

Jörg Ewald

Ökologie der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) im bayerischen Alpenraum Ecology of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the Bavarian Alps

Published online: 9 November 2004
 © Forum geobotanicum 2004

Abstract Based on queries of the phytosociological databank BERGWALD, a compilation of 3.504 forest vegetation plots from the Bavarian Alps, the ecological niche of *Abies alba* is re-assessed. The tree species occurs mostly admixed in mountain forests with *Fagus* and *Picea* rather than forming distinctive communities of its own. Climatically, *Abies* is widely distributed to the upper limit of the montane belt, but occurs only sparsely in subalpine forest. Analysis of Ellenberg indicator values based on total species composition yielded the following results: As a tolerant species *Abies* regeneration has a marked preference for shady forest, which in turn *Abies* tree layers themselves help create. It also has a clear preference for acidic topsoil conditions. Sites with low N-supply, such as early successional stages on raw carbonate soils, are rarely colonised by *Abies*. Also, dry and markedly wet forest sites in the region are avoided by *Abies*. Permutation-based indicator species analysis found a large number of common forest species as being significantly associated with *Abies* and its frequent companion *Fagus sylvatica*, whereas there is a negative relationship with more specialised Seslerion and Erico-Pinion species. As *Abies alba* has very few specific companion species not shared with either *Fagus* or *Picea*, the delimitation of Abietetum-syntaxa appears mostly motivated by ecological rather than phytosociological considerations. As a result of its susceptibility towards game browsing, *Abies* regeneration is an indicator of high woody species richness. The study broadly confirms *Abies alba*'s status as a climax species intermediate between *Fagus* and *Picea*, and demonstrates the potential of large phytosociological databanks for niche modelling.

Keywords Ellenberg indicator values · Mixed mountain forest · Niche model · Phytosociological databank

Einleitung

Die Weißtanne (*Abies alba* Mill.) hat als Baum des Jahres 2004 viel Aufmerksamkeit erfahren (Anon 2004). Dieses Interesse war auch der Anlass der hier mitgeteilten Untersuchungen zum ökologischen Verhalten dieser Nadelbaumart in einem ihrer Hauptvorkommen in Deutschland, den bayerischen Alpen.

Über die Pflanzensoziologie der bayerischen Weißtannenwälder (Abb. 1) sind wir seit Walentowski (1998) gut unterrichtet. Wie Oberdorfer (1992) unterscheidet er, einem Gefälle der Basenversorgung folgend, vier Assoziationen. Die rein azidophytischen Assoziationen Vaccinio- und Luzulo-Abietetum (Abb. 2a) unterscheiden sich in mit ihrem artenarmen moos- und zwergstrauchreichen Unterwuchs kaum von Fichtenwäldern ähnlicher Trophie und werden infolgedessen dem Verband Piceion zugeordnet. Die dem Verband Fagion zugeordneten Assoziationen Galio-Abietetum (Abb. 2b) und Pyrolo-Abietetum sowie das bei Ewald (1997) geschilderte alpine Adenostylo glabrae-Abietetum (Abb. 2c) zeichnen sich dagegen durch ein artenreiches Gemisch aus Säurezeigern und anspruchsvollen Bodenpflanzen aus, das bodenkundlich durch das Zusammentreffen basenreicher Mineralböden mit saurem Nadelhumus erklärbar ist (Ewald 1999, Härdtle et al. 2004). In den bayerischen Alpen kommen Luzulo- und Galio-Abietetum (Abb. 2a-b) auf den Sandsteinen und Tonmergeln der Flyschvorpalpen, und das Adenostylo glabrae-Abietetum (Abb. 2c) auf Kalken und Dolomiten der Kalkalpen vor (Ewald 1997). Kölling et al. (2004) weisen jedoch darauf hin, dass die meisten Tannen nicht in Tannenwäldern im engeren pflanzensoziologischen Sinne zu finden sind, sondern in Bergmischwäldern mit Buche und Fichte als gleichwertigen Konkurrenten. In den Bayerischen Alpen werden diese, wiederum in einer Reihung nach zunehmendem Basenangebot, dem Luzulo-Fagetum, Galio-Fagetum, Aposerido-Fagetum oder Seslerio-Fagetum zugeordnet (Ewald 1997).

Die Nennung der Pflanzengesellschaften, in denen eine Baumart mit größerer Stetigkeit vorkommt, ist freilich eine sehr grobe und hochgradig synthetische Charakterisierung ihrer Ökologie. Die große Zahl von vorliegenden Vegetationsaufnahmen ermöglicht es, die Ökologie von *Abies alba* weit differenzierter zu analysieren – insbesondere, wenn sie, wie für die Bayerischen Alpen der Fall, in einer pflanzensoziologischen Datenbank gespeichert vorliegen.

Prof. Dr. Jörg Ewald
 Fachbereich Wald und Forstwirtschaft
 Fachhochschule Weihenstephan, University of Applied Science
 Am Hochanger 5 - 85354 Freising - Germany
 E-mail: joerg.ewald@fh-weihenstephan.de
 Tel.: +49-8161-715909
 Fax: +49-8161-714526

Abb. 1 *Abies alba*, *Fagus sylvatica* und *Picea abies* in einem bodensauren Bergmischwald in der Flyschzone bei Bad Wiessee, Lkr. Miesbach.

Fig. 1 *Abies alba*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies* in a mixed mountain forest (Luzulo-Fagetum) on acidic Flysch substrate near Bad Wiessee, Lkr. Miesbach.



Abb. 2 Die Bodenvegetation der Tannenwälder spiegelt die trophische Amplitude von *Abies alba* wider: (a) Luzulo-Abietetum auf Podsol-Braunerde aus Fernmoräne mit *Blechnum spicant*, *Luzula sylvatica* ssp. *sieberi*, *Vaccinium myrtillus* und *Rubus fruticosus* agg.; (b) Galio-Abietetum auf Hanggley aus Fleckenmergel mit *Equisteum sylvaticum*, *Petasites albus*, *Oxalis acetosella* und *Vaccinium myrtillus*; (c) Adenostylo-Abietetum auf Skeletthumusboden über Dolomitgrus mit *Adenostyles glabra*, *Calamagrostis varia*, *Melampyrum sylvaticum*, *Hepatica nobilis*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Mercurialis perennis*; *Lycopodium annotinum*, *Valeriana montana* und *Ranunculus montanus*.

Fig. 2 Ground layer composition of *Abies alba* communities reflects the broad amplitude of nutrient status: (a) Luzulo-Abietetum on spodic cambisol from moraine with *Blechnum spicant*, *Luzula sylvatica* ssp. *sieberi*, *Vaccinium myrtillus* and *Rubus fruticosus* agg.; (b) Galio-Abietetum on eutirc gleysol from jurassic mudstone with *Equisteum sylvaticum*, *Petasites albus*, *Oxalis acetosella* and *Vaccinium myrtillus*; (c) Adenostylo-Abietetum on folie histosol over dolomite gravel with *Adenostyles glabra*, *Calamagrostis varia*, *Melampyrum sylvaticum*, *Hepatica nobilis*, *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Mercurialis perennis*; *Lycopodium annotinum*, *Valeriana montana* and *Ranunculus montanus*.

In diesem Beitrag wird auf Grundlage der Datenbank BERGWALD (Ewald 1995) das ökologische Verhalten von *Abies alba*, jeweils differenziert nach Vorkommen in der Baum- und in der Verjüngungsschicht, analysiert. Dabei stehen die Höhenverbreitung, das Licht-, Basen-, Stickstoff- und Wasserangebot, sowie die spezifische Vergesellschaftung der Tannenverjüngung im Mittelpunkt.

Methoden

Der Bergwald der Alpen beherbergt das heutige Hauptvorkommen der Weißtanne in Bayern. Für dieses Gebiet existiert mit der Datenbank BERGWALD (Ewald 1995) eine umfassende Sammlung pflanzensoziologischer Daten, die sehr differenzierte Aussagen zum ökologischen Verhalten von Pflanzenarten erlaubt. Zum Zeitpunkt dieser Auswertung enthielt die Datensammlung 4.934 Vegetationsaufnahmen. Davon stammen 3.504 aus Wäldern mit mindestens 30 % Deckung der Baumschicht. Diese „Waldaufnahmen“ im eigentlichen Sinn wurden den folgenden Auswertungen zu Grunde gelegt.

Alle Abfragen wurden in MS-Access 2002 durchgeführt. Abgefragt wurden Vorkommen von *Abies alba* getrennt nach Baumschicht (Wuchshöhe > 5 m) und Verjüngungsschicht (Kraut- und Krautschicht < 5m). Zusätzlich wurden die Aufnahmen mit Vorkommen von *Fagus sylvatica* und *Picea abies* in der Verjüngungsschicht abgefragt. Soweit vorhanden wurde die Meereshöhe der Aufnahmen abgefragt. Für alle Vegetationsaufnahmen wurden auf Grundlage des Vorkommens von Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten sowie der Liste von Ellenberg et al. (2001) ungewichtete mittlere Zeigerwerte für Licht (mL), Bodenreaktion (mR), Stickstoff (mN) und Feuchte (mF) berechnet.

Für die abgefragten Variablen wurden für die unterschiedlichen Aufnahmekollektive (alle Waldaufnahmen, Aufnahmen mit baumförmiger *Abies*, Aufnahmen mit *Abies*-Verjüngung) Spektren der relativen Häufigkeit erstellt sowie Mittelwerte und Standardabweichungen berechnet. Aus dem Vergleich der Verteilungen wurden die ökologischen Präferenzen von *Abies alba* abgeleitet.

Auf Basis der 3.504 Waldaufnahmen wurde die Koinzidenz von *Abies alba* mit anderen Pflanzenarten ermittelt und statistisch beurteilt. Zu diesem Zweck wurden die Aufnahmen mit Hilfe des Programms PC-Ord (McCune & Melford 1999) – ohne Berücksichtigung der Artmächtigkeit – einer Indicator Species Analysis nach Dufrêne & Legendre (1997) unterworfen. Dabei wurde der Datenbankinhalt in je ein Aufnahmekollektiv mit und ohne Verjüngung von *Abies alba* geteilt. Mittels 1.000mal wiederholter, zufälliger Permutation wurde ermittelt, wie stark das Vorkommen der Arten von einer zufälligen Verteilung auf die beiden Aufnahmegruppen abweicht. Das Ergebnis wird ausgedrückt durch das Vorzeichen (positive vs. negative Präferenz), die Stärke („indicator value“) und Signifikanz (Irrtumswahrscheinlichkeit) der Präferenz. Anschließend wurden dieselben Berechnungen bezogen auf *Fagus sylvatica* und *Picea abies* durchgeführt, um das Verhalten der Bodenpflanzen hinsichtlich ihrer Präferenz für alle drei Hauptbaumarten des Bergmischwaldes vergleichen zu können.

Für alle Vegetationsaufnahmen wurde die Anzahl der vorkommenden Baum- und Straucharten mit potentieller Wuchshöhe > 1 m abgeleitet. Die Verteilung der Gehölzartenvielfalt wurde nach demselben Muster wie Meereshöhe und Zeigerwerte interpretiert.

Die Nomenklatur der Pflanzenarten folgt der Zeigerwertliste von Ellenberg et al. (1991).

Ergebnisse und Diskussion

1. Nachweise von *Abies alba* in der Datenbank BERGWALD

Immerhin 1.097 (31 %) der Waldaufnahmen in BERGWALD Aufnahmen enthalten Nachweise von baumförmigen Weißtannen im Ober- oder Unterstand - in den meisten Fällen jedoch mit geringem Deckungsgrad. Nur in 290 (8,3 %) der Waldaufnahmen erreicht die Weißtanne mehr als 30 %, in nur 54 (1,5 %) mehr als 50 % Deckung. Dabei ist zu berücksichtigen, dass naturnahe, tannenreiche Bestände von den Vegetationskundlern bevorzugt aufgenommen wurden und die Tannenanteile - wie auch die Bundeswaldinventur (Anon. 1990) zeigt - auf der Fläche weit geringer sind. Die Weißtanne hat also in den Bayerischen Alpen weithin den Charakter eines Mischungselements in Bergmischwäldern aus Fichte, Buche und Bergahorn.

Bei der Verjüngung (Vorkommen in der Kraut- und Strauchschicht der Vegetationsaufnahmen) ist die Situation nur unwesentlich günstiger: 1.238 (35 %) der Aufnahmen enthalten Weißtannenjungpflanzen, deren Deckung 5 % nur selten überschreitet. Die Vorkommen von baumförmigen Tannen sind wie erwartet mit dem der Verjüngung gekoppelt: So enthalten 69 % der Bestände mit Tanne in der Baumschicht auch Verjüngung und 61 % der Aufnahmen mit Verjüngung enthalten wenigstens einzelne baumförmige Weißtannen.

2. Höhenverbreitung

Für die meisten Wald-Vegetationsaufnahmen liegen in BERGWALD Angaben zur Meereshöhe vor. Das Kollektiv der Waldaufnahmen umfasst den gesamten Höhenbereich der Waldstufe, stammt jedoch zum überwiegenden Teil aus der montanen und hochmontanen Stufe des Bergmischwaldes zwischen 900 und 1.400 m (Abb. 3). Die Höhenverteilung der tannenhaltigen Vegetationsaufnahmen weicht davon insofern ab, als die Weißtanne ab 1.500 m (im subalpinen Fichtenwald) nur selten vertreten ist und ab 1.600 m (im hochsubalpinen Lärchen-Zirbenwald) fast ganz fehlt. Diese Auswertung bestätigt also die Annahme, dass die Weißtanne in ihrer Höhenpräferenz, und damit auch in ihrem Wärmebedürfnis, der Laubbaumart Rotbuche näher steht als der Nadelbaumart Fichte.

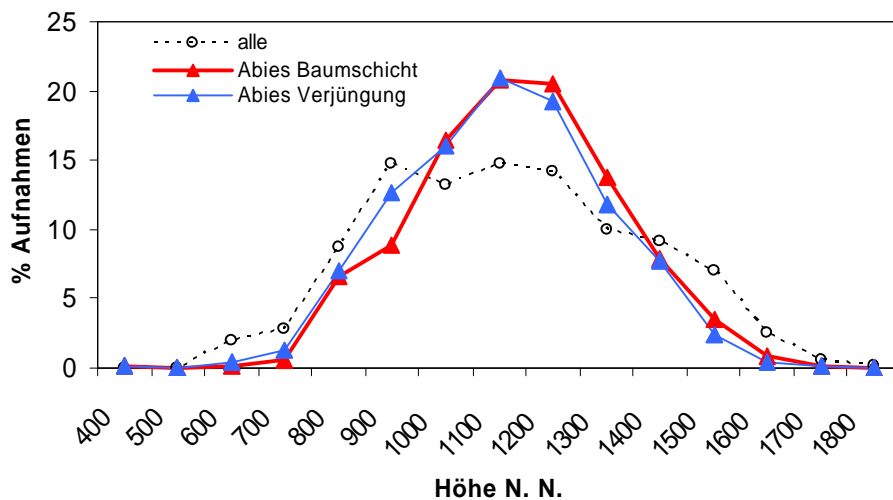


Abb. 3 Häufigkeitsverteilung von 3.292 Wald-Vegetationsaufnahmen nach der Meereshöhe; die durchgezogenen Linien zeigen die Verteilung von tannenhaltigen Aufnahmen.

Fig. 3 Frequency distribution of 3.292 forest plots by elevation; the coloured lines depict the distributions for plots containing *Abies alba* in the tree (red) and regeneration layer (blue).

Tab. 1 Mittelwerte und Standardabweichungen der mittleren Ellenberg-Zeigerwerte in Waldvegetationsaufnahmen.
Tab. 1 Means and standard deviations of average Ellenberg indicator values in vegetation plots.

	ohne <i>Abies</i>		<i>Abies</i> Baumschicht		<i>Abies</i> Verjüngung	
	Mittel	StAbw	Mittel	StAbw	Mittel	StAbw
mR	6,06	0,98	5,42	0,97	5,34	1,03
mL	5,20	0,79	4,65	0,56	4,67	0,57
mN	4,58	1,04	4,73	0,75	4,74	0,80
mF	5,22	0,61	5,33	0,32	5,37	0,34
mT	3,86	0,46	3,84	0,40	3,80	0,40

3. Verteilung nach mittleren Ellenberg-Zeigerwerten

Der für das gesamte Gebiet repräsentativen Verteilung der mittleren Ellenberg-Werte werden in Abb. 4 die Vegetationsaufnahmen gegenübergestellt, in denen die Weißtanne als Baum oder als Verjüngungspflanze nachgewiesen wurde. Derselbe Vergleich wird auch aus der Gegenüberstellung von Mittelwerten und Standardabweichungen für die verschiedenen Aufnahmekollektive deutlich (Tab. 1).

Aus den Abweichungen lassen sich die in den Bayerischen Alpen gültigen ökologischen Ansprüche wie folgt ableiten (vgl. auch Abb. 5):

Tannenhaltige Wälder weisen im Durchschnitt deutlich niedrigere Lichtzahlen (mL $4,7 \pm 0,6$) auf als der Rest der

Bestände ($5,2 \pm 0,8$), d. h. die Begleitvegetation besteht überwiegend aus schattenertragenden Pflanzenarten (Tab. 1). Die Weißtanne verhält sich also auch in den bayerischen Alpen als ausgeprägte Schattbaumart, die als Baum stark schattende Bestände bildet und in der Jugend wenig Licht benötigt. In Beständen mit lichtliebender Bodenvegetation (Zeigerwerte >6) wie Trockenhang-Kiefernwäldern (*Calamagrostio-Pinetum*, vgl. Hölzel 1996) findet man sie praktisch nicht.

In Beständen mit *Abies alba* spielen Säurezeiger eine deutlich größere Rolle als in solchen ohne diese Baumart (mR 6,1). Da dies auf Weißtanne in der Baumschicht (mR 5,4) ebenso wie auf die Verjüngung (mR 5,3) zutrifft, muss angenommen werden, dass Tannenschirm Moder- und Rohhumusbesiedler wie z. B. viele Moose fördert und Tannenverjüngung umgekehrt im bodensauren Milieu besser ankommt als auf den im Hochgebirge oft anzutreffenden Carbonatböden mit geringer Humusaufgabe. Ande-

rerseits haben Tannen keine Vorliebe für extrem saure Standorte, sondern bevorzugen den Bereich unterhalb der Mitte der Reaktionsskala (Abb. 4, rechts).

Die Zeigerwerte belegen außerdem eine gewisse Vorliebe der Weißtanne für überdurchschnittlich mit Stickstoff versorgte Standorte (mN 4,7). Dabei ist zu beachten, dass sich die Kalkalpen durch weithin geringe N-Zahlen auszeichnen (mittlerer mN ohne Tanne 4,6). Der Unterschied ist wohl auf die geringe Rolle der Weißtanne in Pionierbestockungen auf Rohböden zurückzuführen.

Schließlich meidet die Weißtanne unterdurchschnittlich wasserversorgte Standorte, fehlt aber andererseits auch an den nassesten Waldstandorten des Wuchsgebietes.

4. Hochsignifikante Begleiter in der Bodenvegetation

75 Arten der Bodenvegetation sind hochsignifikant positiv mit Tannenverjüngung assoziiert und kommen in mindestens 10 % der Aufnahmen mit der Baumart vor (Tab. 2). Ein großer Teil dieser Arten gehören zu den häufigsten Waldpflanzen im Gebiet, die lediglich auf den *Abies alba* gemiedenen Extremstandorten ausfallen. Vertreter wie *Dicranum scoparium*, *Polytrichum formosum*, *Solidago virgaurea* und *Thuidium tamariscinum* sind gleichzeitig signifikant positiv mit *Fagus* und *Picea* assoziiert und können als allgemeine Begleiter der Bergmischwald-Klimax gelten. Dagegen sind *Oxalis acetosella* und *Athyrium filix-femina* eng mit *Abies* und *Fagus*, aber deutlich weniger eng mit *Picea* assoziiert, die weiter in standörtliche Extrembereiche vordringt.

Ein Drittel der mit *Abies* assoziierten Arten wird gemeinhin den Laubwäldern der Klasse Querc-Fagetea zugeordnet. Die stetesten Vertreter dieser Gruppe sind *Fagus sylvatica*, *Prenanthes purpurea*, *Acer pseudoplatanus*, *Viola reichenbachiana* und *Veronica urticifolia*. Während alle diese Arten erwartungsgemäß gleichzeitig hochsignifikant positiv mit *Fagus* assoziiert sind, sind die Assoziationen zu *Picea* durchweg geringer und nur bei den stetesten Arten signifikant. Bei *Sanicula europaea*, *Galium odoratum*, *Fissidens taxifolius*, *Ranunculus lanuginosus* und *Veronica montana* sind die Vorzeichen der Präferenz bei *Picea* sogar negativ. Nur 10 Nadelwaldarten sind hochsignifikant positiv mit *Abies* gekoppelt: Die stetesten Arten sind *Vaccinium myrtillus*, *Rhytidadelphus loreus*, *Bazzania trilobata* und *Lycopodium annotinum*. Unter den Nadelwaldarten mittlerer Stetigkeit gibt es solche, die mit *Abies* und *Picea*, nicht aber mit *Fagus* assoziiert sind (*Luzula sylvatica*, *Huperzia selago*, *Plagiothecium undulatum*). *Luzula luzulina* und *Mnium spinosum* sind die einzigen Arten, die nur mit *Abies*, nicht aber mit *Fagus* oder *Picea* assoziiert sind.

Die Liste der hochsignifikant negativ mit *Abies alba* assoziierten Pflanzenarten ist wesentlich kürzer (Tab. 3). Sesleriearten wie *Sesleria varia*, *Carduus defloratus*, *Campánula scheuchzeri* und *Galium anisophyllum* und Erico-Pinetea-Arten wie *Polygala chamaebuxus*, *Erica herbacea* und *Aquilegia atrata* kennzeichnen die von *Abies* gemiedenen offenen, pionierhaften und nährstoffarmen Kalkstandorte. An diesen pflanzensoziologischen Affinitäten wird die Ähnlichkeit zu *Fagus* und der Kontrast zum Verhalten von *Picea* sehr deutlich.

Diese Auswertung bestätigt die Stellung der tannenreichen Wälder zwischen den Verbänden Piceion und Fagion, wobei die größere Zahl assoziierter Querc-Fagetea-Arten und die größere Ähnlichkeit zu *Fagus* die synsystematische Zuordnung bei den Laubwäldern nahe liegen. Von einer floristischen Eigenständigkeit der *Abies*-Wälder kann indessen keine Rede sein. Die übliche Bildung eigener Abietenion-Unterverbände ist eher waldökologisch als pflanzensoziologisch begründbar.

5. Verjüngung von *Abies alba* und Gehölzartenvielfalt

Kann man aus der Anwesenheit von *Abies* keine allzu scharfen Aussagen zum Wärme-, Wasser- und Nährstoffhaushalt ableiten, so ist sie ein umso zuverlässigerer Zeiger für die Schalenwildichte. Auch diesen Effekt kann man in der Datenbank BERGWALD deutlich machen (Abb. 6). Wo Weißtannen-Naturverjüngung steht, kann man in der Tat mit einer insgesamt höheren Gehölzartenvielfalt rechnen. Dieses Ergebnis ist vor dem Hintergrund der Präferenz der Weißtanne für stark beschattete Situationen umso bemerkenswerter. Im Schatten würde man eher geringe Gehölzartenzahlen erwarten, da mit Licht liebenden Arten ein großer Teil des Gehölzartenpools hier ausgeschlossen ist.

6. Schlussfolgerungen

Die vorgestellten Auswertungen zeigen das Potential großer pflanzensoziologischer Datenbanken für die Ermittlung der Einnischung einzelner Arten. Vergleichbare Auswertungen sind für alle mit einer gewissen Mindestfrequenz in der Datenbank vertretenen Pflanzenarten möglich. Zusammen mit verwandten GIS-gestützten Methoden zur Untersuchung der statistischen Zusammenhänge zwischen Verbreitung und physiographischen Variablen (Geologie, Klima, vgl. Kölling & Borchert 2004) bieten solche Auswertungen noch lange nicht ausgeschöpfte Möglichkeiten zur Erforschung der Ökologie von Baumarten. Dieses Instrumentarium eignet sich nicht nur zur Überprüfung des überlieferten Wissens, sondern auch für empirische Tests von Vorhersagen, die - manchmal vorschnell - aus spezielleren physiologischen Untersuchungen und waldkundlichen Fallstudien abgeleitet werden.

Im Falle von *Abies alba* im Alpenraum sind die Ergebnisse wenig überraschend. Zusammenfassend kann man die Weißtanne als Schlusswaldbaumart der Bergmischwaldstufe charakterisieren, die hohe Schattentoleranz mit einer Vorliebe für saure, aber nicht zu nährstoffarme Humusaufgaben verbindet (Abb. 5). Dagegen vermag sie sich an Extremstandorten nicht durchzusetzen: Sie spielt in den subalpinen Hochlagen keine nennenswerte Rolle und meidet die nassesten, vor allem aber die trockenen, nährstoffarmen und in den Kalkalpen regelmäßig stark carbonathaltigen Pionierstandorte. Als ausgesprochen verbisempfindliche Baumart ist sie ein Indikator für die Schalenwildichte und für die davon abhängige Gehölzartenvielfalt.

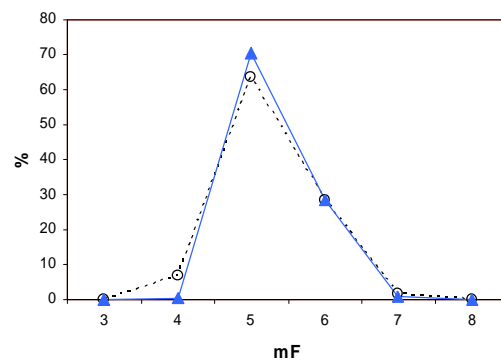
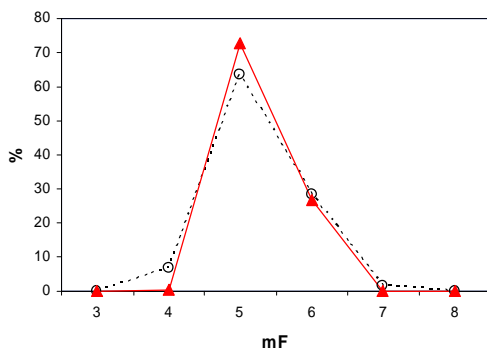
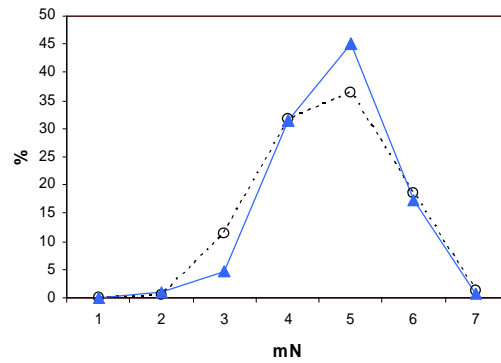
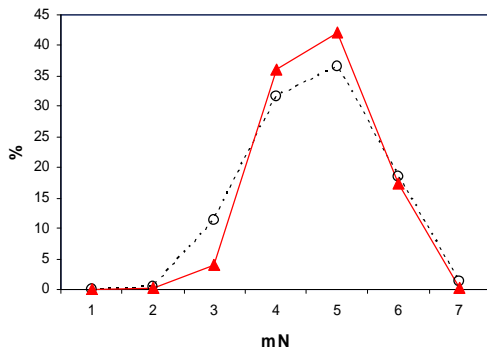
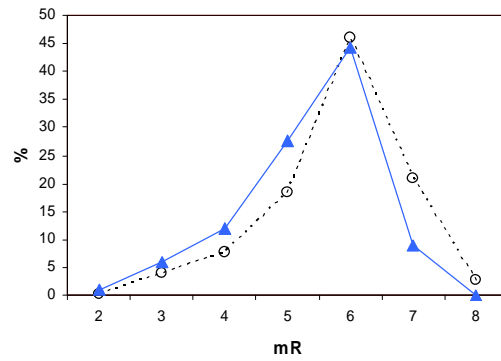
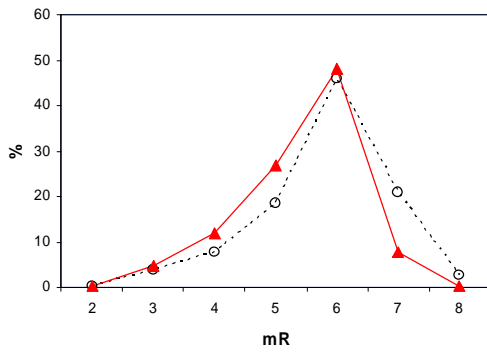
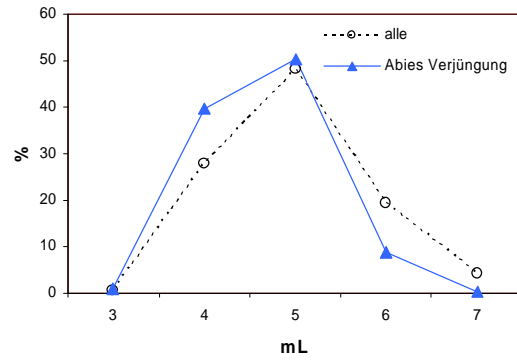
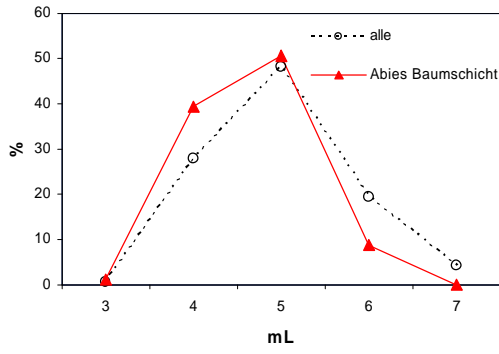


Abb. 4 Relative Häufigkeit von mittleren Ellenberg-Zeigerwerten von Vegetationsaufnahmen aus dem Bergwaldgebiet der Bayerischen Alpen; gestrichelte Linie/Kreise: alle Waldaufnahmen, durchgezogene Linie/Dreiecke: Aufnahmen mit *Abies alba*: links: *Abies* in der Baumschicht, rechts: *Abies* in der Verjüngung.

Fig. 4 Relative frequency of average Ellenberg indicator values of vegetation plots from forests of the Bavarian Alps; dashed line: all forest plots, red: plots with *Abies alba* in tree layer, blue: *Abies alba* in regeneration layer.

Tab. 2 Arten mit hochsignifikant positiver Präferenz zu *Abies alba* in der Verjüngung; zum Vergleich sind die rechts die Präferenzen zu *Fagus* und *Picea* angegeben.

„% ohne“/“% mit“: Stetigkeit in Aufnahmen ohne bzw. mit *Abies alba*-Verjüngung; „pref“: Vorzeichen der Assoziation; „iv“: Indikatorwert; „p“: Irrtumswahrscheinlichkeit nach der Indicator Species Analysis von Dufrière & Legendre; **graue** Unterlegung: Irrtumswahrscheinlichkeit > 0,1 %; **rote** Unterlegung: der Präferenz zu *Abies alba* umgekehrtes Vorzeichen.

Tab. 2 Plant species with highly significant preference towards *Abies alba* regeneration; for comparison corresponding preferences towards *Fagus* and *Picea* are listed.

„% ohne“/“% mit“: constancy in plots without resp. with *Abies alba* regeneration; „pref“: direction of association; „iv“: indicator value; „p“: error level according to Dufrière & Legendre's Indicator Species Analysis; **grey** shading: $p > 0,1$ %; **red** shading: direction of association opposite to *Abies alba*.

	<i>Abies</i>					<i>Fagus</i>			<i>Picea</i>		
	% ohne	% mit	pref	iv	p	pref	iv	p	pref	iv	p
<i>Abies alba</i>	0	100	+	100,0	0,001	+	43,7	0,001	+	32,8	0,001
<i>Fagus sylvatica</i>	31	74	+	52,3	0,001	+	100,0	0,001	+	34,1	0,001
<i>Picea abies</i>	55	83	+	50,0	0,001	+	44,0	0,001	+	100,0	0,001
<i>Oxalis acetosella</i>	71	88	+	48,9	0,001	+	47,4	0,001	+	40,0	0,090
<i>Vaccinium myrtillus</i>	45	73	+	45,3	0,001	+	33,6	0,001	+	39,7	0,001
<i>Prenanthes purpurea</i>	37	67	+	43,3	0,001	+	40,7	0,001	+	28,6	0,001
<i>Dicranum scoparium</i>	47	72	+	43,1	0,001	+	31,6	0,001	+	38,2	0,001
<i>Acer pseudoplatanus</i>	62	77	+	42,6	0,001	+	47,1	0,001	+	38,6	0,001
<i>Polytrichum formosum</i>	35	65	+	42,4	0,001	+	29,3	0,001	+	31,2	0,001
<i>Athyrium filix-femina</i>	41	67	+	41,6	0,001	+	38,5	0,001	+	27,4	0,030
<i>Sorbus aucuparia</i>	52	69	+	39,7	0,001	+	33,4	0,001	+	36,5	0,001
<i>Hylocomium splendens</i>	48	58	+	31,7	0,001	-	26,8	0,283	+	34,1	0,001
<i>Viola reichenbachiana</i>	27	48	+	30,9	0,001	+	31,1	0,001	+	19,9	0,007
<i>Solidago virgaurea</i>	43	55	+	30,8	0,001	+	30,3	0,001	+	28,2	0,001
<i>Veronica urticifolia</i>	38	52	+	30,2	0,001	+	30,2	0,001	+	24,8	0,001
<i>Thuidium tamariscinum</i>	18	43	+	30,0	0,001	+	27,2	0,001	+	22,0	0,001
<i>Polygonatum verticillatum</i>	37	50	+	29,2	0,001	+	31,2	0,001	+	22,6	0,040
<i>Carex sylvatica</i>	28	46	+	29,0	0,001	+	28,2	0,001	+	18,1	0,328
<i>Phyteuma spicatum</i>	34	49	+	28,7	0,001	+	29,2	0,001	+	20,2	0,539
<i>Sanicula europaea</i>	36	49	+	28,7	0,001	+	34,7	0,001	-	22,0	0,067
<i>Rhytiadelphus loreus</i>	18	39	+	26,2	0,001	+	16,2	0,001	+	19,2	0,001
<i>Galium rotundifolium</i>	16	37	+	26,1	0,001	+	21,4	0,001	+	12,6	0,246
<i>Adenostyles glabra</i>	39	47	+	25,7	0,001	+	25,2	0,001	+	24,4	0,002
<i>Lysimachia nemorum</i>	34	45	+	25,4	0,001	+	28,0	0,001	+	19,8	0,209
<i>Maianthemum bifolium</i>	30	43	+	25,1	0,001	+	25,5	0,001	+	22,4	0,001
<i>Carex digitata</i>	30	43	+	25,0	0,001	+	24,5	0,001	+	24,8	0,001
<i>Deschampsia cespitosa</i>	28	41	+	24,6	0,001	+	19,4	0,001	+	20,7	0,001
<i>Dicranodontium denudatum</i>	15	33	+	22,7	0,001	+	14,4	0,001	+	17,5	0,001
<i>Lamiaeum galeobdolon agg.</i>	23	36	+	22,4	0,001	+	24,0	0,001	-	14,4	0,477
<i>Mycelis muralis</i>	30	39	+	21,9	0,001	+	24,4	0,001	+	17,2	0,382
<i>Bazzania trilobata</i>	14	30	+	20,9	0,001	+	13,2	0,001	+	16,0	0,001
<i>Hypnum cupressiforme</i>	21	33	+	20,6	0,001	+	19,3	0,001	+	14,7	0,008
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	17	31	+	20,1	0,001	+	16,2	0,001	+	14,9	0,001
<i>Senecio fuchsii</i>	24	34	+	20,0	0,001	+	21,4	0,001	+	15,9	0,015
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	29	36	+	19,9	0,001	+	27,6	0,001	+	17,5	0,045
<i>Rhizomnium punctatum</i>	20	32	+	19,7	0,001	+	19,5	0,001	+	16,4	0,001
<i>Dryopteris carthusiana</i>	15	29	+	19,3	0,001	+	14,2	0,001	+	14,9	0,001
<i>Lycopodium annotinum</i>	11	27	+	19,3	0,001	+	11,7	0,001	+	16,3	0,001
<i>Paris quadrifolia</i>	23	33	+	19,2	0,001	+	22,9	0,001	+	14,5	0,084
<i>Galium odoratum</i>	14	27	+	17,9	0,001	+	23,0	0,001	-	10,7	0,082

	Abies					Fagus			Picea		
	% ohne	% mit	pref	iv	p	pref	iv	p	pref	iv	p
<i>Luzula sylvatica</i>	20	30	+	17,6	0,001	-	12,9	0,150	+	13,6	0,027
<i>Luzula pilosa</i>	11	25	+	17,4	0,001	+	14,2	0,001	+	12,8	0,001
<i>Rubus idaeus</i>	12	25	+	17,4	0,001	+	15,5	0,001	+	12,1	0,001
<i>Primula elatior</i>	24	31	+	17,3	0,001	+	19,7	0,001	-	15,4	0,004
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	8	23	+	17,2	0,001	+	14,8	0,001	+	8,8	0,002
<i>Huperzia selago</i>	20	29	+	16,8	0,001	-	12,2	0,387	+	17,1	0,001
<i>Rosa pendulina</i>	17	27	+	16,6	0,001	+	14,7	0,001	+	14,8	0,001
<i>Blechnum spicant</i>	11	24	+	16,4	0,001	+	10,8	0,001	+	11,3	0,001
<i>Thelypteris limbosperma</i>	13	25	+	16,1	0,001	+	11,7	0,001	+	11,7	0,002
<i>Dryopteris dilatata</i>	14	24	+	15,1	0,001	+	12,7	0,001	+	9,9	0,104
<i>Crepis paludosa</i>	13	23	+	14,9	0,001	+	11,7	0,001	+	13,4	0,001
<i>Eurhynchium striatum/angustirete</i>	9	20	+	14,2	0,001	+	13,4	0,001	+	8,6	0,003
<i>Plagiochila porelloides</i>	7	19	+	14,1	0,001	+	11,0	0,001	+	8,0	0,004
<i>Isoetes macrospora</i>	6	18	+	13,5	0,001	+	14,0	0,001	+	7,2	0,001
<i>Veronica officinalis</i>	9	20	+	13,5	0,001	+	9,6	0,001	+	10,5	0,001
<i>Luzula luzulina</i>	17	22	+	12,8	0,001	-	10,1	0,256	+	10,7	0,064
<i>Petasites albus</i>	13	20	+	12,3	0,001	+	14,4	0,001	+	8,6	0,300
<i>Atrichum undulatum</i>	11	19	+	12,0	0,001	+	9,2	0,001	+	7,3	0,402
<i>Plagiothecium undulatum</i>	8	16	+	11,1	0,001	+	6,2	0,139	+	10,0	0,001
<i>Anemone nemorosa</i>	16	20	+	11,0	0,001	+	14,6	0,001	+	8,5	1,000
<i>Lonicera nigra</i>	5	15	+	11,0	0,001	+	11,0	0,001	+	6,3	0,002
<i>Hordelymus europaeus</i>	7	15	+	10,6	0,001	+	14,4	0,001	+	5,4	0,283
<i>Fissidens taxifolius</i>	8	15	+	9,8	0,001	+	10,1	0,001	-	6,6	0,023
<i>Mnium spinosum</i>	10	16	+	9,4	0,001	+	6,7	0,267	+	7,2	0,058
<i>Lonicera alpigena</i>	9	15	+	9,3	0,001	+	10,2	0,001	+	5,8	0,878
<i>Plagiomnium affine</i>	10	15	+	9,1	0,001	+	10,4	0,001	+	9,6	0,001
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	10	15	+	9,0	0,001	+	10,4	0,001	-	7,7	0,017
<i>Eurhynchium angustirete</i>	2	11	+	8,9	0,001	+	7,6	0,001	+	5,2	0,001
<i>Festuca altissima</i>	3	11	+	8,6	0,001	+	7,3	0,001	+	2,8	0,811
<i>Plagiochila asplenoides</i>	7	13	+	8,6	0,001	+	8,4	0,001	+	7,2	0,001
<i>Streptopus amplexifolius</i>	6	12	+	7,7	0,001	+	6,5	0,001	+	4,7	0,243
<i>Carex pilulifera</i>	3	10	+	7,5	0,001	+	4,3	0,001	+	4,2	0,001
<i>Plagiothecium curvifolium</i>	4	10	+	7,4	0,001	+	5,3	0,001	+	3,8	0,091
<i>Veronica montana</i>	5	11	+	7,4	0,001	+	6,4	0,001	-	3,7	0,938
<i>Thelypteris phegopteris</i>	6	11	+	6,9	0,001	+	6,2	0,001	+	4,8	0,020

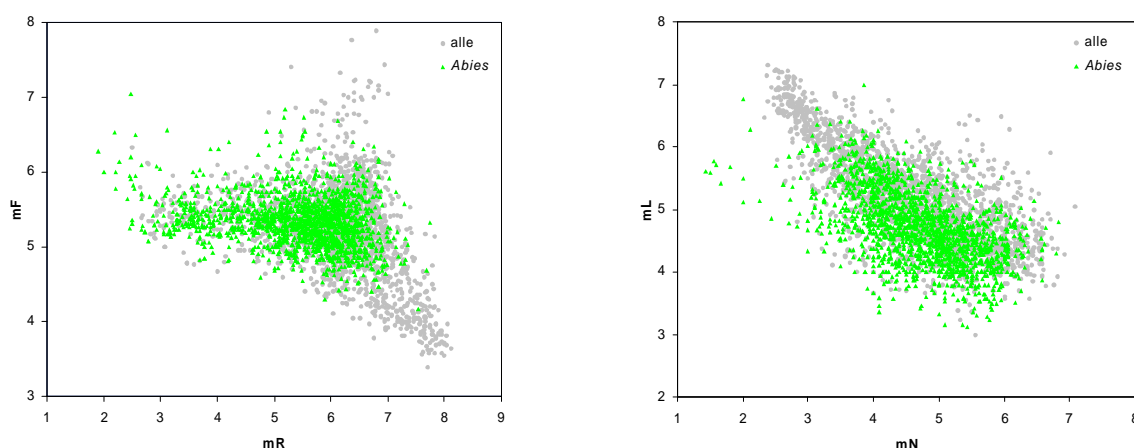


Abb. 5 Zeigerwertökogramme von Vegetationsaufnahmen aus dem Bergwaldgebiet der Bayerischen Alpen; die grüne Punktwolke zeigt Bestände mit *Abies alba* vor dem Hintergrund der aller Waldaufnahmen (grau).

Fig. 5 Ecograms of vegetation plots from forest of the Bavarian Alps; green dots depict stands containing *Abies alba* against the background of all plots.

Tab. 3 Arten mit hochsignifikant negativer Assoziation zu *Abies alba* in der Verjüngungsschicht; Legende vgl. Tab. 2.
Tab. 3 Species with highly significant negative association towards *Abies alba* regeneration; legend see Tab. 2.

	<i>Abies</i>					<i>Fagus</i>			<i>Picea</i>		
	% ohne	% mit	pref	iv	p	pref	iv	p	pref	iv	p
<i>Sesleria varia</i>	44	23	-	28,5	0,001	-	28,4	0,001	+	18,7	0,498
<i>Aposeris foetida</i>	44	34	-	24,6	0,001	-	20,3	0,692	-	20,4	0,658
<i>Ranunculus nemorosus</i>	33	13	-	23,8	0,001	-	20,3	0,001	-	14,4	0,139
<i>Polygala chamaebuxus</i>	34	18	-	22,3	0,001	-	20,9	0,001	+	15,8	0,067
<i>Potentilla erecta</i>	33	19	-	20,9	0,001	-	20,6	0,001	+	17,6	0,001
<i>Carduus defloratus</i>	23	8	-	16,7	0,001	-	18	0,001	-	9,2	0,592
<i>Campanula scheuchzeri</i>	26	16	-	16,5	0,001	-	21,6	0,001	+	12,1	0,263
<i>Salvia glutinosa</i>	24	11	-	16,3	0,001	+	9,8	0,672	-	15	0,001
<i>Galium anisophyllum</i>	22	8	-	15,7	0,001	-	18	0,001	-	8,9	0,5
<i>Valeriana tripteris</i>	26	19	-	15,4	0,001	-	17,9	0,001	+	13,3	0,081
<i>Carex flacca</i>	26	21	-	14,7	0,001	-	12,3	0,894	+	15,1	0,001
<i>Phyteuma orbiculare</i>	19	7	-	13,8	0,001	-	13,4	0,001	+	8	0,245
<i>Erica herbacea</i>	21	12	-	13,6	0,001	-	15,4	0,001	+	11	0,016
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	17	4	-	13,3	0,001	-	11,3	0,001	-	6,2	0,872
<i>Lotus corniculatus</i>	16	3	-	13,1	0,001	-	11,4	0,001	+	5,9	0,649
<i>Carex sempervirens</i>	16	5	-	11,8	0,001	-	11,9	0,001	+	6,3	0,591
<i>Pimpinella major agg.</i>	13	2	-	11,6	0,001	-	7,7	0,001	-	5,4	0,078
<i>Scleropodium purum</i>	13	4	-	10,2	0,001	-	9,2	0,001	-	5,2	0,693
<i>Lamiaeum galeobdolon</i>	12	4	-	9,1	0,001	-	6,5	0,002	-	8,1	0,001
<i>Galium mollugo album</i>	11	2	-	8,9	0,001	-	6,7	0,001	-	5,1	0,03
<i>Carex montana</i>	14	8	-	8,8	0,001	-	7,3	0,018	+	7,2	0,031
<i>Aquilegia atrata</i>	12	5	-	8,6	0,001	-	7,9	0,001	-	4,8	0,953
<i>Amelanchier ovalis</i>	10	1	-	8,5	0,001	-	7	0,001	-	4,4	0,042
<i>Carex humilis</i>	8	0	-	8,1	0,001	-	7,5	0,001	-	6	0,001
<i>Leontodon hispidus</i>	12	7	-	7,9	0,001	-	9,8	0,001	+	6,3	0,05
<i>Molinia arundinacea</i>	9	1	-	7,5	0,001	-	6,4	0,001	-	4,2	0,018
<i>Geranium sylvaticum</i>	11	5	-	7,4	0,001	-	9,2	0,001	-	5,8	0,02
<i>Soldanella alpina</i>	12	8	-	7,4	0,001	-	9,9	0,001	+	5,5	0,896
<i>Hypericum maculatum</i>	10	4	-	7,3	0,001	-	8,2	0,001	+	4,4	0,393
<i>Cardamine flexuosa</i>	10	6	-	6	0,001	-	5,7	0,004	-	5,8	0,003

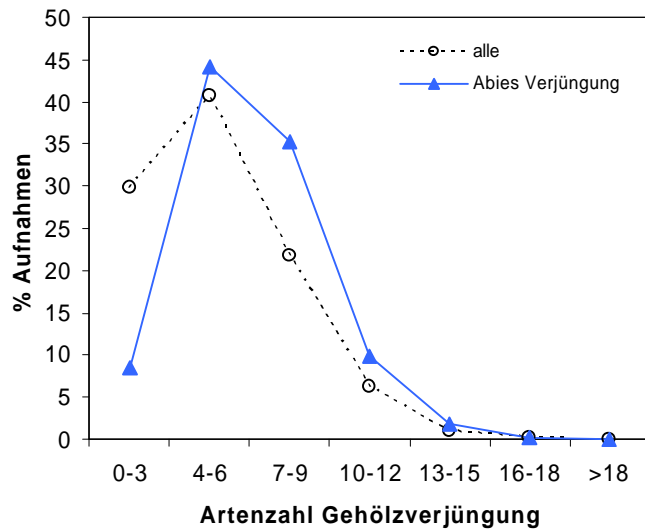


Abb. 6 Häufigkeitsverteilung der Artenvielfalt in der Gehölzverjüngung von Bergwald-Vegetationsaufnahmen; Bestände mit Weißtannenverjüngung haben im Durchschnitt eine höhere Gehölzvielfalt als solche ohne die Baumart.

Fig. 6 Frequency distribution of species richness of regenerating shrubs and trees in forest vegetation plots; plots with *Abies alba* regeneration have higher average richness than those not containing the species.

Danksagung

Die hier vorgestellte Auswertung beruht auf der Arbeit mehrerer Generationen von Vegetationskundlern. Viele von ihnen haben bereitwillig die digitale Bereitstellung ihrer z. T. unpublizierten Aufnahmen unterstützt, wofür ihnen der Autor dankt.

Literatur

- Anonymus (1990) Bundeswaldinventur 1986-1990. Band 1. Bundesmin. f. Ernähr. Landw. u. Forsten, Bonn
- Anonymus (2004) Die Tanne (Weißtanne) - Baum des Jahres 2004. Schutzgemeinschaft Deutscher Wald, http://www.sdw.de/baum_d_j.htm
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67:345-366
- Ellenberg H, Weber HE, Düll R, Wirth V, Werner W, Paulißen D (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18, Göttingen
- Ewald J (1997) Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen - Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. *Diss. bot.* 290, Cramer, Berlin
- Ewald J (1999) Relationships between floristic and microsite variability in coniferous forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* 29:327-344
- Ewald J (1995) Eine vegetationskundliche Datenbank bayerischer Bergwälder. *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.* 56:453-465
- Härdtle W, Ewald J, Hölzel N (2004) Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. Ulmer, Stuttgart

Hölzel N (1996) Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. *Laufener Forschungsberichte* 3, Laufen

Kölling C, Borchert H (2004) Gibt es eine „Trockentanne“ im fränkischen Keuper? *LWF aktuell* 46/2004:22-23

Kölling C, Ewald J, Walentowski H (2004) Lernen von der Natur: Die Tanne in den natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. *Ber. Bayer. Landesanst. für Wald u. Forstwirtschaft.* 45:24-29

McCune B, Mefford MJ (1999) *Multivariate analysis of ecological data.* MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA

Oberdorfer E (1992) *Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil IV. Wälder und Gebüsch.* G. Fischer, Stuttgart

Walentowski H (1998) *Die Weißtannen-Waldgesellschaften Bayerns - eine vegetationskundliche Studie mit europäischem Bezug, mit waldbaulichen Anmerkungen und naturschutzfachlicher Bewertung.* *Diss. bot.* 291, Cramer, Berlin