

Jiřina Sla v í k o v á:

## Einfluss der Buche (*Fagus silvatica* L.) als Edifikator auf die Entwicklung der Krautschicht in den Buchenphytozönosen

(Von der Lehrkanzel für Botanik der Karls-Universität in Prag)

Die Struktur der Buchenwaldphytozönose variiert von den mehrschichtigen Phytozönosen mit reichlich entwickelter Krautschicht bis zu den einschichtigen Buchenwäldern mit sporadisch entwickelter oder überhaupt unterdrückter Krautschicht, s. g. *Fagetum subnudum* und *Fagetum nudum*, die als verarmtes Stadium einer anderen Buchenphytozönose betrachtet werden (D o m i n 1931). Solche *Fageta subnuda* und *nuda* kommen sowohl in niedrigeren, klimatisch trockeneren Lagen, als auch, was wichtig ist, in eigener vertikaler Buchenzönose vor, wo in einigen Fällen auch gebirgsurwaldliche Buchenbestände mit wenig entwickelter bis unterdrückter Krautschicht (meistens auf Kalk- oder Dolomitunterlage) vorkommen.

Buchenbestände mit unentwickelter Krautschicht stellen sowohl vom theoretischen, als auch vom praktischen Gesichtspunkte aus ein interessantes und wichtiges Problem dar. Es wurde vorausgesetzt, dass die Genese dieses Typus nicht einheitlich ist und dass sie durch mehrere andere Ursachen bedingt wird. Es wurde deshalb der Zusammenhang ihrer Existenz mit einer gewaltigen Buchenstreuschicht, mit Beschattung eines dichten Kronenschlusses, mit Bodentrockenheit, Exposition und Orographie, klimatisch bedingtem Mangel an Niederschlägen und in einigen Fällen auch mit durch anthropischen Einfluss herbeigeführter Degradation festgestellt (H i l i t z e r 1926, D o m i n 1931, Z l a t n í k 1935, K l i k a 1936, M i k y š k a 1939, F u t á k 1943, B e l d i e 1951, N e u w i r t h 1954). All diese von Beobachtung und Erfahrung ausgehenden Erläuterungen bemühten sich, die Ursachen nur in der Umwelt zu suchen und liessen die direkte Wirkung der eigenen Baumschicht ausser acht.

Die Aufgabe dieser Arbeit besteht darin, die Wirkung der Buche als Edifikator der Buchenphytozönosen und den Wirkungskreis ihres Einflusses bei der Entwicklung dieser Phytozönosen unter Wirkung anderer ökologischer Standortsfaktoren festzustellen und zu definieren. Das Ziel der Arbeit war, die ökologische und synökologische Bedeutung der Buchenbaumschicht in dem oberirdischen Teile und besonders in dem Bodenraume für die Entwicklung der Krautschicht und die Verjüngung in der Phytozönose auszuwerten. Da ich in meiner Arbeit nicht nur von dem Buchenbestande als Ganzen, sondern auch von den ökologischen Verhältnissen unter einzelnen Buchengruppen in der Mitte einiger Buchen-Eichenmischbestände ausgehe, kann man die spezifischen ökologischen Verhältnisse in diesen Buchengruppen mit den Verhältnissen ausser denselben vergleichen und auf Grund dieses Vergleiches den spezifischen Einfluss der Buche in dem Bestande als einen ökologischen Faktor festsetzen. Dieser spezifische Einfluss der Buche ist dann in den reinen Buchenbeständen in seiner quantitativen Wirkung noch integriert und wird somit zu einem der entscheidenden synökologischen Faktoren der Buchen-

bestände. Ein solcher Vorgang (d. h. von der Feststellung der ökologischen Wirkung in einer reinen Gruppe einzelner Buchen bis zu ihrer potenzierten Wirkung in einem reinen Buchenbestande) ermöglicht eine mehr berechtigte Verallgemeinerung als der umgekehrte Vorgang, welcher nur von den synökologischen Verhältnissen ausgeht, in welchem Falle es unmöglich ist, ohne Experiment die einzelnen Faktoren zu isolieren, sie quantitativ zu bewerten und unter denselben die Ursachen der untersuchten Erscheinung festzustellen.

## Versuchsflächen

Als Objekte meiner Experimente habe ich folgende Bestände ausgewählt:

1. Hochstämmiger Buchenwald im Forstrevier „Hluboká“, ungefähr 3 km nordwestlich von Chocení, caa 310 m ü. M. Durchschnittliche Niederschlagsmenge 713 mm (Chocení). *Fagetum nudum*. Baumhöhe 18–20 m, Brusthöhendurchmesser der Buchen in der Umgebung des Versuchsortes 20–35 cm, Stammweite 4–5 m, Kronenschluss 0,9, Neigungsgrad 15°. Nordexposition. Unzersetzte Waldstreu 0,5–1 cm, darunter halbzersetzte Waldstreu 1,5 cm und tiefer eine chocoladenbraune, stark durchwurzelte Schicht (2–10 cm), welche allmählich in eine ockergelbe, verfestigte, tonige Erde übergeht. Unterlage Turontone. Mechanische Struktur der Erde: I. Kat. 69,36 %, II. Kat. 4,56 %, III. Kat. 3,84 %, IV. Kat. 22,24 %. Gesamte Klassifikation nach Novák: Tonerde. Maximale Kapillarkapazität: 34,2%, Hygroskopizitätszahl  $V_h = 7,867$ .

2. Reiner Buchenwald auf dem Abhange des Berges Milešovka (Böhmisches Mittelgebirge), caa 800 m ü. M. Durchschnittliche Niederschlagsmenge 607 mm (Milešovka). Versuchsflächen im *Fagetum nudum*; Niederwald, Baumhöhe 18–20 m, durchschnittlicher Brusthöhendurchmesser 20 cm, Stammweite 5–8 m, Kronenschluss 0,9–1 m. Neigungsgrad 25 bis 30°. Schuttboden, unzersetzte Waldstreu 5 cm, halbzersetzte Waldstreu 2 cm, darunter schwarze Humuserde, durchweht von feinzurzelnder Buche auf die Weise, dass sie einen kompakten abreibbaren Filz (2–10 cm) bildet. Feines bis grobes Skelett von 50 %, das in einen phonolithischen, blockigen Schutt übergeht. Zwecks Vergleiches wurden gleichzeitig die Verhältnisse auf den Flächen in der Assoziation *Fagus sylvatica*–*Tilia platyphyllos* K k a 1951 in demselben Bestande studiert.

3. Buchengruppen ohne Unterwuchs in der Assoziation *Abieto*–*Fagetum querceto*–*carpinetosum* K k a 1941 im Forstrevier Dřevíč im Krivoklátsgebiet, Abt. 29c, caa 440 m ü. M., durchschnittliche Jahresniederschläge 547 mm. Baumhöhe 20–22 m, Brusthöhendurchmesser 30–48 cm, Buchenstammweite auf der Versuchsfläche 6–8 m. Kronenschluss 0,9, Neigungsgrad 4°. Unzersetzte Waldstreu 0,5–1 cm, halbzersetzte Waldstreu 1–2 cm, grauer Humuslehm bis 2–7 cm durchwurzelt, darunter ockergelbe Tonerde mit 60 % grobes Skelett von 7–35 cm, durchwurzelt, welche in eine verfestigte rostbraune Tonerde, ein grobes 60% Quarzskelett übergeht. Mechanische Struktur der Erde: I. Kat. 56,13 %, II. Kat. 22,108 %, III. Kat. 8,36 %, IV. Kat. 12,4 %. Gesamte Klassifikation nach Novák: Tonlehmige Erde. Unterlage: algonkischer Schiefer, maximale Kapillarkapazität 41,8 %, Hygroskopizitätszahl  $V_h = 4,975$ . Als Vergleichsflächen zu diesen unterwuchslosen Buchengruppen wurden in demselben Bestande die Flächen in den Eichengruppen mit entwickelter Krautschicht und die Flächen im nebenan liegenden Buchenbestande, Assoziation *Abieto*–*Fagetum elymetosum* mit dominierendem *Elymus europaeus* L. und 70% Krautschichtbedeckung ausgewählt (Abb. 30a).

4. Zum Vergleiche wurden auch die Verhältnisse in der Assoziation *Fagetum calcareum bohemicum* K k a 1932 auf Koda bei Srbsko untersucht. Baumhöhe auf der Versuchsfläche 20 m, durchschnittliche Stammweite 4–5 m. Krautschichtdecke auf der untersuchten Fläche A 70%, dominierend *Asperula odorata* L., weiter anwesend: *Hepatica nobilis* Mill., *Orob. vernus* L., *Dentaria enneaphylla* L. Fläche B hatte 5 % Bodendecke von *Asperula odorata* L. Neigungsgrad 30°, Exposition NO. Lichte Braunwalderde. Unter einer 1 cm mächtiger Schicht von unzersetzter und halbzersetzter Waldstreu befindet sich ungefähr eine 10 cm mächtige schwarzbraune lockere Krümelstruktur, welche in eine dunkelbraune, humose, 20–30 cm tiefe und reichlich durchwurzelte Schicht übergeht, und schliesslich eine hellbraune Schicht mit feinem Kalkkies, welche sich auf einer Kalkunterlage befindet.

## Methodik

Die Grösse des Einflusses des Wurzelabsaugens auf die Bodenfeuchtigkeit habe ich durch den Unterschied in der Feuchtigkeit zwischen einer Fläche, auf welcher das Wurzelabsaugen unbeeinflusst weiterbleibt, und der in ihrer unmittelbaren Nähe sich befindenden Fläche von

derselben Rhizosphärenschicht, die von dem Wurzelabsaugen künstlich isoliert ist, festgesetzt. Den Bodenraum habe ich von dem Wurzelabsaugen durch das Einlegen von Isolationsblechzylindermäntel in die Bodenhauptrhizosphäre isoliert. Die Zylinderhöhe war 13 cm, Durchmesser 10 cm. Die Zylinder wurden vertikal (in eine unbeschädigte Bodenstruktur) auf die Weise eingelegt, dass sich ihre Oberränder in der Höhe der Erdoberfläche befanden. Der Vorteil solcher Isolationszylinder für unsere Zwecke besteht im Gegensatz zu den Isolationsgräben einerseits in der leicht durchführbaren und verlässlichen Isolation ohne grössere Bodenstrukturbeschädigung, sowie auch darin, dass es möglich ist, die Bodenfeuchtigkeitsproben aus dem abgesaugten und isolierten Bodenraum zu entnehmen, welche nicht mehr als einige cm voneinander entfernt sind, also unter streng identischen Standortbedingungen (Kronenschluss, Niederschläge, Insolation, Verdunstung usw.). Die Isolationszylinder wurden in die Buchenrhizosphäre meistens in der Entfernung von 2–3 m vom Stamme eingelegt. Die Bodenfeuchtigkeitsproben wurden im Laufe der Vegetationsperiode abgenommen, womöglich immer binnen einer niederschlagslosen Periode, um das Fehlzeichen der Resultate zu vermeiden. Die aktuelle (momentane) Bodenfeuchtigkeit wurde mittels Gewichtsmethode festgestellt und auf das ursprüngliche Feuchtigkeitsgewicht umgerechnet. (Ein solcher numerischer Ausdruck auf das Frischgewicht bezogen ist ebenso genau wie auf die Trockenmasse bezogen und noch anschaulicher.)

Bei einzelnen Böden wurde auch der Lentokapillarpunkt nach Sekera, mittels Koeffizienten 2, auf Grund der festgestellten Hygroskopizitätszahl nach Rodewald-Mitcherlich festgestellt. Ausserdem wurde auf den kontrollierten Standorten die maximale Kapillarkapazität nach Novák für einzelne Böden festgestellt sowie die Analyse durch die Dekantationsmethode in Attenberg'schen Zylindern (nach vorhergehender Vorbereitung mittels der internationalen Methode) durchgeführt.

Weiterhin wurde auf verschiedenen Standorten eine rhizologische quantitative Analyse des Buchenwurzelsystems mittels Monolithe (Volumen  $10 \times 10 \times 10$  cm), die zufälligerweise in dem Bestande aus den oberflächlichen Rhizosphärenhorizonten abgenommen wurden, durchgeführt. Das Durchwurzelungsquantum wird durch das Gewicht der lufttrockenen Wurzeln aus dem Bodenumfang auf der Fläche von  $1 \text{ m}^2$  mit 10 cm Tiefe ausgedrückt. Auf Grund des festgestellten Inhalts der Wurzelmasse wurde für jeden Monolith das Durchwurzelungsprozent im gegebenen Bodenumfang ausgerechnet (Jeník in Klika, Novák, Gregor, 1954). Das üblich langwierige Waschen der Wurzeln habe ich auf die Weise beschleunigt, dass ich jeden Monolith in der Lösung von 0,3% Wasserstoffperoxyd 24 Stunden nässen liess. Durch eine heftige Freimachung des Wasserstoffes wurden die Erdschollen in einer solchen Masse zermalmt, dass die Wurzeln nach dieser Nässung fast vollständig gereinigt wurden.

## Experimentaler Teil und Diskussion

### I. Durchwurzelung in den Phytozöosen

In den Buchenbeständen ohne Krautschicht habe ich immer in dem Oberboden eine maximale Durchwurzelung, bestehend vorwiegend aus den aktiven Feinwurzeln von der Durchmesser-kategorie unter 2 mm festgestellt, welche unter der Erdoberfläche aus dem dichten Filze eine kompakte und trennbare 3–8 cm mächtige Schicht bilden.

Es ist interessant, dass eine solche Anhäufung von aktiven Buchenfeinwurzeln in der obersten Bodenschicht nicht in den Buchenphytozöosen mit entwickelter Krautschicht vorkommt. Aus der Tab. 1 kann man ersehen, dass auf den untersuchten Flächen in dem *Fagetum nudum* die Durchwurzelung der Bodenschicht bis in die Tiefe von 10 cm mit den Würzelchen von der Durchmesser-kategorie unter 2 mm durchschnittlich um 254 % höher war als in den Phytozöosen mit entwickelter Krautschicht. Das Gewicht dieser lufttrockenen Wurzeln bildet durchschnittlich 356,5 % des Gewichtes der aus demselben Bodengehalt der Bestände mit Krautunterwuchs stammenden Würzelchen, wo auch kleine Flächen ohne Buchenwurzeln vorkommen.

Eine solche intensive Durchwurzelung des obersten Bodenhorizontes kann man weder in den Eichenwäldern, noch unter den Eichen des Eichen-Buchenmischwaldes vorfinden. Den quantitativen Unterschied der Durchwurzelung des Oberbodens in die Tiefe bis 10 cm können wir nach den

Unterschieden des Gewichtes der trockenen Eichen- und Buchenwurzeln von der Durchmesser-kategorie unter 2 mm aus der Fläche von 1 m<sup>2</sup> in demselben Bestande (ungefähr unter denselben ökologischen Bedingungen) und von demselben Alter beurteilen. Die Masse der Buchenfeinwurzeln war durchschnittlich um 274,5 % höher als die Masse der Eichenfeinwurzeln (S l a v í k, S l a v í k o v á, J e n í k 1957).

Auf Grund der bisherigen Kenntnisse können wir nicht behaupten, dass diese Durchwurzelungsmasse der obersten Bodenschicht durch die Buche ausschliesslich oder vorwiegend durch die absolut höhere Menge von Buchenwurzeln verursacht wird. Da diese maximale Durchwurzelung dieser Bodenhorizonte nicht in allen Buchenwäldern vorkommt, ist daher diese Durchwurzelungskonzentration eine induzierte, durch die Standortbedingungen beeinflusste Eigenschaft. Diese Buchenwurzelkonzentration wurde bereits in den kahlen Buchenwäldern beobachtet. So hat z. B. P o p o v a (1951) im *F. nudum* (*Fagus orientalis* L i p s k y) auf den kaukasischen sandigen Skelettböden im obenliegenden Humushorizonte einen kompakten Buchensaugwurzelfilz festgestellt. N e u w i r t h (1954) hat in den kahlen, reinen Buchenwäldern auf den Skelettrezzinen unmittelbar unter der Erdoberfläche einen dichten Filz aus Buchenfeinwurzeln gefunden, M e u s e l (1952) hat in den trockeneren Gebieten auf den Lössböden bei der Buche in geschlossnem Bestand eine reiche Durchwurzelung des oberen humosen Bodenhorizonts mit filzweise verflochtenen Saugwurzeln festgestellt. P a s s a r g e (1953) beschreibt in den kahlen Buchenwäldern eine maximale Durchwurzelung des Oberbodens mit Buchenfeinwurzeln. Er betont auch, dass er eine solche Durchwurzelung der Erdoberfläche noch nie in den Eichenbeständen gefunden hatte. H a r l e y (1940) hat auf den seichten Skelettrezzinen durchschnittlich eine um 56,6 % höhere Durchwurzelung der Buche im Boden bis 20 cm als bei den auf den tiefen Böden wachsenden Buchen festgestellt.

Es ist allerdings selbstverständlich, dass eine grössere Blattfläche bei der Buche (dichter Kronenschluss im Gegensatz zur Eiche) eine verhältnismässig grössere Gesamtfläche von Saugwurzeln schon aus Transpirationsgründen erfordert. Die Eigenschaft, die Saugwurzeln bis zur maximalen Durchwurzelung des Oberbodens zu konzentrieren, erscheint jedoch als eine spezifische Eigenschaft der Buche.

Diese genetisch bedingte Spezifität des Wurzelsystems der Buche, die sich durch eine charakteristisch dichte Verzweigung in feine Saugwurzeln auszeichnet, trägt zur Fähigkeit dieser Konzentration bei. B ü s g e n (1905) charakterisierte die Buche nach dem Typus der Wurzelverzweigung und der Menge der Saugwurzelspitzen als eine Holzart mit intensivem Wasserhaushalt (fast in jedem cm<sup>3</sup> hat er sehr viele Saugwurzelspitzen gefunden) und bewertet sie sogar als einen unter allen unseren autochthonen Laubholzarten extremen Grenzfall einer intensiv wasseraufnehmenden Holzart.

Ein eigener, für jeden Baum individueller Phenotyp des Wurzelsystems ist durch Bedingungen der Bodenumwelt bestimmt, in welchen er sich während der Ontogenese entwickelt hat. Die bestimmenden Hauptfaktoren sind hier, neben den mechanischen Hindernissen (Skelett), die Wasserzuleitung, weiter der Luftinhalt und die Nährstoffkonzentration in einzelnen Bodenhorizonten (H a r t m a n n 1952). Erfahrungsgemäss ist wohlbekannt, dass das Wurzelsystem der Buche durch seine morphologische Akkomodation auf die Bodenumwelt empfindlicher reagiert als das Wurzelsystem anderer unserer Holz-

arten (z. B. *Watt* 1931, *Ganssen* 1934, *Harley* 1940, *Neuwirth* 1954, *Slavík*, *Slavíková*, *Jeník* 1957). Es wurde festgestellt, dass das Buchenwurzelsystem sich auf den physiologisch seichten Böden hauptsächlich (aus hydro-, chemo-, thermotropischen, neben den mechanischen Gründen) in den obersten Bodenschichten entwickelt. Unter bestimmten Standortbedingungen kommt in diesem Horizont eine fast maximale Konzentration der Durchwurzelung vor.

Ausgehend von den Ergebnissen der physiologischen Versuche von *Kausch* (1955), in welchen die Abhängigkeit der Pflanzenwurzeln von der Saugkraft des Substrates experimentell nachgewiesen wird, möchten wir diese Konzentration vor allem als Wachstumsreaktion der Wurzeln auf eine ungenügende Feuchtigkeitsverpflegung des Bodens erklären. Bei höherer Saugkraft des Bodens erreicht die Verlängerungsphase des Wurzelwachstums ihre maximale Geschwindigkeit bei gleichzeitiger Korrelationsunterdrückung der Seitenwurzeln. Und im Gegenteil, bei niedriger Bodensaugkraft verzweigen sich die Wurzeln optimal und bilden intensiv feine Saugwurzeln. Das Optimum des Längewachstums sowie der Wurzelverzweigung tritt in verschiedenen Pflanzen bei verschiedenem Grade der Saugkraft des Bodens, der die feinen Saugwurzeln unmittelbar umgibt, ein. Die Geschwindigkeit des Wachstums, sowie die Dichte und das Ausmass der Durchwurzelung sind für jede Pflanze spezifisch.

Die Applikation der Ergebnisse dieser physiologischen Experimente auf die verwickelten Terrainverhältnisse hat zwar ihre Mängel, die hauptsächlich darin bestehen, dass sie nicht die Reihenfolge aller physiologischen Reaktionen der Holzart erfasst, aber sie bleibt trotzdem in ihrem Wesen logisch begründet. Wir können deshalb voraussetzen, dass die Wurzeln durch das beschleunigte Wachstum bei einer erhöhten Saugkraft des Bodens, Dank ihrem Hygotropismus, die feuchteren Bodenzonen erreichen, wo dann das Längewachstum infolge niedriger Saugkraft des Bodens gebremst wird, wobei sich im Gegensatz dazu die kleinen Saugwurzeln intensiv ausbilden. Infolge dieser Reaktionen sind die Bodenteilchen des Bodenhorizontes im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Buche stufenweise und systematisch in ihrer Mächtigkeit von Buchenwürzelchen durchwachsen. Da auf den physiologisch seichten Böden die obersten Bodenschichten, was die Feuchtigkeit anbelangt, die günstigsten und zugänglichsten sind (Durchlüftung), wachsen die hygotropischen Wurzeln vorwiegend in diesem Horizonte. Diese Konzentration kommt nicht dadurch zustande, dass die Buche vielleicht eine spezifisch flachwurzelige Holzart sei, sondern ausschliesslich deshalb, da diese Konzentration durch die Empfindlichkeit und Plastizität ihrer Wurzeln zugleich mit ihrer Fähigkeit, eine dichte und feine Verzweigung auszubilden, ermöglicht ist.

Da die Mächtigkeit der obersten Bodenhorizonte, die für die Entwicklung der aktiven Feinwurzeln günstig sind, bei den physiologisch seichten Böden nur gering ist, wächst das Wurzelsystem der Buche unter diesen Bedingungen in die Breite, damit dasselbe eine notwendig grosse Saugfläche gewinne, und bildet dadurch rings um den Stamm eine aktive Wurzelzone von grossem Halbmesser aus. Bei cca 80—100 Jahre alten, auf seichten Skelettböden sich befindenden Buchenüberhältern habe ich den Halbmesser der aktiven Wurzelzone durchschnittlich ungefähr 4,5 bis 6 m von dem Stamme festgestellt (das Krivoklátgebiet: Forstrevier Žloukovice, Chýňava). *Heinrich* (1936) registrierte auf Grund einer Serie von Messungen der Bodenfeuchtigkeit den

Textttabelle 1

Grad der Durchwurzelung mit Buchenwurzeln von der Durchmesser-kategorie unter 2 mm auf der Fläche 1 m<sup>2</sup> bis in die Tiefe von 10 cm

|                                       | Gewicht<br>d. Wür-<br>zelchen<br>in g*) | Durch-<br>wurze-<br>lungs-<br>prozent |  | Gewicht<br>d. Wür-<br>zelchen<br>in g*) | Durch-<br>wurze-<br>lungs-<br>prozent |
|---------------------------------------|---|---------------------------------------|--|---|---------------------------------------|
| Dřevíč:                               |   |                                       |  |   |                                       |
| <i>Fagetum nudum</i>                  | 761                                     | 2,6                                   | <i>F. elymetosum</i>                     | 232                                     | 0,95                                  |
|                                       | 976                                     | 3,6                                   |  | 169                                     | 0,5                                   |
|                                       | 893                                     | 3,2                                   |  | 80                                      | 0,2                                   |
|                                       | 1039                                    | 4,16                                  |  | 632                                     | 2,1                                   |
|                                       | 521                                     | 1,9                                   |  |   |                                       |
|                                       | 1005                                    | 3,96                                  |  |   |                                       |
| Durchschnitt                          | 865,8                                   | 3,23                                  |  | 278,2                                   | 0,937                                 |
| Milešovka:                            |   |                                       |  |   |                                       |
| <i>Fagetum nudum</i>                  | 620                                     | 2,3                                   | <i>Fagus s. — Tilia<br/>platyphyllos</i> | 85                                      | 0,2                                   |
|                                       | 1060                                    | 4,2                                   |  | 107                                     | 0,3                                   |
|                                       | 1003                                    | 4,1                                   |  | 216                                     | 0,8                                   |
|                                       | 799                                     | 3,0                                   |  |   |                                       |
| Durchschnitt                          | 870,5                                   | 3,4                                   |  | 136,0                                   | 0,433                                 |
| Chocení:                              |   |                                       |  |   |                                       |
| <i>Fagetum nudum</i>                  | 532                                     | 1,9                                   |  |   |                                       |
|                                       | 493                                     | 1,6                                   |  |   |                                       |
|                                       | 225                                     | 0,9                                   |  |   |                                       |
|                                       | 398                                     | 1,5                                   |  |   |                                       |
| Durchschnitt                          | 412,0                                   | 1,47                                  |  |   |                                       |
| Durchschnitt von allen<br>Lokalitäten | 716,1                                   | 3,14                                  |  | 201,8                                   | 0,681                                 |

\*) Gewicht der lufttrockenen Würzelchen

Einflussbereich des Wasserentzuges durch die Wurzeln noch in der Entfernung von 8 bis 10 m vom Stamme des Buchenüberhällters und Jeník (Sla vík, Sla víková, Jeník 1957) gibt in einem Bestande mit Kronenschluss von 0,9 die aktive Buchenwurzelzone mit einem Halbmesser von 3,5 bis 5 m an. Popova (1951) fand während ihrer horizontalen und vertikalen rhizologischen Forschung kahler Buchenreinbestände auf den sandigen kaukasischen Skelettböden bei zwei voneinander durchschnittlich 4 m entfernten Exemplaren der Buche, dass sich die Wurzelzonen der beiden benachbarten Bäume überdeckten, gegenseitig kreuzten und durchwuchsen. Ganssen (1934) beschreibt eine reiche Durchwurzelung dieser Holzart eben in stark gelichteten alten Buchenbeständen auf der ganzen Bestandesfläche. Aus den angeführten Fällen ist zu ersehen, dass die aktive Buchenwurzelzone einen durchaus grösseren Halbmesser besitzt als die Hälfte der Entfernung der Bäume voneinander in einem normal geschlossenen Bestande. In den reinen Buchenbeständen mit normalem Kronenschluss tritt notwendig eine Integration der Durchwurzelungsbedingungen ein. Auf den physiologisch

seichten Böden tritt dann notwendig im Laufe der Ontogenese der Buchen das Durchwachsen der Wurzelsysteme der benachbarten Buchen ein und die obersten Bodenschichten sind auf der Fläche zwischen den einzelnen Stämmen intensiv von aktiven Feinwurzeln durchwachsen. In einigen Fällen entsteht aus den dicht verflochtenen Würzelchen fast eine kompakte Schicht.

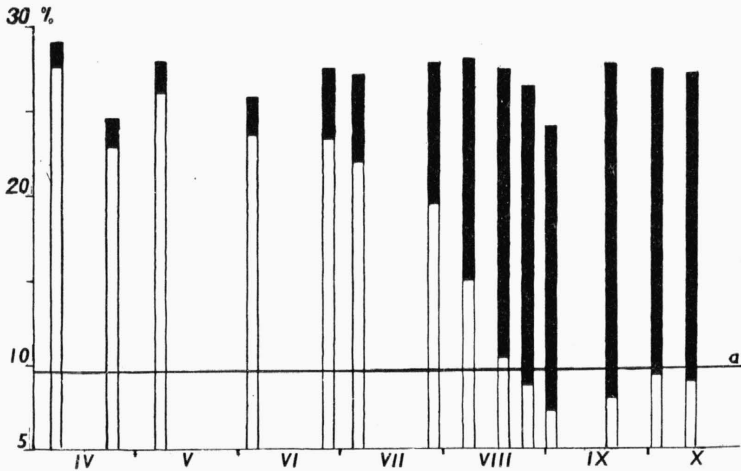


Diagramm 1. Bodenfeuchtigkeit in einer kahler Buchengruppe auf der Fläche mit Wurzelabsaugen und auf der isolierten Fläche während der Vegetationszeit 1953. Die Obergrenze jeder schwarzen Säule entspricht der Bodenfeuchtigkeit im isolierten Bodenraum, die Untergrenze der schwarzen Säule der Bodenfeuchtigkeit im Raume mit Wurzelabsaugen.

## II. Bodenwasserentzug (Wurzelabsaugen) durch das Buchenwurzelsystem

Eine intensive Durchwurzelung der obersten Bodenschichten, vorwiegend von Saugwurzeln der Buche, verursacht die in Waldbeständen verbreitete Erscheinung der Bodenaustrocknung durch das Wurzelabsaugen der Holzschicht, die bereits in einer Reihe von Arbeiten, die in verschiedenen Beständen durchgeführt wurden, angegeben wird (Fricke 1904, Fabricius 1927, Watt-Fraser 1933, Heinrich 1936, Snigireva 1936, Wittich 1938, Toumey-Korstian 1947, Karpov 1955, 1956, Slavík, Slavíková, Jeník 1957) und die in solchen Fällen einen ausserordentlich wichtigen synökologischen Faktor bildet. Der Hauptteil meiner Experimentalarbeit ist deshalb auf eine quantitative Erfassung des Wurzelabsaugens durch den Edifikator (Buchenbestand) und dann auf die Auswertung seines Einflusses auf die quantitative Entwicklung der Krautschicht konzentriert.

Durch den beschriebenen Vorgang (S. 21) habe ich den Einfluss der Intensität des Wurzelabsaugens in den obersten Bodenschichten, u. zw. in den Buchenwäldern mit und ohne entwickelter Krautschicht, sowie in den Buchen- und Eichengruppen desselben Mischbestandes festgestellt. Gleichzeitig habe ich auch den Wechsel der Bodenfeuchtigkeit im Laufe der Vegetationszeit

im abgesaugten und isolierten Boden verfolgt. Die Ergebnisse der Bodenfeuchtigkeit habe ich mit dem Prozentanteil des physiologisch zugänglichen Wassers auf dem studierten Ort verglichen. Zur Berechnung des lentokapillaren Punktes habe ich, wie schon erwähnt wurde, den Koeffizienten  $2 V_h$  nach Sekera benutzt. Diesen Koeffizienten habe ich nicht deshalb benutzt,

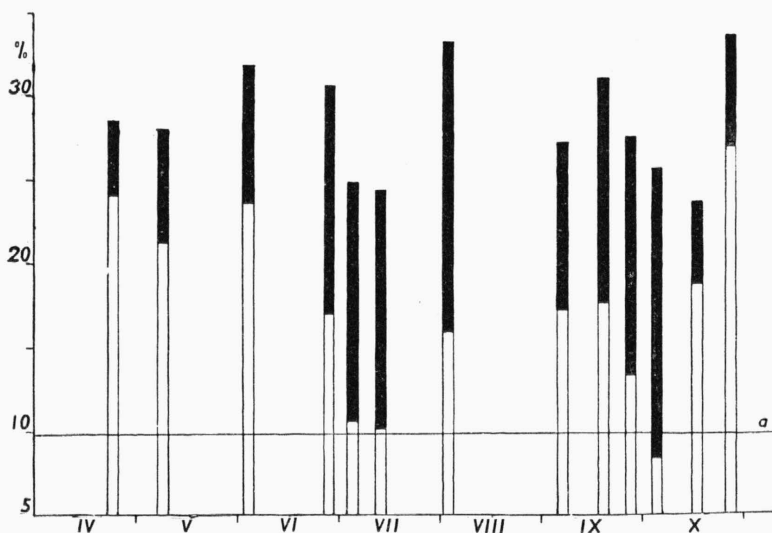


Diagramm 2. Bodenfeuchtigkeit in einer kahler Buchengruppe auf der Fläche mit Wurzelabsaugen und auf der isolierten Fläche während der Vegetationszeiten 1954 und 1955 (zusammen). Die Obergrenze jeder schwarzen Säule entspricht der Bodenfeuchtigkeit im isolierten Bodenraum, die Untergrenze der schwarzen Säule der Bodenfeuchtigkeit im Raume mit Wurzelabsaugen.

weil ich vielleicht vermute, dass die Umrechnung mittels des empirisch festgestellten durchschnittlichen Faktors mehr oder weniger genau das wirkliche, physiologisch zugängliche Wasser ausdrücken könnte. Ich benutzte ihn deshalb, da es wegen des Vergleiches notwendig war, eine bestimmte untere Grenze des physiologisch zugänglichen Wassers festzustellen (s. g. Welkungskoeffizient), obwohl dieselbe ohne Rücksicht auf ihre genaue Höhe schon infolge Mangels an Kenntniss der Saugkraft und hauptsächlich des Ausmasses der Wurzelfläche nur einen theoretischen Wert darstellt. Infolge einer geringen Bodenwasserbeweglichkeit sind diese Werte des Welkpunktes jedoch nur für diejenigen Bodenteilchen gültig, die die Fläche der kleinen Saugwurzeln unmittelbar umgeben (Bachmann 1927).

Um eine bessere Vorstellung der Bodenwasserreserve, die für die Pflanzen zugänglich ist, zu gewinnen, habe ich den Wert des *Wurzelabsaugungskoeffizienten* eingeführt, welcher das Verhältnis der festgestellten Menge der durch die Wurzeln abgesaugten Bodenfeuchtigkeit zu der gesamten Menge des dynamisch zugänglichen Wassers, die auf dem Standorte zur Verfügung steht, wenn sie von dem Wurzelabsaugen isoliert ist. Es ist dies der Anteil des dynamisch zugänglichen Wassers, der durch die Wurzeln abgesaugt wurde.

In den Diagrammen 1 und 2 ist der Verlauf der Werte, die dem Einfluss des Wurzelabsaugens in den Buchengruppen ohne Krautschicht in Dřevíč ent-



sprechen, dargestellt. Jeder dort angeführte Werte repräsentiert den Durchschnitt von 5 bis 8 Bestimmungen. Dieser Vegetationsverlauf ist, und das ist wichtig, im Laufe aller drei beobachteten Vegetationszeiten gleich, obwohl die absoluten Werte sich selbstverständlich in den einzelnen Jahren unter den verschiedenen Wettereinflüssen ändern. Die niedrigste Intensität des Wurzelabsaugens wurde in den Frühlingsmonaten (IV, V) vor der vollen Belaubung der Buchen festgestellt (Koeffizient des Wurzelabsaugens im Intervall von 7,89 bis 14,1 %). Eine sinkende Tendenz des Wurzelabsaugens zeigt sich in der zweiten Oktoberhälfte (Koeffizient des Wurzelabsaugens im Intervall von 28,2 bis 35,7 %), wenn das Laub gelb wird und schrumpft. Die maximale Intensität des Wurzelabsaugens der Buchen wurde in den Sommermonaten (VII bis Hälfte X) festgestellt, wo der Koeffizient des Wurzelabsaugens den Wert von 100 % (119 %) übersteigt, d. h. die Bodenfeuchtigkeit unter die Grenze des dynamisch zugänglichen Wassers sinkt. Das Minimum erschien in der Vegetationsruhezeit, wo ein Ausgleich im quantitativen Unterschiede der beiden, d. h. der gesaugten und ungesaugten Flächen erfolgte. Die absolute Höhe der Bodenfeuchtigkeit schwankt selbstverständlich an der abgesaugten sowohl an den vom Wurzelabsaugen isolierten Stellen im Laufe der Vegetationsperiode und in einzelnen Jahren infolge verschiedener Intensität und Häufigkeit einzelner Niederschlagsperioden, aber sie ist auch, in der Gegenrichtung, durch die Temperatur, hauptsächlich an den isolierten Stellen (Verdunstung) beeinflusst.

In gleicher Weise wurde auch der Einfluss des Wurzelabsaugens auf die Bodenfeuchtigkeit im *Fagetum nudum* bei Choceň erfasst (S. Tab. 2). Obwohl in diesem Falle der Einfluss in seinen absoluten Werten nicht so gross ist, wie es in Dřevíč der Fall war (infolge einer ausserordentlich feuchten Vegetationsperiode im Jahre 1955 und eines hohen lentokapillaren Punktes des schweren Tonbodens), so beweist er doch, wie wesentlich das Wurzelabsaugen der Buchen, insbesondere in der zweiten Hälfte der Vegetationszeit in den Bodenwasserhaushalt eingreift. Der Koeffizient des Wurzelabsaugens, der gerade die Menge des dynamisch zugänglichen Wassers berücksichtigt, erreicht bis 86 % (Mittelwert 75,7 %).

In demselben *Fagetum nudum* habe ich zwecks Vergleiches den Verlauf der Bodenfeuchtigkeit in einer Lichtung vom Durchmesser 10 m mit 100% Krautschichtbedeckung verfolgt (S. Tab. 3). Nach meinen Bestimmungen sinkt die Bodenfeuchtigkeit in der Mitte dieser Lichtung nur sehr gering von der Feuchtigkeit an demselben Orte, aber mit künstlich isoliertem Bodenraume, ab. Ein geringer Unterschied der Bodenfeuchtigkeit in der Mitte der Lichtung eben in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode hängt mit der Tatsache zusammen, dass hier das Wurzelabsaugen durch die Bestandesbäume nicht zur Geltung kommt.

Wenn wir den Verlauf des Wurzelabsaugens in einem Buchenbestande ohne Krautschicht und gleichzeitig in einem Buchenwalde mit entwickelter Krautschicht (unter denselben mesoklimatischen Bedingungen) auf der Milešovka verfolgen, stellen wir fest, dass in dem kahlen Buchenwalde die Feuchtigkeit in den obersten Bodenschichten bis zu einer Tiefe von 10 cm am Ende der Vegetationsperiode sehr niedrige Werte erreicht und offensichtlich sogar unter die Grenze des physiologisch zugänglichen Wassers sinkt, während sie in einem Bestande mit entwickelter Krautschicht grundsätzlich immer beträchtlich höher ist. Die Bodenfeuchtigkeitsunterschiede zwischen diesen zwei

untersuchten Flächen sind natürlich nicht so gross wie in den obenangeführten Fällen (Dřevíč, Choceň), wo sich der Vergleich auf die vollständig (d. h. künstlich) isolierte Fläche bezog, nichtsdestoweniger zeigen sie ganz gut die verschiedene Feuchtigkeit der obersten Bodenhorizonte in diesen beiden Buchenwaldtypen, die infolge verschiedenen Durchwurzelungsgrades dieser Bodenhorizonte mit aktiven Buchenwurzeln entsteht. Im *F. nudum* auf der

Texttabelle 2

Bodenfeuchtigkeit auf der isolierten Fläche und auf der Fläche mit Wurzelabsaugen im *Fagetum nudum* bei Choceň

| Bodentiefe   | Isolierte Fläche % | Fläche mit Wurzelabsaugen % | Dynamisch zugängliches Wasser % | Wurzelabsaugkoeffizient % |
|--------------|--------------------|-----------------------------|---------------------------------|---------------------------|
| 1. 6. 1955   |                    |                             |                                 |                           |
| 1—5 cm       | 33,2               | 28,1                        | 18,4                            | 28,1                      |
|              | 32,0               | 27,7                        | 17,26                           | 24,8                      |
|              | 36,1               | 30,5                        | 20,46                           | 28,0                      |
| Durchschnitt | 33,76              | 28,76                       | 18,7                            | 26,96                     |
| 5—10 cm      | 28,4               | 23,9                        | 12,66                           | 35,6                      |
|              | 27,8               | 24,1                        | 12,06                           | 30,7                      |
|              | 26,5               | 21,7                        | 10,76                           | 44,5                      |
| Durchschnitt | 27,56              | 23,23                       | 11,82                           | 36,93                     |
| 27. 9. 1955  |                    |                             |                                 |                           |
| 1—5 cm       | 31,4               | 23,3                        | 15,66                           | 51,7                      |
|              | 30,9               | 24,1                        | 15,16                           | 45,1                      |
|              | 32,3               | 23,5                        | 16,56                           | 47,0                      |
| Durchschnitt | 31,53              | 23,63                       | 15,79                           | 47,93                     |
| 5—10 cm      | 24,5               | 17,6                        | 8,76                            | 78,5                      |
|              | 27,7               | 20,2                        | 11,96                           | 62,6                      |
|              | 21,4               | 16,5                        | 5,66                            | 86,0                      |
| Durchschnitt | 24,53              | 18,1                        | 8,79                            | 75,7                      |

Texttabelle 3

Bodenfeuchtigkeit in der Lichtung mit vorherrschendem *Mercurialis perennis* im *Fagetum nudum* bei Choceň

27. 9. 1955

| Bodentiefe | Isolierte Fläche % | Abgesaugte Fläche % | Differenz |
|------------|--------------------|---------------------|-----------|
| 1—5 cm     | 38,7               | 39,1                | —0,4      |
|            | 42,9               | 40,0                | 2,9       |
| 5—10 cm    | 35,1               | 34,8                | 0,3       |
|            | 37,6               | 36,0                | 1,7       |

Texttabelle 4

Bodenfeuchtigkeit im Buchenwalde ohne und mit entwickeltem Krautunterwuchs auf der Milešovka

|             | <i>Fagus s.</i><br><i>Tilia platyphyllos</i><br>% | <i>Fagetum nudum</i><br>% | Differenz |
|-------------|---|---------------------------|-----------|
| 15. 5. 1956 | 31,9  | 22,1                      | 9,8       |
|             | 39,2  | 24,7                      | 14,5      |
| 6. 6. 1956  | 25,3  | 17,1                      | 8,2       |
|             | 22,2  | 14,2                      | 8,0       |
| 23. 9. 1956 | 16,1  | 10,7                      | 5,4       |
|             | 18,2  | 11,0                      | 7,2       |

Texttabelle 5

Bodenfeuchtigkeit in der Ass. *Fagetum calcareum bohemicum* K k a 1932 auf Koda, auf den Flächen mit entwickelter Krautschicht (A) und auf den Flächen mit minimaler Bodendecke (B)

|             | A.                    |                        |           | B.                    |                        |           |
|-------------|-----------------------|------------------------|-----------|-----------------------|------------------------|-----------|
|             | Isolierte Fläche<br>% | Abgesaugte Fläche<br>% | Differenz | Isolierte Fläche<br>% | Abgesaugte Fläche<br>% | Differenz |
| 14. 6. 1955 | 32,5                  | 28,5                   | 4,0       | 32,5                  | 26,5                   | 6,0       |
|             | 33,0                  | 29,1                   | 3,9       | 34,3                  | 26,0                   | 8,3       |
|             | 35,7                  | 30,0                   | 4,3       | 35,0                  | 25,4                   | 9,6       |
| 24. 8. 1955 | 26,2                  | 21,2                   | 5,0       | 22,4                  | 16,2                   | 6,2       |
|             | 26,0                  | 24,0                   | 2,0       | 24,7                  | 18,4                   | 6,3       |

Milešovka wurde nämlich die Wurzelmasse um 640 % höher als in dem benachbarten Bestände mit Unterwuchs gefunden (Siehe Tab. 1 u. 4).

Aus Kontrollgründen habe ich das Wurzelabsaugen der Bodenfeuchtigkeit auch in dem Buchenwald auf Koda im Ass. *Fagetum calcareum bohemicum* K k a 1932 bestimmt. Auch hier erschienen Unterschiede in der Bodenfeuchtigkeit unter der Buchengruppe, wo die Krautschicht entwickelt war (Fläche A mit 60 bis 70 % der Bodendecke), und unter der Buchengruppe mit gering entwickeltem Krautunterwuchse (Fläche B mit 5 bis 10 % Bodendecke). Die Bodenfeuchtigkeit auf der Fläche B mit minimaler Bodendecke war niedriger, als auf der Fläche A mit entwickeltem Unterwuchs (Siehe Tab. 5).

Es wurde festgestellt (Slavík, Slavíková, Jeník 1957), dass das Wurzelsystem der Eiche den Oberboden in demselben Buchen-Eichenmischwald weniger als das Wurzelsystem der Buche austrocknet, was sich logisch aus der niedrigeren Menge der aktiven Eichenwürzeln in diesem Horizonte ergibt.

Das Diagramm 3 stellt den Teil der Bodenfeuchtigkeit dar, der aus dem Boden (auf den Orten mit Wurzelabsaugen) durch die Wurzeln abgesaugt wurde und welcher in den Prozenten des physiologisch zugänglichen und auf demselben Standort bei Elimination des Wurzelabsaugens festgestellten

(d. h. durch den Koeffizienten des Wurzelabsaugens) Anteil des Bodenwassers ausgedrückt wurde. Es ist klar, dass in der Sommerperiode (in dem hinsichtlich der Feuchtigkeit normalen Jahre 1953), wo die Saugtätigkeit der Wurzeln maximal ist, dieser Koeffizient den Wert über 100 % erreicht; das bedeutet, dass in der untersuchten Periode die Bodenfeuchtigkeit durch das Wurzelabsaugen unter den Wert des lentokapillaren Punktes herabgesetzt wurde. Aber auch in den relativ feuchten Vegetationsperioden 1954 und 1955 wurde eine wesentliche Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit auf den abgesehenen Flächen aller Lokalitäten registriert (Dřevíč: Koeffizient des Wurzel-

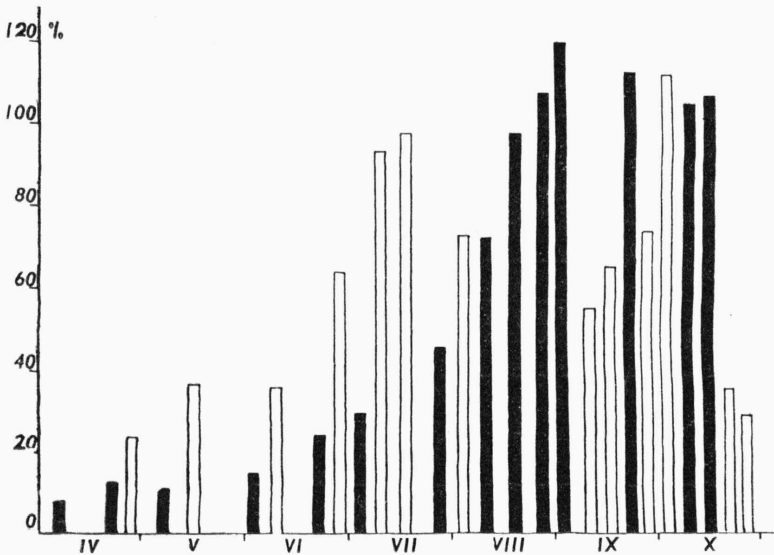


Diagramm 3. Werte des Wurzelabsaugekoeffizienten (siehe den Text) während der Vegetationszeit 1953 (schwarze Säulen), 1954 und 1955 (weisse Säulen). Forstrevier Dřevíč.

absaugens 109 %, Choceň 75,7 %). Eine ebenfalls sehr niedrige Bodenfeuchtigkeit wurde in derselben Zeitperiode auch im *F. nudum* auf der Milešovka (durchschnittliche Bodenfeuchtigkeit 10,85 %) festgestellt, während der Bodenraum, der von diesem Absaugen isoliert wurde, für die Pflanzen in derselben Zeitperiode immer eine genügende Menge von physiologisch zugänglichem Wasser besass (Siehe Tab. 4).

Die Fähigkeit der Buche, die Bodenfeuchtigkeit abzusaugen, und daher auch ihre erhebliche Konkurrenzfähigkeit im Bestande wird auch (neben der grossen dynamischen Reaktivität des Wurzelsystems) durch die grosse Fähigkeit der statischen Ausnützung der zugänglichen Bodenfeuchtigkeit infolge der Erhöhung des osmotischen Wertes der Zellsäfte gefördert. Im Innern des geschlossenen Bestandes besitzt die Buche höhere osmotische Werte als die Eiche, die in demselben Bestande in der Nachbarschaft wächst, zum Unterschied von Solitären, wo die Eiche regelmässig einen höheren osmotischen Wert aufweist. Daraus folgt, dass bei der Buche beim Mangel an Bodenfeuchtigkeit im geschlossenen Bestande, wo dieselbe unter den angeführten Verhältnissen einer erheblichen Konkurrenz ausgesetzt ist, die Saugkraft der Zellsäfte sich

bis auf 21,2 Atm. erhöht und dadurch die Saugkraft der Eiche überragt (Sla vík, Sla víková, Jen ík 1957). Durch diesen erhöhten osmotischen Wert der Zellen kann deshalb die Buche in der Trockenzeit die zugängliche Feuchtigkeit intensiver ausnützen als die anderen Holzarten an derselben Lokalität. Diese Fähigkeit ist vom synökologischen Standpunkte aus sehr wichtig, und zwar auch deshalb, da die Wurzeln das Wasser nur aus denjenigen Bodenpartikeln zur Verfügung haben, die ihre absorbierende Oberfläche umgeben (Bachmann 1927). Trotz der Tatsache, dass sich der grösste Feuchtigkeitsabfall in der unmittelbaren Umgebung der Saugwurzeln befindet, ist der Wasserzustrom hiedurch infolge eines hohen Friktionswiderstandes in den Bodenkapillaren so langsam, dass er für die Wasserlieferung für die Wurzeln unzureichend ist (Hendrickson und Veihmeyer 1954, Kausch 1955). Diese geringe Wasserbewegung im Boden wird bei der normalen Feuchtigkeit (nicht bei der maximalen Wasserkapazität) zu einem begrenzenden Faktor bei der Aufnahme des Wassers durch die Wurzeln.

Der Grad der Intensität des Wurzelabsaugens durch die Buche ist selbstverständlich direkt proportional zur gesamten Grösse der Blattfläche. Bei den normal entwickelten, erwachsenen Exemplaren der Buche ist diese gesamte Blattfläche durchschnittlich grösser als z. B. bei der Eiche von demselben Alter und unter denselben Standortbedingungen. Mit dieser grossen Blattfläche der Buche ist auch eine grössere Intensität der Transpiration verbunden. Büsgen (1927) gibt den Jahreswasserverbrauch bei der Buche für 100 g ihrer Blattmasse mit 74,858 kg an und stellt diese Holzart an die dritte Stelle, gleich hinter die Esche und Birke, während die beiden Arten der Eiche den Verbrauch von nur 54,672 kg aufweisen. Diese intensive Transpiration bedingt auch die erhöhte Intensität des Wurzelabsaugens.

Ohne überhaupt die entscheidende Bedeutung des beschriebenen Faktors des Wurzelabsaugens in den reinen Buchenbeständen irgendwie zu vermindern, ist es nötig, auch den spezifischen Eigenschaften der oberirdischen Teile dieses Edifikators Aufmerksamkeit zu widmen und dieselben eventuell mit gleichen Eigenschaften anderer Holzarten zu vergleichen. Im Laufe der Vegetationshauptperiode sind die normal entwickelten Buchen meistens dicht belaubt. Nach unseren Messungen kann die Krone einer normal entwickelten 100 jährigen Buche durchschnittlich 35 bis 45 % der fallenden Niederschläge erfassen; Geiger (1942) gibt bei einem normalen Regen durchschnittlich 40 % von den fallenden Niederschlägen an. Im Gegensatz zu dieser Tatsache erfassen die Kronen der gleichaltrigen und in demselben Bestände des Forstreviers Dřevíč wachsenden Eichenbestandesgruppe nach unseren Messungen nur 20 bis 30 % von den fallenden Niederschlägen. Da die reinen Bestände meistens einen dichten Kronenschluss, der sich der 1 nähert, besitzen (im *F. nudum* sind die Buchen meistens gut entwickelt, wie es auch in ihren Beschreibungen Hilitzer 1926, Domin 1931, Zlatník 1935, Klika 1936, Ganssen 1934 deutlich angeben), bedeutet dies, dass in einem geschlossenen reinen Buchenbestände durchschnittlich vielleicht nur die Hälfte der fallenden Niederschläge dem Boden zukommt. Daraus geht hervor, dass gerade in der Periode, wo die Pflanzen den grössten Verbrauch von Bodenfeuchtigkeit aufweisen und das Sinken der Frühjahr-Bodenfeuchtigkeitserfange anfängt, die relativen Niederschläge auf den Boden am niedrigsten sind.

Ein dichter Kronenschluss der Buchenbestände behindert auch in dem

geschlossenen Raume die Nachtausstrahlung und somit auch die Abkühlung der Erdoberfläche, so dass hier das Prozent der gesamten Tagesverdunstung aus der Bodenoberfläche steigt. Aus demselben Grunde kommt es wegen der unmöglich gemachten Nachtkondensation nicht zur Bereicherung durch den Tau. Infolge ununterbrochener Transpiration während der Nacht steigt somit im geschlossenen Bestande auch der gesamte Tageswasserverbrauch bei den Krautschichtpflanzen.

Diese ökologischen Verhältnisse in den Buchenbeständen folgen aus den spezifischen Eigenschaften der oberirdischen Teile der Buche und sind allerdings gemeinsam für die Buchenbestände sowohl mit als auch ohne entwickelten Krautunterwuchs. Der einzige festgestellte Unterschied zwischen diesen beiden „Typen“ bestand, wie schon erwähnt wurde, in dem unterirdischen Teile, wo unter dem Einfluss der Standortsbedingungen und der spezifischen Eigenschaften des Wurzelsystems der Buche im Laufe der Vegetationsperiode die Austrocknung des Oberbodens, oft bis unter den lentokapillaren Punkt, erfolgt. So wird die Buche an bestimmten Standorten in Hinsicht auf die Konkurrenz gefährlicher als andere Holzarten und diese Eigenschaft ist ein synökologischer Faktor bei der Entwicklung der Buchenphytozönose. Diese spezifische Wirkung ist sodan in reinen Buchenbeständen stark vervielfältigt.

### III. Einfluss des Buchenbestandes auf die Krautschicht

Spezifische Eigenschaften der Buche, die in den vorliegenden Kapiteln untersucht und experimentell erläutert wurden, üben im Bestande unter bestimmten Standortsbedingungen (die schon früher behandelt wurden), eine grundlegende Wirkung auf die quantitative Zusammensetzung der Krautschicht aus. Da auf den physiologisch seichten Böden die Wurzelsysteme der Bestandesbuchen (vor allem aus hydropedologischen Gründen) und der Krautschicht (aus genetischen Gründen) sich in demselben Bodenraume entwickeln, erfolgt hier notwendig eine Konkurrenz, die sich nicht nur durch mechanische Unterdrückung, sondern, vor allem im physiologischen Bereiche, durch Absaugen des Wassers, event. der Nährstoffe aus der Bodenlösung gerade in der Periode der Hauptproduktions- und Fruktifikations-tätigkeit der Pflanzen erweist.

Nach eigenen Messungen wurde festgestellt, dass in den Sommermonaten die Bodenfeuchtigkeit im *F. nudum* durch intensives Wurzelabsaugen an die Grenze des physiologisch zugänglichen Wassers und in manchen Fällen eben unter diese Grenze sinkt. Da der Mangel an physiologisch zugänglichem Wasser (in der Buchenmonozönose ist dasselbe über die ganze Bestandesfläche beinahe gleichmässig verteilt) alle für Ernährung und Wachstum der Pflanzen (mineralische Ernährung und Photosynthese) wichtigen physiologischen Funktionen hemmt, ist es natürlich, dass die Krautschichtpflanzen mit spezifisch kleineren Möglichkeiten der Bewurzelung und dadurch auch der Wasseraufnahme im Vergleich mit der Buche unter solchen Bedingungen nicht bestehen können.

Einen Beweis dafür findet man bei der Verfolgung der Änderungen der Krautschichtbodendecke im Bestande auf den von dem Buchenwurzelabsaugen isolierten Flächen. In der Bestandesbuchengruppe von Dřevíč wurde

eine Kreisfläche (Durchmesser 1 m) mit 20 bis 30 % Krautschichtdeckungsgrad durch einen Isolationsgraben isoliert, wobei die übrigen ökologischen Faktoren, einschliesslich des Lichtes und der Niederschläge, unverändert blieben. Gleich in der ersten Vegetationsperiode nach der Durchführung der Isolation wurde auf dieser Fläche eine erhöhte Vitalität und erhebliche Fruchtbarkeit zugleich mit einer Änderung des anatomischen und morphologischen Baues der untersuchten Pflanzen wahrgenommen. Die Blätter waren stärker und dunkler gefärbt, die Pflanzen höher und im Gegensatz zu den in der Umgebung wachsenden Pflanzen mächtiger. Im Laufe von zwei weiteren Jahren wurde die Krautschichtbedeckung auf der isolierten Fläche bis auf 100 % zugleich mit einer qualitativen Bereicherung erhöht. Es kommen hier z. B. auch *Brachypodium silvaticum* (H u d s.) P. B e a u v. und *Mycelis muralis* (L.) D u m. vor, während *Asperula odorata* L., 60 % der Fläche einnehmend, vorherrscht. *Brachypodium silvaticum* besass 30 % der Bedeckung, *Poa nemoralis* L. 5 %, *Mycelis muralis* 3 %, *Moehringia trinervia* (L.) C l a i r v. 2 %.

Es ist wohl bekannt, dass sich auf einigen Standorten rings um die Buchenstämme ein mehr oder weniger kahler Kreis ohne Unterwuchs von verschieden grossem Halbmesser, je nach dem Alter des Stammes, befindet. Auf diese interessante Erscheinung weist in seiner Arbeit P a s s a r g e (1953) hin. Nach unseren eigenen Erfahrungen entsprechen diese kahlen Kreise rund um die Stämme den wichtigsten aktiven Wurzelzonen der Buche, wo infolge der Konzentration der Buchenwurzeln in den obersten Bodenschichten das intensivste Absaugen durch Wurzeln erfolgt, das zur Unterdrückung der Krautschicht führt. Diese unterwuchslosen Flächen rund um die Buchen sind besonders in dem gemischten Buchen-Eichenbestande sehr auffällig, wo das Mosaik der Buchengruppen ohne Krautschicht (mit allen Merkmalen etwaiger kleiner *F. nuda*) und der Eichengruppen mit entwickelter Krautschicht entsteht. Die Tatsache, dass kahle Kreise rings um die Buchenstämme infolge der Konkurrenz zwischen den Wurzeln der Bestandesbuchen und der Krautschicht entstanden, beweist die folgende Erscheinung. In einer kahlen Kreiszone der Buche wurde eine Fläche mit dem Durchmesser von 1 m durch einen Isolationsgraben gegen das Wurzelabsaugen durch die Bestandesbuche isoliert, wobei wieder andere Faktoren einschliesslich des Lichtes und der Niederschläge unverändert blieben. Auf dieser ursprünglich kahlen Fläche erschienen stufenweise und wuchsen im Laufe der nächsten drei Vegetationszeiten (1954 bis 1956) einige Pflanzenarten: *Galeopsis pubescens* B e s s., *Asperula odorata* L., *Mycelis muralis* L. D u m. Am Ende der dritten Vegetationsperiode bedeckten sie schon die isolierte Fläche mit 80 %, während in ihrer Umgebung die Erdoberfläche rings um die Buche fortwährend kahl blieb.

Da im normal geschlossenen, reinen Bestande die einzelnen Buchen voneinander weniger als der zweimalige Durchmesser der kahlen Kreiszone rund um die einzelnen Stämme entfernt sind, erfolgt die Zusammenfliessung dieser Nachbarzonen und somit das Entstehen eines kahlen Bestandes.

In den Buchenbeständen ohne Unterwuchs oder mit nur gering entwickelter Krautpflanzenbedeckung erscheint im Laufe einiger Jahre eine grosse Menge von gekeimtem Buchenanflug, der zunächst auf solche Weise zur Dominante der Krautschicht wird und die Physiognomie des ganzen sonst kahlen Bestandes anzeigt. Schon nach einem oder mehreren Jahren stirbt dieser Anflug ab. Das Absterben des Buchenanfluges wurde in solchen Fällen hauptsächlich durch einen ungenügend grossen Lichtgenuss der Sämlinge

im geschlossenen Bestande erklärt. Diese Hypothese entstand vor allem aus der Tatsache, dass das Verbessern des Wachstums der Sämlinge und der Krautschicht während der Lösung des Kronenschlusses und somit auch einer Vergrößerung des Lichtzutrittes zur Krautschicht erfolgt. Dabei wurde aber vergessen, dass gleichzeitig mit der Lösung des Kronenschlusses auch die Lösung im Wurzelraume und dadurch auch die Erniedrigung der Wurzelkonkurrenz der Bestandesbuchen eintritt.

Um mich zu überzeugen, in welchem Masse das Licht tatsächlich ein für die Entwicklung der Krautschicht und der gekeimten Buchensämlinge entscheidender Faktor ist, stellte ich den Lichtgenuss der Buchensämlinge direkt an ihrer assimilierenden Blattfläche an den vom Wurzelabsaugen isolierten Orten, sowie an den Orten mit geschlossenem Bestande unter dem Einfluss des Wurzelabsaugens fest. Gleichzeitig wurde bei jedem registrierten Sämlinge sein Längen- und Durchschnittszuwachs gemessen und daraus der Massenzuwachs errechnet. So wurden ursprünglich 355 registrierte Sämlinge vom Zeitpunkt ihrer Keimung im Laufe von drei Vegetationsperioden untersucht. Aus den Resultaten dieser Messungen können wir schliessen, dass, obwohl auf der vom Wurzelabsaugen isolierten Fläche der Lichtgenuss bei den untersuchten Sämlingen infolge der Beschattung durch die überwachsende Krautschicht (relativer Lichtgenuss der Sämlinge 7 bis 15 %) niedriger war, die Sämlinge hier einen um 2000 % höheren Massenzuwachs als diejenigen besaßen, die unter der Einwirkung des Wurzelabsaugens in der geschlossenen Buchenbestandesgruppe wuchsen, wo sie einen höheren relativen Lichtgenuss hatten (15 bis 23 %). Gemeinsam mit niedrigem Massenzuwachs wurde bei diesen unter der Einwirkung des Wurzelabsaugens wachsenden Sämlingen das Absterben von 38 % der gesamten Anzahl binnen drei Jahren festgestellt, während in dem vom Wurzelabsaugen isolierten Raume, trotz des niedrigeren Lichtgenusses, nur 7 % der Gesamtmenge zugrunde gingen (Slavík, Slavíková, Jeník 1957). Es wurde demnach bewiesen, dass das Licht unter diesen Bedingungen nicht ein Minimumfaktor und daher auch in der Entwicklung der Sämlinge und des Krautschichtunterwuchses kein entscheidender Faktor ist.

Die Aufkeimung (d. h. die Existenz) der Buchensämlinge in kahlen Buchenbeständen ist dadurch ermöglicht, dass im Frühling noch eine genügende Menge von Bodenfeuchtigkeit vorhanden ist und ihre Aufrechterhaltung auf der Tatsache beruht, dass im Laufe der ersten Vegetationsperiode ein genügend grosser Vorrat von Reservestoffen in den Samenblättern, sowie Feuchtigkeit in der durch die Buchenstreu gebildeten Oberflächenschicht vorhanden sind. In den nächsten Jahren stehen ihre Wurzelsysteme schon unter dem Einfluss der Wurzelkonkurrenz des Mutterbestandes und leiden an Mangel von Bodenfeuchtigkeit, dem sie gleichfalls unterliegen, wie dies auch bei den übrigen Arten der Krautschicht der Fall ist.

Die Einwendung, dass der Buchenanflug in den kahlen Buchenbeständen aus dem Grunde abstirbt, dass die Wurzeln der aufgekeimten Sämlinge in weiteren Jahren durch die dichte Schicht der Buchenstreu nicht zur Mineralhumusschicht durchdringen können, ist in manchen Fällen zwar gerechtfertigt, aber sie erfasst nicht die eigentliche Ursache, sondern sie weist auf die sekundären ungünstigen ökologischen Verjüngungsverhältnisse hin, die sich schon sekundär in dem sog. *Fagetum nudum* bilden.

Eine sehr auffällige Erscheinung, die immer an die kahlen Buchenbestände



gebunden erscheint (falls sich nicht der Windblas geltend macht), ist eine mächtige Schicht von unzersetzter Buchenstreu. Diese Schicht vergrößert sich jedes Jahr und erreicht oft eine Mächtigkeit von mehreren Zehnern in Zentimetern. Eine ungenügend rasche oder ganz minimale Zersetzung des Buchenlaubes ist nicht in letzter Reihe dadurch verursacht, im Boden der Buchenbestände mit der Konzentration der Wurzeln in diesem Bodenhorizonten infolge starker Wasseraufnahme durch die Buchenwurzeln die Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit bis zum kritischen Minimum beginnt. Die durchgeführten Versuche mit der Zersetzung der Zellulose auf der Erdmasse des oberen Horizonts des *Fagetum nudum* zeigen, dass nach der Sättigung der Erdmasse auf optimale Feuchtigkeit, allmählich nach fünf Wochen minimaler Zersetzung eine sehr intensive Zersetzungstätigkeit der Bakterien entstand, die nicht nur im Laufe der nächsten 2 bis 3 Wochen nachholte, sondern auch die Zersetzungstätigkeit der Erdmasse in den Buchenbeständen mit gut entwickelter Krautschicht überholte\*). Das bedeutet, dass die minimale Zersetzung im *Fagetum nudum* wahrscheinlich nicht durch völlige Abwesenheit der zersetzenden Bakterien, sondern durch für deren Vermehrung und Tätigkeit ungünstige Verhältnisse (namentlich Feuchtigkeitsverhältnisse) verursacht wurde. Im *Fagetum nudum* wurde im Laufe der ersten fünf Tage eine sehr schwache Ammonisations- und Nitrifikationstätigkeit festgestellt, die auch in dieser Anfangsphase der Versuche mit der minimalen Zersetzung von Zellulose zusammenhängt (Seifert 1949).

Die Buchenlaubstreu wird im Laufe der Jahre eigentlich ein weiterer bedeutungsvoller reduzierender Faktor des Zuganges von Niederschlagswasser in den Boden und trotz der Tatsache, dass dieser Faktor auf der anderen Seite wieder die Verdunstung aus der Erdoberfläche oft bis auf ein bedeutungsloses Minimum reduziert, wirkt er vorwiegend negativ. Das macht sich besonders in der Sommerperiode geltend, wenn der Wasserverbrauch durch die Vegetation am grössten ist und wenn schon die Menge der zu Boden fallenden Niederschläge durch dicht belaubte Buchenkronen reduziert wird. Eine weitere ungünstige Eigenschaft der Streu ist ihre Beschaffenheit, das zugeführte Niederschlagswasser infolge der hohen Hygroskopizitätszahl aufzuhalten und zu binden. Dieses Wasser ist wieder für die Pflanzen unzugänglich. Aus diesen Gründen kann für den Rhizosphärenhorizont in der Sommerzeit oft eine wesentlich längere niederschlagslose Periode als im Freiland vorausgesetzt werden. Diese Periode, wann die Niederschläge bis zum Rhizosphärenhorizonte nicht durchdringen, ist um so länger, je höher die Streuschicht ist, und je schwächer einzelne Regen, (event. von kleinerer Intensität) bei gleicher Summe der Niederschläge sind.

#### IV. Z u den b i s h e r i g e n A n s i c h t e n ü b e r d i e E n t s t e h u n g v o n *F. nudum*

Bei der Beschreibung der rhizologischen Verhältnisse in den kahlen Buchenbeständen aus verschiedenen Gebieten Europas (z. B. Popova 1951, Beldie 1951, Meusel 1952, Neuwirth 1954, Passarge 1953) berichten die Autoren einstimmig über die maximale Durchwurzelung der obersten Bodenschichten durch feine Buchenwürzelchen. Sie verbinden jedoch diese Tatsache nicht mit der Abwesenheit des Krautunterwuchses.

\*) Die Versuche wurden von Z. Novotná durchgeführt.

Andere Autoren, die von dem experimentell erfassten Wurzelabsaugen durch die Bestandesbäume ausgehen, verfolgten dabei andere, meistens waldbauliche Ziele (z. B. Fricke 1904, Fabricius 1927, Watt-Fraser 1933, Heinrich 1936, Wittich 1938, Toumey-Korstian 1947, Karpov 1955, Slavík, Slavíková, Jeník 1957). Nur einige von diesen Verfassern sind sich der möglichen Bedeutung dieser Erscheinung für die Entwicklung der Krautschicht, also für die innere Struktur der Phytozönose bewusst (Snigireva 1936, Karpov 1956). Es ist interessant, dass die Durchwurzelung in den kahlen Buchenbeständen und die Unterdrückung der Krautschicht durch das Wurzelabsaugen der Bestandesbäume niemals in einen kausalen Zusammenhang gesetzt wurde.

Die Autoren betonen meistens, dass Buchen im *F. nudum* schön entwickelt (die besten Bonitäten), vital und reichlich fruchtbar zu sein pflegen (so z. B. Hilitzer 1926, Domin 1931, Ganssen 1934, Zlatník 1935, Klika 1936), mit Kronen, die den Lichtgenuss bis auf ein Drittel, ja sogar ein Viertel des einfallenden Lichtes herabsetzen (Mikyška 1939). Es ist begreiflich, dass sich im Zusammenhang mit der Entwicklung dieser grossen Stämme mit mächtigen Kronen notwendig auch eine verhältnismässig grosse Saugfläche der Wurzeln entwickelte. Und im Falle, wo sie unter Einfluss bestimmter Standortbedingungen in die obersten Bodenschichten konzentriert ist, verursacht sie vor allem durch ihr Absaugen eine Konkurrenzunterdrückung der Krautschicht.

Aus manchen Beschreibungen der Buchenbestände ohne Unterwuchs kann man ersehen, dass *F. nudum* immer vollständig rein ist und nur in einigen Fällen hier und da mit minimaler Beimischung anderer Laubbäume vorkommt. Zlatník (1935) bezieht aus diesem Grunde *F. nudum* in den Typus *Fagetum purum* ein. Eventuelle Beimischung anderer Holzarten kann nämlich eine lokale Verminderung des beschriebenen Einflusses der Buche als Edifikator verursachen.

Manche Autoren weisen in einigen Fällen auf die Bodentrockenheit hin (z. B. Hilitzer 1926, Domin 1931, Zlatník 1935, Klika 1936, Mikyška 1939, Passarge 1953, Neuwirth 1954), ohne dieselbe zu erläutern. Hierher können auch die Angaben von Mikyška (1939) über die Verbreitung von *F. nudum* in dem Übergang zum *Querceto-Carpinetum*, und Hilitzer's Betonung der häufigen Verbreitung von *F. nudum* an Abhängen mit südlicher Exposition (Hilitzer 1926) eingereiht werden. Es ist wohl begreiflich, dass alle Ortsfaktoren, welche die absolute Bodenfeuchtigkeit herabsetzen, zum beschriebenen Phänomen beitragen.

Das Vorkommen von Flechten und Moosen auf den Stöcken und Stämmen der Buchen führte einige Autoren zu der Vermutung, dass die Feuchtigkeit im *F. nudum* in einigen Fällen genügend sei (z. B. Domin 1931). Das Wachstum der Flechten und Moose auf Stöcken und Stämmen wird jedoch durch die Luftfeuchtigkeit in dem dicht geschlossenen Waldraume bedingt und ist ganz unabhängig von der Trockenheit des Bodens.

Neuwirth (1954) unterscheidet zwei „Typen“ von kahlen Buchenwäldern. Der erste „Typ“ ist ein reiner Buchenbestand ohne Unterwuchs auf Skelettrendzinnen und der Autor erklärt die Entstehung dieses Typs durch die Orographie (Karstbuchenwälder). Den zweiten „Typ“, und nur den bezeichnet er als *F. nudum*, erläutert er als einen klimatischen Ausklang der Buchenwälder in trockenere Gebiete, wo die Austrocknung der oberen Bodenschicht

vorkommt. Neuwirth verlangt eine strenge Einteilung in diese zwei „Typen“. Meiner Meinung nach wird in beiden Fällen die Unterdrückung der Krautschicht durch dieselbe Ursachenfolge bewirkt.

In beiden Fällen entsteht der Mangel an Bodenfeuchtigkeit durch Absaugen durch die Buchenwurzeln in dem Oberhorizonte, sei derselbe im ersten Falle durch eine trockene Kreideunterlage und sehr seichten Boden, oder im zweiten Falle durch Mangel an Niederschlägen bedingt.

### F o l g e r u n g e n

Durch die Versuche bewiesene und auf Grund der Beobachtungen ergänzte Kenntnisse führen uns also zu den Folgerungen, dass in den Buchenbeständen, die auf physiologisch seichten Böden wachsen, unbedingt eine Durchwebung der obersten Bodenschichten mit feinen Saugwurzeln der Buche jedenfalls in solchem Masse erfolgt, dass sich in manchen Fällen fast eine kompakte, abtrennbare Filzschicht bildet. In reinen Buchenbeständen (also ohne Einmischung anderer Holzarten) werden die obersten Bodenhorizonte auf der ganzen Bestandesfläche durch diese aktiven Feinwurzeln gesättigt. Dieser extreme Fall der Wurzelkonzentration im Oberboden wird aus Gründen des Hygro- und Chemotropismus der Wurzeln eben bei den Buchen durch ihre spezifische Eigenschaft der hohen Plastizität und morphologischen Anpassungsfähigkeit des Wurzelsystems, gemeinsam mit der spezifisch gegebenen Fähigkeit der dichten und feinen Verzweigung, ermöglicht.

Infolge der Konzentration der Saugwurzeln in den obersten Bodenschichten tritt hier ein intensives Absaugen der Bodenfeuchtigkeit durch die Buchenwurzeln ein. Dieses Absaugen ist bei der Buche relativ grösser als bei anderen Holzarten, u. zwar infolge eines höheren Transpirationkoeffizienten dieser Holzart, sowie infolge der Fähigkeit der Buche, die Saugkraft der Wurzeln im Bestande unter Einwirkung der steigenden osmotischen Werte der Zellsäfte in dem Laubblättern (im Gegensatz zur Eiche) zu erhöhen. Intensives Absaugen in der Zeit der vollen Belaubung erniedrigt erheblich die Bodenfeuchtigkeit im obersten Bodenhorizont oft bis zum lentokapillaren Punkte und in manchen Fällen sinkt sie sogar unter diesen Punkt.

In reinen Buchenbeständen erfolgt diese kritische Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit gleichmässig im ganzen Bestande. Da in diesen Beständen der Einfluss des Wurzelabsaugens durch die Buche in demselben Bodenhorizonte wirkt, in welchem sich die Hauptwurzelmasse der Krautschicht bildet, erfolgt die Konkurrenzunterdrückung der Krautschichtpflanzen nicht nur durch mechanische Unterdrückung des auswachsenden Wurzelsystems der Buche, das fortwährend seine Saugfläche infolge abnehmender Feuchtigkeit an den Orten, die durch das Absaugen betroffen wurden, zu vergrössern bedarf, sondern auch durch Unterdrückung auf physiologischem Gebiet, wo das relativ kleinere Wurzelsystem der Waldpflanzen (aus spezifischen Gründen) weniger Gelegenheit besitzt, den durch das Wurzelabsaugen nicht betroffenen Bodenraum zu erreichen.

Einen Faktor, der in den normal entwickelten Buchenbeständen mit normalem Horizontalkronenschluss zur Reduzierung der Bodenfeuchtigkeit während der Sommerperiode beiträgt, bilden die dicht belaubten Kronen der Buchen, welche sogar bis eine Hälfte der fallenden Niederschläge abfangen. Der dichte Kronenschluss in den Buchenbeständen verhindert auch die Nachausstrahlung und dadurch auch den Tauniederschlag und verursacht auf der anderen

Seite eine ununterbrochene Transpiration der Krautschicht eben in den Nachtstunden. Trotz der Tatsache, dass durch einen solchen dichten Kronenschluss die Verdunstung aus der Bodenoberfläche in der Sommerperiode infolge niedrigerer Tagestemperaturmaxima erniedrigt wird, herrscht die negative Wirkung vor.

Ein wichtiges sekundäres Merkmal in den kahlen Buchenbeständen ist die Anhäufung der unzersetzten Buchenstreu, die selbst einen wichtigen Reduktions- und Retentionsfaktor der Zuleitung des Niederschlagswassers in den Boden bildet. Ihre Anhäufung ist nicht in letzter Reihe auch durch die stagnierende oder minimale Tätigkeit der zersetzenden Bodenmikroben infolge ungünstiger Feuchtigkeitsverhältnisse in den obersten Bodenschichten verursacht.

Die Kombination dieser oben angeführten Faktoren, die sich hauptsächlich während der Vegetationszeit geltend machen und die den grundsätzlichen und entscheidenden Einfluss des Absaugens der Bodenfeuchtigkeit durch die Buchenwurzeln vollenden, führt unter den angeführten Bedingungen im Laufe der Ontogenese der Buchen zur Ausbildung der unterwuchslosen Bestände. Dabei helfen selbstverständlich alle Faktoren, die die Herabsetzung der effektiven Niederschlagsmenge verursachen. Es sind dies z. B. lokale orographische Verhältnisse (Regenschatten), sowie ein grosser Winkel der Abhangsneigung (rasches Abfließen des Niederschlagswassers an der Oberfläche). Auch insgesamt niedrige Makroniederschläge des Gebietes oder physikalisch-chemische Zusammensetzung des Bodens (schwere Lehmböden mit hoher Hygroskopizitätszahl) setzen die potentielle Wassermenge herab, die den Pflanzen zur Verfügung steht. Der Neigungsverlauf der unteren wasserführenden Bodenhorizonte, durch welchen der Wasserhaushalt in den obersten Bodenschichten beeinflusst wird, kann in dem Bestände die Entstehung eines Mosaiks bedingen, das durch die wechselnden Flächen des krautunterwuchslosen Buchenbestandes und des Bestandes mit entwickelter Krautschicht gebildet wird.

Trotzdem ist aus der vorangehenden Analyse zu ersehen, dass die unmittelbare Ursache, die über die Unterdrückung der Krautschicht sowie auch des Anfluges entscheidet, die Austrocknung der obersten Bodenschichten infolge des Wurzelabsaugens der Bodenfeuchtigkeit durch das Buchenwurzelsystem ist. Dieser Phänomen kommt in den Fällen vor, wo aus verschiedenen Gründen der Hauptteil der Saugwurzeln des Buchenwurzelsystems im obersten Bodenhorizonte konzentriert ist.

#### Kurze Zusammenfassung

Diese Arbeit befasst sich mit dem Einfluss der Buche (*Fagus sylvatica* L.) als Edifikator auf den Ursprung und die Existenz der Buchenwälder mit winzig entwickelter oder vollständig unterdrückter Krautschicht (sog. *Fagetum nudum* und *F. subnudum*). Die Experimentalarbeiten wurden in den Jahren 1953–1956 in den Buchenwäldern im Křivoklátské (Mittelböhmen), Choceň (Ostböhmen), auf der Milešovka (Böhmisches Mittelgebirge) und im Böhmischem Karste durchgeführt.

1. In diesen mehr oder weniger reinen Buchenwäldern wurde durch quantitative rhizologische Analysen eine auffallende Konzentration des Saugteiles des Buchenwurzelsystems in den obersten Bodenhorizonten festgestellt, während in den korrespondierenden Buchenwäldern mit entwickeltem Krautunterwuchs (z. B. in den Ass. *Fagetum elymctosum*, *Fagetum calcareum bohemicum*, *Fagus sylvatica* — *Tilia platyphyllos*) und mit denselben makroklimatischen Bedingungen die Durchwurzelung in diesen Bodenhorizonten wesentlich niedriger war: durchschnittlich nur 28 %, was Gewicht, und 22 %, was Volumen anbelangt.

Diese Wurzelkonzentration wird durch die Standortsfaktoren bewirkt, die eine physiologische Bodenseichtigkeit (incl. pedologischer Seichtigkeit) verursachen. Diese Konzentration ist durch die spezifischen Eigenschaften der Buche, d. h. durch einen intensiven Typus des Wurzelsystems und seiner grossen Plastizität ermöglicht.

2. In den untersuchten *Fagetum nudum* und *F. subnudum* wurde im Laufe der Vegetationszeit mittels der Isolationszylindermethode die Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit in den obersten Bodenhorizonten als Ergebnis des intensiven Absaugens dieser Feuchtigkeit durch das hier konzentrierte Wurzelsystem der Buche festgestellt. Diese Herabsetzung erreichte ihr Maximum vom Juli bis Oktober und überstieg vielfach den lentokapillaren Punkt des Bodens, während die Bodenfeuchtigkeit in den vom Buchenwurzelsaugen isolierten Bodenräumen auch in den trockeneren Sommerperioden genügend hoch über diesem Punkte blieb. Ebenfalls im Bestande mit entwickelter Krautschicht wurde niemals eine Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit bis zum entokapillaren Punkte festgestellt.

3. Die Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit wurde durch den Wurzelsaugkoeffizienten erfasst, durch welchen der durch das Wurzelsaugen verursachte Abfall der Bodenfeuchtigkeit (d. h. der Unterschied in der aktuellen Bodenfeuchtigkeit zwischen dem abgesaugten und dem vom Wurzelsaugen künstlich isolierten Bodenraume) aus der gleichzeitigen aktuellen Menge des physiologisch zugänglichen Wassers im Boden bei Elimination des Wurzelsaugens in Prozenten ausgedrückt wird.

4. Auf den Flächen der krautschichtlosen Buchenbestandesgruppen, die künstlich (unter ungeänderten sonstigen ökologischen Faktoren) von dem Absaugen der Bodenfeuchtigkeit durch die Buchenwurzeln mittels Isolationsgräben isoliert wurden, erschienen und wuchsen verschiedene Krautarten. Auf den Flächen mit stark unterdrückter Krautschicht erhöhte sich nach der Isolation vom Buchenwurzelsaugen der Bedeckungsgrad auf 100 %, verlängerte sich auffallend die Vegetationszeit und trat auch eine qualitative Bereicherung ein.

5. Durch Messungen und Experimente, die ausser der Krautschicht auch den natürlichen Anflug der Buche betrafen, wurde festgestellt, dass in den auf physiologisch seichten Böden sich befindenden Buchenwäldern den für die Entwicklung des Unterwuchses (also auch der Krautschicht) entscheidenden Faktor nicht das Licht, sondern die Bodenfeuchtigkeit darstellt.

Das intensive Wurzelsaugen der Bodenfeuchtigkeit in den obersten Bodenschichten, in welchen der aktive Teil des Wurzelsystems der Buche in diesen physiologisch oder pedologisch seichten Böden konzentriert ist, verursacht den Konkurrenzzusammenstoss der Wurzelsysteme der Buchen und der Krautschicht. Die Krautschicht, die auf die oberflächlichen Bodenhorizonte angewiesen ist, wird in solchen Fällen infolge ungenügender Bodenfeuchtigkeit in den Sommermonaten bedrängt (*Fagetum subnudum*) oder völlig unterdrückt (*Fagetum nudum*). In dem Buchen-Eichenmischwald verursacht diese Tatsache ein Mosaik von wechselnden Flächen mit entwickelter Krautschicht (in Eichengruppen) oder ohne derselben (in Buchengruppen).

Die „anorganischen“ Standortbedingungen bewirken selbst keine Unterdrückung der Krautschicht, sondern sie induzieren eine Konzentration der Saugwurzeln der Buche im obersten Bodenhorizont. Ein intensives Wurzelsaugen der Bodenfeuchtigkeit, welches dann unbedingt zur Geltung kommt, bildet die unmittelbare Ursache der Unterdrückung der Krautschicht sowie auch des Anfluges.

6. Die Herabsetzung der Bodenfeuchtigkeit in den obersten Bodenschichten verursacht auch eine ungenügende mikrobielle Zersetzung der Buchenstreu; diese Erscheinung wird zu einem charakteristischen, jedoch sekundären und negativen ökologischen Faktor.

Eingegangen am 1. IV. 1957.

Anschrift der Verfasserin: Dr Jiřina Slaviková, Praha 2, Benátská 2.

## Literatur

- Beldie, A.: Fagetele montane superioare dintre valea Ialomitei si valea Buzăului. Acad. pop. rep. Romane, p. 1—112; 1951.
- Büsgen, M.: Studien über die Wurzelsysteme einiger dicotyler Holzpflanzen. Flora 95 : 58—94; 1905.
- Büsgen, M.: Waldbäume, p. 1—426, Jena 1927.
- Bachmann, F.: Über die Beziehungen zwischen d. Wassergehalte des Bodens u. seinem Wasserdampfdrucke. Planta 4 : 140—180; 1927.
- Domin, K.: Československé bučiny. Sborník VÚZ, pp. 87; 1931.
- Fabricius, L.: Der Einfluss des Wurzelwettbewerbs des Schirmstandes auf die Entwicklung d. Jungwuchses. Forstwiss. Cbl. 49 : 329—345; 1927.

- Fricke, K.: Licht- u. Schattenholzarten, ein wissenschaftlich nicht begründetes Dogma. Zbl. f. d. ges. Forstwesen 30 : 315—325; 1904.
- Futák, J.: Kremnické hory. Matica Slovenská 1943.
- Ganssen, R. H.: Untersuchungen an Buchenstandorten Nord- u. Mitteldeutschlands. Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen: 225—394, 472—494, 583—606; 1934.
- Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. II. Aufl. Braunschweig 1942.
- Harley, J.: A study of the roots system of the beech in woodland soil, with especial reference to mycorrhizal infection. Journal of Ecology 28 : 107—117; 1940.
- Hartmann, F.: Forstökologie. Wien 1952.
- Heinrich, F.: Wasserfaktor u. Kiefernwirtschaft auf diluvialen Sandböden Norddeutschlands. Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen 68 : 245—390; 1936.
- Hendrickson, A. H., Veihmeyer, F. J.: Some factors affecting absorption of moisture by plant roots. VIII. Congrès internat. d. Botan.: 199—202, Paris 1954.
- Hilitzer, A.: Studie o bučinách v okolí Kdyně. Věst. Král. Č. Sp. Nauk, tř. II.: 1—55; 1926.
- Karpov, V. G.: O konkurencii meždu drevostojem i podrostem v nasazhdenijach zasušljivoj stepi. Botan. žurnal 40 : 376—401; 1955.
- Karpov, V. G.: O faktorach regulirujuščich vzaimnostnošenija meždu drevostojem i travostojem v nasazhdenijach zasušljivoj stepi. Sbornik rabot po geobotanike, IAN SSSR: 263 až 274; Moskva 1956.
- Kausch, W.: Saugkraft u. Wassernachleitung im Boden als physiologische Faktoren. Planta 45 : 217—263; 1955.
- Klika, J.: Das Klimax-Gebiet der Buchenwälder in d. Westkarpaten. BBC 55/B : 373—418; 1936.
- Klika, J., Novák, V., Gregor, A.: Praktikum fytoecologie, ekologie ... Praha 1954.
- Meusel, H.: D. Eichen-Mischwälder d. Mitteldeutschen Trockengebiets. Wissenschaftl. Zeitschrift. d. M.-Luther Universität 1 : 49—72; 1951/52.
- Mikyška, R.: Studie über d. natürl. Waldbestände im Slovak. Mittelgebirge. BBC 59/B : 169—244; 1939.
- Neuwirth, G.: Die Waldgesellschaften d. Fallsteins. Wissenschaftl. Zeitschrift. d. M.-Luther-Universität 3 : 929—945; 1953/54.
- Passarge, H.: Waldgesellschaften d. mitteleutschen Trockengebietes. Archiv f. Forstwesen 2 : 1—58, 182—208, 340—383, 532—551; 1953.
- Popova, N. S.: Kornevaja sistema vostočnogo buka i drugih rastenij bukovyh lesov na Kavkaze. Geobotanika 7 : 90-114; 1951.
- Seifert, J.: Amonisace a nitrifikace půd křivoklátských lesů. Sborník MAP 23 : 364—376; 1949.
- Slavík, B., Slavíková, J., Jeník, J.: Ekologie kotlíkové obnovy smíšeného lesa. Rozpravy ČSAV 67 : 1—155; 1957.
- Snigireva, A. V.: Opyt eksperimentalnogo izučeniya borby za susčestvovaniye v prirodě. Sovětskaja botanika 4 : 10—20; 1936.
- Toumey, I. W., Korstian, C. F.: Foundations of silviculture upon an ecological basis. pp. 457; London 1947.
- Watt, A. S.: Preliminary Observations on Scottish Beechwoods. I. a II. Journal of Ecology 19 : 137—157, 321—359; 1931.
- Watt, A. S., Fraser, G. K.: Tree roots and the field layer. Journal of Ecology 21 : 404—414; 1933.
- Wittich, W.: Wasserfaktor u. Kiefernwirtschaft auf diluvialen Sandböden. Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen 70 : 337—389; 1938.
- Zlatník, A.: Studien über die Staatswälder in Podkarpatská Rus. III. Teil: 50—130, Brno 1935.

## Vliv buku (*Fagus silvatica* L.) jako edifikátora na vývoj bylinného patra v bučinných fytoceenách

(S o u h r n)

Práce se zabývá vlivem buku (*Fagus silvatica* L.) jako edifikátoru na vznik a existenci bučin s nepatrně vyvinutým nebo zcela potlačeným bylinným patrem (t. zv. *Fagetum nudum* a *F. subnudum*). Experimentální práce byly provedeny v letech 1953—1955 v bučinách na Křivoklátsku, u Chocně, na Milešovce a v Českém Krasu.

I. V těchto více méně čistých bukových porostech byla zjištěna kvantitativními rhizologickými rozbory nápadná koncentrace hlavní ssavé části kořenového systému buku do povr-

човého půdního horizontu, zatím co v korespondujících bučinách s vyvinutým bylinným porostem (na př. v as. *Fagetum elymetosum*, *Fagetum calcareum bohemicum*, *Fagus sylvatica* — *Tilia platyphyllos*), v těchže makroklimatických podmínkách, bylo prokořenění v tomto půdním horizontu podstatně nižší: v průměru jen 28 % váhově, 22 % objemově.

Koncentraci způsobují stanovištní faktory, vytvářející fyziologickou mělkost půdy (včetně pedologické mělkosti). Koncentrace je umožněna specifickými vlastnostmi buku: intenzivním typem kořenového systému a jeho velkou plasticitou.

2. Ve sledovaných *Fagetum nudum* a *subnudum* bylo během vegetační sezóny zjišťováno metodou isolačních válců snížení půdní vlhkosti v povrchovém půdním horizontu jako důsledek kořenového odssávání této vlhkosti zde koncentrovaným kořenovým systémem buku. Toto snížení dosahovalo svého maxima v červenci až říjnu a přesahovalo často lentokapilární bod půdy, zatím co v půdních prostorech izolovaných od kořenového odssávání buku zůstávala půdní vlhkost i v sušších letních obdobích dostatečně vysoko nad tímto bodem. Rovněž v porostu s vyvinutým bylinným patrem nebylo nikdy zjištěno snížení půdní vlhkost až k lentokapilárnímu bodu.

3. Snížení půdní vlhkosti kořenovým odssáváním bylo vyjadřováno koeficientem kořenového odssávání, vyjadřujícím v procentech úbytek půdní vlhkosti kořenovým odssáváním (t. j. rozdíl půdní vlhkosti aktuální mezi půdním prostorem odssávaným a prostorem uměle izolovaným od kořenového odssávání) ze současného aktuálního množství fyziologicky dostupné vody v půdě při eliminaci kořenového odssávání.

4. V bukové porostní skupině bez bylinného patra se na plochách uměle izolovaných od kořenového odssávání půdní vláhy kořeny buků isolačními příklopky (při nezměněných ostatních ekologických faktorech) objevily a rozrůstaly některé bylinné druhy. Na plochách se silně potlačeným bylinným patrem se po izolaci kořenového odssávání bukem zvýšila pokryvnost na 100%, překvapivě se prodloužila vegetační doba a nastalo obohacení i po stránce kvalitativní.

5. Měřeními a pokusy, které se týkaly kromě bylinného patra také přirozeného náletu semenáčků buku, bylo zjištěno, že činitelem rozhodujícím o vývinu bylinného podrostu v bučinách na fyziologicky mělkých půdách není světlo, nýbrž půdní vlhkost.

Intenzivní kořenové odssávání půdní vlhkosti v povrchovém půdním horizontu, do něhož je aktivní část kořenového systému buku na fyziologicky mělkých půdách koncentrována, způsobuje konkurenční střetnutí kořenových systémů buků a bylinného patra. V takových případech je bylinné patro, odkázané na povrchové půdní horizonty, potlačováno (*Fagetum subnudum*) až úplně potlačeno (*Fagetum nudum*) následkem zcela nedostačující půdní vlhkosti v letních měsících. Ze stejné příčiny vzniká i mosaika v bylinném patře smíšeného porostu buko-dubového, tvořená střídajícími se plochami s vyvinutým bylinným podrostem (v dubových skupinách) a plochami bez bylinného podrostu (v bukových skupinách).

„Anorganické“ stanovištní podmínky samy přímo nezpůsobují potlačení bylinného patra, nýbrž indukují koncentraci ssaových kořenů buku do povrchového půdního horizontu. Intenzivní kořenové odssávání, které zde nutně nastává, je bezprostřední příčinou potlačení bylinného patra i bukového náletu.

6. Snížení půdní vlhkosti v povrchovém horizontu půdy způsobuje také nedostatečný rozklad bukové hrabanky, jejíž hromadění je pak pro vývoj bylinného patra významným, avšak sekundárním ekologickým činitelem.

## Влияние бука (*Fagus sylvatica* L.) как эдификатора на развитие травянистого яруса в буковых фитоценозах

(Резюме)

В работе разбирается вопрос влияния бука как эдификатора на возникновение с существование буковых зарослей с незначительным развитием или совершенно подавленным травянистым ярусом (т. наз. *Fagetum nudum* и *Fagetum subnudum*). Экспериментальные работы были произведены в 1953—1955 годах в буковых лесах в Кршивовклатском районе, у Хощня, на Милешовке и в Чешском Карсте.

При измерении почвенной влажности, при искусственной изоляции почвенного пространства от корневого отсасывания было установлено, что интенсивное кожное отсасывание почвенной влажности на поверхностных слоях почвы, в которых активная часть корневой системы бука концентрируется на физиологическо мелких почвах, вызывает конкурирующее столкновение корневых систем бука и травянистого яруса. В таких случаях, вероятно, травянистый ярус, зависящий от поверхностных слоев почвы, вследствие совершенно недостаточной в летних месяцах почвенной влажности, подавляется (*Fagetum subnudum*), до полного подавления (*Fagetum nudum*). По той же

причине возникает и мозаика в смешанном буково-дубовом насаждении, образованной чередующимися местами с развитым травянистым ярусом и голыми местами без травянистого покрова.

Понижение почвенной влажности в поверхностном слое почвы способствует также недостаточное разложение буковой подстилки из листьев, которая является для развития травянистого яруса характерным, однако второстепенным негативным экологическим фактором.