analyse von vegetationsökologischen Daten (OKSANEN et al. 2007). Zur numerischen Auswertung wurden die Braun-Blanquet-Dekungsgrade r und + gleich 1 gesetzt. Als Ordinationsverfahren zur indirekten Gradientenanalyse wird die Detrended Correspondence Analysis (DCA, HILL 1979, JONGMAN et al. 1995, LEYER & WESCHE 2007) herangezogen. Für die DCA wurden selten und mit geringer Menge vorkommende Arten (Dekungsgradsumme ≤ 2) eliminiert. Als anschauliche Methode, um die korrelativen Beziehungen zwischen floristischer Struktur und den Standortparametern zu visualisieren, werden interpolierte Isolinen auf die DCA-Diagramme gelegt (vegan-Funktion ordisurf). Die direkte Gradientenanalyse mit dem Verfahren der Canonical Correspondence Analysis (CCA, TER BRAAK 1986, JONGMAN et al. 1995, LEYER & WESCHE 2007) dient hier zur Erstellung eines sparsamen, nur wenige Variablen umfassenden statistischen Modells, mit dessen Hilfe eine gute Abgrenzung der Waldgesellschaften möglich ist.

Zu Tab. 1: Außerdem in 1–2 Flächen: *Acer platanoides* (S) 5: 3; *Aegopodium podagraria* 3: +; *Agrostis capillaris* 38: 1, 45: +; *Ajuga reptans* 2: 1, 4: 1; *Alopecurus pratensis* 2: 1; *Angelica sylvestris* 1: 1, 2: 1; *Anthoxanthum odoratum* 8: +; *Aulacomnium androgynum* (M) 41: +; *Ceratodon purpureus* (M) 41: +; *Chrysosplenium alternifolium* 8: 1, 9: 1; *Climacium dendroides* (M) 3: +; *Corylus avellana* 32: +; *Crataegus monogyna* (S) 14: r; *Crepis paludosa* 1: +, 10: 1; *Dicranowisia cirrata* (M) 27: +; *Dicranella heteromalla* (M) 41: +, 43: +; *Dryopteris filix-mas* 4: 1, 35: r; *Epilobium angustifolium* 38: r, 41: r; *Epilobium montanum* 2: +; *Equisetum x litorale* 2: +, 6: +; *Eupatorium cannabinum* 3: +; *Eurhynchium hiemans* (M) 2: 1; *Fissidens taxifolius* (M) 3: +; *Fragaria vesca* 3: 1; *Gagea spathacea* 5: 3, 7: 1; *Glyceria fluitans* 13: 2; *Glyceria notata* 3: 1; *Hedera helix* (B) 6: +; *Herzogiella seligeri* (M) 41: +; *Humulus lupulus* 1: 1; *Juncus conglomeratus* 14: +; *Larix decidua* 47: +; *Lycopus europaeus* 2: 1; *Lythrum salicaria* 2: 1; *Mercurialis perennis* 7: 1; *Moehringia trinervia* 26: +, 38: +; *Myosotis scorpioides* 2: 1; *Phalaris arundinacea* 4: +; *Phegopteris connectilis* 33: +; *Phragmites australis* 3: 1; *Phyteuma nigrum* 3: +; *Picea abies* 41: +, 45: +; *Pinus nigra* (B) 38: +; *Plagiomnium spec.* (M) 6: +; *Plagiothecium nemorale* (M) 3: +; *Plagiothecium succulentum* (M) 3: +; *Poa nemoralis* 35: +, 41: 1; *Prunus avium* (B) 3: +; *Prunus avium* 24: +, 41: 1; *Prunus serotina* 16: 1; *Prunus spinosa* (B) 16: 3; *Pseudotsuga menziesii* 48: r; *Quercus robur* (S) 3: 1; *Rumex sanguineus* 2: +, 10: +; *Rumex spec.* 15: r; *Sambucus racemosa* 24: +, 38: +; *Scirpus sylvaticus* 2: 2; *Scleropodium purum* (M) 3: +; *Scutellaria galericulata* 4: +; *Stellaria media* 22: r; *Thuidium tamariscinum* (M) 4: 2; *Ulmus laevis* 5: 2; *Viburnum opulus* (S) 2: +; *Viburnum opulus* 2: 1; *Viola riviniana* 3: 1; *Viola spec.* 14: r.

4. Ergebnisse

4.1. Klassifikation der Vegetationsaufnahmen

Die Vegetationsaufnahmen der untersuchten 49 Flächen verteilen sich auf sieben Typen (Tab. 1): Die **Alno-Ulmion-Gesellschaft (AU)** umfasst Erlen- oder Eschen-dominierte Bestände. Sie kommt in allen drei Gebieten, jedoch immer nur kleinflächig an Bachläufen vor und ist im Unterwuchs vor allem durch epigäische Moose sowie andere Feuchtezeiger (D AU) differenziert. Diese Arten fehlen zwei weiteren Gesellschaften, die allerdings durch eine große Zahl gemeinsamer Differentialarten mit der Alno-Ulmion-Gesellschaft verbunden sind (D AU, GF, SCs). Das **Stellario-Carpinetum stachyetosum (SCs)** als artenreicher Eichen-Hainbuchenwald wird dabei von *Quercus robur* und *Carpinus betulus* in der Baumschicht dominiert, beim **Galio odorati-Fagetum (GF)**, hier in der Subassoziation circaetosum) herrscht die Buche, in Kombination mit *Quercus robur*, vor. Dieser in den Untersuchungsgebieten selten (im Hasbruch) auftretende Typ ist lediglich durch eine Aufnahme repräsentiert. Weit verbreitet in allen drei Untersuchungsgebieten ist das **Stellario-Carpinetum loniceretosum/typicum (SCI)**, artenarmer Eichen-Hainbuchenwald. Dieser Einheit fehlen die anspruchsvollen Trennarten der vorher genannten Gesellschaften; gleichzeitig treten einige weniger anspruchsvolle Arten auf, die auch in den anderen artenärmeren Waldtypen zu finden sind (D SCI, OF, DF). Einzelne Aufnahmen, welche diese Differentialartengruppe nicht aufweisen und damit formal der Typischen Subassoziation zuzuordnen wären, werden hier integriert. Das **Oxalido-Fagetum (OF)**, Sauerklee- oder Flattergras-Buchenwald), ebenfalls relativ weit verbreitet, unterscheidet sich in der Artenzusammensetzung der Krautschicht nicht wesentlich vom Stellario-Carpinetum loniceretosum/typicum. Die Baumschicht wird allerdings klar von der Buche beherrscht. Dies trifft auch für das **Deschampsio-Fagetum (DF)**, Drahtschmielen-Buchenwald) zu, dem die in allen bisher geschilderten Typen auftretende Trennartengruppe (D AU, GF, SC, OF) um *Milium effusum* fehlt. Hier treten zusätzlich acidophile Arten (D DF), darunter einige Bryophyten, auf. Die **Ilex aquifolium-Fagus sylvatica-Gesellschaft (IFG)**, ein besonderer Typ des Neuenburger Holzes, übertrifft das Deschampsio-Fagetum hinsichtlich der Artenarmut sogar. Da aufgrund der extrem stark beschattenden Baumschicht die Krautschicht weitgehend fehlt, ist hier nur eine Zuordnung auf Klassenebene (Querco-Fagetea) möglich (RÜTHER & PEPPLER-LISBACH 2007).

4.2. Umweltparameter und ihre Beziehungen zueinander

Fast alle bodenchemischen, bodenmorphologischen und wasserhaushaltbezogenen Parameter (Mittelwerte, Reichweiten und Streuung in Tab. 2) sind miteinander signifikant korreliert, wenn auch in unterschiedlichem Ausmaß (Tab. 3). Von den die Basenversor-

gung der Standorte charakterisierenden Variablen sind besonders pH-Wert und Basensättigung, S-Wert und Basensättigung sowie Al/Ca-Verhältnis und pH, Basensättigung und S-Wert mit hohen rho-Werten korreliert. Das C/N-Verhältnis weist eine relativ enge Beziehung zum S-Wert auf, die Humusform zum pH-Wert, zum S-Wert und zum Al/Ca-Verhältnis. Die Wasserstandsparameter weisen erwartungsgemäß eine mehr oder weniger starke Korrelation untereinander auf. Bezüglich der übrigen Parametern fällt vor allem der enge Zusammenhang zwischen WS 20 und den Basen-Parametern (pH, Basensättigung etc.) auf.

Tab. 2: Spannen, Mittelwerte und Standardabweichung der gemessenen Umweltparameter

	Min	Max	Mittelw.	St.abw.	N
pH (CaCl ₂)	2,8	5,6	3,7	0,8	49
BS [%]	13,5	100,0	59,5	31,7	49
S [cmol IÄ/Kg TB]	6,2	384,4	66,4	86,6	49
Al/Ca	0,0	7,5	1,5	1,8	49
C/N	9,6	39,6	15,1	5,7	49
HF (ord)	1,0	6,0	2,6	1,4	49
WS Median [cm u. GOF]	6,0	144,0	68,2	41,4	32
WS Max [cm u. GOF]	0,0	72,0	25,0	19,5	32
WS 20 [%]	0,0	77,8	15,9	24,3	32
WS 50 [%]	0,0	92,9	38,6	30,6	32

Tab. 3: Matrix der Rangkorrelationen zwischen den Umweltparametern
Oberes Dreieck: Spearman's rho, unteres Dreieck: p-Werte

	pH (CaCl ₂)	BS	S	Al/Ca	C/N	HF (ord)	WS Median	WS Max	WS 20	WS 50
pH (CaCl ₂)	1,000	0,830	0,790	-0,840	-0,520	-0,750	-0,470	-0,720	0,770	0,510
BS	0,000	1,000	0,840	-0,890	-0,370	-0,690	-0,580	-0,760	0,690	0,660
S	0,000	0,000	1,000	-0,910	-0,660	-0,830	-0,610	-0,620	0,630	0,640
Al/Ca	0,000	0,000	0,000	1,000	0,560	0,750	0,550	0,630	-0,690	-0,540
C/N	0,000	0,040	0,000	0,000	1,000	0,660	0,480	0,370	-0,490	-0,470
HF (ord)	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,600	0,620	-0,670	-0,640
WS Median	0,010	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	1,000	0,690	-0,660	-0,920
WS Max	0,000	0,000	0,000	0,000	0,040	0,000	0,000	1,000	-0,850	-0,720
WS 20	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000	0,600
WS 50	0,000	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	1,000

4.3. Univariate Charakterisierung der Vegetationseinheiten

Aufschluss über die unterschiedlichen Mittelwerte und Streuungen der Umweltparameter im Vergleich der Waldgesellschaften untereinander geben Tab. 4 sowie die Abb. 2 und 3. Auf statistische Tests (z. B. Mittelwertvergleiche) wird hier aufgrund des teilweise geringen Stichprobenumfangs pro Einheit (GF, IFG, auch AU und DF mit z. T. unter fünf Werten) verzichtet.

Hinsichtlich fast aller untersuchten Parameter zeigt sich als Grundmuster die Ähnlichkeit von AU, SCs und GF mit hohen Werten bei pH, Basensättigung und S-Wert sowie niedrigen Werten bei Humusform, Al/Ca- und C/N-Verhältnis. Diese Tendenz ist beim SCs und der (einzigen) GF-Fläche am deutlichsten ausgeprägt, während die AU oft eine stärkere Streuung der Werte aufweist und auch hinsichtlich der Mittelwerte/Mediane (bis auf C/N-Verhältnis und Humusform) schon mehr zu den anderen Gesellschaften vermittelt. Abgesehen von wenigen Ausreißern heben sich AU, SCs und GF besonders deutlich bei Basensättigung (> 80 %), und dem Al/Ca-Verhältnis (< 1) von den übrigen Gesellschaften ab. Bei den genannten bodenchemischen Parametern nehmen das DF und teilweise auch die IFG jeweils das andere Extrem ein, während das SCI und das OF eine mittlere Position innehaben.

In Bezug auf die Wasserhaushaltsparameter hat das SCs eine klar herausgehobene Stellung. Die Flächen sind fast durchweg durch höhere Wasserstände gekennzeichnet. Besonders klar wird der Unterschied zu den anderen Gesellschaften (GF und IFG sind hier allerdings nicht repräsentiert) bei der Dauer des Wasserstandes > 20 cm unter GOF mit Werten über ca. 40 %, während alle anderen Flächen unter 20 % liegen. Die AU weist deutlich geringere Wasserstände auf. Die trockensten Flächen gehören im Mittel allerdings zum OF und DF, wobei in beiden Gesellschaften durchaus kurzzeitig auch relativ hohe Wasserstände auftreten können. Das SCI liegt zwischen SCs und AU einerseits und den Buchenwäldern andererseits und zeigt eine relativ geringe Streuung der Werte. Hohe Wasserstände von > 20 cm unter GOF treten hier sehr selten auf.

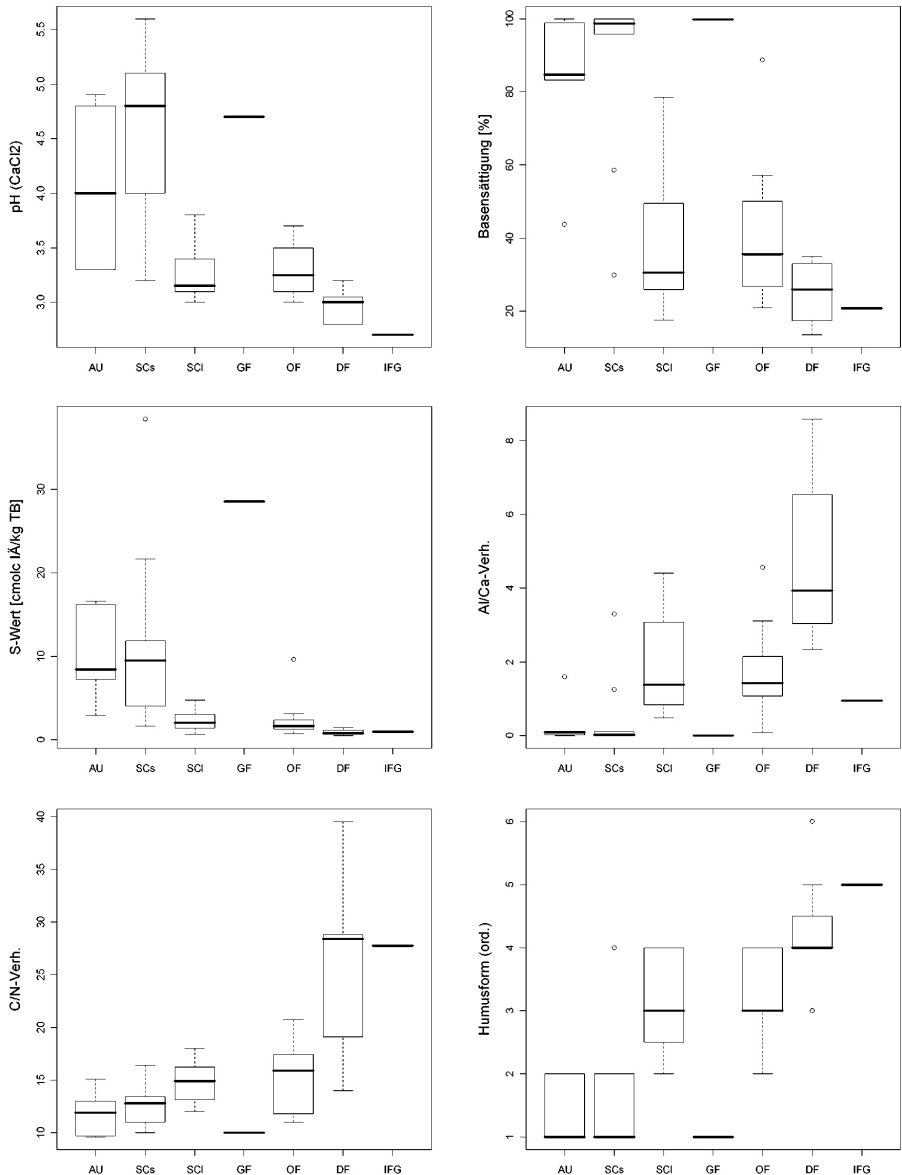


Abb. 2: Verteilung der bodenchemischen und -morphologischen Umweltparameter in den einzelnen Waldgesellschaften.

AU: Alno-Ulmion-Ges.; GF: Galio-Fagetum; SCs: Stellario-Carpinetum stachyetosum; SCI: Stellario-Carpinetum loniceretosum/typicum; OF: Oxalido-Fagetum; DF: Deschampsio-Fagetum; IFG: *Ilex-Fagus*-Ges.

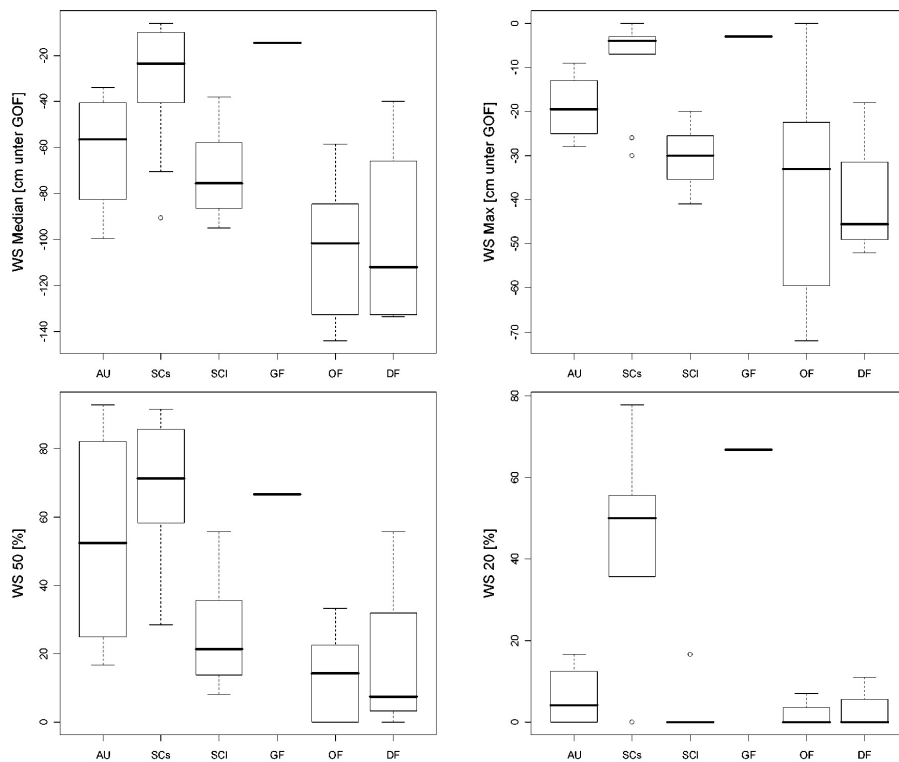


Abb. 3: Verteilung der bodenhydrologischen Umweltparameter in den einzelnen Waldgesellschaften. Abkürzungen der Gesellschaften s. Abb. 2.

Tab. 4: Mittelwerte und Standardabweichungen der Umweltparameter in den Waldgesellschaften

		AU	SCs	SCI	GF	OF	DF	IFG
pH (CaCl ₂)	Mw	4,05	4,54	3,28	4,70	3,30	2,96	2,70
	St.abw	0,70	0,84	0,28	-	0,22	0,16	-
BS [%]	Mw	82,48	87,75	37,24	99,83	40,42	25,04	20,72
	St.abw	20,44	24,00	17,43	-	19,35	9,09	-
S [cmol IÄ/Kg TB]	Mw	9,95	11,75	2,27	28,53	2,34	0,87	0,92
	St.abw	5,37	10,96	1,23	-	2,40	0,35	-
Al/Ca	Mw	0,32	0,47	1,96	0,00	1,68	4,86	0,95
	St.abw	0,63	1,07	1,34	-	1,24	2,44	-
CN	Mw	11,87	12,72	14,80	10,00	14,99	25,41	27,73
	St.abw	2,16	1,91	1,95	-	3,34	8,75	-
HF (ord)	Mw	1,33	1,80	3,08	1,00	3,25	4,29	5,00
	St.abw	0,52	1,23	0,79	-	0,62	0,95	-
WS Median [cm u. GOF]	Mw	61,63	30,40	68,50	-	103,06	99,38	-
	St.abw	28,46	29,03	21,26	-	31,56	44,00	-
WS Max [cm u. GOF]	Mw	19,00	8,10	31,17	-	36,88	40,25	-
	St.abw	8,04	10,69	7,88	-	24,64	15,15	-
WS 50 [%]	Mw	53,58	67,15	27,20	-	14,29	17,65	-
	St.abw	34,81	21,36	18,88	-	13,28	25,55	-
WS 20 [%]	Mw	6,25	44,14	2,78	-	1,78	2,78	-
	St.abw	7,99	26,06	6,82	-	3,29	5,55	-

4.4. Indirekte Gradientenanalyse: DCA

Die floristischen Ähnlichkeiten der Flächen werden durch die DCA (Abb. 4) verdeutlicht. Die Waldgesellschaften ordnen sich besonders entlang der ersten Achse der DCA vom DF und der IFG über das OF und das SCI bis zum SCs und der AU. Besonders klar zeigt

sich hier die enge floristische Verwandtschaft zwischen OF und SCI. SCs, GF und AU mit hohen Werten auf Achse 1 (Eigenwert 0.43, Gradientenlänge 3.6 SD Einheiten) werden vor allem durch Achse 2 (Eigenwert 0.19, Gradientenlänge 0.18 SD Einheiten) voneinander getrennt, wobei das GF eine mittlere Position einnimmt.

Tab. 5: Korrelationen (Pearson's r) zwischen den DCA-Achsen und den Umweltparametern, mittleren gewichteten Zeigerwerten (mF, mR, mN) und der Artenzahl

	DCA1	DCA2
pH (CaCl ₂)	0,74	-0,49
BS	0,76	-0,40
S	0,60	-0,24
Al/Ca	-0,67	0,35
CN	-0,67	0,27
HF	-0,82	0,13
WS Median	0,56	-0,36
WS Max	0,61	-0,44
WS 20	0,60	-0,49
WS 50	0,59	-0,27
mF	0,77	-0,12
mR	0,92	-0,45
mN	0,75	-0,25
Artenzahl	0,72	0,07

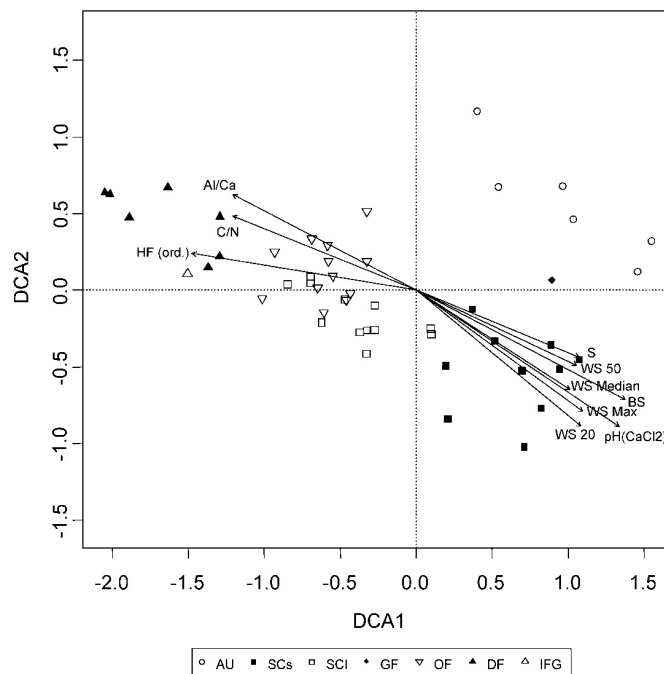


Abb. 4: Ordinationsdiagramm der DCA (Flächen). Die Pfeile stellen die Korrelation der Umweltparameter mit den Achsen 1 und 2 dar.

Die Ordination der Arten bezüglich der DCA-Achsen 1 und 2 ist Abb. 6 zu entnehmen. Die Ähnlichkeitsbeziehungen spiegeln dabei erwartungsgemäß weitgehend die in Tab. 1 dargestellten Artengruppen wider: Die Differentialarten des DF sind durch niedrige DCA1-Werte gekennzeichnet, die von SCs, GF und AU durch hohe Werte. Die Abtrennung der AU ergibt sich aufgrund der hohen DCA2-Werte der entsprechenden Trennarten (*Fraxinus*, *Eurhynchium*, *Plagiomnium* etc.). Die gemessenen Umweltparameter wie auch die

mittleren Zeigerwerte und die Artenzahl zeigen in erster Linie mit DCA1 hohe Korrelationen (Abb. 5 u. 6, Tab. 5). Dieser dominierenden Achse kann damit ein Gradient von basenarmen, trockenen Standorten mit weitem C/N-Verhältnis zu basenreichen, feuchten Standorten mit engem C/N-Verhältnis zugeordnet werden. Die Beziehungen der Varia-

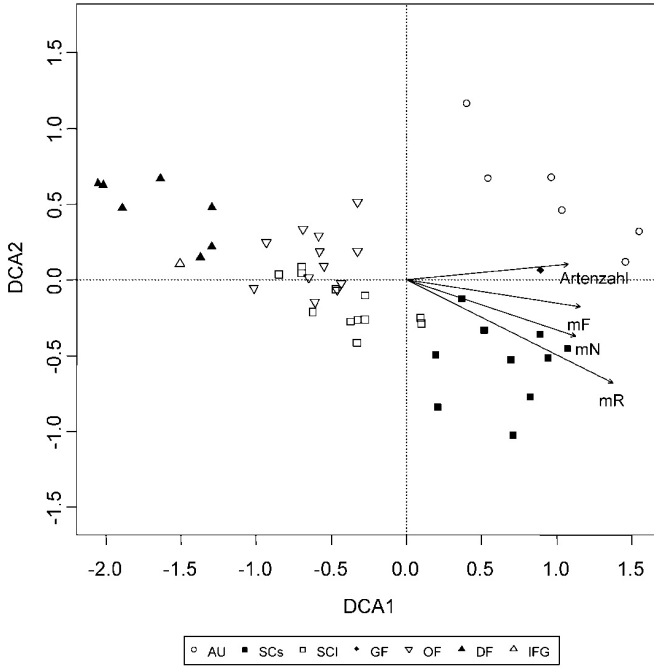


Abb. 5: Ordinationsdiagramm der DCA (Flächen). Die Pfeile stellen die Korrelation der mittleren Zeigerwerte (mF, mR, mN) und der Artenzahl mit den Achsen 1 und 2 dar.

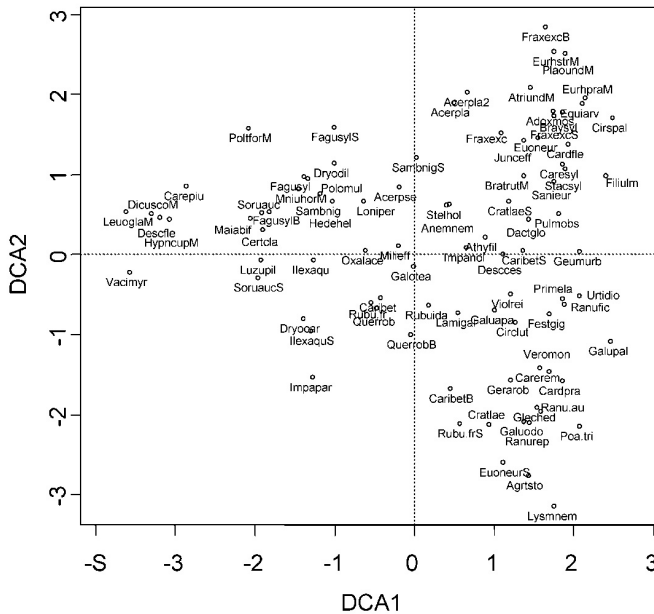


Abb. 6: Ordinationsdiagramm der DCA (Arten). Es werden nur Arten mit mindestens 3 Vorkommen im Datensatz dargestellt.

blen zu den Achsen im Einzelnen werden durch die Abb. 7 und 8 verdeutlicht. Die hier durch lokale Interpolationen (GAM-splines) an die Ordinationsebene DCA1-DCA2 angepassten Werte zeigen im Gegensatz zu Korrelationskoeffizienten, welche lineare Beziehungen voraussetzen, auch deutlich nichtlineare Zusammenhänge. Darüber hinaus können aus den Diagrammen auch direkt die Werte der Umweltparameter abgelesen werden. Der Erklärungsanteil („deviance explained“) der angepassten Oberflächen (Tab. 6, erkl. Dev.) liegt zwischen 40 % (WS Median) und 80 % (pH CaCl₂). Eine aus diesen Ergebnissen abgeleitete zusammenfassende Charakterisierung der Standortbereiche der Gesellschaften zeigt Tab. 6. Hierbei werden die Gesellschaften zu drei standörtlich ähnlichen Gruppen kombiniert.

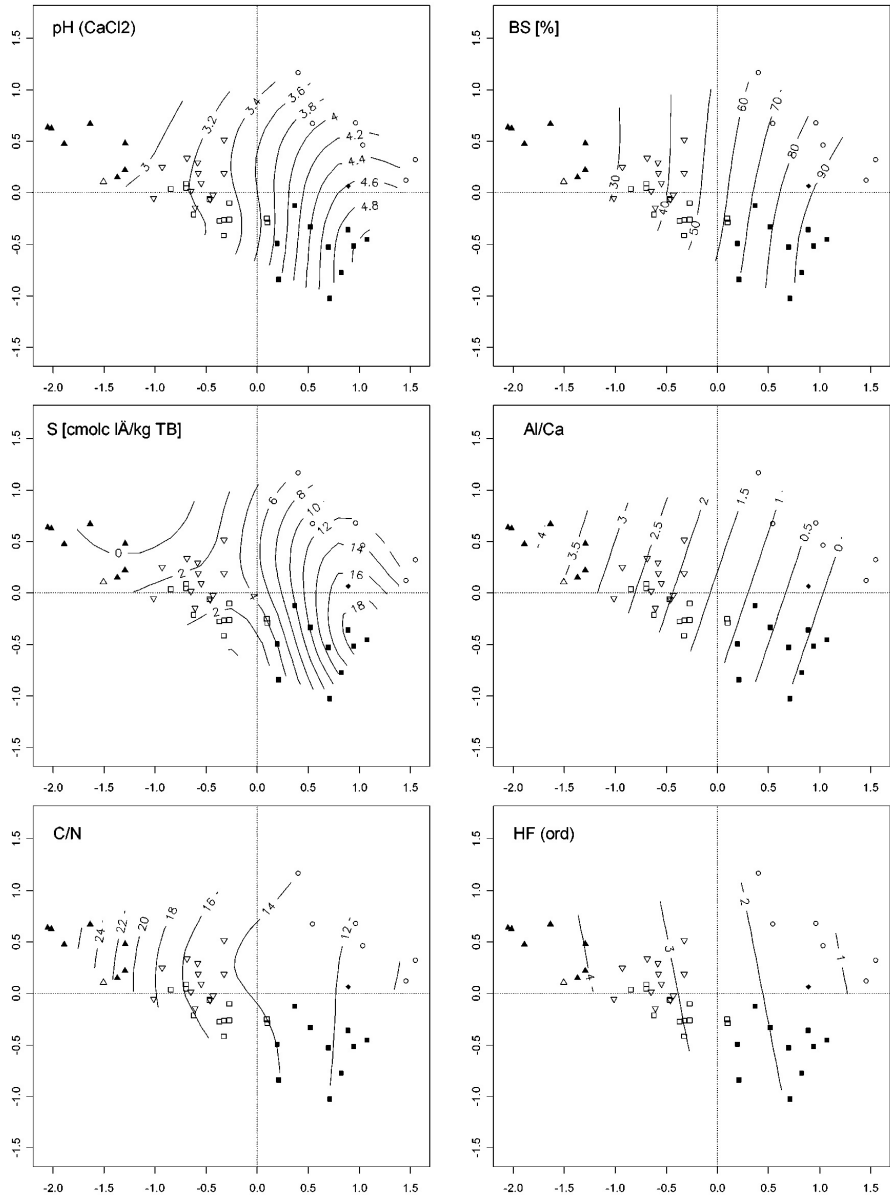


Abb. 7: Ordinationsdiagramme der DCA (Flächen) mit angepassten Oberflächen für die bodenchemischen und -morphologischen Umweltparameter. Abkürzungen der Gesellschaften s. Abb. 2.

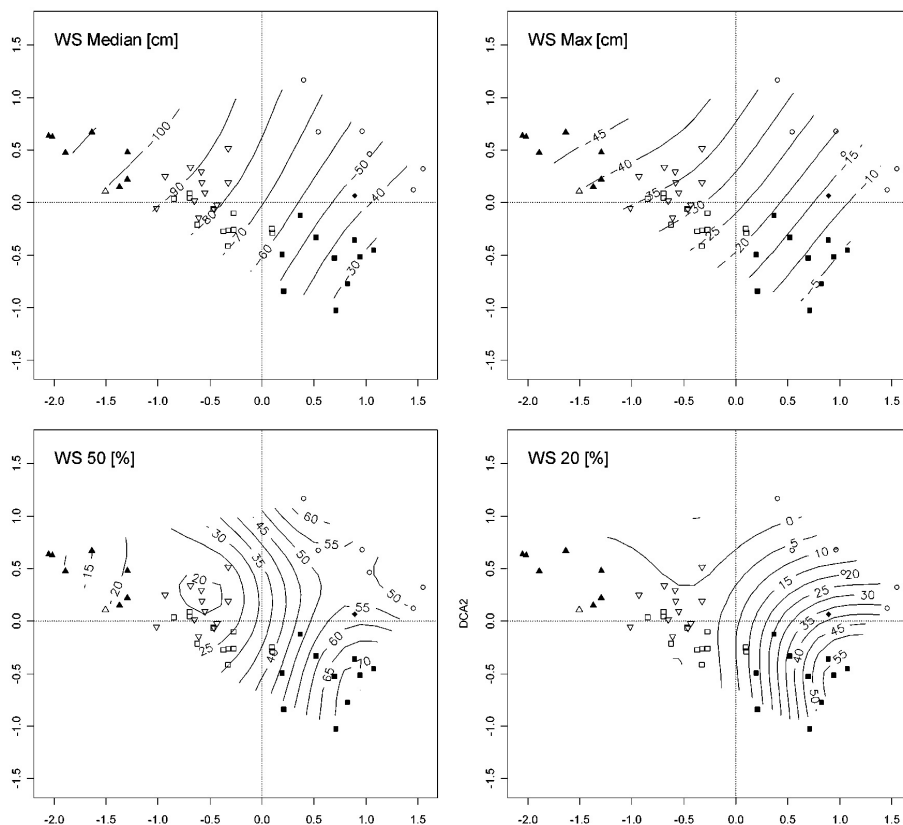


Abb. 8: Ordinationsdiagramme der DCA (Flächen) mit angepassten Oberflächen für die bodenhydrologischen Umweltparameter. Abkürzungen der Gesellschaften s. Abb. 2.

Tab. 6: Aufgrund der DCA und lokalen Interpolationen abgeleitete Beziehungen zwischen Umweltparametern und Gesellschaftsgruppen. Abkürzungen der Gesellschaften s. Tab. 1.

	DF, IFG	OF, SCI	SCs, GF, AU	erkl. Dev. [%]
pH(CaCl ₂)	< 3.0	3.0-3.8	>3.8	80
BS [%]	<30%	30-60%	>60%	71
S-Wert [cmolc l ⁻¹ /kg TB]	<1.5	1.5-4	>4	65
Al/Ca	>3	1-3	<1	45
C/N	>20	14-20	10-14	66
Humusform	Mo-RMo	FMull-Mo	LMull-FMull	66
WS Median [cm u. GOF]	<-95	-60 - -95	-25 - -60	40
WS Max [cm u. GOF]	< -40	-20 - -40	> -20	48
WS 50 [%]	<20	20 - 45	>45	57
WS 20 [%]	< 5	< 5	> 5	78

4.5. Direkte Gradientenanalyse: CCA

Für die CCA der 32 Probeflächen mit Grundwasserdaten ergibt sich als bestes Modell ein solches mit den Variablen pH (CaCl₂), Humusform und WS 20. Das CCA-Modell erklärt insgesamt (Achsen 1-3) 20.2 % der Gesamt-Inertia (CCA1: 9.9 %, CCA2: 6.3 %, CCA3: 4 %).

Im Unterschied zur DCA wird im Ordinationsdiagramm der CCA (Abb. 9) nicht nur die floristische Ähnlichkeit der Flächen wiedergegeben, sondern auch die standörtliche, soweit diese sich in den hier gemessenen Parametern niederschlagen und eine Beziehung zur Artenzusammensetzung zeigen.

Mit Hilfe der drei Variablen ist es möglich, die Gesellschaften im CCA-Diagramm der Achsen 1–2 recht gut voneinander abzugrenzen. Dies gelingt vor allem für das SCs, die AU und das DF. Allerdings zeigt sich bei den Flächen des SCs eine deutliche standörtliche Heterogenität, welche sich auch in der floristischen Ausstattung der einzelnen Flächen widerspiegelt. Hier sind die Flächen des Stenomer Holzes (Nr. 14–16, vgl. Tab. 1) auffällig den Flächen des SCI und des OF angenähert. OF und SCI lassen sich praktisch nicht voneinander trennen (nur Nr. 18, 20 weisen deutlich in Richtung SCs), sind jedoch gemeinsam relativ klar gegenüber den übrigen Gesellschaften charakterisiert. CCA1 verläuft weitgehend gleichgerichtet mit dem Humusform-Gradient von Flächen mit L-Mull mit negativen Achsenwerten zu solchen mit Moder mit hohen Achsenwerten. Sie kann im Wesentlichen als Nährstoffgradient aufgefasst werden. Achse zwei wird darüber hinaus stärker von den mit der Humusform korrelierten Variablen pH und WS 20 beeinflusst. Sie lässt sich weitgehend als relativer partieller Feuchte- und Basengradient interpretieren. Hohe Achsenwerte haben hier Flächen, welche aufgrund des auf CCA1 bereits kontrollierten Nährstoffgradienten relativ trocken und basenarm sind. Negative Achsenwerte haben solche Flächen, welche als relativ feucht und z. T. besonders basenreich einzustufen sind. Damit lässt sich die AU im Datensatz als zwar günstig nährstoffversorgt, aber relativ trocken und basenarm charakterisieren und auch vom SCs mit besonders feuchten und basenreichen Bedingungen abtrennen. In diesem Sinne lässt sich das OF als tendenziell trockener und etwas schlechter nährstoffversorgt interpretieren, während das SCI zu etwas feuchteren und reicheren Standorten neigt.

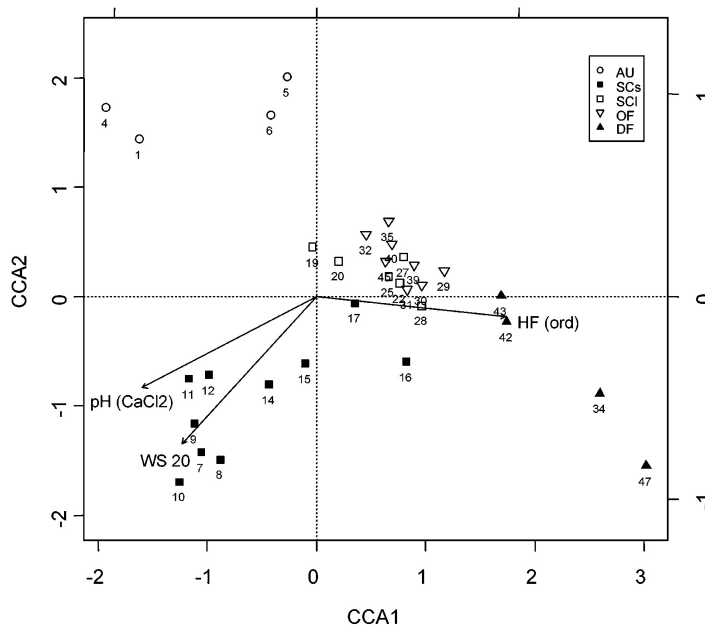


Abb. 9: Ordinationsdiagramm der CCA. Abkürzungen der Gesellschaften s. Abb. 2, Flächennummern s. Tab. 1

5. Diskussion

Die Ergebnisse verdeutlichen, dass bezüglich der in dieser Arbeit untersuchten Waldgesellschaften einem komplexen Umweltgradienten eine dominierende Rolle bei der Differenzierung der Vegetation zukommt. Dieser Gradient besteht aus den korrelierten Anteil-

len von Basen- und Wasserversorgung und verläuft von basenarm-trockenen zu basenreich-feuchten Standortbedingungen. Die Kopplung von Basen- und Wasserhaushalt ist charakteristisch für die Altmoränengebiete des Norddeutschen Tieflandes, speziell für die von lehmigen Grundmoränen geprägten Landschaften (GÖNNERT 1989, BRAND 2000). In Grundmoränenlandschaften stehen Grund- und Stauwasser mit den als Basenquelle dienenden Geschiebelehmen bzw. -mergeln in Kontakt. Hohe Wasserstände bewirken so eine Anreicherung der oberen Bodenhorizonte mit basischen Kationen. Die hohe Korrelation von pH-Wert, Basensättigung und S-Wert mit der Dauer hoher Wasserstände (WS 20) bzw. den maximalen Wasserständen (WS Max) unterstützen diese Annahme. Dagegen ist die Korrelation von pH (CaCl_2)-Wert und Basensättigung mit der effektiven Kationenaustauschkapazität mit 0,47 bzw. 0,42 wesentlich geringer. Damit kommt dem Silikatgehalt im Oberboden als direkter Basenquelle offenbar eine geringere Bedeutung zu als hoch anstehendes basenreiches Grund- oder Stauwasser. Ein einfaches lineares Regressionsmodell des pH (CaCl_2)-Wertes in Abhängigkeit von der Dauer der Wassersättigung des Oberbodens (WS 20) erreicht mit den vorliegenden Daten einen Erklärungsanteil (R^2_{adj}) von immerhin 71 %.

Hinsichtlich des Erklärungswertes der einzelnen Variablen kann festgestellt werden, dass die bodenchemischen Parameter generell eine engere Beziehung zur floristischen Struktur aufweisen als die hydrologischen Parameter. Unter den erstgenannten zeigen der pH-Wert und Basensättigung die engsten Beziehungen. Bei der Anwendung statistischer Methoden zur Musteranalyse ist allerdings zu beachten, dass korrelative Beziehungen keine Auskunft über kausale Zusammenhänge liefern. Im vorliegenden Fall ist im Wasserhaushalt der Flächen der primär steuernde Faktor zu sehen. Die auf topischer bis chorischer Skalenebene ablaufenden bodenphysikalischen und hydrologischen Prozesse sind offenbar entscheidend für das Vegetationsmuster verantwortlich (s. GÖNNERT 1989, HÄRDTLE et al. 2005). Die daraus resultierende Basenversorgung des Oberbodens zeigt allerdings aufgrund ihres zeitlich stabileren integrierenden Charakters die besseren statistischen Beziehungen zu den Vegetationseinheiten.

Die vorliegende Untersuchung hat sicher nicht alle Möglichkeiten ausgeschöpft, Standortdaten zur Interpretation floristischer Muster heranzuziehen. Einschränkungen ergeben sich aus der Tatsache, dass nur Daten aus den obersten 10 cm des Mineralbodens verwendet werden, sowie aus der Auswahl der gemessenen Parameter. Zum erstgenannten Punkt sei besonders auf die Ergebnisse von HÄRDTLE et al. (2004) verwiesen, die auf die Bedeutung des Hauptwurzelschizontes (im bodensauren Böden vor allem die organische Humusaufgabe) hinweisen. Entgegen der Auffassung von HÄRDTLE et al. (2005), dass der obere Mineralboden die Wuchsbedingungen der Wälder generell nicht gut widerspiegeln, sind in den hier untersuchten Flächen auch auf den stark sauren Standorten die bodenchemischen Werte im obersten Mineralbodenhorizont durchaus geeignet, Unterschiede zwischen den Pflanzengesellschaften zu erklären. Ob bei Einbeziehung der organischen Auflage andere oder bessere Ergebnisse zu erzielen gewesen wären, kann allerdings nicht beurteilt werden.

Verbesserte Möglichkeiten der standortökologischen Erklärung von Vegetationsmustern könnten sich auch aus der Verwendung zusätzlicher Parameter ergeben. In der vorliegenden Untersuchung fehlen z. B. Messungen zur Stickstoffmineralisation (Menge, Nitrifikationsgrad), welche z. B. bei GÖNNERT (1989) als relevant herausgearbeitet werden.

Die grundlegenden Zusammenhänge zwischen den Standortbedingungen und dem Auftreten der Waldgesellschaften bestätigen weitgehend bisherige Angaben zu den Gesellschaften. So wird die Bindung von Alno-Umion-Gesellschaften bzw. artenreichen Eichen-Hainbuchen- und Buchenwäldern (AU, SCs, GF) an basenreiche und mehr oder weniger feuchte Standorte auch von bisherigen Untersuchungen gestützt (GÖNNERT 1989, HÄRDTLE 1995, BRAND 2000, HUNTKE 2002, HÄRDTLE et al. 2003, 2005). Als untypisch sind allerdings die im Rahmen der vorliegenden Untersuchungen ausgewählten Flächen der **Alno-Umion-Gesellschaft** anzusehen. Diese sind durch für Feuchtwald-Standorte relativ tiefe Wasserstände sowie eine zumindest zum Teil relativ geringe Basenversorgung gekennzeichnet. Lediglich die durchgehend günstige Humusform (L-, seltener F-

Mull) und die fast immer engen C/N-Verhältnisse im Oberboden liegen im erwarteten Bereich. Sowohl für die standörtliche Differenzierung als auch für die Differentialarten dieser Einheit spielen anscheinend die dominierenden Baumarten (*Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior*) eine entscheidende Rolle. Durch die rasche Zersetzung ihrer Streu haben insbesondere die als Trennarten wichtigen epigäischen Moose (*Plagiomnium spec.*, *Eurhynchium spec.*) gute Ansiedlungsmöglichkeiten, sodass trotz der verhältnismäßig tiefen Wasserstände und geringen Basenversorgung eine floristisch dem Alno-Ulmion zugehörige Gesellschaft resultiert. Hier könnten vor allem forstwirtschaftliche Einflüsse bei der Dominanz der Baumarten eine maßgebliche Rolle spielen. Die untersuchten Standorte sind jedenfalls anhand der Basen- und Wasserhaushalt anzeigenden Messparameter nicht klar von denen der bodenfeuchten Eichen-Hainbuchenwäldern zu trennen. Dieser Befund deckt sich allerdings auch mit den Ergebnissen von HUNTKE (2002), der auf die enge standörtliche Verwandtschaft beider Typen hinweist.

Das **Stellario-Carpinetum stachyetosum** (SCs) weist eine gewisse Variabilität auf, ist aber insgesamt klar sowohl von den Geißblatt- bzw. Typischen Eichen-Hainbuchenwäldern (SCI) als auch von den mehr oder weniger artenarmen Buchenwaldgesellschaften (OF, DF) abgrenzbar. Die einzige untersuchte Fläche des **Galio-Fagetum circaeetosum** ähnelt hier hinsichtlich der bodenchemischen Parameter weitgehend den besser basenversorgten Flächen des SCs.

Hinsichtlich des **Oxalido-Fagetum** zeigen die hier vorgelegten Ergebnisse die intermediäre synökologische Stellung zwischen bodensauren Buchen- und Eichenwäldern (*Quercion roboris-petreae*) und anspruchsvolleren Fagetalia-Gesellschaften, was sich mit den Angaben bei HUNTKE (2002) deckt. Die Untersuchungen von HÄRDTLE (1995, dort als „Fagetalia-Basalgesellschaft“ gefasst) ergeben für die Gesellschaften ungünstigere bodenchemische Bedingungen, die eine enge standörtliche Verwandtschaft zu den bodensauren Buchenwäldern nahelegen. Im Oldenburger Raum besiedelt das Oxalido-Fagetum demgegenüber deutlich besser versorgte Böden, sodass die Abgrenzung zum **Deschampsio-Fagetum** anhand der Messwerte aus dem oberen Mineralboden recht gut möglich ist. Dagegen ist eine standörtliche Differenzierung des Oxalido-Fagetum gegenüber den artenarmen Eichen-Hainbuchenwäldern (SCI) wenn überhaupt nur durch schwache Tendenzen erkennbar. Dabei neigen die Standorte des Oxalido-Fagetum zu im Mittel (nicht bezüglich der Extreme) etwas trockeneren Standorten bei gleichzeitig fast identischen Werten bezüglich der Basenversorgung. Auf diese standörtliche Verwandtschaft beider Typen weist auch HUNTKE (2002) hin. Aufgrund der engen floristischen Beziehungen ist dieser Befund allerdings nicht überraschend. Bei BRAND (2002) werden beide Einheiten folglich unter dem Namen Oxalido-Fagetum zusammengefasst, wobei sich die standörtliche Charakterisierung mit der hier vorgenommenen weitgehend deckt. Die Schlussfolgerung, dass es sich bei beiden Typen lediglich um forstlich bedingte Ausprägungen handelt (v. GLAHN 1981, BRAND 2002), ist allerdings nicht zwingend. Die heute noch etwas feuchteren Bedingungen könnten ein Indiz dafür sein, dass die Eichen-Hainbuchen-dominierten Bestände zur Zeit ihrer Begründung noch deutlich stärker durch hohe Wasserstände geprägt waren. Die in den Waldgebieten großflächig wirksamen Entwässerungen seit dem 19. Jahrhundert haben möglicherweise erst später auch zu einer Bodenversauerung und damit einhergehend zu einer Artenverarmung der Krautschicht geführt. Die langlebige Baumschicht wäre also unter diesen Bedingungen ein Indikator für historische Standortverhältnisse, während sich die Kraut- und Kryptogamenschicht bereits auf die veränderten Bedingungen eingestellt hat (PEPLER-LISBACH & PETERS 1999).

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen den in der Literatur wiederholt mitgeteilten Befund, dass die Artenzahl in mitteleuropäischen Laubwäldern generell mit der Basenversorgung steigt (BRUNET 1997, HÄRDTLE et al. 2003, EWALD 2003).

6. Zusammenfassung

In naturnahen Laubwäldern der Oldenburger Umgebung wurden auf exemplarisch ausgewählten Flächen bodenchemische Parameter (pH-Wert, Austauschbelegung, Humusform, C/N-Verhältnis) und Wasserstände untersucht, um die vorkommenden Pflanzengesellschaften standörtlich zu cha-

rakterisieren. Mit Hilfe univariater Vergleiche und multivariater Ordinationsverfahren (DCA, CCA) werden die Standortansprüche der Gesellschaften quantifiziert.

Es zeigt sich, dass ein dominierender Gradient, bestehend aus korrelierten Anteilen zunehmender Basen- und Wasserversorgung, bei der Differenzierung der Vegetation die entscheidende Rolle spielt. Die feuchtesten und basenreichsten Böden ($\text{pH}(\text{CaCl}_2) > 3.8$, Basensättigung $> 60\%$, Al/Ca -Verhältnis < 1 , Humusform L-F-Mull, C/N -Verhältnis ≤ 14 , mittl. Wasserstand > 60 cm unter GOF) besiedeln dabei das Stellario-Carpinetum stachyetosum, das Galio-Fagetum circaetosum und die Alno-Ulmion-Gesellschaft. Letztere wird hier jedoch durch Bestände mit ungewöhnlich trockenen und eingeschränkt basenversorgten Böden repräsentiert. Das andere Ende des Gradienten mit extrem sauren und relativ trockenen Bedingungen ($\text{pH}(\text{CaCl}_2) < 3.0$, Basensättigung $< 30\%$, Al/Ca -Verhältnis > 3 , Humusform Moder bis rohhumusartiger Moder, C/N -Verhältnis > 20 , mittl. Wasserstand über 95 cm unter GOF) ist der Wuchsbereich des Deschampsio-Fagetum und der *Ilex aquifolium-Fagus*-Gesellschaft. Auf dem intermediären Abschnitt des Gradienten stocken Bestände des Oxalido-Fagetum bzw. des hinsichtlich der Krautschichtzusammensetzung sehr ähnlichen Stellario-Carpinetum loniceretosum/typicum. Im Rahmen eines einfachen CCA-Modells mit den Parametern pH-Wert, Dauer der Wassersättigung im Oberboden und Humusform kann die standörtliche Differenzierung der Gesellschaften weitgehend nachvollzogen werden.

Die besonderen Standortbedingungen in altpleistozänen Grundmoränenlandschaften mit einer charakteristischen Kopplung von Wasser- und Basenhaushalt werden herausgestellt und diskutiert.

7. Literatur

- AG BODEN (1994): Bodenkundliche Kartieranleitung. 4. Aufl. – Schweizerbart, Stuttgart. 392 S.
- ANONYMUS [Arbeitskreis Standortkartierung in der Arbeitsgemeinschaft Forsteinrichtung] (1985): Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland. – Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup. 170 S.
- BRAND, J. (2000): Untersuchungen zur systematischen Umgrenzung und Untergliederung sowie zur standörtlichen und landschaftsräumlichen Bindung von Feuchtwäldern im nordwestdeutschen Tiefland. – Dissertationes Botanicae **323**: 1–344.
- BRUNET, J., U. FALKENGREN-GERUP & G. TYLER (1997): Pattern and dynamics of the ground vegetation in south Swedish Carpinus betulus forests: importance of soil chemistry and management. – Ecology **20**: 513–520.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart. 683 S.
- DÖRING-MEDERAKE, U. (1991): Feuchtwälder in nordwestdeutschen Tiefland. Gliederung – Ökologie – Schutz. – Scripta Geobotanica **19**: 1–122.
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH, W. WERNER & D. PAULISSEN (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scripta Geobotanica **18**: 1–248.
- EUROPÄISCHE UNION (2008): Entscheidung der Kommission vom 12. November 2007 gemäß der Richtlinie 92/43/EWG des Rates zur Verabschiedung einer ersten aktualisierten Liste von Gebieten von gemeinschaftlicher Bedeutung in der atlantischen biogeografischen Region. – Amtsblatt der Europäischen Union L 21 vom 15.1.2008. 117 S.
- EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? – Folia Geobotanica **38**: 357–366.
- GLAHN, H. v. (1981): Über den Flattergras- oder Sauerklee-Buchenwald (Oxali-Fagetum) der niedersächsischen und holsteinischen Moränenlandschaft. – Drosera **11**: 57–74.
- GLASER, F. F. & U. HAUKE (2004): Historisch alte Waldstandorte und Hudewälder in Deutschland. – Angewandte Landschaftsökologie **61**: 1–191.
- GÖNNERT, T. (1989): Ökologische Bedingungen verschiedener Laubwaldgesellschaften des Norddeutschen Tieflandes. – Dissertationes Botanicae **136**: 1–224.
- HÄRDTLE, W. (1995): Vegetation und Standort der Laubwaldgesellschaften (Querco-Fagetea) im nördlichen Schleswig-Holstein. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **48**: 1–441.
- HÄRDTLE, W., G. v. OHEIMB, H. MEYER & C. WESTPHAL (2003): Patterns of species composition and species richness in moist (ash-alder) forests of northern Germany (Schleswig-Holstein). – Feddes Repertorium **114**: 574–586.
- HÄRDTLE, W., G. v. OHEIMB & C. WESTPHAL C. (2005): Relationships between the vegetation and soil conditions in beech and beech-oak forests of northern Germany. – Plant Ecology **177**: 113–124.
- HÄRDTLE, W., G. v. OHEIMB, A. FRIEDEL, H. MEYER & C. WESTPHAL (2004): Relationship between pH-values and nutrient availability in forest soils – the consequences for the use of ecograms in forest ecology. – Flora **199**: 134–142.
- HEINE, K. (2002): Die Laubwaldgesellschaften des Stenumer Holzes (Landkreis Oldenburg). – Unveröff. Diplomarbeit, Universität Oldenburg. 124 S.

- HEINKEN, T. (1995): Naturnahe Laub- und Nadelwälder grundwasserferner Standorte im niedersächsischen Tiefland: Gliederung, Standortsbedingungen, Dynamik. – *Dissertationes Botanicae* **239**: 1–311.
- HESMER, H. & F.-G. SCHROEDER (1963): Waldzusammensetzung und Waldbehandlung im Niedersächsischen Tiefland westlich der Weser und in der Münsterschen Bucht bis zum Ende des 18. Jahrhunderts. – *Decheniana Beiheft* **11**: 1–304.
- HILL, M. O. (1979): DECORANA. A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. – Cornell University, Ithaca N. Y. 52 S.
- HUNTKE, T. (2002): Rezente Laubwaldgesellschaften und potentielle natürliche Vegetation des Mansholter Holzes, Landkreis Ammerland. – *Drosera* **2002**: 1–31.
- JONGMAN, R. H. G., C. J. F. TER BRAAK & O. F. R. VAN TONGEREN (ed.) (1995): Data analysis in community and landscape ecology. – Cambridge University Press, Cambridge. 299 S.
- KOPERSKI, M., M. SAUER, W. BRAUN & S. R. GRADSTEIN (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **34**: 1–519.
- LEYER, I. & K. WESCHE (2007): Multivariate Statistik in der Ökologie. – Springer, Berlin [u. a.]. 221 S.
- MOHR, K. (1989): Die bachbegleitenden Erlen-Eschenwälder im Landkreis Ammerland. – Unveröff. Diplomarbeit, Universität Oldenburg. 54 S.
- OKSANEN, J., R. KINDT, P. LEGENDRE & R. B. O'HARA (2007): vegan: Community Ecology Package version 1.8-5. – <http://cran.r-project.org/> [1.2.2009]
- PEPPLER-LISBACH, C. & M. PETERS (1999): Flora und Vegetation des Hasbruchs. – *Schriftenreihe Waldentwicklung in Niedersachsen* **8**: 39–51.
- PETERS, M. (1998): Die Waldgesellschaften im Hasbruch bei Hude. – Unveröff. Diplomarbeit, Universität Oldenburg. 99 S.
- POTT, R. & J. HÜPPE (1991): Die Hudelandschaften Nordwestdeutschlands. – *Abhandlungen aus dem Westfälischen Museum für Naturkunde* **53**(1/2): 1–313.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. – <http://cran.r-project.org/doc/manuals/refman.pdf> [12.8.2008].
- RÜTHER, C. (1998): Die Laubwaldgesellschaften des Neuenburger Holzes (Landkreis Friesland). – Unveröff. Diplomarbeit, Universität Oldenburg. 146 S.
- RÜTHER, C. & C. PEPPLER-LISBACH (2007): Vegetationskundliche und bodenökologische Untersuchungen im Neuenburger Holz (Landkreis Friesland). – *Drosera* **2007**: 65–98.
- SCHLICHTING, E., H.-P. BLUME & K. STAHR (1995): Bodenkundliches Praktikum. 2. Aufl. – Blackwell, Berlin. 295 S.
- TAUX, K. (1981): Wald- und Forstgesellschaften des Rasteder Geestrandes. – *Oldenburger Jahrbuch* **81**: 325–380.
- TER BRAAK, C. J. F. (1986): Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. – *Ecology* **67**: 1167–1179.
- TIELKING, H. (1999): Aus der Geschichte des Hasbruchs. – *Schriftenreihe Waldentwicklung in Niedersachsen* **8**: 14–21.
- WIEGLEB, G., A. LEHMANN & R. HAUSFELD (1991): Die Erlenwälder im nordwestlichen Niedersachsen. Methodik der Aufnahme, floristisches Inventar und Gliederung nach strukturellen und floristischen Kriterien. – *Tuexenia* **11**: 309–343.
- WISSKIRCHEN, R. & H. HAEUPLER (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart. 765 S.
- WULF, M. (1992): Vegetationskundliche und ökologische Untersuchungen zum Vorkommen gefährdeter Pflanzenarten in Feuchtwäldern Nordwestdeutschlands. – *Dissertationes Botanicae* **185**: 1–246.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Cord Peppler-Lisbach
 Carl v. Ossietzky Universität Oldenburg
 IBU, AG Landschaftsökologie
 Postfach 2503
 D – 26111 Oldenburg
 E-Mail: cord.peppler.lisbach@uni-oldenburg.de

Nr.	Gebiet	Fläche [qm]	Deck. B1 [%]	Deck. B2 [%]	Deck. B3 [%]	Deck. Str. [%]	Deck. Kr. [%]	Deck. M. [%]	Humusform ¹	pH (CaCl ₂)	BS [%]	S-Wert [cmol _c Ä/kg TB]	Al/Ca	C/N	Bodentyp ¹	WS Median	WS Max	WS 20	WS 50	Artenzahl
1	N	100	80	0	0	10	80	30	MUT	3,9	83,2	7,21	0,2	11	GG	66	105	16,7	33,3	30
2	N	120		80	0	2	80	10	MUO	4,1	85,2	8,11	0,0	10	SS	38
3	H	150	40	0	0	15	70	15	MUO	4,7	98,8	16,59	0,0	13	SH	54
4	N	100	60	0	40	20	70	30	MUT	4,8	84,1	8,68	0,1	10	SH	99,5	146	8,3	16,7	42
5	S	88	20	20	0	50	15	<1	MOF	3,3	43,7	2,93	2,3	15	GN	47	28	0	71,4	28
6	S	96	40	30	0	15	70	0	MUT	3,3	100,0	16,16	0,1	13	GM	34	22	0	92,9	34
7	H	130	30	35	0	2	80	<1	MUT	4,7	99,8	28,53	0,0	10	SH	14,5	3	66,7	66,7	34
8	H	350	30	40	0	2	90	0	MUT	4,0	95,7	11,85	0,0	11	SH	10	7	55,6	77,8	35
9	H	200	30	45	0	2	80	1	MUT	4,5	97,5	8,45	0,0	13	SH	6	1	55,6	66,7	34
10	H	180	25	15	0	1	75	<1	MUT	4,9	99,9	38,44	0,0	10	SH	6	4	77,8	88,9	43
11	N	90	90	0	0	0	90	0	MUT	5,6	100,0	21,64	0,0	13	GG-SH	11,5	52	58,3	91,7	24
12	N	100	30	30	0	5	90	0	MUO	5,1	100,0	10,80	0,0	12	GG	40,5	122	41,7	58,3	20
13	N	40	40	70	0	5	80	0	MUT	4,8	96,0	10,56	0,0	11	SH	24
14	S	84	5	20	0	1	100	0	MUO	4,9	100,0	6,79	0,0	13	BB-SS	31	4	35,7	71,4	28
15	S	104	15	20	0	<1	100	0	MUT	4,0	100,0	4,04	0,2	16	LL-SS	23,5	0	50	85,7	25
16	S	80	30	15	0	2	100	0	MO	3,2	29,8	1,66	4,9	13	SH	70,5	26	0	35,7	22
17	S	100	20	15	0	2	98	0	MO	3,2	58,5	3,25	1,8	15	SS	90,5	30	0	28,6	27
18	N	100	80	5	0	10	90	0	MUO	3,0	17,5	0,62	5,0	13	SS-BB	15
19	N	xxx	70	20	0	0	95	0	MUO	3,8	51,7	4,09	0,8	14	BB-SH	95	129	0	8,3	15
20	N	180	40	40	0	0	95	0	MUO	3,8	53,9	4,71	0,7	14	BB-SS	87	131	16,7	16,7	17
21	S	100	20	50	0	1	60	0	MO	3,3	25,1	1,97	4,3	18	12
22	S	100	10	20	0	1	80	0	MO	3,5	78,5	2,09	1,7	17	BB-SS	59,5	25	0	42,9	16
23	S	100	20	20	0	10	70	0	MOM	3,2	29,5	1,25	4,7	15	16
24	H	350	30	65	0	<1	60	<1	MOM	3,2	29,9	1,88	1,7	12	BB-SS	23
25	S	100	20	30	0	0	60	0	MO	3,3	34,1	1,48	4,4	16	LL-SS	75,5	30	0	28,6	15
26	H	400	30	35	0	3	20	<1	MOM	3,0	47,2	3,20	0,8	17	BB-SS	19
27	H	400	30	30	0	1	25	<1	MOM	3,1	21,5	2,04	2,2	12	SS	38	33	0	55,6	19
28	H	400	40	40	0	2	15	<1	MOM	3,1	31,1	2,86	2,0	15	BB-SS	56	38	0	11,1	22
29	S	100	15	70	0	6	10	0	MO	3,1	26,8	1,03	6,5	16	SS	86	26	0	21,4	17
30	S	100	30	60	0	2	50	<1	MOM	3,5	53,5	1,70	1,8	16	SS	101	0	7,1	14,3	14
31	S	100	30	50	10	0	70	0	MO	3,5	57,2	1,53	2,2	21	BB-SS	68	17	7,1	28,6	16
32	N	130	90	5	5	0	90	0	MUO	3,7	88,8	9,62	0,1	16	BB-SH	129,5	132	0	16,7	17
33	N	100	80	20	20	10	60	0	MOM	3,0	26,2	1,52	2,2	12	SS-YE	19
34	N	150	50	40	0	0	60	0	MOM	3,3	32,5	1,43	1,5	12	BB-SS	136	136	0	0	18
35	H	350	25	45	0	0	30	<1	MOM	3,0	23,1	2,80	2,1	11	BB-SS	58,5	33	0	33,3	20
36	S	100	20	80	10	1	70	0	MO	3,2	27,2	0,92	4,6	19	16
37	S	100	2	50	20	0	10	0	MO	3,2	27,6	0,96	4,1	18	12
38	H	300	70	0	0	1	45	<1	MOM	3,1	38,6	1,73	2,1	11	BB-SS	31
39	S	120	10	70	3	4	70	0	MO	3,1	46,4	1,88	1,7	17	SS-LL	101,5	56	0	0	19
40	S	100	15	70	0	<1	15	<1	MOM	3,5	20,9	0,68	6,7	16	SS	144	63	0	0	22
41	H	350	60	0	0	1	30	<1	MOM	3,2	43,1	3,11	0,6	12	BB-SS	33
42	N	100	85	0	0	10	20	1	MOA	2,8	13,5	0,62	5,0	28	p3SS-B	132	132	0	8,3	16
43	H	300	60	15	0	1	2	4	MOM	3,0	26,0	1,11	11,3	14	BB-SS	40	18	11,1	55,6	16
44	H	400	65	10	0	2	10	<1	MO	2,9	33,9	1,11	8,3	22	PP-SS	19
45	N	100	80	0	5	0	5	30	MOR	3,0	20,2	1,58	5,9	16	BB-SS	133,5	142	0	0	16
46	H	225	65	0	0	0	1	1	MO	2,8	35,0	0,48	4,1	29	PP-BB	13
47	S	100	2	50	0	0	1	2	RO	3,0	32,1	0,76	3,4	40	PP-SS	92	45	0	6,7	11
48	S	100	50	0	0	5	<1	<1	MO	3,1	14,6	0,58	12,7	29	14
49	N	100	90	0	10	10	5	0	MOR	2,7	20,7	0,92	1,4	28	PP-SS	6

