

Schlusswaldgesellschaften des Werdenfelser Landes (Bayerische Alpen)

von

Jörg Ewald, Freising-Weihenstephan

Summary: Dominant forest types of the Werdenfelser Land area (Bavarian Alps). Based on a stratified random sample of 96 vegetation relevés with concurring site descriptions, the regionally dominant forest types of the Werdenfelser Land area were subjected to phytosociological classification and ecological interpretation. Physical and chemical properties of parent rocks (weatherability, content in base cations) control the main floristic gradient (*Luzulo-Fagetum*, *Galio odorati-Fagetum*, *Aposerido-Fagetum* and *Seslerio-Fagetum*). Besides, climax communities clearly reflect the subdivision into montane and oreomontane belts (separated at the subassociation level) as well as into a subalpine altitudinal belt (*Homogyno-Piceetum*, *Adenostylo glabrae-Piceetum*). The frequent occurrence of acidic humus horizons overlying limestone and dolomite bedrock (Tangel) causes a complex pattern of coexisting acidophytes and calciphytes in the *Adenostylo-Abietetum* und *Adenostylo-Piceetum* associations. The *Galio rotundifolii-Abietetum* association is restricted to wet gleysols. The phytosociological classification is supported by ecological measurements and is therefore suitable for forest site classification and mapping. Considering a negligible influence of dominant spruce tree layers on the overall species composition of otherwise comparable sites spruce stands are distinguished at the facies level.

Key words: Mountain forest; phytosociology; site classification.

Zusammenfassung: Auf der Basis von 96 in einem stratifizierten Zufallsraster erhobenen Vegetations- und Standortaufnahmen werden die großflächig verbreiteten Waldgesellschaften des Werdenfelser Landes (Bayerische Alpen) pflanzensoziologisch klassifiziert und ökologisch interpretiert. Die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Ausgangsgesteine (Verwitterbarkeit, Basengehalt) steuern das floristische Hauptgefälle (*Luzulo-Fagetum*, *Galio odorati-Fagetum*, *Aposerido-Fagetum* und *Seslerio-Fagetum*). Daneben spiegeln die Schlusswaldgesellschaften die Gliederung in montane und hochmontane Bergmischwälder (getrennt auf der Ebene von Subassoziationen) sowie in subalpine Fichtenwälder (*Homogyno-Piceetum*, *Adenostylo glabrae-Piceetum*) deutlich wider. Das häufige Auftreten von sauren Humusauflagen über Kalk und Dolomit (Tangel) bedingt eine komplexe Überlagerung von Azidophyten und Calciphyten im *Adenostylo-Abietetum* und *Adenostylo-Piceetum*. Auf feuchten Gleyen kommt das *Galio rotundifolii-Abietetum* vor. Die Gesellschaftsgliederung wird durch standörtliche Kennwerte überzeugend untermauert und ist als Grundlage für forstliche Standortbeurteilung und Standortkartierung geeignet. Angesichts des geringen Einflusses von Fichtenbestockungen auf die Gesamtartenkombination ansonsten vergleichbarer Standorte werden diese auf der Stufe von Fazies unterschieden.

1. Einleitung

Die pflanzensoziologische Erforschung der bayerischen Alpen ist, nicht zuletzt dank des unermüdlichen Wirkens von Peter Schönfelder und seinen zahlreichen Schülern, weit fortgeschritten. Die Waldgesellschaften dieses Naturraumes, die zu den artenreichsten Mitteleuropas gehören, waren seit OBERDORFER (1950), KNAPP (1954) und HARTMANN (1956) Objekt ausgiebiger lokaler und synoptischer Studien (OBERDORFER & MÜLLER 1984, EWALD 1997, 1999b). Seit 10 Jahren steht mit der pflanzensoziologischen Datenbank BERGWALD (EWALD 1995) ein leistungsfähiges Instrument für weitergehende Studien auf unterschiedlichen Maßstabsebenen zur Verfügung. Bei aller Freude über den wissenschaftlichen Ertrag solcher Datenbanken darf deren ständige Pflege und Ergänzung um neue Daten nicht vernachlässigt werden.

Dieser Beitrag liefert, auf der Basis unveröffentlichter Vegetationsaufnahmen, ein pflanzensoziologisches Portrait der Wälder eines Landstrichs, der bislang vor allem durch seine Zirbenwälder (ALBRECHT et al. 1988), Kiefern-Trockenwälder (LORENZ 1993) und Block-Fichtenwälder (KETTERER & EWALD 1999) bekannt geworden ist. Freilich sind diese interessanten Nadelwaldgesellschaften im Werdenfelser Land auf Sonderstandorte geringer Flächenausdehnung beschränkt. Wie im Rest der Bayerischen Alpen bilden montane Buchen-Tannen-Fichtenwälder und subalpine Fichtenwälder die flächenmäßig vorherrschenden Vegetationstypen, über deren örtliche Ausbildung bislang wenig bekannt ist. Im Mittelpunkt dieser Arbeit stehen neue Aufnahmen aus den Schlusswäldern der im Werdenfelser Land großflächig verbreiteten Standorte. Sie entstanden, gefördert durch das Bayerische Umweltministerium, 1999 im Rahmen eines standortkundlichen Forschungsprojektes am Lehrstuhl für Bodenkunde der TU München unter der Leitung von Karl-Eugen Rehfuss (EWALD et al. 2000). Die in ungewöhnlicher Intensität erhobenen Bodenkennwerte erlauben eine differenzierte standörtliche Interpretation der Waldgesellschaften.

2. Untersuchungsgebiet

Das Werdenfelser Land umfasst große Teile des Landkreises Garmisch-Partenkirchen (Bayern) und erstreckt sich vom Alpenrand südlich Murnau über das Loisachtal bis zum hohen Kamm des Wettersteingebirges im Süden (Abb. 1). Auf nur 35 km Nord-Süd-Distanz ist hier ein repräsentativer Querschnitt durch die Gesteinsvielfalt der Nördlichen Kalkalpen aufgeschlossen (BUNDESANSTALT GEOWISSENSCHAFTEN ROHSTOFFE 1983). Scharfe Kontraste bestehen zwischen der mittelgebirgsartigen Flyschzone mit ihren Mergeln und Sandsteinen und den steil aufragenden Hochgebirgsketten (Ammergebirge, Estergebirge, Wettersteingebirge) aus Kalken und Dolomit (Abb. 2). Die kalkalpine Zone wird an mehreren Stellen bereichert durch geologische Mulden, in denen Mergel, Kieselkalke und Sandsteine der Abtragung entgangen sind (z. B. im bayerischen Synklinorium).

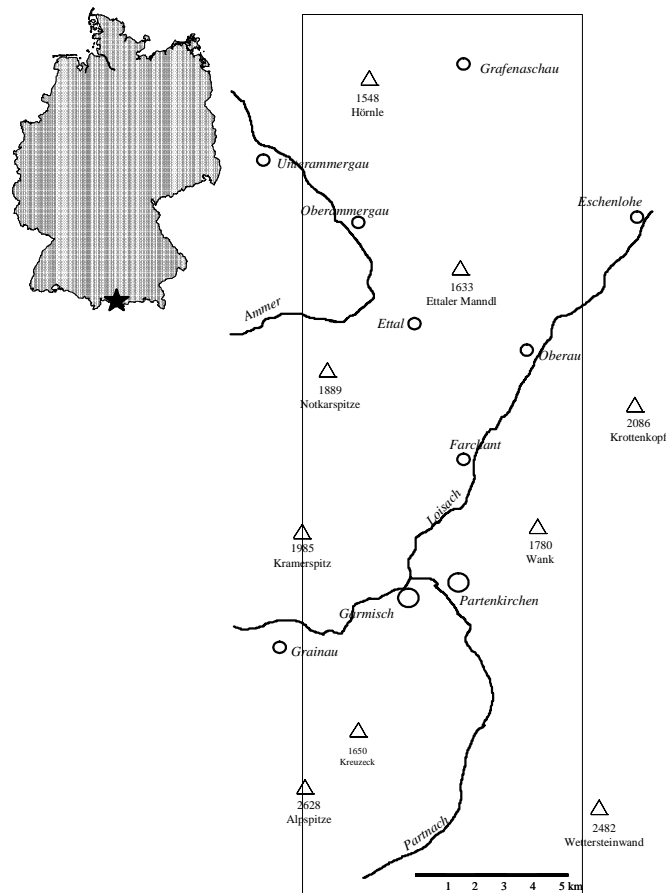


Abb. 1: Karte des Werdenfelser Landes mit wichtigen Ortschaften, Gewässern und Berggipfeln.

Bei einer Höhererstreckung von 650 bis 2 962 m kommen alle Höhenstufen vor: Bis zu einer Jahresdurchschnittstemperatur von 5 °C stocken auf Normalstandorten von Natur aus montane buchenreiche Bergmischwälder (EWALD 1997). Oberhalb 1 200 m bis ca. 1 400 m Seehöhe nimmt bei rasch ansteigenden Schneemengen im hochmontanen Bergmischwald die Konkurrenzkraft von *Fagus sylvatica* gegenüber der von *Picea abies* und *Abies alba* deutlich ab (Abb. 2). Laubholzdominierte Bestände sind in dieser Höhenstufe an bestimmte Sonderstandorte und Sukzessionsstadien gebunden. Darüber erstrecken sich bei Temperaturmitteln kleiner als 4 °C subalpine Fichtenwälder mit geringer Beimischung von *Abies alba*, *Acer pseudoplatanus* und *Sorbus aucuparia*. Im Bereich der hochsubalpinen Waldgrenze bei ca. 1 700 m wird der hochstämmige Wald von *Pinus mugo*-Krummholz abgelöst, im Wettersteinzug unter örtlicher Beteiligung von *Pinus cembra*.

Menschliche Einflüsse wie Almrodung, Waldweide und Holzschlag reichen bis in die Römerzeit zurück, in der vom Ammer- über das Loisach- und Isartal eine der wichtigsten Alpenstraßen verlief. Seit dem 13. Jahrhundert gehörte das Werdenfelser Land den Fürstbischöfen von Freising, die sich über die Loisach-Isar-Trift mit Holz aus den Bergwäldern versorgten. Erhebliche Anteile von *Abies alba* und *Fagus sylvatica* in den heute mehr als 200 Jahre alten Bergwäldern bezeugen, dass trotz dieser Nutzungen Mischwälder erhalten blieben. Mit der Säkularisation fiel

1803 der größte Teil des Waldes an die freistaatliche Forstverwaltung oder ging in bäuerlichen Besitz über. In den Hofjagdrevieren haben seitdem hohe Dichten von Rothirsch, Reh und Gämse eine Entmischung zu Gunsten von *Picea abies* eingeleitet, die heute bis in tiefere Lagen dominiert. Ein großer Teil der ursprünglichen Bergmischwälder wurde durch weitgehenden Ausfall der besonders verbissempfindlichen *Abies alba* von *Picea-Fagus*-Mischwäldern oder gar von *Picea*-Reinbeständen abgelöst. An einigen Stellen reicherten sich in ortsfernen Privatwäldern durch Ausplünderung der starken, leichter bringbaren Nadelbäume *Fagus* und *Acer pseudoplatanus* an.

3. Methoden

Im Untersuchungsgebiet wurden im Sommer 1999 vegetationskundliche Aufnahmen nach BRAUN-BLANQUET (1964; Flächengröße 12×12 m, sechsstufige Deckungsskala mit „+“ = < 1 %) durchgeführt. Die Wahl der Probeflächen erfolgte nicht subjektiv, sondern nach einer stratifizierten Zufallsauswahl, die sich auf Forstinventurdaten und geologische Karten stützte. Für eine Grundgesamtheit von ca. 3 600 Rasterpunkten wurden die 93 häufigsten Kombinationen von Geologie, Bestandestyp, Substrattyp, Höhenstufe und Exposition (Straten) ermittelt, aus denen jeweils ein Punkt zufällig ausgewählt wurde (EWALD et al. 2000). Dieses reproduzierbare Verfahren stellt eine gleichmäßige Abdeckung der ökologischen Gradienten, einschließlich verhältnismäßig seltener Kombinationen sicher. Geringe Korrelationen zwischen den Umweltvariablen erleichtern es, deren Einfluss auf die Vegetation statistisch zu trennen. Die 93 Rasterpunktaufnahmen werden durch drei im Rahmen einer Sonderuntersuchung gefertigte Sonderflächen ergänzt, was eine Gesamtzahl von 96 Vegetationsaufnahmen ergibt.

Auf den Probeflächen wurde die Gesamtdeckung von Strauchschicht (1-5 m), Krautschicht und Kryptogamenschicht geschätzt. Die Deckung der Baumschichten 1 und 2 liefert einen Näherungswert für Bestandesdichte und Lichtgenuss der Bodenvegetation. Meereshöhe, Exposition, Hangneigung und Gauß-Krüger-Koordinaten wurden als Lagemerkmale erhoben.

In jeder Fläche wurden an vier Probestellen mit einem zweiteiligen Kammerbohrer (Typ „Nmin“) Bodenprofile erschlossen, beschrieben und zur Analyse im Labor tiefenstufenweise beprobt. In dieser Arbeit werden Mediane der erbohrten Mineralbodentiefe, der Entkalkungstiefe des Mineralbodens (am Bohrstock bestimmt mit 10 % HCl) und der Auflagehumusdicke (Summe aller O-Horizonte mit > 30 % organischer Substanz) verwendet. An Labordaten werden, jeweils für den Oberboden von 0-10 cm Tiefe, pH (0,1 mol CaCl₂-Suspension des getrockneten und gesiebten Bodens), Basensättigung (bestimmt durch NH₄Cl-Ausschüttlung und anschließende Messung der Ionen am ICP-OES) und C/N-Verhältnis (Leco CHN-Analyser) betrachtet.



Abb. 2: Hochmontane Bergmischwälder (*Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae*, links unten), subalpine Fichtenwälder (*Adenostylo-Piceetum*, Mittelgrund), Almen, Matten und Felsregion im Wettersteingebirge. Blick vom Kreuzeck nach Südsüdosten über das Reintal gegen den Wettersteingrat mit Dreitorspitze (2 682 m), Oberreintalschrofen (2.523 m) und Teufelsgrat (2 648 m).

Die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation wurde in eine Kreuzmatrix geschrieben und zunächst mit Hilfe von TWINSpan (HILL 1979, McCUNE & MEFFORD 1999) vorsortiert. Im Zuge der folgenden manuellen Tabellenarbeit wurden Aufnahme- und Artengruppen bis zum Erreichen einer optimalen diagonalen Tabellenstruktur sortiert. Die resultierenden lokalen Vegetationseinheiten wurden, soweit möglich, unter Berücksichtigung ihrer Trennarten und ihrer Standortverhältnisse in das bestehende Klassifikationssystem für montane und subalpine Wälder (EWALD 1997, 1999b) eingeordnet und benannt. Die Baumschichtzusammensetzung wurde erst zum Schluss zur Untergliederung in (mutmaßlich naturnahe) Bergmischwaldeinheiten und (mutmaßlich anthropogen überprägte) Fichten-Fazies herangezogen.

4. Gliederung der Waldgesellschaften

Die Anordnung von Arten und Aufnahmen in Tab. 1 folgt zu oberst dem Prinzip einer optimalen Diagonalstruktur der differenzierten Tabelle. Die daraus resultierenden Einheiten sind von links nach rechts nummeriert. Ihre räumliche Verteilung ist den Karten in Abb. 3 und 4 zu entnehmen. Synsystematische Gesichtspunkte wie die Zuordnung der dargestellten Vegetationseinheiten zu höheren Syntaxa

werden bewusst dem Ziel einer differenzierten Darstellung der lokalen Vegetationsverhältnisse untergeordnet. Eine syntaxonmische Einordnung der Assoziationen ist Tab. 2 zu entnehmen. Dementsprechend werden lokale Trennartenblöcke dargestellt, die sich aus der Struktur des Datensatzes ergeben, auch wenn ihre Zusammensetzung soziologisch bisweilen heterogen erscheint. Die ganz links stehenden Einheiten *Luzulo-Fagetum* (1) und *Homogyno-Piceetum* (2) sowie Teile des *Galio-Fagetum* (3) zeichnen sich durch eine kleine Gruppe von Azidophyten aus, die überregional typisch für stark saure Silikatböden mit reichlicher Wasserversorgung ist (EWALD 1997).

4.1 Bodensaure Bergmischwälder

Das Artenspektrum des *Luzulo-Fagetum* (1) ist auf Säurezeiger beschränkt, von denen jedoch der kleinere Teil als *Vaccinio-Picceetea*-Kennarten zu betrachten ist. Durchgehende Vorkommen der Frischezeiger *Oxalis acetosella* und *Athyrium filix-femina* legen die Zuordnung beim *Luzulo-Fagetum oxalidetosum* nahe. Im Werdenfelser Land handelt es sich durchweg um die Berglandform mit *Abies alba* und *Picea abies*. Naturnahe Bergmischwälder dieses Typs sind jedoch selten, meistens trifft man strukturell eintönige Fichten-Fazies an. Die floristisch wenig reizvolle Gesellschaft besiedelt mit Abstand die sauersten Bodenformen (Abb. 8): Tiefgründig entbastete, sehr stark saure (teilweise podsoliierte) Braunerden aus Sandsteinen und Kieselkalken. Moder ist neben F-Mull und Rohhumus die häufigste Humusform. Großflächige Vorkommen sind damit auf die Flyschzone beschränkt. Örtlich kommt die Gesellschaft aber auch auf geeigneten Gesteinen (z. B. Lias-Kieselkalk) der kalkalpinen Muldenzüge vor, z. B. am Ettaler Manndl. Oberhalb der Buchengrenze, d. h. ab ca. 1 400 m Meereshöhe, wird die Gesellschaft durch das subalpine *Homogyno-Piceetum* abgelöst.

4.2 Subalpine Silikat-Fichtenwälder

Auch im *Homogyno-Piceetum adenostyletosum alliariae* (2) bilden Säurezeiger den Artengrundstock (vgl. EWALD 1999a), im Vergleich zum *Luzulo-Fagetum* fällt die große Bedeutung von Fichtenwaldarten wie *Rhytidiadelphus loreus* und *Hylocomium umbratum* auf. Außerdem treten Hochstauden des *Adenostylion* wie *Adenostyles alliariae* und *Saxifraga rotundifolia* und anspruchsvollere Frischezeiger, darunter auch *Fagetalia*-Arten wie *Primula elatior* und *Petasites albus* hinzu. Obwohl es sich um wenig strukturierte Fichtenbestände handelt, ist in der Bodenvegetation eine beträchtliche Artenvielfalt festzustellen (Abb. 9).

Entscheidender Standortfaktor für das *Homogyno-Piceetum* ist die subalpine, schattseitige Lage, die eine dominante Beteiligung von *Fagus sylvatica* ausschließt. Bodenökologisch unterscheidet sich das *Homogyno-Piceetum adenostyletosum* vom *Luzulo-Fagetum oxalidetosum* durch etwas höhere pH-Werte, vor allem aber durch die viel höhere Basensättigung der Oberböden, die wahrscheinlich auf Hangzugwasser zurückgeht, das deutliche Hydromorphien in den Unterbö-

den-verursacht (Abb. 7). Häufigste Bodentypen sind hydromorphe Braunerden, vorherrschende Humusform ist Moder. Typische Unterlagen sind Mergel und Kieselkalke der Flyschzone oder entsprechende Gesteine der kalkalpinen Muldenzonen.

4.3 Braunerde-Bergmischwälder

Das *Galio odorati-Fagetum* (3) bildet die mäßig artenreichen montanen Bergmischwälder auf carbonatfreien, aber relativ basenreichen Unterlagen. Gegenüber dem *Luzulo-Fagetum* hebt es sich durch zahlreiche anspruchsvolle Trennarten (v. a. *Fagetalia*-Arten) ab (Tab. 1). Gegenüber dem *Aposerido-Fagetum* ist das weitgehende Fehlen von Carbonat- und Magerkeistzeigern das wesentliche floristische Abgrenzungskriterium. Die Assoziation untergliedert sich nach höhenklimatischen und hydrologischen Gesichtspunkten in drei Untereinheiten.

Das *Galio-Fagetum adenostyletosum alliariae* (3a) steht als hochmontaner Bergmischwald dem *Homomogyno-Piceetum* nahe, weist jedoch hohe Buchenanteile und geringere Mengen an Säurezeigern als jenes auf. Physiognomisch prägend sind *Adenostylion*-Stauden und andere hygromesomorphe Kräuter wie *Stellaria nemorum* und *Petasites albus*.

Tab. 1: Vegetationstabelle (Einheiten)

1a	<i>Luzulo-Fagetum oxalidetosum</i> , Berglandform, Fichten-Fazies
1b	<i>Luzulo-Fagetum oxalidetosum</i> , Berglandform
2	<i>Homogyno-Piceetum adenostyletosum</i>
3a	<i>Galio odorati-Fagetum adenostyletosum</i> , Berglandform
3ba	<i>Galio-Fagetum polytrichetosum</i> , Berglandform, Fichten-Fazies
3bb	<i>Galio-Fagetum polytrichetosum</i> , Berglandform
3ca	<i>Galio-Fagetum</i> , <i>Veronica montana</i> -Ausbildung, Berglandform, Fichten-Fazies
3cb	<i>Galio-Fagetum</i> , <i>Veronica montana</i> -Ausbildung, Berglandform
4	<i>Galio-Abietetum equisetetosum</i> , Fichten-Fazies
5	<i>Adoxo-Aceretum</i> , Fichten-Fazies
6a	<i>Aposerido-Fagetum adenostyletosum alliariae</i>
6b	<i>Aposerido-Fagetum typicum</i>
6caa	<i>Aposerido-Fagetum caricetosum albae</i> , <i>Carex sylvatica</i> -Var., Fichten-Fazies
6cab	<i>Aposerido-Fagetum caricetosum albae</i> , <i>Carex sylvatica</i> -Var.
6cba	<i>Aposerido-Fagetum caricetosum albae</i> , typische Var., Fichten-Fazies
6cbb	<i>Aposerido-Fagetum caricetosum albae</i> , typische Var.
6d	<i>Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae</i>
7a	<i>Seslerio-Fagetum</i> , <i>Brachypodium rupestre</i> -Ausbildung
7b	<i>Seslerio-Fagetum typicum</i>
8a	<i>Adenostylo glabrae-Abietetum vaccinietosum</i> , Fichten-Fazies
8b	<i>Adenostylo glabrae-Abietetum vaccinietosum</i>
9	<i>Adenostylo glabrae-Piceetum caricetosum ferrugineae</i>

Tab. 1: Vegetationstabelle (Arten)

[illegible]

[illegible]

Fortsetzung I Tab. 1:

[illegible]

[illegible]

Fortsetzung II Tab. 1:

[illegible]

[illegible]

[illegible]

Arten, die in weniger als 3 Aufnahmen vorkommen: Spalte 3: *Lophocolea heterophylla* +; Sp. 6: *Eurhynchium hians* +, *Listera cordata* +, *Lophocolea bidentata* +, *Poa trivialis* +; Sp. 7: *Geum rivale* +, *Lamium maculatum* +, *Veronica beccabunga* +; Sp. 8: *Eurhynchium hians* +, *Cardamine amara* +; Sp. 10: *Conocephalum conicum* +; Sp. 12: *Pulmonaria officinalis* 1; Sp. 14: *Plagiothecium cavifolium* +, *Plagiothecium denticulatum* +; Sp. 15: *Luzula multiflora* +; Sp. 16: *Luzula multiflora* +, *Calypogeia fissa* +, *Carex leporina* +, *Luzula luzuloides* 1; Sp. 21: *Plagiothecium nemorale* +; Sp. 22: *Cardamine impatiens* +; Sp. 23: *Geum urba-*

num +; Sp. 26: *Quercus robur* K +, *Rumex sanguineus* +; Sp. 27: *Carex panicea* +, *Equisetum telmateia* 1, *Lathyrus pratensis* +, *Prunus padus* K +, *Valeriana dioica* +, *Carex pendula* +, *Filipendula ulmaria* +, *Solanum dulcamara* +; Sp. 28: *Crataegus laevigata* agg. K +, *Sambucus nigra* K 1; Sp. 29: *Equisetum arvense* +, *Milium effusum* +; Sp. 30: *Equisetum arvense* 1 *Prunus padus* K +, *Trichocolea tomentella* +, *Valeriana dioica* 1, *Atropa bella-donna* 1, *Viburnum opulus* K +; Sp. 31: *Moehringia muscosa* +, *Sambucus racemosa* K +, *Vicia sylvatica* +, *Sambucus racemosa* S +; Sp. 32: *Agrostis gigantea* 1, *Cirsium arvense* +, *Mentha arvensis* 1, *Mentha longifolia* 1, *Potentilla reptans* +; Sp. 33: *Sambucus racemosa* K +, *Allium ursinum* 2; Sp. 34: *Lophocolea*

Fortsetzung IV Tab. 1:

bidentata +; Sp. 35: Equisetum telmateia +, Vicia sylvatica +; Sp. 36: Corallorhiza trifida +; Sp. 38: Mnium marginatum +; Sp. 41: Plagiothecium nemorale +; Sp. 42: Cephalozia bicuspidata +, Valeriana officinalis agg. +; Sp. 46: Encalypta streptocarpa +; Sp. 49: Angelica sylvestris +, Pyrola rotundifolia +; Sp. 50: Platanthera bifolia +; Sp. 52: Jamesoniella autumnalis +, Platanthera bifolia +; Sp. 54: Valeriana officinalis agg. +; Sp. 55: Prunus spinosa K +; Sp. 59: Encalypta streptocarpa +; Sp. 60: Pulmonaria officinalis +, Aesculus hippocastanum K +, Asarum europaeum 1, Calamagrostis arundinacea +; Sp. 61: Hypericum montanum +, Plagiomnium rostratum +; Sp. 63: Hieracium bifidum/sylvaticum +; Sp. 64: Hieracium bifidum/sylvaticum +; Sp. 65: Campanula rapunculoides +; Sp. 66: Aconitum napellus 1, Cladonia chlorophaea +, Peltigera leucophlebia +, Lejeunea cavifolia +, Silene vulgaris +; Sp. 67: Campylium halleri +, Hypnum cupressiforme var. lacunosum +, Metzgeria furcata +, Schistidium apocarpum +, Cystopteris fragilis +, Homomallium incurvatum +, Peltigera aphthosa +, Rhododendron hirsutum +; Sp. 70: Cladonia digitata +; Sp. 72: Briza media +, Gymnadenia conopsea +, Teucrium chamaedrys +, Thesium alpinum +, Hypericum perforatum +, Rhytidium rugosum +; Sp. 73: Alchemilla vulgaris agg. +, Festuca rubra ssp. nigrescens +, Plantago lanceolata +, Poa pratensis ssp. pratensis +, Viola riviniana 1 Carex flava agg. +; Sp. 74: Hypnum cupressiforme var. lacunosum +, Plantago lanceolata +, Viola riviniana +, Galium hircynicum +, Hippocrepis comosa +, Ilex aquifolium K +, Splachnum ampullaceum +; Sp. 75: Briza media +, Ligustrum vulgare K +, Hieracium pilosella +, Plantago media +, Prunus sp. K +, Sanguisorba minor +, Trifolium montanum +; Sp. 76: Anthericum ramosum 1 Geum urbanum +, Ligustrum vulgare K +, Rhamnus catharticus K +, Amelanchier ovalis K +, Dicranum polysetum 1, Pimpinella saxifraga +, Polygonatum odoratum +, Viburnum lantana K 1; Sp. 77: Campanula rapunculoides +, Mnium marginatum +, Polygonatum multiflorum +, Rhamnus catharticus K +, Teucrium chamaedrys +, Cotoneaster tomentosus K +; Sp. 78: Anthericum ramosum 1, Brachypodium pinnatum 1, Laserpitium latifolium +, Metzgeria furcata +, Quercus robur K +, Asperula tinctoria +, Bartramia halleriana +, Laserpitium prutenicum +, Serratula tinctoria +, Succisa pratensis +; Sp. 79: Carex panicea +, Festuca amethystina +, Gymnadenia conopsea +, Hypericum montanum +, Lathyrus pratensis +, Polygonatum multiflorum +, Allium carinatum +, Bromus erectus 2, Galium verum +; Sp. 80: Festuca amethystina +, Thesium alpinum +; Sp. 81: Cladonia coniocraea +, Poa pratensis ssp. pratensis +, Barbilophozia attenuata +, Listera ovata +; Sp. 82: Cladonia chlorophaea +, Festuca rubra ssp. nigrescens +, Listera cordata +; Sp. 83: Aconitum napellus 1, Campylium halleri +, Cladonia furcata +, Jamesoniella autumnalis +, Schistidium apocarpum +, Betonica alopecurus +, Homalothecium lutescens +, Peltigera praetextata +, Pinus mugo S 1, Scapania aspera +; Sp. 84: Lophozia guttulata +, Orthothecium rufescens +, Parnassia palustris +, Avenella flexuosa 1, Betonica alopecurus +, Carex brachystachys +, Carex firma +, Kurzia pauciflora +, Sorbus chamaemespilus K +, Valeriana saxatilis +; Sp. 85: Cladonia chlorophaea agg. +, Goodyera repens +; Sp. 86: Lophozia guttulata +, Orthothecium rufescens +, Calypogeia neesiana +, Lcmaophila ericetorum +, Lepraria sp. +, Lophozia ventricosa +; Sp. 87: Cephalozia bicuspidata +, Scapania nemorea +, Trichocolea tomentella 1; Sp. 88: Scapania nemorea +; Sp. 89: Cladonia furcata +, Parnassia palustris +, Peltigera leucophlebia +, Brachythecium glareosum +, Campylium stellatum +, Isopterygium pulchellum +, Moneses uniflora +; Sp. 90: Alchemilla vulgaris agg. +, Milium effusum +, Aneura pinguis +, Lescurea plicata +, Ptilidium pulcherrimum +; Sp. 92: Cladonia fimbriata +, Peltigera membranacea +, Calycocorsus stipitatus +, Poa annua +; Sp. 92: Cladonia coniocraea +; Sp. 93: Angelica sylvestris +, Lophocolea heterophylla +, Coeloglossum viride +, Pannaria pezizoides +; Sp. 94: Cladonia fimbriata +, Moehringia muscosa +, Peltigera membranacea +; Sp. 95: Brachypodium pinnatum 1 Gentiana pannonica +, Hieracium laeviscaule +, Radula complanata +; Sp. 96: Laserpitium latifolium +, Cladonia sp. +, Leucanthemum vulgare +, Prunella grandiflora +

Tab. 2: Einordnung der behandelten Assoziationen ins syntaxonomische System

Klasse *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl. et al. 1939

Ordnung *Piceetalia* Pawlowski in Pawlowski et al. 1928

Verband *Piceion abietis* Pawlowski in Pawlowski et al. 1928

Assoziation *Homogyno-Piceetum* Zukrigl 1973 [2]

Assoziation *Adenostylo glabrae-Piceetum* M. Wraber ex Zukrigl 1973 [9]

Klasse *Quercu-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937

Ordnung *Quercetalia roboris* Tx. 1931

Verband *Luzulo-Fagion* Lohmeyer et Tx. in Tx. 1954

Assoziation *Luzulo-Fagetum* Meusel 1937 [1]

Ordnung *Fagetalia* Pawlowski in Pawlowski et al. 1928

Verband *Tilio-Acerion* Klika 1955

Assoziation *Adoxo-Aceretum* Passarge 1960 [5]

Verband *Fagion*

Assoziation *Galio odorati-Fagetum* Sougnez et Thill 1959 [3]

Assoziation *Galio rotundifolii-Abietetum* Wraber (1955) 1959 [4]

Assoziation *Aposerido-Fagetum* Oberd. 1950 ex Oberd. 1957 [6]

Assoziation *Seslerio-Fagetum* Moor 53 [7]

Assoziation *Adenostylo glabrae-Abietetum* H. Mayer et A. Hofmann 1969 [8]

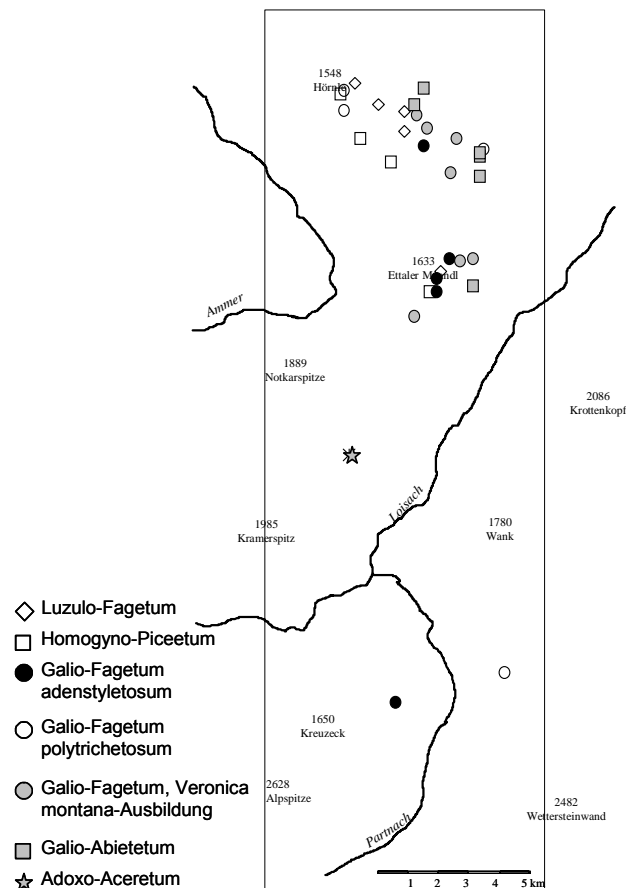


Abb. 3: Punktkarte der Aufnahmen der Vegetationseinheiten auf silikatreichem Untergrund (Einheiten 1-5).

Die Gesellschaft ist eng an hochmontane, schattseitige Lagen zwischen 1 200 und 1 400 m Seehöhe gebunden. Die Bestände stocken in der Regel auf basenreichen, aber stark sauren (pH 3,5 - 4,5) hydromorphen Mull-Braunerden oder Hanggleyen, selten auch auf lehmreichen Rendzinen oder Terra fusca. Solche Standorte findet man im Werdenfelser Land bevorzugt in der Flyschzone, aber auch auf bindig verwitternden Substraten der kalkalpinen Zone (Abb. 3 u. 4).

Vergleichbare Gesellschaften werden nicht selten als *Aceri-Fagetum* bezeichnet, eine Zuordnung, deren Ablehnung bei MÜLLER (1994) und EWALD (1997) ausführlich begründet wurde (vgl. auch RENNWALD 2000). Wie in anderen Teilen der Bayerischen Alpen ist auch im Werdenfelser Land ein hoher Fichtenanteil die Regel, ja *Picea abies* und, soweit vorhanden *Abies alba*, sind den Laubbäumen in ihrer Höhenwuchsleistung markant überlegen. Laubholzreinbestände sind in diesen Höhenlagen selten und recht eng an standörtliche Sondersituationen von Schutt- und Lawinenbahnen gebunden. Sie können jedoch auch durch Ausplentern der Nadelbäume entstanden sein (Abb. 4). Die Verwirrung um das *Aceri-Fagetum* ist insofern ein anhaltendes Problem, als es unter der Bezeichnung „subalpiner Buchenwald“ als Lebensraumtyp 9140 in den Anhang I der FFH-Richtlinie der europäischen Union aufgenommen wurde (SSYMANK et al. 1998). Für die Erstellung von Managementplänen sind operationale standörtliche und strukturelle Abgrenzungs-

kriterien von Nöten. Grenzwerte und Erfassungsmethodik hierfür sollten grenzüberschreitend abgestimmt werden.

Das *Galio-Fagetum polytrichetosum* (3b) bildet mit einer Kombination aus *Fagetalia*-Arten und Säurezeigern den montanen Normaltyp der Braunerde-Bergmischwälder. *Galium rotundifolium*, *Carex sylvatica*, *Athyrium filix-femina* und *Polytrichum formosum* bilden den Grundstock der oft spärlichen Bodenvegetation. Fichten-Reinbestände wurden ebenso oft angetroffen wie buchenreiche Ausprägungen.

Die Gesellschaft ist vorwiegend mittelmontan, sonnseitig auch bis in die hochmontane Stufe anzutreffen. Die Vorherrschaft von Mull-Braunerden ist sehr ähnlich wie in der hochmontanen Einheit 3a. Allerdings fehlen Hydromorphien (Abb. 7) und die Basensättigungen sind geringer (Abb. 8). Die Gesellschaft ist in der Flyschzone verbreitet.

Die *Veronica montana*-Ausbildung des *Galio-Fagetum* (3c) – bei EWALD (1997) der Subassoziation *ranunculetosum lanuginosi* zugeordnet – zeichnet sich demgegenüber durch Sickerfrischezeiger und Arten mit Bindung an äußerst tätige Mullböden aus. Mit *Geranium robertianum*, *Veronica montana* und *Stellaria nemorum* sind hier Anklänge an das *Tilio-Acerion* und das *Alno-Ulmion* erkennbar. Bezeichnenderweise sind die sonst an Silikatstandorten allgegenwärtigen Säurezeiger hier seltener, was einerseits mit der eher geringen Fichtenbeteiligung, vor allem aber durch sehr tätige und vermutlich reichlich nitrifizierende Mullböden erklärbar ist. Man findet diese Gesellschaft bevorzugt auf jurassischen Mergeln und Kieselkalken des bayerischen Synklinoriums im Bereich des Ettaler Mannlds (Abb. 4), seltener auch in der Flyschzone.

4.4 Montane Fichten-Tannenwälder feuchter Standorte

In talnahen Lagen der Flysch- und kalkalpinen Muldenzone findet man auf Mineralböden mit deutlichem Wasserüberschuss Fichtenbestände mit einer Trennartengruppe hygrophiler *Alno-Ulmion*-Arten (*Carex remota*, *Stachys sylvatica*, *Cirsium oleraceum*, *Festuca gigantea*, *Circaea lutetiana* und *intermedia*), die im Alpenvorland Erlen-Eschenwälder kennzeichnen. Von letzteren heben sie sich durch eine auch an Säurezeigern reiche Moosschicht ab. Obwohl *Abies alba* nur als Sämling vorkommt und *Equisetum sylvaticum* nur in einer Aufnahme auftritt (dafür die ähnlich eingenischten *E. arvense* und *E. telmateia*), legt die Artenkombination das *Galio-Abietetum equisetetosum* (4) als potenzielle natürliche Vegetation (pnV) nahe (vgl. EWALD 1997, WALENTOWSKI 1998), dem die Aufnahmen als *Picea*-Fazies zugeordnet werden.

Standörtlich ist der Typ gebunden an schwach geneigte, schattseitige Unterhänge mit tiefgründigen, bis in den Oberboden hydromorphen Braunerden und Gleyen. Bei hoher Basensättigung liegen die pH-Werte des Oberbodens im stark sauren Bereich. Innerhalb der Bestände kleinstandörtlich zwischen L-Mull und



Abb. 4: Laubholzreiche montane (*Galio-Fagetum*, *Veronica montana*-Ausbildung, im Mittelgrund) und hochmontane Bergmischwälder (*Galio-Fagetum adenostyletosum alliariae*, im Vordergrund) auf Lias-Fleckenmergel und Lias Kieselkalk im Distrikt Höllenstein am Ostabfall des Ettaler Manndls. Im Hintergrund Hoher Fricken (1 940 m), Wank (1 780 m) und das verschneite Wettersteingebirge. Der Laubholzreichtum ist durch das Ausplündern dieser früheren Bauernwälder erklärbar; die wüchsige Fichtengruppe im Mittelgrund belegt die Nadelholztauglichkeit.

Moderauflagen wechselnde Humusformen erklären die Koexistenz zwischen hygrophilen Mullzeigern und Azidophyten (EWALD 1999a). Bei Fehlen der tiefwurzelnden *Abies alba* in der Baumschicht kommt es nicht selten zu Windwürfen, auf denen sich langlebige Lichtungen mit *Calthion*-Staudenfluren einstellen.

4.5 Hangfuß-Bergahorn-Eschenwald

Eine einzige Aufnahme hebt sich trotz ihrer aus reiner Fichte aufgebauten Baumschicht sehr deutlich durch ihre staudenreiche Bodenvegetation ab. Sie wird hier als gestörte, mit *Picea abies* überprägte Ausbildung dem *Adoxo-Aceretum* (5) zugeordnet. Auf dem jungen, carbonatreichen Bachschuttkegel wird diese Gesellschaft auch als pnV betrachtet.

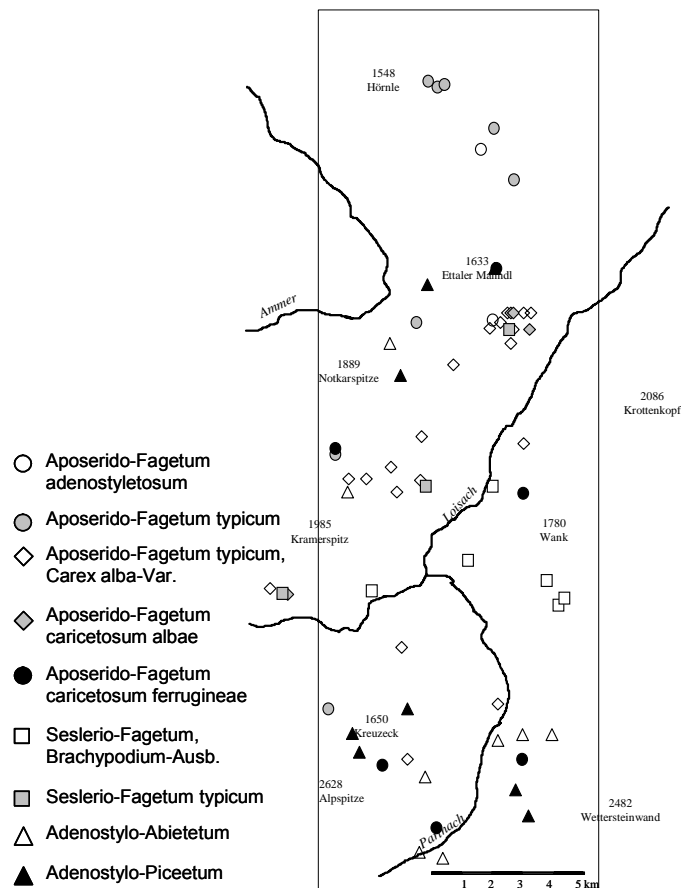


Abb. 5: Punktkarte der Aufnahmen der Vegetationseinheiten auf carbonatischem Untergrund (Einheiten 6-9).

4.6 Carbonat-Bergmischwälder frischer bis mäßig trockener Standorte

Die gut wasserversorgten Carbonat-Bergmischwälder des *Aposerido-Fagetum* (6) bilden die Leitgesellschaft der Bayerischen Alpen, insbesondere der kalkalpinen Zone mit vorherrschenden Kalken und Dolomiten (EWALD 1997). Bezeichnend ist eine artenreiche Bodenvegetation, die neben einer Fülle an basiphilen *Fagetalia*-Arten ausgesprochene Carbonatpflanzen umfasst: Durchgehend verbreitet sind *Adenostyles glabra*, *Tortella tortuosa* und *Fissidens cristatus*. Auch *Carex digitata* und *Carex flacca* sind im Werdenfelser Land recht zuverlässige Zeiger für freies Carbonat (Tab. 1). Als weit und großflächig verbreitete Assoziation lässt sich das *Aposerido-Fagetum* nach edaphischen (Gründigkeit, Wasserangebot) und höhenzonalen Kriterien in vier Subassoziationen gliedern (EWALD 1997).

Das *Aposerido-Fagetum adenostyletosum alliariae* (6a) besitzt dieselbe Hochstaudengarnitur wie das deutlich weniger basiphytisch geprägte *Galio-Fagetum adenostyletosum*, mit dem es früher vielfach unter dem Dach eines „*Aceri-Fagetum*“ zusammengefasst wurde (z. B. in OBERDORFER 1992). Als Kalkzeiger kommen jedoch neben *Adenostyles glabra*, *Fissidens cristatus*, *Tortella tortuosa* und *Daphne mezereum* vor. Gegen Trockenheit tolerante Kalkzeiger wie *Carex digitata* und *C. alba* fehlen bezeichnenderweise. Wärme- und Wasserhaushalt sind

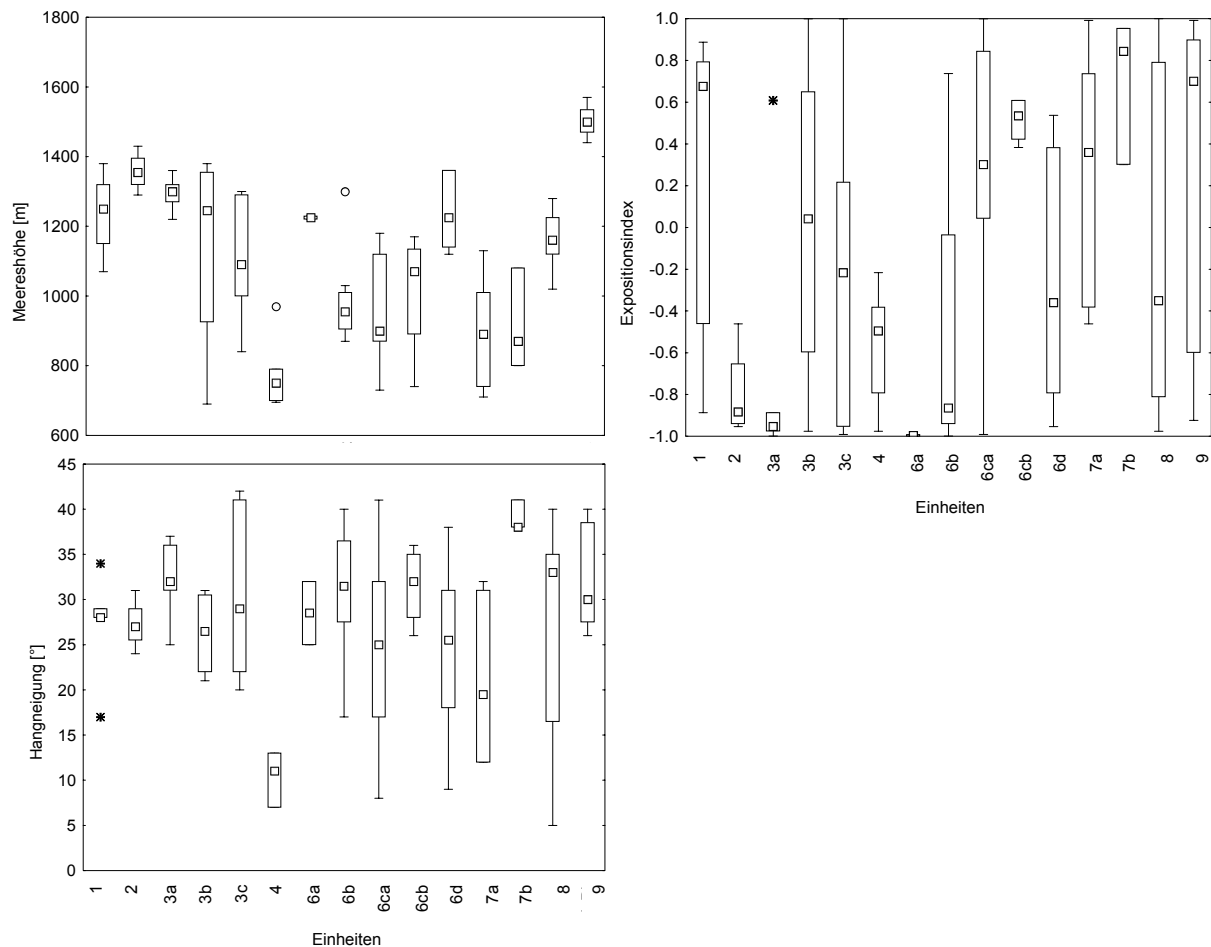


Abb. 6: Boxplots wichtiger Reliefmerkmale in den Vegetationseinheiten. Box: Bereich zwischen 25- und 50-Perzentil, in dem 50 % der Werte fallen; □: Median; Bärte: Extremwerte; *: Ausreisser.

geprägt durch die kühl-feuchte, hochmontane und strikt schattseitige Lage. Auch sind die Böden relativ tiefgründig entwickelt, heben sich jedoch durch freien Kalk im Unterboden und höhere pH-Werte von denen im *Galio-Fagetum* ab (Abb. 7, 8).

Das *Aposerido-Fagetum typicum* (6b) besitzt eine Kombination aus frischebe-dürftigen Mullbodenpflanzen und Kalkzeigern. Wie in der vorgenannten Subasso-ziation fehlt hier die artenreiche Gruppe der „Magerkeitszeiger“ um *Carex alba*. Bevorzugt werden Schatthänge in der mittelmontanen Stufe besiedelt (Abb. 6), an denen sich mittelgründige, bis in 20-50 cm Tiefe entkalkte Böden (Abb. 7) mit mäßig saurem Oberboden-pH gebildet haben. Die Humusform schwankt zwischen L-Mull und F-Mull, vereinzelt kommen auch Moder und Tangelhumus vor. Infolge hoher Humusgehalte der Ah-Horizonte liegen die C/N-Verhältnisse bereits über den auf Silikatstandorten vorgefundenen (Abb. 8).

Im *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* (6c) werden Frische- und Carbonat-zeiger ergänzt durch Arten wie *Carex alba*, *Melica nutans* und *Hepatica nobilis* u. v. a. Im Werdenfelser Land ist auch *Aposeris foetida* dieser Gruppe zuzurechnen. Das umfangreiche Aufnahmемaterial gliedert sich weiter in zwei Varianten: Die

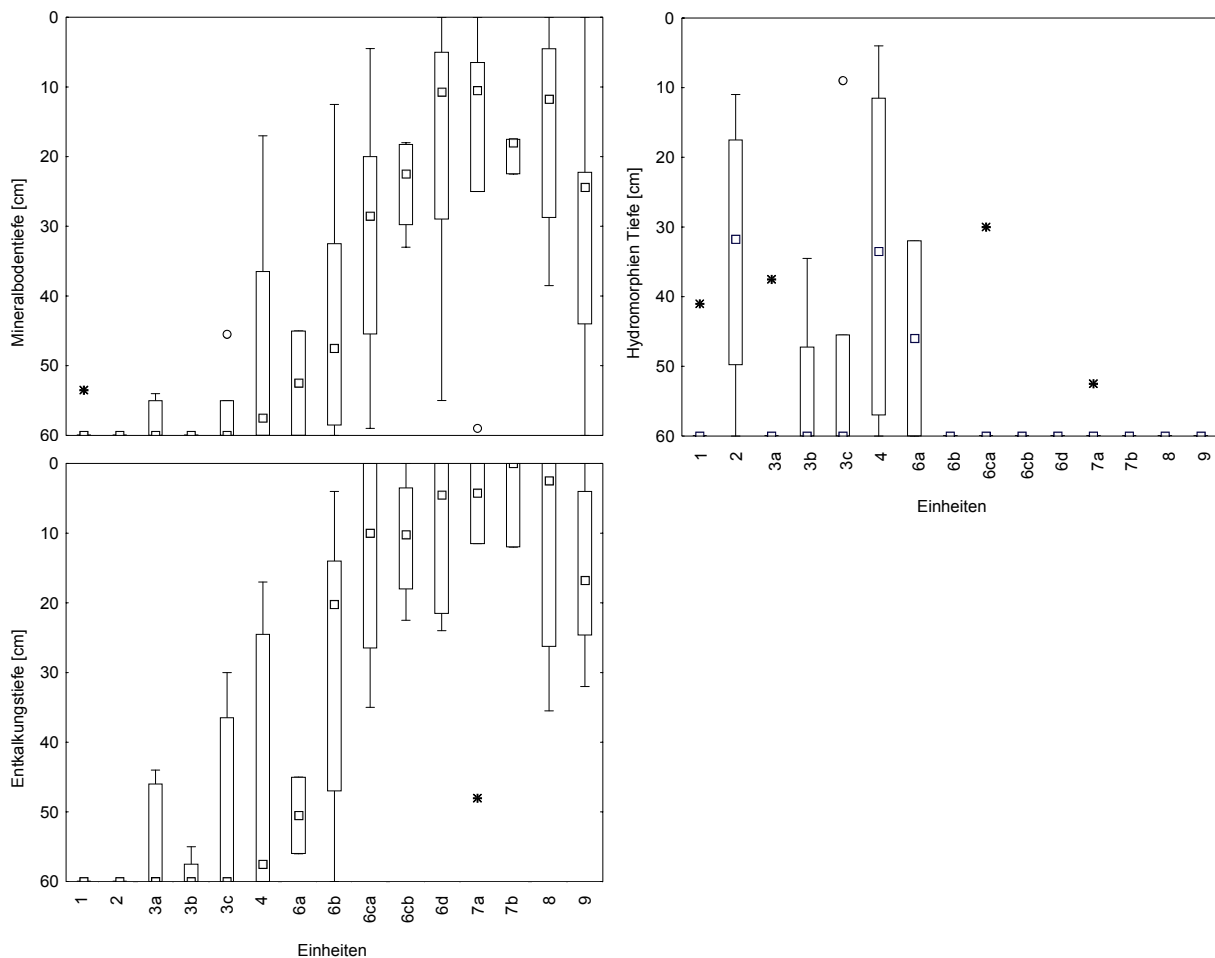


Abb. 7: Boxplots wichtiger Mineralbodenmerkmale in den Vegetationseinheiten. Symbole siehe Abb. 6.

Carex sylvatica-Variante (6ca) besitzt eine reiche Auswahl von an Silikatstandorten verbreiteten, frischezeigenden Mullbodenpflanzen wie *Galium odoratum* und *Hordelymus europaeus*. Diese sind in der typischen Variante (6cb) nur sporadisch anzutreffen. Dafür trifft man hier verstärkt Arten wie *Knautia dipsacifolia*, *Carex montana*, *Polygala chamabuxus* und *Epipactis atrorubens* an, die als Zeiger für dauerhaft lichtere Bestandesstrukturen aufzufassen sind.

Diesen floristischen Unterschieden entspricht eine bodenökologische Differenzierung: So stockt Einheit 6ca auf tiefer entwickelten Mineralböden mit geringeren pH-Werten, die denen im *Aposerido-Fagetum typicum* entsprechen. Man kann die *Carex sylvatica*-Variante (6ca) als Übergangstyp wie auch als Verlichtungsstadium (z. B. infolge Wildverbiss oder Beweidung) der typischen Subassoziation (6b) ansehen (EWALD 1997). Die typische Variante (6cb) erscheint demgegenüber als Gesellschaft, in der zahlreiche Arten der Mager- und Trockenflora aufgrund der sehr kalk- und skelettreichen Böden dauerhafter Bestandteil der pnV sind.

Das *Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae* (6d) teilt eine große Zahl an Magerkeits- und Lichtzeigern mit der Subassoziation *caricetosum albae*. Zur auch hier vorkommenden *Carex alba* gesellen sich *Carex ferruginea*, *Valeriana monta-*

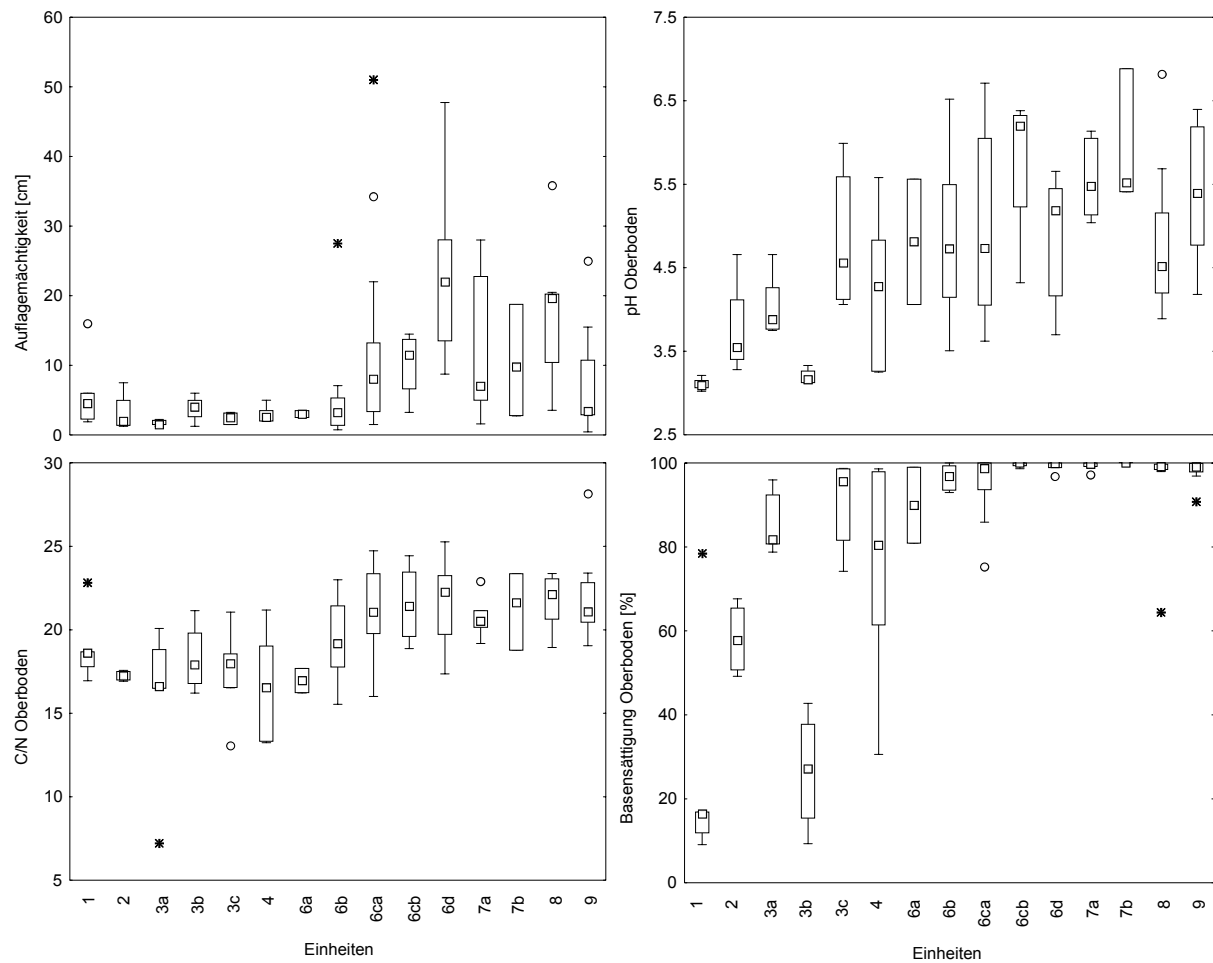


Abb. 8: Boxplots wichtiger Oberbodenmerkmale in den Vegetationseinheiten. Symbole siehe Abb. 6.

na und *Rosa pendulina*. Ein weiterer Unterschied ist das Auftreten der Frischezeiger *Chaerophyllum hirsutum*, *Crepis paludosa* und *Viola biflora*. Diese auf den ersten Blick paradoxe und ungewöhnlich artenreiche Mischung (Abb. 9) hat einen klaren standörtlichen Hintergrund: Es handelt sich um ausgesprochen flachgründige Carbonatböden in hochmontaner Lage (Abb. 6, 7), was einerseits eine bessere Wasserverfügbarkeit, andererseits jedoch ein wärme-klimatisch gedämpftes Baumwachstum mit sich bringt. Infolge gehemmten Streuabbaus werden mächtige Tangelhumuslagen angehäuft (Abb. 8), die mit den Azidophyten einer weiteren Artengruppe eine Nische bieten. Man findet diese Böden nicht nur unter Nadelwald, sondern regelmäßig auch unter buchenreichen Bergmischwäldern.

4.7 Carbonat-Bergmischwälder dauerhaft verlichteter u. trockener Standorte

Als *Seslerio-Fagetum* (7) werden montane Wälder mit hohen Anteilen an Trockenheitszeigern (*Carex humilis*, *Brachypodium rupestre*, *Crataegus monogyna*) und Rasenarten (*Carduus defloratus*, *Phyteuma orbiculare*) zusammengefasst, die damit deutliche Anklänge an die Kiefernwälder des *Erico-Pinion* besitzen. Im Werdenfelser Land liegen die meisten Vorkommen (Abb. 5) am südlichen Fuß von

Ammer- (Kramer) und Estergebirge (Wank), wo sich die bayernweit ausgedehntesten Bestände des *Calamagrostio-Pinetum* befinden (LORENZ 1993, HÖLZEL 1996). Bei ansonsten sehr ähnlicher Artenausstattung unterscheidet sich die fichtendominierte *Brachypodium rupestre*-Ausbildung (7a) durch das Fehlen von *Fagus sylvatica* und durch eine ausgeprägte Moosschicht mit in Bergwäldern weit verbreiteten Säurezeigern wie *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum formosum*, *Dicranum scoparium* und *Hypnum cupressiforme* vom *Seslerio-Fagetum typicum* (7b).

Beide Untereinheiten stocken auf extrem flachgründigen Carbonatböden (Abb. 7) mit hohen pH-Werten (Abb. 8), unterscheiden sich jedoch markant in ihrer Reliefposition: Während das *Seslerio-Fagetum typicum* an extrem steile, süd-exponierte Felshänge gebunden ist, findet man die *Brachypodium*-Ausbildung an relativ schwach geneigten Unterhängen (Abb. 6). Dies legt nahe, 7b als natürliche Dauergesellschaft aufzufassen, während 7a durch Beweidung mit Rindern und Schafen an potenziellen Standorten des *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* entstanden sein dürfte (vgl. EWALD 2000a).

4.8 Montane Fichten-Tannenwälder unreifer Carbonat-Standorte

Von Einheit 1 (*Luzulo-Fagetum*) bis Einheit 7 (*Seslerio-Fagetum*) bildet der Artenwandel eine klare diagonale Struktur in der Vegetationstabelle (Tab. 1), die im wesentlichen ein pH-Gefälle widerspiegelt: Säurezeiger machen basiphilen Mullbodenpflanzen Platz, die an flachgründigen Kalkstandorten durch Zeiger magerer und trockener Bedingungen ersetzt werden. Die soziologische Abfolge entspricht der auch im Flachland gültigen trophischen Gliederung der Buchenwälder in *Luzulo*-, *Galio*- und *Cephalanthero-Fagenion* (ELLENBERG 1996). In den Kalkalpen wird dieses eindimensionale Gefälle nun durch Gesellschaften bereichert, in denen carbonatholden Magerkeitszeiger und Azidophyten koexistieren.

So hat das *Adenostylo glabrae-Abietetum* (8) viel floristische Gemeinsamkeit mit *Aposerido-Fagetum* (6, *Mercurialis perennis*, *Adenostyles glabra*, *Carex alba*) und *Seslerio-Fagetum* (7, *Sesleria varia*), teilt aber gleichzeitig hochstete Säurezeiger (*Homogyne alpina*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Huperzia selago*) mit *Luzulo-Fagetum* (1), *Homogyno-Piceetum* (2) und *Galio-Abietetum* (4). Zusätzlich verleiht eine Gruppe eigener Trennarten diesem Gemisch eine soziologische Eigenständigkeit: Die Lebermoose *Mylia taylori* und *Calypogeia azurea* sowie *Vaccinium vitis-idaea* und *Rubus saxatilis* haben innerhalb des Waldes hier ihren Schwerpunkt. Sie kommen freilich auch in subalpinen Carbonat-Latschengebüschen sehr regelmäßig vor (DÜRING & WIERER 1995, FRANKL 2001).

Im Werdenfelser Land wurde die Gesellschaft überwiegend als wenigstens tannenhaltiger Bergmischwald (8b), seltener als Fichten-Fazies (8a) angetroffen, so dass künstlich herbeigeführte Nadelholzdominanz keine schlüssige Erklärung für die Artenkombination bietet (EWALD 2000b). Die Standorte befinden sich an mittel- bis hochmontanen Hängen unterschiedlicher Neigung und Exposition auf Do-

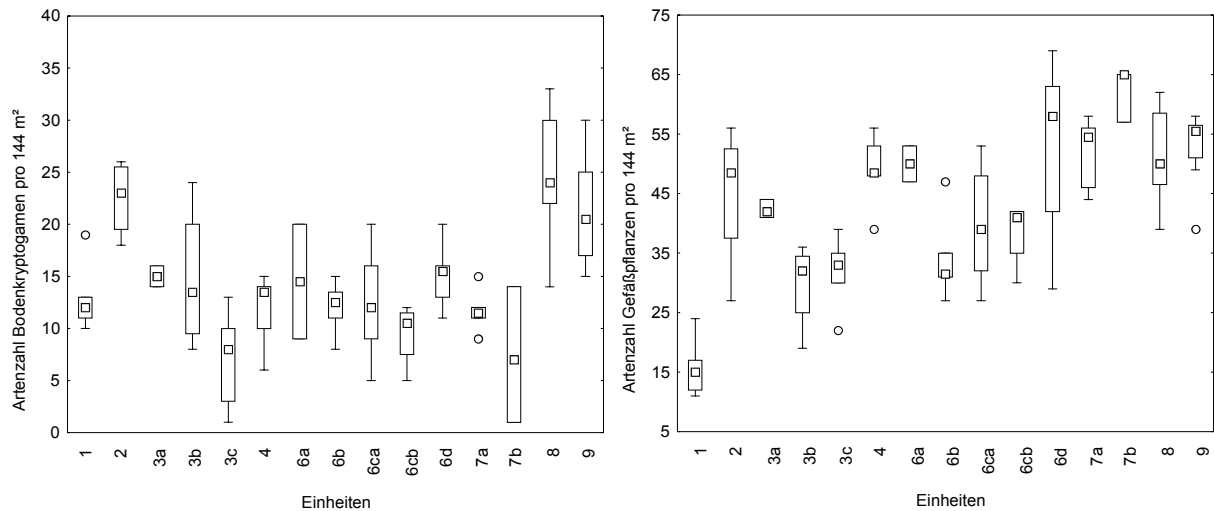


Abb. 9: Boxplots der Artenzahlen in den Vegetationseinheiten. Symbole siehe Abb. 6.

lomit, Kalk oder entsprechenden Hangschutt- und Moränenbildungen. Auffallend ist eine Häufung im südlichen Teil des Gebietes (Wettersteingebirge). Die Bodentypen wurden als Skeletthumusböden und Rendzinen angesprochen. Über wenig entwickelten Mineralböden liegen mächtige Tangelhumus- und Moderauflagen, in denen mit pH-Werten von 4 bis 5 saurere Verhältnisse als an den übrigen Carbonatstandorten herrschen (Abb. 8). An den Bodenaustauschern dominieren jedoch auch hier basische Kationen. Dieses Standortprofil findet man sonst nur noch im ähnlich verbreiteten und floristisch verwandten *Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae* (6d). Eine schlüssige Erklärung für das unterschiedliche Gewicht der Azidophyten in den beiden Einheiten ist aus den gemessenen Parametern nicht abzuleiten. Denkbar wären unterschiedliche Sukzessionsabläufe (z. B. Entstehung des *Abietetum* aus latschenreichen Initialstadien) oder unterschiedliche Anteile von Nadeltotholz an den Bodenbildungen.

4.9 Subalpine Carbonat-Fichtenwälder

Oberhalb der Buchenverbreitungsgrenze (1 400-1 500 m je nach Exposition) übernimmt im Werdenfelser Land die Fichte die Rolle der alleinigen Schlusswaldbaumart, nur gelegentlich etwas bereichert durch einzelne Exemplare von *Acer pseudoplatanus*, *Sorbus aucuparia* oder *Abies alba* (Abb. 2). Auch hier finden wir eine Mischung aus Schuttbesiedlern, Magerkeitszeigern, Säurezeigern und durchaus einigen vermeintlichen „Laubwaldarten“, die weit über die aktuelle Buchen-Obergrenze hinaufsteigen (Tab. 1, *Veronica urticifolia*, *Mercurialis perennis*, *Daphne mezereum*). Durch frühere oder rezente Beweidung aufgelichtete Bestandesstrukturen begünstigen ein artenreiches Spektrum alpin-subalpiner Rasenarten (*Carex ferruginea*, *Galium anisophyllum*, *Ranunculus montanus*), die exklusiven Trennarten der Einheit (*Campanula scheuchzeri*, *Soldanella alpina*) sind ausgesprochene Weidezeiger (EWALD 2000a). Wie in anderen Teilen der Kalkalpen sind diese subalpinen Wälder also nicht von *Vaccinio-Piceetea*-Arten beherrscht (EWALD 1999b).

Die Gesellschaft ist auf die subalpine Stufe oberhalb 1 400 m Meereshöhe begrenzt, wo sie vorwiegend steile Hänge aller Expositionen besiedelt. Die Bodenkennwerte entsprechen weitgehend denen des *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* (6c): Es handelt sich meist um typische Rendzinen mit F-Mull- bis Moderauflagen. Auch die Standorte entsprechen somit nicht der Idealvorstellung der Lehrbücher, die hier Skeletthumusböden mit mächtigen Auflagen postulieren. Viehtritt dürfte vor allem an wenig verlehmtten Standorten zu einem Abbau von Tangelhumusauflagen beigetragen haben (BOCHTER et al. 1981). Der genaue Bodenzustand ohne Weideeinfluss ist kaum zu rekonstruieren, dürfte jedoch in Abhängigkeit vom Verlehmungrad starke kleinräumige Unterschiede aufgewiesen haben.

Dem Idealbild eines subalpinen Nadelwaldes entsprechen viele kalkalpine Fichtenwälder dagegen ihrer Struktur nach: Die Bestände sind vertikal wenig differenziert, was vermutlich mit dem hohen Lichtbedarf des Fichtennachwuchses zusammenhängt. Fast immer sind deutliche Rottenstrukturen erkennbar, an deren Außenrändern die Bäume tief beastet sind (MAYER 1976, OTT et al. 1997). Die Fichten entsprechen in aller Regel dem spitzkronigen Plattentyp.

5. Diskussion

Die Klassifikation der auf großflächige Repräsentanz hin angelegten Vegetationsaufnahmen gibt die floristische Gliederung und standörtlichen Hintergründe der Schlusswaldmatrix im Werdenfelser Land wieder. Wie anderswo im Wuchsgebiet Bayerische Alpen handelt es sich dabei um verschiedene Typen des montanen Bergmischwaldwaldes und subalpinen Fichtenwaldes, deren Vorkommen maßgeblich von der Höhenlage, vom Nährstoff- und Kalkgehalt der Böden und vom Wasserhaushalt abhängt.

5.1 Einfluss des Reliefs

Nach der Höhenlage differenzieren sich die Schlusswälder in montane Bergmischwälder (Fageta) unterhalb und subalpine Fichtenwälder (Piceeta) oberhalb der Verbreitungsgrenze der Buche (Abb. 6). Eine entsprechende Höhendifferenzierung besteht zwischen montanen Waldkierfernwäldern (*Calamagrostio-Pinetum*, LORENZ 1993, HÖLZEL 1996) und subalpinen Latschengebüschen (DÜRING & WIERER 1995) sowie den im Gebiet reliktschen Zirbenwäldern (*Vaccinio-Pinetum cembrae*, ALBRECHT et al. 1988), die nicht Gegenstand der vorliegenden Untersuchung waren. Innerhalb der montanen Bergmischwälder ist besonders auf basenreichen Substraten die Untergliederung in montane und hochmontane Subassoziationen floristisch gut begründet: *Galio-Fagetum polytrichetosum* vs. *adenostyletosum*, *Aposerido-Fagetum typicum* vs. *adenostyletosum* und *Aposerido-Fagetum caricetosum albae* vs. *caricetosum ferrugineae* sind Höhenvikarianten. Mit seinen extremen Relieffenunterschieden und der vollständigen Ausbildung höhenzonaler Wald-

gesellschaften ist das Untersuchungsgebiet innerhalb Bayerns nur mit dem Berchtesgadener Hochalpen vergleichbar, wo jedoch nach Jahrhunderten der Salinnutzung buchen- und tannenreiche Wälder in viel geringerem Umfang erhalten geblieben sind.

Die meisten Vegetationseinheiten befinden sich auf gebirgstypischen Steilhängen von 20-35° Neigung. Klar abweichende Verteilungen weisen das an flachere Hänge gebundene *Galio-Abietetum* (4) und das ausschließlich an sehr steilen Sonnhängen > 35° vorgefundene *Seslerio-Fagetum typicum* (7b) auf. Die feuchtesten und die trockensten Bergmischwaldstandorte sind also topographisch bedingt. An Schatthänge gebunden sind die hochstaudenreichen Vegetationstypen mit *Adenostyles alliariae* (2, 3a, 6a).

5.2 Einfluss des Bodens

Während die Verbreitung der Hauptbaumarten in erster Linie vom höhenbedingten Wärmehaushalt gesteuert wird, folgt die Bodenvegetation und mit ihr die Gesamtartenkombination der Wälder, wie die Hauptdiagonale in Tab. 1 zeigt, dem Gefälle der Bodenversauerung (Abb. 7-8). Diese wird in den Mineralböden vom Carbonatgehalt und Verwitterungsgrad des Gesteins gesteuert: Die jura- und kreidezeitlichen Sand- und Tonsteine, Kieselkalke und Mergel verwittern zügig unter Auswaschung der Carbonate, während Kalke und Dolomite nur wenig carbonatfreie Rückstände liefern (Abb. 7). Wasserüberschuss und Hydromorphien kommen praktisch nur in tiefgründigen, bindigen Mineralböden vor. Die Dominanz der reinen Carbonatgesteine, die weitgehende Ausräumung alter Böden durch die eiszeitliche Vergletscherung und die reliefbedingt vielerorts anhaltende geomorphologische Aktivität erklären das Überwiegen carbonatgeprägter Böden.

Das Säuremilieu in der für die Bodenvegetation besonders wichtigen Humusaufgabe wird zusätzlich durch biogene Säurebildung bestimmt. Gerade über schwach verwitterten Carbonatgesteinen bilden sich vielerorts mehrere Dezimeter mächtige Tangelhumuspolster (BOCHTER 1984) mit niedrigem pH, gleichwohl hoher Basensättigung (Abb. 8). Der gemessene pH-Wert hängt hier stark davon ab, welche Kleinstandorte beprobt werden. Die Vegetation bildet ein besonders artenreiches Gemisch aus Kalkpflanzen und Säurezeigern, von denen die in Tab. 1 als Tangelhumuszeiger bezeichneten Arten im Gebiet bevorzugt auf solchen humus-sauren Carbonatböden vorkommen. Das Tangelhumus-Phänomen macht die Tab. 1 erheblich komplexer: *Adenostylo-Abietetum* (8) und *Adenostylo-Piceetum* (9) befinden sich klar am carbonatreichen Ende der Diagonalstruktur und teilen doch zahlreiche Säurezeiger mit den auf völlig andersartigen sauren Mineralböden stockenden Einheiten *Luzulo-Fagetum* (1), *Homogyno-Piceetum* (2) und *Galio-Fagetum adenostyletosum* (3a). Eine Erklärung ist die Hemmung des Humusumsatzes durch Wärmemangel in den Hochlagen – sie wird insbesondere dadurch gestützt, dass Latschengebüsche und Zirbenwälder auf Carbonat noch ausgeprägtere Tangelbil-

dungen aufweisen als subalpine Fichtenwälder. Schwieriger zu erklären ist die weite Verbreitung des Tangelhumus in der montanen Stufe, wo man ihn in vergleichbarer Mächtigkeit regelmäßig im *Aposerido-Fagetum caricetosum ferrugineae* (6d) und *Seslerio-Fagetum* (7) antrifft (Abb. 8). Extreme Humusanhäufung findet stets über sehr wenig entwickelten Mineralböden statt. Die betreffenden Waldgesellschaften sind also Sukzessionsstadien nach geomorphologischen Ereignissen (vgl. KETTERER & EWALD 1999) oder Dauerstadien an extremen Steilhängen. Wo diese, wie am Abfall des Estergebirges zum Loisachtal, das Landschaftsbild prägen, bilden Skeletthumusböden den Normalbodentyp.

5.3 Artenvielfalt

Die untersuchten Waldlebensgemeinschaften weisen eine bemerkenswerte Artenvielfalt an Gefäßpflanzen und bodenbewohnenden Moosen auf, wobei die beiden Gruppen unterschiedliche Muster bilden (Abb. 9). Die Gefäßpflanzen nehmen im Großen und Ganzen mit dem Carbonateinfluss zu, was als Gefälle der verfügbaren Artenpools zu interpretieren ist (EWALD 2003). Davon abweichende Unterschiede sind durch Masseneffekte erklärbar (EWALD 2002): Bei ähnlicher Nährstoffversorgung sind die Vegetationstypen mit üppig entwickelter Bodenvegetation (2, 3a, 4, 6a, 7, 8, 9) deutlich artenreicher als die mit spärlichem Unterwuchs (1, 3b-c, 6b-c). Die Artenvielfalt der Moose zeigt ein Maximum auf humussauren Carbonatböden (*Adenostylo-Abietetum*, *Adenostylo-Piceetum*) und im subalpinen Silikat-Fichtenwald (*Homogyno-Piceetum*). Ein negativer Einfluss von Fichtendominanz auf die Gefäßpflanzenvielfalt liegt nicht vor, wie die hohen Artenzahlen in den fichtendominierten Einheiten zeigen. In einer eingehenden Untersuchung der Effekte der Fichtendominanz auf den Unterwuchs wies EWALD (2000b) erstaunlich geringe Effekte auf Gefäßpflanzen und eine Förderung der Moose nach.

Dank: Der Autor dankt dem Bayerischen Staatsministerium für Umwelt, Gesundheit und Verbraucherschutz für die Förderung des Forschungsprojektes, im Rahmen dessen die Daten erhoben wurden, sowie der Bayerischen Staatsforstverwaltung für die Bereitstellung von Daten und Unterstützung vor Ort. Persönlicher Dank gilt dem Projektleiter Karl-Eugen Rehfuess, dem Projektkoordinator Markus Reuther und zahlreichen technischen MitarbeiterInnen am ehemaligen Lehrstuhl für Bodenkunde und Standortslehre der Universität München.

Literatur

- ALBRECHT, L., GEISER, R., MICHIELS, H. G., NEUERBURG, W. & RAUH, J. (1988): Das Naturwaldreservat „Wettersteinwald“ – ein Beispiel für die landeskulturelle und wissenschaftliche Bedeutung von Naturwaldreservaten. – Jb. Ver. Schutz Bergwelt **53**: 87-105.
- BOCHTER, R. (1984): Böden naturnaher Bergwaldstandorte auf carbonatreichen Substraten. – Forschungsber. Nationalpark Berchtesgaden **6**: 212 S.
- BOCHTER, R., NEUERBURG, W. & ZECH, W. (1981): Humus und Humusschwund im Gebirge. – Forschungsber. Nationalpark Berchtesgaden **2**: 110 S.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. – 3. Aufl., 865 S., Wien.

- BUNDESANSTALT GEOWISSENSCHAFTEN ROHSTOFFE (1983, Hrsg.): Geologische Übersichtskarte 1:200 000, Blatt CC 8726 Kempten (Allgäu). – Hannover.
- DÜRING, C. & WIERER, U. (1995): Die subalpine und alpine Vegetation der Soierngruppe im Naturschutzgebiet Karwendelgebirge. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **56**: 343-452.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. – 5. Aufl., 1095 S., Stuttgart.
- EWALD, J. (1995): Eine vegetationskundliche Datenbank bayerischer Bergwälder. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **56**: 453-465.
- EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. – Diss. Bot. **290**: 234 S.
- EWALD, J. (1999a): Relationships between floristic and microsite variability in coniferous forests of the Bavarian Alps. – Phytocoenologia **29**: 327-344.
- EWALD, J. (1999b): Soziologie und Standortbindung subalpiner Fichtenwälder in den Bayerischen Alpen. – Tuexenia **19**: 107-125.
- EWALD, J. (2000a): Long-term impact of forest pasture on the understorey of mountain forests in the Tegernsee Alps (Bavaria). – Z. Ökologie Naturschutz **9**: 161-171.
- EWALD, J. (2000b): The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the Northern Calcareous Alps. – Appl. Veg. Science **3**: 123-134.
- EWALD, J. (2002): Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. – Phytocoenologia **32**: 85-100.
- EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the Central European flora? – Folia Gebot. Phytotaxon. **38**: 357-366.
- EWALD, J., REUTHER, M., NECHWATAL, J. & LANG, K. (2000): Monitoring von Schäden in Wald-ökosystemen des bayerischen Alpenraumes. – Materialien Bayer. Staatsmin. Landesentw. u. Umweltfragen **155**: 235 S.
- FRANKL, R. (2001): Die Bergkiefer (*Pinus mugo* Turra) in den Tannheimer Bergen – ein Beitrag zur Kenntnis nordalpiner Latschengebüsche. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **71**: 123-158.
- HARTMANN, F. K. (1956): Waldgesellschaften der Bergmischwaldstufe aus dem bayerischen Randalpengebiet in ihrem Aufbau und in ihrer waldbaulichen Bedeutung. – Forstarchiv **27**: 48-55.
- HILL, M. O. (1979): TWINSpan – A FORTRAN-program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. – Ithaca.
- HÖLZEL, N. (1996): Schneeheide-Kiefernwälder in den mittleren Nördlichen Kalkalpen. – Laufener Forschungsber. **3**: 192 S.
- KETTERER, K. & EWALD, J. (1999): Waldgesellschaften und Standorte auf dem Eibsee-Bergsturz bei Garmisch-Partenkirchen. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **60**: 627-690.
- KNAPP, R. (1954): Über die subalpinen Buchenmischwälder in den nördlichen Ostalpen. – Ber. Bayer. Bot. Ges. **30**: 71-84.
- LORENZ, W. (1993): Vegetationskundliche Untersuchungen der Schneeheide-Kiefernwälder im Landkreis Garmisch-Partenkirchen. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **54**: 301-349.
- MAYER, H. (1976): Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege. – 436 S., Stuttgart.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. (1999): PC-ORD for Windows. Multivariate analysis of ecological data version 4.10. – Gleneden Beach.
- MÜLLER, T. (1994): Die synsystematische Stellung des *Aceri-Fagetum*. – Carolea **53**: 175-184.
- OBERDORFER, E. – 1950 – Beitrag zur Vegetationskunde des Allgäu. – Beitr. naturk. Forsch. Südw.-Deutschl. **9**: 29-98.

- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil IV. Wälder und Gebüsche, 2 Bde. – 2. Aufl., 282 S. und 580 S., Stuttgart.
- OBERDORFER, E. & MÜLLER, T. (1984): Zur Synsystematik artenreicher Buchenwälder, insbesondere im präalpinen Nordsaum der Alpen. – *Phytocoenologia* **12**: 539-562.
- OTT, E., FREHNER, M., FREY, H.-U. & LÜSCHER, P. (1997): Gebirgsnadelwälder – Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung. – 287 S., Bern.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – *Schriftenr. Vegetationskde.* **35**: 800 S.
- SSYMANK, A., HAUKE, U., RÜCKRIEM, C. & SCHRÖDER, E. (1998): Das europäische Schutzgebietssystem NATURA 2000. – *Schriftenr. Landschaftspfl. Natursch.* **53**: 560 S.
- WALENTOWSKI, H. (1998): Die Weißtannen-Waldgesellschaften Bayerns – eine vegetationskundliche Studie mit europäischem Bezug, mit waldbaulichen Anmerkungen und naturschutzfachlicher Bewertung. – *Diss. Bot.* **291**: 473 S.

Anhang:

Verzeichnis der Messtischblattquadranten und Gauß-Krüger-Koordinaten:

A 8 : TK 8532 - 2 ; R 4435827 , H 5262426	A 201 : TK 8332 - 4 ; R 4433543 , H 5278306
A 13 : TK 8532 - 2 ; R 4436222 , H 5261624	A 215 : TK 8332 - 4 ; R 4433318 , H 5277427
A 14 : TK 8532 - 2 ; R 4436424 , H 5261823	A 217 : TK 8332 - 4 ; R 4433646 , H 5276985
A 23 : TK 8432 - 4 ; R 4433230 , H 5263041	A 219 : TK 8332 - 4 ; R 4434086 , H 5276982
A 26 : TK 8432 - 4 ; R 4435051 , H 5266831	A 223 : TK 8332 - 4 ; R 4432875 , H 5276879
A 34 : TK 8432 - 4 ; R 4434043 , H 5265436	A 231 : TK 8332 - 4 ; R 4432430 , H 5275891
A 38 : TK 8432 - 4 ; R 4431644 , H 5265650	A 237 : TK 8332 - 3 ; R 4431444 , H 5276667
A 39 : TK 8432 - 4 ; R 4431843 , H 5265449	A 244 : TK 8332 - 3 ; R 4430899 , H 5277550
A 47 : TK 8432 - 4 ; R 4431048 , H 5266453	A 247 : TK 8332 - 4 ; R 4432000 , H 5277764
A 49 : TK 8432 - 3 ; R 4430646 , H 5266055	A 254 : TK 8332 - 4 ; R 4432223 , H 5278313
A 50 : TK 8432 - 3 ; R 4428848 , H 5266465	A 262 : TK 8332 - 3 ; R 4430902 , H 5278210
A 51 : TK 8432 - 3 ; R 4428849 , H 5266665	A 266 : TK 8332 - 4 ; R 4431894 , H 5278535
A 52 : TK 8432 - 3 ; R 4429844 , H 5265660	A 269 : TK 8332 - 3 ; R 4430792 , H 5278101
A 54 : TK 8432 - 3 ; R 4429244 , H 5265663	A 270 : TK 8332 - 3 ; R 4431234 , H 5278428
A 57 : TK 8432 - 4 ; R 4431652 , H 5267050	A 271 : TK 8332 - 4 ; R 4432444 , H 5278422
A 67 : TK 8532 - 1 ; R 4430024 , H 5262058	A 281 : TK 8332 - 4 ; R 4432879 , H 5277539
A 68 : TK 8432 - 3 ; R 4429242 , H 5265263	A 291 : TK 8432 - 2 ; R 4434393 , H 5272800
A 71 : TK 8432 - 3 ; R 4430842 , H 5265254	A 298 : TK 8432 - 2 ; R 4434722 , H 5272688
A 73 : TK 8532 - 2 ; R 4436210 , H 5259424	A 300 : TK 8432 - 2 ; R 4435163 , H 5272796
A 74 : TK 8532 - 2 ; R 4434205 , H 5258435	A 305 : TK 8432 - 2 ; R 4434060 , H 5272362
A 83 : TK 8532 - 2 ; R 4435999 , H 5257425	A 312 : TK 8432 - 2 ; R 4433949 , H 5272143
A 88 : TK 8532 - 4 ; R 4434995 , H 5256630	A 314 : TK 8432 - 2 ; R 4434061 , H 5272472
A 89 : TK 8532 - 4 ; R 4434789 , H 5255631	A 315 : TK 8432 - 2 ; R 4434171 , H 5272472
A 92 : TK 8532 - 2 ; R 4434999 , H 5257430	A 317 : TK 8432 - 2 ; R 4435158 , H 5271916
A 94 : TK 8532 - 2 ; R 4434198 , H 5257235	A 324 : TK 8432 - 2 ; R 4433947 , H 5271703
A 96 : TK 8532 - 4 ; R 4435185 , H 5254829	A 325 : TK 8432 - 2 ; R 4434052 , H 5270822
A 105 : TK 8532 - 4 ; R 4431578 , H 5253649	A 333 : TK 8432 - 2 ; R 4433727 , H 5271704
A 109 : TK 8532 - 4 ; R 4432377 , H 5253444	A 340 : TK 8432 - 2 ; R 4434493 , H 5271040
A 110 : TK 8532 - 2 ; R 4432604 , H 5258444	A 341 : TK 8432 - 2 ; R 4434603 , H 5271039
A 115 : TK 8532 - 4 ; R 4431791 , H 5256048	A 343 : TK 8432 - 2 ; R 4434713 , H 5271038
A 117 : TK 8532 - 4 ; R 4432182 , H 5254445	A 346 : TK 8432 - 2 ; R 4435260 , H 5270485
A 120 : TK 8532 - 2 ; R 4431014 , H 5260253	A 350 : TK 8432 - 2 ; R 4434600 , H 5270489
A 123 : TK 8532 - 2 ; R 4431203 , H 5258251	A 354 : TK 8432 - 2 ; R 4435043 , H 5271037
A 133 : TK 8532 - 1 ; R 4429398 , H 5257461	A 355 : TK 8432 - 2 ; R 4435263 , H 5271035
A 137 : TK 8532 - 1 ; R 4428603 , H 5258266	A 356 : TK 8432 - 2 ; R 4434710 , H 5270488
A 139 : TK 8532 - 3 ; R 4430393 , H 5256456	A 359 : TK 8432 - 2 ; R 4433235 , H 5270905
A 144 : TK 8532 - 3 ; R 4429595 , H 5256860	A 370 : TK 8432 - 2 ; R 4433926 , H 5270554
A 149 : TK 8532 - 4 ; R 4431194 , H 5256651	A 372 : TK 8432 - 2 ; R 4434273 , H 5270725
A 156 : TK 8332 - 4 ; R 4433533 , H 5276435	A 373 : TK 8432 - 2 ; R 4434616 , H 5270031
A 157 : TK 8332 - 4 ; R 4433642 , H 5276325	A 377 : TK 8432 - 2 ; R 4431855 , H 5271951
A 161 : TK 8332 - 4 ; R 4434634 , H 5276649	A 378 : TK 8432 - 2 ; R 4431502 , H 5270740
A 162 : TK 8332 - 4 ; R 4435513 , H 5276314	A 389 : TK 8432 - 1 ; R 4430972 , H 5269011
A 169 : TK 8332 - 4 ; R 4434408 , H 5275550	A 393 : TK 8432 - 2 ; R 4432707 , H 5269348
A 182 : TK 8332 - 4 ; R 4435401 , H 5276095	A 395 : TK 8432 - 1 ; R 4430632 , H 5270053
A 183 : TK 8332 - 4 ; R 4435402 , H 5276205	A 397 : TK 8432 - 4 ; R 4435042 , H 5265231
A 191 : TK 8332 - 4 ; R 4434737 , H 5275329	A 501 : TK 8532 - 1 ; R 4427250 , H 5261950
A 194 : TK 8332 - 4 ; R 4435398 , H 5275435	A 502 : TK 8532 - 1 ; R 4427075 , H 5261975
A 198 : TK 8332 - 4 ; R 4433210 , H 5277757	A 503 : TK 8532 - 1 ; R 4426675 , H 5262150