

Zur Bestandsdynamik und Verjüngungssituation in Naturwaldreservaten mit Eichenbeteiligung

Kilian Stimm, Michael Heym, Markus Blaschke, Enno Uhl, Stefan Tretter und Hans Pretzsch

Zusammenfassung In 28 von 30 untersuchten eichenreichen, bayerischen Naturwaldreservaten (NWR) ist seit Beginn der Beobachtungen vor über 40 Jahren eine Vorrats- und Grundflächenzunahme zu erkennen. Dabei nahmen die Grundflächenanteile der Eiche (*Quercus sp.*) im Mittel um 0,02% pro Jahr in Eichenwald- und um 0,12% pro Jahr in Buchenwaldgesellschaften ab. Die Mortalitätsraten der Eiche im Hauptbestand lagen in den Buchenwaldgesellschaften mit 1,68% pro Jahr signifikant über der Mortalität der Mischbaumart Buche. In der Gehölzverjüngung zeigte sich in den Eichenwaldgesellschaften eine höhere Artdiversität mit 28 verschiedenen Baum- und Straucharten, wohingegen in den Buchenwaldgesellschaften mit 12 verschiedenen Arten vergleichsweise wenige gefunden wurden. Die Diversität der Verjüngung korrelierte mit der Diversität des Altbestands; dies trifft verstärkt in den Buchenwaldgesellschaften zu. Die beobachteten Entwicklungen bestätigen eine Dominanz der Buche im Altbestand sowie in der Verjüngung zusammen mit den Mischbaumarten. Solange großflächige Lücken im Bestand fehlen wird die Eiche nach hiesigen Ergebnissen in der nächsten Waldgeneration vermutlich kaum eine Rolle spielen. Bleibt abzuwarten wie sich die Eiche in Folge von veränderten Klimabedingungen und einer verstärkten Störungsdynamik durchzusetzen weiß. Bis dato ist eine verstärkte Konkurrenzskraft gegenüber den Mischbaumarten noch nicht erkennbar.

Schlüsselwörter Naturwaldreservate, Eiche (*Quercus sp.*), Mortalität, Verjüngung, Bestandsdynamik

Abstract In 28 of 30 Bavarian strict forest reserves (SFR) with oak investigated, a build-up of stocks has been discernible since the beginning of the surveys since over 40 years. The basal area proportion of oak (*Quercus sp.*) decreased by an average of 0.02% per year in oak forest communities and by 0.12% per year in beech forest communities. The mortality rates of oak in beech forest communities were at 1.68% per year and significantly higher than those of mixed tree species. In natural regeneration, a higher species richness with 28 different tree and shrub species was found in oak forest communities, whereas only 12 different species were found in beech forest communities. The diversity of regeneration showed a higher correlation with the diversity of the old stand in beech forest communities. The observed developments confirm the dominance of beech in the old stand and in the regeneration with mixed tree species. Oak seems to play hardly any role in the next forest generation without large canopy gaps. It remains to be seen how oak will assert itself as a result of changing climatic conditions and increased disturbance dynamics. To date, there is no evidence of increased competitiveness with mixed tree species.

Keywords Strict forest reserves, oak (*Quercus sp.*), Mortality, Regeneration, Stand dynamics

1 Motivation und Forschungsfragen

Mit der Ausweisung von Naturwaldreservaten (NWR), die in Bayern 1978 vor gut 40 Jahren begonnen hat, konnte ein beachtliches, über ganz Bayern verteiltes Netz an aktuell 165 aus der Nutzung genommenen Waldflächen eingerichtet werden. Insbesondere vor dem Hintergrund eines sich wandelnden Klimas können die natürlichen Entwicklungen in den sich selbst überlassenen Beständen wertvolle Erkenntnisse über die Konkurrenzrelationen für eine naturnahe Bewirtschaftung von Waldflächen liefern. Dabei ist von großer Bedeutung, welche Rolle die beiden häufigsten heimischen Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.), nachfolgend als Eiche bezeichnet, in Zukunft spielen werden. Beide Arten haben unter den heimischen Baumarten die mitunter positivste Klimaprognose (Kölling 2012; Köhl et al. 2010). Jedoch sind beide Arten gegenüber vielen, ihnen beigemischten Baumarten gegenwärtig und insbesondere auf Standorten die den Buchenwaldgesellschaften zuzuordnen sind verhältnismäßig konkurrenzschwach (Ellenberg 2010; Meyer und Mölder 2017; Rohner et al. 2013) und auf die waldbauliche Förderung angewiesen (Mosandl und Abt 2016; Abt und Felbermeier 2021; Stimm et al. 2021a, 2021b) Dieses Konkurrenzgleichgewicht zugunsten der Mischbaumarten gilt für Altbestände gleichermaßen wie für die Verjüngung der Eiche. Sicher ist, dass die Eiche aufgrund ihrer vergleichsweise hohen Trockenheitstoleranz (Ellenberg 2010; Kölling 2012; Pretzsch et al. 2013; Mette et al. 2013) ein zunehmend wichtiger Baustein im Aufbau klimatoleranterer Mischwälder sein wird (Kölling 2012). Zum Verständnis natürlich ablaufender Prozesse aus der Nutzung genommener Bestände können die NWR einen wertvollen Einblick liefern (Kölbel und Albrecht 1996). Einen Ausblick und eine Einschätzung auf mögliche Entwicklungen der Eiche (*Quercus* sp.) in den bayerischen NWR gaben schon Kölbel (1996) sowie Endres und Förster (2014). Der vorliegende Beitrag knüpft direkt an diese Auswertung zur Entwicklung der Eichenanteile in den NWR an und vertieft die Analyse der beobachteten Entwicklungen. Neben der Dynamik im Altbestand liegt ein weiterer Schwerpunkt der Untersuchung in der Betrachtung der Verjüngungssituation in den verschiedenen NWR. Alle Beobachtungen und Ergebnisse der Analysen wurden zudem unter Berücksichtigung der natürlichen Waldgesellschaft diskutiert.

Den vorgenannten Ausführungen folgend, wertete die Studie Bestandes- und Verjüngungsaufnahmen aus verschiedenen Naturwaldreservaten Bayerns aus, die zum Verständnis natürlich ablaufender Entwicklungen beitragen sollen. Dabei liegt der Fokus auf (I) der Entwicklung des Altbestands unter besonderer Berücksichtigung der natürlichen Waldgesellschaft und (II) der aktuellen Verjüngungssituation unter dem Einfluss des Altbestands. Um diese Schwerpunkte zu beantworten, wurden folgende Forschungsfragen entwickelt:

- (i) Welche Bestandsentwicklung ist in den Naturwaldreservaten zu beobachten?
- (ii) Welche Mortalitätsraten der Eiche und ihrer Mischbaumarten können beobachtet werden und wie unterscheiden sich diese zwischen den natürlichen Waldgesellschaften?
- (iii) Wie stellt sich die Verjüngungssituation in den Naturwaldreservaten dar und ist eine Dynamik in der Baumartenzusammensetzung erkennbar?
- (iv) Ist ein Zusammenhang der Struktur des Altbestands und der Zusammensetzung der natürlichen Verjüngung zu beobachten?

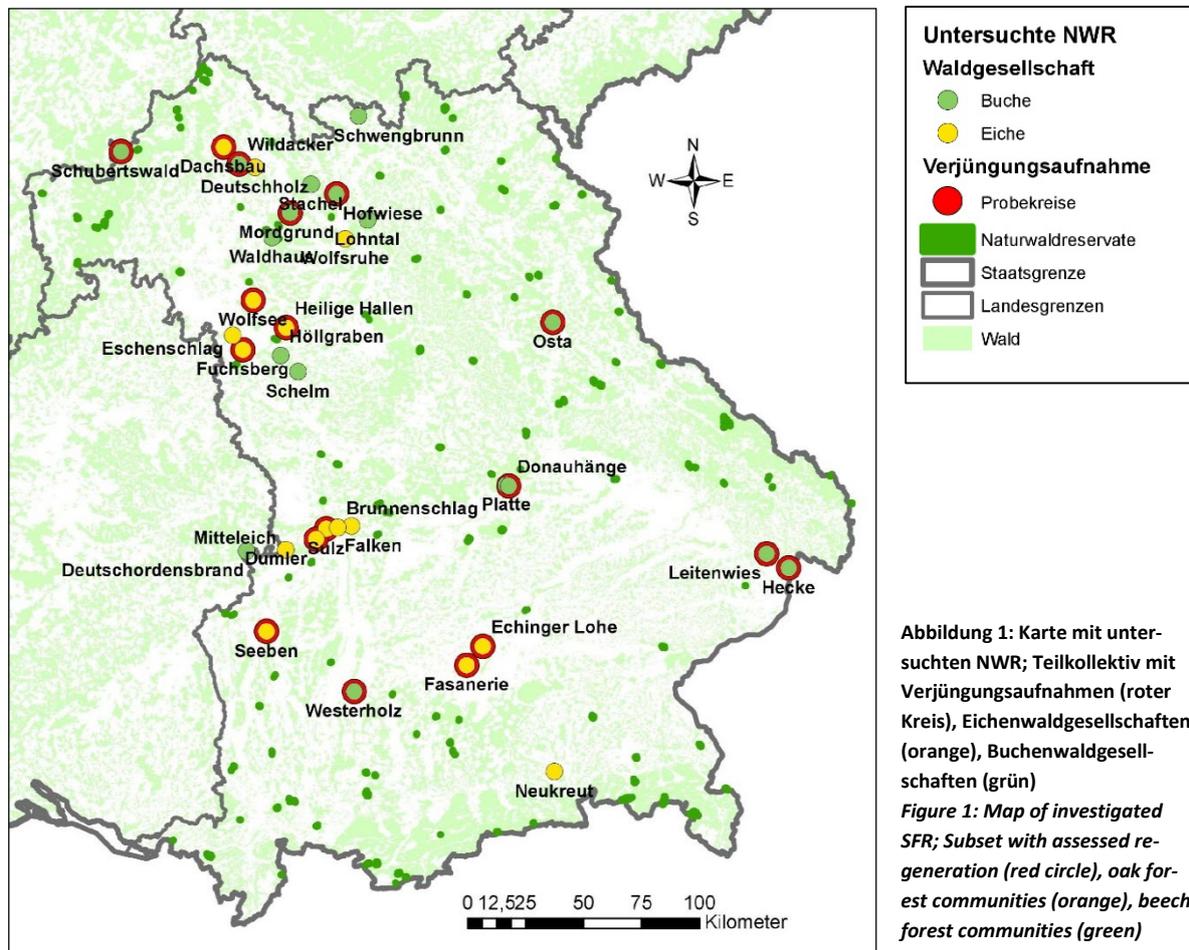
Schließlich werden die gefundenen Entwicklungen und Beobachtungen hinsichtlich der Eiche als wesentlicher Bestandteil der untersuchten Bestände bewertet und diskutiert.

2 Material und Methoden

Die Untersuchung basierte auf ertragskundlichen Erhebungen in Dauerbeobachtungsflächen von 30 NWR in Bayern (Abb. 1 und Anhang). Die Flächen sind i.d.R. einen Hektar groß. Auf diesen Flächen wurden seit 1978 in regelmäßigen Abständen Vollaufnahmen des aufstockenden Bestands ab 7 cm BHD nach standardisierten Verfahren durchgeführt (vgl. Albrecht 1990).

Die Auswahl der NWR erfolgte nach vorhandenen Eichenanteilen, die – gemessen an der Bestandsgrundfläche – bei mindestens 5% lagen und für die mindestens eine Wiederholungsaufnahme vorhanden war. Bei der Auswahl wurde ein größtmöglicher räumlicher und ökologischer Gradient über Bayern hinweg abgedeckt (Abb.1). Die Standorte reichen dabei gut wasserversorgten Feinlehmen über mäßig trockene Schichtböden bis hin zu mäßig wechselfeuchten strengen Tonen.

Die untersuchten NWR wurden in Eichen- und Buchenwaldgesellschaften auf der Grundlage von vorhandenen Vegetationskartierungen kategorisiert. Dabei wurden die natürlichen Waldgesellschaften *Galio-Carpinetum* und *Potentillo-Quercetum* unter „Eichenwaldgesellschaften“ und *Luzulo-Fagetum*, *Asperulo-Fagetum* sowie *Melico-Fagetum* unter „Buchenwaldgesellschaften“ zusammengefasst.



Ergänzend dazu wurde die klimatische Ausgangslage mithilfe des Ellenberg-Quotienten (EQ) (Ellenberg 2010) für jedes NWR beschrieben. Dieser berechnet sich aus dem 1000-fachen der Julitemperatur geteilt durch den Jahresniederschlag und wird u.a. zur Beschreibung von Buchenwaldtypen verwendet, da er einen klimatischen Schwellenwert der Buchenverbreitung darstellen kann. Bei steigenden Werten über 30 nimmt die Konkurrenzkraft der Buche langsam ab. Über alle betrachteten NWR wurde ein

mittlerer EQ von 23.2 errechnet, der von 15.2 (NWR Neukreut) bis 27.8 (NWR Eschenschlag) reicht. Damit liegen alle betrachteten Reservate noch in dem klimatischen Wohlfühlbereich der Buche.

Zur weiteren Einordnung und Bewertung der Ergebnisse wurden die betrachteten NWR in die unterschiedlichen Waldentwicklungsphasen nach der Methodik von Zenner et al. (2016; Anhang 2) eingeteilt. Demnach liegen aktuell insgesamt 13 Bestände in der späten Optimalphase (sO), 6 in der Plenterphase (P), 7 in der Terminalphase (T) sowie 2 in der Zerfallsphase (Z) (Abb. 2).

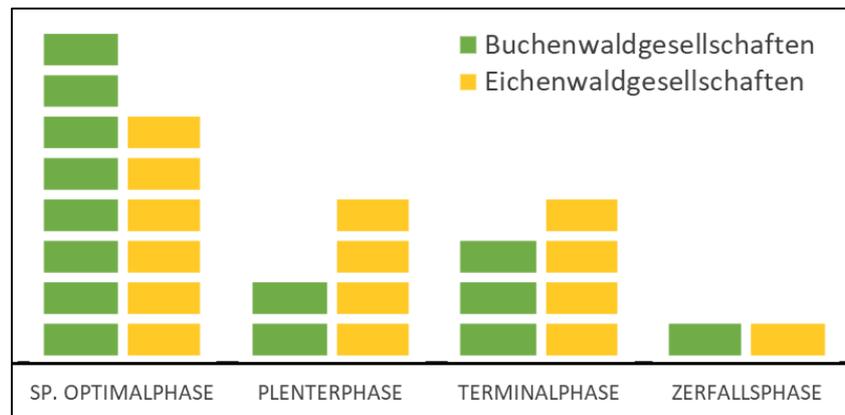


Abbildung 2: Einteilung und Anzahl der betrachteten NWR in die vier vorkommenden Waldentwicklungsphasen nach Zenner et al. (2016); Sp. Optimalphase - geschlossenes Kronendach, Totholz- und Starkholzanteil nimmt zu, Wuchshöhe im Optimum; Plenterphase - stark differenzierte, mehrschichtige Bestandszusammensetzung, Totholzanteil nimmt zu, großer Starkholzanteil; Terminalphase - dichteunabhängiges Absterben von Einzelbäumen- und Gruppen nimmt zu, Vorratsabsenkung, Entstehung von Lücken; Zerfallsphase - Größere Lücken im Bestand und Totholz prägend

Figure 2: classification and counts of investigated SFR in four different forest development stages according Zenner et al. (2016); Late Optimum phase - closed canopy, deadwood and large tree content increases, growth height at optimum; Plenter phase - strongly differentiated, multi-layered stand composition, deadwood content increases, high share of large trees; terminal phase - density-independent dieback of individual trees and groups increases, stock reduction, emergence of gaps; decay phase - larger gaps in the stand and deadwood dominating

Entwicklung des Altbestands und Mortalitätsraten

Der aktuell aufstockende, lebende Bestand zeigte sich hinsichtlich der Altersverteilung, der Bestandsgrundfläche sowie dem Durchmesser des Grundflächenmittelstammes der Eichen und dessen Höhe für die beiden Waldgesellschaftstypen ähnlich. Unterschiede waren insbesondere in der Stammzahl, dem aufstockenden Volumen sowie dem mittleren Eichenanteil zu erkennen, wobei beide Kollektive ähnlich stark variierten (Tab. 1). Neben der Grundflächen- und Vorratsentwicklung des Gesamtbestands in den NWR wurde die Entwicklung der Eichenanteile in % betrachtet.

Zur weiteren Erklärung der beobachteten Dynamik wurden für die Eiche sowie die zwei häufigsten Mischbaumarten Buche und Hainbuche Mortalitätsraten ($Mort_{Ba}$) berechnet.

Die weiteren Mischbaumarten wurden aufgrund des teilweise sehr geringen Anteils in der Beimischung unter „Sonstige Baumarten“ zusammengefasst. Die Berechnung der Mortalitätsraten erfolgte auf Bestandsebene mit folgender Gleichung (vgl. Hülsmann et al. 2018; Sheil und May 1996):

$$Mort_{Ba} = 1 - \left(\frac{N_1}{N_0} \right)^{1/t} \quad (1)$$

Dabei ist N_0 die Anzahl lebender Bäume zu Beginn, N_1 die Anzahl der lebenden Bäume desselben Ausgangskollektivs am Ende der Beobachtungsperiode und t die Länge der Beobachtungsperiode in Jahren. Für die Berechnung der Mortalitätsraten wurden die Bäume des Hauptbestands (> 7cm BHD) verwendet. Es wurde zudem darauf geachtet, dass mindestens 10 Bäume jeder betrachteten Baumart am

Endzeitpunkt vorhanden waren. Für die Baumart Eiche war diese Voraussetzung immer erfüllt. In den Buchenwaldgesellschaften war dies auch für die Buche der Fall und in den Eichenwaldgesellschaften für die Hainbuche. Die mittlere Beobachtungsdauer lag bei durchschnittlich 35 Jahren für alle betrachteten Baumarten.

Tabelle 1: Ertragskundliche Kenngrößen der betrachteten NWR (Stand: letzte Aufnahme); N - Anzahl der NWR, Alter - Inventuralter der Eiche, n - Anzahl der Bäume/ha, G - Bestandesgrundfläche in m²/ha, V - Volumen in Vfm/ha, Ei-Anteil - relativer Grundflächenanteil der Eiche in %, dg Ei – Durchmesser Grundflächenmittelstamm der Eiche, hg Ei - Höhe des Grundflächenmittelstammes der Eiche; dg MiBa – Durchmesser Grundflächenmittelstamm Mischbaumarten; hg MiBa - Höhe des Grundflächenmittelstammes der Mischbaumarten; angegeben sind Mittelwerte sowie min und max (kursiv unter den Mittelwerten)

Table 1: Yield parameters of the considered SFR (at the last assessment); N - number of SFR, (Alter) age - inventory age of oak, n - number of trees/ha, G - stand basal area in m²/ha, V - volume in Vfm/ha, (Ei-Anteil) oak percentage - relative basal area percentage of oak in %, (dg Ei) dg oak – mean diameter of oak, (hg Ei) hg oak - mean height of oak; dg MiBa – mean diameter of admixed species; hg MiBa – mean height of admixed species; indicated are mean values as well as min and max (in italics below the mean values) 1. Line: Oak-forest-communities 2. Line: Beech-Forest-communities

	N	Alter	n	G	V	Ei-Anteil	dg Ei	hg Ei	dg MiBa	hg MiBa
		(Jahre)	(Bäume ha ⁻¹)	(m ² ha ⁻¹)	(m ³ ha ⁻¹)	(%)	(cm)	(m)	(cm)	(m)
Eichenwald- gesellschaft	16	194	512	38,6	535,3	43,3	54,2	28,3	39,2	26,5
		<i>128-269</i>	<i>130-800</i>	<i>16,9-47,6</i>	<i>244,7-773,4</i>	<i>5,1-88,5</i>	<i>26,8-79,1</i>	<i>18,3-37,8</i>	<i>23,9-65,0</i>	<i>17,5-33,3</i>
Buchenwald- gesellschaft	14	170	351	37,0	632,0	26,0	45,6	32,3	41,5	32,5
		<i>142-250</i>	<i>128-853</i>	<i>18,6-45,8</i>	<i>355,3-793,3</i>	<i>6,2-85,6</i>	<i>31,1-62,6</i>	<i>22,7-40,1</i>	<i>26,1-53,3</i>	<i>21,8-41,5</i>

Verjüngungssituation

Für die Betrachtung der Verjüngungssituation wurden auf einem Teilkollektiv von insgesamt 19 NWR Verjüngungsaufnahmen in Probekreisverfahren durchgeführt (Abb. 1). Die Aufnahme der Verjüngung umfasste alle Verjüngungspflanzen die höher als 20 cm waren und noch nicht den BHD von sieben cm erreicht hatten. Dabei wurden die Gehölzart und möglicher Leittriebverbiss festgehalten. Die Bäumchen wurden in sechs Höhenstufen von 50 cm (bis 300 cm) eingeteilt. Im Fall der einen Hektar großen Repräsentationsfläche wurden im Raster von 10 x 10 m je 64 Probekreise aufgenommen. Die Pflanzen bis zu 50 cm Höhen wurden in einem Probekreis von je 1 m Radius aufgenommen, die Pflanzen ab einer Höhe von 51 cm innerhalb von 2 m Radius.

Für die Aufnahmen wurden schematisch Reservate ausgewählt, die über 150 Jahre alt sind und in den Daten der Betriebsinventur der Bayerischen Staatsforsten schon aufkommende Verjüngung aufwiesen. Eine weitere Voraussetzung war, dass in den ausgewählten Flächen die Stammfußpositionen des aufstockenden Altbestands bekannt waren. Dadurch wurde eine Beschreibung der lokalen Bestandsstruktur am konkreten Probekreis möglich. Die Verjüngungsflächen sind nicht gezäunt und unterliegen dementsprechend auch dem Wildeinfluss.

Für die Untersuchung des Einflusses von Altbestand auf die vorhandene Verjüngung wurden für jeden Verjüngungspunkt die entsprechende Struktur im Altbestand betrachtet. In der Verjüngung wurden die Pflanzenzahl, die Anzahl der Arten, die Höhenvariation sowie der Gesamtverbiss betrachtet. Als Strukturvariablen des Altbestands wurden die Bestandesgrundfläche, die Artanzahl, die Höhenvariation (*VarK der Höhe*), der Artprofilindex (A) nach Pretzsch (1996) sowie der Shannon Index (*H'*) nach Shannon (1948) verwendet.

Tabelle 2: Ertragskundliche Kenngrößen der betrachteten NWR; N - Anzahl der Verjüngungsstichproben, n Pflanzen – Pflanzenzahl in Verjüngung, n Arten – Anzahl Arten in Verjüngung bzw. im Altbestand, VarK h - Variationskoeffizient der Höhe innerhalb der Verjüngung, Verbiss – Leittriebverbiss in %, G – Bestandsgrundfläche in m²/ha, VarK H – Variationskoeffizient der Höhe des Altbestands, H – Shannon Index, A – Artprofilindex des Altbestands; angegeben sind Mittelwerte und Min und Max (kursiv unter den Mittelwerten)
 Table 2: Yield characteristics of the SFR considered; N - number of regeneration sample plots, (n Pflanzen) n plants - number of plants in the regeneration, (n Arten) n species - number of species in regeneration and old stand, VarK h - coefficient of variation of the height within the regeneration, (Verbiss) browsing – total browsing ratio in %, G – stand basal area in m²/ha, VarK H - coefficient of variation of the height within the old stand, H – Shannon Index, A - species profile index of the old stand; indicated are mean values and min and max (in italics below the mean values), 1. Line: Oak-forest-communities, 2. Line: Beech-Forest-communities

	Verjüngung				Altbestand					
	N	n Pflanzen (n ha ⁻¹)	n Arten	VarK h	Verbiss (%)	G (G ha ⁻¹)	n Arten	VarK H	H'	A
Eichenwald-gesellschaft	479	19.380	3	0,57	10,5	41,5	4	0,24	0,96	0,47
		<i>796-192.577</i>	<i>1-10</i>	<i>0,0-1,4</i>	<i>0-100</i>	<i>15,4-99,9</i>	<i>1-9</i>	<i>0,0-0,77</i>	<i>0,0-2,04</i>	<i>0,0-1,1</i>
Buchenwald-gesellschaft	326	18.283	2	0,72	6,6	37,5	3	0,31	0,70	0,40
		<i>796-101.859</i>	<i>1-6</i>	<i>0,0-1,4</i>	<i>0-100</i>	<i>4,6-89,0</i>	<i>1-6</i>	<i>0,0-1,04</i>	<i>0,0-1,57</i>	<i>0,0-1,1</i>

3 Auswertungsergebnisse

3.1 Entwicklung des Hauptbestands

In der überwiegenden Anzahl der NWR war der stehende, lebende Vorrat sowie die Bestandsgrundfläche seit Beginn der Beobachtungen (seit 23-40 Jahren; im Mittel 35 Jahre) angestiegen (Abb. 3). Dabei lag die durchschnittliche jährliche Zunahme der Grundfläche in den NWR der Eichenwaldgesellschaften bei 0,23 m²/ha und Jahr. In den Buchenwaldgesellschaften fiel diese Zunahme geringer aus lag im Mittel bei 0,14 m²/ha und Jahr. Dementsprechend lagen die aktuellen Bestandsgrundflächen bei 38,6 m²/ha in den Eichenwald- bzw. 37,0 m²/ha in den Buchenwaldgesellschaften (Tab. 1, Abb. 3).

Ein entsprechender Anstieg konnte auch beim Vorrat beobachtet werden. Im Mittel lag der jährliche Vorratsanstieg bei 5,67 m³/ha in den Eichenwaldgesellschaften etwas höher als in den Buchenwaldgesellschaften, in denen er bei 4,09 m³/ha lag (Abb. 3). Wegen des höheren Ausgangsniveaus ist trotz des geringeren Anstiegs der absolute mittlere Vorrat in den Buchenwaldgesellschaften mit 632,0 m³/ha knapp 100 m³/ha höher als in den Eichenwaldgesellschaften mit 535,3 m³/ha (Tab. 1, Abb. 3).

Bei insgesamt ansteigenden Bestandsgrundflächen und Bestandsvorräten in vielen NWR (26 bzw. 28 von 30) ging der Anteil der Eiche – gemessen an der Grundfläche – im Mittel in den Buchenwaldgesellschaften um 0,12 % pro Jahr und in den Eichenwaldgesellschaften um 0,02 % pro Jahr zurück. Dieser Rückgang spiegelt sich auch in einem durchschnittlichen Rückgang der Vorratsanteile der Eiche in den einzelnen NWR wider. So lag die durchschnittliche Abnahme des Eichenanteils in den Buchenwaldgesellschaften bei 0,13 % pro Jahr und in den Eichenwaldgesellschaften bei 0,07 % pro Jahr. Zwischen den Waldgesellschaften ist dabei der Unterschied in den Entwicklungstendenzen sehr deutlich.

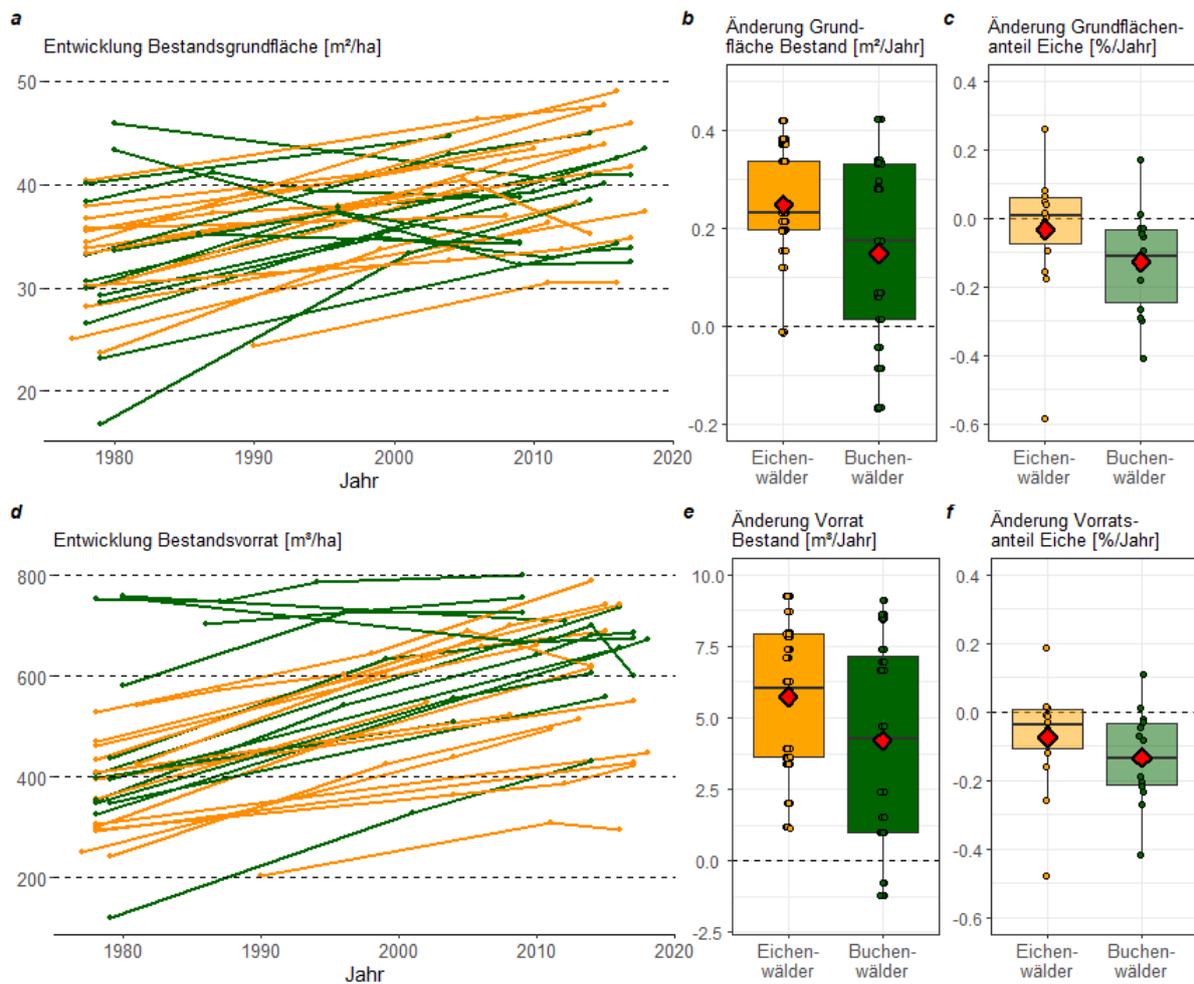


Abbildung 3: Grundflächen- und Vorratsentwicklung der untersuchten NWR (a, d). Reservate der Buchenwaldgesellschaften (grün), der Eichenwaldgesellschaften (orange). Jährliche Änderungen (b, e) sowie die Veränderung des Eichenanteils in den NWR (c, f). Die mittlere Veränderung (roter Punkt). Die mittlere Beobachtungsdauer lag bei 35 Jahren.
Figure 3: Basal area and Growing stock development (a, d). Beech-forest-communities (green lines), Oak-forest-communities (orange lines). Annual changes on stand level (b, e) and changes of oak ratios (c, f). Average changes (red mark). Mean observation period was 35 years.

3.2 Baumartenspezifische Mortalitätsraten

Die Entwicklung der Eichenanteile spiegelte sich auch in den Mortalitätsraten wider. Auch hier zeigte sich ein nach Waldgesellschaft differenziertes Bild. Dabei war die mittlere beobachtete Mortalitätsrate der Eiche von allen betrachteten Baumarten mit 1,68 % pro Jahr in den Buchenwaldgesellschaften am höchsten und auf signifikant höherem Niveau als die beobachteten Mortalitätsraten der häufigsten Mischbaumart Buche. In den Eichenwaldgesellschaften hingegen lag die Mortalitätsrate der Eiche im Hauptbestand mit 0,70 % pro Jahr signifikant niedriger als in den Buchenwaldgesellschaften und in etwa auf einem Niveau mit den Mischbaumarten (Tab. 3, Abb. 4).

Tabelle 3: mittlere jährliche Mortalitätsraten in % für Eiche, Buche, Hainbuche und Sonstige Baumarten

Table 3: mean annual mortality rates in % for oak, beech, hornbeam and other species in oak- and beech forest communities

	Waldgesellschaft	
	Buche	Eiche
Eiche	1,68	0,70
Buche	0,73	0,87
Hainbuche	0,85	0,91
Sonstige	1,24	1,08

Bei der häufigsten Mischbaumart, der Buche, lag die Mortalitätsrate ähnlich niedrig bei 0,73 % pro Jahr in den Buchenwaldgesellschaften und 0,87 % pro Jahr in den Eichenwaldgesellschaften, wobei der Unterschied zwischen den Waldgesellschaften nicht signifikant war. Für die Hainbuche als zweithäufigste

Mischbaumart (insb. in den Eichenwaldgesellschaften) liegt die beobachtete Mortalität für die beiden Waldgesellschaften mit 0,85 % bzw. 0,91 % pro Jahr auf vergleichbarem Niveau. Im Mittel war für die sonstigen Mischbaumarten in den Buchenwaldgesellschaften eine leicht höhere Mortalität (1,24 % pro Jahr) als in den Eichenwaldgesellschaften (1,08 % pro Jahr) zu beobachten. (Abb. 4). Bei der Interpretation der Mortalitätsraten der sonstigen Baumarten ist zu beachten, dass diese innerhalb des Baumartenkollektivs mehr oder weniger stark zwischen den Baumarten variieren können. Bspw. scheint die Esche infolge des Eschentriebsterbens aktuell eine vergleichsweise hohe Ausfallrate zu besitzen, was bei der Linde nicht zu beobachten ist.

Betrachtet man die Mortalitätsraten für die jeweiligen NWR bzw. Bestände so kann man teilweise eine relativ große Streuung in den Mortalitätsraten erkennen. In den Buchenwaldgesellschaften zeigt sich, dass sich die berechneten Mortalitätsraten der Eiche überwiegend über denen der Buche (in 10 von 12 NWR) liegen. Dieses Bild ist in den Eichenwaldgesellschaften heterogener und weniger deutlich.

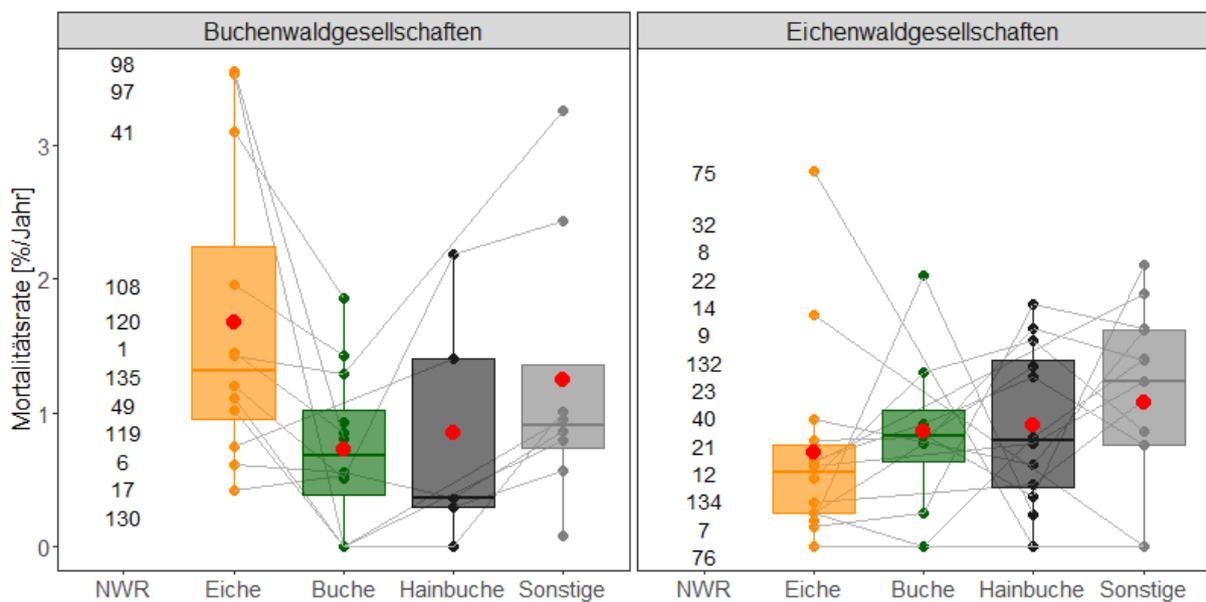


Abbildung 4: Baumartenspezifische jährliche Mortalitätsraten [%] in Buchen- und Eichenwaldgesellschaften; NWR Naturwaldreservate sortiert nach den berechneten Mortalitätsraten der Eiche, graue Linien verbinden die jeweils gleichen NWR (graue Linien); mittlere Mortalitätsrate (roter Punkt); die NWR Bezeichnungen ergeben sich aus Anhang 1

Figure 4: species-specific annual mortality rates [%] in beech and oak forest communities; (NWR) strict forest reserves ordered by oaks' mortality rates; grey lines connect the respective NWR; mean mortality rates (red dots); Information over the strict forest reserves (NWR) are in the annex 1

3.3 Verjüngungssituation in den NWR

Auf 75 % (n=805) aller Verjüngungsstichproben wurde Verjüngung beobachtet. Dabei waren in den Buchenwaldgesellschaften 80 % der Probekreise vorausverjüngt, in den Eichenwaldgesellschaften ein etwa gleich großer Anteil mit 67 %. Die Baumarten-zusammensetzung in der Verjüngung zeichnete hingegen ein differenzierteres Bild als das reine Vorkommen von Verjüngung. Während in den Eichenwaldgesellschaften insgesamt bis zu 28 verschiedene Baum- und Straucharten zu finden sind, beläuft sich die Artenzahl in den Buchenwaldgesellschaften auf weniger als 12 Arten. Die häufigsten Baumarten sind in den Eichenwaldgesellschaften der Bergahorn (23,1 %), gefolgt von Hainbuche (16,7 %) und Esche (9,4 %). Die Buche kommt mit 7,3 % erst an vierter Stelle der häufigsten Hauptbaumarten. In den Buchenwaldgesellschaften hingegen ist die Buche mit 77,5 % und großem Abstand die häufigste Baumart in der Verjüngung. Zweit- und dritthäufigste Baumart ist der Spitz- (7,3 %) bzw. Bergahorn (6,8 %). Die Eiche kommt in den Buchenwaldgesellschaften mit 0,8 % fast nicht und in den Eichenwaldgesellschaften mit 2,5 % nur zu einem geringen Anteil vor (Tab. 4). Die gefundenen Verbissprozentage für die häufigsten Baumarten belegen die vergleichsweise hohe Verbissgefährdung der Eiche. Mit gut 25,3 % Gesamtverbiss wird sie zusammen mit den Sonstigen Baumarten am zweithäufigsten nach dem Feldahorn (42,1 %) verbissen (Abb. 5).

Tabelle 4: Anteile der häufigsten Baumarten und die Gesamtzahl der vorkommenden Baumarten getrennt nach Waldgesellschaftstyp

Table 4: Species ratios of main tree species (beech, hornbeam, sycamore, norway maple, ash and oak) and total number of tree species by forest community type

	Waldgesellschaft	
	Eiche	Buche
Buche	7,3 %	77,5 %
Hainbuche	16,7 %	3,1 %
Bergahorn	23,1 %	6,8 %
Spitzahorn	3,5 %	7,3 %
Esche	9,4 %	0,4 %
Eiche	2,5 %	0,8 %
N Arten	28	12

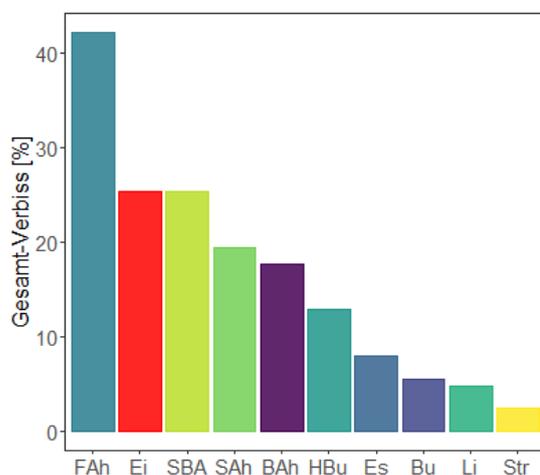


Abbildung 5: beobachtete Verbissprozentage (%) der häufigsten Baumarten; unter SBA wurden alle sonstigen Baumarten zusammengefasst sowie unter Str die aufgenommenen Straucharten
 Figure 5: browsing ratios (%) of most frequent tree species (FAh) field maple, (Ei) oak, (SAh) norway maple, (BAh) sycamore, (HBu) hornbeam, (Es) ash, (Bu) beech, (Li) lime; all miscellaneous tree species were summarized under SBA and all shrub species under Str

Die Höhenverteilung der Verjüngung in den einzelnen NWR zeigt zudem, dass die Eiche ausschließlich in den ersten beiden Höhenstufen (< 100cm) vorkommt (Abb. 7). Die höheren Höhenstufen werden in den Buchenwaldgesellschaften insbesondere von der Buche dominiert. Hier ist sie auf 83 % aller Verjüngungspunkte die höchste Baumart, gefolgt vom Bergahorn mit 8 %. In den Eichenwaldgesellschaften ist die Eiche ebenfalls fast ausschließlich in der ersten Höhenstufe bis 50 cm zu finden. Die Buche wird hier von der Hainbuche als Hauptmischbaumart abgelöst, die zusammen mit Bergahorn und Esche die höheren Verjüngungsstufen besetzt. Auf rund 25 % der Verjüngungsprobekreise dominiert die Hainbuche als höchste Baumart, gefolgt vom Bergahorn (23 %) und der Esche (10 %). Die Eiche kommt in den Eichenwaldgesellschaften auf 5 %.

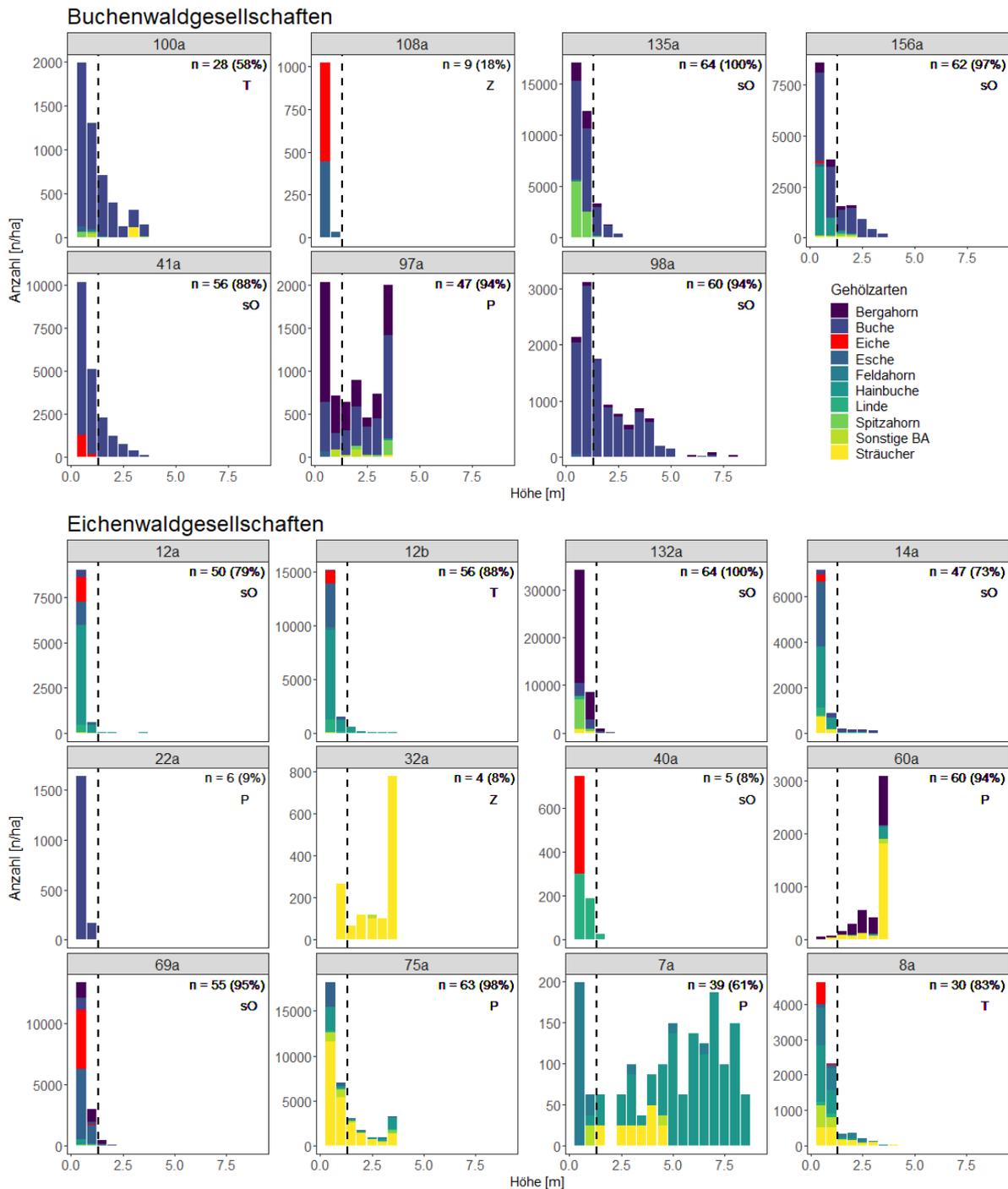


Abbildung 6: mittlere Pflanzenzahlen (n/ha) und die Höhenverteilung der Baumarten in der Verjüngung (19 NWR); gestrichelte Linie markiert die maximale Verbisshöhe (1,3 m); n – Anzahl der verjüngten Probekreise im NWR und %-Anteil; die Buchstaben bezeichnen die Waldentwicklungsphasen; sO – späte Optimalphase; P – Plenterphase; T – Terminalphase; Z – Zerfallsphase; zur Beachtung: die y-Achsen sind für jedes NWR unterschiedlich skaliert

Figure 6: average plant density (n/ha) and height distribution of tree species in the regeneration (19 SFR); dashed line highlights the maximum browsing height (1.3 m); n - counts of the regenerated sample plots within the SFR and its percentage ratio %; letters denote the forest development phase; sO – late Optimum phase; P – Plenter phase; T – Terminal phase; Z – Decay phase; note: the y-axis are scaled differently for each SFR; (Bergahorn) sycamore, (Buche) beech, (Eiche) oak, (Esche) ash, (Feldahorn) field maple, (Hainbuche) hornbeam, (Linde) lime, (Spitzahorn) norway maple, (Sonstige BA) other species, (Sträucher) shrub species

3.4 Zusammenhang der Altbestandsstruktur mit der Struktur der Verjüngung

In einer ersten Analyse der Zusammenhänge zwischen der Struktur des Altbestands und der Verjüngung konnten insbesondere Unterschiede zwischen den Waldgesellschaften festgestellt werden. Zum einen sind die gefundenen Korrelationskoeffizienten von Altbestands- und Verjüngungsvariablen in

den Buchenwaldgesellschaften insgesamt etwas höher als in den Eichenwaldgesellschaften, zum anderen wirkt die Struktur des Altbestands in teilweise verschiedene Richtungen (bspw. Grundfläche des Altbestands oder Artprofilindex) (Tab. 5). Die Artendiversität in der Verjüngung ist insbesondere mit der Zahl an Arten im Altbestand positiv korreliert. Ebenso positiv zeigt sich die Korrelation für den Shannon-Index H' . Während die Anzahl an Arten in der Verjüngung in den Eichenwaldgesellschaften negativ mit der Bestandsgrundfläche korreliert ist, zeigt sich in den Buchenwaldgesellschaften ein positiver Zusammenhang. Die Pflanzendichte in der Verjüngung korreliert in beiden Waldgesellschaften negativ mit der Höhenvariation im Altbestand. In den NWR der Eichenwaldgesellschaften ist die Grundfläche und in denen der Buchenwaldgesellschaften der Artprofilindex negativ mit der Pflanzenzahl in der Verjüngung korreliert. Die Korrelation der Höhenvariation innerhalb der Verjüngung mit der des Altbestands ist in beiden Waldgesellschaften negativ. Der Verbiss korreliert in den Buchenwaldgesellschaften mit der Artendiversität und dem Shannon-Index positiv. In den Eichenwaldgesellschaften ist ein positiver Zusammenhang zwischen Grundfläche und dem Verbiss zu beobachten.

Tabelle 5: Spearman'scher Rangkorrelationskoeffizient (ρ) für Strukturvariablen Altbestand und Verjüngung; n[Probekreise] = 704; Ei – Eichenwaldgesellschaften; Bu – Buchenwaldgesellschaften; Altbestand: G - Bestandsgrundfläche; N Arten - Anzahl Arten; A - Artprofilindex; VarK H – Variationskoeffizient der Baumhöhe; H' – Shannon Index; Verjüngung: n Pflanzen – Anzahl Verjüngungspflanzen, n Arten – Anzahl Arten, VarK h – Variationskoeffizient der Höhe; es sind nur signifikante Koeffizienten dargestellt

Table 5: Spearman's rank correlation coefficient (ρ) for structural variables of old stands and regeneration; n [sample plots] = 704; Ei – Oak forest communities; Bu – Beech forest communities; Altbestand/old stand: G - stand basal area; N Arten - number of species; A - species profile index; VarK H – coefficient of variation of tree height; H' – Shannon Index; Verjüngung/regeneration: n Pflanzen - number of plants per ha, n species - number of species, VarK h - coefficient of variation of height; Verbiss – browsing; only significant coefficients are shown

		Altbestand									
		N Arten		A		H'		G		VarK H	
		Ei	Bu	Ei	Bu	Ei	Bu	Ei	Bu	Ei	Bu
Verjüngung	n Pflanzen				-0,18			-0,19		-0,25	-0,37
	n Arten	0,21	0,32	0,12		0,19	0,32	-0,14	0,17		
	VarK h	0,07			-0,11	0,09				-0,19	-0,29
	Verbiss		0,25				0,29	0,24			

4 Erklärungsansätze und Diskussion

4.1 Bestandsentwicklung

Überwiegend ansteigende Bestandsgrundflächen und Vorräte deuten darauf hin, dass sich der Großteil der NWR noch in der Optimalphase befindet, in der das Kronendach noch geschlossen ist und der Starkholzanteil weiter zunimmt. Mit der Einwertung der Bestände in die Entwicklungsphasen nach Zenner et al. (2016) konnte dies bestätigt werden, wobei auch schon mehrere Reservate Eigenschaften späterer Entwicklungsphasen aufweisen. Dies kann u.a. daran liegen, dass die Einordnung der Entwicklungsphasen ursprünglich für kleinere Flächeneinheiten und für Buchenwälder entwickelt wurde. Unabhängig davon deutet sich schon in mehreren NWR eine Dynamik hin zu späteren Entwicklungsphasen an (z.B. NWR Osta).

4.2 Entwicklung der Eichenanteile und Mortalitätsraten

Die Beobachtungen zur Entwicklung der Eichenanteile in den betrachteten NWR bestätigen die Erkenntnisse, die auch schon in anderen Untersuchungen zur Dynamik in NWR mit Eichenbeteiligung gefunden wurden. Die im Mittel sinkenden Eichenanteile in den NWR konnten auch schon Rohner et

al. (2012; 2013) und Heiri et al. (2011) für die Schweiz und Meyer (2013) für NWR innerhalb Deutschlands finden. Auch bei der unterschiedlichen Stärke der Abnahme in Abhängigkeit der potentiell natürlichen Waldgesellschaft sind die bayerischen NWR keine Ausnahme und decken sich ebenfalls mit der Arbeit von Meyer (2013). Eine Studie, die die erwartete klimatische Entwicklung mit der Entwicklung der Baumartenanteile in verschiedenen NWR über Deutschland verteilt untersucht sieht noch keinen Trend (Meyer et al. 2017). Der für die untersuchten NWR berechnete klimatische Ellenberg-Quotient unterstützt diese Beobachtung. Alle NWR liegen in einem Wertebereich (EQ: 15,2 - 27,8), der dem Optimum der Buche zuzuschreiben ist und diese in ihrer Konkurrenzkraft noch nicht einschränkt. Einzelne Bestände auf Grenzstandorten der Buche (z.B. sehr tonigen Böden) zeigen jedoch eine verstärkte Mortalität von alten Buchen und damit indirekt eine Begünstigung der Eiche im Altbestand (vgl. NWR 7 Heilige Hallen, Eichenwaldgesellschaft). Diese Entwicklung scheint mit den aktuell nach dem Jahr 2018 vermehrt dokumentierten Absterben auch alter Buchen (Schuldt et al. 2020) in Zusammenhang zu stehen. Eine standortsunabhängige Trendumkehr in den Mortalitätsraten in Folge längerfristiger klimatischer Effekte ist jedoch aktuell noch nicht festzustellen. Zu einem ähnlichen Resümee kommen Fischer et al. (2014) für die Buchenwälder im Klimawandel, die kaum temperaturgetriebene Veränderungen in ihrer Baumartenzusammensetzung zeigen. Vorerst scheint man für die untersuchten NWR festhalten zu können, dass die Eichenanteile im Altbestand scheinbar noch weiter und stärker (in Buchenwaldgesellschaften) oder schwächer (in Eichenwaldgesellschaften) zurückgehen werden. Dies scheint insbesondere dann der Fall zu sein, wenn großflächigere Störungen und Kalamitäten in den Beständen ausbleiben (vgl. Brzeziecki et al. 2020). Ob und wie die beobachtete, auf die extreme Trockenheit zurückgeführte erhöhte Mortalität verschiedener Baumarten (Schuldt et al. 2020) in Zukunft der Eiche zu Gute kommt, kann mit den vorliegenden Daten jedoch noch nicht beantwortet werden. Eine Studie von Fischer et al. (2018), die die zukünftige potentielle natürliche Vegetation in Bayern modellierte kommt zu dem Schluss, dass sich mit ansteigenden Temperaturen auch die Verbreitung der Waldgesellschaften verändert, insbesondere auch eine Abnahme des Hainsimsen Buchenwalds (kolliner Ausprägung).

Bei der Beurteilung der beobachteten Entwicklung sollte jedoch neben den ökologisch unterschiedlichen Ausgangsbedingungen, wie bspw. Eichen- bzw. Buchenwaldgesellschaften, zudem die ehemalige waldbauliche Nutzung betrachtet werden. Wenige Studien haben bis dato die ehemalige Bewirtschaftung mit in ihre Analysen einbezogen (Heiri et al. 2009; Saniga et al. 2014). In weitergehenden Analysen sollte daher die vormalige Nutzung beachtet werden. Endres und Förster (2014) nannten beispielsweise als einen Grund für eine geringere Abnahme der Eichenanteile die positive Höhenrelation der Eiche gegenüber ihrer Mischbaumarten. Diese konnte insbesondere in denjenigen NWR beobachtet werden, die ehemals als Mittelwald bewirtschaftet wurden und damit die Eiche begünstigte. Frühere Arbeiten gehen u.a. davon aus, dass es sich bei zahlreichen Eichenwaldgesellschaften um sekundäre Waldgesellschaften handelt, die aufgrund menschlicher Eingriffe entstanden sind (Bernhardt-Römermann et al. 2006; Endres und Förster 2014). Es kann daher auch davon ausgegangen werden, dass die beobachtete Höhenrelation zugunsten der alten Eichen neben dem Standort auch durch die Behandlung entstanden zu sein scheint. Zumindest scheint sicher, dass die Eichenanteile sowie ihre Entwicklung im Altbestand in einigen der untersuchten NWR noch von der ehemaligen waldbaulichen Behandlung profitierten (Endres und Förster 2014; Müller-Kroehling 2014). Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch Heiri et al. (2009), die die Baumartenzusammensetzung auf standörtliche Gegebenheiten und die ehemalige Bewirtschaftung zurückführten.

In den Analysen konnten für die Eiche sowie die häufigsten Mischbaumarten (Buche und Hainbuche) jährliche Mortalitätsraten auf Bestandsebene berechnet werden. Die Größenordnung der in den untersuchten NWR ablaufenden Mortalität deckt sich in etwa mit den berechneten Raten von Hülsmann et al. (2018), die die Mortalität in NWR der Schweiz und Niedersachsen untersucht hat. Meyer und Mölder (2017) untersuchten die Mortalität von Eichen in niedersächsischen Naturwäldern und konnten dabei für die Wälder der Eichenwaldgesellschaften keine durch Konkurrenz erhöhte Absterbewahrscheinlichkeit beobachten. In den Buchenwaldgesellschaften hingegen fanden sie eine höhere Mortalitätswahrscheinlichkeit der Eiche gegenüber der Buche. Die auch in den bayerischen NWR signifikant höhere Eichenmortalität in Buchenwaldgesellschaften ist scheinbar zu einem großen Teil auf die hohe Konkurrenzkraft der Mischbaumarten, insbesondere der Buche zurückzuführen. Die sonstigen Mischbaumarten weisen hingegen für die beiden Waldgesellschaftstypen vergleichbare relativ hohe Mortalitätsraten (1,24 % bzw. 1,08 % pro Jahr) auf. Die Höhe der Mortalität lässt sich vermutlich durch die Baumartenzusammensetzung erklären, die sich verstärkt durch seltenere und meist kurzlebige Arten bildet (Hülsmann et al. 2018). Die in den Buchenwaldgesellschaften beobachtete leicht höhere Mortalität ist Indiz für eine Dominanz der Buche.

Interessant ist, dass die Mortalität der Buche in beiden Waldgesellschaftstypen mit unter einem Prozent in etwa gleich niedrig ist. Dies scheint zu bestätigen, dass es sich bei den Eichenwaldgesellschaften zu einem gewissen Teil um sekundäre, durch die menschliche Bewirtschaftung entstandene Waldgesellschaften handelt (Bernhardt-Römermann et al. 2006; Endres und Förster 2014; Müller-Kroehling 2014) und die Buche auch hier verhältnismäßig gute Wuchsbedingungen vorfinden kann. Demgegenüber hat die Eiche in den Eichenwaldgesellschaften eine geringe Mortalität. Brzeziecki und Bernadzki (2008) konnten in zwei Eichenwaldgesellschaften im Bialowieza Nationalpark verschieden starke Stammzahlabnahmen der Eiche beobachten. Sie führten die geringere Abnahme auf ihre Langlebigkeit und insbesondere auf ihre starke soziale Stellung im Bestand zurück. Auf den überwiegenden Flächen in den Eichenwaldgesellschaften kann man diese starke soziale Stellung der Eichen noch beobachten.

Die beobachteten Mortalitätsraten sowie die Entwicklungen in den NWR können neben konkurrenz- und standortsbedingter auch durch kalamitätsbedingte Ausfälle (Sturm, Insekten etc.) entstanden sein, was in vorliegender Studie nicht unterschieden wurde.

4.3 Situation in der Verjüngung

Im Gegensatz zur Baumartenzusammensetzung im Altbestand, in dem die Eiche eine bestandsbildende Rolle einnimmt, ist sie in der Verjüngung kaum und nur vereinzelt zu finden. Bei den Feldaufnahmen wurde vielerorts zwar ein Eichenaufschlag beobachtet, welcher aber die Höhe von 20 cm, die für die Erfassung in den Aufnahmen notwendig ist nicht bzw. noch nicht überwinden konnte.

Die hohe Diversität der gefundenen Arten in den Eichenwaldgesellschaften bestätigt die grundsätzlich höhere Artenvielfalt von Eichen- gegenüber Buchenwaldgesellschaften (Walentowski 2013). Die Eiche kommt dabei in den Eichenwaldgesellschaften mit 2,5 % nur in den ersten beiden Höhenstufen bis 1,0 m. Die häufig beobachtete ungünstige Höhenrelation nimmt mit steigender Höhe der Verjüngung zu. Scheinbar profitieren die Mischbaumarten von der aktuellen Bestandssituation verstärkt gegenüber der Eiche. Allein der Blick auf die Vorräte sowie die ermittelten Waldentwicklungsphasen zeigt die, für die Lichtbaumart Eiche ungünstigen Verjüngungsverhältnisse. Durch die mit einer kleinflächigen und geringen Störungsdynamik einhergehenden, vergleichsweise dunklen Bestandssituationen fehlt es der Eiche an notwendigem Licht. Beispielsweise ist die Buche als schattentolerante Baumart mit Abstand die dominanteste Baumart in der Verjüngung. In der Gesamtheit und für die überwiegende Anzahl der

NWR lässt sich schlussfolgern, dass die Eiche unter den gegenwärtigen Bedingungen in der kommenden Waldgeneration kaum eine Rolle spielen wird. Schattentolerantere Mischbaumarten, wie Buche, Hainbuche oder die Ahornarten nutzen aktuell die geringere Lichtverfügbarkeit zu ihren Gunsten und besetzen so den freien Wuchsraum. Ob sich dies infolge zunehmender (auch altersbedingter) Zerfallsphasen zugunsten der Eiche entwickeln wird muss weiter beobachtet werden. Interessant wird dabei insbesondere sein, wie sich die Situation der Eiche in den NWR Osta und Seeben, mit bzw. ohne Eiche in der Verjüngung entwickelt. Beide Bestände wurden schon jetzt in die Zerfallsphase eingewertet und waren kaum vorausverjüngt. Nach unseren Erhebungen ist jedoch davon auszugehen, dass die schattentoleranteren Arten in den meisten Beständen bereits als gesicherte Vorausverjüngung vorhanden sein werden. Dies gilt für beide Waldgesellschaften in vergleichbarem Maße. Dies ist daher für Eichenwälder in FFH Gebieten (Müller-Kroehling 2014) und deren Erhaltung mitunter von besonderem Interesse (Müller-Kroehling 2013; Schreiber et al. 2021). Mölder et al. (2019) stellen aktuell Überlegungen zur Habitatkontinuität in Eichenwäldern an und sehen mitunter eine besondere Herausforderung in der erfolgreichen Verjüngung und Etablierung der Eiche. Andere Untersuchungen sehen bei der Eiche ebenfalls den Knackpunkt in der natürlichen Verjüngung (Meyer et al. 2016; Müller-Kroehling 2014; Reif und Gärtner 2007). Die hohen Vorräte und die geringe Störungsdynamik in den NWR scheinen die erfolgreiche Verjüngung der Eiche aktuell zu verhindern. Mölder (2009) bspw. führte die fehlende Eichenverjüngung im Nationalpark Hainich neben der hohen Lichtbedürftigkeit auch auf den Verbissdruck zurück. Die gefundenen Verbissprozente legen auch für die bayerischen NWR nahe, dass der Druck des Schalenwilds die erfolgreiche Etablierung der verbissgefährdeten Eiche zusätzlich negativ beeinflusst. Bis dato hat es noch keine Eiche geschafft der maximalen Verbisshöhe zu entwachsen.

Grundsätzlich scheint man bei einer höheren Artdiversität (n Arten und H') im Altbestand auch eine höhere Anzahl an Arten in der Verjüngung erwarten zu können. Mölder (2009) stellte diesen Zusammenhang auch in Laubwäldern des Nationalparks Hainich fest. Dieser Zusammenhang ist in den meist von der Buche dominierten Beständen noch ausgeprägter. Die beobachteten Zusammenhänge zwischen Altbestand und Verjüngung scheinen insbesondere mit der Artzusammensetzung der Verjüngung in Verbindung zu stehen. Wird die Verjüngung in den Eichenwaldgesellschaften von (meist) Halbschattbaumarten mit heterogeneren ökologischen Ansprüchen gebildet, so wird die Verjüngung in den Buchenwaldgesellschaften von der schattentoleranten Buche dominiert. Beispielsweise scheint insbesondere die Verjüngung in den Eichenwaldgesellschaften mit höheren Grundflächen im Altbestand negativ zu korrelieren.

Der beobachtete Verbiss korreliert insbesondere in den Buchenwaldgesellschaften mit den beiden Diversitätsvariablen (n Arten und H'). Scheinbar kommt hier die Anreicherung der dominierenden Buchenverjüngung mit weiteren Mischbaumarten auch dem Schalenwild entgegen. Die bevorzugt verbissenen Baumarten machen diesen Zusammenhang scheinbar überwiegend aus. In den Eichenwaldgesellschaften ist es die Grundfläche, die mit dem Verbiss positiv korreliert. Insgesamt wird man daraus schließen, dass die Eiche durch einen verstärkten Verbissdruck infolge höherer Bestandsdichten, gegenüber weniger verbissenen und schattentoleranteren Arten doppelt benachteiligt wird. Ohne eine konsequente Bejagung scheint daher die erfolgreiche Naturverjüngung und Etablierung der Eiche und weiteren Mischbaumarten in der Buchendominanz zunehmend erschwert. Die aktuelle Verjüngungssituation, häufig kleine Lücken oder ein noch geschlossenes Kronendach, begünstigen weiterhin die schattentoleranteren Arten.

4.4 Bedeutung der Forschung in Naturwaldreservaten

Neben der Bedeutung von NWR als ein wichtiger Baustein in der integrativen Waldbewirtschaftung liefern sie für die Beobachtung und Erforschung natürlich ablaufender Prozesse wertvolle Erkenntnisse. Auf den Repräsentationsflächen der Reservate wird, wie auf langfristigen Versuchs- und Beobachtungsflächen üblich, eine Vollaufnahme des Waldbestands durchgeführt. So können sie beispielsweise dabei helfen die intra- und interspezifischen Konkurrenzverhältnisse in Waldbeständen zu erkennen (Rohner et al. 2012; Mette et al. 2013) und langfristige Zuwachstrends ohne Behandlung (z.B. Biomonitoring) sowie natürliche Altersverläufe zu verstehen (Pretzsch et al. 2019). Maximale Dimensionen auf Bestands- wie Einzelbaumebene können durch die langfristigen Beobachtungen in nicht bewirtschafteten Wäldern ebenfalls gut quantifiziert werden (Paillet et al. 2015). Diese und weitere wichtige Beiträge können insbesondere langfristige Versuchsflächen oder Beobachtungsflächen in unbewirtschafteten Wäldern für die forstliche Forschung leisten (Pretzsch et al. 2019). Für die waldbauliche Praxis allgemein und für die Entwicklung naturnaher Bewirtschaftungskonzepte bietet eine detaillierte Kenntnis über die natürlich ablaufenden Prozesse in unbewirtschafteten Wäldern zugleich Basis wie Entwicklungspotenzial. Dies ist insbesondere bei den zukünftigen Erwartungen und Herausforderungen im Zuge eines sich verändernden Klimas von herausragender Bedeutung.

Dank und Einordnung des Beitrags

Ein besonderer Dank gebührt den studentischen Hilfskräften, die durch ihren tatkräftigen Einsatz bei der Verjüngungsaufnahme, die Auswertung der Verjüngung erst ermöglicht haben.

Der Beitrag ist im Rahmen des Forschungsprojekts W045 zum „Entwicklungspotenzial der Eiche in bewirtschafteten und unbewirtschafteten Wäldern“ entstanden, das vom Bayerischen Staatsministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten (StMELF) als Kuratoriumsprojekt gefördert wird.

Literatur

- Abt, A.; Felbermeier, B. (2021): Waldbauliche und finanzielle Effekte von Durchforstungseingriffen in jungen Traubeneichenbeständen (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). In: Kilian Stimm (Hg.): Die Eiche. Facetten zu Ökologie, Naturschutz, Wachstum und waldbauliche Perspektiven. Forstliche Forschungsberichte München, Bd. 221. Freising (221), S. 97–115.
- Albrecht, L. (1990): Grundlagen, Ziele und Methodik der Waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. In: *Schriftenreihe Naturwaldreservate in Bayern* (Band 1).
- Bernhardt-Römermann, M.; Östreicher, S.; Fischer, A.; Kudernatsch, T.; Pfadenhauer, J. (2006): Das Galio-Carpinetum im Münchener Raum – Ergebnis früherer Bewirtschaftung? In: *Tuxenia* 26, S. 27–36.
- Brzeziecki, B.; Bernadzki, F. E. (2008): Langfristige Entwicklung von zwei Waldgesellschaften im Białowieża-Urwald. In: *Swiss Forestry Journal* 159 (4), S. 80–90. DOI: 10.3188/szf.2008.0080.
- Brzeziecki, B.; Woods, K.; Bolibok, L.; Zajączkowski, J.; Drozdowski, S.; Bielak, K.; Żybura, H. (2020): Over 80 years without major disturbance, late-successional Białowieża woodlands exhibit complex dynamism, with coherent compositional shifts towards true old-growth conditions. In: *J Ecol* 156 (11), S. 243. DOI: 10.1111/1365-2745.13367.
- Ellenberg, H. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Unter Mitarbeit von Christoph Leuschner und Hartmut Dierschke. 6., vollständig neu bearbeitete und stark erweiterte Aufl. Stuttgart: E. Ulmer (UTB, 8104).
- Endres, U.; Förster, B. (2014): Die Eiche in Naturwaldreservaten – auf dem absteigenden Ast? In: *LWF Wissen* 75, S. 70–73.
- Fischer, A.; Jantsch, M.; Müller-Kroehling, S. (2014): Buchenwald-Lebensgemeinschaften im Klimawandel. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 185, S. 71–81.
- Fischer, H. S.; Michler, B.; Fischer, A. (2018): Die zukünftige pnV Bayerns. Wie man sich Vorstellungen über die Standortsituation der Zukunft erarbeiten kann. In: *LWF Aktuell* (4), S. 46–49.

- Heiri, C.; Brang, P.; Commarmot, B.; Matter, J.-F.; Bugmann, H. (2011): Walddynamik in Schweizer Naturwaldreservaten: Kennzahlen und Trends. In *Waldreservate: 50 Jahre natürliche Waldentwicklung in der Schweiz*, S. 72–89.
- Heiri, C.; Wolf, A.; Rohrer, L.; Bugmann, H. (2009): Forty years of natural dynamics in Swiss beech forests: structure, composition, and the influence of former management. In: *Ecological Applications* 19 (7), S. 1920–1934.
- Hülsmann, L.; Bugmann, H.; Meyer, P.; Brang, P. (2018): Natürliche Baum mortalität in Mitteleuropa: Mortalitätsraten und -muster im Vergleich. In: *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 169 (3), S. 166–174. DOI: 10.3188/szf.2018.0166.
- Köhl, M.; Hildebrandt, R.; Olschofsky, K.; Köhler, R.; Rötzer, T.; Mette, T. et al. (2010): Combating the effects of climatic change on forests by mitigation strategies. In: *Carbon balance and management* 5, S. 8. DOI: 10.1186/1750-0680-5-8.
- Kölbel, M. (1996): Waldkundliche Untersuchungen im Naturwaldreservat Seeben. In: Markus Kölbel und Ludwig Albrecht (Hg.): Beiträge zu Eichen-Naturwaldreservaten in Bayern, Naturwaldreservate in Bayern. Eching: IHW-Verlag (3).
- Kölbel, M.; Albrecht, L. (1996): Waldökologische Forschung in ausgewählten bayerischen Eichen-Naturwaldreservaten - Einführung. In: Markus Kölbel und Ludwig Albrecht (Hg.): Beiträge zu Eichen-Naturwaldreservaten in Bayern, Naturwaldreservate in Bayern. Eching: IHW-Verlag (3).
- Kölling, C. (2012): Muss es immer Eiche sein? Baumartenalternativen für warm-trockene Regionen. In: *LWF Aktuell* 88, S. 28–30, zuletzt geprüft am 23.11.2017.
- Mette, T.; Dolos, K.; Meinardus, C.; Bräuning, A.; Reineking, B.; Blaschke, M. et al. (2013): Climatic turning point for beech and oak under climate change in Central Europe. In: *Ecosphere* 4 (12), S. 1–19. Online verfügbar unter <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/ES13-00115.1/full>.
- Meyer, P. (2013): Naturwaldreservate und ihre Erforschung in Deutschland: Erreichtes und Erwartungen, S. 124–129.
- Meyer, P.; Blaschke, M.; Schmidt, M.; Sundermann, M.; Schulte, U. (2016): Wie entwickeln sich Buchen- und Eichen-FFH-Lebensraumtypen in Naturwaldreservaten? Eine Bewertung anhand von Zeitreihendaten. In: *Naturschutz und Landschaftsplanung* 48 (1), S. 5–14.
- Meyer, P.; Mölder, A. (2017): Mortalität von Buchen und Eichen in niedersächsischen Naturwäldern [Beech and oak mortality in strict forest reserves, Lower Saxony, Germany]. In: *Forstarchiv* 88 (Heft 3), S. 127–130.
- Meyer, P.; Wevell von Krüger, A.; Balcar, P.; Blaschke, M.; Braunisch, V.; Schmidt, M.; Schulte, U. (2017): Anpassung standortheimischer Baumarten an den Klimawandel. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* (16).
- Mölder, A. (2009): Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. In: *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 180 (3/4), S. 76–87.
- Mölder, A.; Meyer, P.; Nagel, R.-V. (2019): Integrative management to sustain biodiversity and ecological continuity in Central European temperate oak (*Quercus robur*, *Q. petraea*) forests: An overview. In: *Forest Ecology and Management* 437, S. 324–339. DOI: 10.1016/j.foreco.2019.01.006.
- Mosandl, R.; Abt, A. (2016): Waldbauverfahren in Eichenwäldern gestern und heute. In: *AFZ - Der Wald* (20), S. 28–32, zuletzt geprüft am 05.12.2017.
- Müller-Kroehling, S. (2013): Eichenwald-Lebensraumtypen der FFH-Richtlinie in Deutschland - drängende Fragen und mögliche Ansätze für ein Konzept zu Erhalt und Sicherung eines günstigen Erhaltungszustandes. In: *Natura 2000 im Wald*, S. 199–207.
- Müller-Kroehling, S. (2014): Eichenwälder in FFH-Gebieten - Kulturwald für den Naturschutz. In: *LWF Wissen* 75, S. 65–69.
- Paillet, Y.; Pernot, C.; Boulanger, V.; Debaive, N.; Fuhr, M.; Gilg, O.; Gosselin, F. (2015): Quantifying the recovery of old-growth attributes in forest reserves: A first reference for France. In: *Forest Ecology and Management* 346, S. 51–64. DOI: 10.1016/j.foreco.2015.02.037.
- Pretzsch, H.; Schütze, G.; Uhl, E. (2013): Resistance of European tree species to drought stress in mixed versus pure forests. Evidence of stress release by inter-specific facilitation: Drought stress release by inter-specific facilitation. In: *Plant Biology* 15 (3), S. 483–495. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00670.x.
- Pretzsch, H. (1996): Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. In: *Tagungsbericht der Sektion Ertragskunde des Deutschen Verbands Forstlicher Forschungsanstalten* Tagungsbericht der Sektion Waldwachstumskunde, S. 143–154.
- Pretzsch, H.; del Río, M.; Biber, P.; Arcangeli, C.; Bielak, K.; Brang, P. et al. (2019): Maintenance of long-term experiments for unique insights into forest growth dynamics and trends: review and perspectives. In: *Eur J Forest Res* 138 (1), S. 165–185. DOI: 10.1007/s10342-018-1151-y.

- Reif, A.; Gärtner, S. (2007): Die natürliche Verjüngung der laubabwerfenden Eichenarten Stieleiche (*Quercus robur* L.) und Traubeneiche (*Quercus petraea* Liebl.) - eine Literaturstudie mit besonderer Berücksichtigung der Waldweide. In: *Waldökologie online* (5), S. 79–116.
- Rohner, B.; Bigler, C.; Wunder, J.; Brang, P.; Bugmann, H. (2012): Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. In: *J Veg Sci* 23 (5), S. 892–905. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2012.01408.x.
- Rohner, B.; Bugmann, H.; Brang, P.; Wunder, J.; Bigler, C. (2013): Eichenrückgang in Schweizer Naturwaldreservaten. In: *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 164 (11), S. 328–336. DOI: 10.3188/szf.2013.0328.
- Saniga, M.; Balanda, M.; Kucbel, S.; Pittner, J. (2014): Four decades of forest succession in the oak-dominated forest reserves in Slovakia. In: *iForest - Biogeosciences and Forestry* 7 (5), S. 324. DOI: 10.3832/ifor0996-007.
- Schreiber, K.; Lauterbach, M.; Zollner, A. (2021): Eichenwälder Bayerns im Kontext Natura 2000. In: Kilian Stimm (Hg.): Die Eiche. Facetten zu Ökologie, Naturschutz, Wachstum und waldbauliche Perspektiven. Forstliche Forschungsberichte München, Bd. 221. Freising (221), S. 217–236.
- Schuldt, B.; Buras, A.; Arend, M.; Vitasse, Y.; Beierkuhnlein, C.; Damm, A. et al. (2020): A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. In: *Basic and Applied Ecology* 45, S. 86–103. DOI: 10.1016/j.baae.2020.04.003.
- Shannon, C. E. (1948): The mathematical theory of communication., S. 3–91.
- Sheil, D.; May, R. (1996): Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. In: *Journal of Ecology* 84, S. 91–100.
- Stimm, K.; Heym, M.; Uhl, E.; Nagel, R.-V.; Pretzsch, H. (2021a): Zur Produktivität von Eichen in Rein- und Mischbeständen in Abhängigkeit von Bestandsstruktur und Standort – vom Bestand zum Einzelbaum. In: Kilian Stimm (Hg.): Die Eiche. Facetten zu Ökologie, Naturschutz, Wachstum und waldbauliche Perspektiven. Forstliche Forschungsberichte München, Bd. 221. Freising (221), S. 126–142.
- Stimm, K.; Uhl, E.; Pretzsch, H. (2021b): Zur langfristigen Verjüngungsdynamik der Eichen (*Quercus petraea* MATT. Liebl und *Quercus robur* L.) in Kieferrein- und Eichenmischbeständen – Struktur, Wachstum, waldbauliche Behandlung. In: Kilian Stimm (Hg.): Die Eiche. Facetten zu Ökologie, Naturschutz, Wachstum und waldbauliche Perspektiven. Forstliche Forschungsberichte München, Bd. 221. Freising (221), S. 162–182.
- Walentowski, H. (2013): Handbuch der natürlichen Waldgesellschaften Bayerns. Ein auf geobotanischer Grundlage entwickelter Leitfaden für die Praxis in Forstwirtschaft und Naturschutz. 3. Aufl. Freising: Verl. Geobotanica.
- Zenner, E. K.; Peck, J. E.; Hobi, M. L.; Commarmot, B. (2016): Validation of a classification protocol: meeting the prospect requirement and ensuring distinctiveness when assigning forest development phases. In: *Appl Veg Sci* 19 (3), S. 541–552. DOI: 10.1111/avsc.12231.

Anhang A1 - Liste mit Kurzbeschreibung der untersuchten NWR

NR	NAME	Kurzbeschreibung	Höhe von	Höhe bis	PNV1	PNV2	EQ
1	Höllgraben	Buchen-Eichen-Hainbuchen-Wald der Frankenhöhe	428	497	Luzulo-Fagetum	Galio-Carpinetum	24.8
6	Schelm	Artenreicher Laubmischwald am Rande der Frankenhöhe	400	450	Luzulo-Fagetum		25.5
7	Heilige Hallen	Eichen-Buchen-Hainbuchen-Wald der Frankenhöhe	350	410	Galio-Carpinetum	Luzulo-Fagetum	25.2
8	Fuchsberg	Artenreicher ehemaliger Mittelwald der Frankenhöhe	380	460	Galio-Carpinetum	Carici-Fagetum	26.5
9	Eschenschlag	Eschen-Eichen-Mischwald der Fränkischen Platte (ehemaliger Mittelwald)	388	395	Galio-Carpinetum	Pruno-Fraxinetum	27.9
12	Wolfsee	Artenreicher Laubmischwald am Anstieg aus der südlichen Gipskeuperplatte in den Steigerwald	320	360	Galio-Carpinetum	Luzulo-Fagetum	27.2
14	Mitteleich	Eichen-Hainbuchenwald der Riesalb (Egualb)	500	528	Galio-Carpinetum	Asperulo-Fagetum	23.4
17	Deutschor-dens-brand	Buchen-Eichen-Hainbuchen-Wald auf der Riesalb (Egualb) (ehemaliger Mittelwald)	585	605	Lathyro-Fagetum	Galio-Carpinetum	21.3
20	Falken	Eschen-Winterlinden-Buchen-Mischwald auf der Riesalb (ehemaliger Mittelwald)	520	545	Galio-Carpinetum	Asperulo-Fagetum	21.6
21	Sulz	Eichen-Hainbuchen-Buchenwald auf der Schwäbischen Riesalb	430	515	Galio-Carpinetum	Lathyro-Fagetum	24.1
22	Dumler	Eichen-Hainbuchenwald auf der Schwäbischen Riesalb	495	505	Galio-Carpinetum		24.3
23	Brunnenschlag	Mischwald aus Esche, Bergahorn, Fichte, Buche, Eiche auf der Schwäbischen Riesalb	510	535	Aceri-Fraxinetum	Lathyro-Fagetum	21.6
32	Seeben	Eichen-Hainbuchenwald auf Deckenschotter der Iller-Lech-Schotterplatte	520	535	Galio-Carpinetum		20.6
40	Wolfsruhe	Ehemaliger Mittelwald aus Eiche, Hainbuche und Linde in der Nördlichen Keuperabdachung	260	300	Galio-Carpinetum		27.6
41	Hofwiese	Buchen-Eichen-Wald im Baunach-Hügelland	325	360	Luzulo-Fagetum		24.6
45	Schwengbrunn	Ehemaliger Mittelwald mit vorwiegend Eiche im Fränkischen Bruchschollenland	350	420	Luzulo-Fagetum	Galio-Carpinetum	21.7
49	Lohntal	Artenreicher Mischwald (vorherrschend Buche) im nördlichen Albvorland	380	530	Lathyro-Fagetum	Luzulo-Fagetum	17.9
75	Fasanerie	Eichen-Eschen-Hainbuchen-Wald auf der Nördlichen Münchner Schotterebene	489	490	Galio-Carpinetum		20.4
76	Neukreut	Auwaldbestand (Edellaubholz mit Eiche) auf alluvialen Ablagerungen in der Inn-Jungmoräne	466	466	Aceri-Fraxinetum		15.2
97	Hecke	Edellaubbaumreiche Buchenwälder mit Fichte im Neuburger Wald	310	405	Asperulo-Fagetum	Aceri-Fraxinetum	19.0
98	Leitenwies	Buchen- und Stieleichenwald mit Fichte im Neuburger Wald	370	422	Asperulo-Fagetum	Galio-Carpinetum Luzuletosum	20.1
99	Platte	Buchenwälder mit Eiche in der südlichen Frankenalb	430	470	Asperulo-Fagetum	Galio-Carpinetum	24.8
108	Osta	Stieleichen-Winterlinden-Wald im Oberpfälzer Becken- und Hügelland	480	490	Luzulo-Fagetum	Galio-Carpinetum Luzuletosum	25.3
119	Stachel	Artenreicher ehemaliger Mittelwald in den Haßbergen	430	490	Luzulo-Fagetum	Galio-Carpinetum Luzuletosum	22.2
120	Waldhaus	Buchen-Wald mit Eiche, Hainbuche, Esche und Schwarzerle im nördlichen Steigerwald	370	445	Luzulo-Fagetum	Carici remotae-Fraxinetum	23.7
130	Schubertswald	Eichen-Buchen-Wald mit Fichten-Lärchen- und Stroben-Beimischung auf Buntsandstein im Nordspessart	455	478	Luzulo-Fagetum		19.6
132	Dachsbau	Artenreicher ehemaliger Mittelwald auf Muschelkalk in der Nördlichen Fränkischen Platte	290	357	Galio-Carpinetum	Lathyro-Fagetum	23.5
134	Deuschholz	Eichen-Hainbuchenwald auf Keuper in der Fränkischen Platte	355	370	Galio-Carpinetum	Melico-Fagetum	26.1
135	Wildacker	Artenreicher Laubmischwald auf Muschelkalk in der Fränkischen Platte	335	360	Melico-Fagetum	Galio-Carpinetum	25.4

Anhang A2 - Entscheidungsbaum und Entwicklungsphasen verändert nach Zenner et al. (2016); Üb – Überschirmung in %; Toth – Totholzanteil in % vom Vorrat; NQD – normalisierter Quartilsabstand des BHD

