

Phytodiversitätsmuster in ostbayerischen Naturwaldreservaten

von

Markus Blaschke, Helge Walentowski, Paula Mercier, Freising, Anton Schmidt, Sinzing, und Ulrich Teuber, Regensburg

Abstract: Patterns of plant diversity in strict forest reserves of East Bavaria (Germany).

Based on species lists from 34 East Bavarian strict forest reserves, we attempted to determine patterns of phytodiversity of ground vegetation (vascular plants and mosses) at different spatial scale levels (whole landscape, growth region, ecotope) and to ascertain the drivers for species diversity and species turnover. At the landscape level, the principal gradients in overall vegetation composition were associated with changes in climate (increasing rainfall and decreasing temperature with increasing altitude). The variability in species compositions at the landscape level is also defined along hydrologic and edaphic gradients, which achieved primary importance at the site level (ecotope). In correlation with site dependent ecological conditions, even common and widely distributed vascular plants were proven to be valuable indicators on a regional scale. On the other hand, the phytodiversity of specialized soil-dwelling mosses was highly dependent on locations in wetlands and at high altitudes. The results of this study contribute knowledge for species distribution modelling for global change research strategies and for setting priorities in regard to phytodiversity conservation.

Key words: beta-diversity, forest vegetation, gamma-diversity, liverworts, mosses, natural forest, species-site-relationship, vascular plants.

Kurzfassung: Auf Basis von Artenlisten aus 34 ostbayerischen Naturwaldreservaten wurde der Versuch unternommen, Phytodiversitätsmuster der Bodenvegetation (Gefäßpflanzen, Moose) auf verschiedenen Skalenebenen (Gesamtlandschaft, Wuchsgebiet, Ökotope) aufzuspüren und die Ursachen für die Verteilungsmuster zu eruieren. Als wichtigster Gradient auf Landschaftsebene zeichnet sich ein mit steigender Meereshöhe verursachter, durch Zunahme des Niederschlags und Abnahme der Temperatur geprägter Klimagradient ab. Die Variabilität der Artenzusammensetzung auf Landschaftsebene wird zusätzlich durch edaphische Gradienten erklärt, die auf der Ebene der Ökotope (Waldgesellschaften) vorrangig werden. Auch weit verbreitete Gefäßpflanzenarten können sich unter Einbeziehung der Standortbedingungen als regionaltypische Indikatorarten erweisen. Andererseits besitzen Moorsubstrate eine herausragende Bedeutung für die Diversität spezialisierter Arten (Moosarten der Feuchtgebiete und Hochlagen). Die Ergebnisse liefern Erkenntnisse für die Arten-Verbreitungs-Modellierung und global-change-Forschungsansätze sowie für Schwerpunktsetzungen im Naturschutz.

1. Einleitung

Die Vegetation wird von verschiedenen Umweltbedingungen geprägt. Im Gelände werden diese Bedingungen durch Lage (z.B. Geographie, Höhenlage, Relief), Boden (z.B. Basensättigung und Wasserspeicherkapazität) und Klima (z.B. Tem-

peratur, Niederschlagsverhältnisse) bestimmt (AK STANDORTSKARTIERUNG 2003). Die äußeren Wachstumsfaktoren können durch das Handeln des Menschen überprägt werden. Im Wald zählen hierzu z. B. die Lichtverhältnisse und die Zustände des Oberbodens (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Um für die Waldbewirtschaftung naturnahe Vergleichsflächen zu haben, wurden in Bayern seit 1978 Naturwaldreservate eingerichtet (BROSINGER 2009). In diesen Flächen verzichtet der Waldbesitzer bewusst auf die Bewirtschaftung und Holzentnahme. Diese Flächen bieten die Möglichkeit, den Waldbau auf den bewirtschafteten Flächen zu prüfen und mit einem sich naturnah entwickelnden Waldzustand zu vergleichen. Mit der Ausweisung dieser Reservate begannen auch vielerorts Untersuchungen zur Artenvielfalt dieser Flächen.

Für die Naturwaldreservate Niederbayerns und der Oberpfalz liegen bereits zahlreiche Vegetationskartierungen und Erfassungen vor, zuletzt zusammengestellt bei RÖSLER & SCHMIDT (2000). Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Breite der Artengemeinschaften der Waldbodenvegetation (Gefäßpflanzen und Moose) in den Naturwaldreservaten Ostbayerns darzustellen, ihre räumlichen Verteilungsmuster (Verbreitung) sichtbar zu machen und aufzuzeigen, wie sich verschiedene Umweltbedingungen auf die Artenzusammensetzungen auswirken (klimatische und standörtliche Einnischung).

2. Grundlagen

2.1 Räumliche Lage der Untersuchungsgebiete

Die untersuchten Naturwaldreservate (NWR) liegen (überwiegend) in Ostbayern, in den beiden Regierungsbezirken Oberpfalz und Niederbayern, in einem geographischen Raum, der sich von Ingolstadt über Regensburg bis zur Staatsgrenze Deutschland–Tschechien und vom nördlichen Oberpfälzer Wald bis zum Dreisessel-Gebiet erstreckt (Abb. 1). Ein weiteres Reservat liegt unmittelbar angrenzend im Regierungsbezirk Mittelfranken sowie zwei Reservate knapp in Oberbayern. Als räumlicher Bezugsrahmen für forstwissenschaftliche Untersuchungen wird auch hier die waldökologische Naturraumgliederung Bayerns verwendet (GULDER 2001, WALENTOWSKI et al. 2013). Die botanisch-arealkundliche Literatur und die Naturschutzprogramme (wie das Netzwerk Natura 2000 und das bayerische Arten- und Biotopschutzprogramm) beziehen sich allerdings auf die naturräumliche Gliederung Bayerns (LFU 2012). Um die Ergebnisse der Naturwaldreservatforschung für allgemein an Botanik und Naturschutz interessierte Leser gut verständlich aufzubereiten, verwenden wir im Text die Bezeichnungen der naturräumlichen Gliederung. Die Beziehungen zu den in den Abbildungen verwendeten Begriffen der waldökologischen Naturraumgliederung liefert Tab. 1.

Deutlich erkennbar ist eine Konzentration mehrerer Reservate in enger räumlicher Distanz, wie beispielsweise am Arber mit den NWR Seeloch, Grübel, Riesloch sowie Geige und Seewand oder im nördlichen Oberpfälzischen Hügelland mit den NWR Sauhübel und Gscheibte Loh. Hingegen finden sich auch einzeln (d. h. in

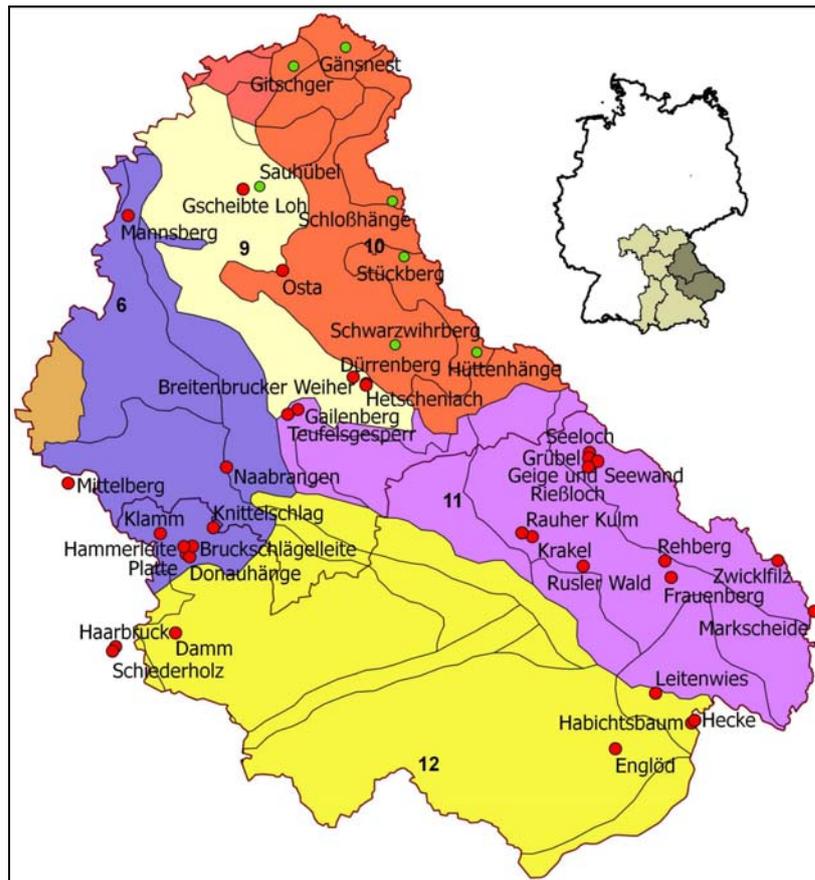


Abb. 1: Lage der untersuchten (rot) und weiterer (grün) Naturwaldreservate in Ostbayern, mit Schwerpunkt in den Regierungsbezirken Niederbayern und Oberpfalz. Linien innerhalb der Wuchsgebiete (Codenummern s. Tab. 1): Grenzen der Wuchsbezirke (farbige Flächen ohne Codenummer: nicht untersuchte Wuchsgebiete).

Tab. 1: Wuchsgebiete und Wuchsbezirke (GULDER 2001; linke Spalte) sowie Naturraum-Haupteinheiten und Naturraum-Einheiten (LFU 2012; rechte Spalte) Ostbayerns (soweit im Beitrag untersucht), mit den jeweiligen Codenummern.

Frankenalb und Oberpfälzer Jura [6]	Fränkische Alb [D61]
Nördliche Frankenalb und Nördlicher Oberpfälzer Jura [6.1], Südliche Frankenalb [6.2], Oberfränkisches Braunjuragebiet [6.4]	Nördliche [080] und Mittlere Frankenalb [081]
Südliche Frankenalb und Südlicher Oberpfälzer Jura [6.2]	Südliche Frankenalb [082]
Fränkisches Triashügelland [7] und Oberpfälzer Becken- und Hügelland [9]	Oberpfälzisch-Obermainisches Hügelland [D62]
Oberpfälzer Becken- und Hügelland [9.1]	Oberpfälzisches Hügelland [070]
Oberpfälzer Wald [10] und Bayerischer Wald [11]	Oberpfälzer und Bayerischer Wald [D63]
Vorderer Oberpfälzer Wald [10.4]	Vorderer Oberpfälzer Wald [401]
Westlicher Vorderer Bayerischer Wald [11.1]	Falkensteiner Vorwald [406]
Östlicher Vorderer Bayerischer Wald [11.2]	Vorderer Bayerischer Wald [405]
Ilzvorland [11.2/2] und Neuburger Wald [12.9/3]	Passauer Abteiland und Neuburger Wald [408]
Innerer Bayerischer Wald [11.3]	Hinterer Bayerischer Wald [403]
Tertiäres Hügelland [12]	Donau-Ille-Lech-Platten [D64]; Unterbayerisches Hügelland und Isar-Inn-Schotterplatten [D65]
Ingolstädter Donauniederung [12.2/1]	Donaumoos [063]
Oberbayerisches Tertiärhügelland [12.8], Westliches Niederbayerisches Tertiärhügelland [12.9/1]	Donau-Isar-Hügelland [062]
Östliches Niederbayerisches Tertiärhügelland [12.9/2]	Isar-Inn-Hügelland [060]

größerer räumlicher Distanz zu anderen NWR) liegende Reservate wie das NWR Englöd im Isar-Inn-Hügelland oder das NWR Mannsberg am Ostrand der Nördlichen Frankenalb.

2.2 Ausgangssubstrat und Geomorphologie

Die ausgewählten Reservate decken alle wichtigen geologischen Formationen Ostbayerns ab und beinhalten Einheiten des Fränkischen Schichtstufenlandes (Jura, Oberkreide), des Molassebeckens (Donau-Isar-Hügelland und Isar-Inn-Hügelland) und der Böhmisches Masse (Moldanubikum des Oberpfälzer und Bayerischen Waldes; BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT 2004). Allerdings ist die Verteilung der Reservate auf die verschiedenen Naturräume bezüglich Fläche und Anzahl nicht ganz homogen. Aufgrund der nur geringen Flächenanteile an Staatswald im Donau-Isar-Hügelland finden sich dort nur verhältnismäßig wenige Naturwaldreservate. Hingegen sind die Hochlagen des Bayerischen Waldes rund um den Arber gleich mit vier Reservaten vertreten (vgl. Kap. 2.1).

2.3 Klima

Makroklimatisch betrachtet liegt das Untersuchungsgebiet unter dem Einfluss der Westwindzirkulation. Mesoklimatisch sind das Donau-Isar- und Isar-Inn-Hügelland und die Frankenalb durch ein subozeanisches Klima geprägt, in den Flussniederungen und Becken überwiegen subkontinentale Klimaeinflüsse. Die Mittelgebirgsklimate des Ostbayerischen Grenzgebirges sind als herzynisch-montan, im Hinteren Bayerischen Wald als boreal getönt zu bezeichnen (WALENTOWSKI et al. 2013). Mikroklimatisch kann das Klima innerhalb eines Reservats deutlich variieren (z. B. Kuppen, Gipfel, Hänge, Täler, Ebenen; AK STANDORTSKARTIERUNG 2003). Um einen angemessenen Vergleich von Vegetation in Abhängigkeit vom Klima durchführen zu können, werden in der Auswertung die räumlich hoch (im $50 \times 50 \text{ m}^2$ -Raster) aufgelösten Parameter Jahresmitteltemperatur, Jahresniederschlag sowie Wasserhaushalt (der sowohl klimatisch als auch edaphisch bedingt ist) herangezogen (HERA et al. 2012).

2.4 Nutzung und Schutz

Die Naturwaldreservate werden auf der Grundlage von Art. 12a des Waldgesetzes für Bayern (BAYER. STREG 2005) ausgewiesen. Auf Bewirtschaftungsmaßnahmen in den Reservaten wird mit der Ausweisung der Flächen verzichtet. Lediglich Maßnahmen zur Verkehrssicherung und zum Waldschutz (z. B. bei Gefahr der Ausbreitung von Borkenkäfern in angrenzende Bestände) werden durchgeführt (BAYER. STMELF 2013). Somit herrscht in einem Reservat der Prozessschutz vor, und die potentielle natürliche Vegetation kann sich weitgehend ungestört entwickeln. Damit erfüllen sie den Zweck, dass sich zum einen Struktur- und Artenreichtum entfalten kann, da sie Rückzugsorte für stenöke Arten bieten. Zum anderen stellen sie ein Exempel für die umliegenden Wälder dar. Hier können sowohl die natürliche

Vegetation nachvollzogen und damit Rückschlüsse für nachhaltiges und standortgerechtes Bewirtschaften der umliegenden Forste getroffen werden, als auch Waldstrukturen wie die Entwicklung des lebenden und toten Holzes bei Nichtbewirtschaftung beobachtet werden.

Die ersten 135 bayerischen Naturwaldreservate wurden 1978 ausgewiesen, 33 weitere im Zeitraum von 1989 bis 2011. Im Laufe der Zeit wurden acht Naturwaldreservate aufgelöst bzw. gingen im Nationalpark Bayerischer Wald auf, so dass heute 159 NWR in Bayern vorhanden sind. Im Vergleich zu den anderen Bundesländern hat Bayern mit 7 141 ha (LWF 2013) nach Baden-Württemberg die größte Gesamtfläche, relativ betrachtet liegt es jedoch mit 0,1 % NWR-Anteil an der gesamten Bundeslandfläche auf Platz vier, gleichauf mit Niedersachsen und Rheinland-Pfalz. Etwa ein Viertel der hier untersuchten Naturwaldreservate sind Bestandteil eines Naturschutzgebiets und etwa drei Viertel liegen innerhalb von FFH-Gebieten, wobei sich beide Kategorien überlappen.

3. Methodik

Grundlage für den vegetationskundlichen Vergleich sind Pflanzenartenlisten von A. Schmidt und Moosartenlisten von U. Teuber, A. Schmidt und K. v.d. Dunk. Im Zeitraum von 2001 bis 2011 wurden von den genannten Bearbeitern 34 Naturwaldreservate Ostbayerns begangen. Die Samenpflanzen und Farne wurden i. d. R. zweimal zwischen April und Oktober mit einem Abstand von etwa acht Wochen, die Moose einmal erfasst.

Um die unterschiedlichen Standortverhältnisse in den Reservaten ausreichend zu berücksichtigen, erfolgte die Pflanzenaufnahme in vielen Reservaten getrennt nach forstlichen Standorteinheiten. Die forstlichen Standorteinheiten werden in Bayern nach einem dreistelligen Ziffernsystem verschlüsselt, das sich folgendermaßen zusammensetzt: Die erste Ziffer steht für die Substratgruppe (Bodenart und Schichtung), die zweite für Trophiemerkmale und standörtliche Besonderheiten und die dritte Ziffer für den Wasserhaushalt (AK STANDORTSKARTIERUNG 2003). Der Gradient wird jeweils von 0 bis 9 angegeben. Bei der Kartierung wurden nach Möglichkeit alle Pflanzenarten auf der jeweiligen Standorteinheit erfasst. Die Kartierungen wurden nach dem Kriterium „vorhanden oder nicht“, ohne Abundanzen durchgeführt.

Zur Bearbeitung wurden alle Daten in der Datenbank BioOffice an der Bayerischen Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft (LWF) erfasst. Die Nomenklatur der Arten (Gefäßpflanzen und Moose) richtet sich nach der Artenliste GermanSL (JANSEN & DENGLER 2008), jene der Pflanzengesellschaften nach RENNWALD (2000). Auf der Basis aller Einzeldaten wurden drei Datensätze erstellt: Artenlisten der Gefäßpflanzen für alle Einzelreservate, Artenlisten für alle vorhandenen Standorteinheiten pro Reservat und Artenlisten der epigäischen Moose, sofern eine intensive Erfassung erfolgt war. Reservate, aus denen nur zufällige Einzelaufnahmen der Moosvegetation vorlagen, wurden in die folgenden Analysen nicht einbezogen.

Mithilfe des „R-cran-project“ (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2011) und dem speziell für Vegetationsanalysen erstellten Softwarepaket „vegan“ (OKSANEN et al. 2013) wurden mit den vorhandenen Datensätzen sowohl Clusteranalysen (nach der Methode single cluster, Distanz nach Bray) und Korrespondenzanalysen (Detrended Correspondence Analysis [DCA]) berechnet. Mittels einer DCA wurden zunächst die Gradientenlängen der Datensätze ermittelt. Diese betragen zwischen 3,8 und 5,6 Standardabweichungen (SD), weshalb für die weiteren Ordinationen ein unimodales Modell zugrundegelegt wurde.

Für die Verschneidung der Artenzusammensetzung in der DCA wurden folgende klimatische und standörtliche Parameter herangezogen: Standorteinheit, Meereshöhe, Jahresmitteltemperatur (1971–2000) und Jahresniederschlag (1971–2000) (HERA et al. 2012) sowie für die Aufteilung nach Standorteinheiten auch Bodenfeuchte, Nährstoffklasse und Korngrößenklasse. Der Parameter „Korngröße“ ist an die erste Ziffer (Substratgruppe) der forstlichen Standorteinheit angelehnt und wurde in fünf Größenklassen aufgeteilt. Die Klassifizierung der Bodenfeuchte orientiert sich an der dritten Ziffer (Wasserhaushalt). Die Feuchtestufen wurden sechs Feuchteklassen zugeordnet und reichen von 0 = (sehr) trocken bis hin zu 5 = ganzjährig feucht (bis nass). Aus der zweiten Ziffer der forstlichen Standorteinheit (Trophie Merkmale und standörtliche Besonderheiten) wurde eine Information über den Nährstoffhaushalt abgeleitet (0 = nährstoffarm, 1 = normal und 2 = nährstoffreich) und in die Auswertungen einbezogen.

4. Ergebnisse

Über alle 34 Reservate konnten bei den Erfassungen insgesamt 593 Gefäßpflanzenarten und 284 Moosarten nachgewiesen werden. Die Verteilungen auf die einzelnen Reservate reichen bei den Gefäßpflanzen von 28 Arten im NWR Gscheibte Loh in der nördlichen Oberpfalz bis zu 263 Arten im NWR Donauhänge. Letztgenanntes Reservat erstreckt sich über die südexponierten Jurahänge gegenüber von Kloster Weltenburg. Entsprechend liegen Nachweise von 11 Moosarten im NWR Osta im Oberpfälzischen Hügelland bis zu 94 Arten im NWR Grübel südwestlich vom Arbergipfel im Hinteren Bayerischen Wald vor.

4.1 Gefäßpflanzen

4.1.1 Auf Naturwaldreservate bezogene Auswertung

Die statistischen Ordinationsverfahren machen deutliche Gruppierungen, aber auch Gradienten zwischen den Datensätzen sichtbar. Die DCA (Abb. 2) zeigt entlang der ersten Achse einen Gradienten mit einer Aufgliederung der Wuchsgebiete von der Frankenalb über das Donau-Isar-Hügelland mit dem Oberpfälzer Wald im Zentrum bis zum Bayerischen Wald. Davon abgesetzt liegen auf der zweiten Achse die NWR im Oberpfälzischen Hügelland. Sie sind im Wesentlichen durch subkontinentale Tieflagen-Waldhochmoore mit Wald-Kiefer und Spirke (*Vaccinio-Pinetum*

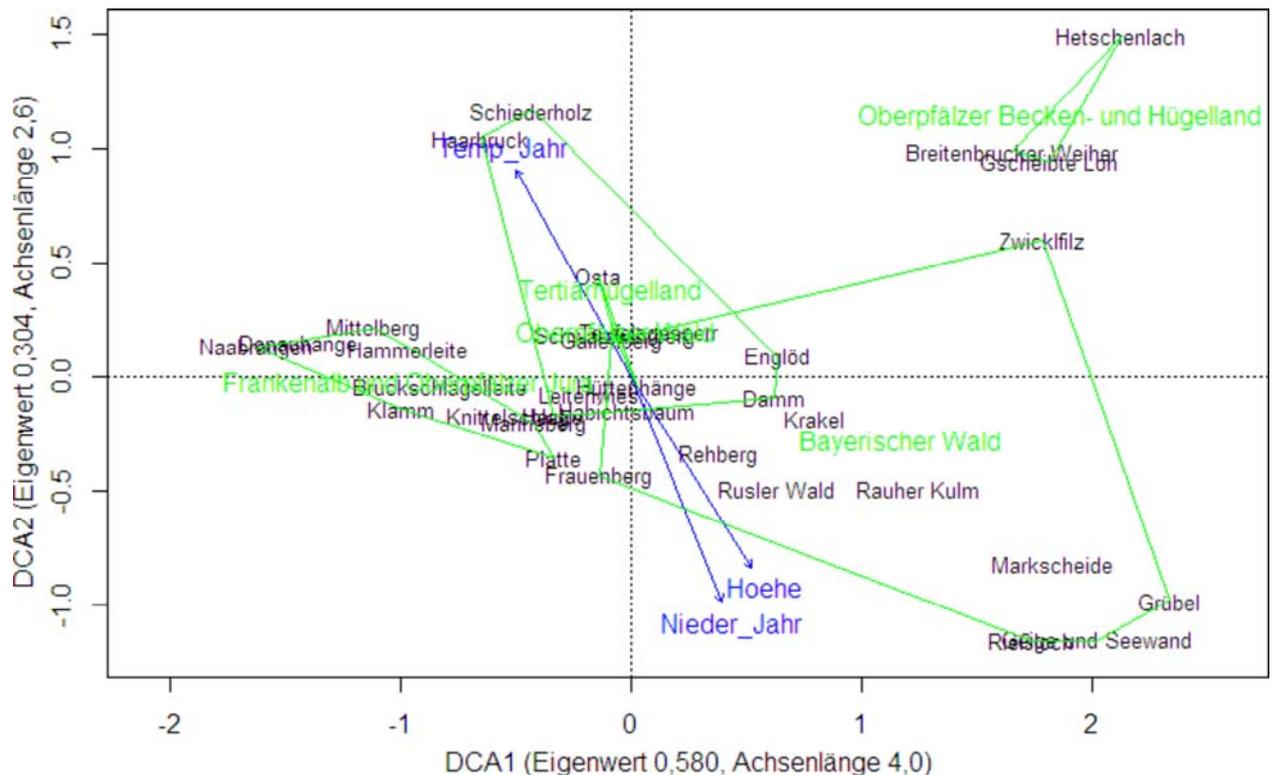


Abb. 2: Ordination der Naturwaldreservate mit Hilfe einer Detrended-Correspondence-Analysis (DCA) auf Grundlage der Naturwaldreservats-spezifischen Nachweise der Gefäßpflanzenarten mit Verschneidung der Umweltparameter (Temp_Jahr = Jahresmitteltemperatur, Hoehe = unterste Meereshöhe des jeweiligen Reservats, Nieder_Jahr = Jahresniederschlag) und der Wuchsgebiete (Naturräume).

sylvestris, *Vaccinio-Pinetum rotundatae*) geprägt, vergesellschaftet mit Schwarzerlen-Bruchwald und -Sumpfwald (*Carici elongatae-Alnetum glutinosae*, *Circaeo-Alnetum glutinosae*).

Eine deutliche Überschneidung gibt es im zentralen Bereich. Dieser wird gebildet von den Reservaten des südlichen Oberpfälzer Waldes, des Falkensteiner Vorwaldes und des Neuburger Waldes sowie des Donau-Isar- und Isar-Inn-Hügellandes (vorherrschend submontane Höhenform des *Luzulo-Fagetum* mit nachwirkenden Nutzungseinflüssen). Eine Verbindung zwischen den Reservaten des Oberpfälzischen Hügellandes, die durch subkontinentale Tieflagen-Waldhochmoore mit Wald-Kiefer und Spirke geprägt sind, und denen des Bayerischen Waldes stellt das NWR 104 Zwicklfilz dar. In frostreicher Tallage des Hinteren Bayerischen Waldes gelegen, gilt es als eines der kältesten Reservate in Bayern und es beinhaltet herzynisch-montane Bergkiefern-Regenmoore mit Latsche sowie Fichten-Moorwälder (*Vaccinio-Pinetum rotundatae*, *Vaccinio-Piceetum*) und beherbergt etliche boreo-montan verbreitete Käferarten (BUSSLER et al. 2013) und arкто-alpin verbreitete Schmetterlingsarten (HACKER 1995).

Innerhalb des Bayerischen Waldes werden jene Reservate zentral abgebildet, die zu großen Teilen pflanzenartenarme montane Höhenformen des *Luzulo-* und des *Galio odorati-Fagetum* beinhalten. Hierzu gehören z. B. 92 Krakel, 93 Rusler Wald und 151 Rauher Kulm. Sie stehen genau zwischen den bereits erwähnten



Abb. 3: Das im Hinteren Bayerischen Wald gelegene Naturwaldreservat 89 Geige und Seewand erstreckt sich zwischen 940 und 1390 m ü. NN südlich des Großen Arbers, entlang der Steilhänge zum Großen Arbersee. Das Kleinrelief wird durch zahlreiche Gneisfelsen bestimmt. Neben Fichten-Tannen-Buchenwäldern in den mittleren Hanglagen werden die oberen Lagen durch natürliche Fichten-Hochlagenwälder geprägt.

Laubwäldern der tieferen Lagen und den an Nadelwaldarten reichen hochmontanen Bergmisch- (*Calamagrostio villosae-Fagetum*) bis tiefsubalpinen Fichten-Hochlagenwäldern (*Calamagrostio villosae-Piceetum barbilophozietosum*) am Arber (88 Gröbel, 89 Geige und Seewand [Abb. 3], 136 Rießloch; vgl. GÄGGERMEIER 1997) und am Dreiländereck (107 Markscheide).

Eine weitgehende Einheit bilden die Aufnahmeflächen der Reservate in der Fränkischen Alb. Sie umfassen die Gebiete im Hienheimer Forst bei Kelheim 99 Platte, 100 Donauhänge, 101 Bruckschlägelleite, 102 Hammerleite, 103 Knittelschlag (Abb. 4) und 110 Klamm als auch die weiter nördlich gelegenen Reservate 109 Naabrangen, 150 Mannsberg und 160 Mittelberg. Leitgesellschaften sind reichere Ausprägungen des *Galio odorati-Fagetum* sowie das *Hordelymo-Fagetum*, daneben finden sich auf flachgründigen Humus-Carbonatböden ein *Carici-Fagetum* und auf Block- und Hangschutt *Tilio platyphylli-Acerion pseudoplatani*-Gesellschaften. Den Flächen im Juragebiet am nächsten kommen die Reservate des Neuburger Waldes 96 Habichtsbaum, 97 Hecke und 98 Leitenwies. Sie liegen zwar im Gneisgebiet, beinhalten aber ebenfalls edellaubholzreiche Wälder im Bereich



Abb. 4: Das in der Südlichen Frankenalb gelegene Naturwaldreservat 103 Knittelschlag liegt auf einem Plateau zwischen zwei Trockentälern und einem Südwesthang, bei 440–482 m ü. NN. Im Zentrum stockt ein *Galio odorati-Fagetum* in submontaner Höhenform. Die Beteiligung der Fichte ist auf ehemalige Nutzungseinflüsse zurückzuführen.

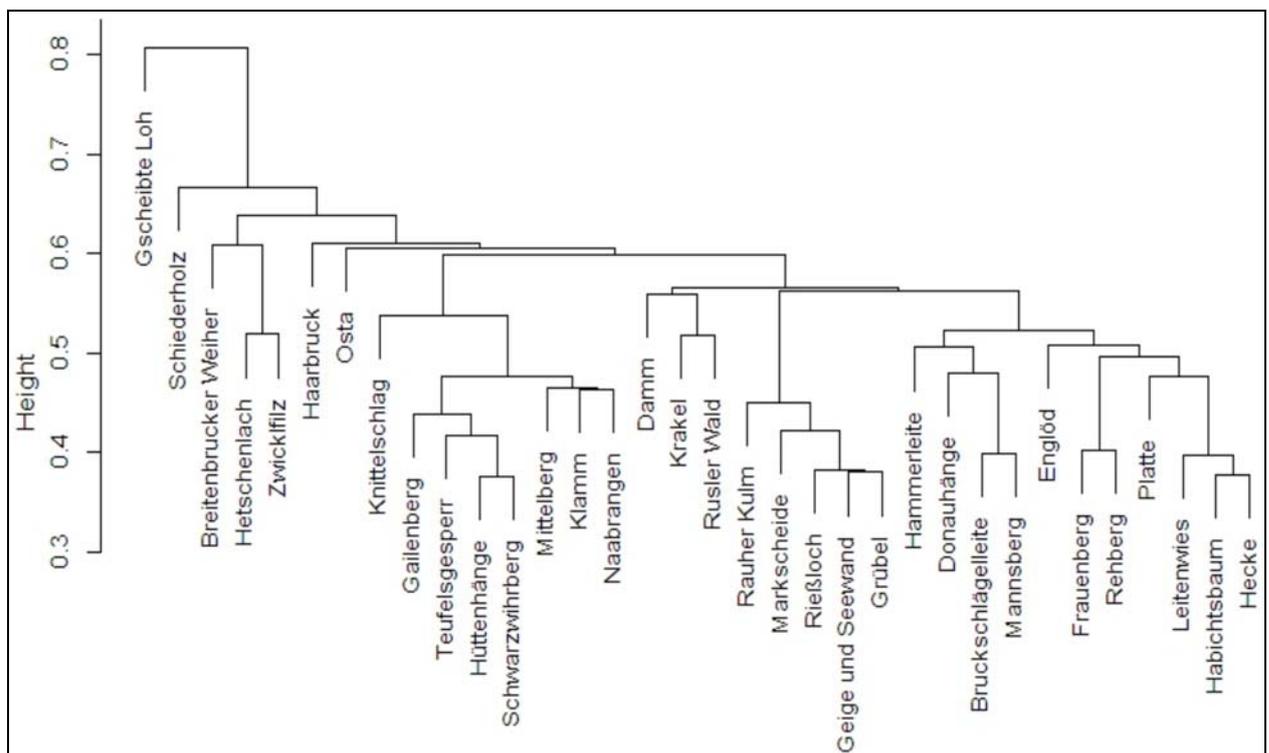


Abb. 5: Cluster-Dendrogramm (Methode: single cluster, Distanz nach Bray) auf der Grundlage der Naturwaldreservat-spezifischen Nachweise der Gefäßpflanzenarten.

von Hangkomplexen mit nachschaffender Kraft sowie fels-, block- und hangschuttgeprägten Sonderstandorten.

Über die Verteilung der Reservate spannt sich neben den geschilderten, sich vorrangig aus Lage und Boden ergebenden Parametern ein Gradient auf, der sich überwiegend aus dem Klimafaktor Höhenlage erklärt. Die Clusteranalyse auf der Grundlage dieser Daten (Abb. 5) zeigt zunächst eine Trennung zwischen den feuchten bzw. nassen Moor- und Bruchwäldern zu allen anderen Reservaten, deren Wälder auf mineralischen Böden stocken. In Kleingruppen clustern hier v. a. geographisch nah beieinanderliegende Flächen, ansonsten sind auf den ersten Blick keine weiteren klaren Großcluster zu erkennen. So fügen sich auch die Reservate mit Anteilen an Hochlagen-Fichtenwald in die sonst überwiegend durch Buchenwälder charakterisierten Flächen ein.

Die Ableitung von charakteristischen Arten lässt die erweiterte DCA zu, deren Ergebnisse aufgrund schlechter graphischer Darstellbarkeit im Folgenden nur textlich erläutert werden. Die Naturwaldreservate im Oberpfälzischen Hügelland sind durch eine Reihe von Arten nährstoffärmerer (oligo- bis mesotropher) Moore und Anmoore wie z. B. *Molinia caerulea*, *Vaccinium oxycoccos*, *Frangula alnus* und *Salix cinerea* gekennzeichnet. Für die Hochlagen des Hinteren Bayerischen Waldes ist dagegen eine Kombination hygro- und psychrophiler Arten der Nadelwälder (z. B. *Blechnum spicant*, *Calamagrostis villosa*, *Homogyne alpina*, *Soldanella montana*) und Arten subalpiner Hochstaudenfluren (z. B. *Athyrium distentifolium*, *Senecio subalpinus* und *Cicerbita alpina*) prägend.

Für die Fränkische Alb ist eine Mischung aus Laubwaldarten der Anemone- und Waldmeister-Gruppe (z. B. *Anemone nemorosa*, *Galium odoratum*), mit Arten nährstoff- und basenreicher Laubwälder (z. B. *Lamium galeobdolon*, *Symphytum tuberosum*), Kalkzeigern (z. B. *Hepatica nobilis*, *Cephalanthera damasonium*), Sickerfeuchtezeigern (z. B. *Stachys sylvatica*, *Circaea lutetiana*) und Edellaubhölzern (z. B. *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior*) kennzeichnend. Im Donau-Isar- und Isar-Inn-Hügelland treten Arten sommerwarmer Hügellagen (z. B. *Ranunculus auricomus* agg., *Quercus robur*), im Donaumoos Arten der Flussauen und eutropher Talrand-Stauwassermoore (sensu RINGLER & DINGLER 2005; z. B. *Euonymus europaeus*, *Phalaris arundinacea*, *Prunus padus*, *Salix alba*, *Ulmus laevis*) sowie Stickstoffzeiger (*Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*) als prägend hervor.

4.1.2 Standortbezogene Auswertung

Betrachtet man die Vegetation getrennt nach den Standorteinheiten der einzelnen Reservate (Abb. 6), so werden die bei der auf die Naturwaldreservate bezogenen Auswertung gefundenen Gesetzmäßigkeiten unterstützt. Allerdings wird deutlich, dass diese Auswertung die Überschneidungsbereiche zwischen den Wuchsgebieten erweitert. Zudem tritt eine Verschneidung zwischen den Artenzusammensetzungen der subkontinentalen Waldhochmoore des Oberpfälzischen Hügellandes mit den Latschen-Hochmooren des Hinteren Bayerischen Waldes auf.

In der nicht graphisch dargestellten, standortbezogenen Clusteranalyse sind einige homogene Einheiten gut abgesetzt. Zum einen die von Fichten geprägten Reservate der Hochlagen in der Arberregion und am Dreiländereck. Eine zweite Gruppe bilden Artenkombinationen montaner Bergmischwälder des Vorderen Bayerischen Waldes (92 Krakel, 151 Rauher Kulm, 95 Rehberg) sowie submontaner Buchenwälder mit Tanne und Fichte des Isar-Inn-Hügellandes (142 Englöd). Eine dritte Gruppe wird von Artengemeinschaften aus Buchenwäldern mit Eiche gebildet (unweit von Donau und Inn im Neuburger Wald, aus den Reservaten 98 Leitenwies und 96 Habichtsbaum). Eine vierte Gruppe ergibt sich aus den Artenkombinationen edellaubholzreicher Buchenwälder der Frankenalb (100 Donauhänge) und des Neuburger Waldes (97 Hecke, 96 Habichtsbaum). Klar umrissen ist auch ein Cluster von Artenkombinationen der Kiefern-Naturwaldreservate des Oberpfälzischen Hügellandes (149 Breitenbrucker Weiher, 139 Hetschenlach, 112 Gscheibte Loh). Auf den Standorteinheiten ist das *Vaccinio-Pinetum sylvestris* vorherrschend. Schließlich lassen sich innerhalb des Clusters noch zwei kleinere homogene Gruppen erkennen: zum einen die Erlenbruchwälder (67 Schiederholz [Abb. 9] und 66 Haarbruck), zum anderen die von Rot-Buche, Fichte und Wald-Kiefer geprägten Mischwälder des NWR 147 Damm im Donau-Isar-Hügelland.

Neben den beiden Parametern Höhenlage und Jahresmitteltemperatur konnten auf der Ebene der forstlichen Standorteinheiten auch Indikatoren für den Wasserhaushalt und die Substratgruppe berücksichtigt werden. Die DCA schreibt diesen beiden Faktoren auch senkrecht zu den erstgenannten eine Erklärung der Artenverteilung zu. Wie zu erwarten, spannt sie den Gradienten von trockenen Humus-Carbonatböden im Jura bis hin zu den feuchten, sauer-nährstoffarmen Anmoor- bis Zwischenmoorböden der Moorwälder auf. Auf der Basis der erweiterten DCA (Arten-Standort-Beziehungen) zeigen die Analysen ähnliche Ergebnisse wie bei der auf die Reservate bezogenen Auswertung (vgl. Kap. 4.1.1).

4.2 Moose

Bei den Moosen stellt sich bei der DCA (Abb. 7) ein entsprechendes Bild wie bei den Gefäßpflanzen dar. Auch wenn das Bild auf den ersten Blick weniger deutlich erscheint, zeigt sich wiederum der Gradient von der Frankenalb über das Donau-Isar- und das Isar-Inn-Hügelland einschließlich Neuburger Wald zum Oberpfälzer und Bayerischen Wald (ohne Neuburger Wald) bzw. dazu etwas abgesetzt, aber mit gemeinsamer Schnittmenge, zum Oberpfälzischen Hügelland.

Im Unterschied zu den Gefäßpflanzen ist zwar die Verschneidung zwischen Donau-Isar-Hügelland und Oberpfälzer Wald weniger evident, jedoch ist entlang des wichtigsten Gradienten, der über die erste Achse aufgespannt ist, wiederum eine enge Nachbarschaft erkennbar. Die starke Überschneidung zwischen den Artengemeinschaften des Bayerischen Waldes und des Oberpfälzischen Hügellandes erklärt sich daraus, dass die Moos-Synusien der Moore über die Gebiete hinweg immer eine recht einheitliche, sehr spezifische Artenzusammensetzung aufweisen.

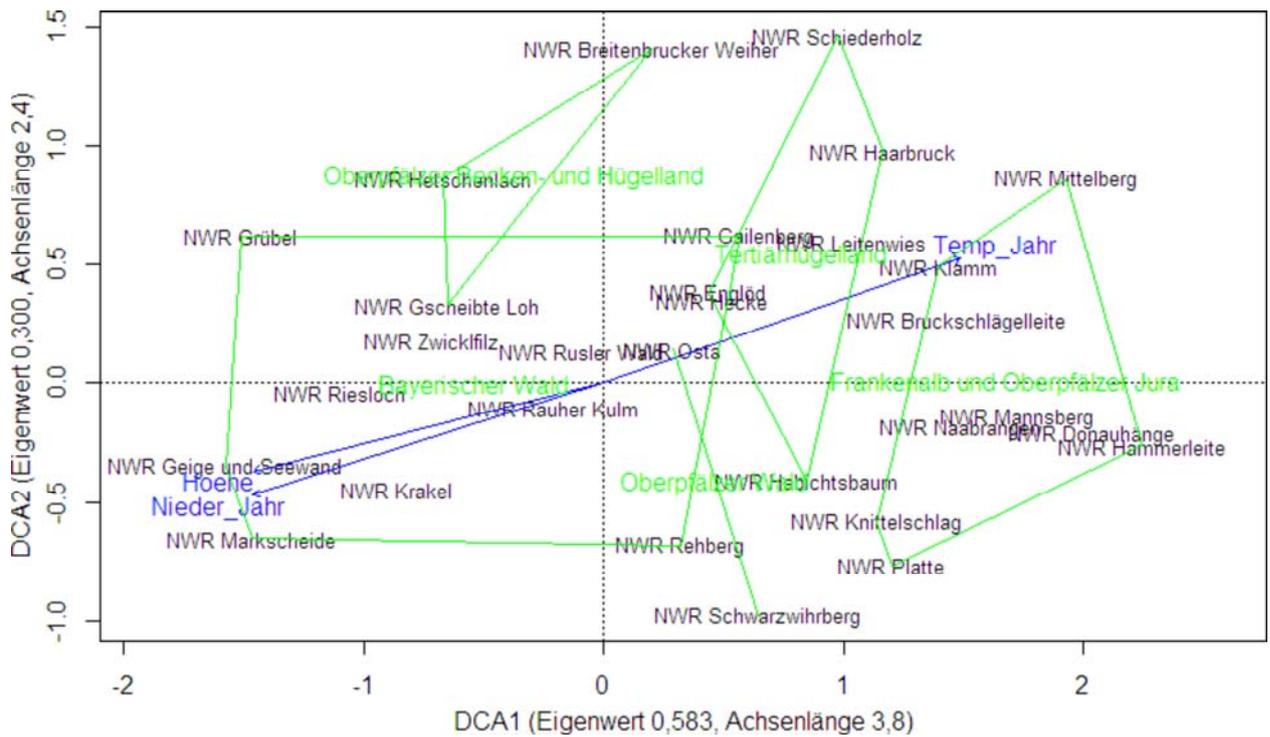


Abb. 7: Ordination der Naturwaldreservate mit Hilfe einer DCA auf Grundlage der Naturwaldreservat-spezifischen Nachweise der Moosarten mit Verschneidung der Umweltparameter (Temp_Jahr = Jahresmitteltemperatur, Hoehe = unterste Meereshöhe des jeweiligen Reservats, Nieder_Jahr = Jahresniederschlag) und der Wuchsgebiete (Naturräume).

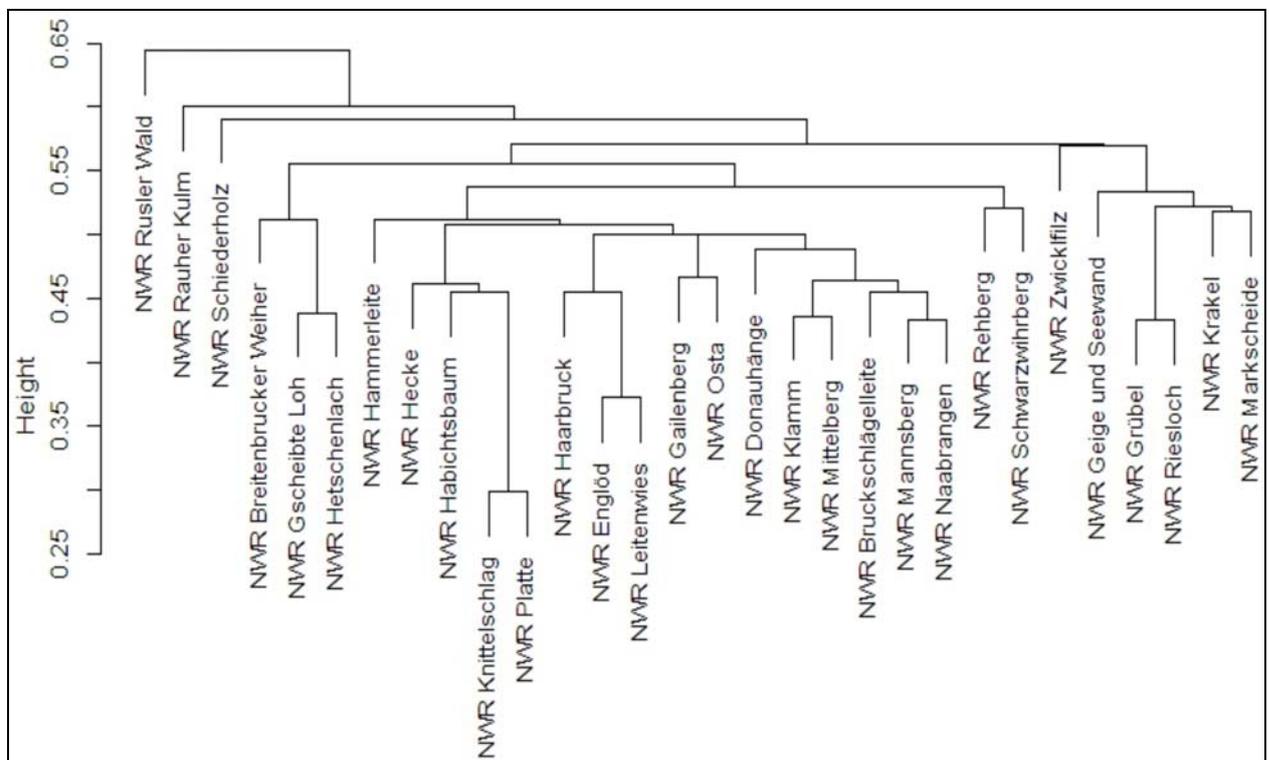


Abb. 8: Cluster-Dendrogramm (Methode: single cluster, Distanz nach Bray) auf der Grundlage der Naturwaldreservat-spezifischen Nachweise der Moosarten.

Moose sind (vermutlich sogar in erster Linie wegen ihres besonderen Generationswechsels) oft ausgesprochene Spezialisten für feuchte Standorte geworden oder geblieben. Die hier aufscheinende prägende Bedeutung der Moore ist zu ergänzen durch die Bedeutung der Hochlagen (94 im NWR Grübel festgestellte Moosarten; vgl. Kap. 4). Der festgestellte Hochlagen-Schwerpunkt gilt ebenso für Flechten (BLASCHKE et al. 2011, WALENTOWSKI 2012).

Die Clusteranalyse (Abb. 8) ergibt eine größere Gruppe mit überwiegend von Rot-Buchen dominierten Laubmischwäldern der Fränkischen Alb, des Donau-Isar- und Isar-Inn-Hügellandes einschließlich Neuburger Wald, aber auch des Oberpfälzer Waldes und des Falkensteiner Vorwaldes, sowie eine weitere Gruppe, die in erster Linie von den Fichtenwäldern geprägt wird, und schließlich eine Gruppe der Kiefern-Naturwaldreservate. Die Ableitung von charakteristischen Arten durch die erweiterte DCA, aufgrund schlechter graphischer Darstellbarkeit wie bei den Gefäßpflanzen nur textlich wiedergegeben, zeigt wiederum regionaltypische Muster. Als typische Arten für die Wälder der Frankenalb lassen sich z.B. *Ctenidium molluscum* und *Porella platyphylla* identifizieren. Für die sauren und nährstoffarmen Moore in den Naturwaldreservaten des Oberpfälzischen Hügellandes sind z.B. die Torfmoose *Sphagnum magellanicum*, *Sphagnum russowii* und *Sphagnum riparium* sowie das Laubmoos *Polytrichum commune* bezeichnend. Für die Fichten-Hochlagenwälder des Hinteren Bayerischen Waldes sind wie bei den Gefäßpflanzen beispielhaft austrocknungsempfindliche, psychro- und hygrophile Arten zu nennen, z.B. Lebermoose wie *Barbilophozia* spp., *Calypogeia neesiana* und *Pellia epiphylla*.

5. Diskussion

Den Zusammenhang von räumlichen Verteilungsmustern von Gefäßpflanzen und Kryptogamen entlang des Höhengradienten konnten bereits BÄSSLER et al. (2009) in ihren Untersuchungsflächen im Nationalpark Bayerischer Wald und BLASCHKE et al. (2011) in den Naturwaldreservaten des Neuburger und allgemein des Bayerischen Waldes deutlich machen. Auf Basis der Auswertung mit den hier vorliegenden Aufnahmen konnte dies auch auf größerer Landschaftsebene bestätigt werden. Die Verteilung der Flächen und der Wuchsgebiete im DCA-Diagramm zeigt wiederum einen deutlichen Gradienten, der durch die Höhenlage bzw. den Jahresniederschlag und damit in umgekehrter Richtung zusammenfallend mit der Jahresmitteltemperatur geprägt wird. Die Gamma-Diversität, welche die Teildiversitäten der einzelnen Elemente auf Landschaftsebene zusammenfasst (BEIERKUHNEIN 2003), ist somit vorrangig durch den Klimafaktor Höhenlage bestimmt.

Bei der nach forstlichen Standorteinheiten bewerteten Aufnahmevariante konnten als weitere Größen auch die Substratgruppen und der Wasserhaushalt mit in den Auswerteprozess eingeschlossen werden. Beide Parameter bilden sich im Diagramm der DCA weitgehend senkrecht auf der bestehenden Achse ab. Daraus kann geschlossen werden, dass diese beiden Größen eine gute weitere Erklärung für

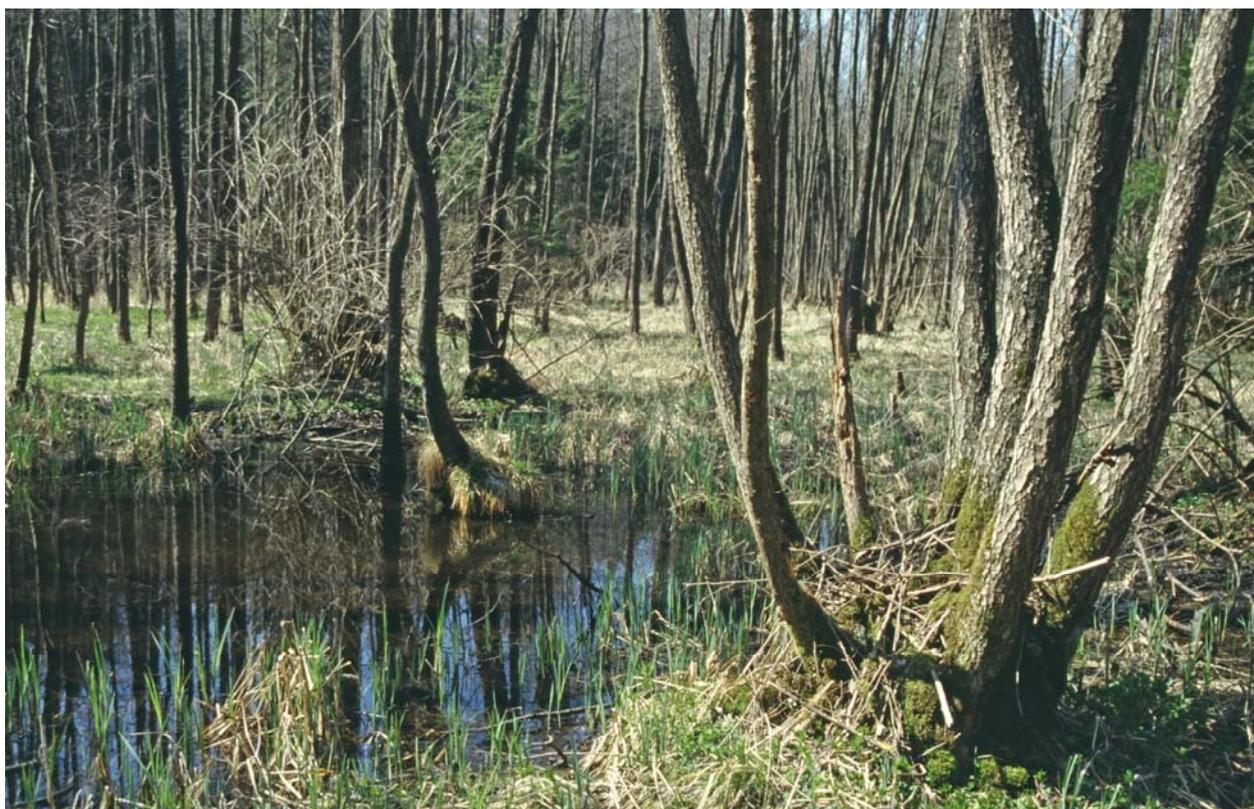


Abb. 9: Das westlich der Ilm gelegene Naturwaldreservat 67 Schiederholz ist auf Ausläufern des Feilenmooses südöstlich von Ingolstadt gelegen. Aufgrund des hohen Wasserüberschusses hat sich die Schwarz-Erle mit einem Anteil von 80 % des Baumbestandes gegen die anderen Baumarten durchgesetzt.

unterschiedliche Artenzusammensetzungen der einzelnen Standorte bieten. Zwar sind die Möglichkeiten, mit den lediglich nominalskalierten Kartiereinheiten der forstlichen Standortskartierung zu rechnen, im Vergleich zu den intervall- und ratioskalierten Variablen Höhenlage und Jahresmitteltemperatur begrenzt (LEYER & WESCHE 2007), der Einfluss der standörtlichen Differenzierung auf die Phytodiversität wird in den Auswertungen trotzdem deutlich erkennbar. So zeigt z.B. die sowohl in der Clusteranalyse, als auch bei der DCA festgestellte breite Streuung der Aufnahmeflächen des NWR Donauhänge, wie stark die Beta-Diversität dieses Reservats mit dessen herausragender standörtlicher Vielfalt verknüpft ist. Auch andere Ergebnisse, wie z.B. die Verbindung zwischen einzelnen Standorten der Moore im Bayerischen Wald und im Oberpfälzischen Hügelland im Gegensatz zur Bewertung auf der Grundlage der gesamten Naturwaldreservate als Einheit, macht auch deutlich, wie differenziert sich über Lage und Klima hinweg der Standort auf Artenzusammensetzungen auswirken kann.

5.1 Gefäßpflanzen

Der Wandel der in den Reservaten erfassten Gefäßpflanzenarten spiegelt entlang der Achsen die dargestellten Zusammenhänge explizit wieder. Die für den Artenwandel wirksamen Standortfaktoren werden darin erkennbar. So nehmen entlang der Achse 1 die Kalkzeiger (sowie Nährstoffzeiger) ab und die Säurezeiger zu. Der

Höhengradient erscheint in Achse 2 als ein Gefälle von Wärmezeigern (von Arten der Niederungen, Becken- und Hügellagen) zu den kälteliebenden Arten (in den Hochlagen des Hinteren Bayerischen Waldes). In Randbereichen des Ordinationsraumes erscheinen durchaus auch Arten wie *Euonymus europaeus*, *Prunus padus*, *Ranunculus auricomus* agg., *Ranunculus ficaria* oder *Molinia caerulea* agg. und *Scutellaria galericulata*. Diese sind zwar in ganz Bayern und Deutschland weit verbreitet, wurden aber aufgrund der wärme-klimatischen und standörtlichen Unterschiede zwischen den Reservaten als „regionalspezifisch“ und „standortspezifisch“ identifiziert.

5.2 Moose

Bei den Moosarten ist die Vollständigkeit der Arterfassung stärker als bei den Gefäßpflanzen von den jeweiligen Kartierern, ihren spezifischen Artenkenntnissen und der gewählten Aufnahmemethode (Ausschluss oder Einbeziehung kleinstandörtlicher Sonderstandorte) abhängig. Daher müssen wohl einige Abweichungen bei der Aufnahme einzelner Reservate auch auf uneinheitlichen Erfassungsgrad zurückgeführt werden. Wie die vorliegende Arbeit zeigt, stellt sich bei den Moosen letztlich dasselbe Gradientengefälle als entscheidend für die Zusammensetzung der Artengemeinschaften heraus wie bei den Gefäßpflanzen. Belege für die Anpassung der Moose an die Höhenlage sind bereits aus den Tropen belegt (FRAHM 1990, FRAHM & GRADSTEIN 1991). Auch aus der Lage der einzelnen Aufnahmeflächen zueinander zeigen sich viele Parallelen zu den Analysen für die Gefäßpflanzen. Eine Abweichung stellt das am Arber gelegene Naturwaldreservat Grübel dar, das bei der Artenzusammensetzung der Moose viel stärker durch die Moorflächen geprägt wird als dies bei den Gefäßpflanzen der Fall ist. Das Naturwaldreservat Zwicklfilz, das ebenso im Wesentlichen durch seine Moorflächen geprägt wird, ist wie bei den Gefäßpflanzen eng an die Reservate der Oberpfalz angenähert. Somit wird die besondere Bedeutung von feuchten Standorten für die Diversität der Moosflora sichtbar.

6. Ausblick

Die durchgeführten Datenerhebungen und -auswertungen zeigen die Potenziale der Naturwaldreservate für regionalisierte Kalibrierungen von Arten-Standort-Beziehungen und räumliche Artenverbreitung und verdeutlichen die Wertigkeiten von standörtlichen Abfolgen und von bestimmten Habitaten für die Biodiversität. Die angewandte Forschung über Naturwaldreservate kann wertvolle Referenzsysteme für die „global change“-Forschung, für die Arten-Verbreitungs-Modellierung und für geeignete Schwerpunktsetzungen im Naturschutz liefern.

Dank

Unser Dank gilt Dr. Klaus von der Dunk (Hemhofen), der uns bei der Erfassung der Moosarten unterstützt hat.

Literatur

- AK STANDORTSKARTIERUNG (2003): Forstliche Standortsaufnahme. – 6. Aufl., 352 S., Eching bei München.
- BÄSSLER, C., FÖRSTER, B., MONING, C. & MÜLLER, J. (2009): The BIOKLIM Project: Biodiversity Research between Climate Change and Wilding in a temperate montane forest – The conceptual framework. – Waldökol. Landschaftsforsch. Naturschutz **7**: 21–34.
- BEIERKUHNLEIN, C. (2003): Der Begriff Biodiversität. – Nova Acta Leopoldina N. F. **87**(328): 51–71.
- BAYERISCHES GEOLOGISCHES LANDESAMT (Hrsg.; 2004): GeoBavaria – 600 Millionen Jahre Bayern. – 92 S., München.
- BAYER. STMELF (2013): Bekanntmachung des Bayerischen Staatsministeriums für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten vom 1. Juli 2013, Az.: F3-7711.7-1/26. – **URL**: <https://www.verkuendung-bayern.de/allmbl/jahrgang:2013/heftnummer:9/seite:317> (Abruf am 03.09.2013).
- BAYER. STREG (2005): Waldgesetz für Bayern (BayWaldG) in der Fassung der Bekanntmachung vom 22. Juli 2005. – **URL**: <http://www.stmelf.bayern.de/wald/forstpolitik/waldgesetze/> (Abruf am 03.09.2013).
- BLASCHKE, M., BRADTKA, J., BUSSLER, H., FISCHER, H., MÜLLER-KROEHLING, S., WALENTOWSKI, H. & FISCHER, A. (2011): Naturwaldreservate im Höhengradient als Indikatoren für den Klimawandel. – LWF aktuell **85**: 6–8.
- BROSINGER, F. (2009): Naturwaldreservate in Bayern – gestern, heute und in Zukunft. – LWF Wissen **61**: 7–10.
- BUSSLER, H., JARZABEK-MÜLLER, A. & MÜLLER-KROEHLING, S. (2013): Die boreomontane Käferfauna des Naturwaldreservats „Zwicklfilz“ im Inneren Bayerischen Wald. – Nachrichtenbl. Bayer. Entomol. **62**(3/4): 58–62.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. – 6. Aufl., [XXIII] + 1334 S., Stuttgart.
- FRAHM, J.-P. (1990): The altitudinal zonation of bryophytes on Mt Kinabalu. – Nova Hedwigia **51**: 121–132.
- FRAHM, J.-P. & GRADSTEIN, S. R. (1991): An altitudinal zonation of tropical rain forests using bryophytes. – J. Biogeogr. **18**: 669–678.
- GAGGERMEIER, H. (1997): Flora und Vegetation in den Naturschutzgebieten „Großer Arbersee und Arberseewand“ und „Riesloch“. – Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz **144**: 28–38.
- GULDER, H. J. (2001): Karte der Forstlichen Wuchsgebietsgliederung Bayerns. – In: WALENTOWSKI, H., GULDER, H. J., KÖLLING, C., EWALD J. & TÜRK, W. (2001): Die regionale natürliche Waldzusammensetzung Bayerns. – LWF Wissen **32**: 98.
- HACKER, H. (1995): Insektenfauna der Gebirge Bayerns: aktueller Kenntnisstand und bemerkenswerte Funde aus den ostbayerischen Grenzgebirgen und den bayerischen Alpen – Ergebnisse der Kartierung der Naturwaldreservate Bayerns (*Lepidoptera*, *Trichoptera*, *Neuropteroidea*, *Ephemeroptera*, *Odonata*). – Beitr. Bayer. Entomofaun. **1**: 199–265.
- HERA, U., RÖTZER, T., ZIMMERMANN, L., SCHULZ, C., MAIER, H., WEBER, H. & KÖLLING, C. (2012): Klima en détail – Neue, hochaufgelöste Klimakarten bilden wichtige Basis zur klimatischen Regionalisierung Bayerns. – LWF aktuell **86**: 34–37.
- JANSEN, F. & DENGLER, J. (2008): GermanSL – Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – Tuexenia **28**: 239–253.

- LEYER, K. & WESCHE, I. (2007): *Multivariate Statistik in der Ökologie*. – 221 S., Berlin.
- LFU (Bayerisches Landesamt für Umwelt; 2012): *Karte der Naturraum-Haupteinheiten und Naturraum-Einheiten in Bayern*. – **URL:** http://www.lfu.bayern.de/natur/naturraeume/doc/haupteinheiten_naturraum.pdf (Abruf am 20.09.2013).
- LWF (Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft; 2013): *Naturwaldreservate – Freilandlaboratorien zur Erforschung von Wald im Klimawandel*. – **URL:** <http://www.lwf.bayern.de/waldoekologie/naturschutz/naturwaldreservate/> (Abruf am 03.09.2013).
- OKSANEN, J., GUILLAUME BLANCHET, F., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMO, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. (2013): *vegan: Community Ecology Package*. – R package version 2.0-9. – **URL:** <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf> (Abruf am 20.09.2013).
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011): *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – **URL:** <http://www.R-project.org/> (Abruf am 20.09.2013).
- RENNWALD, E. (Bearb.; 2000): *Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands*. – Schriftenr. Vegetationskd. **35**: 89–800.
- RINGLER, A. & DINGLER, B. (2005): *Moortypen in Bayern*. – Schriftenr. Bayer. Landesamt Umweltschutz **180**: 1–103.
- RÖSLER, R. & SCHMIDT, A. (2000): *Naturwaldreservate im Bezirk der Forstdirektion Niederbayern-Oberpfalz*. – Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **61**: 751–773.
- WALENTOWSKI, H. (2012): *Moose und Flechten*. – **URL:** <http://www.lwf.bayern.de/waldoekologie/naturschutz/biodiversitaet/45201/> (Abruf am 03.09.2013).
- WALENTOWSKI, H., EWALD, J., FISCHER, A., KÖLLING, C. & TÜRK, W. (2013): *Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz*. – 3. Aufl., 442 S., Freising.

Manuskript eingereicht am 20.09.2013

Anschriften der Verfasser:

Markus Blaschke
Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft
Abt. Biodiversität, Naturschutz, Jagd
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1
D-85354 Freising
E-Mail: Markus.Blaschke@lwf.bayern.de

Dr. Helge Walentowski
Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft
Abt. Biodiversität, Naturschutz, Jagd
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1
D-85354 Freising
E-Mail: Helge.Walentowski@lwf.bayern.de

Paula Mercier
Bayer. Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft
Abt. Biodiversität, Naturschutz, Jagd
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 1
D-85354 Freising
E-Mail: p-mercier@web.de

Dr. Anton Schmidt
Regensburger Straße 14
D-93161 Sinzing
E-Mail: dr.anton_schmidt@t-online.de

Ulrich Teuber
Hinter der Grieb 3
D-93047 Regensburg
E-Mail: ulrich_teuber@t-online.de