

Kohlenstofftransport aus dem Totholz in den Boden

Inaugural-Dissertation zur
Erlangung der Doktorwürde
der Fakultät für Forst- und
Umweltwissenschaften der
Albert-Ludwigs-Universität
Freiburg i. Brsg.

vorgelegt von

Tiemo Kahl

Freiburg im Breisgau

2008

Dekan: Prof. Dr. Heinz Rennenberg
Referent: Prof. Dr. Jürgen Bauhus
Korreferent: Prof. Dr. Ernst-Detlef Schulze
Drittgutachter: Prof. Dr. Siegfried Fink
Datum der Disputation: 26.06.2008

*Meinem Großvater, Kurt Faber,
der mich Werden, Sein und Vergehen lehrte.*

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	I
Tabellenverzeichnis	IV
Abkürzungsverzeichnis	V
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	5
2.1 Untersuchungsgebiet	5
2.1.1 Lage	5
2.1.2 Klima	5
2.1.3 Untersuchungsfläche und Bestandescharakteristik	6
2.1.4 Geologie und Boden	8
2.2 Auswahl und Beschreibung der untersuchten Totholzstämme	8
2.2.1 Ermittlung der Todesursache	11
2.2.2 Datierung des Todes- und Fallzeitpunktes der Totholzstämme	12
2.2.3 Bestimmung der Totholzdichte mit Bohrwiderstandsmessungen	13
2.2.4 Resistographkalibrierung	15
2.2.5 Bestimmung der Kohlenstoff-, Stickstoffkonzentration und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Totholzproben	15
2.3 Installation der Saugplattenlysimeter zur Entnahme von Bodenwasser	16
2.3.1 Aufbereitung der Bodenwasserproben im Labor	18
2.3.2 Messung der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$) an gefriergetrockneten Bodenwasserproben	19
2.3.3 Bodenwassermodell (Simpel, Kiel)	20
2.3.4 Berechnung der Ladungskonzentration für die Kationen/Anionen Bilanz	22
2.4 Bodenprobennahme unter Totholzstämmen	23
2.4.1 Bestimmung des mineralischen Stickstoffs N_{min} (NH_4^+ , NO_3^-) im Boden	23

2.4.2	Gehalt an mikrobieller Biomasse (C_{Mik})	24
2.4.3	Aufbereitung des Bodens zur Kohlenstoff- und Stickstoff Analyse und zur Bestimmung der $\delta^{13}\text{C}$-Werte des SOC	25
2.5	Chronosequenzansatz	26
2.6	Statistische Analysen	26
3	Ergebnisse	28
3.1	Totholzabbau	28
3.1.1	Verteilung der Holzdicke entlang des Totholzstamms	28
3.1.2	Ursachen und Zeitpunkt der Totholzentstehung	29
3.1.3	Veränderung der Totholzdichte, des Totholzvolumens und des Zersetzungsgrades im Verlaufe des Totholzabbaus in Abhängigkeit von der Todesursache	30
3.1.4	Abbaurrate des Totholzes in Abhängigkeit von der Todesursache	32
3.1.5	Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) im Totholz	34
3.1.6	Kohlenstoff und Stickstoffgehalte im Totholz	35
3.1.7	Diskussion Totholzabbau	37
3.2	Bodenwasser	44
3.2.1	Konzentration des gelösten organischen Kohlenstoffs (DOC)	44
3.2.2	Vergleich der Menge des gesammelten Bodenwassers mit den Ergebnissen des Bodenwassermodells SIMPEL	47
3.2.3	Flüsse des gelösten organischen Kohlenstoffs (DOC)	49
3.2.4	Kationen/Anionen Bilanz	51
3.2.5	Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) im gelösten organischen Kohlenstoff (DOC)	55
3.2.6	Diskussion Bodenwasser	57
3.3	Veränderungen des Mineralbodens durch Totholz	64
3.3.1	Vergleich ausgewählter Parameter des Mineralbodens unter dem Totholz und der Kontrolle	64
3.3.1.1	<i>Konzentration des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC)</i>	65
3.3.1.2	<i>Vorrat des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC)</i>	65

3.3.1.3 Extrahierbarer organischer Kohlenstoff (SEOC)	66
3.3.1.4 Mikrobielle Biomasse (C_{Mik})	68
3.3.1.5 Stabile Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}C$-Wert) im Bodenkohlenstoff (SOC)	69
3.3.1.6 Konzentration des Gesamtstickstoffs (N)	70
3.3.1.7 Mineralstickstoff (N_{min})	71
3.3.1.8 Bodenwassergehalt	72
3.3.2 Veränderungen der Bodeneigenschaften durch Totholz	73
3.3.3 Anteil des Kohlenstoffs aus dem Totholz am Bodenkohlenstoff (SOC) unter Totholz	77
3.3.4 Diskussion Boden	81
4 Schlussfolgerung	90
5 Zusammenfassung	91
6 Summary	95
7 Literaturverzeichnis	99

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Lage der untersuchten Totholzstämmen auf der Untersuchungsfläche	9
Abbildung 2: Trockenraumdichte von Buchentotholz in Abhängigkeit vom Bohrwiderstand	15
Abbildung 3: Installationsschema für Saugplattenlysimeter (L) und Bestandesniederschlagssammler (BN) an einem Totholzstamm.	17
Abbildung 4: Häufigkeitsverteilung der Totholzdichte entlang von Totholzstämmen. Die Legende gibt die Häufigkeitsverteilung an. Rot sind die Abschnitte, bei denen die entsprechende Totholzdichte in einer bestimmten Entfernung vom Stammfuß häufig auftritt, während blau diejenigen Abschnitte darstellt in denen die entsprechende Totholzdichte nicht vorkommt.	29
Abbildung 5: Vergleich der Jahrringkurven lebender Bäume (Standardchronologie) mit Totholz ohne und mit Wachstumseinbruch im Jahr 1966. Die dünnen Linien zeigen die Anzahl der für den Mittelwert verwendeten Einzelkurven. Im grau hinterlegten Bereich kam es zu einer scheinbaren Erholung der Totholzstämmen mit Wachstumseinbruch im Jahr 1966. Dies ist auf eine starke Verringerung der Anzahl (n) der Einzelkurven zurückzuführen, die für die Berechnung der Mittelwertkurve verwendet wurden.	30
Abbildung 6: Totholzdichte (a), Restvolumen des Totholzes (b) und Zersetzungsgrad (c) in Abhängigkeit von der Zeit seit Tod der liegenden Totholzstämmen. Dargestellt ist die Aufteilung nach den Todesursachen.	31
Abbildung 7: Massenverlust des Totholzes in Abhängigkeit von der Zeit seit Tod. Anpassung eines linearen und eines einfachen exponentiellen Modells in Abhängigkeit von der Todesursache Sprödebruch bzw. Windwurf/dichteabh. Mortalität	33
Abbildung 8: Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) bei sechs Totholzstämmen. Angegeben sind der Mittelwert und die Standardabweichung. Die Anzahl (n) gibt die Zahl der verwendeten Einzelproben pro Totholzstamm an, Kleinbuchstaben zeigen statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Totholzstämmen (ANOVA).	34
Abbildung 9: Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) des Totholzes in Abhängigkeit von der Totholzdichte. Dargestellt sind die Messungen von 30 Einzelproben (siehe Abbildung 8)	35
Abbildung 10: N-Konzentration in Abhängigkeit von der C-Konzentration bei Totholz (<i>Fagus sylvatica</i>) (n=101)	36

Abbildung 11: N-Vorrat in Abhängigkeit vom C-Vorrat bei Buchen- und Fichtentotholz (Kahl 2003). Die unzersetzte Buche gibt den Mittelwert \pm Standardabweichung für den C- und N-Vorrat an. Die Gerade für Buche stellt eine untere Umhüllende dar und entspricht einem C/N Verhältnis von 666. Die Gerade für Fichte entspricht dem Mittelwert des N-Vorrates ($0,21 \text{ kg N m}^{-3}$).	36
Abbildung 12: Verlauf der DOC-Konzentration im Mineralboden in 10 cm Tiefe im Zeitraum März 2005 bis Dezember 2006. Die y-Achsen bilden unterschiedliche DOC-Konzentrationsbereiche ab (Kontrolle $0\text{-}30 \text{ mg C l}^{-1}$, Traufkante $0\text{-}400 \text{ mg C l}^{-1}$, Totholz $0\text{-}2500 \text{ mg C l}^{-1}$!).	46
Abbildung 13: Vergleich des Jahresgangs der gesammelten Bodenwassermengen der Kontrolle (Mittelwerte alle 5 Plots) mit den modellierten Bodenwasserabflüssen (SIMPEL) über den gesamten Messzeitraum	48
Abbildung 14: Vergleich der gesammelten Bodenwassermengen der Kontrolle (Mittelwert aller 5 Plots) mit dem modellierten Bodenwasserabfluss des SIMPEL Modells (n=44).	48
Abbildung 15: Vergleich des kumulativen Bestandesniederschlags (03.05.2005 bis 01.12.2006) zwischen den 5 Plots und im Vergleich zu Bestandes- und Freilandniederschlag am Eddy-Kovarianz-Messturm. (pers. Mitteilung W. Kutsch 2007)	48
Abbildung 16: Kumulative DOC-Flüsse über den gesamten Messzeitraum hinweg. Die y-Achsen bilden unterschiedliche Skalenbereiche ab (Kontrolle $0\text{-}9,5 \text{ g C m}^{-2}$; Trauf $0\text{-}70 \text{ g C m}^{-2}$; Totholz $0\text{-}500 \text{ g C m}^{-2}$!).	50
Abbildung 17: Summe der Kationenladung in Abhängigkeit von der Summe der Anionenladung. Die Daten wurden aus den Mittelwerten aller 5 betrachteten Totholzstämme ermittelt.	52
Abbildung 18: Summe der Kationen in Abhängigkeit von der DOC-Konzentration	52
Abbildung 19: Relativer Anteil der gemessenen Elemente an der Gesamtmenge der Kationen. Dargestellt sind Mittelwerte aus dem gesamten Messzeitraum für alle 5 Totholzstämme (Mn und Protonen Anteil wurde nicht berücksichtigt, da nicht darstellbar) Über den Säulen ist die mittlere Gesamtkationenkonzentration im Bodenwasser angegeben. Kleinbuchstaben geben statistisch signifikante Unterschiede an (ANOVA).	53
Abbildung 20: DOC-, Nitrat- und Kationenkonzentration unter Totholzstamm Bu 16	54
Abbildung 21: DOC-, Nitrat- und Kationenkonzentration unter Totholzstamm Bu 6	55

Abbildung 22: $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Bodenkohlenstoffs (SOC) in Abhängigkeit vom $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des gelösten organischen Kohlenstoffs im Boden (DOC) am Beispiel von fünf Totholzstämmen unter Totholz, am Trauf und der Kontrolle.	56
Abbildung 23: Schematische Darstellung des getrennten Austrags von DOC und Nitrat aus Totholz in den Boden. Der Kationenaustrag ist an den Nitrat- oder an DOC-Austrag assoziiert.	62
Abbildung 24: Bodenkohlenstoff (SOC) Konzentration unter dem Totholz und der Kontrolle	65
Abbildung 25: Trockenrohdichte (a) und Bodenkohlenstoffvorrat (b) unter dem Totholz und der Kontrolle	66
Abbildung 26: Konzentration des SEOC (a) und dessen prozentualer Anteil am SOC (b) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle Daten der Bu 5 und Bu 16 sind als Einzelwerte dargestellt.	67
Abbildung 27: Mikrobielle Biomasse (a) und deren prozentualer Anteil am SOC (b) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle	68
Abbildung 28: $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle	69
Abbildung 29: Konzentration des Gesamtstickstoffs (N) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle	70
Abbildung 30: Gesamtstickstoff (N) Konzentration in Abhängigkeit von der SOC-Konzentration im Mineralboden (0-20 cm Bodentiefe) unter dem Totholz und der Kontrolle	71
Abbildung 31: N_{min} -Konzentration (a) und Ammonium (NH_4^+ -N)-Konzentration (b) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle	72
Abbildung 32: Bodenwassergehalt im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle	72
Abbildung 33: Prozentualer C-Anteil aus Totholz am SOC in 0-20 cm Bodentiefe unter Totholz (Tabelle) in Abhängigkeit von der Zeit seit Fall (a).	80
Abbildung 34: Schematische Skizze zum Verbleib des Kohlenstoffs, der aus dem Totholz in den Boden gelangt. Vorräte sind durch rechteckige und Prozesse durch runde Umrahmungen gekennzeichnet. Pfeile zeigen C-Flüsse zwischen den Vorräten an. Der grau hinterlegte Teil der Fragmentierung wird der Vollständigkeit halber in der Skizze gezeigt, aber aufgrund mangelnder Daten nicht weiter diskutiert (<i>POM-particulate organic matter</i>).	81

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Mittlere Lufttemperatur und Niederschlagssummen der Jahre 2000 bis 2006. (pers. Mitteilung O. Kolle, C. Rebmann, W. Kutsch)	5
Tabelle 2: Beschreibung der verwendeten Totholzstämmen mit ihren Hauptmerkmalen.	10
Tabelle 3: Zusammenstellung der Abbaurate k und Verweilzeit ($t_{0,95}$) in Jahren für unterschiedliche Totholzkompartimente der Baumart Buche. Die Zielgröße bezeichnet die abhängige Variable für ein einfaches exponentielles Modell. (# gibt die Zeit bis zum vollständigen Totholzabbau ($t_{1,0}$) bei Anwendung eines linearen Modells an)	41
Tabelle 4: Mittelwert und Standardabweichung der DOC-Konzentration (mg C l^{-1}) im Zeitraum März 2005 bis November 2006. Buchstaben zeigen das Ergebnis einer ANOVA (Post-hoc-Test: Tamhane-ungleiche Varianz). Kleinbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Stämmen, Großbuchstaben Unterschiede zwischen den Behandlungen an.	46
Tabelle 5: Vergleich der jährlichen DOC-Flüsse ($\text{g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) von 44 Probennahmen aus dem Zeitraum März 2005 bis November 2006. Buchstaben zeigen das Ergebnis einer ANOVA (Post-hoc-Test: Tamhane-ungleiche Varianz). Kleinbuchstaben geben Unterschiede zwischen den Stämmen, Großbuchstaben Unterschiede zwischen den Behandlungen an.	50
Tabelle 6: Mittelwert und Standardabweichung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC (‰). Buchstaben zeigen das Ergebnis einer ANOVA (Post-hoc-Test Tamhane-ungleiche Varianz). Kleinbuchstaben zeigen Unterschiede zwischen den Stämmen, Großbuchstaben Unterschiede zwischen den Behandlungen.	56
Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse der schrittweisen, multiplen Regressionen für die Bodenparameter unter Totholz (abhängige Variablen A-K).	74
Tabelle 8: Übersicht über die Ergebnisse aus Tabelle A-K. Der Buchstabe „X“ zeigt einen signifikanten positiven (+) oder negativen (-) linearen Zusammenhang zwischen dem abhängigen Bodenparameter unter Totholz und den unabhängigen Parametern an.	76
Tabelle 9: Prozentualer Anteil des C aus Totholz am SOC unter Totholz. Werte kleiner Null wurden zur Berechnung des Mittelwertes und der Standardabweichung (Stabw) gleich Null gesetzt. (n.a. nicht analysiert)	79
Tabelle 10: Ergebnis einer multiplen Regression (schrittweise) mit den im Text aufgeführten Totholzparametern und dem prozentualen Anteil des SEOC am SOC als unabhängige Parameter. Zeit seit Fall wurde nach einer logarithmischen Transformierung verwendet.	80

Abkürzungsverzeichnis

„Zeit seit Tod“	Zeit seit dem Absterben des Baumes
„Zeit seit Fall“	Zeit seit dem Umfallen des Baumes
Sprödbbruch	durch den Zunderschwamm (<i>Fomes fomentarius</i>) verursachtes Abbrechen des Baumes
DOC	gelöster organischer Kohlenstoff
DIC	gelöster anorganischer Kohlenstoff
SOC	organischer Bodenkohlenstoff
$\delta^{13}\text{C}$ -Wert	Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$
SEOC	extrahierbarer organischer Kohlenstoff im Boden
C_{Mik}	mikrobielle Biomasse
N_{min}	mineralischer Bodenstickstoff (NO_3^- und NH_4^+)

1 Einleitung

Totholz spielt eine bedeutende Rolle im Kohlenstoff- und Nährstoffkreislauf, und als Struktur- und Habitatelement in Waldökosystemen (Fridman und Walheim 2000, Grove 2002, Harmon et al. 1986, Heilmann-Clausen und Christensen 2004, Janisch und Harmon 2002, Odor et al. 2006, Sollins 1982). Totholz in Form stehender und liegender Totholzstämmen sowie Stubben und Wurzeln ist ein Kohlenstoffspeicher in Waldökosystemen, der durch dichteabhängige Mortalität im Bestand, altersbedingtes Absterben, Forstkrankheiten sowie Windwurf entsteht. Die Totholzvorräte in europäischen Buchenwaldreservaten können 10 bis 20-mal (max. $550 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) höher sein als in vergleichbaren intensiv bewirtschafteten Beständen (ca. $10 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) (Christensen et al. 2005). In bewirtschafteten Beständen wird durch die Entnahme von hiebreifen Bäumen und die Durchforstung sowohl die Entstehung von Totholz vermieden, als auch z.B. durch Windwurf anfallendes Totholz meist entfernt und damit der mögliche oberirdische Kohlenstoffspeicher im Totholz reduziert. In Naturwäldern stellen liegende und stehende Totholzstämmen den Hauptanteil des vorhandenen Totholzes dar (Christensen et al. 2005), während in bewirtschafteten Buchenwäldern Totholz mit geringem Durchmesser (z.B. Äste) und Stubben den Hauptanteil des vorhandenen Totholzes ausmachen (Erdmann und Wilke 1997, Fridman und Walheim 2000). Die Bedeutung des Totholzes für die Kohlenstoffspeicherung im Mineralboden ist weitgehend unbekannt. Die Umsatzzeiten (*turnover time*) des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC-*soil organic carbon*) im Mineralboden lagen in temperaten Wäldern zwischen etwa 25 und 3570 Jahren (Chapin et al. 2002, Hakkenberg et al. 2008, Perruchoud et al. 1999). Die Umsatzzeit von Totholz in Laubwäldern ist mit ca. 20 Jahren (Harmon et al. 2005) deutlich geringer. Wenn Kohlenstoff (C) aus dem Totholz in den Mineralboden gelangt und dort gespeichert würde, entspräche dies einer Stabilisierung und langfristigen Speicherung totholzbürtigen Kohlenstoffs.

Von den drei Hauptprozessen des Totholzabbaus, Respiration, Fragmentierung und Auswaschung, könnten die letzten beiden zu einem Eintrag von Kohlenstoff in den Boden beitragen. Die Abbaurate des Totholzes integriert über alle Prozesse des Totholzabbaus und erlaubt so, die Verweilzeit von Totholz im Bestand zu ermitteln. Sie ist abhängig von der Baumart (Yatskov et al. 2003), den Umweltbedingungen (Harmon et al. 1986) und der Zersetzergemeinschaft (Mattson et al. 1987). Der Abbau des Totholzes wird von Organismen dominiert, die vor allem auf den Zellulose- und Ligninabbau spezialisiert sind. Dies sind vor allem Pilze (Basidiomyceten), die in der Lage sind, das nährstoffarme Substrat Holz

abzubauen (Rayner und Boddy 1988). Daneben haben auch Insekten einen bedeutenden Anteil am Totholzabbau, da diese vor allem durch ihre bohrende Tätigkeit in der Lage sind, das Totholz aufzuschließen und Eingangspforten für Pilze etc. zu schaffen. Hinzu kommen Wirbeltiere, für die Totholz Brut- und Wohnraum bietet und die durch mechanische Arbeit das Totholz abbauen. Organismen aus einer Vielzahl an Taxa (z.B. Insekten, Pilze) haben sich auf eine xylobionte bzw. xylophage Lebensweise in absterbendem oder totem Holz spezialisiert. Für diese Taxa ist das Vorhandensein von Totholz unterschiedlicher Struktur und Dimension Voraussetzung für deren Vorkommen. Beispielsweise wurden in Buchenwäldern Europas insgesamt 457 Arten holzabbauender Pilze gefunden (Odor et al. 2006). Die höhere Diversität dieser Organismengruppe bei steigendem Totholzvorrat zeigte sich in mehreren Studien (Lodge 1997; Müller et al. 2007; Siitonen 2001). In der vorliegenden Studie wurde der Abbau des oberirdischen C-Speichers, liegendes Buchen-Totholz, betrachtet und dessen Abbaurate unter Berücksichtigung der Todesursache ermittelt. Zur Abschätzung der Abbaurate wurde der Massenverlust des Totholzes über die Zeit mit Hilfe eines Chronosequenzansatzes ermittelt.

Der Transport von C aus dem Totholz in den Boden in Form von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC-*dissolved organic carbon*) wurde für Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) und Küstenukiefer (*Pinus contorta*) (Spears et al. 2003, Yavitt und Fahey 1985), sowie für verschiedene Laubholzarten (*Quercus spec. Acer spec. Robinia pseudoacacia*) (Hafner et al. 2005, Mattson et al. 1987) festgestellt. Hafner et al. (2005) haben in einem Laubmischwald bis zu 15-fach höhere DOC-Konzentration unter Totholz gemessen als unter der organischen Auflage ohne Totholz. Auswirkungen auf die SOC-Vorräte wurden aber nicht untersucht. Studien in Küstenukiefer-Wäldern Nordamerikas, die die SOC-Konzentration unter Totholz im Vergleich zur Kontrolle betrachteten, fanden widersprüchliche Ergebnisse. So konnten Krzyszowska-Waitkus et al. (2006) im Mineralboden unter Totholz signifikant höhere SOC-Konzentrationen im Vergleich zur Kontrolle finden, während Busse (1994) eine Abnahme der SOC-Konzentration unter Totholz fand. In einem unbewirtschafteten Douglasien-Bestand wurden unter Totholz etwa dreimal höhere DOC-Konzentrationen gefunden als unter der Streuschicht (Kontrolle) (Spears et al. 2003). Die SOC-Konzentration unter Totholz war in diesem Bestand gegenüber der Kontrolle allerdings nicht erhöht. Dies begründeten Spears et al. (2003) damit, dass Totholz entweder keinen Beitrag zum SOC-Vorrat im Boden hat, oder dass während der Bodenentwicklung bereits an allen Stellen Totholz vorhanden war und

einen erheblichen Beitrag zum SOC-Vorrat geleistet hat. Dies würde dann die Beobachtung eines Unterschiedes im SOC-Vorrat unter Totholz und der Kontrolle verhindern.

In einem Bestand, in dem über lange Zeiträume keine größeren Totholzmengen vorhanden waren und der dann wieder Totholz akkumulieren konnte, wäre es vielleicht möglich, eine Zunahme des SOC-Vorrates durch neu eingetragenen C aus dem Totholz in den Boden zu messen. In der Kernzone des Nationalparks Hainich (Thüringen), dem „Weberstedter Holz“, findet sich eine derartige Situation. Aus der Bestandesgeschichte dieses gemischten Laubwaldes ist bekannt, dass es etwa seit dem 12.-15. Jahrhundert eine Nutzung anfangs als Hute- wald und später in Form mittelwaldähnlicher Bewirtschaftung gab. Man kann davon ausgehen, dass der Totholzvorrat in diesem Zeitraum relativ gering war und erst mit der Auf- gabe der regulären Bewirtschaftung vor ca. 40 Jahren deutlich zugenommen hat (Mund 2004). Die derzeitigen Totholzvorräte belaufen sich auf rund 6-10 t C ha⁻¹ (~34-62 m³ ha⁻¹; Mund 2004, Benecke 2002). Da die unbewirtschafteten Bestände im Nationalpark im Vergleich zu bewirtschafteten Beständen einen Trend zu höheren SOC-Vorräten in den obersten 15 cm des Mineralboden aufwiesen (durchschnittlich 48 t C ha⁻¹ gegenüber 42 t C ha⁻¹), der nicht auf Unterschiede der Bestandesgrundfläche, des Bestandesalter oder des Streufalls zurückgeführt werden konnten, vermutete Mund (2004) in den unbewirtschafteten Beständen einen Einfluss des Totholzes auf die SOC-Vorräte.

Mit der vorliegenden Studie soll die Frage beantwortet werden, ob und in welcher Weise Kohlenstoff aus liegendem Buchen-Totholz am Aufbau des SOC-Vorrates in einem unbewirt- schafteten, von Rotbuchen (*Fagus sylvatica* L.) dominierten Laubmischwald auf kalkreichem Boden (Nationalpark Hainich, Thüringen) beteiligt ist. Das Hauptaugenmerk lag dabei auf der Auswaschung von DOC aus dem Totholz in den Boden und die daraus resultierenden Effekte auf den SOC-Vorrat. Das Monitoring des DOC-Austrags aus dem Totholz in den Boden er- laubt Aussagen über die zeitliche und räumliche Variabilität der DOC-Flüsse sowie über den Einfluss des Totholzabbaus auf den DOC-Fluss. Für das Monitoring wurde Bodenwasser mit Saugplattenlysimetern unter und neben fünf liegenden Buchen-Totholzstämmen in 5-10 cm Bodentiefe gesammelt und auf seinen Gehalt an DOC sowie Anionen und Kationen hin unter- sucht. Der SOC-Vorrat unter Totholz weist auf die langfristigen Auswirkungen des Trans- ports von C aus dem Totholz in den Boden hin. Hierbei wird neben der Auswaschung von DOC auch die Fragmentierung des Totholzes und die Stabilisierung und Speicherung des eingetragenen C im Boden mit berücksichtigt. Ein paarweiser Vergleich zwischen dem

Mineralboden unter und neben Totholz unterschiedlichen Alters (Chronosequenz) bei 18 Totholzstämmen diente zur Quantifizierung von Unterschieden im SOC-Vorrat. Für den Nachweis über den Verbleib des C, der aus dem Totholz in den Boden gelangt, wurde das Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope im DOC und SOC eingesetzt. Aus der Zusammenschau von DOC-Flüssen aus dem Totholz in den Boden und den SOC-Vorräten unter und neben dem Totholz sind Aussagen über die Bedeutung des Totholzes für die Kohlenstoffdynamik in Böden möglich.

Die folgenden Hypothesen werden formuliert:

1. Der Abbau von liegendem Buchen-Totholz führt zu hohen DOC-Flüssen in den Boden. Diese DOC-Flüsse unter Totholz sind höher als die DOC-Flüsse aus der Streuschicht ohne Totholz.
2. Die DOC-Flüsse aus dem Buchen-Totholz in den Boden nehmen im Verlaufe des Totholzabbaus zunächst zu, um im späten Abbauverlauf wieder abzunehmen. Sie sind abhängig von der Zersetzergemeinschaft.
3. Der Transport von Kohlenstoff aus dem Totholz in den Boden in Form von DOC und als fragmentiertes Totholzmaterial führt zu einer Erhöhung der SOC-Vorräte im Mineralboden unter Totholz.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

2.1.1 Lage

Das Untersuchungsgebiet lag im Nationalpark (NP) Hainich im westlichen Teil Thüringens. Der NP Hainich liegt im Dreieck der Städte Eisenach, Mühlhausen und Bad Langensalza und ist der südliche Teil des „Hainich-Dün“ Höhenzuges. Dieser Höhenzug erstreckt sich entlang des nordwestlichen Randes des Thüringer Beckens. Das „Hainich-Dün“ Gebiet bildet einen eigenen Wuchsbezirk innerhalb des Wuchsgebiets „Mitteldeutsches Trias-, Berg- und Hügelland“ und erstreckt sich über eine Fläche von 65000 ha, von denen 35 % bewaldet sind (TLWJF 1997). Der NP Hainich wurde am 31.12.1997 ausgewiesen und hat eine Fläche von 7600 ha. Das allgemein flache Relief wird von gering geneigten Hochflächen und Kuppen dominiert, die von einzelnen sich tief einschneidenden Tälern durchzogen sind. Die höchste Erhebung ist der außerhalb der Grenze des NP Hainich gelegene „Alte Berg“ mit 494 m über NN.

2.1.2 Klima

Der NP Hainich liegt in der kollinen bis submontanen Höhenstufe im Übergangsbereich zwischen subozeanischem und subkontinentalem Klima. Die langjährige mittlere Jahrestemperatur liegt zwischen 7,5-8,0 °C und die Summe der Niederschläge zwischen 750-800 mm (Knohl et al. 2003). Temperatur und Niederschlagsdaten der letzten 7 Jahre sind in Tabelle 1 angegeben.

Tabelle 1: Mittlere Lufttemperatur und Niederschlagssummen der Jahre 2000 bis 2006. (pers. Mitteilung O. Kolle, C. Rebmann, W. Kutsch)

Jahr	Mittlere Temperatur (°C)	Summe Niederschlag (mm)
2000	8.8	911
2001	7.9	799
2002	8.4	992
2003	8.5	544
2004	7.8	763
2005	8.1	736
2006	8.7	660

2.1.3 Untersuchungsfläche und Bestandescharakteristik

Die Untersuchungsfläche befand sich in der Schutzzone I „Weberstedter Holz“, in der am stärksten geschützten Kernzone des NP Hainich. Die Schutzzone I umfasst eine Fläche von ca. 600 ha, von der das eigentliche „Weberstedter Holz“ eine Fläche von 261 ha einnimmt. Innerhalb des „Weberstedter Holzes“ befindet sich der Eddy-Kovarianz-Messturm des Max-Planck-Instituts für Biogeochemie Jena (Standort: 51°04'46''N, 10°27'08''E, 440 m ü. NN (Knohl et al. 2003)). Die Untersuchungsfläche lag in 300 m Umkreis um den Turmstandort und damit zum Großteil im Einzugsbereich des Messturms (pers. Mitteilung Rebmann).

Der Bestand kann als ein naturwaldähnlicher, ungleichaltriger (0-250 a) Laubmischwald charakterisiert werden. Naturwaldähnlich bedeutet, dass der Bestand nach einer Phase extensiver Bewirtschaftung nunmehr seit ca. 40 Jahren unbewirtschaftet ist, und sich so die Waldstruktur (z.B. Altersklassenverteilung, Baumartenzusammensetzung, Totholzvorrat, Lückendynamik) unserer Vorstellung eines Naturwaldes (old growth forest (Wirth et al. in review)) angleicht. Die vorherrschende Baumart im Bestand ist die Rotbuche (*Fagus sylvatica*). Die Gemeine Esche (*Fraxinus excelsior*) und der Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) sind mitherrschende Baumarten. Vereinzelt oder in Gruppen kommen Hainbuche (*Carpinus betulus*), Spitzahorn (*Acer platanoides*), Feld- und Flatterulme (*Ulmus minor*, *U. laevis*), Sommer- und Winterlinde (*Tilia platyphyllos*, *T. cordata*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), Stiel- und Traubeneiche (*Quercus robur*, *Q. petraea*) und Elsbeere (*Sorbus torminalis*) vor (Mund und Schulze 2006). Der bestimmende Vegetationstyp ist der Waldgersten-Buchenwald (*Hordelymo-Fagetum*) (Oberdorfer 1994). Ein wichtiger Aspekt der Frühjahrsvegetation ist das flächige Auftreten von Bärlauch (*Allium ursinum*). Daneben wird die Bodenvegetation vom Wald-Bingelkraut (*Mercurialis perennis*) dominiert.

Der Gesamtvorrat der oberirdischen Baumbiomasse ($\varnothing > 7$ cm) beträgt $598 \pm 91 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ ($167 \pm 26 \text{ t C ha}^{-1}$) (Mund 2004). Davon entfallen $398 \pm 93 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (110 t C ha^{-1}) auf die Baumart Buche. Der Rest teilt sich unter den vorkommenden Baumarten auf. Der jährliche Streufall beträgt $2,5 \text{ t C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ (Mund 2004).

Die Bestandesgeschichte der Bewirtschaftung lässt sich etwa bis in das 12. Jahrhundert zurückverfolgen (Mund 2004). Vom 12.-15. Jh. herrschte eine intensive Nutzung als Niederwald und als Waldweide vor. Vom 16.-18. Jh. kam es zu einem Übergang zur Mittelwaldwirtschaft mit Waldweidenutzung. Von Ende des 19. Jh. an wurde eine plenterartige Hoch-

waldbewirtschaftung eingeführt. Diese Bewirtschaftungsform wurde mit wechselnder Intensität bis zur Nutzung des Gebietes als militärisches Übungsgelände von 1965 bis 1990 fortgeführt. In dieser Zeit wurden nur vereinzelt kommerziell hochwertige Bäume entnommen.

Nach dem Trockenjahr 1959 (pers. Mitteilung Forstamtsleiter H. Biehl 2007) kam es in den Beständen innerhalb und um den heutigen NP Hainich zu einem starken Befall mit der Buchenwollschildlaus. Im Folgenden führte dies zur starken Ausbreitung der Buchenschleimflusskrankheit, mit der Folge, dass 1961/62 im Gebiet zwischen Westerwald (nördlicher Rand NP Hainich) und Thiemsburg (südlicher Rand NP Hainich) etwa 40000 fm auf einer Fläche von ca. 10000 ha befallen waren (pers. Mitteilung Forstamtsleiter H. Biehl 2007). Diese Beobachtung wird zum Teil durch die Aufzeichnungen des Thüringer Forstschutzmelde-dienstes (TLWJF 2007) gestützt. Leider liegen Aufzeichnungen erst ab dem Jahr 1967 vor. Sie weisen aber für den Zeitraum 1967/68 einen hohen Anteil an Buchenrindennekrosen in den betrachteten Forstämtern auf.

Nach 1990 bis zur Gründung des NP Hainich im Jahr 1997 wurden ebenfalls nur selektiv geringe Mengen (ca. $20 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$) kommerziell hochwertigen Holzes entnommen. Der letzte Eingriff fand in den Jahren 1997/1998 statt. Dabei wurde aufgrund der notwendigen Munitionsräumung liegendes Totholz an Ort und Stelle zersägt und liegengelassen. Seit 1997 ist der Bestand geschützt und wird nicht mehr genutzt (Mund 2004). Der Bestand befindet sich heute in einem fortgeschrittenen Stadium der Entwicklung mit einer starken vertikalen Strukturierung und einer ausgeprägten Lückendynamik (Manning 2003). Totholz kann sich seit ca. 40 Jahren im Bestand akkumulieren. Dies zeigt sich an den relativ großen Mengen stehenden und liegenden Totholzes.

Der Totholzvorrat im Bestand lag bei etwa $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Mund und Schulze 2006). Auf einer vergleichbaren, sich direkt anschließenden Untersuchungsfläche von 28 ha wurde im Jahr 2001 auf einer Fläche von 4 ha (16 Parzellen á 2500 m^2) alles liegende und stehende Totholz ($\emptyset > 7 \text{ cm}$) inklusive der Stubben erfasst (Beneke 2002). Diese Daten werden im Folgenden zur Charakterisierung der Totholzvorräte auf der Untersuchungsfläche gezeigt. Der gesamte Totholzvorrat lag im Mittel bei $62 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Der Totholzvorrat hatte eine hohe Variabilität (Varianzkoeffizient: 0,65) mit einem maximalen Totholzvorrat pro Parzelle von $139 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ und einem minimalen von $9,1 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$. Der Vorrat des liegenden Totholzes ($\emptyset > 20 \text{ cm}$)

betrug im Mittel $37,4 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (min. $0,3 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; max. $97 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$; Variationskoeffizient 0,94). Die Buche hatte mit 47 % den größten Anteil am Totholzvorrat, gefolgt von der Bergulme (28 %) und der Esche (17 %). Der verbleibende Anteil wurde durch Hainbuche (7 %) und Kirsche (1 %) gestellt. Der hohe Totholzanteil der Bergulme wird durch das Ulmensterben nach Befall mit *Ophiostoma novo-ulmi* erklärt.

2.1.4 Geologie und Boden

Der Höhenzug des Hainich-Dün Gebietes am Rand des Thüringer Beckens setzt sich aus den triassischen Gesteinen von Muschelkalk und Keuper zusammen. Verkarstungserscheinungen im Kalkgestein tragen in der Regel zu einem schnellen Abfluss des Sickerwassers bei. Die Ausgangsgesteine zur Bodenbildung im Bestand sind vorwiegend mergelige Kalksteine des Oberen Muschelkalks sowie Reste einer sandigen Fazies des Unteren Keupers. Hinzu kommen pleistozäne Lössdecken, die mit variablen Mächtigkeiten zwischen 10 bis 50 cm auftreten. Der vorherrschende Bodentyp ist die durch Anreicherung des Residualtones aus der Kalksteinverwitterung entstandene Terra fusca. Außerdem treten Mischformen wie Braunerde-Terra fusca auf (Mund 2004). Die Bodenart ist ein schluffiger bis lehmiger Ton. Der pH-Wert (H_2O) des Bodens liegt zwischen 5,5 und 7,5 (Mund 2004). Der Boden hat eine Gesamtmächtigkeit von ca. 50 bis 70 cm. Bei Wassersättigung des Bodens tritt durch Einzelereignisse wie Tauwetter, verbunden mit Niederschlägen, (z. B. im Frühjahr 2006) oberflächlicher Abfluss ein, der zur Bodenerosion auf den schwach geneigten Flächen führen kann.

2.2 Auswahl und Beschreibung der untersuchten Totholzstämme

Die Auswahl der Totholzstämme (Tabelle 2) erfolgte gezielt nach folgenden Gesichtspunkten:

- Lage im Umkreis von 300 m um den Eddy-Kovarianz-Messturm des Max-Planck-Instituts für Biogeochemie Jena im NP Hainich (Abbildung 1)
- liegende Totholzstämme der Baumart Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.)
- Mindestdurchmesser der liegenden Totholzstämme von 30 cm (Mittendurchmesser)
- vorhandene Möglichkeit der Datierung der Zeit seit Fall (Kapitel 2.2.2)

Zu jedem Totholzstamm wurden folgende Totholzparameter notiert:

- Durchmesser Stammfuß, -Mitte, -Zopf (cm)
- Bodenauflage (geschätzter Anteil des liegenden Totholzstammes in Kontakt mit dem Boden, 100% entspricht einem Bodenkontakt auf ganzer Länge) (%)
- Stammform (normal, oval, flach, aufgelöst)

- Holzzustand (hart, weich, schwammig, pulverig)
- Messerprobe - Eindringtiefe einer 10 cm langen und 1 cm breiten Messerklinge (%)
- Rindenanteil (%)
- Zersetzungsgrad (1-5)
- Restvolumen geschätzt (%)

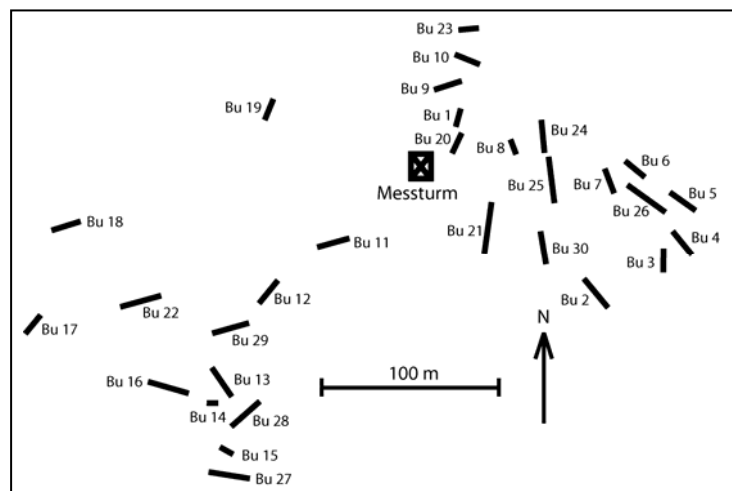


Abbildung 1: Lage der untersuchten Totholzstämme auf der Untersuchungsfläche

Bei der Bestimmung des Zersetzungsgrades wurde nach folgendem Schema vorgegangen (verändert nach Müller-Using und Bartsch (2003) sowie Odor und Van Hees (2004)):

Zersetzungsgrad 1:

Frisch abgestorben, Holz und Rinde fest, Kambium teilweise noch grün, Zweige vorhanden

Zersetzungsgrad 2:

Holz fest bis weich, Rinde beginnt sich abzulösen und zeigt Risse, Zweige abgefallen

Zersetzungsgrad 3:

Holz weich, Rinde ist lose und zeigt deutliche Risse, kann aber auch bereits nahezu vollständig abgefallen sein, dünne Äste abgefallen

Zersetzungsgrad 4:

Holz weich bis schwammig, Stammform beginnt sich aufzulösen, Rinde ist nur noch in Fragmenten oder unter dem Stamm vorhanden, nur noch dicke Äste zu erkennen.

Zersetzungsgrad 5:

Holz schwammig, einzelne feste Abschnitte noch vorhanden, Stammform weitestgehend aufgelöst, oft nur noch Umrise zu erkennen, keine Krone mehr vorhanden

Tabelle 2: Beschreibung der verwendeten Totholzstämmen mit ihren Hauptmerkmalen

Totholzstamm Bu	Zeit seit Tod (a)	Zeit seit Fall (a)	Todesursache	Wachstumsreduktion im Jahr 1966	Dichte kgm ⁻³	Restvolumen (%)	Zersetzungsgrad	Durchmesser (cm)	Länge (m)	Bodenauflage (%)	Stammform	Holzzustand	Messprobe (%)	Rindenanteil (%)	<i>Fomes fomentarius</i>	<i>F.f.</i> geotroph	Boden	Bodenwasser
1	26	4	M	ja	347	80	3	42	12.3	80	n	w	50	30	nein	-	x	-
2	33	26	M	ja	371	90	3	42	16.8	100	n	h	60	0	nein	-	x	-
3	13	11	SB	nein	253	80	3	38	15.1	100	n	w	65	90	ja	beides	x	-
4	15	15	SB	nein	369	60	3	43	22	100	o	w	65	50	ja	ja	x	-
5	12	12	ub	nein	250	90	3	49	23	95	n	w	55	50	ja	ja	x	x
6	18	12	SB	ja	204	30	4	52	18	100	f	s	100	40	ja	beides	x	x
7	8	8	SB	ja	254	95	3	50	20	15	n	h	25	95	ja	beides	x	x
8	23	14	M	ja	451	80	3	35	12.5	100	o	w	55	30	ja	ja	x	-
9	n.b.	n.b.	W	n.b.	366	20	4	39	13.7	100	f	s	60	0	nein	-	x	-
10	11	11	W	ja	456	95	2	31	18	90	n	w	15	70	ja	ja	x	-
11	n.b.	n.b.	SB	n.b.	283	70	4	35	20	60	o	s	80	40	ja	ja	-	-
12	31	31	W	nein	315	80	3	50	19	100	n	w	25	10	ja	ja	-	-
13	13	13	SB	nein	351	90	3	41	22	70	n	w	65	20	ja	beides	x	x
14	24	24	SB	nein	255	80	3	49	8.1	100	n	s	100	5	ja	nein	x	-
15	n.b.	n.b.	SB	n.b.	280	60	3	75	6.4	100	n	s	65	80	ja	nein	x	-
16	16	16	W	nein	337	70	4	40	23	80	f	w	65	5	ja	ja	x	x
17	11	11	SB	ja	360	90	3	37	16.3	90	n	w	30	80	ja	beides	x	-
18	18	14	SB	ja	241	80	3	47	19	90	n	s	90	70	ja	ja	x	-
19	17	12	SB	ja	136	40	3	33	14.6	100	o	s	75	30	ja	beides	x	-
20	27	n.b.	ub	n.b.	300	70	3	45	14.5	100	o	w	70	5	ja	ja	-	-
21	3	3	W	n.b.	531	100	1	75	28	30	n	h	0	100	nein	-	-	-
22	32	32	W	ja	366	60	4	33	7.6	90	f	s	90	0	nein	-	x	-
23	21	n.b.	SB	nein	342	50	4	56	3.7	100	o	w	60	0	ja	beides	x	-
24	n.b.	n.b.	W	n.b.	346	70	3	40	18	100	o	s	75	0	ja	j	x	-
25	10	10	SB	n.b.	491	90	3	30	27.4	30	n	w	30	80	ja	beides	-	-
26	3	3	SB	n.b.	403	100	2	52	28.5	100	n	w	20	95	ja	beides	-	-
27	4	4	SB	nein	452	100	2	35	25.7	90	n	w	20	90	ja	beides	-	-
28	18	n.b.	SB	ja	257	30	4	37	19	70	o	s	90	5	ja	beides	x	-
29	24	4	M	nein	416	90	3	42	12	95	o	w	55	5	nein	-	x	-
30	29	n.b.	SB	ja	356	20	5	45	12.5	100	a	s	75	0	ja	beides	x	-

Hinweise: n.b. = nicht bestimmbar; Todesursache: M=dichteabhängige Mortalität; W=Windwurf; SB=Sprödebruch, ub=unbekannt; Durchmesser wurde in der Mitte des Stammes gemessen; *Fomes fomentarius*: Vorkommen von Fruchtkörpern des Pilzes; *F.f.* geotroph: Wuchsrichtung der gefundenen Fruchtkörper (Fkp.) von *Fomes fomentarius* am liegenden Totholzstamm: ja-ausschließlich geotroph wachsende Fkp., nein-nicht geotroph gewachsene Fkp., beides: sowohl geotroph als auch nicht geotroph gewachsene Fkp.

2.2.1. Ermittlung der Todesursache

Von den 30 aufgenommenen Totholzstämmen konnte in 28 Fällen eine wahrscheinliche Todesursache ermittelt werden (Tabelle 2). Die Todesursache wurde nach folgenden Kriterien ermittelt:

1. Sprödbbruch: Die eigentliche Todesursache war der Befall mit Zunderschwamm (*Fomes fomentarius* (L.) J.J. Kickx), der am Auftreten der konsolenförmigen Fruchtkörper zu erkennen war. Der Befall erfolgte am stehenden, lebenden Baum und führte durch fortschreitende Simultanfäule (Abbau von Zellulose und Lignin) zu einer Schwächung der Holzstruktur. Bei Biegebelastung, hervorgerufen durch Wind, brach der lebende Stamm meist an der Stelle der stärksten Schwächung. Zu erkennen war Sprödbbruch an einer relativ glatten Bruchfläche in einer Höhe von 1 bis 20 m. Da Pilzfruchtkörper einen ausgeprägten Geotropismus aufweisen, konnte an liegenden Stämmen ein vorheriger Befall mit Zunderschwamm eindeutig identifiziert werden.
2. Windwurf: Hierunter werden in dieser Arbeit sowohl der eigentliche Windwurf, als auch der Windbruch zusammengefasst. Der eigentliche Windwurf als Todesursache zeichnet sich durch die Entwurzelung des Baumes aus. Die Entwurzelung des Baumes kann unter Umständen durch wurzelbürtige holzzersetzende Pilze begünstigt werden. Der Stamm wird hierbei allerdings nicht durch Holzabbau betroffen. Bei Windbruch an einem gesunden Baum bricht der Stamm des Baumes in unterschiedlicher Höhe über der Wurzel ab. Dies ist an einem Splitterbruch zu erkennen. Beim eigentlichen Windwurf und bei Windbruch fällt unzersetztes, liegendes Totholz an.
3. Dichteabhängige Mortalität: Diese Todesursache umfasste all jene Totholzstämmen, die aufgrund von Selbstausdünnung oder einer Vorschädigung (z.B. durch Kronenbruch) im stehenden Zustand abstarben und über mehrere Jahre als stehendes Totholz im Bestand vorhanden waren. Auffallend ist bei diesem Totholz eine große Differenz zwischen Zeit seit Tod und Zeit seit Fall.

Ein Großteil der Bäume (n = 17) fiel durch Sprödbbruch nach Befall mit Zunderschwamm (*F. fomentarius*) als liegendes Totholz an. Weiterhin war Windwurf eine häufige Todesursache (n = 7). In vier Fällen schien es sich um dichteabhängige Mortalität zu handeln, mit dem Effekt, dass diese Bäume häufig noch mehrere Jahre als stehendes Totholz vorhanden waren.

2.2.2 Datierung des Todes- und Fallzeitpunktes der Totholzstämme

Die Datierung des Todes und Fallzeitpunktes der Totholzstämme basierte auf dendrochronologischen Methoden, die über den Vergleich von Jahrringkurven Aussagen über deren Ähnlichkeit und damit ihre zeitliche Einordnung zulassen (Schweingruber 1988). Zur dendrochronologischen Datierung wurde eine Standardchronologie der Buche (*Fagus sylvatica*) für den Bestand des Weberstedter Holzes erstellt. Hierzu wurden im Februar 2005 an 20 mitherrschenden bis herrschenden lebenden Buchen im Umkreis der liegenden Totholzstämme mit einem Kernbohrer (Ø 5 mm, Suunto, Finnland) Bohrkerne gezogen. Alle Bohrkerne wurden von der Nordseite des Stammes in Brusthöhe entnommen. Nach dem Trocknen und Schleifen der Bohrkerne wurden die Jahrringbreiten vermessen. Dies erfolgte am Positioniertisch (LINTAB©III Digital Linear Table; 410-1/100-HF-130, Frank Rinn, Heidelberg, Deutschland). Die Jahrringbreiten wurden mit einer Genauigkeit von 0,01 mm erfasst und digitalisiert. Zwölf zusätzliche Jahrringkurven desselben Bestandes konnten aus einer anderen Untersuchung herangezogen werden (Skomarkova et al. 2006). Zur Erstellung der Standardchronologie wurde die Software COFECHA (Cook und Peters 1981; Holmes 1992) verwendet. Insgesamt 29 der vorhandenen 32 Jahrringkurven wurden anhand von vorgegebenen Qualitätsmaßstäben (z.B. Gleichläufigkeit, fehlende Jahrringe) mit Hilfe der Software ausgewählt und durch Mittelwertbildung zu einer Standardchronologie zusammengefasst. Die Standardchronologie wurde ohne weitere Anpassungen, z.B. des altersabhängigen Wachstums, mit ihren absoluten Werten zur Kreuzdatierung verwendet.

Zur Kreuzdatierung des Totholzes wurden bei ausreichender Festigkeit des Holzes ebenfalls Bohrkerne gezogen oder Scheiben bzw. Scheibensegmente an unauffälligen, möglichst unzersetzten Stellen entnommen. Ein besonderes Augenmerk lag auf dem Vorhandensein der Waldkante (letzter gewachsener Jahrring) an der Totholzprobe, da diese zur jahrgenaue Datierung des Todeszeitpunkts nötig ist. Die Totholzproben konnten bei ausreichender Festigkeit ebenfalls durch Schleifen zur Analyse vorbereitet werden. Bei stark zersetzten und durchnässten Proben wurden diese eingefroren, im gefrorenen Zustand in flüssiges Paraffin (Schmelzpunkt 56-58 °C, Merck, Darmstadt) getaucht und bei 100 °C für ca. 2-3 Tage im Trockenschrank aufbewahrt. Hierbei ersetzte das eindringende Paraffin das entweichende Wasser und füllte kleinere Hohlräume aus, was nach dem Abkühlen zu einer Stabilisierung der Holzstruktur führte. Das Totholz wurde anschließend mit einem Rasierklingenhobel bearbeitet, um die Jahrringe sichtbar zu machen. Nach dem Einlesen der Jahrringbreiten des Totholzes wurden die Jahrringkurven mit der Standardchronologie im Programm TSAP-Win

Professional Version 0,55 (Frank Rinn, Heidelberg, Deutschland) kreuzdatiert. Dies ergab für 26 der 30 ausgewählten Totholzstämmen einen gesicherten Todeszeitpunkt. Bei Totholzstämmen, deren äußere Jahrringe eine starke Wachstumsreduktion aufwiesen, wurden diese Jahrringe zur Kreuzdatierung entfernt und anschließend wieder hinzugezählt. Die Jahrringbreiten innerhalb dieser Phasen der Wachstumsreduktion waren unabhängig von denen der Standardchronologie, da andere Faktoren als die Bestandsentwicklung und klimatische Faktoren, diese Wachstumsreduktionen verursachten.

Zur Bestimmung des Fallzeitpunkts wurden durch den Fall verursachte Verletzungen an lebenden Bäumen verwendet. Bei Buchensämlingen zeigten neu austreibende Zweige nach Verlust des Haupttriebs, z.B. durch Totholzanfall, deutliche Blattnarben, die ab der Verletzung gezählt werden konnten. Diese Narben sind bis zu einem Alter von etwa 10 Jahren eindeutig zu identifizieren. Weiterhin konnten Kambiumverletzungen an lebenden Buchen gefunden werden. Hierbei wurde der letzte vollständige Jahrring vor der Verletzung mit Hilfe der Kreuzdatierung an einem Bohrkern datiert. War dies nicht möglich, so wurden die Jahrringe in der vorhandenen Überwallung der Verletzung ausgezählt. Bei drei Totholzstämmen war der Fallzeitpunkt durch eigene Beobachtungen während der letzten Jahre bereits bekannt. War der Fallzeitpunkt mit diesen Methoden nicht eindeutig zu ermitteln, wurde er unter Zuhilfenahme aller vorhandenen Informationen (Todeszeitpunkt, Todesursache) geschätzt. Der Fehler dieser Schätzung kann nur unzureichend angegeben werden. Nach den Erfahrungen durch die Datierung des Todes- und des Fallzeitpunkts an den anderen Totholzstämmen lag der geschätzte Fehler bei mindestens ± 10 Jahren. Im Folgenden wird die Zeit seit dem Todeszeitpunkt als „Zeit seit Tod“ und die Zeit seit dem Umfallen des Totholzstammes als „Zeit seit Fall“ bezeichnet.

2.2.3 Bestimmung der Totholzdichte mit Bohrwiderstandsmessungen

Die Bohrwiderstandsmessung mittels RESISTOGRAPH® 3450S (Rinntech, Heidelberg Deutschland) beruht auf der elektronischen Messung des Bohrwiderstandes einer in das Holz eindringenden Nadel. Das Gerät verwendet eine 1,5 mm dicke, an ihrer Spitze sich auf 3 mm verbreiternde Bohrnadel, die während der Rotation in das Holz vorgeschoben wird. Der Vorschub wird elektronisch gesteuert und passt sich dem jeweiligen Bohrwiderstand an. Der Bohrwiderstand wird als dimensionslose Einheit mit einer Auflösung von 12 Bit angegeben. Die räumliche Auflösung der Aufzeichnung entlang der Bohrtiefe beträgt 0,01 mm. Der Bohrwiderstand wurde abgespeichert und mit DECOM NGV.1.19 4.0 (Rinntech Heidelberg

Deutschland) aus dem Gerät ausgelesen. Die Bohrnadel wurde nach ca. 50 Bohrungen durch eine neue ersetzt.

Die Bohrwiderstandsmessungen erfolgten an den liegenden Totholzstämmen seitlich in einem Winkel von 45° in Richtung der Stammmitte. Je Totholzstamm wurde an mindestens drei bis maximal sechs Stellen, seitlich alternierend, gebohrt. Der Abstand zwischen den Bohrungen lag zwischen 1 bis 3 m und richtete sich nach der Länge des Totholzstammes. Die relativ geringe Anzahl von Bohrungen pro Totholzstamm ist vor allem auf die begrenzte Speicherkapazität des Akkumulators zurückzuführen. So waren bei stark zersetzten Stämmen bis zu 30 Bohrungen in Folge möglich, während unzersetztes Totholz lediglich 4-5 Bohrungen in Folge bis in eine Tiefe von 40 cm erlaubte. Danach war es notwendig, den Akkumulator über mehrere Stunden wieder aufzuladen.

Die ausgelesenen Datensätze wurden in Microsoft Excel 2003 weiterverarbeitet. Hierzu wurde ein Macro erstellt (G. Böhnisch, MPI-BGC Jena), das es erlaubt, den einzelnen Bohrwiderstandswert entsprechend seiner Bohrtiefe zu gewichten (Gleichung 1) und eine Häufigkeitsverteilung der Bohrwiderstandswerte zu erstellen (Gleichung 2). Die Bohrwiderstandswerte zwischen 0 und 1500 wurden hierzu in Klassen mit einer Breite von 50 eingeteilt. Diese Klassenbreite stellte einen Kompromiss dar zwischen der Genauigkeit jeder einzelnen Messung (alle 0,01 mm) und der mit der direkten Messung der Holzdicke erreichten Genauigkeit, die zur Kalibrierung der Bohrwiderstandsmessungen verwendet wurde.

Gleichung 1:
$$H_A \left(\begin{matrix} i \\ BW \\ i+50 \end{matrix} \right) = \sum_{i+50}^i \frac{BT_{gesamt} - BT_{aktuell}}{BT_{gesamt}}$$

Gleichung 2:
$$H_R \left(\begin{matrix} i \\ BW \\ i+50 \end{matrix} \right) = \frac{H_A \left(\begin{matrix} i \\ BW \\ i+50 \end{matrix} \right)}{\sum H_A \left(\begin{matrix} i \\ BW \\ i+50 \end{matrix} \right)}$$

H_A	absolute Häufigkeit
H_R	relative Häufigkeit
BW	Bohrwiderstand (Bereich i bis i+50)
BT	Bohrtiefe (0,01mm)

2.2.4 Resistographkalibrierung

Zur Kalibrierung des Resistographen wurden 7 Totholzstämme (Bu 1, 5, 7, 13, 16, 21, 26) (Tabelle 2) ausgewählt mit dem Ziel, ein möglichst breites Spektrum der Zersetzung bzw. an Dichteunterschieden zu repräsentieren. Die Resistographbohrung erfolgte am liegenden Totholzstamm etwa im 45° Winkel über die gesamte Länge der Bohrnadel. Anschließend wurden mit einem Spiral-Holzbohrer (d = 20 oder 28 mm) von 45 cm Länge entlang der Achse der vorherigen Resistographbohrung Holzspäne entnommen. Die anfallenden Bohrspäne wurden in 5 cm Schritten aufgefangen. Nach Trocknung bei 70 °C konnte die Trockenraumdicke ermittelt werden. Die Trocknung erfolgte statt bei 105 °C bei 70 °C, da dieselben Totholzproben zur C- und N-Messung verwendet wurden. Zur Ermittlung des Bohrwiderstandes wurde der Mittelwert ebenfalls in 5 cm Schritten aus den 5000 Einzelwerten für den Bohrwiderstand berechnet. Nach einer logarithmischen Transformation des Bohrwiderstandes konnte die Trockenraumdicke mit Hilfe einer linearen Regression in Abhängigkeit vom Bohrwiderstand beschrieben werden (Abbildung 2). Die untere Grenze der Detektierbarkeit mit dem Resistographen lag bei einer Dichte von etwa 0,05 g cm⁻³.

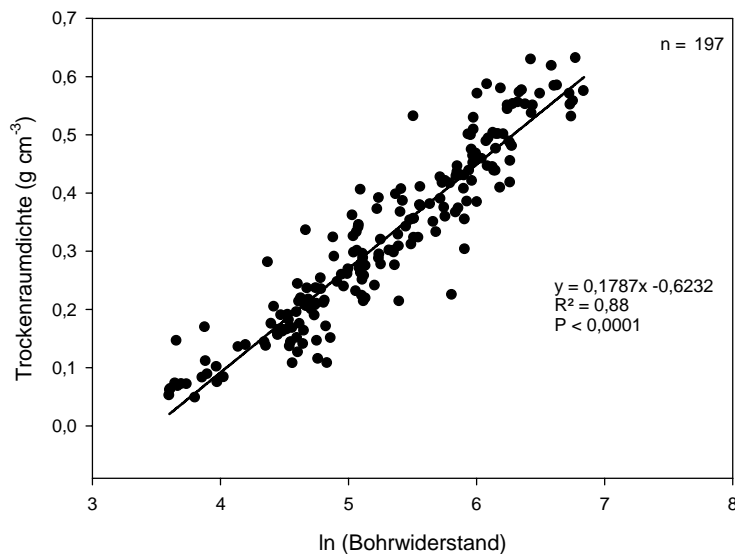


Abbildung 2: Trockenraumdicke von Buchentotholz in Abhängigkeit vom Bohrwiderstand

2.2.5 Bestimmung der Kohlenstoff-, Stickstoffkonzentration und $\delta^{13}\text{C}$ -Werte der Totholzproben

Die bei 70 °C getrockneten Totholzproben wurden in einer Kugelmühle (Schwingmühle MM 200; Retsch GmbH, Haan, Deutschland) staubfein gemahlen. Um eine Überhitzung zu vermeiden, wurden die Proben in mehreren Intervallen zu je 30 s bei einer Frequenz von 30 Hz gemahlen. Der C- und N-Gehalt wurde nach einer Einwaage von ca. 20 mg der Probe

in Zinnschiffchen am Gerät “vario EL II“ (Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Deutschland) gemessen. Zur Bestimmung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes wurden ca. 0,8 mg der Probe in Zinnkapseln eingewogen und ohne weitere Vorbehandlung ebenso wie das Bodenwasser Lyophilisat (Kapitel 2.3.2) gemessen.

2.3 Installation der Saugplattenlysimeter zur Entnahme von Bodenwasser

Fünf liegende Totholzstämme der Baumart Buche wurden im Januar 2005 gezielt ausgewählt und mit Saugplattenlysimetern zur Bodenwasserentnahme bestückt. Die Auswahlkriterien für die Totholzstämme waren: 1. Mindestdurchmesser von 40 cm an der Messstelle, 2. ähnliche Zeit seit Fall, 3. Abdeckung der Zersetzungsgrade zwei bis vier, 4. räumliche Nähe zwischen den Totholzstämmen, um eine Verbindung von Temperatur und Feuchtesensoren (Daten nicht gezeigt) mit einem Datenlogger für alle fünf Totholzstämme zu ermöglichen. Die Saugplattenlysimeter (SPG120-1/8“ UMS GmbH München) bestanden aus Glassinterplatten mit einem Durchmesser von 12 cm und einer Dicke von 8-10 mm. Die Porendurchmesser der Glassinterplatten liegen zwischen 1-1,6 μm . An jedem Totholzstamm wurden 6 Saugplattenlysimeter installiert. Die Installation erfolgte jeweils in 5 und 10 cm Bodentiefe unter dem Totholzstamm, an der Traufkante (Trauf) und als Kontrolle in 1m Entfernung neben dem Totholzstamm unter der Streuschicht (Abbildung 3).

Zur Installation der Saugplattenlysimeter wurde neben dem Totholzstamm eine ca. 50 cm tiefe Grube ausgehoben und von deren Seiten Schlitzlöcher bis unter das Totholz bzw. unter den Trauf und die Kontrolle getrieben. Hierzu wurde ein speziell angefertigtes Schlitzisen verwendet, das mit einem Hammer in den Boden getrieben wurde. Das Schlitzisen erlaubt es, den Boden direkt zu entfernen, ohne dass es zu einer starken Bodenverdichtung kommt. In den Bodenschlitz wurde die Saugplatte mit Hilfe eines Adapters eingeschoben. Der verbleibende Hohlraum wurde anschließend mit einer Aufschlammung aus Boden (gleicher Horizont) und Wasser wieder verfüllt. In der gleichen Weise wurden alle 6 Saugplatten eingebaut. Die Saugplatten verfügen über einen Schlauchanschluss und wurden über Teflonschläuche (Ø 3,5 mm) mit Sammelflaschen von 2 l Volumen verbunden. Die Sammelflaschen dienten sowohl als Vakuumreservoir als auch zum Auffangen des Bodenwassers. Zum Schutz vor mechanischen Einflüssen und um Temperaturschwankungen in den Glasflaschen abzumildern, wurden diese in einer thermoisolierten Kiste im Boden eingegraben. Die Oberkante der Glasflaschen lag auf dem gleichen Tiefenniveau wie die Saugplatten.

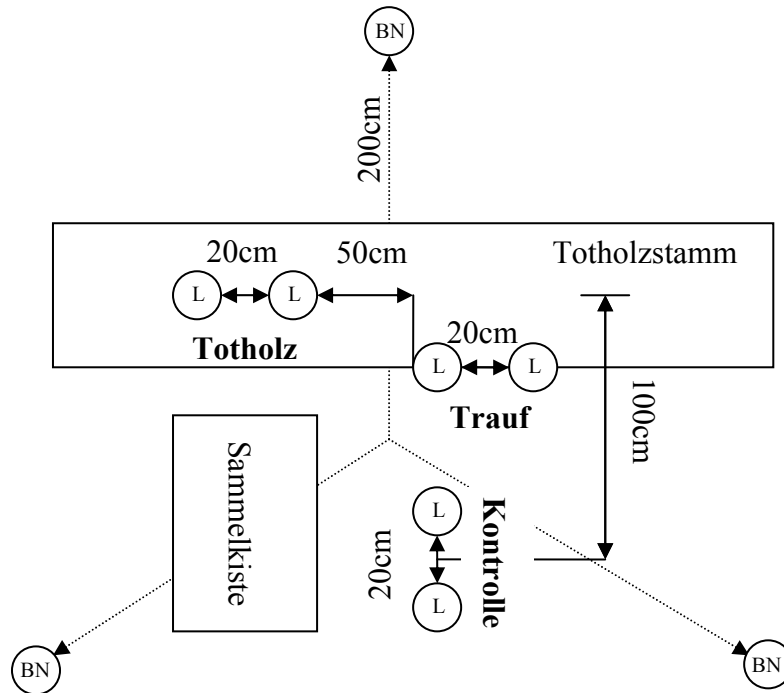


Abbildung 3: Installationsschema für Saugplattenlysimeter (L) und Bestandesniederschlags-sammler (BN) an einem Totholzstamm

Im Abstand von etwa 14 Tagen wurde der verbliebene Unterdruck gemessen, die Sammel-flaschen geleert, und neuer Unterdruck (200 hPa) mit einer Vakuumpumpe (UMS GmbH München) angelegt. Um nur das frei perkolierende Bodenwasser (Sickerwasser) aus den Grobporen und sekundären Poren aufzufangen, muss sich der Unterdruck in den Sammel-flaschen nach der aktuellen Saugspannung des Bodens richten. Voraussetzung hierfür ist ein gekoppeltes System zwischen Sensoren für die Saugspannung im Boden und Vakuumpumpen. Diese Form der Installation war nicht möglich, da keine ausreichende Stromver-sorgung für die Pumpen sichergestellt werden konnte und die einzelnen Totholzstämme zu weit auseinander lagen. Der angelegte Unterdruck von 200 hPa liegt unterhalb der für Grob-poren angenommenen Saugspannung von ca. 300 hPa und stellt sicher, dass kein Boden-wasser aus den Mittelporen (Haftwasser) und Feinporen (Totwasser) aufgefangen wird (Scheffer und Schachtschabel 2002). Das Volumen von 2 l in den Sammelflaschen sorgt für einen ausreichenden Vorrat an Unterdruck über einen Zeitraum von 14 Tagen (pers. Mittei-lung Gerd Gleixner 2004). Die Entnahme des Bodenwassers erfolgte regelmäßig ab Januar 2005 bis Dezember 2006. Die Proben der ersten zwei Monate Januar und Februar 2005 wurden nicht in die Analysen miteinbezogen, da sich hier noch eine deutliche Beeinflussung der Störung im Boden durch die Installation zeigte. Weiterhin waren direkt nach der Installa-

tion hohe Natrium-Konzentrationen im Bodenwasser zu finden. Diese stammten vermutlich aus den Saugplattenlysimetern selbst.

Beim Ausbau der Saugplatten zum Ende der Messkampagne wurde festgestellt, dass die Platten nicht genau in den vorgesehenen Tiefen eingebaut waren, sondern um ca. 5 cm um die gewünschte Einbautiefe schwankten. Dies ist der Tatsache geschuldet, dass der Einbau vor allem unter Totholz „blind“ erfolgte. Aus diesem Grund werden die Ergebnisse der Konzentrations- und Volumenmessungen zwischen den Tiefenstufen gemittelt. Die Benennung der Probennahmetiefe wird auf 10 cm festgelegt.

An jeder Messstelle wurden drei Bestandesniederschlagssammler eingebaut, die im Dreieck in 2 m Abstand um den Mittelpunkt der Messstelle angeordnet waren (Abbildung 3). Diese Sammler bestanden aus zwei an der Öffnung verbundenen PE Flaschen von denen bei einer der Boden entfernt wurde, um einen Trichter mit einem Durchmesser von 20 cm zu erhalten. Am Flaschenhals wurde ein Netz mit einer Maschenweite von 1 mm eingebaut, um einen Eintrag von Blättern, Insekten etc. zu verhindern. Weiterhin kam in jede Flasche ein Tischtennisball, der Niederschlag zwar passieren ließ aber die Verdunstung möglichst verhindern sollte. Leider interessierten sich Waschbären für diese Bälle ganz besonders, und so wurden diese bald wieder entfernt. Die Sammler wurden in ein PVC Rohr eingelassen, welches fest in den Boden getrieben als Stütze diente. Die Menge des gesammelten Niederschlags wurde im Feld volumetrisch ermittelt und ein Teil zur chemischen Analyse mitgenommen. Nach der Probennahme erfolgte die Aufarbeitung der Bodenwasserproben im Labor so schnell wie möglich. Zur kurzfristigen Lagerung (ca. 1 Woche) wurden die Bodenwasser- und Bestandesniederschlagsproben in Glasflaschen bei einer Temperatur von 4 °C aufbewahrt.

2.3.1 Aufbereitung der Bodenwasserproben im Labor

Unmittelbar nach der Probennahme wurde das Volumen der Bodenwasserproben im Labor über das Gewicht der gefüllten Transportflaschen ermittelt. Für die chemische Analyse waren mind. 10 ml Probe erforderlich. Bei genügender Probenmenge wurde außerdem der pH-Wert bestimmt, ein Teil eingefroren (ca. 20 ml) und der Rest gefriergetrocknet.

Die Verwendung der Bodenwasserproben erfolgte ungefiltert, da es außer in den zwei Monaten direkt nach der Installation zu keinen Ausfällungen im Bodenwasser kam. Laut allgemeiner Definition (Zsolnay 2003) ist gelöster organischer Kohlenstoff (*DOC-dissolved*

organic carbon) kleiner 0,45 µm. Trotz der Porengröße der Glassinterplatten zwischen 1-1,6 µm wird im Folgenden der organische Kohlenstoff in den Bodenwasserproben als DOC bezeichnet. Dieser DOC beinhaltet einen Teil des partikulären organischen Kohlenstoffs der durch Wasser transportierbaren Fraktion des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC). Der Bestandesniederschlag wurde mit Rundfiltern (Whatman, Schleicher & Schüll 640 1/2) gefiltert.

Zur Bestimmung der Konzentrationen an DOC und gelöstem anorganischem Kohlenstoff (DIC-*dissolved inorganic carbon*) wurden die Proben mindestens mit derselben Menge Reinstwasser verdünnt. In Fällen, in denen absehbar war, dass die DOC-Konzentration die Linearitätsskala des Messgerätes überschreiten wird, oder bei nicht ausreichender Probenmenge, wurde das Bodenwasser bis auf ein Verhältnis von 1:20 verdünnt. Die DOC- und DIC-Konzentrationen wurden am highTOC (Elementar Analysensysteme GmbH Hanau) gemessen. Nach Messung des gesamten gelösten Kohlenstoffs wurde das DIC durch Säurezugabe (HCl 1,6 %) ausgetrieben und DOC allein gemessen. Die DIC-Konzentration ergibt sich aus der Differenz des gesamten gelösten Kohlenstoffs und dem DOC. Die Bestimmung der Anionen-Konzentrationen wurde an denselben Proben mittels Ionen Chromatographie DX 500 (Dionex GmbH, Idstein) durchgeführt. Die Konzentration folgender Anionen wurde bestimmt: Cl⁻, NO₃⁻, PO₄³⁻, SO₄²⁻. Die Kationen-Konzentrationen wurden mittels Atom Spektroskopie (ICP-AES), Optima 3300 DV (Perkin-Elmer) gemessen. Die Konzentration folgender Kationen wurde bestimmt: Na, K, Ca, Mg, Al, Fe, Mn. Die Messungen erfolgten durch die Zentrale Analytik des MPI für Biogeochemie Jena.

2.3.2 Messung der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$) an gefriergetrockneten Bodenwasserproben

Wie oben beschrieben wurde das Bodenwasser, welches nach erfolgter Analyse übrig blieb, gefriergetrocknet. Die Gefrier Trocknung erfolgte in 500 ml Glaskolben an einer Gefrier-trocknungsanlage (P-25, D. Piatkowski Forschungsgeräte, München, Deutschland). Bis zur Bestimmung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte wurde das Lyophilisat in dicht schließenden Probenbehältern aus Glas bei Raumtemperatur gelagert. Zur Bestimmung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte wurden ca. 1 mg des Lyophilisats in Zinnkapseln eingewogen und mit insgesamt 120 µl schwefliger Säure (5-6 % SO₂, Merck Darmstadt) entkarbonatisiert. Die Entkarbonatisierung erfolgte schrittweise unter Zugabe von 120 µl (2 × 10 µl, 3 × 20 µl und 1 × 40 µl) schwefliger Säure, mit jeweils zwischengeschalteter Trocknung bei 60 °C. Nach der letzten Trocknung wurden die Proben bei 1020 °C in einem Elementaranalysator (EA 1100, CE Mailand) verbrannt. Das

entstandene Gas wurde zur Messung des $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Isotopenverhältnisses in ein Isotopenverhältnis-Massenspektrometer (DeltaPlusXL; Thermo Finnigan, Bremen) geleitet. Als Standard wurde Kohlendioxidgas verwendet, welches gegen den internationalen Standard V-PDB (Vienna Pee Dee Belemnite, CaCO_3) kalibriert wurde (Werner und Brand 2001). Die Berechnung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte erfolgte anhand der Gleichung 4.

$$\text{Gleichung 4: } \delta^{13}\text{C} = \frac{R_{\text{Probe}} - R_{\text{Standard}}}{R_{\text{Standard}}} \times 1000 \quad R = ^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$$

2.3.3 Bodenwassermodell (Simpel, Kiel)

Zur Berechnung des DOC-Flusses sind Informationen zur DOC-Konzentration und zum Bodenwasserabfluss nötig. (Gleichung 5).

$$\text{Gleichung 5: } \text{DOC}_{\text{Fluss}} (\text{g C m}^{-2}) = \text{DOC}_{\text{Konz.}} (\text{g C l}^{-1}) \times \text{Bodenwasserabfluss} (\text{l m}^{-2})$$

Der Einsatz von Saugplattenlysimetern erlaubte es, Bodenwasser zur Analyse der Stoffkonzentrationen zu sammeln. Für die Bestimmung des Bodenwasserabflusses und damit der Stoffflüsse sind Saugplattenlysimeter in der Regel nicht geeignet (Morari 2006). Im Folgenden soll geprüft werden, ob in der vorliegenden Studie die mittels Saugplattenlysimetern gesammelten Bodenwassermengen dennoch eine Schätzung des Bodenwasserabflusses und der Stoffflüsse erlauben.

Die Menge des Bodenwasserabflusses wird mittels Saugplattenlysimeter unterschätzt, wenn nicht alles frei perkolierende Bodenwasser aufgefangen wurde. Dies war vor allem dann der Fall, wenn der Unterdruck in den Vorratsflaschen zum Ende des 14-tägigen Messzeitraums hin bereits vollständig aufgebraucht war. Weiterhin kann bei Phasen anhaltender Trockenheit mit Bodenwassergehalten unter ca. 30 Vol % die Saugplatte trockenfallen. Dies führt zu einem Verlust des angelegten Unterdrucks. Danach auftretendes Sickerwasser kann nicht mehr aufgefangen werden. Auch der Teil des Bodenwasserflusses, der sich auf bevorzugten Pfaden (preferential flow path) abspielt, kann mit dieser Methode unterschätzt werden. Ein zu hoher Bodenwasserfluss kann gemessen werden wenn nicht nur freies Sickerwasser aufgefangen wird, sondern auch ein Teil des Haftwassers. Dieser Fall tritt ein, wenn der angelegte Unterdruck zu hoch ist. Es wird dann Haftwasser aus Poren $< 10 \mu\text{m}$ aufgefangen. Diese Fehlerquelle kann in der vorliegenden Studie jedoch nahezu ausgeschlossen werden, da der

angelegte Unterdruck von 200 hPa unterhalb der Schwelle für Haftwassereinzug in Lehm-
böden (Scheffer und Schachtschabel 2002) liegt.

Um zu überprüfen, ob die Menge des mit den Saugplattenlysimetern gesammelten Sicker-
wassers den Sickerwassermengen in den Jahren 2005 und 2006 etwa entspricht, wurde das
Speichermodell zum Bodenwasserhaushalt SIMPEL (Version2, 1998, G. Hörmann,
Universität Kiel) verwendet. Folgende Bodenkennwerte und Parameter wurden in das Modell
eingegeben:

- Freilandniederschlag *NS* (mm)
- Aktuelle Evapotranspiration *ET* (mm)
- Feldkapazität *FK* = 35 Vol %
- Permanenter Welkepunkt *PWP* = 12,5 Vol %
- Länge der Bodensäule *L* = 500 mm
- Bodenartabhängiger Koeffizient nach Glugla *c* = 200

Die Daten für die Evapotranspiration und den Freilandniederschlag stammen von den
Messungen des Eddy-Kovarianz-Messturms im Weberstedter Holz (pers. Mitteilung W.
Kutsch 2007). Da diese Daten aufgrund meteorologischer Besonderheiten, z.B. ungenügende
atmosphärische Turbulenz, Lücken aufwiesen, ist es notwendig, diese für eine Gesamtbilanz
wieder zu schließen (*gap-filling*) (Goulden et al. 1996). Für das Jahr 2005 wurden die Daten
der Carboeurope-IP Datenbank (www.carboeurope.org) verwendet. Da für das Jahr 2006
diese Daten noch nicht vorlagen, wurde ein „*gap filling tool*“ von Reichstein et al. (2005)
verwendet (<http://gaia.agraria.unitus.it/database/eddyproc/>). Die halbstündlichen Einzelwerte
für Niederschlag (*NS*) und Evapotranspiration (*ET*) wurden für den jeweiligen Gesamt-
zeitraum (ca. 14 Tage) eines Messintervalls aufsummiert.

Als Startpunkt für das Modell wurde angenommen, dass die Feldkapazität erreicht ist, der
Speicher zum Zeitpunkt null somit 175 mm Bodenwasser enthält. Der Abfluss beim Erreichen
der Feldkapazität ergibt sich aus Gleichung 6.

Gleichung 6:

$$(NS - ET + Speicher) > FK$$

$$Abfluss_t = (NS_t - ET_t + Speicher_{t-1}) - FK$$

Der Abfluss erfolgt in diesem Fall nur, wenn die Feldkapazität erreicht ist. Um im Modell auch bei Bodenwassergehalten unterhalb der Feldkapazität, wie etwa im Sommer, einen Abfluss zu erreichen, wurde in das Modell SIMPEL eine nicht-lineare Funktion integriert, die dieses Verhalten beschreibt. Hierbei wurde ein Ansatz nach Glugla (1969) gewählt (Gleichung 7)

Gleichung 7:

$$(NS - ET + Speicher) \leq FK$$

$$Abfluss_t (Glugla) = ((NS_t - ET_t + Speicher_{t-1}) - PWP)^2 \times (c / L^2)$$

Dieses Modell berücksichtigt nicht den Oberflächenabfluss beim Überschreiten der Feldkapazität. Obwohl die Saugplattenlysimeter in den obersten 10 cm eingebaut wurden, findet sich im Modell eine Länge der Bodensäule von 50 cm, die der durchschnittlichen Mächtigkeit des Mineralbodens im NP Hainich in etwa entspricht. Dies ist der Tatsache geschuldet, dass die Evapotranspiration aus der gesamten Bodensäule vor allem aufgrund der Durchwurzelung erfolgt.

Während dreier Messintervalle im Januar bis März 2006 konnte aufgrund von niedrigen Bodentemperaturen ($< 0 \text{ }^\circ\text{C}$) das Bodenwasser nicht entnommen werden. Die Modellergebnisse dieser Messintervalle wurden deshalb zu den jeweils nächsten Zeitpunkten addiert, an denen eine Entnahme möglich war. Für den Vergleich mit dem Modell wurden lediglich Bodenwassermengen der Kontrolle verwendet, da sich der Bodenwasserhaushalt unter Totholz nicht modellieren lässt.

2.3.4 Berechnung der Ladungskonzentration für die Kationen/Anionen-Bilanz

In Gleichung 8 ist die Berechnung der Ladungskonzentration für die relevanten Kationen und Anionen angegeben. Die Menge des Hydrogencarbonations wurde mit einem Korrekturfaktor für den pH-Wert aus dem Gehalt an gelöstem anorganischen Kohlenstoff (DIC) ermittelt. Gleichung 9 gilt für eine Temperatur von $10 \text{ }^\circ\text{C}$ und eine CO_2 Konzentration im Boden von 10000 ppm.

Gleichung 8:

$$Summe_{Anionen} = Cl^- + NO_3^- + 2 \times (SO_4^{2-}) + 3 \times (PO_4^{3-}) + HCO_3^-$$

$$Summe_{Kationen} = H^+ + Na^+ + K^+ + 2(Ca^{2+}) + 2(Mg^{2+}) + 2(Mn^{2+}) + 3(Fe^{3+}) + 3(Al^{3+})$$

$$Summe_{Kationen} / Summe_{Anionen} = 1$$

Gleichung 9:
$$HCO_3^- \text{ Anteil} (\mu\text{mol}_{\text{equ}} \text{ l}^{-1}) = \frac{(DIC(\text{mg l}^{-1}) / 12 \times 1000) \times 10^{(pH-9,73)}}{(10^{(pH-9,73)} + 10^{2(pH-10,11)} + 10^{-3,26})}$$

2.4 Bodenprobennahme unter Totholzstämmen

Die Auswahl der Stämme erfolgte nach Größe und Zersetzungsgrad. Die Stämme hatten einen Minstdurchmesser von 30 cm am Stammfuß. Die Auswahl nach Zersetzungsgrad erfolgte in der Art und Weise, dass alle Zersetzungsgrade repräsentiert waren. Lediglich der Zersetzungsgrad 1 (frisch abgestorben) konnte nicht beprobt werden, da diese Stämme noch eine vollständige Krone besaßen bzw. entwurzelt waren, so dass es mit den zur Verfügung stehenden Mitteln (Seilwinde, Brechstange) nicht möglich war, diese Stämme ohne Störung des Bodens zu bewegen. Vor der Bodenprobennahme wurden fünf Punkte zwischen Stammfuß und Zopf ausgewählt und markiert. Der erste Punkt hatte einen Mindestabstand von 1 m zum Stammfuß. Alle folgenden Punkte hatten einen Abstand von 1 m. Zu jedem Punkt wurden die in Kapitel 2.2 beschriebenen Totholzparameter notiert.

Parallel zu den am Totholz markierten Punkten wurden in 1 m Entfernung zu einer Seite hin weitere 5 Punkte markiert, die als Kontrolle dienten. Der Stamm wurde daraufhin von seiner Position weggedreht, um den darunter liegenden Boden zu erreichen. Eventuell vorhandene Totholzreste und die Streuschicht der Kontrolle wurden vor der Probennahme entfernt. Die Probennahme des Mineralbodens erfolgte daraufhin mittig unter dem Stamm mit Hilfe eines Split-Tube Probennehmers (Ø 53 mm) (Eijkelkamp, Giesbeek, Niederlande) bis in eine Tiefe von ca. 25-30 cm. Der Bohrkern wurde in 3 Abschnitte geteilt (0-5, 5-10 und 10-20 cm) und in PE Tüten verpackt. Um eine ausreichende Probenmenge zu erhalten, wurden an jedem Punkt zwei Bohrkern genommen und diese zusammengefasst. Ebenso wurde an den Kontrollpunkten neben dem Stamm verfahren.

2.4.1 Bestimmung des mineralischen Stickstoffs N_{min} (NH_4^+ , NO_3^-) im Boden

Sofort nach der Probennahme wurden die Proben durch zerdrücken homogenisiert und eine Teilprobe von etwa 10 g zur N_{min} -Bestimmung entnommen. Vorhandene Kleintiere sowie Wurzeln wurden aussortiert. Die Probe wurde in 100 ml 0,5 M Kaliumchlorid Lösung überführt, kräftig geschüttelt und in einer Kühlbox auf Eis gelegt. Im Labor wurden die Flaschen 1 h bei 100 rpm auf einem Rotationsschüttler geschüttelt, anschließend gefiltert (Whatman, Schleicher & Schüll 604 1/2) und das Filtrat sofort bei -20 °C eingefroren. Die Messung der NH_4^+ -N und NO_3^- -N Konzentration im KCl-Extrakt erfolgte mittels Continuous Flow

Analysis (SAN plus; Skalar Analytic GmbH, Erkelenz). Die Angabe der N_{\min} , NH_4^+ -N und NO_3^- -N Konzentration erfolgte in der Einheit [$mg\ N\ kg_{\text{Boden}}^{-1}$].

2.4.2 Gehalt an mikrobieller Biomasse (C_{Mik})

Die Bestimmung der mikrobiellen Biomasse erfolgte in Anlehnung an Vance et al. (1987) durch die Chloroform-Fumigierung-Extraktions Methode (CFE). Eine frische Teilprobe von ca. 60 g wurde unmittelbar nach der Bodenprobennahme aus der Gesamtprobe entnommen und bei 4 °C bis zur CFE-Analyse aufbewahrt. Die CFE Analyse fand in einem Zeitraum von max. drei Wochen nach der Probennahme statt. Aus jeder Teilprobe wurden drei Proben zu je ca. 10 g entnommen. Die erste Probe wurde zur Bestimmung des gravimetrischen Wassergehaltes für 48 h bei 105 °C getrocknet. Die zweite Probe diente der direkten Extraktion und wurde mit 50 ml einer 0,5 M Kaliumsulfatlösung (Merck, Darmstadt) versetzt und anschließend für 1 h auf einem Rotationsschüttler bewegt. Danach wurde die Probe über einen mit 50 ml 0,5 M K_2SO_4 Lösung vorgewaschenen Filter (Whatman, Schleicher & Schüll 604 1/2) abfiltriert und das Filtrat eingefroren. Die dritte Probe diente der Extraktion nach vorheriger Chloroform Fumigierung. Die Proben wurden hierzu zusammen mit 40 ml ethanolfreiem Chloroform in einem Glasexsikkator platziert. Durch angelegtes Vakuum wurde das Chloroform zum Sieden gebracht und anschließend der Exsikkator für zwei Tage im Dunkeln aufbewahrt. Die Fumigierung mit Chloroform tötet die im Boden vorhandenen Mikroorganismen ab und löst die Zellmembranen auf. Eine Freisetzung von Kohlenstoff aus dem toten SOC durch die Fumigierung mit Chloroform ist nicht auszuschließen. Da jedoch ein paarweiser Vergleich zwischen den einzelnen Bodenhorizonten mit annähernd gleichen SOC-Gehalten durchgeführt wurde, kann diese zusätzliche Freisetzung von Kohlenstoff vernachlässigt werden. Die Probe wurde anschließend ebenso wie die unbehandelte Probe extrahiert. Die Extrakte wurden bis zur Bestimmung der DOC-Konzentration bei -20 °C eingefroren. Nach dem Auftauen wurden die Extrakte 1:10 mit Reinstwasser verdünnt und ebenso wie die Bodenwasserproben (Kapitel 2.3.1) auf ihre DOC-Konzentration hin analysiert. Der Gehalt an mikrobieller Biomasse ergab sich aus der Differenz der DOC-Konzentration im Extrakt der fumigierten und der unbehandelten Probe. Ein Korrekturterm (k_{EC}) (Joergensen 1996) wurde verwendet, um für den nicht extrahierbaren Anteil der mikrobiellen Biomasse nach der Fumigierung zu korrigieren (Gleichung 9).

Gleichung 9:

$$C_{Mik} = \frac{\frac{DOC_{Extrakt}^{Fum} \times (V_{Extrakt}^{Fum} + V_{Bodenwasser}^{Fum})}{M_{Boden}^{Fum}} - \frac{DOC_{Extrakt}^{nichtFum} \times (V_{Extrakt}^{nichtFum} + V_{Bodenwasser}^{nichtFum})}{M_{Boden}^{nichtFum}}}{k_{EC}(0,45) \times 1000}$$

C_{Mik}	Mikrobielle Biomasse C	$(\mu\text{g C g}_{\text{Boden}}^{-1})$
$DOC_{Extrakt}$	DOC-Konzentration im Extrakt	(mg C l^{-1})
$V_{Extrakt}$	Volumen der Extraktionsflüssigkeit	(l)
$V_{Bodenwasser}$	Volumen des Bodenwassers in der Probe	(l)
M_{Boden}	Trockengewicht der Bodenprobe	(g)
$k_{EC}(0,45)$	Korrekturterm für den nicht extrahierbaren Anteil des C_{Mik}	

2.4.3 Aufbereitung des Bodens zur Kohlenstoff- und Stickstoff Analyse und zur Bestimmung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC

Der Rest der Bodenproben wurde bei 40 °C getrocknet und anschließend auf 2 mm gesiebt. Vorhandene Wurzeln, organisches Material > 2 mm und Steine wurden aussortiert (Feinboden). Die Feinbodendichte (Lagerungsdichte) ergab sich als Quotient aus der Masse des getrockneten Feinbodens und dem Volumen der Bodenprobe minus des Steinvolumens. Ein Teil des Feinbodens wurde in einer Kugelmühle (Schwingmühle MM200; Retsch GmbH, Haan, Deutschland) für mindestens 3 min bei einer Frequenz von 30 Hz gemahlen und in dieser Form für die folgenden Messungen verwendet.

Zur Bestimmung der Gesamtkohlenstoff- und Gesamtstickstoffgehalte (Elementaranalysator vario Max CN, Elementar Analysensysteme GmbH Hanau) wurden ca. 250 mg Probe in einen Korundtiegel eingewogen und mit 400-500 mg Wolfram(VI)-oxid (Elementar Analysensysteme GmbH Hanau) als Sauerstofflieferant versetzt. Da sich der Gesamtkohlenstoff aus organischem und anorganischem Kohlenstoff zusammensetzt, wurden 150 Bodenproben, die alle drei Tiefenstufen umfassten, zufällig ausgewählt und nach einer zweiten Einwaage in die Korundtiegel bei einer Temperatur von 450 °C für 16 h vermuffelt. Diese Prozedur entfernt allen organischen Kohlenstoff aus der Probe. Nach Zugabe von Wolfram(VI)-oxid wurden diese Proben am Elementaranalysator bestimmt. In keiner dieser Proben fand sich anorganischer Kohlenstoff. Aus diesem Grund wurde für die restlichen Proben auf eine getrennte Bestimmung des anorganischen und organischen Kohlenstoffs verzichtet und die C-Werte der Elementaranalyse als ausschließlich organischer C interpretiert.

Zur Bestimmung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte im Boden wurde nach der gleichen Methode vorgegangen wie bei dem Lyophilisat des Bodenwassers (Kapitel 2.3.2.). Lediglich die Menge der Einwaage unterschied sich und lag je nach Kohlenstoffgehalt der Probe zwischen 0,5 und 2,5 mg.

2.5 Chronosequenzansatz

Die vorliegende Arbeit bediente sich des Chronosequenzansatzes, bei dem man davon ausgeht, dass ein räumliches Nebeneinander unterschiedlicher Entwicklungsstadien (Totholzabbau) einem zeitlichen Nacheinander gleichgesetzt werden kann (Harmon und Sexton 1996). Aus einer Momentaufnahme der bestehenden Situation hofft man Prozesse, die in der Vergangenheit abliefen, erklären zu können. Voraussetzung ist, dass sich das Totholz nur in der Zeit seit Tod bzw. Zeit seit Fall unterscheidet, und dass das Klima über die Dauer der Chronosequenz konstant war.

2.6 Statistische Analysen

Vor der statistischen Analyse wurden die Daten auf Plausibilität überprüft und Extremwerte oder Ausreißer entfernt. Dies geschah nur wenn sicher war, dass sich diese Ausreißer auf methodische Ungenauigkeiten zurückführen ließen. Die Normalverteilung der Daten wurde mit diagnostischen Q-Q Plots und die Varianzhomogenität mit Levenetests überprüft.

Die Datensätze zur Abbaurate des Totholzes wurden mit allgemeinen linearen Modellen (ANCOVA) auf signifikante Unterschiede zwischen den Todesursachen hin untersucht. Bodenwasserdaten wurden mit ANOVA (Post-hoc Test Tamhane-ungleiche Varianz) auf signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen Totholz, Trauf und Kontrolle hin untersucht.

Zur statistischen Auswertung der **Bodenproben unter und neben 18 Totholzstämmen** (Kapitel 3.3.) wurden zwei verschiedene statistische Methoden verwendet. Zum einen wurde der gepaarte t-Test angewandt, um mögliche Unterschiede zwischen dem Mineralboden unter Totholz und der Kontrolle festzustellen, zum anderen die multiple Regression, um den Einfluss des Totholzes auf den Mineralboden zu beschreiben. Entsprechend des gepaarten Probennahmedesigns war es möglich, die ausgewählten Parameter des Mineralbodens unter Totholz mit denen der Kontrolle mit Hilfe eines gepaarten t-Tests auf signifikante Unterschiede hin zu untersuchen. In den Abbildungen ist der Wert des jeweiligen Parameters des Mineralbodens mit der Standardabweichung in einem Tiefenprofil für den Boden unter

Totholz und der Kontrolle dargestellt. Signifikante Unterschiede werden wie folgt gekennzeichnet: (n.s.) nicht signifikant; (***) $0 \leq P < 0,001$; (**) $0,001 \leq P < 0,01$; (*) $0,01 \leq P < 0,05$.

Der Vorteil des gepaarten t-Tests liegt darin, dass mögliche Unterschiede zwischen den einzelnen Plots (Totholzstämmen) keine Rolle spielen, sondern lediglich die Unterschiede zwischen den beiden Behandlungen betrachtet werden. Der gepaarte t-Test ist geeignet, geringe Unterschiede zwischen den Behandlungen festzustellen und ist unempfindlich gegenüber Varianzinhomogenität und nicht normalverteilten Größen. Nachteilig ist, dass lediglich signifikante Unterschiede zwischen den Behandlungen festgestellt werden können, jedoch keine Aussagen über deren Ursachen möglich sind. Im Gegensatz zum t-Test eignet sich die multiple Regression zur Untersuchung der Abhängigkeit der ausgewählten Parameter des Mineralbodens von einem oder mehreren Totholzparameter. Da sich der Mineralboden unter Totholz und der Kontrolle auf ein und demselben Plot als abhängiges Behandlungspaar betrachten lässt (siehe t-Test), wurde der betrachtete Parameter des Mineralbodens der Kontrolle als unabhängiger Parameter neben den Totholzparametern mit in die multiple Regression aufgenommen. Auf diese Weise können Störfaktoren, die sich aus Unterschieden im Mineralboden zwischen den Plots ergeben (z.B. Tongehalt, Mikrorelief), reduziert werden. Die Restvarianzen werden dann in Abhängigkeit von den Totholzparametern betrachtet. Diese Form der Analyse wäre auch mit den Differenzen der ausgewählten Parameter des Mineralbodens unter Totholz und der Kontrolle möglich gewesen. Hier wäre jedoch eine a priori Annahme nötig gewesen, die wie beim t-Test eine Abhängigkeit zwischen den Behandlungen voraussetzt. Für einige ausgewählte Parameter des Mineralbodens (z.B. Nitrat-Gehalt), die einer hohen räumlichen Variabilität unterliegen, wäre diese Annahme jedoch nicht gerechtfertigt.

Wenn nicht anders vermerkt, wird bei Angaben von Werten der Mittelwert \pm Standardabweichung angegeben. Signifikante Unterschiede wurden auf der Basis von $\alpha = 0,05$ definiert. Statistische Analysen wurden mit SPSS Version 14.0 und 15.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) durchgeführt. Abbildungen wurden mit SigmaPlot für Windows Version 10.0 (Systat Software Inc. San Jose, Kalifornien, USA) erstellt. Für einfache Berechnungen und Datenmanagement wurden Microsoft® Office Excel 2003 und Microsoft® Office Access 2003 verwendet.

3. Ergebnisse

3.1. Totholzabbau

3.1.1 Verteilung der Holzdicke entlang des Totholzstammes

Anhand von vier Totholzstämmen soll beispielhaft die Verteilung der Dichte entlang des Stammes gezeigt werden. Dies soll verdeutlichen, dass der Totholzabbau nicht gleichmäßig über den gesamten Stamm vor sich geht, sondern in Abhängigkeit vom Zersetzungsverlauf und den an der Zersetzung beteiligten Organismen sehr stark schwanken kann.

Die Dichteverteilung wurde mit Hilfe des Resistographen entlang des Totholzstammes gemessen. Die gemessenen Einzelwerte wurden entsprechend der Bohrtiefe gewichtet (Kapitel 2.2.3) und zu Häufigkeitsverteilungen zusammengefasst. Als Referenz diente Bu 21, die das typische Muster eines Stammes im Zersetzungsgrad 1 zeigte: enge Häufigkeitsverteilung, die sich auf Holzdichten im Bereich zwischen 0,45 bis 0,6 g cm⁻³ beschränkt (Abbildung 4).

Die Stämme Bu 13 und Bu 7 wiesen eine niedrige Holzdicke im Bereich des Stammfußes auf. Mit zunehmendem Abstand vom Stammfuß erhöhte sich die Dichte. Dies stimmt mit der Beobachtung überein, dass diese Stämme, die durch Sprödbbruch anfielen, bereits im Lebendstadium von Weißfäulepilzen (meist *Fomes fomentarius*) befallen waren. Von der Stelle des Sprödbruchs (hier Stammfuß) aus setzte sich die Weißfäule sukzessive im Stamm fort. Dies war auch an der Anzahl und Größe der Pilzfruchtkörper entlang des Stammes sehr gut nachzuverfolgen. Bei Bu 13 fand sich vor allem im Bereich des Stammfußes eine zweigipflige Verteilung der Dichte mit einem zweiten Maximum bei 0,5 g cm⁻³. Hier handelte es sich um noch nahezu unzersetzte Bereiche, die wahrscheinlich durch Kompartimentierung der holzabbauenden Pilze (Rayner und Boddy 1988) bisher von der Zersetzung ausgeschlossen waren.

Im Falle der Bu 5 kam es zu einer verstärkten Dichteabnahme mit der Entfernung zum Stammfuß. Sprödbbruch, hervorgerufen durch *F. fomentarius*, konnte in diesem Fall ausgeschlossen werden. Vielmehr schien es hier durch andere holzabbauende Pilze zu einem Bruch am Stammfuß gekommen zu sein, der die niedrige Holzdicke in diesem Bereich erklärt. Im weiteren Verlauf der Zersetzung kam es zu einer Besiedlung mit Weißfäulepilzen vor allem in der oberen Hälfte des Stammes. Hier konnten verschiedene Pilzarten identifiziert werden (*Fomes fomentarius*, *Ganoderma lipsiense*, *Ischnoderma resinatum*, *Trametes* spec.). Diese größere Diversität an Pilzarten steht im Gegensatz zu den Stämmen Bu 13 und 7, bei denen nur Fruchtkörper von *F. fomentarius* gefunden wurden.

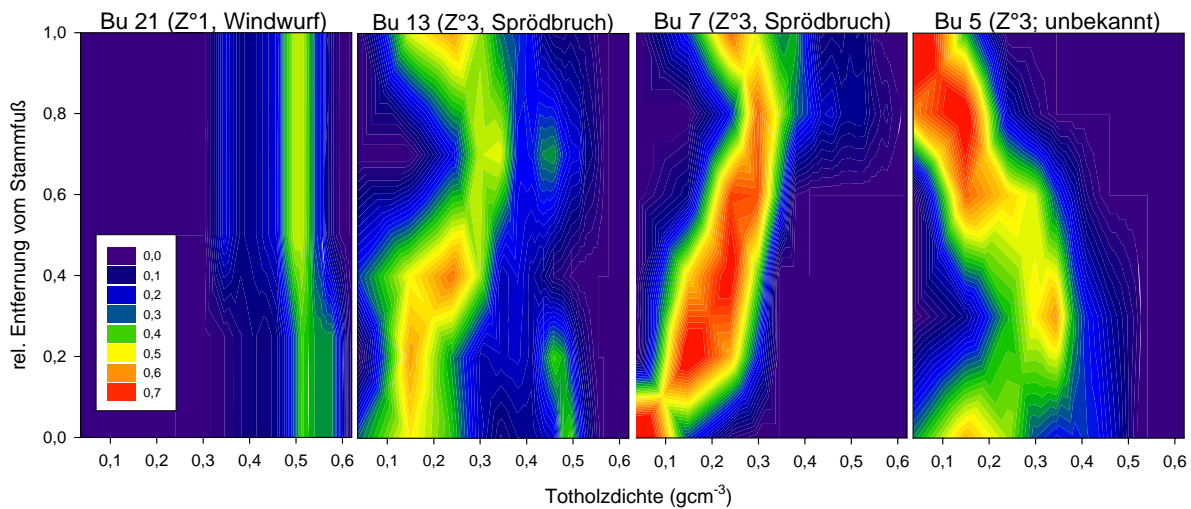


Abbildung 4: Häufigkeitsverteilung der Totholzdichte entlang von Totholzstämmen. Die Legende gibt die Häufigkeitsverteilung an. Rot sind die Abschnitte, bei denen die entsprechende Totholzdichte in einer bestimmten Entfernung vom Stammfuß häufig auftritt, während blau diejenigen Abschnitte darstellt, in denen die entsprechende Totholzdichte nicht vorkommt.

3.1.2 Ursachen und Zeitpunkt der Totholzentstehung

Bei der Bestimmung des Todeszeitpunktes mit Hilfe der Kreuzdatierung fiel auf, dass die Jahrringkurven von 12 Totholzstämmen eine starke Wachstumsreduktion im Jahr 1966 zeigten, während bei den anderen Totholzstämmen der Wachstumsverlauf bis zum Absterben weitestgehend der Standardchronologie des Bestandes folgte (Abbildung 5). Diese Wachstumsreduktion ab dem Jahr 1966 könnte auf den Befall der Buchen mit der Buchenwollschildlaus (*Cryptococcus fagisuga*) und der darauf folgenden Buchenkomplexkrankheit zurückzuführen sein (siehe Kapitel 2.1.3). Trockenheit gilt für den Befall mit der Buchenwollschildlaus als ein prädisponierendes Klimaereignis (Blaschke 2005).

Die Buchenschleimflusskrankheit und Buchenrindennekrosen stellen Symptome der Buchenkomplexkrankheit dar und können im späteren Verlauf durch Weißfäule begleitet werden. Die in Abbildung 5 dargestellte Wachstumsreduktion hatte allerdings keinen Einfluss auf die primäre Absterbeursache der Totholzstämmen. Das Vorhandensein dieser Totholzstämmen im NP Hainich weist vielmehr darauf hin, dass es zum damaligen Zeitpunkt keine forstlichen Pflegemaßnahmen gab, bei denen man diese befallenen Buchen wahrscheinlich entfernt hätte. Im lebenden Bestand wurden bei der Erstellung der Standardchronologie keine Bäume gefunden, die diese Wachstumsreduktion zeigen. Es scheinen die meisten der zum damaligen

Zeitpunkt befallenen Bäume bis zum heutigen Zeitpunkt abgestorben zu sein. Der Anteil dieser Stämme am gesamten untersuchten Totholz beträgt ca. 40 %.

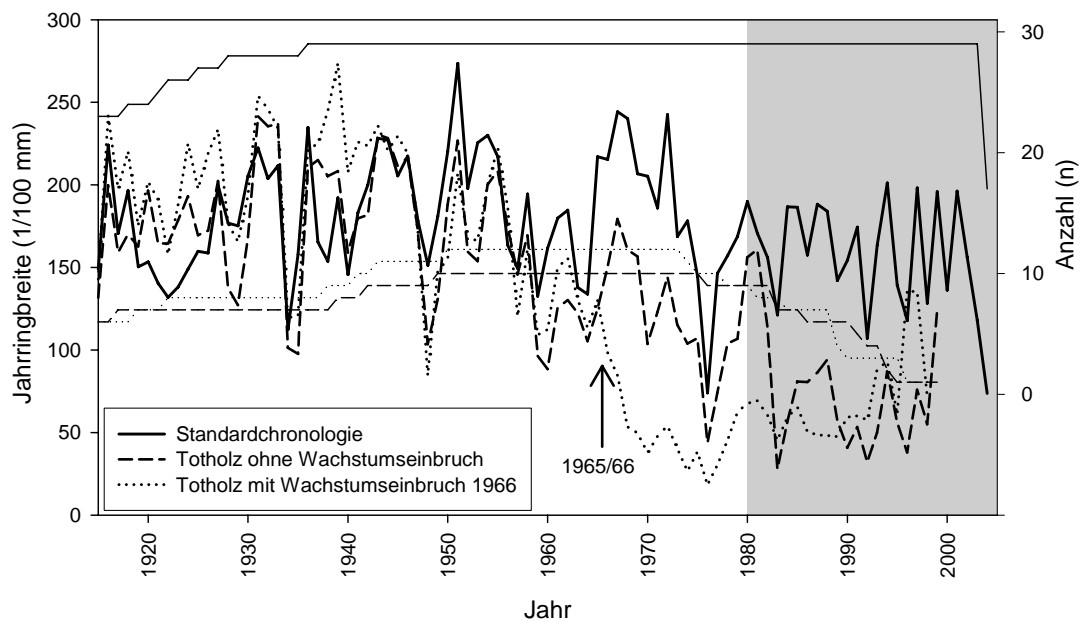


Abbildung 5: Vergleich der Jahringkurven lebender Bäume (Standardchronologie) mit Totholz ohne und mit Wachstumseinbruch im Jahr 1966. Die dünnen Linien zeigen die Anzahl der für den Mittelwert verwendeten Einzelkurven. Von 1980 bis 2005 (grau hinterlegter Bereich) kam es zu einer scheinbaren Erholung der Totholzstämme mit Wachstumseinbruch im Jahr 1966. Dies ist auf eine starke Verringerung der Anzahl (n) der Einzelkurven zurückzuführen, die für die Berechnung der Mittelwertkurve verwendet wurden.

3.1.3 Veränderung der Totholzdichte, des Totholzvolumens und des Zersetzungsgrades im Verlaufe des Totholzabbaus in Abhängigkeit von der Todesursache

Die Todesursachen Windwurf und dichteabhängige Mortalität (siehe Kapitel 2.2.1) wurden für die folgenden Betrachtungen zusammengefasst und der Todesursache Sprödbbruch gegenübergestellt. Windwurf und dichteabhängige Mortalität erzeugen Totholz, welches in der Regel zu Lebzeiten des Baumes noch nicht durch Pilze abgebaut wurde. Bei Sprödbbruch dagegen kann ein Teil des Totholzes bereits vor dem Todeszeitpunkt durch Pilze (*Fomes fomentarius*) abgebaut sein. Dies zeigte sich an der Totholzdichte, die bei Sprödbbruch von Beginn des Totholzabbaus an signifikant ($P = 0,02$, ANOVA) niedriger war als bei Windwurf/dichteabh. Mortalität (Abbildung 6 a). Die Abnahme der Totholzdichte im Verlauf des Totholzabbaus war nur bei der Todesursache Windwurf/dichteabh. Mortalität signifikant (Abbildung 6 a). Das Volumen des Totholzes nahm unabhängig von der Todesursache in den ersten 10-15 Jahren nach dem Absterben des Baumes nur um etwa 10 % ab (Abbildung 6 b). Wahrscheinlich durch zunehmende Fragmentierung des weitgehend abgebauten Totholzmaterials mit geringer Holzdichte kam es bei der Todesursache Sprödbbruch nach ca.

15 Jahren zu einem deutlichen Volumenverlust. Durch den Fragmentierungsverlust von Totholzmaterial geringer Holzdicke bleibt Totholzmaterial mit hoher Holzdicke zurück. Wahrscheinlich ist die nicht signifikante Abnahme der Totholzdichte bei der Todesursache Sprödbrech (Abbildung 6 a) auf diesen Effekt der Anreicherung von Totholzmaterial höherer Dichte zurückzuführen. Der Volumenverlust im Verlaufe des Totholzabbaus war bei der Todesursache Windwurf/dichteabh. Mortalität nicht signifikant (Abbildung 6 b). Der mittlere Volumenverlust für alle Totholzstämmе betrug $1,3 \pm 1,2 \% a^{-1}$.

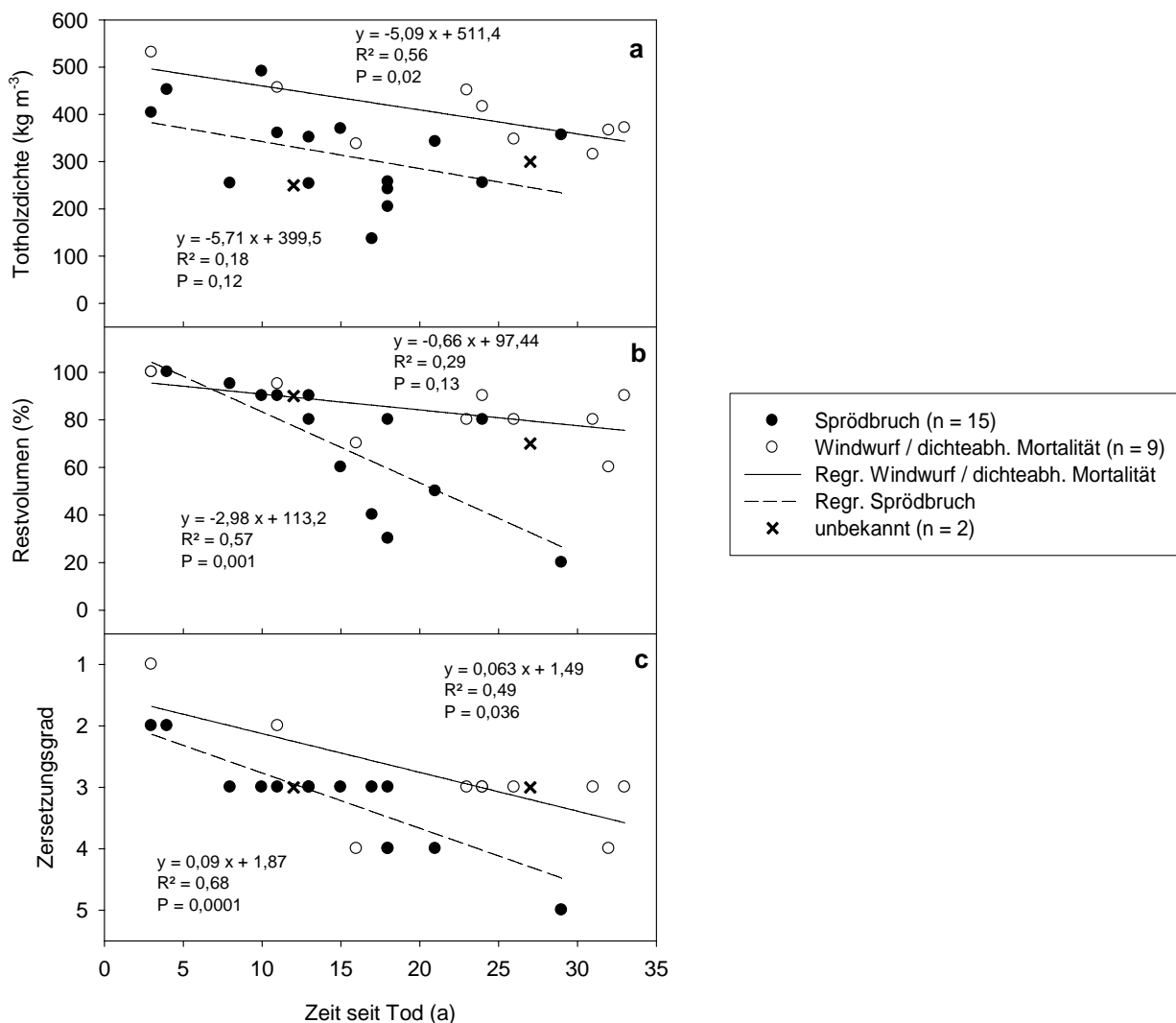


Abbildung 6: Totholzdichte (a), Restvolumen des Totholzes (b) und Zersetzungsgrad (c) in Abhängigkeit von der Zeit seit Tod der liegenden Totholzstämmе. Dargestellt ist die Aufteilung nach den Todesursachen.

Der Zersetzungsgrad als ein Maß für den bisherigen Abbau des Totholzes nahm unabhängig von der Todesursache mit der Zeit seit Tod zu (Abbildung 6 c). Der Großteil der Totholzstämmе befand sich zum Zeitpunkt der Untersuchung im Zersetzungsgrad 3. In die-

sem Zersetzungsgrad war die weite Spanne der Zeit seit Tod am deutlichsten ausgeprägt. Die Todesursache Sprödbbruch umfasste eine Zeit seit Tod von 8-24 Jahren und die Todesursache Windwurf/dichteabh. Mortalität von 23-33 Jahren. Anhand des Zersetzungsgrades sind nur sehr begrenzt Aussagen über die Zeit seit Tod möglich.

3.1.4 Abbaurrate des Totholzes in Abhängigkeit von der Todesursache

Zur Berechnung der Abbaurrate (k) wurde ein einfaches exponentielles Modell nach Olson (1963) verwendet. Die Abbaurrate wurde auf Basis des relativen Massenverlustes über die Zeit seit dem Tod ermittelt. Der Massenverlust ergab sich aus dem Volumen- und Dichteverlust. Das Volumen, welches dem Ausgangsvolumen entspricht, wurde aus Länge und Durchmesser der einzelnen Totholzstämme berechnet (Kegelstumpf). Der Volumenverlust durch Totholzabbau wurde im Feld abgeschätzt. Die Totholzdichte wurde anhand der Resistographmessungen ermittelt. Ausgehend von einer Holzdicke von 560 kg m^{-3} (Mette und Korell 1989) und einem Volumen von 100 % zum Todeszeitpunkt konnte so der relative Massenverlust bis zum Zeitpunkt der Probennahme (t) berechnet werden. Die Abbaurrate (k) wurde für jeden Totholzstamm einzeln ermittelt (Gleichung 9).

Gleichung 9:
$$k = \frac{\ln(Y_0) - \ln(Y_t)}{t} \quad (Y_0 = V_0 \times \rho_0; Y_t = V_t \times \rho_t)$$

k	Abbaurrate	(a^{-1})
Y_0	Totholzmasse zum Todeszeitpunkt	(kg)
Y_t	Totholzmasse zum Zeitpunkt t	(kg)
t	Zeit seit Tod	(a)
V_0	Volumen zum Todeszeitpunkt	(m^3)
V_t	Volumen zum Zeitpunkt t	(m^3)
P^0	Totholzdichte zum Todeszeitpunkt	(560 kg m^{-3})
P^t	Totholzdichte zum Zeitpunkt t	(kg m^{-3})

Im Mittel betrug die Abbaurrate (k) für alle 26 Totholzstämme, von denen der Todeszeitpunkt bestimmt worden war, $0,056 \pm 0,036 \text{ a}^{-1}$. Dies entspricht einer Zeit (Verweilzeit $t_{0,95} = 3/k$) von 53,6 Jahren um 95 % der ursprünglichen Totholzmasse abzubauen. Die Todesursache Sprödbbruch hatte eine signifikant ($P < 0,001$) höhere Abbaurrate ($0,075 \pm 0,034 \text{ a}^{-1}$) als die Todesursache Windwurf/dichteabh. Mortalität ($0,025 \pm 0,012 \text{ a}^{-1}$). Eine Regression durch die Gesamtpopulation (Abbildung 7) auf der Basis eines einfachen exponentiellen Modells ergab nach einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) ebenfalls einen signifikanten Unterschied zwischen den Todesursachen. Der Unterschied zwischen den Todesursachen Sprödbbruch und

Windwurf/dichteabh. Mortalität zeigte sich besonders deutlich an der Verweilzeit des Totholzes von 40 respektive 120 Jahren. Offensichtlich wird durch den bereits stattgefundenen Befall mit *Fomes fomentarius* und den teilweisen Abbau des Totholzes zu Lebzeiten des Baumes bei der Todesursache Sprödbbruch der Totholzabbau sehr stark beschleunigt.

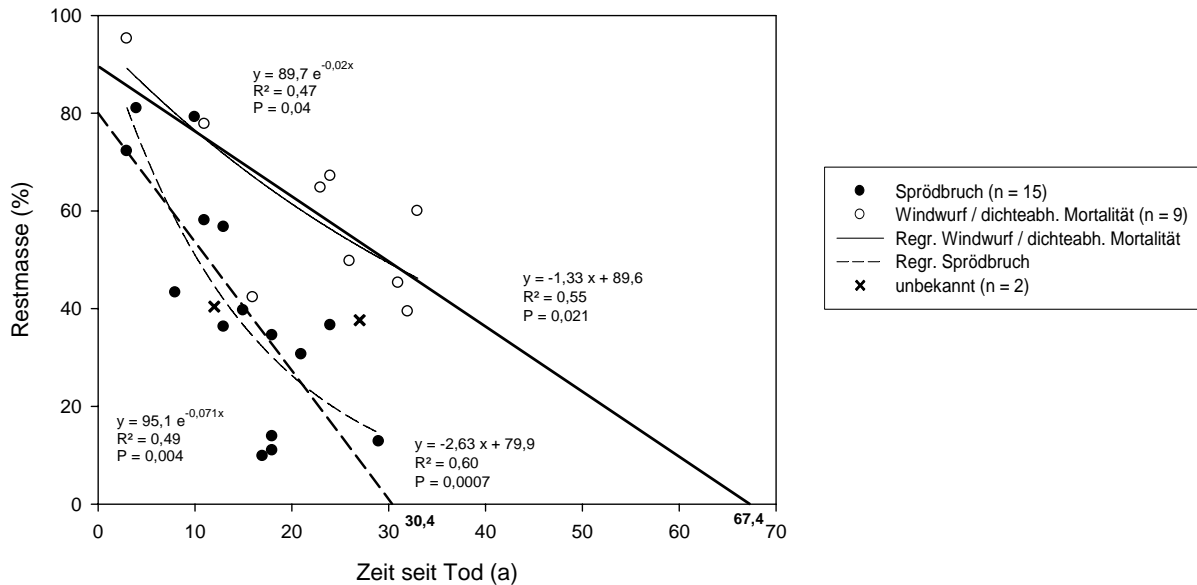


Abbildung 7: Massenverlust des Totholzes in Abhängigkeit von der Zeit seit Tod. Anpassung eines linearen und eines einfachen exponentiellen Modells in Abhängigkeit von der Todesursache Sprödbrech bzw. Windwurf/dichteabh. Mortalität

Neben der Anpassung eines einfachen exponentiellen Modells wurde ebenfalls ein lineares Modell unter Beibehaltung der Unterscheidung nach Todesursachen angepasst (Abbildung 7). Die vorhandenen Daten werden in beiden Gruppen durch ein lineares Modell besser als durch ein einfaches exponentielles Modell beschrieben (Abbildung 7). Der Schnittpunkt mit der y-Achse bei 80 % zeigte bei der Todesursache Sprödbrech die geringere Ausgangsmasse der Totholzstämmen, hervorgerufen durch den Totholzabbau zu Lebzeiten des Baumes. Für die Todesursache Sprödbrech waren genügend Daten vorhanden, die eine Extrapolation der linearen Regression bis zu ihrem Schnittpunkt mit der x-Achse erlaubten. Die hier gefundene Zeit bis zum vollständigen Abbau des Totholzes von 30 Jahren war um 10 Jahre niedriger als die Verweilzeit ($t_{0,95}$) des einfachen exponentiellen Modells. Die Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität hatte einen Schnittpunkt mit der y-Achse bei 90 %. Dies lag unter dem erwarteten Ausgangswert eines unzersetzten Totholzstammes von 100 % und war durch den Totholzstamm Bu 16 bedingt, der nach einer Zeit seit Tod von 16 Jahren bereits 60 % der Ausgangsmasse verloren hatte. Ohne Bu 16 lag der Schnittpunkt mit der y-Achse bei 97 %. Die Extrapolation dieser Regression bis zu ihrem Schnittpunkt mit der x-Achse

ergab eine Zeit bis zum vollständigen Abbau des Totholzes von 67 Jahren. Allerdings liegen über einer Zeit seit Tod von 33 Jahren für diese Regression keine Daten mehr vor, so dass diese Extrapolation mit einem großen Fehler behaftet ist.

3.1.5 Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) im Totholz

Die sechs Totholzstämme, an denen der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Totholzes bestimmt wurde, zeigten eine sehr hohe Variabilität (Abbildung: 8). Die gesamte Spannbreite aller sechs Totholzstämme lag zwischen einem Minimum von $-28,0\text{‰}$ und einem Maximum von $-23,6\text{‰}$ bei einem Mittelwert von $-25,5 \pm 1,0\text{‰}$. Die hohe Variabilität ließ sich durch die Totholzparameter Zeit seit Tod, Zeit seit Fall, Rindenanteil etc. nicht erklären. Lediglich anhand der Einzelmessungen ließ sich ein schwach signifikanter Zusammenhang zwischen der Holzdicke und dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Totholzes nachweisen (Abbildung: 9).

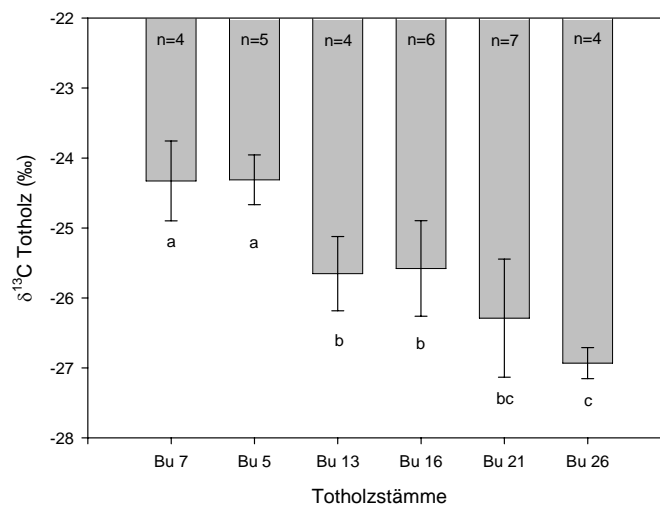


Abbildung 8: Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) bei sechs Totholzstämmen. Angegeben sind der Mittelwert und die Standardabweichung. Die Anzahl (n) gibt die Zahl der verwendeten Einzelproben pro Totholzstamm an. Kleinbuchstaben zeigen statistisch signifikante Unterschiede zwischen den Totholzstämmen (ANOVA).

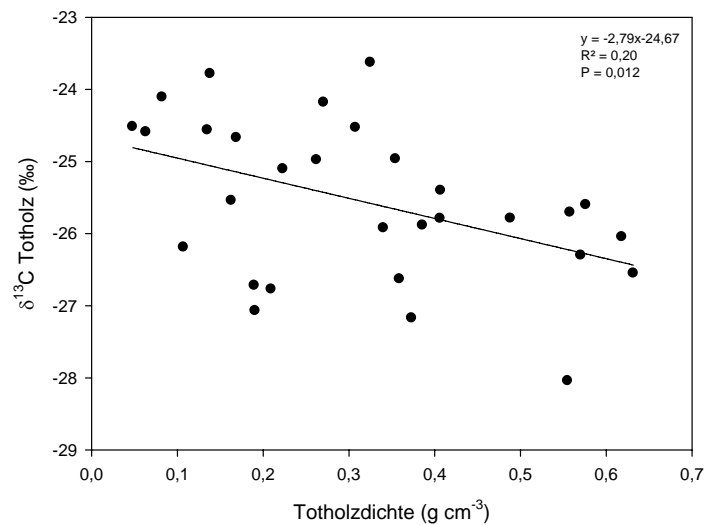


Abbildung 9: Verhältnis stabiler Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) des Totholzes in Abhängigkeit von der Totholzdichte. Dargestellt sind die Messungen von 30 Einzelproben (siehe Abbildung 8)

3.1.6 Kohlenstoff und Stickstoffgehalte im Totholz

An 101 Totholzproben der Totholzstämme Bu 1, 5, 7, 13, 16, 21 und 26, die ebenfalls für die Resistographkalibrierung verwendet wurden, konnte der Kohlenstoff und Stickstoffgehalt gemessen werden. Zwischen der C- und N-Konzentration bestand keine lineare Beziehung (Abbildung 10). Die mittlere C-Konzentration im Totholz lag bei $45,15 \pm 1,28\%$ und die mittlere N-Konzentration bei $0,145 \pm 0,076\%$. Der Variationskoeffizient der N-Konzentration lag mit 0,52 deutlich über dem der C-Konzentration mit 0,03. Auf eine Angabe des C/N Verhältnisses im Totholz wird verzichtet, da dieses Verhältnis fast ausschließlich von der N-Konzentration abhängig war.

Neben der C- und N-Konzentration wurde auch der C- und N-Vorrat betrachtet. Dieser ergab sich aus dem Produkt der C- bzw. N-Konzentration und der Trockenraumdicke des Totholzes und wurde in kg m^{-3} angegeben. Die mittlere Trockenraumdicke lag bei $314,1 \pm 0,15 \text{ kg m}^{-3}$, der mittlere C-Vorrat bei $142,67 \pm 69,26 \text{ kg C m}^{-3}$ und der mittlere N-Vorrat bei $0,405 \pm 0,202 \text{ kg N m}^{-3}$. Die Variationskoeffizienten der Trockenraumdicke sowie des C- und N-Vorrates lagen bei 0,48 respektive 0,49 und 0,50. Abbildung 11 zeigt den N-Vorrat in Abhängigkeit vom C-Vorrat. Durch die geringen Unterschiede in der C-Konzentration würde eine Abbildung mit der Trockenraumdicke als unabhängige Variable ähnlich aussehen. Es zeigte sich, dass eine Abnahme des C-Vorrates generell auch mit einer Abnahme des N-Vorrates einhergeht. Es gab jedoch starke Schwankungen des N-Vorrates bei gleichem C-Vorrat. Der N-Vorrat fiel nie unter einen Wert, der einem C/N Verhältnis von 666 entsprechen würde.

Bei Fichtentotholz (eigene Daten, Kahl 2003) bleibt der N-Vorrat gegenüber dem abnehmenden C-Vorrat weitgehend konstant bei ca. $0,21 \text{ kg N m}^{-3}$ (Abbildung 11).

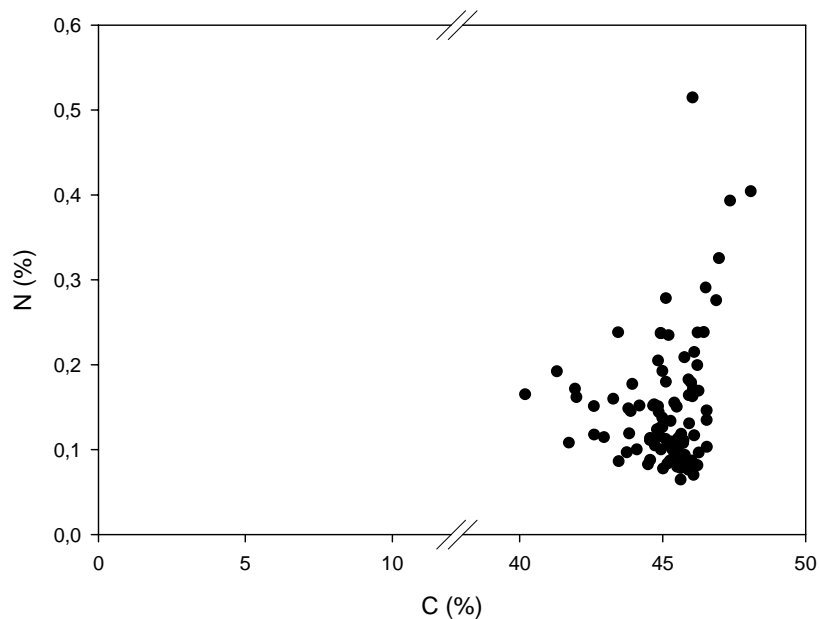


Abbildung 10: N-Konzentration in Abhängigkeit von der C-Konzentration bei Totholz (*Fagus sylvatica*) (n=101)

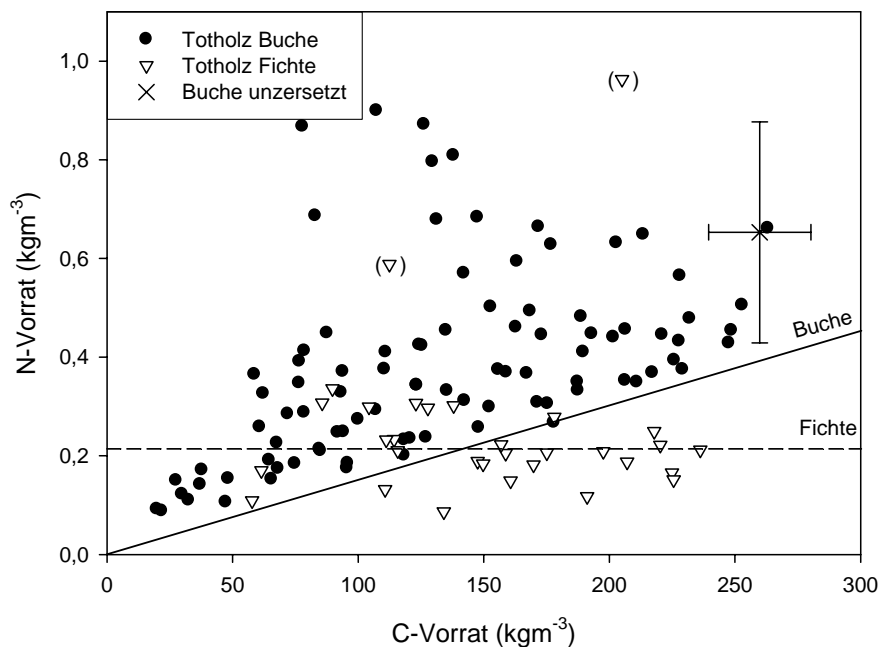


Abbildung 11: N-Vorrat in Abhängigkeit vom C-Vorrat bei Buchen- und Fichtentotholz (Kahl 2003). Der Mittelwert für die unzeretzte Buche (n = 8) ist mit der Standardabweichung für den C- und N-Vorrat angegeben. Die Gerade für Buche stellt eine untere Umhüllende dar und entspricht einem C/N Verhältnis von 666. Die Gerade für Fichte entspricht dem Mittelwert des N-Vorrates ($0,21 \text{ kg N m}^{-3}$).

3.1.7 Diskussion Totholzabbau

Die Möglichkeit, Bohrwiderstandsmessungen zur Bestimmung der Dichte von Totholz einzusetzen, konnte bereits am Beispiel des Fichtentotholzes (*Picea abies*) gezeigt werden (Kahl et al. submitted). Bei Buchentotholz hatte, im Gegensatz zum Fichtentotholz, alleine die Totholzdichte einen signifikanten Einfluss auf den Bohrwiderstand. Zusätzliche Parameter wie der Zersetzungsgrad im Falle des Fichtentotholzes, oder der Wassergehalt, hatten keinen Einfluss auf den Bohrwiderstand. Es zeigte sich außerdem, dass es bei Buchentotholz einen logarithmischen Zusammenhang zwischen dem Bohrwiderstand und der Totholzdichte gab. Fichtentotholz dagegen zeigte einen linearen Zusammenhang. Leider konnten die Bohrwiderstandswerte des Fichten- und Buchentotholzes nicht direkt miteinander verglichen werden, da durch die Herstellerfirma während der Wartungsarbeiten interne Geräteparameter verändert wurden, was dazu führte, dass bei gleicher Probe verschiedene Bohrwiderstandswerte gemessen wurden. Dies unterstreicht die Forderung (Kahl et al. submitted), dass für einen Einsatz des Resistographen zur Holzdichtebestimmung eine Kalibrierung für jede einzelne Holzart und wahrscheinlich auch für jedes einzelne Gerät erforderlich ist. Der Unterschied im Verlauf der Kalibrationskurven zwischen Buchen- und Fichtentotholz ist vermutlich auf die unterschiedliche Struktur des Holzes und verschiedene Abbauprozesse des Totholzes zurückzuführen.

Im Bereich der Totholzdichte über $0,55 \text{ g cm}^{-3}$ war der Bohrwiderstand bei Buche nicht mehr von der Dichte sondern von der Bohrtiefe abhängig. Bei gleicher Totholzdichte nahm der Bohrwiderstand mit zunehmender Schaftreibung der Bohrnadel entsprechend der Bohrtiefe zu. Besonders bei Bu 21, die sich im Zersetzungsgrad 1 befand, zeigte sich eine deutliche lineare Abhängigkeit des Bohrwiderstandes von der Bohrtiefe ($R^2 = 0,8$, $P < 0,001$). Dieser systeminterne Fehler wurde nicht korrigiert, da sich nur bei unzersetzten Stämmen ein signifikanter Einfluss nachweisen ließ.

Die **Verteilung der Holzdichte entlang eines Totholzstammes** ist abhängig von der Variation der Ausgangsdichte, sowie eine Funktion der abiotischen Variablen (Temperatur, Wassergehalt) und der am Holzabbau beteiligten Organismen (Boddy 2001). Holzabbauende Organismen (v.a. saprotrophe Pilze) mineralisieren das Substrat und verändern seine Eigenschaften in Hinblick auf die Dichte und damit auch den Bohrwiderstand. Welche holzabbauenden Organismen beteiligt sind, ist abhängig von ihrem Vorhandensein und ihrer Konkurrenzstärke. Von einigen Pilzen (u.a. *Fomes fomentarius*) ist bekannt, dass diese

endophytisch im Xylem der Buche vorkommen können (Baum et al. 2003). Es bedarf einer Schwächung des Baumes, beispielsweise durch Haarrisse im Holz nach starkem Wind, um das Wachstum dieses Pilzes zu fördern. Ein Befall mit *F. fomentarius* führte in vielen Fällen zum Sprödbbruch und zu einem vergleichsweise raschen Totholzabbau. An Totholzstämmen, die durch Sprödbbruch anfielen, fanden sich in vielen Fällen fast ausschließlich Fruchtkörper von *F. fomentarius*, die auf eine starke Dominanz dieses Pilzes hindeuteten. In einem Labor-experiment führte das Vorhandensein von *F. fomentarius* zur Stimulation des Abbaus bei 45 % der untersuchten Pilzarten (Heilmann-Clausen und Boddy 2005). Diese Stimulation konnte in der vorliegenden Studie nicht direkt anhand von auftretenden Pilzfruchtkörpern beobachtet werden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass andere Pilzarten einen bedeutenden Anteil am Abbau der durch Sprödbbruch angefallenen Totholzstämmen hatten.

Der **einfache exponentielle Abbau**, basierend auf Reaktionen erster Ordnung, geht davon aus, dass die Abbaurate konstant, und daraus folgend der Abbau proportional zum verbleibenden Material ist. Im Falle eines durch Respiration und Auswaschung dominierten Totholzabbaus bedeutet dies, dass die Qualität des Substrats und die Zersetzergemeinschaft konstant sind. Die Anwendung eines **linearen Modells** hingegen geht von einer Erhöhung der Abbaurate mit der Zeit seit Tod aus. Bei einem Totholzabbau, der durch Respiration und Auswaschung dominiert wird, verbessert sich im Falle des linearen Modells die Qualität des Substrats im Laufe des Totholzabbaus für eine konstante Zersetzergemeinschaft oder die Zersetzergemeinschaft selbst ändert sich im Laufe des Totholzabbaus und passt sich so dem veränderten Substrat an. Aus Sukzessionsstudien ist bekannt, dass es zu einer Abfolge von Pilzarten während des Totholzabbaus bei Buchen kommt (Heilmann-Clausen 2001, Runge 1990). Dies könnte eine Anpassung der Zersetzergemeinschaft an das verbliebene Substrat sein. Verwendet man die Totholzdichte als ein Maß für den durch Respiration und Auswaschung dominierten Abbau des Substrates Holz, so ist bei der Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität eine deutliche lineare Abhängigkeit von der Zeit seit Fall zu sehen (Abbildung 6 a).

Neben den substratspezifischen Eigenschaften und der Zersetzergemeinschaft, die sich im Laufe des Totholzabbaus ändern, bekommt auch der Prozess der Fragmentierung eine zunehmende Bedeutung beim Totholzabbau. Die Fragmentierung, hervorgerufen durch Pflanzen (z.B. Wurzeln) und Tiere (z.B. wühlend, nagend), wird durch vorhergehende Schwächung der Holzstruktur (z.B. durch Pilzabbau) beschleunigt (Harmon et al. 1986). Die Fragmentierung

erzeugt dabei Partikel mit einem Durchmesser ≤ 2 mm, die entweder im Totholz verbleiben oder als SOC in den Boden gelangen. Geht man davon aus, dass der geschätzte Volumenverlust des Totholzes ausschließlich durch Fragmentierung hervorgerufen wurde, erhöht sich der Anteil der Fragmentierung ab einer Zeit seit Tod von ca. 10-15 Jahren erheblich. Dies galt vor allem für die Todesursache Spröbruch, während bei der Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität die Fragmentierung einen geringeren Anteil am Totholzabbau hatte. Die zunehmende Fragmentierung wird bei der Anwendung eines linearen Modells besser berücksichtigt als bei einem exponentiellen Modell.

Für die Anwendung des linearen Modells bei der Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität sprechen die lineare Abnahme der Totholzdichte, was auf eine Änderung der Substratqualität bzw. Zersetzergemeinschaft hindeutet, sowie der nur geringe Volumenverlust im Verlaufe des Totholzabbaus. Bei der Todesursache Spröbruch kann aufgrund der zunehmenden Fragmentierung nach 10-15 Jahren Zeit seit Tod von einem linearen Totholzabbau ausgegangen werden. Eine Verzögerung des Totholzabbaus in Form einer Lag-Phase wie sie von Vygodskaya et al. (2002) vorgeschlagen wurde kann bei den Totholzstämmen, die durch dichteabhängige Mortalität anfielen, vermutet werden.

Die **Abbauraten** der Gruppe der Totholzstämmen, die durch **Spröbruch** anfielen, ließ sich im **einfachen exponentiellen Modell** (Olson 1963) eindeutig von allen anderen Todesursachen abgrenzen. Die hohe Abbauraten der durch Spröbruch angefallenen Totholzstämmen wurde vor allem durch den Befall des lebenden Baumes mit Weißfäulepilzen bestimmt. Zu Lebzeiten des Baumes kann man von einer Abnahme der Masse um etwa 20 % (siehe Abbildung 7) ausgehen. Der signifikante Unterschied der Abbauraten zwischen den Todesursachen bleibt bei der Berücksichtigung dieser Masseabnahme weiterhin bestehen. Die Anpassung eines **linearen Modells** wies ebenfalls auf einen deutlich schnelleren Abbau des durch Spröbruch angefallenen Totholzes hin.

Für die Totholzstämmen der zweiten Gruppe, die durch **Windwurf/dichteabhängige Mortalität** bedingt abstarben, lag vermutlich eine Lag-Phase nach dem Tod vor, in der nur ein geringer Totholzabbau stattfand. Es ist bekannt, dass diese Phase gerade bei stehendem Totholz mehrere Jahre anhalten kann (Vygodskaya et al. 2002). Die geringe Anzahl ($n = 9$) der Totholzstämmen in dieser Gruppe erlaubte es nicht, eine solche Phase in ein Modell zu integrieren. Daten zum Totholzabbau bei Buche von Müller-Using (2005), die Respiration,

Volumen und Dichteverlust beinhalten, weisen für Totholz, welches durch Spröbruch anfiel, auf einen exponentiellen Abbau mit einer Lag-Phase hin. Problematisch ist die Extrapolation des **linearen Modells** im Falle der Totholzstämme, die durch **Windwurf/dichteabhängige Mortalität** anfielen. Der Zeitraum, für den ausreichend Datenmaterial (33 Jahre) vorhanden war, stimmt etwa mit der Zeit (40 Jahre) überein, seit der dieser Bestand nicht mehr bewirtschaftet wurde (Mund 2004). Aussagen über den weiteren Verlauf des Totholzabbaus werden sich deshalb erst durch eine langfristige (> 30 Jahre) Beobachtung des Bestandes ergeben. Die Relevanz dieses Ergebnisses ist vor allem dann gegeben, wenn durch natürliche Ursachen (z.B. Windwurf) oder durch forstwirtschaftliche Maßnahmen die eine oder andere Todesursache zur Bereitstellung von Totholz bevorzugt wird.

Die Abbauphase von 67 Jahren nach dem linearen Modell für die Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität liegt im Rahmen dessen, was von Schäfer (2002) (Tabelle 3) in Hessen gefunden wurde. Im Vergleich zur Verweilzeit ($t_{0,95}$) von 120 Jahren des einfachen exponentiellen Modells, scheint das Ergebnis der linearen Regression realistischer zu sein. Ebenso stimmt das Ergebnis des linearen Modells für die Todesursache Spröbruch von 30 Jahren sehr gut mit dem Ergebnis von Müller-Using (2005) überein. In Tabelle 3 sind die Ergebnisse weiterer Studien zur Abbaurate von Buchentotholz aus Europa dargestellt. Im Mittel aller Studien liegt die Verweilzeit für Buchentotholz bei 47 ± 11 Jahren.

Die Vergleichbarkeit der Studien ist nicht immer gewährleistet, da vor allem für die genaue Datierung der Zeit seit Tod unterschiedliche Methoden verwendet wurden. Langzeitbeobachtungen (Müller-Using 2005) und dendrochronologische Datierung (vorliegende Studie) führen in der Regel zu genauen Ergebnissen. In einigen Studien des Nat-Man-Projektes wurde die Zeit seit Tod aus dem bestehenden Zersetzungsgrad abgeschätzt. Der Zersetzungsgrad wurde wiederum als Bezugsgröße zusammen mit der Zeit seit Tod zur Ermittlung der Abbaurate eingesetzt. Diese Methode stellt einen Zirkelschluss dar. Aus den Beobachtungen der vorliegenden Studie lässt sich schlussfolgern, dass es nicht möglich ist, die Zeit seit Tod anhand des Zersetzungsgrades (Zersetzungsgrad) mit einer ausreichenden Genauigkeit anzugeben (siehe Kapitel 3.1.3). Lediglich bei frisch angefallenem Totholz mag dies möglich sein.

Tabelle 3: Zusammenstellung der Abbauraten k und Verweilzeit ($t_{0,95}$) in Jahren für unterschiedliche Totholzkompartimente der Baumart Buche. Die Zielgröße bezeichnet die abhängige Variable für ein einfaches exponentielles Modell. ([#] gibt die Zeit bis zum vollständigen Totholzabbau ($t_{1,0}$) bei Anwendung eines linearen Modells an)

Untersuchungsgebiet	Zielgröße	Kompartiment	Abbauraten k	Verweilzeit
Hainich ¹ (alle Stämme)	Masse	Stamm	0,056	54
Hainich ¹ (Sprödbbruch)	Masse	Stamm	0,075	40
Hainich ¹ (Windwurf, Konkurrenz)	Masse	Stamm	0,025	120
Hainich ¹ (Sprödbbruch)	Masse	Stamm	linear	30 [#]
Hainich ¹ (Windwurf, Konkurrenz)	Masse	Stamm	linear	67 [#]
Hainich, Thüringen ^{2, 11}	Volumen	Stamm	0,075	40
Solling, Niedersachsen ³	Masse	Stamm	0,089	34
Weiherskopf, Hessen ^{5, 11}	Dichte	Stamm	0,045	66
Krokar, Slowenien ^{7, 12}	Z°	Stamm	0,059	51
Pijpebrandje, Niederlande ^{9, 12}	Z°	Stamm	0,075-0,1	30-40
Suserup, Dänemark ^{10, 12}	Z°	Stamm	0,059	50
Oserdo, Ungarn ^{8, 12}	Z°	Stamm	0,066-0,075	40-45
Solling, Niedersachsen ³	Masse	Äste	0,171	17,5
	Masse	Zweige	-	4,5
Göttingen, Niedersachsen ⁴	Masse	Äste	0,166	18,1
Blean, Kent, England ^{6, 11}	Masse	Äste	0,160	18,8
	Masse	Zweige	0,315	9,5

Quellen: ¹ vorliegende Studie, ² (Beneke 2002), ³ (Müller-Using 2005), ⁴ (Hövemeyer und Schauer mann 2003), ⁵ (Schäfer 2002), ⁶ (Boddy und Swift 1984), ⁷ (Kraigher et al. 2003), ⁸ (Ódor und Standovár 2003), ⁹ (van Hees 2003), ¹⁰ (Christensen und Vesterdal 2003), ¹¹ Sekundärquelle: Global Coarse Woody Debris Database (Harmon et al. 2005), ¹² diese Arbeiten sind im Rahmen des Nat-Man-Projekts zusammengefasst (www.flec.kvl.dk/natman/)

Die hohen Schwankungen der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des Totholzes zeigten sich bereits in einer vorangegangenen Studie an Buche im NP Hainich (Skomarkova et al. 2006). Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des Holzes der Jahrringe 2002 und 2003 lagen in dieser Studie bei $-27,6 \pm 2,0\%$ respektive $-26,2 \pm 1,5\%$ mit einem Maximum bei $-24,7\%$ und einem Minimum bei $-30,6\%$. An zwei weiteren Standorten (Leinefelde, Collelongo) fanden sich höhere $\delta^{13}\text{C}$ -Werte, die bei etwa $-25,5\%$ lagen (Skomarkova et al. 2006). Neben der interannuellen Variabilität liegt ebenfalls eine hohe intraannuelle Variabilität des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes vor (Helle und Schleser 2004; Skomarkova et al. 2006). Neben der Variabilität des Holzes zeigten Untersuchungen der

chemischen Bestandteile (Zellulose, Lignin), dass Lignin gegenüber Zellulose um etwa 3 ‰ abgereichert ist (Loader et al. 2003). Beim Abbau von Buchentotholz, vor allem durch Weißfäulepilze, könnte es zu einer Anreicherung der Zellulose kommen. Dies würde ebenfalls eine relative Anreicherung von ^{13}C bedeuten. Der gegenläufige Trend wurde bei Braunfäule beobachtet. (Preston et al. 2006). Mit steigendem Ligningehalt sank der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Totholzes. Beim Abbau organischer Substanz durch Pilze kommt es zu einer Fraktionierung, die zu höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des verbleibenden Kohlenstoffs und der Pilze selbst führt (Gleixner et al. 1993). Die relative Anreicherung der Zellulose und die Fraktionierung durch Pilze könnten zu der beobachteten Zunahme des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes mit abnehmender Totholzdichte führen. Der gemessene mittlere $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Totholzes von $-25,5 \pm 1,0$ ‰ ist deutlich höher als derjenige der Streu mit $-28,4 \pm 0,2$ ‰ (Knohl et al. 2005) und des mineralischen Oberbodens (0-20 cm Bodentiefe) mit $-26,3 \pm 0,3$ ‰ (eigene Daten). Um den Verbleib des Kohlenstoffs aus dem Totholz im Boden nachzuvollziehen, kann dieser Unterschied im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert verwendet werden.

Die **relative Anreicherung von Stickstoff** im Verlaufe des Zersetzungsprozesses ist ein bekanntes Phänomen (Hövemeyer und Schauermann 2003; Laiho und Prescott 1999; Lambert et al. 1980; Müller-Using 2005; Schowalter et al. 1998). Der N-Vorrat im Totholz bleibt jedoch während des Abbaus über einen weiten Bereich hin nahezu konstant (Holub et al. 2001; Hungate 1940; Krankina et al. 1999) oder kann sogar zunehmen (Busse 1994). Ein ähnliches Ergebnis zeigte sich auch in dieser Arbeit. Der C-Vorrat nahm durch die Mineralisierung stetig ab, während der N-Vorrat weitgehend konstant blieb. Teilweise wurde auch ein Anstieg der N-Vorräte gegenüber dem unzersetzten Holz beobachtet. Dies kann durch Deposition oder direkten Transport von N über die Pilze aus dem Boden begründet sein (Harmon et al. 1986). Der konstante N-Vorrat im Totholz ist vor allem auf die holzabbauenden Pilze zurückzuführen. Pilze nutzen den vorhandenen N rationell, indem eine Verlagerung des N zur Wachstumszone an den Hyphenspitzen stattfindet (Schmidt 2006). Generell zeigen Pilze ein Verhalten, das darauf schließen lässt, dass C und N unabhängig voneinander die Wachstumsrate beeinflussen (Rayner und Boddy 1988). Da im Totholz in der Regel N der limitierende Faktor ist, ist die Beobachtung eines konstanten N-Vorrates bei gleichzeitiger Abnahme des C-Vorrates wenig überraschend. Dies führt zu einem Anstieg der N-Konzentration im Totholz.

Neben der Anreicherung von N fand sich bei Buchentotholz ebenso eine Abnahme des N-Vorrates, die durch die untere umhüllende Gerade (Abbildung 11) beschrieben wurde. Diese

Abnahme könnte auf Auswaschung oder Fruchtkörperbildung zurückzuführen sein. Auswaschung stellt einen kontinuierlichen Prozess dar, der vor allem bei stärkerer Zersetzung (Rissbildung, Fragmentierung) auftritt. Die gemessenen hohen Nitratkonzentrationen unter einigen Totholzstämmen könnten ein Beleg dafür sein. Die Fruchtkörperbildung ist bei mehrjährigen Fruchtkörpern (z.B. *Fomes fomentarius*, *Ganoderma lipsiense*) ebenfalls ein kontinuierlicher Prozess, der innerhalb eines Jahres in mehreren Wachstumsschüben stattfinden kann. Die Abnahme des N-Vorrates verlief so, dass nie ein C/N-Verhältnis über 666 zu finden war. Es ist möglich, dass dieses Verhältnis einen maximalen Wert für den Abbau von Buchentotholz durch saprotrophe Organismen darstellt. Im Vergleich zum Buchentotholz fand sich bei Fichtentotholz (eigene Daten, (Kahl 2003)) ein weitgehend konstanter N-Vorrat (Abbildung 11) Möglicherweise wurde dies durch die geringe Ausbildung von Pilzfruchtkörpern an diesem Standort verursacht.

3.2 Bodenwasser

3.2.1 Konzentration des gelösten organischen Kohlenstoffs (DOC)

Im Zeitraum März 2005 bis Dezember 2006 wurde in ca. 14-tägigem Abstand die DOC-Konzentration im Bodenwasser unter Totholz an der Traufkante und der Kontrolle bestimmt. Die mittlere DOC-Konzentration der Kontrolle an allen fünf Totholzstämmen lag in diesem Zeitraum bei $11,06 \pm 2,35 \text{ mg C l}^{-1}$. Ein deutlicher Jahrgang war nicht zu erkennen, jedoch fanden sich die niedrigsten DOC-Konzentrationen im Winterhalbjahr und zum Zeitpunkt der Schneeschmelze (März 2005 und April 2006), und die höchsten DOC-Konzentrationen im Sommer 2006 (Abbildung 12). Im Winter 2005/06 konnte zu drei Probennahmezeitpunkten wegen geschlossener Schneedecke und Temperaturen unter $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ kein Bodenwasser gesammelt werden. Ebenso konnte zeitweise im Sommer und Herbst 2006 aufgrund geringer Niederschläge und hoher Evapotranspirationsraten kein Bodenwasser gesammelt werden.

Während die DOC-Konzentrationen der Kontrolle nur eine geringe Variabilität zwischen den 5 Totholzstämmen (siehe Abbildung 12 und Tabelle 4) aufwiesen (Bu 13: max. $17,7 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 16: max. $23,0 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 5: max. $25,9 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 6: max. $11,6 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 7: max. $14,7 \text{ mg C l}^{-1}$), waren die DOC-Konzentrationen der Traufkante sehr variabel. Die höchsten DOC-Konzentrationen unter der Traufkante fanden sich bei Bu 5 (max. $357,5 \text{ mg C l}^{-1}$), doch auch Bu 16 und Bu 6 zeigten vergleichsweise hohe Konzentrationen (Bu 16: max. $114,8 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 6: max. $67,2 \text{ mg C l}^{-1}$), wohingegen Bu 13 und Bu 7 auf dem Niveau der Kontrolle lagen (Bu 13: max $14,9 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 7: max $12,0 \text{ mg C l}^{-1}$). Wie bei der Kontrolle ließ sich eine saisonale Variabilität nur schwer feststellen. Aber auch hier war eine Tendenz zu niedrigeren DOC-Konzentrationen im Winterhalbjahr zu finden.

Die größten Unterschiede zwischen den Stämmen waren unter Totholz zu finden (Abbildung 12 und Tabelle 4). Bu 13, 6 und 7 wiesen DOC-Konzentrationen auf, die nur wenig über den Konzentrationen der Kontrolle lagen (Bu 13: max. $53,8 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 6: max. $18,8 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 7: max. $18,1 \text{ mg C l}^{-1}$). Bu 16 und 5 hingegen zeigten deutlich höhere DOC-Konzentrationen (Bu 16: max. $2326,2 \text{ mg C l}^{-1}$; Bu 5: max. $1083,8 \text{ mg C l}^{-1}$). Der höchste Einzelwert (10 cm Tiefe) wurde am 19.10.2005 mit einer DOC-Konzentration von 4317 mg C l^{-1} unter Bu 16 gemessen.

Die DOC-Konzentrationen im Bodenwasser unter Totholz unterlagen im Laufe der Zeit sehr starken Schwankungen. Diese Schwankungen können durch Änderungen in der DOC-

Produktion oder durch eine Änderung der Bodenwassermenge (Verdunsten) bei gleicher DOC-Produktion (Konzentrationseffekt) verursacht werden. Ein negativer Zusammenhang zwischen Bodenwassermenge und DOC-Konzentration war unter Bu 6 ($R^2 = 0,32$, $P = 0,002$) und Bu 7 ($R^2 = 0,18$, $P = 0,007$) zu finden. Dieser deutet auf einen möglichen Konzentrationseffekt hin, der zu einem Anstieg der DOC-Konzentration im Bodenwasser führte. Um den Konzentrationseffekt zu bestätigen und zu quantifizieren, wäre ein konservativer Tracer im Bodenwasser nötig gewesen. Die möglichen Tracer (Na, Cl) erlaubten keine eindeutigen Aussagen über einen möglichen Konzentrationseffekt (Daten nicht gezeigt). Bu 16 wies einen schwach positiven Zusammenhang ($R^2 = 0,13$, $P = 0,026$) zwischen der gesammelten Bodenwassermenge und der DOC-Konzentration auf, der auf eine Stimulation der DOC-Produktion bei einem höheren Wasserangebot hindeuten könnte. Bei Bu 13 und Bu 5 fand sich kein signifikanter Zusammenhang (Bu 13 $P = 0,409$; Bu 5 $P = 0,563$) zwischen der Bodenwassermenge und der DOC-Konzentration. Vieles deutet daher auf eine Änderung der DOC-Produktion hin, die zu den starken Schwankungen der DOC-Konzentration unter Totholz führten. Ein zeitweiliger Konzentrationseffekt, der einen Einfluss auf die DOC-Konzentration hatte, kann nicht völlig ausgeschlossen werden.

Tabelle 4 zeigt die Mittelwerte und Standardabweichungen der DOC-Konzentrationen über den gesamten Messzeitraum für die einzelnen Plots. Auffällig sind die hohen DOC-Konzentrationen unter Bu 16 und 5, die ebenfalls sehr hohe Standardabweichungen aufweisen. Auch bei der Kontrolle zeigten sich signifikante Unterschiede zwischen den Plots, die wahrscheinlich auf eine kleinräumige Variabilität z.B. des Streueintrags oder des Bestandesniederschlags zurückgeführt werden können.

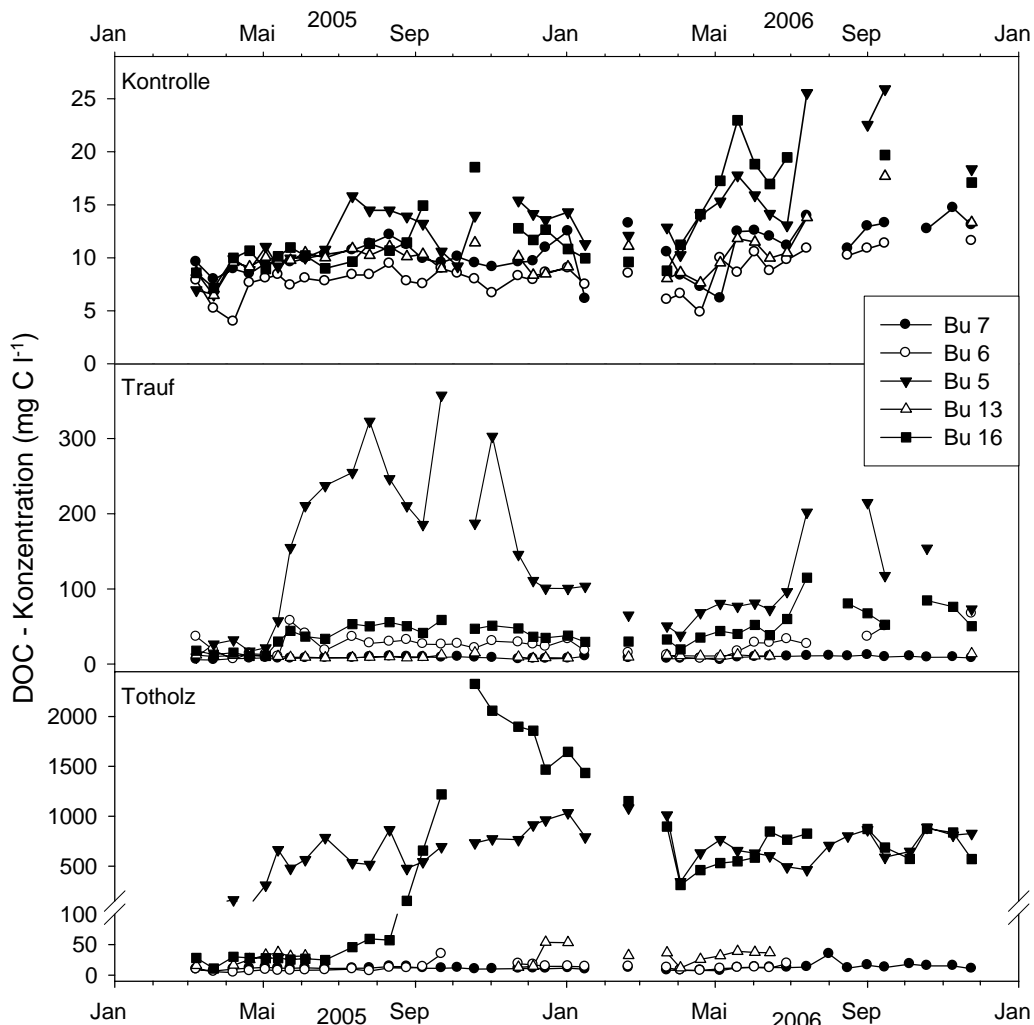


Abbildung 12: Verlauf der DOC-Konzentration im Mineralboden in 10 cm Tiefe im Zeitraum März 2005 bis Dezember 2006. Die y-Achsen bilden unterschiedliche DOC-Konzentrationsbereiche ab (Kontrolle 0-30 mg C l⁻¹, Traufkante 0-400 mg C l⁻¹, Totholz 0-2500 mg C l⁻¹)!

Tabelle 4: Mittelwert und Standardabweichung der DOC-Konzentration (mg C l⁻¹) im Zeitraum März 2005 bis November 2006. Buchstaben zeigen das Ergebnis einer ANOVA (Post-hoc Test: Tamhane-ungleiche Varianz). Kleinbuchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Stämmen, Großbuchstaben Unterschiede zwischen den Behandlungen an.

Stamm	Bu 7	Bu 6	Bu 5	Bu 13	Bu 16	Alle
Kontrolle	10,6 ± 2,0 ab A	8,3 ± 1,7 a A	13,6 ± 4,5 c A	10,2 ± 2,0 b A	12,8 ± 4,0 ac A	11,1 ± 2,1 A
Traufkante	8,6 ± 1,6 a B	26,0 ± 13,7 b B	133,0 ± 92,3 c B	10,3 ± 1,7 d A	44,3 ± 21,5 e B	44,5 ± 51,6 B
Totholz	12,0 ± 4,3 a A	11,7 ± 5,8 b C	643,5 ± 250,5 c C	30,2 ± 12,2 d B	696,0 ± 655,0 c C	278,7 ± 357,6 C

3.2.2 Vergleich der Menge des gesammelten Bodenwassers mit den Ergebnissen des Bodenwassermodells SIMPEL

Ein Vergleich zwischen den an der Kontrolle gesammelten Bodenwassermengen und dem Modell zeigte, dass es eine weitgehende Übereinstimmung gab (Abbildung 13). Die gesammelten Bodenwassermengen waren im Vergleich zum Modell im Zeitraum März bis Juli 2005 sowie April bis Mai 2006 höher und niedriger zu einzelnen Zeitpunkten im Dezember 2005, Juni 2006 sowie im Zeitraum September bis Dezember 2006. Eine mögliche Ursache dieser Differenzen lag, neben den bereits erwähnten Problemen mit Saugplattenlysometern, in der hohen kleinräumigen Variabilität des Bodenwasserabflusses sowie in der Tatsache, dass in dem verwendeten Bodenwassermodell der Oberflächenabfluss, wie etwa bei Starkregenereignissen oder Schneeschmelze, nicht enthalten ist. Das Nachlassen der angelegten Saugspannung in den Vorratsflaschen während des 14-tägigen Messzeitraums kann zu einer Verminderung der gesammelten Bodenwassermenge führen, da der vorhandene Unterdruck nicht mehr in der Lage ist das gesamte frei perkolierende Bodenwasser aufzufangen. Dieser Fall traf möglicherweise auf jene Messwerte zu, die in Abbildung 14 mehr als 30 mm Bodenwasserabfluss im SIMPEL Modell zeigten. Eine weitere Ursache könnten kleinräumige Unterschiede im Bestandesniederschlag zwischen den einzelnen Plots sein. Ein Vergleich des Freilandniederschlags mit dem Bestandesniederschlag an allen fünf Plots und am Eddy-Kovarianz-Messturm zeigte jedoch keine Unterschiede zwischen den Plots Abbildung 15.

Über den gesamten Messzeitraum betrachtet stimmten die Summen des modellierten Bodenwasserabflusses und der mittleren gesammelten Bodenwassermengen aller fünf Plots mit 653,2 mm respektive 695,2 mm sehr gut überein. Man kann daher davon ausgehen, dass die mittels Saugplattenlysimeter gesammelten Bodenwassermengen nicht systematisch die realen Bodenwassermengen über- oder unterschätzen, und somit die Bodenwassermengen der Saugplattenlysimeter für eine Berechnung der Stoffflüsse herangezogen werden können.

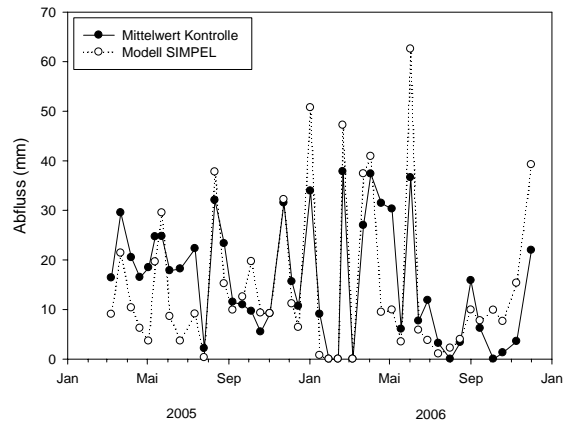


Abbildung 13: Vergleich des Jahresgangs der gesammelten Bodenwassermengen der Kontrolle (Mittelwerte alle 5 Plots) mit den modellierten Bodenwasserabflüssen (SIMPEL) über den gesamten Messzeitraum

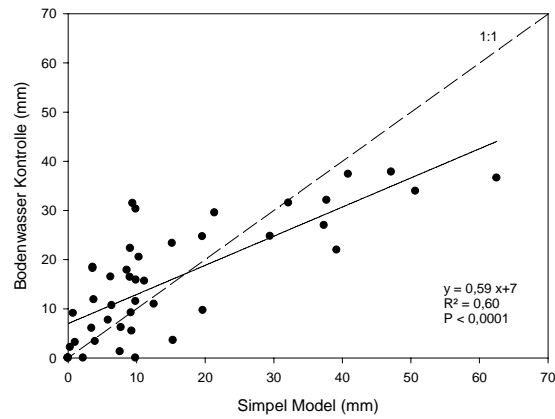


Abbildung 14: Vergleich der gesammelten Bodenwassermengen der Kontrolle (Mittelwert aller 5 Plots) mit dem modellierten Bodenwasserabfluss des SIMPEL Modells (n=44).

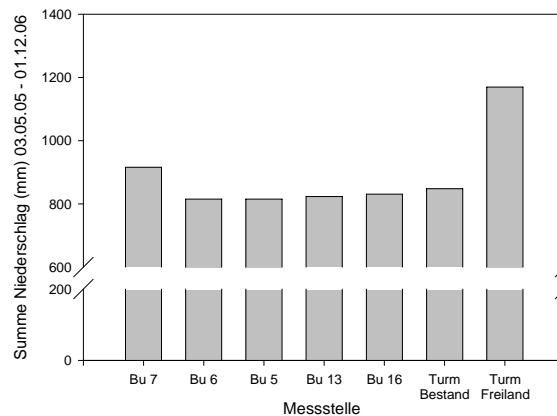


Abbildung 15: Vergleich des kumulativen Bestandesniederschlags (03.05.2005 bis 01.12.2006) zwischen den 5 Plots und im Vergleich zu Bestandes- und Freilandniederschlag am Eddy-Kovarianz-Messturm. (pers. Mitteilung W. Kutsch 2007)

3.2.3 Flüsse des gelösten organischen Kohlenstoffs (DOC)

Der DOC-Fluss ergab sich aus dem Produkt der DOC-Konzentration und der gesammelten Bodenwassermenge. In Abbildung 16 ist die Summe der DOC-Flüsse über den gesamten Messzeitraum dargestellt. Die Kontrollen der einzelnen Plots zeigen im Jahresgang einen weitestgehend synchronen Verlauf mit nur geringen, nicht signifikanten Abweichungen zwischen den jährlichen DOC-Flüssen (Tabelle 5). Im Sommer 2005 und 2006 sowie im Winter 2005/2006 wurde keine Flüsse gemessen (in der Summenkurve als kurze Plateauphasen erkennbar). Dies kann auf sommerliche Trockenheit bzw. Temperaturen unter 0 °C zurückgeführt werden, die einen Bodenwasserfluss verhindern, und bei allen drei Behandlungen auftraten. Im Mittel lag der DOC-Fluss der Kontrolle bei $4,2 \pm 0,8 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Am Trauf war bei Bu 5, Bu 6 und Bu 16 der Einfluss des Totholzes deutlich zu erkennen (Abbildung 16) und drückte sich in einem signifikant höheren jährlichen DOC-Fluss aus (Tabelle 5). Die Traufkante an Bu 7 und Bu 13 unterschied sich hinsichtlich des DOC-Flusses nicht von der Kontrolle.

Unter Totholz fanden sich bei Bu 5 und Bu 16 signifikant höhere jährliche DOC-Flüsse im Vergleich zu den anderen Plots (Tabelle 5). Die DOC-Flüsse (Abbildung 16) unter Bu 16 waren bis September 2005 nicht signifikant verschieden von den Plots Bu 7, 6 und 13. Ab September 2005 nahmen die DOC-Flüsse sprunghaft zu, was bis zum Januar 2006 anhielt. Von hier ab unterschieden sich die DOC-Flüsse unter Totholz von Bu 5 und Bu 16 nicht mehr. Bei Bu 5 war ein signifikant höherer DOC-Fluss vom Anfang an zu beobachten. Die DOC-Flüsse unter Totholz bei Bu 7, 6 und 13 waren um ein Zehn- bis Hundertfaches geringer als die der anderen Plots. Sie unterschieden sich nur geringfügig, wenn auch signifikant (Bu 7 und Bu 6 siehe Tabelle 5) voneinander. Die geringen DOC-Flüsse unter dem Totholz dieser Plots waren auf geringe DOC-Konzentrationen und bei Bu 13 auch auf geringe Bodenwasserflüsse zurückzuführen.

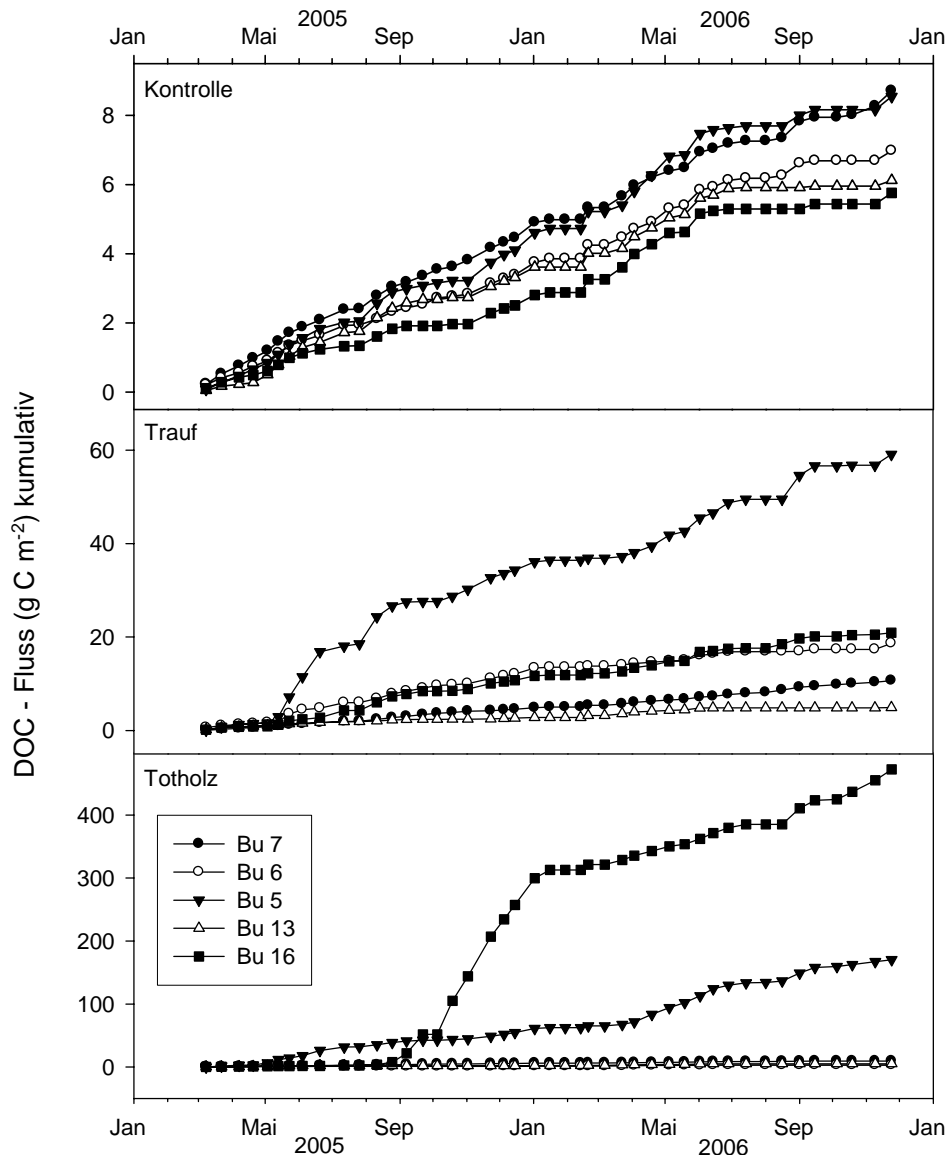


Abbildung 16: Kumulative DOC-Flüsse über den gesamten Messzeitraum hinweg. Die y-Achsen bilden unterschiedliche Skalenbereiche ab (Kontrolle 0-9,5 g C m⁻²; Trauf 0-70 g C m⁻²; Totholz 0-500 g C m⁻²)!

Tabelle 5: Vergleich der jährlichen DOC-Flüsse (g C m⁻² a⁻¹) von 44 Probenahmen aus dem Zeitraum März 2005 bis November 2006. Buchstaben zeigen das Ergebnis einer ANOVA (Post-hoc test Tamhane-ungleiche Varianz). Kleinbuchstaben geben Unterschiede zwischen den Stämmen, Großbuchstaben Unterschiede zwischen den Behandlungen an.

Stamm	Bu 7	Bu 6	Bu 5	Bu 13	Bu 16	Mittel±Stabw
Kontrolle	5,0 a A	4,0 a A	4,9 a A	3,5 a A	3,3 a A	4,2 ± 0,8 A
Trauf	6,1 a A	10,8 ab B	34,1 c B	2,8 d A	12,1 b B	13,2 ± 12,2 B
Totholz	5,5 a A	1,6 b C	98,3 c C	3,0 ab A	272,4 d C	76,2 ± 117,2 C

3.2.4 Kationen/Anionen Bilanz

Kationen und Anionen liegen in der Bodenlösung im stöchiometrischen Gleichgewicht vor und entsprechen der Summe positiver und negativer Ladungen, die ausgeglichen ist. Die Einheit der Ladungskonzentration in einer Lösung wird in $\mu\text{mol}_{\text{equ}} \text{l}^{-1}$ angegeben. Das Kationen/Anionen Verhältnis lag in allen drei Behandlungen deutlich über eins. Es stieg von der Kontrolle ($1,35 \pm 0,25$) über den Trauf ($1,94 \pm 1,1$) zum Totholz ($2,36 \pm 1,11$) hin an (zur Berechnung des Kationen/Anionen Verhältnis siehe Kapitel 2.3.4).

Wie in Abbildung 17 zu sehen, gab es im Falle der Kontrolle und des Traufs einen deutlichen Zusammenhang zwischen der Summe der Kationen und Anionen, was sich auch in einem hohen Regressionskoeffizienten ausdrückte. Unter Totholz war dieser Zusammenhang nur schwach. Bei näherer Betrachtung zeigte sich für das Bodenwasser unter Totholz ein deutlicher Zusammenhang zwischen der DOC-Konzentration und der Summe der Kationen (Abbildung 18). DOC als negativer Ladungsträger muss unter Totholz bei der Berechnung des Kationen/Anionen- Verhältnisses mit berücksichtigt werden (Gleichung 10). Dies wird dadurch erschwert, dass die Höhe des Ladungsäquivalents des DOC unbekannt ist. Mit Gleichung 11 konnte dieses Ladungsäquivalent errechnet werden.

Gleichung 10:
$$\text{Summe}_{\text{Anionen}} = \text{Cl}^- + \text{NO}_3^- + 2(\text{SO}_4^{2-}) + 3(\text{PO}_4^{3-}) + \text{HCO}_3^- + \text{DOC}^{(x-)}$$

Gleichung 11:

$$\text{Ladungsäquivalent}(\text{DOC}) = (\text{Summe}_{\text{Kationen}} - \text{Summe}_{\text{Anionen}}(\text{ohne DOC})) / \text{DOC}(\text{mg} / \text{l})$$

Das Ladungsäquivalent des DOC zeigte keinen signifikanten Unterschied zwischen den drei Behandlungen. Es betrug im Mittel $47,61 \pm 24,32 \text{ mg}_{\text{equ}} \text{l}^{-1}$.

Eine multiple Regression ergab für Trauf und Kontrolle, dass allein die Anionenkonzentration ausreichte, um die Varianz der Kationenkonzentration zu erklären. Ein Hinzufügen der DOC-Konzentration ergab bei Trauf und Kontrolle keine Verbesserung des Modells, während unter Totholz die Anionenkonzentration die Residuen der DOC-Konzentration erklären konnte. Die Gesamt-Kationenkonzentration ist im Bodenwasser unter Totholz 4,5 mal höher als die der Kontrolle (Abbildung 19). Der Hauptanteil mit ca. 80 % wurde an der Kontrolle und unter Trauf von Kalzium gestellt. Gegenüber der Kontrolle fand sich unter Totholz ein deutlich höherer Kaliumanteil (rund 5 % im Vergleich zu 25 %).

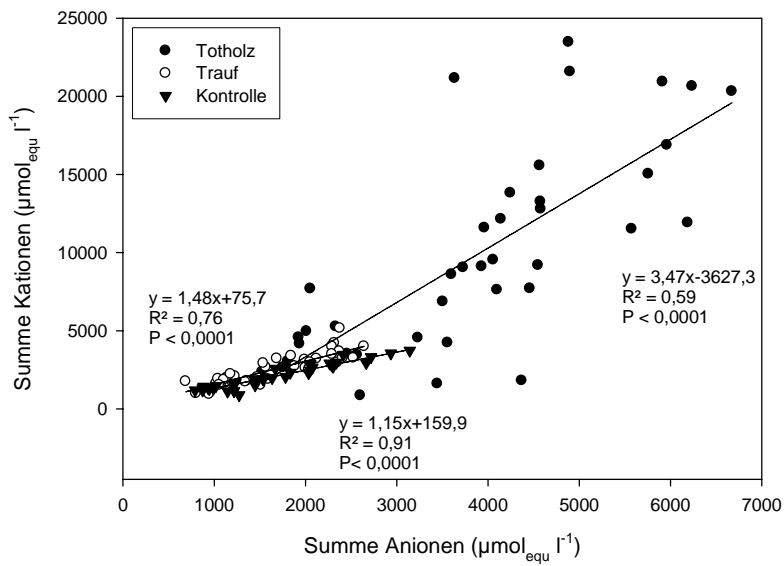


Abbildung 17: Summe der Kationenladung in Abhängigkeit von der Summe der Anionenladung. Die Daten wurden aus den Mittelwerten aller 5 betrachteten Totholzstämme ermittelt.

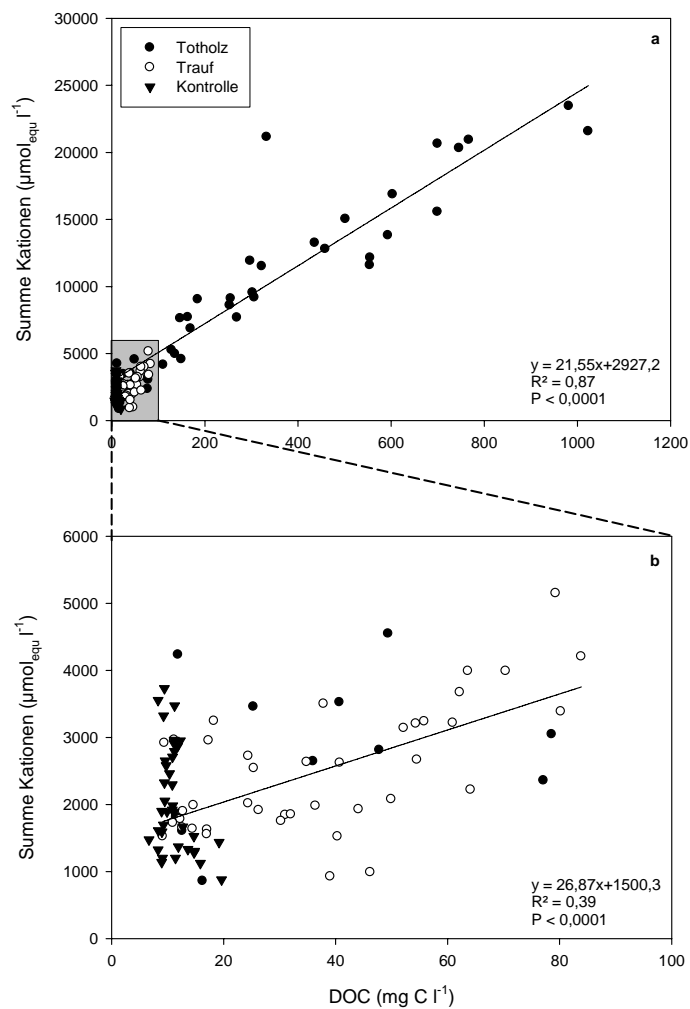


Abbildung 18: Summe der Kationen in Abhängigkeit von der DOC-Konzentration

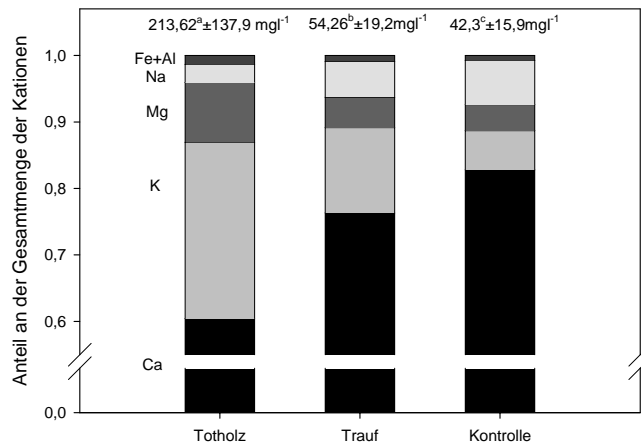


Abbildung 19: Relativer Anteil der gemessenen Elemente an der Gesamtmenge der Kationen. Dargestellt sind Mittelwerte aus dem gesamten Messzeitraum für alle 5 Totholzstämme (Mn und Protonen Anteil wurde nicht berücksichtigt, da nicht darstellbar). Über den Säulen ist die mittlere Gesamtkationenkonzentration im Bodenwasser angegeben. Kleinbuchstaben geben statistisch signifikante Unterschiede an (ANOVA).

Der Zusammenhang zwischen DOC- und Kationenkonzentration war besonders deutlich unter Bu 5 und Bu 16 zu erkennen. Bei Bu 16 verlief die Kationenkonzentration fast über den gesamten Zeitraum der Beobachtungsperiode parallel zur DOC-Konzentration (Abbildung 20). In den Monaten März bis August 2005 war die Kationenkonzentration hingegen mit der Nitrat-Konzentration assoziiert. Die Nitrat-Konzentration wird hier besonders betont, da sie den Hauptanteil des transportierten anorganischen Stickstoffs darstellt und ebenso den Hauptanteil der Anionen (ca. 65 %) ausmacht. Mit der Abnahme der Nitrat-Konzentration im August 2006 kam es gleichzeitig zu einer starken Zunahme der DOC-Konzentration im Bodenwasser. Die Nitrat-Konzentration blieb nahezu über den gesamten restlichen Beobachtungszeitraum unter der Nachweisgrenze.

Der pH-Wert des Bodenwassers zeigte nur geringe Unterschiede zwischen den Behandlungen und den einzelnen Totholzstämmen. Im Mittel aller Messungen lag der pH-Wert bei $7,3 \pm 0,5$. Die höchsten pH-Werte wurden im Bodenwasser unter den Totholzstämmen Bu 5 und Bu 16 gemessen ($\sim 8,8$). Die niedrigsten pH-Werte an der Traufkante von Bu 16 ($\sim 6,1$). Im Allgemeinen war der pH-Wert im Bodenwasser eher vom Plot (Totholzstamm) als von der Behandlung (Totholz, Trauf, Kontrolle) abhängig. Die relativ hohe Konzentration basischer Kationen (Na, K, Ca, Mg) im Vergleich zu den schwachen organischen Säuren führte zu den pH-Werten im neutralen Bereich.

Die Kationenkonzentration unter Bu 6 stand in keinem Zusammenhang zu den geringen DOC-Konzentrationen (Mittelwert 11 mg C l^{-1}). Vielmehr bestand hier ein sehr enger Zusammenhang mit der Nitrat-Konzentration (Abbildung 21). Das Nitrat trat als Ladungsäquivalent für den Transport der Kationen auf und entsprach damit in seiner Funktion dem DOC bei Bu 16. Die Unterschiede im DOC- und Nitrataustrag bei den Totholzstämmen Bu 16 und Bu 6 lassen sich wahrscheinlich durch unterschiedliche Prozesse im Abbau der im Totholz vorhandenen Kohlenstoff- und Stickstoffverbindungen erklären. So wird DOC wahrscheinlich bei hoher Pilzaktivität im Totholz gebildet und zum Teil von anderen Organismen (z.B. Bakterien) unter Stickstoffverbrauch im Totholz abgebaut. Hohe Nitrat-Konzentrationen im Bodenwasser unter Totholz könnten beim Abbau stickstoffhaltiger organischer Substanz (z.B. Pilzmyzel) und anschließender Nitrifikation durch Nitrit und Nitratbakterien auftreten. Da eine direkte Aufnahme des Nitrats über die Pflanzenwurzeln im Totholz wahrscheinlich eine untergeordnete Bedeutung hat, sind vor allem denitrifizierende Bakterien am Abbau des Nitrats im Totholz beteiligt. Über den Verbleib des Nitrat-Stickstoffs im Boden sind keine Aussagen möglich. Aufnahme durch Pflanzen über die Wurzeln, Denitrifizierung und Export ins Grundwasser sind Prozesse, die zu einer Verringerung der Nitrat-Konzentration im Bodenwasser führen.

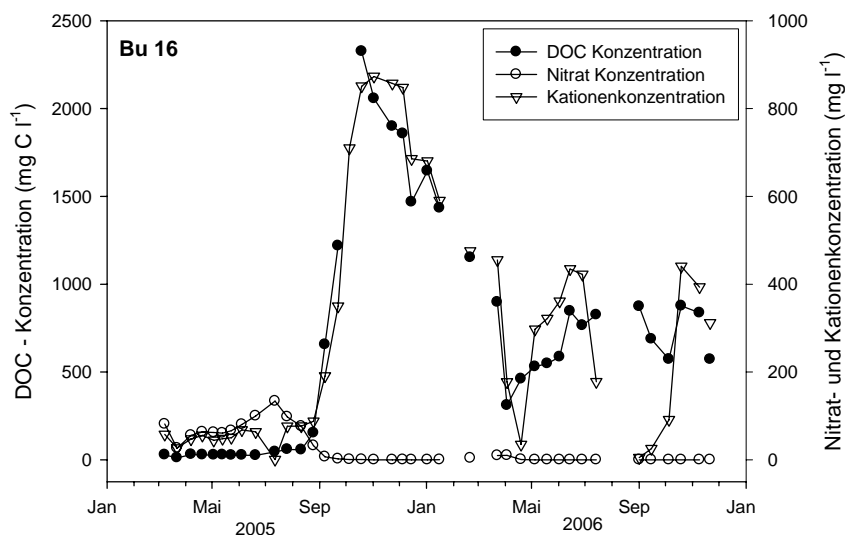


Abbildung 20: DOC-, Nitrat- und Kationenkonzentration unter Totholzstamm Bu 16

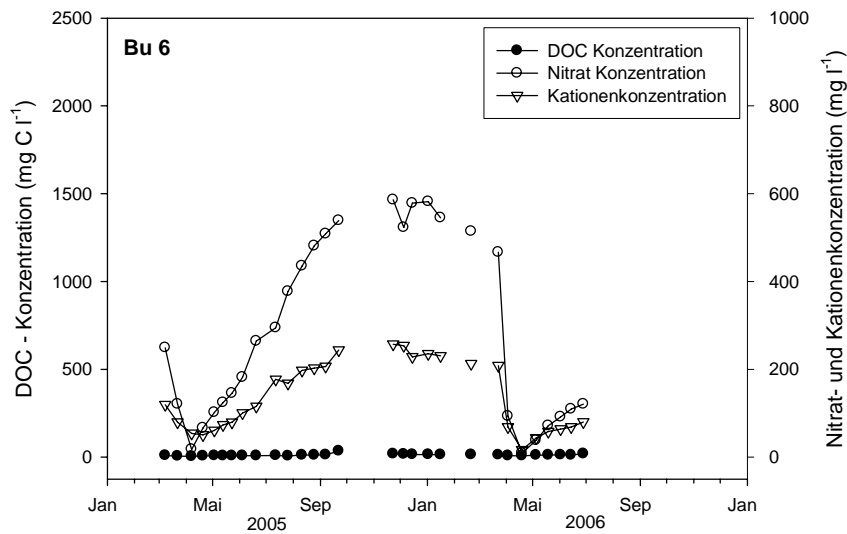


Abbildung 21: DOC-, Nitrat- und Kationenkonzentration unter Totholzstamm Bu 6

3.2.5 Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) im gelösten organischen Kohlenstoff (DOC)

Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC wurden zu unterschiedlichen Messzeitpunkten bestimmt. Pro Totholzstamm und Behandlung wurden zwischen drei und sechs Messungen durchgeführt. Dies hing hauptsächlich damit zusammen, dass nicht immer genügend Lyophilisat zur Messung zur Verfügung stand. Im Folgenden werden die Mittelwerte dieser Messungen mit deren Standardabweichungen verwendet. Die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC der Kontrolle unterschieden sich nicht signifikant voneinander (Tabelle 6). Am Trauf fanden sich signifikante Unterschiede zur Kontrolle bei Bu 5, Bu 13 und Bu 16. Unter Totholz waren die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC bei Bu 5, Bu 13 und Bu 16 signifikant höher als die der Kontrolle. Bei Betrachtung der Mittelwerte der Behandlungen aller Totholzstämme fanden sich signifikant höhere $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC am Trauf und unter Totholz im Vergleich zur Kontrolle. Der Unterschied zwischen Totholz und Kontrolle lag bei 1,8 ‰, und zwischen Trauf und Kontrolle bei 1,4 ‰.

Nach dem Ausbau der Saugplattenlysimeter konnte der darüber liegende Boden auf die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC untersucht werden. Diese sind in Abbildung 22 in Abhängigkeit vom $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC an dieser Stelle dargestellt. Es zeigte sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen den $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des DOC und des SOC. Die Kontrolle lag oberhalb der 1:1 Geraden, was darauf hinweist, dass SOC ($-27,0 \pm 0,4$ ‰) gegenüber DOC stärker mit ^{13}C angereichert war.

Tabelle 6: Mittelwert und Standardabweichung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC (‰). Buchstaben zeigen das Ergebnis einer ANOVA (Post hoc test Tamhane-ungleiche Varianz). Kleinbuchstaben zeigen Unterschiede zwischen den Stämmen, Großbuchstaben Unterschiede zwischen den Behandlungen.

Stamm	Bu 7		Bu 6		Bu 5		Bu 13		Bu 16		Alle
Kontrolle	$-27,4 \pm 0,4$		$-27,9 \pm 1,0$		$-28,1 \pm 0,4$		$-27,8 \pm 0,4$		$-27,6 \pm 0,3$		$-27,8 \pm 0,3$
	a	A	a	A	a	A	a	A	a	A	A
Trauf	$-27,3 \pm 0,5$		$-26,1 \pm 0,7$		$-25,1 \pm 0,8$		$-27,0 \pm 0,4$		$-26,5 \pm 0,5$		$-26,4 \pm 0,9$
	a	A	ab	A	b	B	a	B	a	B	B
Totholz	$-26,5 \pm 0,2$		$-26,9 \pm 0,4$		$-24,6 \pm 0,6$		$-27,0 \pm 0,4$		$-25,1 \pm 0,7$		$-26,0 \pm 1,1$
	a	A	ab	A	c	B	b	B	c	C	B

Unter Totholz fanden sich die Plots Bu 7, Bu 6 und Bu 13 praktisch auf der 1:1 Geraden, wiesen demnach keinen Unterschied zwischen dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC und des SOC auf. Die Plots Bu 5 und Bu 16 lagen deutlich unter der 1:1 Geraden und wiesen damit, im Gegensatz zur Kontrolle, höhere $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC gegenüber dem SOC auf. Unter Totholz war der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC ($-26,5 \pm 0,5$ ‰) im Mittel um 0,5 ‰ leichter als der des DOC. Am Trauf war der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC ($-26,6 \pm 0,3$ ‰) im Mittel um 0,2 ‰ leichter als der des DOC. Die Steigung der Regressionsgeraden über alle Behandlungen hinweg war signifikant verschieden von Null, so dass eine signifikante Zunahme des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC unter Totholz durch den Eintrag von DOC aus dem Totholz angenommen werden kann.

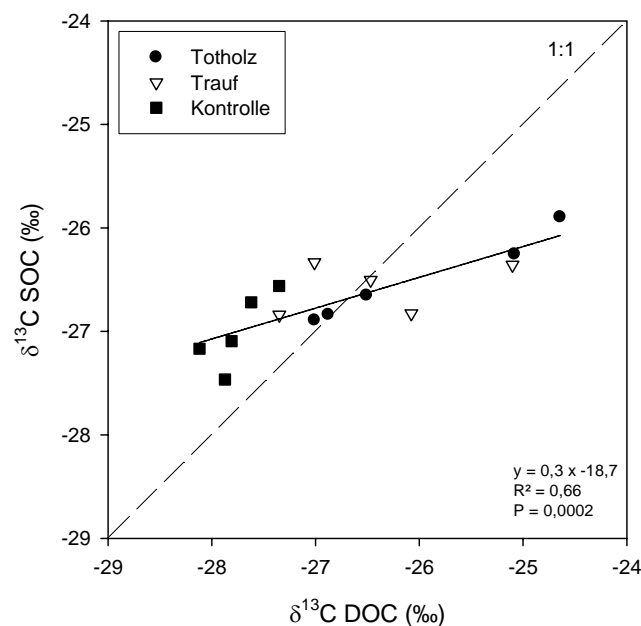


Abbildung 22: $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Bodenkohlenstoffs (SOC) in Abhängigkeit vom $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des gelösten organischen Kohlenstoffs im Boden (DOC) am Beispiel von fünf Totholzstämmen unter Totholz, am Trauf und der Kontrolle.

3.2.6 Diskussion Bodenwasser

Die Ergebnisse zeigten, dass unter Totholz im fortgeschrittenen Zersetzungsstadium höhere **DOC-Konzentrationen** als unter der Streu (Kontrolle) auftreten können. Eine Studie aus dem Jahr 2004 (Fink et al. 2004), die im selben Bestand durchgeführt wurde (10 cm Bodentiefe), ergab ähnliche DOC-Konzentrationen ($\sim 10 \text{ mg C l}^{-1}$) und DOC-Flüsse ($\sim 4 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) für die Kontrolle wie die vorliegende Studie. Der Bodenwasserfluss wurde bei Fink (2004) aus den Messungen von FDR Bodenwassersonden ermittelt. Ein langfristiges Monitoring (2003-2007), dessen Daten (DOC-Konzentration) von Fink (2004) verwendet wurden, ergab ebenfalls DOC-Flüsse von $\sim 4 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (pers. Mitteilung C. Tefs und A. Telz 2007). Die DOC-Flüsse dieses Monitorings wurden ebenso wie in der vorliegenden Studie aus der DOC-Konzentration und der gesammelten Bodenwassermenge ermittelt. Es zeigt sich, dass der jährliche DOC-Fluss der Kontrolle im beobachteten Bestand auch über unterschiedliche Beobachtungszeiträume hinweg weitgehend konstant ist.

Eine Zusammenstellung zu DOC-Konzentrationen in temperaten Laubwäldern findet sich bei Michalzik et al. (2001). DOC-Konzentrationen in durch Buche dominierten Beständen liegen zwischen $12,2 \text{ mg C l}^{-1}$ (Bergkvist und Folkeson 1992), $16,2 \text{ mg C l}^{-1}$ (Park und Matzner 2003) und $30\text{-}50 \text{ mg C l}^{-1}$ (Borken et al. 2004) und damit etwas höher als im beobachteten Bestand. Allerdings werden diese Bestände vorwiegend durch saure Böden und dementsprechend mächtigere (bis 9 cm (Borken et al. 2004)) organische Auflagen des Typs Mull-Moder dominiert, während im NP Hainich die organische Auflage vom Typ Mull nur eine geringe Mächtigkeit von 0-2 cm aufweist. Die gemessenen DOC-Konzentrationen der Kontrolle wiesen nur einen geringen saisonalen Verlauf auf. Kaiser et al. (2002) fand dagegen erhöhte DOC-Konzentrationen unter der Streuschicht im Sommer. Diese waren an Niederschlagsereignisse gebunden, die auf kurze Trockenperioden folgten. Ähnliches konnte in der vorliegenden Studie nur im Sommer 2006 beobachtet werden.

DOC-Konzentrationen und -Flüsse im A-Horizont unter Totholz sind gegenüber der Streuauflage ein Sonderfall, da es zum Streuausschluss unter Totholz und zum Austrag von DOC aus dem Totholz kommt. Park und Matzner (2003) fanden keinen Unterschied im DOC-Fluss zwischen einer Fläche mit Streuausschluss und der Kontrolle. Dies wurde darauf zurückgeführt, dass DOC sowohl von frischer Streu als auch von älteren organischen Auflagen und dem SOC im Mineralboden stammt. Unter Bu 7 und Bu 13 kam es zum Streuausschluss, ohne dass DOC aus dem Totholz in den Boden ausgewaschen wurde. Die nahezu vollständige

Rindenbedeckung von Bu 7 und Bu 13, der geringe Zersetzungsgrad und die Todesursache Spröbruch könnten sowohl die Bildung als auch den Austrag von DOC aus dem Totholz in den Boden verhindert haben. Neben dem Streuausschluss durch die Bedeckung des Bodens mit Totholz kommt es teilweise zu einem Eintrag von organischer Substanz (z.B. Streu) durch Bodenwühler unter Totholz. Dieser Eintrag war in der Regel räumlich eng begrenzt.

Bisherige Untersuchungen zeigten erhöhte DOC-Konzentrationen und -Flüsse bei Zunahme der organischen Auflage (Streu, Totholz, Kompost) (Borken et al. 2004; Hafner et al. 2005; Kayahara et al. 1996; Park und Matzner 2003; Spears und Lajtha 2004). Hafner et al. (2005) fanden in Lysimetern direkt unter Totholz (Laubholz) mittlere DOC-Konzentrationen von 180 mg C l^{-1} mit einem Maximum 924 mg C l^{-1} unter Totholz im mittleren Zersetzungsgrad. DOC-Flüsse unter Totholz waren etwa 4,5-mal höher als die der Kontrolle. In der vorliegenden Arbeit fand sich ein etwa 18-mal höherer DOC-Fluss unter Totholz. Spears und Lajtha (2004) fanden unter Totholz (*Pseudotsuga menziesii*) etwas niedrigere DOC-Konzentrationen von im Mittel 108 mg C l^{-1} und Maximalwerte bis zu 250 mg C l^{-1} . Der in der vorliegenden Arbeit gemessene Maximalwert von 4317 mg C l^{-1} unter Bu 16 ist die höchste bekannte DOC-Konzentration unter Totholz. Unterschiede zwischen diesen Arbeiten ergeben sich vor allem aus der verwendeten Baumart, dem Abbaugeschehen (Braunfäule, Weißfäule) und den klimatischen Bedingungen. So scheinen unter Totholz von Laubbäumen höhere DOC-Konzentrationen aufzutreten als unter Nadelbäumen. Dies könnte durch den vorwiegenden Abbau von Laubholz durch Weißfäulepilze, die Lignin abbauen können (Rayner und Boddy 1988), bedingt sein. Die Abbauprodukte des Lignins könnten in Form von DOC aus dem Totholz ausgewaschen werden.

An den 5 untersuchten Totholzstämmen fand sich eine sehr hohe **Variabilität der DOC-Konzentrationen** (Tabelle 4). Diese ist wahrscheinlich auf den Zersetzungszustand des Totholzes und die Todesursache zurückzuführen. Die Totholzstämmen Bu 7, Bu 13 und Bu 6 wiesen nur geringe DOC-Konzentrationen auf. Diese drei Totholzstämmen fielen durch Spröbruch an. Spröbruch, verursacht durch *Fomes fomentarius*, geht meist mit einer nahezu vollständigen Rindenbedeckung und der raschen Mineralisierung des Totholzes einher. Die Rindenbedeckung führt zu einem oberflächlichen Abfluss des Bestandesniederschlags und verhindert so ein Eindringen in das Totholz. Die äußere Struktur des Totholzstammes wird, abgesehen vom Auftreten der Pilzfruchtkörper, weitestgehend beibehalten. Im weiteren Verlauf des Abbaus kollabiert der Totholzstamm und nimmt eine von Rissen durchzogene ovale

Form an. Bu 6 die sich in diesem fortgeschrittenen Stadium befand, wies ebenfalls geringe DOC-Konzentrationen auf. Die geringe Auswaschung von DOC aus diesen Totholzstämmen ist auf das Zusammenspiel aus rasch fortschreitender Simultanfäule, die zur fast vollständigen Mineralisierung des Totholzes und dem Erhalt der äußeren Struktur des Totholzstammes führt, zurückzuführen.

Inwiefern der Abbau des Totholzes durch Weiß-, Braun- oder Simultanfäule eine Rolle bei der DOC-Produktion spielt, konnte in der vorliegenden Arbeit nicht geklärt werden. Denkbar wäre, dass bei einem Totholzabbau durch Braunfäulepilze das zurückbleibende Lignin als eine Vorstufe für DOC zur Verfügung steht. Bei einem Abbau durch Weiß- und Simultanfäulepilze, wie es vor allem bei Buchen der Fall ist, würde Zellulose relativ zum Lignin angereichert werden und der Abbau der Zellulose sowie die Abbauprodukte des Lignins zur DOC-Produktion führen. Aus UV-VIS spektroskopischen Untersuchungen des DOC, die im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt wurden (Ergebnisse nicht gezeigt), konnten keine Aussagen über die Herkunft des DOC getroffen werden. Die UV-VIS Messungen hätten es ermöglichen sollen, anhand der Aromatizität des DOC Unterschiede zwischen den DOC-Vorstufen (Lignin, Zellulose) zu finden.

Windwurf als Todesursache, geringe Rindenbedeckung, vorhandene Längsrisse und eine andere Zersetzergemeinschaft bedingten vermutlich bei Bu 5 und Bu 16 die hohen DOC-Konzentrationen unter Totholz. Vor allem der Totholzabbau durch eine andere Zersetzergemeinschaft scheint die DOC-Produktion und damit Auswaschung zu fördern. Auffallend war bei Bu 5 und Bu 16 das Fehlen von Fruchtkörpern des Zunderschwamms (*F. fomentarius*). Die vorhandenen Fruchtkörper von *Ganoderma lipsiense* und *Ischnoderma resinosum* an Bu 5 lassen nur bedingt Rückschlüsse auf deren Aktivität und Beteiligung an der DOC-Produktion zu. Nähere Untersuchungen zur Produktion von DOC durch Holzabbauende Pilze liegen nicht vor, so dass aus diesen Beobachtungen nur bedingt Rückschlüsse gezogen werden können. Auch die Zeit seit Fall, (Bu 7: 8 a; Bu 6: 12 a; Bu 5: 12 a; Bu 13: 13 a; Bu 16: 16 a) zeigte keinen eindeutigen Zusammenhang mit der DOC-Auswaschung aus dem Totholz. Die starken Schwankungen der DOC-Konzentration unter den Totholzstämmen Bu 5 und Bu 16 sind durch Unterschiede in der DOC-Produktion im Totholz begründet.

Totholz kommt je nach Bewirtschaftungsform oder Entwicklungsphase des Bestandes in mehr oder minder großen Mengen nur auf kleinen Flächen vor. Um den **DOC-Fluss** auf den Gesamtbestand (NP Hainich) hochzurechnen, wurde ein mittleres Totholzvolumen (liegend) von $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Beneke 2002) angenommen. Es wurde angenommen, dass sich der DOC-Fluss aus liegendem Totholz nicht zwischen den einzelnen Laubbaumarten unterscheidet. Bei einem mittleren Durchmesser von $0,36 \text{ m}$ (pers. Mitteilung Mund 2007) deckt das liegende Totholz eine Fläche von etwa $142 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ab. Für den DOC-Fluss aus dem Totholz wurde angenommen, dass ein Drittel der Fläche dem DOC-Fluss unter Totholz und zwei Drittel der Fläche dem DOC-Fluss der Traufkante entsprechen. Damit ergäbe sich ein DOC-Fluss von $4,8 \text{ kg C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ aus dem Totholz und $41,4 \text{ kg C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ für den mit Streu bedeckten Teil des Waldbodens (Kontrolle). Bei einem Totholzvorrat von ca. $310 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ wäre der Beitrag des Totholzes und der mit Streu bedeckten Fläche zum DOC-Fluss (gesamt $75 \text{ kg C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) etwa gleich. Ein Vorrat an liegendem Totholz von rund $310 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ entspricht etwa den Vorräten, die für einige Buchenreservate in Europa z.B. Toy's Hill GB (nach Windwurf): $456 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Christensen et al. 2005) und Rajhenavski Rog Slovenia (Regenerationsphase): $353 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Debeljak 2006) bekannt sind. Um den Anteil des DOC-Flusses am gesamten Totholzabbau abzuschätzen, wurde ein Abbauperioden ($t_{0,95}$) von 54 Jahren (Kapitel 3.1.4) betrachtet. Der Anteil wurde für ein Totholzstammstück mit einem Durchmesser von $0,36 \text{ m}$ (mittlerer Durchmesser der untersuchten Totholzstämme) und einer Länge von $2,77 \text{ m}$ ermittelt. Dieses umfasst ein Volumen von $0,282 \text{ m}^3$ und bedeckt eine Fläche von 1 m^2 . Bei einer mittleren Trockenraumdichte von 560 kg m^{-3} (Mette und Korell 1989) und einer C-Konzentration des Holzes von etwa 45% (Kapitel 3.1.6) entspricht dies 71 kg C m^{-2} . Bei einem DOC-Fluss von etwa $33,9 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Totholz $1/3$ und Trauf $2/3$ siehe oben) aus dem Totholz in den Boden würde innerhalb von 54 Jahren eine Menge von $1,83 \text{ kg C m}^{-2}$ in den Boden gelangen. Dies entspräche etwa $2,6 \%$ des C aus einem durchschnittlichen Totholzstamm. Unter Totholz (*Acer- Quercus- Carya spec.*) fanden Mattson et al. (1987) in den ersten beiden Jahren nach einem Kahlschlag einen vergleichbaren Anteil der Auswaschung am Totholzabbau von etwa $1,5 \%$.

Obwohl die Gesamtmenge des eingetragenen DOC aus dem Totholz im Bestand nur gering ist, könnten Totholzstämme eine besondere Bedeutung als „hot spots“ mit hohen DOC-Einträgen haben. Im Zusammenhang mit dem Kohlenstoff- und Nährstoffkreislauf wurde dem Totholz bereits eine Rolle als „Kohlenstoffinsel“ („islands of carbon“) zugeschrieben (Spears und Lajtha 2004). Diese Idee ist angelehnt an das Konzept der „Fertilitätsinseln“ („islands of

fertility“) in Wüsten Ökosystemen (Schlesinger et al. 1996). Entsprechend der hohen DOC-Flüsse unter Totholz ist diese Vorstellung berechtigt. Neben liegendem Totholz können auch im Boden verbleibende Wurzelstöcke als „hot spots“ betrachtet werden (Bauhus 2008). Diese haben eine besondere Bedeutung für den Bodenwasserfluss (preferential flow) und für die mikrobielle Aktivität im Boden (Bundt et al. 2001).

Das unter dem Totholz gesammelte Bodenwasser entsprach in seiner Zusammensetzung aufgrund der kurzen Transportwege durch den Mineralboden wahrscheinlich weitestgehend der aus dem Totholz ausgewaschenen Lösung. Die DOC-Produktion durch den Abbau des Totholzes setzt die Anwesenheit von Organismen (Pilzen) voraus, die eine hohe Aktivität aufweisen. Holzabbauende Pilze sind an das nährstoffarme Substrat angepasst, da sie in der Lage sind, während des Wachstums Stickstoff entlang der Hyphen zum Ort des Verbrauchs zu transportieren. Auf diese Weise wird der Stickstoff innerhalb des Hyphengeflechts recycelt und damit vor dem Austrag geschützt (Rayner und Boddy 1988) (siehe Abbildung 23). Außerdem wird zusätzlich Stickstoff, der u.a. durch Deposition in den Bestand gelangt, von den Pilzen aufgenommen und im Totholz gespeichert (Lamontagne et al. 2000). Daneben kann auch auf dem Wege der N-Fixierung Stickstoff im Totholz angereichert werden (Brunner und Kimmins 2003, Jurgensen et al. 1989). Bei hoher Pilzaktivität kommt es so zu einer hohen DOC-Produktion und zu einer N-Immobilisierung (siehe auch Kapitel 3.1.6). In dieser Situation werden die Kationen gemeinsam mit dem DOC aus dem Totholz ausgetragen (Abbildung 23). DOC kann dabei sowohl als Ladungsäquivalent in Form organischer Säuren (Yavitt und Fahey 1985) für den Kationentransport zur Verfügung stehen, als auch durch Komplexbildung (Hafner et al. 2005, McCarthy und Zachara 1989) zum Transport von Kationen beitragen. Der geringe Nitrataustrag lässt vermuten, dass eine Mineralisierung des organisch gebundenen Stickstoffs durch Ammonifikation und anschließende Nitrifikation wahrscheinlich nur in geringem Maße stattfindet. Weiterhin gäbe es die Möglichkeit, dass mineralisierter Stickstoff von Pilzen direkt wieder immobilisiert und so die Auswaschung verhindert wird.

Bei vorhandener abgestorbener Pilzbiomasse im Totholz und damit geringer Pilzaktivität wie sie beispielsweise im späten Zersetzungsverlauf zu finden ist, findet wahrscheinlich nur in geringem Maße ein Stickstoffrecycling statt. Der Stickstoff aus abgestorbenen Pilzhyphen wird nitrifiziert. Der von außen in das Totholz gelangende mineralische Stickstoff bleibt in Lösung. Totholzstämme im fortgeschrittenen Zersetzungsgrad können so Stickstoffquellen

sein. Der positive Zusammenhang zwischen der Nitrat- und der Kationenkonzentration zeigt, dass Nitrat in diesem Falle als wichtigstes Ladungsäquivalent für die ausgetragenen Kationen zur Verfügung steht.

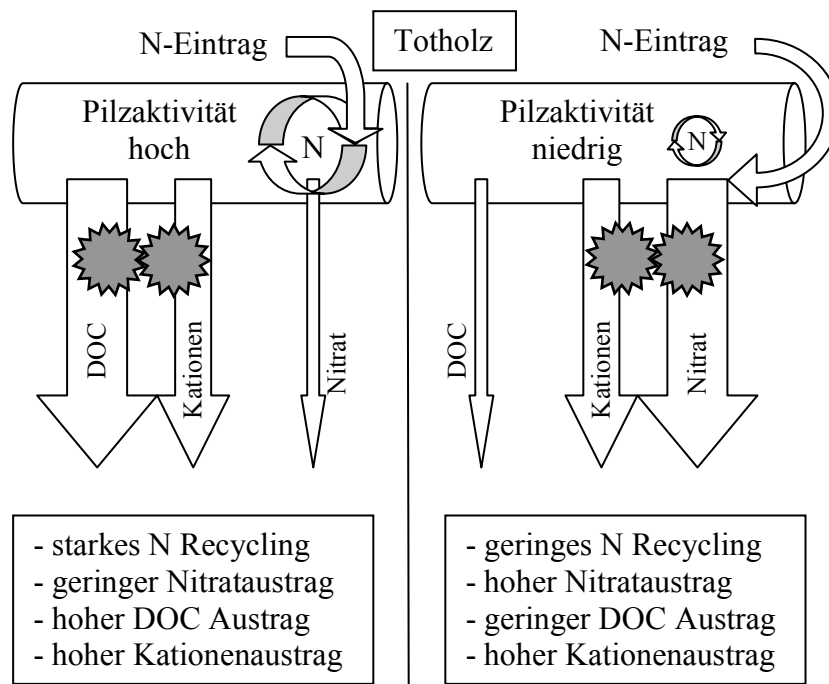


Abbildung 23: Schematische Darstellung des getrennten Austrags von DOC und Nitrat aus Totholz in den Boden. Der Kationenaustrag ist an den Nitrat- oder an DOC-Austrag assoziiert.

Der hohe DOC-Austrag bei Bu 16 und der hohe Nitrataustrag bei Bu 6 sind wahrscheinlich Ergebnisse von zeitlich und räumlich parallel verlaufenden Prozessen im Totholz. Starkes Pilzwachstum und hohe Pilzaktivität zu Beginn des Totholzabbaus führen zu einer raschen Mineralisation des Substrates Totholz und zu einer Produktion von DOC, während nach dem fast vollständigen Abbau des stickstoffarmen Substrates Totholz die abgestorbene stickstoffreiche Pilzbiomasse mineralisiert wird und es zum Nitrataustrag kommt (siehe Abbildung 23). Während des gesamten Abbauprozesses kommt es wahrscheinlich auch zum Austrag von gelöstem organischen Stickstoff (*DON-dissolved organic nitrogen*). Diese Größe wurde im Bodenwasser nicht bestimmt, weshalb keine Aussagen über den Stickstoffaustrag auf diesem Wege möglich sind. Der getrennte Austrag von DOC und Nitrat im Verlauf des Abbauprozesses könnte sich auf die C- bzw. N-Limitierung der mikrobiellen Biomasse im Boden auswirken. Die mikrobielle Biomasse wiederum hat einen bedeutenden Anteil an der Mineralisierung des SOC im Boden und damit an der Speicherung des SOC. Im Kapitel 3.3.5 wird diese Thematik näher betrachtet.

Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC wurde in einer Studie von Hagedorn et al. (2004) verwendet, um auf die Herkunft des DOC zu schließen. Es fand sich ein überwiegender Beitrag des SOC am Zustandekommen des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes und nur ein geringer Beitrag von frischem DOC. In der vorliegenden Studie war der DOC-Eintrag aus der Streu deutlich am geringeren $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC gegenüber dem SOC der Kontrolle zu sehen. Es existiert also ein Anteil des frischen DOC aus der Streu am DOC im Bodenwasser. Bei fehlendem Streueintrag und fehlendem Eintrag von DOC aus dem Totholz, wie es unter Bu 7, und Bu 13 anhand der DOC-Konzentrationen zu beobachten war, glich sich der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC dem gegebenen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC an. Das bedeutet, dass dieses DOC vor allem aus dem SOC unter dem Totholz stammt. Daneben spielen absterbende Wurzeln bei der Produktion von DOC eine Rolle. Da aber keine Unterschiede in der Feinwurzelbiomasse zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle gefunden wurden, kann dieser Punkt vernachlässigt werden. Der Streuausschluss währte bei den Totholzstämmen Bu 7 und Bu 13 zwischen 8 und 13 Jahren. Nach dieser Zeit konnte keine Veränderung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC im Vergleich zur Kontrolle festgestellt werden (Abbildung 22). Es ist wahrscheinlich, dass die Quelle des SOC vor allem die Wurzeln sind, und dass der Eintrag von C aus der Streu im betrachteten Bestand nur sehr gering ist. Diese Feststellung zeigt, dass mögliche Veränderungen des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC durch Streuausschluss weitestgehend ignoriert werden können. Dies spielt in Kapitel 3.3.3 eine Rolle und wird dort ausführlich diskutiert.

3.3 Veränderungen des Mineralbodens durch Totholz

Um den Einfluss des Totholzes auf den Boden zu untersuchen, wurden an 18 Totholzstämmen Bodenproben aus dem Mineralboden bis in eine Tiefe von 20 cm (0-5 cm, 5-10 cm, 10-20 cm) unter und neben dem Totholz genommen. An weiteren 5 Totholzstämmen (Bu 7, 6, 5, 13 und 16) wurden nur die obersten 5 cm beprobt. Diese fünf Totholzstämme waren mit Saugplattenlysimetern in 5-10 cm Bodentiefe zur Erfassung des DOC-Austrags aus dem Totholz in den Boden bestückt (Kapitel 2.3) Nach dem Ausbau der Saugplattenlysimeter zum Ende der Kampagne konnte der darüber liegende Boden analysiert werden. Die Totholzstämme wiesen eine mittlere Zeit seit Fall von $14,1 \pm 7,3$ Jahren und eine mittlere Zeit seit Tod von $19,1 \pm 7,2$ Jahren auf. Weitere Informationen zur Verteilung der Zersetzungsgrade und Holzdichten sind in Tabelle 2 zu finden. Zur verwendeten statistischen Analyse (gepaarter t-Test und multiple Regression) findet sich ein Abschnitt in Kapitel 2.6. In allen Abbildungen wird der Mittelwert mit der Standardabweichung angegeben.

3.3.1 Vergleich ausgewählter Parameter des Mineralbodens unter dem Totholz und der Kontrolle

Bodenkohlenstoff

In der vorliegenden Arbeit wurden drei verschiedene Fraktionen des Bodenkohlenstoffs betrachtet: 1. der gesamte organische Kohlenstoff des Bodens (SOC); 2. der mit einer 0,5 M Kaliumsulfatlösung extrahierbare organische Kohlenstoff (SEOC-*salt extractable organic carbon*) und 3. der in der mikrobiellen Biomasse gebundene Kohlenstoff (C_{Mik}). Die SOC-Konzentration lässt, im Zusammenhang mit der Trockenrohddichte des Bodens, Aussagen über die Veränderung der Bodenkohlenstoffvorräte zu. SEOC als ein Teil des SOC kann als ein Maß für den frei im Bodenwasser verfügbaren Kohlenstoff verstanden werden (Hagedorn et al. 2004; Rennert et al. 2007), der aus der organischen Auflage und damit auch aus dem Totholz stammt. Ein weiterer Anteil des SEOC stammt aus den Exudaten der Feinwurzeln und deren Abbau. Es wird angenommen, dass sich dieser Anteil unter Totholz und der Kontrolle nicht unterscheidet, da keine Unterschiede in der Feinwurzelbiomasse gefunden wurden. Die mikrobielle Biomasse (C_{Mik}), insbesondere der prozentuale Anteil der C_{Mik} am SOC, kann Aussagen über mögliche qualitative Veränderungen des SOC liefern (Anderson und Domsch 1989; Bauhus et al. 1998; Insam und Domsch 1988; Wolters und Joergensen 1991). Sie ist jedoch kein Maß für die mikrobielle Aktivität und damit den Abbau des SOC.

3.3.1.1 Konzentration des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC)

Die Unterschiede der SOC-Konzentration zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle waren unerwartet gering. Unter Totholz war die SOC-Konzentration nur in 5-10 cm Bodentiefe signifikant höher als die der Kontrolle (Abbildung 24). In 0-5 cm und 10-20 cm Bodentiefe fanden sich, ebenso wie bei der Betrachtung der gesamten Probestiefe (0-20 cm), keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen. Der Variationskoeffizient der SOC-Konzentrationen war unter Totholz in allen drei Tiefenstufen (0-5, 5-10, 10-20 cm) höher als bei der Kontrolle (unter Totholz: 0,21; 0,20; 0,22 Kontrolle: 0,18; 0,17; 0,13). Der Variationskoeffizient der gesamten Probestiefe 0-20 cm lag für Totholz bei 0,19 und für die Kontrolle bei 0,14. Dies könnte auf eine größere Heterogenität des Eintrags von C aus dem Totholz in den Boden zurückzuführen sein. Diese Heterogenität müsste mit Totholzparametern in Verbindung stehen, die ein Maß für den Totholzabbau sind (z.B. Totholzdichte, Restmasse).

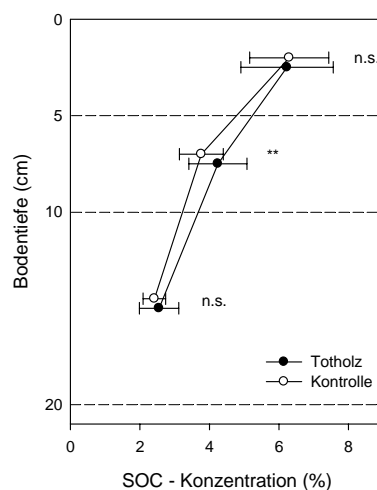


Abbildung 24: Bodenkohlenstoff (SOC) Konzentration unter dem Totholz und der Kontrolle

3.3.1.2 Vorrat des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC)

Der Bodenkohlenstoffvorrat in einer vorgegebenen Tiefenstufe (z.B. 0-5 cm) ergab sich aus der Mächtigkeit dieser Tiefenstufe, der Trockenrohdichte des Bodens und der SOC-Konzentration. Die signifikant niedrigere Trockenrohdichte in 0-5 cm Bodentiefe unter Totholz wurde vor allem durch Bodenwühler (z.B. Mäuse) hervorgerufen. Sowohl die Bildung von Gängen, als auch die Einarbeitung von fragmentiertem Totholz in den Mineralboden sorgten für eine Lockerung des Mineralbodens. Die niedrigere Trockenrohdichte unter Totholz (Abbildung 25 a) führte im Vergleich zur Kontrolle zu einem um etwa $0,33 \text{ kg C m}^{-2}$ signifikant niedrigeren SOC-Vorrat unter Totholz (Abbildung 25 b). In 5-10 cm glich sich die erhöhte SOC-Konzentration unter Totholz mit der etwas geringeren Trockenrohdichte aus, so

dass es wie auch in 10-20 cm Bodentiefe keinen signifikanten Unterschied im SOC-Vorrat zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle gab. Der SOC-Vorrat in 0-20 cm Bodentiefe unterschied sich nicht zwischen Totholz ($6,4 \pm 0,9 \text{ kg C m}^{-2}$) und der Kontrolle ($6,6 \pm 0,6 \text{ kg C m}^{-2}$; $P = 0,24$). Die erwartete Zunahme des SOC-Vorrats unter Totholz, die bei einer Zunahme der Totholzvorräte zu einer langfristigen Erhöhung des Gesamtbodenkohlenstoffs im Bestand führen könnte, wurde nicht gefunden.

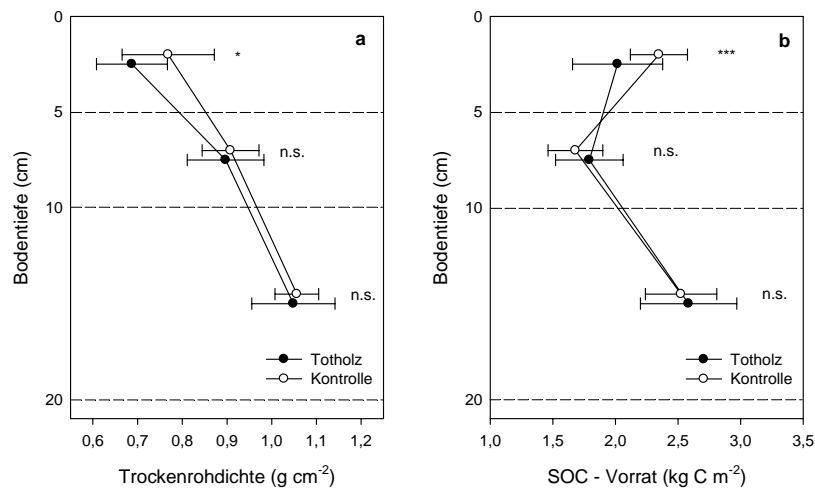


Abbildung 25: Trockenrohndichte (a) und Bodenkohlenstoffvorrat (b) unter dem Totholz und der Kontrolle

3.3.1.3 Extrahierbarer organischer Kohlenstoff (SEOC)

Im Gegensatz zu den SOC-Konzentrationen waren in 0-5 cm und in 5-10 cm Bodentiefe die SEOC-Konzentration unter Totholz gegenüber der Kontrolle signifikant erhöht (Abbildung 26 a). In 10-20 cm Bodentiefe zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den Behandlungen. Die Werte der Bu 5 und Bu 16 in 0-5 cm wurden beim Vergleich der Mittelwerte nicht berücksichtigt, da die SEOC-Konzentrationen unter Totholz mit 2298 respektive $1560 \mu\text{g C g}_{\text{Boden}}^{-1}$ über dem allgemeinen Maß für die Bestimmung von Ausreißern (Mittelwert $\pm 2 \times$ Standardabweichung = $1417 \mu\text{g C g}_{\text{Boden}}^{-1}$) lagen. Es ist aber davon auszugehen, dass diese Werte keine Messfehler darstellen, sondern Extremwerte sind, die die hohe räumliche Variabilität und die Bedeutung von „hot spots“ des DOC-Eintrags widerspiegeln (Kapitel 3.2.6). Das Ergebnis des gepaarten t-Tests in 0-5 cm Bodentiefe unter Einbeziehung der Extremwerte war ebenfalls signifikant ($P = 0,013$). In 0-5 cm Bodentiefe war der Variationskoeffizient unter Totholz mit 0,42 deutlich höher als derjenige der Kontrolle mit 0,26. Dies ist, ähnlich der höheren Variabilität der SOC-Konzentrationen in dieser Tiefenstufe, ein Indiz für einen räumlich sehr heterogenen Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden. Im

Gegensatz zu den SOC-Konzentrationen setzte sich die hohe Variabilität der SEOC-Konzentrationen unter Totholz nicht in den tieferen Bodenschichten fort.

Für die statistische Analyse des prozentualen Anteils des SEOC (Abbildung 26 b) am SOC wurden wiederum die Plots Bu 5 und Bu 16 ausgeschlossen. In 0-5 cm war der Anteil des SEOC am SOC unter Totholz signifikant höher als die Kontrolle. Dies traf ebenfalls bei Einbeziehung der Extremwerte zu ($P = 0,013$). In 5-10 cm und 10-20 cm Bodentiefe waren keine signifikanten Unterschiede zu finden. Zwischen 0-5 cm und 5-10 cm Bodentiefe nahm bei der Kontrolle der Anteil des SEOC am SOC signifikant zu ($P < 0,001$). Unter Totholz fand sich ein gegenteiliger Verlauf. Hier nahm der Anteil des SEOC am SOC mit zunehmender Bodentiefe über alle drei Tiefenstufen hinweg signifikant ab (gepaarter t-Test zwischen den einzelnen Tiefenstufen). Die Zunahme des prozentualen Anteils des SEOC am SOC zwischen den Tiefenstufen 0-5 cm und 5-10 cm bei der Kontrolle widerspricht den Erwartungen, da man eher davon ausgehen sollte, dass sich in den oberen Bodenschichten ein höherer Anteil an leichter löslichem SOC befindet. Ebenso verhält es sich mit dem Variationskoeffizienten, der bei der Kontrolle in 0-5 cm Bodentiefe mit 0,28 relativ niedrig war. In der Regel nahm der Variationskoeffizient mit zunehmender Bodentiefe ab (vgl. SOC-Konzentration der Kontrolle, Kapitel 3.3.1.1).

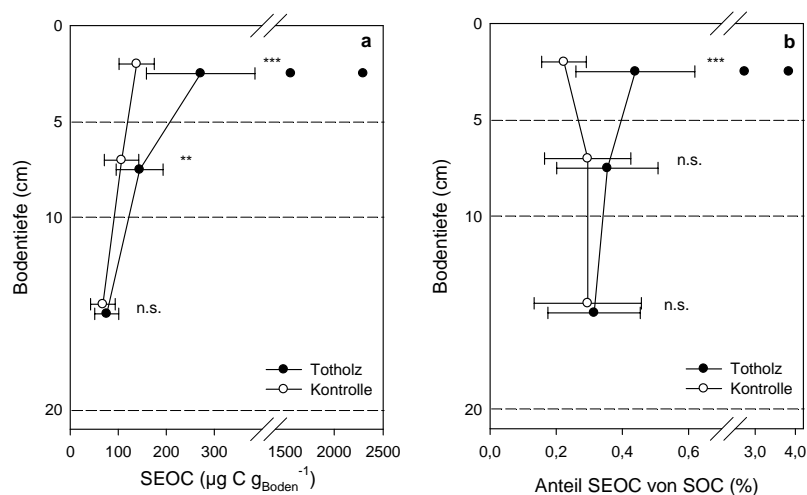


Abbildung 26: Konzentration des SEOC (a) und dessen prozentualer Anteil am SOC (b) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle. Daten der Bu 5 und Bu 16 sind als Einzelwerte dargestellt.

3.3.1.4 Mikrobielle Biomasse (C_{Mik})

Der Gehalt an mikrobieller Biomasse (C_{Mik}) war in 0-5 cm Bodentiefe unter Totholz signifikant ($P = 0,045$) niedriger als bei der Kontrolle (Abbildung 27 a). In 5-10 cm und 10-20 cm fand sich kein Unterschied zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle. Der Variationskoeffizient war in allen drei Tiefenstufen unter Totholz mit 0,36 deutlich höher als derjenige der Kontrolle mit 0,26. Ein positiver signifikanter Zusammenhang zwischen C_{Mik} und der SOC-Konzentration (Anderson und Domsch 1989) bei der Betrachtung aller Plots war in der vorliegenden Studie nur unter Totholz zu finden. In 0-20 cm Bodentiefe lag unter Totholz der Korrelationskoeffizient bei 0,52 ($P = 0,001$), während die Kontrolle einen nicht signifikanten Zusammenhang zwischen C_{Mik} und der SOC-Konzentration zeigte ($R^2 = 0,20$, $P = 0,065$).

Der prozentuale Anteil der mikrobiellen Biomasse am SOC war in 0-5 cm Bodentiefe unter Totholz signifikant niedriger als bei der Kontrolle (Abbildung 27 b). Diese Tendenz setzte sich bis in 5-10 cm Bodentiefe fort, war hier jedoch nicht mehr signifikant ($P = 0,115$). Der niedrigere prozentuale Anteil der mikrobiellen Biomasse am SOC deutet auf eine schlechtere Verfügbarkeit der organischen Substanz im Boden für die Mikroorganismen hin (Insam und Domsch 1988). In 10-20 cm fand sich kein Unterschied zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle. Der Variationskoeffizient unter Totholz in 0-5 cm Bodentiefe von 0,26 war vergleichbar mit demjenigen der Kontrolle von 0,25. In 5-10 cm und 10-20 cm Bodentiefe lag der Variationskoeffizient unter Totholz mit 0,28 respektive 0,29 über demjenigen der Kontrolle mit 0,23 respektive 0,21.

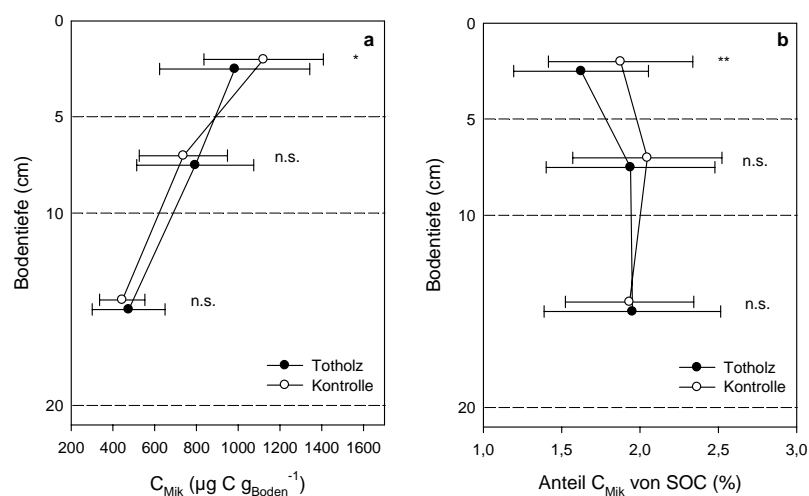


Abbildung 27: Mikrobielle Biomasse (a) und deren prozentualer Anteil am SOC (b) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle

3.3.1.5 Stabile Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) im Bodenkohlenstoff (SOC)

Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert unter Totholz war in 0-5 cm und 5-10 cm signifikant höher als die Kontrolle (Abbildung 28). In 10-20 cm Bodentiefe zeigte sich ebenfalls eine Tendenz zu höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten unter Totholz, die jedoch nicht signifikant war ($P = 0,099$). Wie in Kapitel 3.2.5 gezeigt werden konnte, wird der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC unter Totholz durch alleinigen Streuausschluss ohne Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden nicht verändert. Die höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werte im Mineralboden unter Totholz weisen daher auf eine Veränderung der Quelle des SOC und damit auf einen Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden hin. Dies wird durch die höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des DOC aus dem Totholz gegenüber der Kontrolle bestätigt (Kapitel 3.2.5, Tabelle 6). Der Austrag von DOC aus dem Totholz in den Boden erhöht den $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC unter Totholz

Mit zunehmender Bodentiefe stieg sowohl unter Totholz als auch bei der Kontrolle der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert an. Dieser Anstieg ist bei der Kontrolle zwischen 0-5 cm und 5-10 cm sowie zwischen 5-10 cm und 10-20 cm hoch signifikant ($P < 0,001$). Unter Totholz lag der Anstieg im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert zwischen 0-5 cm und 5-10 cm Bodentiefe auf einem deutlich niedrigeren Signifikanzniveau ($P = 0,041$). Zwischen 5-10 cm und 10-20 cm Bodentiefe unter Totholz lag der Unterschied im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC auf einem ähnlich hohen Signifikanzniveau ($P = 0,001$) wie bei der Kontrolle. Die Zunahme des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC mit der Bodentiefe wird im Allgemeinen mit einer Fraktionierung während des Abbaus von organischem Material in Zusammenhang gebracht (Gebauer und Schulze 1991, Nadelhoffer und Fry 1988).

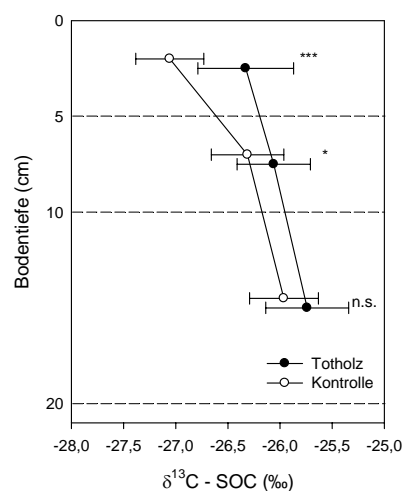


Abbildung 28: $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle

Die Differenz zwischen dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC in 0-5 cm und dem in 5-10 cm unter Totholz ist mit $0,18 \pm 0,33$ ‰ deutlich niedriger als bei der Kontrolle mit $0,72 \pm 0,25$ ‰. Zwischen 5-

10 cm und 10-20 cm Bodentiefe war die Differenz der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte unter Totholz ($0,34 \pm 0,35 \text{ ‰}$) vergleichbar mit der der Kontrolle ($0,34 \pm 0,32 \text{ ‰}$). Durch den Eintrag des C mit höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten aus dem Totholz in den Boden nähert sich der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC in 0-5 cm demjenigen in 5-10 cm Bodentiefe an.

3.3.1.6 Konzentration des Gesamtstickstoffs (N)

Die N-Konzentration war unter Totholz in 0-5 cm Bodentiefe signifikant niedriger als bei der Kontrolle (Abbildung 29). In 5-10 cm Bodentiefe gab es einen nicht signifikanten Trend zu höheren N-Konzentrationen unter Totholz. Die N-Konzentration in 0-20 cm Bodentiefe unter Totholz ($0,31 \pm 0,06 \text{ ‰}$) unterschied sich nicht signifikant von der Kontrolle ($0,32 \pm 0,04 \text{ ‰}$). Auf die Angabe des C/N Verhältnisses im Boden wird verzichtet. Um das C/N Verhältnis anzugeben muss der Zusammenhang zwischen der C- und N-Konzentration eine lineare Regression ermöglichen, die durch den Nullpunkt geht. Wenn dies nicht der Fall ist, lässt sich nicht sagen, ob die Veränderung des C/N Verhältnisses durch die C- oder die N-Konzentration bedingt ist. Da diese Voraussetzung für die vorliegenden Daten nicht erfüllt war (Abbildung 30), wird das C/N Verhältnis nicht gezeigt.

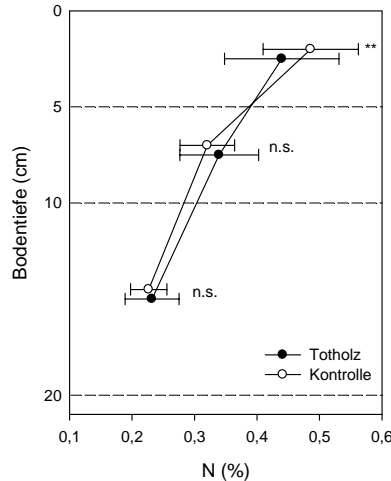


Abbildung 29: Konzentration des Gesamtstickstoffs (N) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle

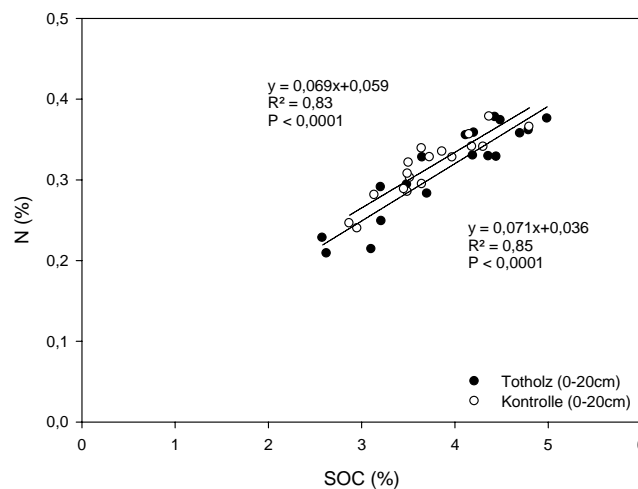


Abbildung 30: Gesamtstickstoff (N) Konzentration in Abhängigkeit von der SOC-Konzentration im Mineralboden (0-20 cm Bodentiefe) unter dem Totholz und der Kontrolle

3.3.1.7 Mineralstickstoff (N_{min})

Der Mineralstickstoff (N_{min}) ist die Summe der Ammonium- (NH_4^+ -N) und der Nitrat- (NO_3^- -N) Konzentration in einem 1 M Kaliumchlorid-Extrakt des Bodens. Er stellt den nicht gebundenen, für Pflanzen verfügbaren Stickstoff dar. Der N_{min} -Anteil am gesamten N in 0-20 cm Bodentiefe lag unter Totholz mit $0,25 \pm 0,29$ % nicht signifikant ($P = 0,052$) über dem der Kontrolle mit $0,10 \pm 0,05$ %. Ausgehend von diesem geringen Anteil war kein signifikanter Einfluss der N_{min} -Konzentration auf die N-Konzentration im Boden zu erwarten. Die N_{min} -Konzentration unter Totholz war in 0-5 cm und 5-10 cm Bodentiefe signifikant höher als die der Kontrolle (Abbildung 31 a). In 10-20 cm Bodentiefe fand sich kein signifikanter Unterschied zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle. In 0-5 cm und 5-10 cm Bodentiefe war der Variationskoeffizient unter Totholz mit 1,39 respektive 1,11 deutlich gegenüber der Kontrolle mit 0,51 respektive 0,53 erhöht. Die hohen Variationskoeffizienten unter Totholz wurden durch fünf Totholzstämmen bedingt, bei denen die NO_3^- -N Konzentration über $20 \text{ mg N kg}_{\text{Boden}}^{-1}$ lag. Die Abnahme der N_{min} -Konzentration mit zunehmender Bodentiefe war zwischen allen drei Tiefenstufen der Kontrolle signifikant ($P < 0,001$). Unter Totholz war die Abnahme der N_{min} -Konzentration zwischen 0-5 cm und 5-10 cm nicht signifikant ($P = 0,063$). Zwischen 5-10 cm und 10-20 cm Bodentiefe fand sich unter Totholz eine signifikante ($P = 0,005$) Abnahme der N_{min} -Konzentration. Die NH_4^+ -N-Konzentration unterschied sich nicht zwischen dem Boden unter Totholz und der Kontrolle (Abbildung 31 b). Das heißt, dass vor allem die NO_3^- -N-Konzentration im Boden unter Totholz zu den Unterschieden in der N_{min} -Konzentration zwischen Totholz und Kontrolle führte.

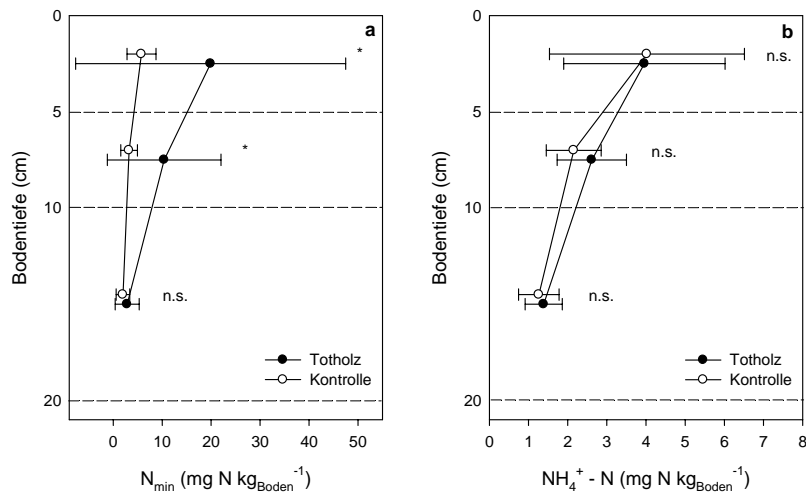


Abbildung 31: N_{\min} -Konzentration (a) und Ammonium (NH_4^+-N)-Konzentration (b) im Mineralboden unter dem Totholz und der Kontrolle

3.3.1.8 Bodenwassergehalt

Der Bodenwassergehalt war unter Totholz in allen drei Tiefenstufen tendenziell niedriger als bei der Kontrolle (Abbildung 32), aber nur in 10-20 cm Bodentiefe war dieser Unterschied signifikant. Bei Betrachtung der gesamten Bodentiefe (0-20 cm) lag der Bodenwassergehalt unter Totholz ($24,9 \pm 3,9\ m\ %$) signifikant ($P = 0,03$) unter dem der Kontrolle ($26,5 \pm 3,0\ m\ %$).

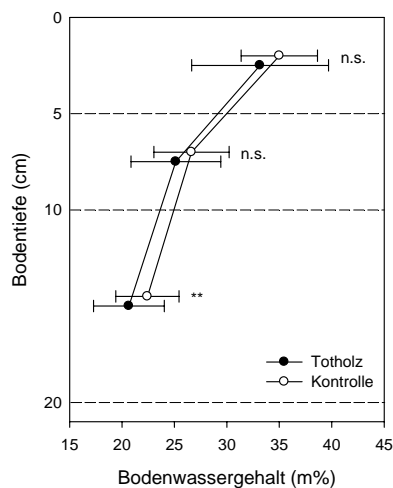


Abbildung 32: Bodenwassergehalt im Mineralboden unter Totholz und der Kontrolle

3.3.2 Veränderungen der Bodeneigenschaften durch Totholz

Einige der in den vorherigen Kapiteln gezeigten Bodenparameter (SEOC, $\delta^{13}\text{C-SOC}$, N_{\min}) wiesen signifikante Unterschiede zwischen Totholz und der Kontrolle auf. Es galt nun herauszufinden, ob Eigenschaften des Totholzes und damit einhergehend bisherige Abbauprozesse diese Unterschiede beeinflusst haben. Grundsätzlich gilt, dass die aktuellen beobachteten Totholzeigenschaften, welche im Folgenden verwendet werden, Resultate abgelaufener Abbauprozesse sind. Es wird also angenommen, dass ähnliche Totholzeigenschaften auf ähnlich abgelaufene Abbauprozesse in der Vergangenheit schließen lassen. Da diese jedoch nicht direkt beobachtet werden konnten, werden die aktuellen Totholzeigenschaften als ein Maß für die bereits abgelaufenen Prozesse verwendet.

Im Folgenden werden hierzu die betrachteten Bodenparameter aller drei Bodentiefen 0-5 cm, 5-10 cm und 10-20 cm zusammengefasst (0-20 cm). Dies geschah bei Vorräten (SOC-Vorrat) durch Aufsummierung und bei Konzentrationen (z.B. C, N_{\min}) durch die Bildung eines entsprechend der Bodentiefe gewichteten Mittelwerts. Es wurden die 18 Totholzstämme verwendet von denen Proben bis in eine Bodentiefe von 20 cm genommen wurden. Die statistische Analyse erfolgte in Form einer multiplen Regression. Nur Parameter, die einen signifikanten Beitrag ($P < 0,05$) zum Modell leisteten und durch die der angepasste Korrelationskoeffizient bei zwei oder mehr unabhängigen Parametern weiter anstieg, wurden in das jeweilige Modell aufgenommen. Folgende Totholzparameter wurden verwendet:

1. Zeit seit Fall (a)
2. Todesursache
3. Restmasse (%) des Totholzes von der ursprünglichen Gesamtmasse
4. Holzdichte (g cm^{-3})
5. Zersetzungsgrad
6. Rindenanteil (%)
7. Durchmesser (cm)

Die Abbaurate und Zeit seit Tod wurden nicht in die Regressionsanalyse mit aufgenommen, da diese nur für 15 der für die Analyse verwendeten 18 Totholzstämme bestimmt werden konnten. Außerdem sagt die Zeit seit Tod gegenüber der Zeit seit Fall nichts über die Dauer der Bodenbedeckung durch das Totholz aus. Da sich die Abbaurate aus der Zeit seit Tod und der Restmasse berechnete, wurde diese Größe ebenfalls nicht berücksichtigt.

Die Totholzparameter Holzdicke, Restmasse und Zersetzungsgrad sind Schätzgrößen für den Zustand des liegenden Totholzes. Daher ist zu erwarten, dass diese Parameter miteinander korrelieren (Pearsons-Korrelationskoeffizienten: Restmasse und Zersetzungsgrad $R^2 = 0,69$, $P < 0,0001$; Dichte und Restmasse $R^2 = 0,47$, $P < 0,0001$; Dichte und Zersetzungsgrad; $R^2 = 0,21$, $P = 0,058$). Dennoch wurden alle drei Parameter aus folgenden Gründen als mögliche Prediktoren verwendet: Der Zersetzungsgrad ist eine einfach zu erfassende Größe, die den Zersetzungsstatus des Totholzes vorwiegend nach äußeren Kriterien beurteilt und eine Integration über die Zeit erlaubt. Die Restmasse ist ähnlich wie der Zersetzungsgrad ein Maß für den bereits stattgefundenen Abbauprozess, erfasst diesen jedoch genauer hinsichtlich der Dichte des Totholzes. Die Dichte stellt den derzeitigen Holzzustand dar, ohne Rücksicht auf den vorherigen Zersetzungsprozess.

Um die räumliche Abhängigkeit der untersuchten Bodenparameter innerhalb eines Plots bzw. zwischen den einzelnen Behandlungspaarungen (Totholz-Kontrolle) zu erfassen, wurde bei der multiplen Regression der jeweilige Bodenparameter der Kontrolle als unabhängiger Parameter mit hinzugenommen. Wenn die Variabilität eines Bodenparameters unter Totholz signifikant durch den zugehörigen Bodenparameter der Kontrolle erklärt werden kann, bedeutet dies, dass eine signifikante räumliche Abhängigkeit zwischen den einzelnen Behandlungspaarungen besteht, die durch vom Totholz unabhängige Prozesse und örtliche Bodeneigenschaften bedingt sind (z.B. Tongehalt, Mikrorelief).

Tabelle 7: Zusammenfassung der Ergebnisse der schrittweisen, multiplen Regressionen für die Bodenparameter unter Totholz (abhängige Variablen A-K).

A) Konzentration des organischen Bodenkohlenstoffs (SOC)					
Modell: $SOC_{Totholz}(\%) = \beta_0 + \beta_1 \times X_1$					
korr. $R^2=0,412$, $P=0,002$					
		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	0,277	1,019		0,790
$SOC_{Kontrolle}(\%)$	β_1	0,974	0,271	0,668	0,002

B) Bodenkohlenstoffvorrat (SOC-Vorrat)					
Modell: $SOC\text{-Vorrat}_{Totholz} (kg\ C\ m^{-2}) = \beta_0 + \beta_1 \times X_1$					
korr. $R^2=0,673$, $P < 0,001$					
		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-2,360	1,465		0,127
$SOC\text{-Vorrat}_{Kontrolle} (kg\ C\ m^{-2})$	β_1	1,336	0,223	0,832	0,000

C) Trockenrohddichte

$$\text{Modell: Trockenrohddichte}_{\text{Totholz}} (\text{g cm}^{-3}) = \beta_0 + \beta_1 \times x_1$$

$$\text{korr. R}^2=0,246, \text{ P}=0,021$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	1,160	0,095		0,000
Durchmesser _{Totholz} (cm)	β_1	-0,005	0,002	-0,539	0,021

D) Konzentration des extrahierbaren organischen Kohlenstoffs (SEOC), ohne Bu 3

$$\text{Modell: SEOC}_{\text{Totholz}} (\mu\text{g C g}_{\text{Boden}}^{-1}) = \beta_0 + \beta_1 \times x_1 + \beta_2 \times x_2$$

$$\text{korr. R}^2=0,493, \text{ P}=0,003$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	197,251	19,097		0,000
Restmasse (rel. Anteil)	β_1	-1,874	0,468	-0,784	0,001
Rinde (%)	β_2	1,284	0,463	0,543	0,015

E) prozentualer Anteil des SEOC am SOC, ohne Bu 3

$$\text{Modell: \% SEOC}_{\text{Totholz}} \text{ von SOC} = \beta_0 + \beta_1 \times x_1 + \beta_2 \times x_2$$

$$\text{korr. R}^2=0,580, \text{ P}=0,001$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	0,462	0,041		0,000
Restmasse (rel. Anteil)	β_1	-0,005	0,001	-0,793	0,001
Rinde (%)	β_2	0,004	0,001	0,665	0,002

F) Konzentration der mikrobiellen Biomasse (C_{Mik})

$$\text{Modell: } C_{\text{Mik-Totholz}} (\mu\text{g C g}_{\text{Boden}}^{-1}) = \beta_0 + \beta_1 \times x_1$$

$$\text{korr. R}^2=0,568, \text{ P}<0,001$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-159,013	182,327		0,396
$C_{\text{Mik-Kontrolle}} (\mu\text{g C g}_{\text{Boden}}^{-1})$	β_1	1,230	0,254	0,771	0,000

G) prozentualer Anteil der mikrobiellen Biomasse am SOC

$$\text{Modell: \% } C_{\text{Mik-Totholz}} \text{ von SOC} = \beta_0 + \beta_1 \times x_1$$

$$\text{korr. R}^2=0,626, \text{ P}<0,001$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-0,092	0,373		0,808
% $C_{\text{Mik-Kontrolle}}$ von SOC	β_1	1,010	0,186	0,805	0,000

H) $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC

$$\text{Modell: } \delta^{13}\text{C-SOC}_{\text{Totholz}} (\text{‰}) = \beta_0 + \beta_1 \times x_1$$

$$\text{korr. R}^2=0,295, \text{ P}=0,014$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-26,823	0,328		0,000
Zersetzungsgrad	β_1	0,255	0,092	0,582	0,014

I) Gesamtstickstoffkonzentration (N)

$$\text{Modell: } N_{\text{Totholz}} (\text{‰}) = \beta_0 + \beta_1 \times x_1$$

$$\text{korr. R}^2=0,631, \text{ P}<0,001$$

		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-0,066	0,070		0,358
$N_{\text{Kontrolle}} (\text{‰})$	β_1	1,203	0,219	0,808	0,000

J) Konzentration des mineralischen Stickstoffs (N_{\min})

Modell: $N_{\min\text{-Totholz}} \text{ (mg N kg}_{\text{Boden}}^{-1}) = \beta_0 + \beta_1 \times x_1$ korr. $R^2=0,316$, $P=0,014$					
		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-5,517	5,624		0,343
Zeit seit Fall (a)	β_1	0,857	0,304	0,602	0,014

K) Bodenwassergehalt

Modell: $\text{Bodenwasser}_{\text{Totholz}} \text{ (m\%)} = \beta_0 + \beta_1 \times x_1 + \beta_2 \times x_2$ korr. $R^2=0,537$, $P=0,001$					
		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-5,364	6,535		0,017
Bodenwasser _{Kontrolle} (m%)	β_1	0,902	0,213	0,702	0,001
Zersetzungsgrad	β_2	1,810	0,823	0,364	0,044

Tabelle 8: Übersicht über die Ergebnisse aus Tabelle A-K. Der Buchstabe „X“ zeigt einen signifikanten positiven (+) oder negativen (-) linearen Zusammenhang zwischen dem abhängigen Bodenparameter unter Totholz und den unabhängigen Parametern an.

Abhängiger Bodenparameter unter Totholz	Unabhängige Parameter							
	Boden	Totholz						
	Kontrolle	Zeit seit Fall	Todes- ursache	Durch- messer	Holz- dichte	Rest- masse	Rinden anteil	Zerset- zungs- grad
SOC-Konz.	X (+)							
SOC-Vorrat	X (+)							
Trockenrohddichte				X (-)				
SEOC						X (-)	X (+)	
%SEOC von SOC						X (-)	X (+)	
C_{Mik}	X (+)							
% C_{Mik} von SOC	X (+)							
$\delta^{13}\text{C-SOC}$								X (+)
N	X (+)							
N_{\min}		X (+)						
Wasser	X (+)							X (+)

Die multiple Regression ergab für einen Teil der betrachteten Bodenparameter unter Totholz, dass alleine die Kontrolle einen signifikanten Beitrag zur Erklärung der Variabilität der abhängigen Bodenparameter bietet (Tabelle 8). Dies trifft für folgende Bodenparameter zu:

SOC- und N-Konzentration, SOC-Vorrat und mikrobielle Biomasse (C_{Mik}). Im Mittel erklärte die räumliche Abhängigkeit der Behandlungspaare bei diesen Bodenparametern etwa 60 % der Gesamtvariabilität. Die Restvariabilität setzt sich wahrscheinlich aus vom Totholz unabhängigen Unterschieden zwischen den Behandlungspaaren, und nicht linearen und nicht signifikanten Einflüssen des Totholzes zusammen.

In einer zweiten Gruppe befand sich der Bodenparameter Bodenwassergehalt, der sowohl signifikant durch vom Totholz unabhängige räumliche Eigenschaften, als auch positiv durch den Totholzparameter Zersetzungsgrad beeinflusst wurde. Eine dritte Gruppe setzte sich aus jenen Bodenparametern unter Totholz zusammen, die nur durch Totholzparameter signifikant beeinflusst wurden. Hierzu zählten: SEOC, $\delta^{13}\text{C}$ -SOC, N_{min} und die Trockenrohddichte des Bodens. Die SEOC-Konzentration war umso höher, je niedriger die Restmasse des Totholzstammes war. Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC stieg mit zunehmendem Zersetzungsgrad an. Der N_{min} -Gehalt stieg mit zunehmender Zeit seit Fall. Die Bodendichte zeigte einen negativen Zusammenhang mit dem mittleren Durchmesser der Totholzstämmen. Bei all diesen Bodenparametern konnten die signifikanten Totholzparameter im Mittel etwa 34 % der Gesamtvariabilität erklären.

3.3.3 Anteil des Kohlenstoffs aus dem Totholz am Bodenkohlenstoff (SOC)

Der Anteil (F) des im Mineralboden vorhandenen Kohlenstoffs aus Totholz ergibt sich aus Gleichung 12 (Bernoux et al. 1998)

Gleichung 12:
$$F = \frac{(\delta^{13}\text{C}_{\text{Totholz-Boden}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Kontrolle-Boden}})}{(\delta^{13}\text{C}_{\text{Totholz-Holz}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{Kontrolle-Streu}})}$$

Es wird dabei angenommen, dass sich der C-Eintrag aus Wurzeln unter Totholz und der Kontrolle nicht unterscheidet. Der Divisor von Gleichung 12 ergibt sich aus dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des Totholzes ($-25,5 \pm 1,0 \text{ ‰}$, Kapitel 3.1.5) und dem der Streu ($-28,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$ (Knohl et al. 2005)). Er hat einen Wert von $-2,9 \text{ ‰}$. In Tabelle 9 sind die Einzelergebnisse aus Gleichung 12 dargestellt. In Fällen, in denen der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert unter Totholz niedriger als die Kontrolle war, ergab Gleichung 12 einen Wert kleiner Null. Der zunehmende Anteil an Werten unter Null mit der Bodentiefe war das Resultat des geringer werdenden Eintrags von C aus dem Totholz. Nimmt man die SEOC-Konzentration als Anhaltspunkt für die Höhe des C-Eintrags aus Totholz, zeigte sich hier ebenfalls der geringer werdende Einfluss des Totholzes mit zuneh-

mender Bodentiefe (Abbildung 26 a). Die Werte unter Null in 0-20 cm Bodentiefe (Tabelle 9) könnten auf die kurze Zeit seit Fall (Bu 1, Bu 29) von 4 Jahren oder auf fehlenden oder geringen Austrag von DOC (Bu 7, Bu 6, Bu 13) zurückgeführt werden. Da die Werte unter Null dieser Totholzstämmen wahrscheinlich Ergebnisse der natürlichen Schwankungsbreite im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC sind, wurden diese Werte zur Berechnung des Mittelwertes und der Standardabweichung (Tabelle 9) gleich Null gesetzt.

Liegendes Totholz führt zu einem Ausschluss des Streueintrages. Daher könnte es zu einer Veränderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC unter Totholz kommen. Buchenstreu hat einen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von $-28,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$, während Wurzeln einen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert von $-27,0 \pm 0,2 \text{ ‰}$ aufweisen (Knohl et al. 2005). Ein Streuausschluss unter Totholz würde vermutlich zu einer Verringerung des Eintrags an leichtem C aus der Streu und in der Folge zu einem höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC führen. Unter Bu 7 und Bu 13 war kein signifikant erhöhter DOC-Fluss gegenüber der Kontrolle zu verzeichnen (Kapitel 3.2.3, Tabelle 5). Deshalb wurde davon ausgegangen, dass bei diesen Stämmen ausschließlich ein Streuausschluss unter Totholz ohne zusätzliche C-Einträge aus dem Totholz vorlag. Der Streuausschluss führte zu einer Veränderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wert im DOC unter diesen Totholzstämmen und lag mit $-26,8 \pm 0,4 \text{ ‰}$ unter Totholz über dem der Kontrolle mit $-27,6 \pm 0,3 \text{ ‰}$ (Kapitel 3.2.5). Dies könnte auf den Ausschluss der Streu zurückzuführen sein. Es kam jedoch zu keiner signifikanten Veränderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC unter Totholz ($-27,0 \pm 0,1 \text{ ‰}$) im Vergleich mit der Kontrolle ($-26,9 \pm 0,6 \text{ ‰}$). Die Messungen der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC unter den Totholzstämmen Bu 7, und Bu 13 zeigten, dass der Streuausschluss keine Veränderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC über einen Zeitraum von ca. 8-13 Jahren (Zeit seit Fall) bewirkte (Kapitel 3.2.5, Abbildung 22). Im Folgenden wurde daher davon ausgegangen, dass ein höherer $\delta^{13}\text{C}$ -Wert im SOC unter Totholz ausschließlich durch den Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden verursacht wurde.

Alle drei Tiefenstufen (0-5 cm, 5-10 cm und 10-20 cm) wurden einzeln und zusammengefasst betrachtet. Zusammengefasst wurde der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC unter Totholz und der Kontrolle als ein gewichteter Mittelwert aller drei Tiefenstufen, aus dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert der jeweiligen Tiefenstufe und dessen SOC-Vorrat. Der Anteil des Kohlenstoffs aus dem Totholz am SOC war in 0-5 cm mit 26 % am größten und nahm mit zunehmender Bodentiefe ab (Tabelle 9). In 5-10 und 10-20 cm Bodentiefe lag der Anteil bei etwa 12 %. Mit zunehmender Bodentiefe

nahm der Variationskoeffizient deutlich zu - von 0,62 in 0-5 cm, über 0,82 in 5-10 cm, bis 1,1 in 10-20 cm Bodentiefe.

Eine multiple Regression mit dem C-Anteil aus Totholz am SOC im Boden als abhängiger Parameter und folgender unabhängiger Parameter: ln (Zeit seit Fall), Restmasse, Holzdichte, Rindenanteil, Zersetzungsgrad, Durchmesser, Anteil SEOC von SOC (%); wurde durchgeführt. Diese ergab, dass die Zeit seit Fall nach einer logarithmischen Transformierung zusammen mit dem prozentualen Anteil des SEOC am SOC 61 % der Variabilität des C-Anteils aus dem Totholz im Boden unter Totholz erklären können (Tabelle 10). Zwischen dem prozentualen Anteil des SEOC am SOC und der Zeit seit Fall gab es keine Kolinearität.

Tabelle 9: Prozentualer Anteil des C aus Totholz am SOC unter Totholz. Werte kleiner Null wurden zur Berechnung des Mittelwertes und der Standardabweichung (Stabw) gleich Null gesetzt. (n.a. nicht analysiert)

Bu	Tiefenstufe			
	0-5 cm	5-10 cm	10-20 cm	0-20 cm
1	9	0	-7	-1
2	25	11	26	22
3	26	28	15	21
4	42	14	29	28
5	51	n.a.	n.a.	n.a.
6	19	n.a.	n.a.	n.a.
7	-13	n.a.	n.a.	n.a.
8	34	27	49	39
9	43	9	24	25
10	14	10	-29	-9
13	7	n.a.	n.a.	n.a.
14	3	0	8	5
15	36	22	16	23
16	15	n.a.	n.a.	n.a.
17	17	-32	-7	-7
18	39	20	8	19
19	30	6	-1	9
21	40	18	10	19
24	35	7	14	17
28	46	1	6	15
29	0	10	-20	-7
30	34	3	9	14
Mittelwert	26	11	13	15
Stabw	16	9	13	11

Tabelle 10: Ergebnis einer multiplen Regression (schrittweise) mit den im Text aufgeführten Totholzparametern und dem prozentualen Anteil des SEOC am SOC als unabhängige Parameter. Zeit seit Fall wurde nach einer logarithmischen Transformierung verwendet.

Modell: C-Anteil aus Totholz am SOC = $\beta_0 + \beta_1 \times x_1 + \beta_2 \times x_2$					
Korr. R ² =0,612, P=0,001					
		Koeffizient	SE	BETA	P
y-Achsenabschnitt	β_0	-0,195	0,071		0,017
ln(Zeit seit Fall [a])	β_1	0,090	0,027	0,562	0,005
%DOC von SOC	β_2	0,250	0,093	0,451	0,019

Bis zu einer Zeit seit Fall von ca. 14 Jahren ist ein Anstieg des C-Anteils aus Totholz am SOC zu erkennen (Abbildung 33). Danach blieb dieser Anteil bei rund 20 % weitgehend konstant. Aus Abbildung 33 lässt sich erkennen, dass im Zeitraum von 16 bis 32 Jahren nach der Zeit seit Fall die Variabilität der Anteile des C aus dem Totholz am SOC deutlich abnahm. Die Daten aus diesem Zeitraum wurden verwendet, um die Halbwertszeit des SOC unter Totholz unter den gegebenen Bedingungen zu berechnen. Diese lag zwischen 42 und 83 Jahren.

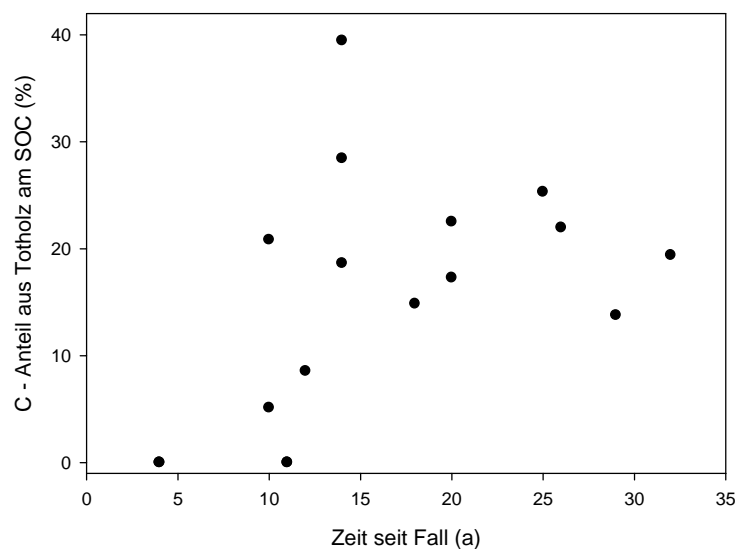


Abbildung 33: Prozentualer C-Anteil aus Totholz am SOC in 0-20 cm Bodentiefe unter Totholz in Abhängigkeit von der Zeit seit Fall (a).

3.3.4 Diskussion Boden

„Der Transport von Kohlenstoff aus dem Totholz in den Boden in Form von DOC und als fragmentiertes Totholzmaterial führt zu einer Erhöhung der SOC-Vorräte im Mineralboden unter Totholz.“ Dies war die wichtigste Hypothese, die in dieser Arbeit geprüft wurde. Anlass dazu war die Feststellung von Mund (2004), dass die SOC-Vorräte in einem unbewirtschafteten Bestand (NP Hainich) tendenziell höher waren als in vergleichbaren bewirtschafteten Wäldern. Da andere Faktoren (Bestandesalter, Bestandesgrundfläche, Dendromasse, Streufall) keinen Einfluss auf die SOC-Vorräte hatten wurde vermutet, dass der hohe Totholzanteil im NP Hainich diesen Unterschied bedingt haben könnte. Diese Hypothese muss aufgrund der Ergebnisse der vorliegenden Arbeit abgelehnt werden.

Schematische Skizze zur Übersicht für die folgende Diskussion:

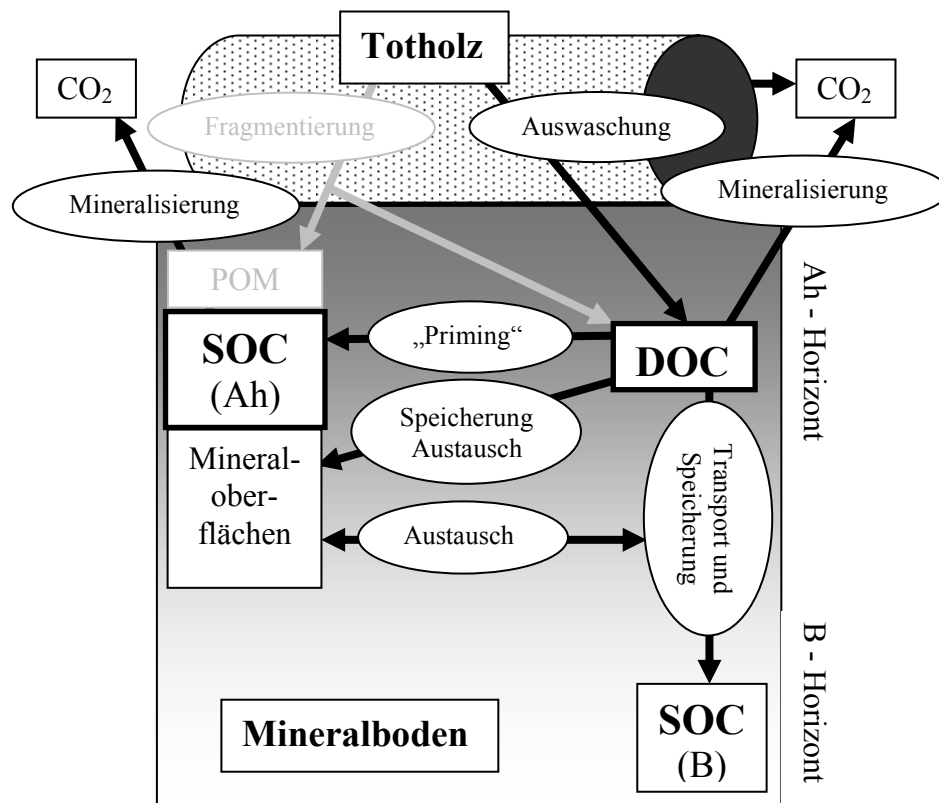


Abbildung 34: Schematische Skizze zum Verbleib des Kohlenstoffs, der aus dem Totholz in den Boden gelangt. Vorräte sind durch rechteckige und Prozesse durch ovale Umrahmungen gekennzeichnet. Pfeile zeigen C-Flüsse zwischen den Vorräten an. Der grau hinterlegte Teil der Fragmentierung wird der Vollständigkeit halber in der Skizze gezeigt, aber aufgrund mangelnder Daten nicht weiter diskutiert (POM-particulate organic matter).

Die Betrachtung der **SOC-Vorräte** unter Totholz bezog sich in der vorliegenden Arbeit ausschließlich auf den NP Hainich. Mangels Totholz unterschiedlicher Zeit seit Tod und unterschiedlicher Zersetzungsgrade wurde diese Studie nicht in bewirtschafteten Beständen durchgeführt. Daher kann von den Ergebnissen dieser Arbeit nicht auf Prozesse und durch Totholz bedingte SOC-Vorräte in bewirtschafteten Beständen geschlossen werden.

Im Mineralboden unter Totholz konnte auch nach einer Zeit seit Fall von bis zu 32 Jahren keine signifikante Erhöhung der SOC-Konzentration oder der SOC-Vorräte festgestellt werden. Dieses Ergebnis unterstützt vorherige Befunde, die ebenfalls keine oder nur eine geringe Erhöhung der SOC-Konzentrationen bzw. SOC-Vorräte unter Totholz fanden (Busse 1994; Kayahara et al. 1996; Krzyszowska-Waitkus et al. 2006; Spears et al. 2003). Spears et al. (2003) führen dieses Resultat darauf zurück, dass Totholz entweder keinen zusätzlichen Beitrag zum SOC-Vorrat leistet, oder dass auf der gesamten Fläche des Bestandes bereits liegendes Totholz vorhanden war und dies die Beobachtung eines Unterschiedes im SOC-Vorrat verhinderte. Nach Spears et al (2003) hätte liegendes Totholz den SOC-Vorrat im gesamten Bestand einschließlich der Kontrolle bereits so erhöht, dass hinzukommendes Totholz keinen weiteren Effekt hätte. Die Beobachtung eines Unterschiedes im SOC-Vorrat unter Totholz und der Kontrolle würde so verhindert werden. Dies kann im betrachteten Bestand ausgeschlossen werden. Erst seit ca. 40 Jahren kann sich Totholz weitgehend ungestört im Bestand akkumulieren (Mund und Schulze 2006).

Auch anhand einer Modellrechnung, die einen konstanten Totholzvorrat im Fließgleichgewicht voraussetzt, kann man zeigen, dass es sehr unwahrscheinlich ist, diesen lang anhaltenden Effekt im NP Hainich zu finden. Liegendes Totholz deckt derzeit eine Fläche von etwa $142 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ (Kapitel 3.2.6) ab und hat eine mittlere Verweilzeit von rund 54 Jahren (Kapitel 3.1.4). Die Fläche, die jedes Jahr durch Totholz neu bedeckt wird, bzw. von der Totholz verschwindet, beträgt $2,63 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$ ($142 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} / 54 \text{ a}$). Unter der Annahme, dass Totholz gleichmäßig verteilt anfällt, ist jede Fläche nur alle ~ 3800 Jahre ($1 \text{ ha} / 2,63 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$) von Totholz bedeckt. Es ist unwahrscheinlich, dass über diesen Zeitraum hinweg das Signal des C aus dem Totholz im Boden nachweisbar bleibt. Ebenso hat die ungestörte Totholzakkumulation im NP Hainich seit ca. 40 Jahren nur einen sehr geringen Teil der Fläche ($142 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) dem Einfluss von liegendem Totholz ausgesetzt. Für diese Fläche könnte man theoretisch einen um ca. 20 % höheren SOC-Vorrat annehmen (Kapitel 3.3.3), der durch eine zusätzliche Speicherung des C aus dem Totholz im Boden

bedingt ist. Bei einem mittleren SOC-Vorrat von $6,6 \text{ kg C m}^{-2}$ (Kapitel 3.3.1.2) würde es durch die Speicherung von C aus liegendem Totholz im Boden zu einer Erhöhung des SOC-Vorrates um 187 kg C ha^{-1} innerhalb von ca. 40 Jahren kommen. Diese theoretisch sehr geringe Erhöhung des SOC-Vorrates könnte nicht den von Mund (2004) gefundenen Unterschied zwischen bewirtschafteten Beständen und dem NP Hainich von ca. $6000 \text{ kg C ha}^{-1}$ (0-15 cm Bodentiefe) erklären. Es ist daher sehr unwahrscheinlich, dass der von Mund (2004) gefundene Trend zu höheren SOC-Vorräten im NP Hainich im Vergleich zu bewirtschafteten Beständen auf die Speicherung von C aus dem Totholz im Boden zurückgeführt werden kann. Einen wichtigen Beitrag zu den geringeren SOC-Vorräten unter Totholz in 0-5 cm Bodentiefe lieferte die **Trockenrohdichte** des Bodens. Diese war aufgrund der beobachteten Bioturbation, hervorgerufen durch Kleinsäuger, unter Totholz deutlich geringer.

Der nicht signifikante Unterschied im SOC-Vorrat unter Totholz und der Kontrolle steht im Widerspruch zu dem beobachteten **Eintrag von DOC** (Kapitel 3.2.3) (Abbildung 34) aus dem Totholz in den Boden und der Änderung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC unter Totholz (Kapitel 3.3.1.5). Auch die SEOC-Konzentrationen im Mineralboden unter Totholz, die bis in 10 cm Bodentiefe deutlich erhöht waren (Kapitel 3.3.1.3), stützten diese Resultate. Totholz steht damit als C-Quelle für den Boden zur Verfügung. Ein hoher Eintrag von C aus dem Totholz in den Mineralboden sollte zu höheren SOC-Vorräten führen. Hierbei geht man von der Annahme eines Fließgleichgewichts zwischen C-Eintrag, SOC-Vorrat und SOC-Mineralisierung aus, welches durch „Reaktionen erster Ordnung“ gesteuert wird. „Reaktionen erster Ordnung“ haben eine konstante Abbaurate (Mineralisierungsrate). Das heißt, dass der nach einem Zeitschritt vorhandene SOC-Vorrat alleine durch den SOC-Vorrat im vorherigen Zeitschritt bestimmt wird. Erhöht man nun diesen SOC-Vorrat durch den zusätzlichen Eintrag von C aus dem Totholz, so sollte man eine Zunahme des SOC-Vorrates erwarten. In einem Modell von Hahn und Buchmann (2004), das diese Annahme verwendete, erhöhte sich bei einer Verdopplung des Streueintrages in einem vergleichbaren Bestand (Collelongo, Italien) der SOC-Vorrat innerhalb von 30 Jahren von $53,5$ auf 68 t C ha^{-1} . Der räumlich eng begrenzte Eintrag von Totholz kommt etwa einer Verachtfachung des Streueintrages, bezogen auf die Fläche, die durch den Totholzstamm abgedeckt wird, in einem Zeitraum von 54 Jahren gleich. Bei Annahme eines Fließgleichgewichts hätte dies nach dem Modell von Hahn und Buchmann (2004) zu einer deutlichen und messbaren Erhöhung der SOC-Vorräte unter Totholz führen sollen. Bleibt man bei dem Konzept der Beschreibung des SOC-Abbaus mithilfe „Reaktionen

erster Ordnung“ ist im vorliegenden Fall eine Änderung der Abbaurrate notwendig. Erst durch eine höhere Abbaurrate, die zu einem verstärkten Abbau des aus dem Totholz eingetragenen C führt, kann der nicht signifikante Unterschied des SOC-Vorrates zwischen dem Mineralboden unter Totholz und der Kontrolle erklärt werden. Es bleibt jedoch die Frage nach dem Verbleib des C aus dem Totholz bestehen. Neben der vollständigen Mineralisierung des C aus dem Totholz kann es zu einem Austausch des vorhandenen SOC im Boden gekommen sein. Einen Hinweis hierauf konnte die Betrachtung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC geben.

Neben den festgestellten DOC-Flüssen aus dem Totholz in den Boden (Kapitel 3.2.3) weisen die erhöhten **$\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC** deutlich auf einen Eintrag von C aus dem Totholz hin (Kapitel 3.3.3). Dieser Eintrag entspricht etwa 20 % des im Boden vorhandenen SOC. Da sich die SOC-Vorräte unter Totholz nicht erhöhten, muss davon ausgegangen werden, dass der aus dem Totholz stammende C nicht zusätzlich zum vorhandenen SOC akkumuliert wurde. Vielmehr fand ein Austausch von Teilen des bereits vorhandenen SOC im Boden gegen den aus dem Totholz stammenden C an den Mineraloberflächen statt. Der ausgetauschte Kohlenstoff wurde entweder in tiefere Bodenschichten verlagert oder mineralisiert. In 10-20 cm Bodentiefe war jedoch kein erhöhter $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC (Abbildung 28) zu finden. Gleiches galt für die SEOC-Konzentration in dieser Tiefenstufe (Abbildung 26). Eine Erhöhung der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte in dieser Tiefe würde ebenso wie eine Erhöhung der SEOC-Konzentration auf einen direkten Eintrag von C aus dem Totholz hinweisen. Dies würde vermutlich über bevorzugte Pfade (*preferential flow*) für den Bodenwasserfluss geschehen. Die ausbleibende Änderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes in 10-20 cm Bodentiefe könnte auch die Folge eines sukzessiven Austausches des SOC durch die Verlagerung des C im Boden sein.

Beobachtungen von Bengtson und Bengtsson (2007) in einem Buchen/Eichen Wald zeigten, dass die heterotrophe Bodenatmung und damit auch die Mineralisation von SOC über die Rate des enzymatischen Abbaus von SOC zu DOC gesteuert werden. Der im Boden vorhandene DOC-Vorrat wird auf diese Weise mehrmals pro Tag umgesetzt, d.h. aus dem SOC gebildet und wieder mineralisiert. Im Unterschied zur Studie von Bengtson und Bengtsson (2007), in der der Eintrag von DOC aus der Streu nur einen geringen Anteil ausmacht, ist die Situation unter Totholz durch hohe DOC-Einträge gekennzeichnet. Unter der Annahme, dass der enzymatische Abbau von SOC trotz des Vorhandenseins hoher DOC-Einträge weiter stattfindet, würden wahrscheinlich frei werdende Bindungsstellen an Mineraloberflächen zur Bindung des DOC aus dem Totholz zur Verfügung stehen. Anhand des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC

unter Totholz konnte ermittelt werden, dass ein Anteil von ca. 20 % (Kapitel 3.3.3) des SOC-Vorrates nach etwa 20 Jahren aus dem Totholz stammt. Dies entspricht $1,32 \text{ kg C m}^{-2}$ (20 % von $6,6 \text{ kg C m}^{-2}$) des gesamten SOC-Vorrates. Nimmt man an, dass der gesamte C aus dem Totholz über den Transport von DOC in den Boden gelangt, so würde es bei einem DOC-Fluss von $76 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Kapitel 3.2.3) etwa 17 Jahre ($1320 \text{ g C m}^{-2} / 76 \text{ g C m}^{-2}$) dauern, um diesen Anteil am SOC-Vorrat in den Boden zu transportieren. Diese Abschätzung zeigt, dass der DOC-Fluss aus dem Totholz in den Boden ausreichend ist, um innerhalb von etwa 20-Jahren zu der beobachteten Veränderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC zu führen. Bei einer erhöhten enzymatischen Aktivität, die den Abbau des SOC zu DOC bedingt, würden genügend freie Mineraloberflächen für die Bindung des DOC aus dem Totholz zur Verfügung stehen. Dies hätte ebenfalls eine Erhöhung der heterotrophen Bodenatmung zur Folge. Ob dies unter Totholz der Fall war, lässt sich nicht sagen. Eine erhöhte enzymatische Aktivität der mikrobiellen Biomasse kann daher nur vermutet werden.

Der Abbau von SOC zu DOC und dessen Mineralisation führt sukzessive zu einer **Verlagerung von C in tiefere Bodenschichten** (Abbildung 34). Während der ablaufenden Mineralisierungsprozesse kommt es zu einer Fraktionierung des vorhandenen C, die dazu führt, dass sich der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC mit zunehmender Bodentiefe erhöht (Gebauer und Schulze 1991, Gleixner et al. 2005, Nadelhoffer und Fry 1988). Wenn der Eintrag großer Mengen DOC in den Mineralboden zu einem verstärkten Austausch des SOC vor allem in 0-10 cm Bodentiefe führen würde, dann käme es zu einem Transport größerer Mengen C mit einem niedrigen $\delta^{13}\text{C}$ -Wert in tiefere Bodenschichten. Dies sollte, trotz der weiterhin ablaufenden Fraktionierungsprozesse, zu niedrigeren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des SOC in 10-20 cm führen. Dies war jedoch nicht der Fall. Die Tendenz geht eher zu höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des SOC in 10-20 cm unter Totholz. Anhand der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC und der SEOC-Konzentration war der Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden deutlich nachzuvollziehen. Dabei fand jedoch nur ein Austausch des SOC in den obersten 10 cm Bodentiefe statt. Eine Verlagerung von C in größere Tiefen konnte nicht nachgewiesen werden.

Wie im vorherigen Abschnitt erwähnt, deutet vieles auf eine verstärkte Mineralisierung des aus dem Totholz in den Boden eingetragenen C bzw. des hierdurch ausgetauschten C aus dem SOC hin. SOC wird vorrangig durch die **mikrobielle Biomasse** im Boden mineralisiert. Deren Konzentration (C_{Mik}) war ebenso wie der prozentuale Anteil am SOC unter Totholz in

0-5 cm Bodentiefe niedriger als bei der Kontrolle. Ein niedriger prozentualer Anteil des C_{Mik} am SOC bedeutet, dass die „mittlere Verfügbarkeit“ der C-Quelle niedrig ist (Insam und Domsch 1988). Ein Hinweis auf eine geringere Verfügbarkeit des C aus dem Totholz ergab sich in einer eigenen Vorstudie, bei der höhere relative Phenolgehalte im DOC unter Totholz gefunden wurden. Phenolische Bindungen, die bei der Zersetzung des Lignins entstehen, gelten im Allgemeinen als schwer abbaubar. Busse (1994) fand unter Totholz von *Pinus contorta* im Gegensatz dazu einen höheren Anteil mikrobieller Biomasse unter sich schnell zersetzenden Totholzstämmen im Zersetzungsgrad 3 und begründete dies mit einem höheren Anteil an leicht verfügbarem C, der aus dem Totholz in den Boden transportiert wurde.

Der Gehalt an mikrobieller Biomasse sagt jedoch nichts über deren Zusammensetzung oder Aktivität aus. Insbesondere das Verhältnis der bakteriellen zur pilzlichen Biomasse scheint für den Abbau der organischen Substanz unterschiedlicher Herkunft wichtig zu sein. In einem Langzeitexperiment, bei dem der Eintrag von Holz verdoppelt wurde, fanden Brant et al. (2006) ein höheres Pilz/Bakterien Verhältnis im Vergleich zur Kontrollfläche. Eine andere Zusammensetzung der mikrobiellen Biomasse mit einem höheren Anteil pilzlicher Biomasse könnte daher unter Totholz zu einem verstärkten Abbau des dort eingetragenen C führen. Aus den Messungen der C_{Mik} waren bedingt durch die Methode (CFE) keine Rückschlüsse auf das Pilz/Bakterien Verhältnis möglich. Die CFE (*Chloroform Fumigation Extraction*) Methode (Vance et al. 1987) erfasst die gesamte mikrobielle Biomasse (Pilze und Bakterien) als einen Summenparameter. Ein Teil der Pilzbiomasse wie etwa starke Hyphen oder Rhizomorphen werden durch diese Methode nicht erfasst (mdl. Mitteilung J. Bauhus 2007). Dieser Anteil könnte sich unter Totholz verändert haben. Eine Veränderung des Pilz/Bakterien Verhältnisses unter Totholz könnte den Abbau des eingetragenen C aus dem Totholz beschleunigt haben.

Neben den Unterschieden in der Zusammensetzung der **mikrobiellen Biomasse** aufgrund der Zusammensetzung des organischen Materials kann es durch eine Erhöhung des Eintrags von C zum sogenannten „**Priming-Effect**“ kommen (Abbildung 34). Unter dem „Priming-Effect“, in Bezug auf SOC, versteht man eine starke kurzzeitige Zunahme in der Umsetzung (Mineralisierung) von SOC, hervorgerufen durch eine Veränderung der chemischen und physikalischen Umwelt der Mikroorganismen wie z.B. durch Zugabe von verfügbarem organischen Material, Düngung oder Wässerung (Kuzyakov et al. 2000). Der Eintrag von DOC aus dem Totholz könnte solch einen Priming-Effect darstellen. Brant et al. (2006)

konnten bei der Zugabe von Phenol und Oxalat zum Boden einen stärkeren Priming-Effect als bei der Zugabe von Glukose und Glutamat finden. Dieser Priming-Effect wurde auf einen höheren Umsatz der mikrobiellen Biomasse zurückgeführt. Ebenso könnte eine Schlüssel-funktion der Substrate vorhanden sein, auf die der Priming-Effect hin erfolgt (De Nobili et al. 2001). Hierbei wird die zusätzliche Atmung durch das Vorhandensein geringer Mengen dieser Substanzen hervorgerufen. Dies wird als eine Überlebensstrategie in substratarmen Böden gedeutet. In einer weiteren Studie von Fontaine et al. (2004) konnte nach Zugabe von Zellulose ein Anstieg der mikrobiellen Biomasse sowie eine Abnahme des SOC-Vorrates beobachtet werden.

Der Priming-Effect wird als ein kurzzeitiges Phänomen aufgefasst. Der erhöhte Eintrag organischen Materials unter Totholz ist jedoch ein Prozess, der über mehrere Dekaden hinweg mit unterschiedlicher Intensität abläuft. Ein kurzfristiger Wechsel in der Intensität des C-Flusses aus dem Totholz in den Boden könnte zu einer Änderung in der Zusammensetzung und in der Aktivität der mikrobiellen Biomasse führen. Dies käme dem Konzept der hohen Diversität in Systemen mit mittlerer Störungsintensität nahe. Die beobachteten DOC-Flüsse unter Totholz wiesen eher auf einen, wenn auch hohen, so doch ausgeglichenen Eintrag von C hin. Ein lang anhaltender Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden würde laut Definition nur zu Beginn zu einem Priming-Effect führen. Im weiteren Verlauf müsste es dann zu einer erhöhten Aktivität der mikrobiellen Biomasse kommen, die in der Lage ist, den zusätzlichen C aus dem Totholz zu mineralisieren. Eine höhere Aktivität der mikrobiellen Biomasse bei gleichem C_{Mik} -Gehalt tritt nach dem Konzept von Schimel und Weintraub (2003) dann auf, wenn die mikrobielle Biomasse nicht C sondern Nährstoff (z.B. N, P) limitiert ist. Im vorliegenden Falle stellte das Totholz eine starke C-Quelle dar. Dieser C-Austrag wurde nicht immer von einem Austrag an Nährstoffen (z.B. N) begleitet. Da der C- und N- Austrag aus Totholz teilweise unabhängig voneinander stattfand (Kapitel 3.2.4) ist es wahrscheinlich, dass bei höherem C-Angebot die Aktivität der mikrobiellen Biomasse stieg und bei höherem N-Angebot der C_{Mik} -Gehalt anstieg.

Neben den bisher diskutierten Möglichkeiten über den Verbleib des C aus dem Totholz stellt sich die Frage, ob der Boden unter Totholz überhaupt in der Lage wäre, mehr C zu akkumulieren. Dem Konzept von Six et al. (2002) folgend, der Hinweise auf eine **C-Sättigung** landwirtschaftlich genutzter Böden fand, kann eine C-Sättigung des Oberbodens durch die Belegung der freien Oberflächen an Mineralen mit C auftreten. Dieses Konzept kann nur schwer Erklärungen über den Verbleib des nicht gebundenen C geben. Es ist nicht

auszuschließen, dass der Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden auf vergleichbaren Böden, die deutlich niedrigere SOC-Vorräte aufweisen, zu einer Erhöhung der SOC-Vorräte geführt hätte. Durch Verwitterungs- und Versauerungsprozesse könnten im Boden freie Bindungsstellen für C an Mineraloberflächen entstehen, die rasch mit frischem C abgesättigt werden (Guggenberger und Kaiser 2003). Über den Umfang und zeitlichen Rahmen dieser Prozesse in gut gepufferten Böden, wie sie im NP Hainich zu finden sind, ist keine Aussage möglich.

Zusammenfassend kann man sagen, dass von den $1,83 \text{ kg C m}^{-2}$ (Kapitel 3.2.6), die im gesamten Abbauezeitraum von ca. 54 Jahren aus dem liegenden Totholz als DOC in den Boden gelangen, etwa drei Viertel ($1,32 \text{ kg C m}^{-2}$) im Boden gespeichert werden könnten. Wie groß der Anteil der Fragmentierung beim Transport des C in den Boden ist, konnte nicht geklärt werden. Der Großteil des C, der als DOC aus dem Totholz in den Boden gelangt, wird ebenso wie der ausgetauschte Anteil des SOC (20 %), mineralisiert. Wahrscheinlich gelangen nur geringe Mengen des DOC aus dem Totholz bis in tiefere Bodenhorizonte (B-Horizont) (Abbildung 34). Eine zusätzliche Akkumulation von SOC durch den Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden wurde für diesen Bestand nicht gefunden.

Der **Einfluss des liegenden Totholzes** führte nur bei der SEOC-Konzentration und dem $\delta^{13}\text{C}$ -SOC-Wert zu einer signifikanten Änderung im Vergleich zur Kontrolle. Die unabhängigen Totholzparameter, welche auf den eigentlichen Zustand des Totholzes verweisen (Restmasse, Dichte, Zersetzungsgrad, Rindenanteil), wirkten sich auf diese Bodenparameter (SEOC, $\delta^{13}\text{C}$ -SOC) aus, die eine qualitative Beschreibung der organischen Substanz im Boden zulassen. Wie im Ergebnisteil erwähnt, spielen hierbei vor allem die bereits abgelaufenen Prozesse des Totholzabbaus die entscheidende Rolle. Die Bodenparameter, die eine qualitative Beschreibung der organischen Substanz zulassen, erhöhten sich umso stärker, je stärker das Totholz abgebaut war. Man kann davon ausgehen, dass dies auf den Transport von Kohlenstoff aus dem Totholz in den Boden zurückzuführen ist. Insbesondere der $\delta^{13}\text{C}$ -SOC-Wert, der mit steigendem Zersetzungsgrad zunahm, verweist auf diesen Transport. Eine geringere Restmasse bedingte eine höhere SEOC-Konzentration, da der Abbau bei abnehmender Restmasse stetig voranschreitet und damit wahrscheinlich auch die Menge des bereits in den Boden gelangten DOC aus dem Totholz höher war. Warum allerdings der verbliebene Rindenanteil positiv mit den Residuen dieses linearen Zusammenhangs korreliert war, darüber kann nur spekuliert werden. Der Rindenanteil wird häufig von der Todesursache mitbestimmt. So

konnte beobachtet werden, dass Stämme, die durch Windwurf/dichteabhängige Mortalität anfielen, oft eine geringere Rindenbedeckung aufwiesen. Eventuell ist diese Beobachtung ein Ausdruck dessen, was an den fünf intensiv beobachteten Totholzstämmen (Kapitel 3.2.1) festgestellt wurde, nämlich dass unter Totholz, welches durch Spröbruch anfiel, deutlich geringere DOC-Konzentrationen im Mineralboden vorhanden waren. Der Totholzparameter Zeit seit Fall gab an, seit wann der Boden durch das Totholz bedeckt war. Der bestehende positive Zusammenhang mit der N_{\min} -Konzentration könnte mit der erwähnten Zunahme der Nitrat-Konzentrationen (Kapitel 3.2.4) im Bodenwasser unter Totholz bei nachlassender Pilzaktivität zusammenhängen.

Diese Zusammenhänge bestätigen die Hypothese, dass sich mit zunehmendem Totholzabbau der Einfluss des Totholzes auf den Boden erhöht. Besonders hervorzuheben ist die Bedeutung der bereits abgelaufenen Prozesse des Totholzabbaus über die in dieser Arbeit nur spekuliert werden kann. Neben den unterschiedlichen Todesursachen hatten die Zersetzergemeinschaft und deren Sukzession den wichtigsten Anteil an der Steuerung der Prozesse des Totholzabbaus. Da in dieser Arbeit ein Chronosequenzansatz als Ersatz für eine Zeitreihe verwendet wurde, waren keine Beobachtungen über den Verlauf des Totholzabbaus einzelner Stämme möglich. Über die individuellen Abbauprozesse einzelner Totholzstämmen ist daher nur wenig bekannt.

4 Schlussfolgerung

Aus der vorliegenden Studie können folgende Schlussfolgerungen gezogen werden:

Die beim Abbau von Buchen-Totholz durch Mikroorganismen freigesetzten Kohlenstoffverbindungen gelangen zum Teil als gelöster organischer Kohlenstoff (DOC) in den Boden. Die DOC-Flüsse im Bodenwasser unter Totholz sind deutlich höher als unter der organischen Auflage ohne Totholz. Es findet kein Transport von DOC aus dem Totholz in größere Bodentiefen (> 20 cm) statt.

Es konnte kein eindeutiger Zusammenhang zwischen dem Verlauf des Totholzabbaus und den DOC-Flüssen festgestellt werden. Die Konzentration des extrahierbaren organischen Kohlenstoffs im Mineralboden steigt mit dem zunehmenden Massenverlust der liegenden Totholzstämmen an. Totholzstämmen die durch Spröbruch (*Fomes fomentarius*) anfielen, scheinen über einen langen Zeitraum keine DOC-Quelle zu sein. Erst im fortgeschrittenen Zersetzungsstadium kommt es zu einem geringen DOC-Austrag. Während Totholzstämmen, die z.B. durch Windwurf anfielen und keinen Befall mit *F. fomentarius* aufweisen, im fortgeschrittenen Abbaustadium sehr starke DOC-Quellen sind.

Der Transport von Kohlenstoff aus dem Totholz in den Boden führte im betrachteten Bestand innerhalb von rund 30 Jahren zu keiner Erhöhung der Bodenkohlenstoffvorräte unter Totholz. Kohlenstoff, der aus dem Totholz in den Mineralboden gelangt, ersetzt den vorhandenen Bodenkohlenstoff im Verlaufe des Totholzabbaus bis zu einem Anteil von etwa 20 %. Der Austausch des Bodenkohlenstoffs führte zu einer verstärkten Mineralisierung des vorhandenen Bodenkohlenstoffs im Boden. Im Falle verringerter Bodenkohlenstoffvorräte nach Störungen (z.B. Windwurf) könnte Totholz den Wiederaufbau der Bodenkohlenstoffvorräte beschleunigen.

Durch Spröbruch (*Fomes fomentarius*) angefallenes Totholz hat eine höhere Abbaurate als durch Windwurf oder dichteabhängige Mortalität angefallenes Totholz. Die Abbaurate von Buchen-Totholz in bewirtschafteten Beständen kann sich somit durch die Selektion einer Todesursache deutlich von der in unbewirtschafteten Beständen unterscheiden.

5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurde der Transport von Kohlenstoff aus Totholz in den Boden und der Einfluss von Totholz auf den SOC-Vorrat im Boden untersucht. Die Untersuchung fand in einem ungleichaltrigen (0-250 Jahre) unbewirtschafteten Laubmischwald im Nationalpark Hainich (Thüringen, Deutschland) an liegenden Totholzstämmen der Baumart Buche (*Fagus sylvatica* L.) statt. Das Ziel dieser Arbeit war es, Kohlenstoffflüsse in Form von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC-*dissolved organic carbon*) aus dem Totholz in den Boden zu quantifizieren und die Bedeutung von Totholz für die Bodenkohlenstoffvorräte in diesem Bestand abzuschätzen.

Im Untersuchungsgebiet, dem „Weberstedter Holz“, wurden im Umkreis von 300 m um den Standort des Eddy-Kovarianz-Messturms (Max-Planck-Institut für Biogeochemie Jena) 30 liegende Totholzstämmen mit einem Mindestdurchmesser von 30 cm ausgewählt. Diese Totholzstämmen unterschieden sich in ihrer Zeit seit Tod (3-33 Jahre) und stellen so eine Chronosequenz („unechte Zeitreihe“) dar. Um das frei perkolierende Bodenwasser zu sammeln und den Austrag von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC-*dissolved organic carbon*), Anionen und Kationen aus dem Totholz und der Streu (Kontrolle) im Zeitraum März 2005 bis Dezember 2006 zu quantifizieren, wurden unter, an der Traufkante und neben (Kontrolle) fünf dieser Totholzstämmen Saugplattenlysimeter in 5-10 cm Bodentiefe installiert. In einem gepaarten Probennahmedesign wurden unter und neben 18 Totholzstämmen Bodenproben aus dem Mineralboden bis in eine Tiefe von 20 cm entnommen. Die Bodenproben wurden in drei Tiefenstufen geteilt (0-5, 5-10 und 10-20 cm) und auf ihren Gehalt an organischem Kohlenstoff (SOC-*soil organic carbon*), Gesamt-Stickstoff (N), extrahierbaren organischen Kohlenstoff (SEOC-*salt extractable organic carbon*), mikrobieller Biomasse und mineralischem Stickstoff (N_{\min}) hin untersucht. Außerdem wurde das Verhältnis der stabilen Kohlenstoffisotope ($\delta^{13}\text{C}$ -Wert) im Bodenkohlenstoff und im DOC bestimmt. Zur Abschätzung der Abbaurate des Totholzes wurden Daten zur „Zeit seit Tod“ und zum Masseverlust von 26 Totholzstämmen erhoben. Die Datierung des Totholzes erfolgte mittels dendrochronologischer Methoden. Zur Quantifizierung des Masseverlustes wurden Bohrwiderstandsmessungen (Holzdichtebestimmung) und Schätzungen zum Volumenverlust verwendet.

Die **Abbaurate** des liegenden Totholzes war, bei Anwendung eines einfachen exponentiellen Modells (Olson 1963), abhängig von der Todesursache. Die Todesursache Sprödebruch (Befall

mit *Fomes fomentarius*) ergab eine Abbaurate von $k = 0,075 \text{ a}^{-1}$ mit einer Verweilzeit ($t_{0,95}$) von 40 Jahren. Die Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität ergab eine signifikant niedrigere Abbaurate von $k = 0,025 \text{ a}^{-1}$ mit einer Verweilzeit ($t_{0,95}$) von 120 Jahren. Die Abbaurate aller Totholzstämmen lag bei $k = 0,056 \text{ a}^{-1}$ mit einer Verweilzeit ($t_{0,95}$) von 54 Jahren. Die Anpassung eines linearen Modells ergab einen höheren Korrelationskoeffizienten und ein höheres Signifikanzniveau als das einfache exponentielle Modell. Im linearen Modell gab es einen nichtsignifikanten Trend zu einer kürzeren Verweilzeit ($t_{1,0}$) von 30 Jahren bei der Todesursache Spröbruch gegenüber 67 Jahren bei der Todesursache Windwurf/dichteabhängige Mortalität. Die mittlere Verweilzeit ($t_{1,0}$) für alle Totholzstämmen lag bei 59 Jahren.

Die **DOC-Konzentrationen** unter Totholz waren über den gesamten Messzeitraum hinweg mit durchschnittlich $278 \pm 358 \text{ mg C l}^{-1}$ etwa 25-mal höher als die DOC-Konzentrationen unter der Streuschicht (Kontrolle) mit $11 \pm 2 \text{ mg C l}^{-1}$. Zwischen den fünf Totholzstämmen gab es große Unterschiede der DOC-Konzentrationen mit Minimalwerten von $12 \pm 4 \text{ mg C l}^{-1}$ und Maximalwerten von $696 \pm 655 \text{ mg C l}^{-1}$. Der höchste Einzelwert wurde am 19.10.2005 unter einem seit 16 Jahren liegenden Totholzstamm im fortgeschrittenen Zersetzungszustand mit 4317 mg C l^{-1} gemessen. An der Traufkante lagen die DOC-Konzentrationen mit $45 \pm 52 \text{ mg C l}^{-1}$ ebenfalls signifikant über denen der Kontrolle. Anhand der Untersuchungen der Konzentration des extrahierbaren organischen Kohlenstoffs (SEOC) unter 18 Totholzstämmen zeigte sich, dass mit zunehmendem Masseverlust des Totholzes eine Erhöhung der SEOC-Konzentration einhergeht. SEOC kann mit Einschränkungen als ein Maß für den löslichen SOC im Boden verwendet werden.

Der **DOC-Fluss** aus dem Totholz in den Boden von $76 \pm 117 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ war signifikant höher als an der Traufkante ($13,2 \pm 12,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) und der Kontrolle ($4,2 \pm 0,8 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$). Der DOC-Fluss im gesamten Bestand betrug bei einem Vorrat an liegendem Totholz von ca. $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$, welches bei einem mittleren Durchmesser von 0,36 m eine Fläche von $142 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ abdeckt, ca. $4,8 \text{ kg C ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$. Dies entspricht ca. 10 % des gesamten DOC-Flusses im Bestand.

Der **$\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC** unter Totholz war mit $-26,0 \pm 1,1 \text{ ‰}$ signifikant höher als derjenige der Kontrolle mit $-27,8 \pm 0,3 \text{ ‰}$. An der Traufkante war der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC mit $-26,4 \pm 0,9 \text{ ‰}$ ebenfalls signifikant gegenüber der Kontrolle erhöht. Die Differenz zwischen

Traufkante und Totholz war nicht signifikant. Der höhere $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC unter Totholz zeigt, dass sich der Unterschied im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert zwischen Totholz ($-25,5 \pm 1,0 \text{ ‰}$) und Streu ($-28,4 \pm 0,2 \text{ ‰}$ (Knohl 2005)) auch auf deren Abbauprodukte (DOC) niederschlägt. Unter Totholzstämmen, die keinen DOC-Austrag aufwiesen, entsprach der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des DOC dem $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC ($\sim -27,0 \text{ ‰}$). Dieser $\delta^{13}\text{C}$ -Wert war ebenfalls im SOC der Kontrolle zu finden. Ein Streuausschluss unter Totholz führt auch nach einer Zeit seit Fall von ca. 10 Jahren ohne C-Eintrag aus dem Totholz zu keiner messbaren Veränderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC.

Die **Konzentration des organischen Kohlenstoffs** im Mineralboden (SOC, 0-20 cm) unter Totholz war mit $3,91 \pm 0,74 \text{ ‰}$ nicht signifikant höher als die der Kontrolle mit $3,73 \pm 0,51 \text{ ‰}$. Eine signifikant höhere SOC-Konzentration war nur in 5-10 cm Bodentiefe zu finden (Totholz: $4,24 \pm 0,83 \text{ ‰}$; Kontrolle: $3,77 \pm 0,63 \text{ ‰}$).

Der **Bodenkohlenstoffvorrat** unter Totholz war in 0-5 cm Bodentiefe aufgrund niedrigerer Trockenrohichte des Bodens signifikant niedriger als die Kontrolle (Totholz: $2,02 \pm 0,36 \text{ kg C m}^{-2}$; Kontrolle: $2,35 \pm 0,23 \text{ kg C m}^{-2}$). Die SOC-Vorräte der gesamten Probentiefe von 0-20 cm waren nicht signifikant verschieden (Totholz: $6,4 \pm 0,9 \text{ kg C m}^{-2}$; Kontrolle: $6,6 \pm 0,6 \text{ kg C m}^{-2}$). Sowohl die SOC-Konzentration als auch der SOC-Vorrat unter Totholz zeigten keine Abhängigkeit von einem der Parameter, die den Zersetzungszustand des Totholzes beschreiben. Die Hypothese, nach der sich der SOC-Vorrat durch den Transport von C aus liegendem Buchentotholz in den Boden erhöht, muss für den betrachteten Zeitraum (~ 30 Jahre) und den betrachteten Bestand abgelehnt werden.

Der **$\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC** unter Totholz war in 0-5 und 5-10 cm Bodentiefe signifikant höher als derjenige der Kontrolle (0-5 cm Totholz: $-26,3 \pm 0,5 \text{ ‰}$, Kontrolle: $-27,1 \pm 0,3 \text{ ‰}$; 5-10 cm Totholz: $-26,1 \pm 0,4 \text{ ‰}$, Kontrolle: $-26,3 \pm 0,3 \text{ ‰}$). In 10-20cm gab es einen nicht signifikanten Trend zu höheren $\delta^{13}\text{C}$ -Werten des SOC unter Totholz (Totholz: $-25,7 \pm 0,4 \text{ ‰}$; Kontrolle: $-26,0 \pm 0,3 \text{ ‰}$). Der $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des SOC (0-20 cm Bodentiefe) wies einen schwachen, positiv signifikanten Zusammenhang mit dem Zersetzungsgrad der Totholzstämmen auf. Da Streuausschluss nicht zu einer Änderung des $\delta^{13}\text{C}$ -Wertes des SOC unter Totholz führte, ist die Zunahme der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC unter Totholz nur auf den Eintrag von C aus dem Totholz in den Boden zurückzuführen. In der Tiefenstufe 10-20 cm war weder die SOC-Konzentration unter Totholz noch der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC signifikant

höher als die Kontrolle. Daher ist es unwahrscheinlich, dass größere Mengen C aus dem Totholz bis in Bodentiefen größer 20 cm gelangt sind.

Der Anteil des Kohlenstoffs aus dem Totholz am SOC im Mineralboden konnte anhand der Unterschiede im $\delta^{13}\text{C}$ -Wert des C in der Streu und im Totholz sowie anhand der $\delta^{13}\text{C}$ -Werte des SOC unter Totholz im Vergleich zur Kontrolle abgeschätzt werden. Dieser Anteil nahm in 0-20 cm Bodentiefe mit der Zeit seit Fall des Totholzstammes und mit dem prozentualen Anteil des extrahierbaren organischen Kohlenstoffs (SEOC) am SOC zu. Bis zu einer Zeit seit Fall von ca. 20 Jahren stieg der Anteil des Kohlenstoffs aus dem Totholz am SOC im Mineralboden bis auf ca. 20 % an. Danach war kein weiterer Anstieg zu finden. Etwa $1,32 \text{ kg C m}^{-2}$ des C, der in Form von DOC und Fragmentierungsprodukten aus dem Totholz in den Mineralboden (0-20 cm) gelangt, wird im SOC gespeichert. Dies entspricht etwa 20 % des SOC-Vorrates der Kontrolle von $6,6 \text{ kg C m}^{-2}$. Alleine durch den DOC-Fluss, aus dem Totholz in den Boden von $76,2 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, könnte diese Menge an C innerhalb von rund 17 Jahren in den Boden transportiert werden.

Aus den Ergebnissen der vorliegende Arbeit lässt sich schließen, dass liegendes Buchentotholz zu keiner Erhöhung der Bodenkohlenstoffvorräte im betrachteten Bestand in einem Zeitraum von ~ 30 Jahren führte. Und dies, obwohl der Austrag von gelöstem organischen Kohlenstoff aus dem Totholz in den Boden etwa 20-mal höher war als derjenige aus der Streuschicht. Ein Teil dieses Kohlenstoffs ersetzt zusammen mit fragmentiertem Totholzmaterial innerhalb von rund 20 Jahren etwa 20 % des vorhandenen Bodenkohlenstoffs. Der ersetzte Bodenkohlenstoff wird wahrscheinlich, ebenso wie der Rest des aus dem Totholz in den Boden gelangten Kohlenstoffs, vollständig mineralisiert. Eine Verlagerung des Kohlenstoffs in Bodentiefen größer 20 cm ist unwahrscheinlich. Vermutlich verhindert das Fehlen freier Bindungsstellen an Mineraloberflächen eine nachweisbare zusätzliche Speicherung von Kohlenstoff aus dem Totholz im Boden. Nach Störungen, die einen Verlust von Kohlenstoff aus dem unterirdischen Kohlenstoffspeicher verursachen, könnte Totholz möglicherweise einen wichtigen Beitrag zum Auffüllen dieses Speichers leisten.

6 Summary

In this study the transport of carbon from coarse woody debris logs (CWD) into the soil and the influence of CWD on soil organic carbon (SOC) pools were investigated. The study site was an uneven aged (0-250 years) unmanaged mixed deciduous forest in the “Nationalpark Hainich” (Thuringia, Germany). The objects of study were logs of European beech (*Fagus sylvatica* L.). The overall objective was to quantify carbon fluxes of dissolved organic carbon (DOC) from CWD to the soil and to estimate the importance of carbon fluxes from CWD for the SOC pools in this stand.

In a study area (“Weberstedter Holz”) within the vicinity (300 m) of the eddy covariance tower of the Max Planck Institute for Biogeochemistry, Jena, 30 CWD logs with a minimum diameter of 30 cm were chosen. Those CWD logs differed in their time since death (3-33 years) and could be used as a chronosequence. Tension lysimeters were installed at 5-10 cm soil depth, underneath, at the edge and beside (control) five CWD logs in order to collect soil drainage water. Drainage water was analysed for DOC, cations and anions during the time from March 2005 to December 2006. In a paired sampling design soil samples were taken underneath and beside 18 CWD logs down to a soil depth of 20 cm (0-5, 5-10, 10-20 cm). Soil samples were analysed for SOC, total N, salt extractable organic carbon (SEOC), microbial biomass and mineral nitrogen. Stable carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ -value) were obtained for DOC and SOC. To estimate decay rates of CWD, the time since death and the mass loss were measured. Dendrochronological methods were used to assess the time since death, while the mass loss was calculated from estimates of volume loss and from density measurements (drill resistance).

The **decay rate of CWD** in a single exponential model (Olson 1963) was dependent on the cause of tree death. If the trees collapsed due to infestation with the fungus *Fomes fomentarius*, then the decay rate was $k = 0.075$ with a residence time ($t_{0.95}$) of 40 years. If the cause of death was wind throw or density dependent mortality then the decay rate was significantly lower with $k = 0.025$ and a residence time of 120 years. The mean decay rate for all CWD logs was $k = 0.056$ with a residence time of 54 years. A linear model produced a better fit (higher Pearson correlation coefficient and higher significance level) than the single exponential model. The linear model showed a non-significantly shorter residence time ($t_{1.0}$)

for the trees that were killed by *Fomes fomentarius* of 30 years compared to those killed by wind throw or density depending mortality (67 years).

The **DOC concentration** under CWD logs during the time of measurements, with $278 \pm 358 \text{ mg C l}^{-1}$, was about 25 times higher than under the control ($11 \pm 2 \text{ mg C l}^{-1}$). There was a high variability between the five investigated CWD logs. With a minimum at $12 \pm 4 \text{ mg C l}^{-1}$ and a maximum of $696 \pm 655 \text{ mg C l}^{-1}$. The highest DOC concentration of 4317 mg C l^{-1} was collected on the 19.10.2005 underneath a 16 year old CWD log in advanced decay status. Likewise the DOC concentration on the edge of the CWD logs was significantly higher ($45 \pm 52 \text{ mg C l}^{-1}$) than the control. The SEOC concentration, which with restrictions can be seen as a measurement for DOC, was correlated with the mass loss of the CWD.

The **DOC flux** from CWD logs to the soil ($76 \pm 117 \text{ g C y}^{-1}$) was significantly higher than from the edge of the logs ($13.2 \pm 12.2 \text{ g C y}^{-1}$) and from the litter (control) ($4.2 \pm 0.8 \text{ g C y}^{-1}$). With a pool of $40 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ the CWD logs cover an area of about $142 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ in this stand. The DOC flux from CWD logs in this stand is about $4.8 \text{ kg C ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$. This accounts for about 10 % of the DOC Fluxes in this stand.

The **$\delta^{13}\text{C}$ value** of DOC underneath CWD logs ($-26.0 \pm 1.1 \text{ ‰}$) and from the edge of the CWD logs ($-26.4 \pm 0.9 \text{ ‰}$) was significantly higher than the control ($-27.8 \pm 0.3 \text{ ‰}$). There was no significant difference between the $\delta^{13}\text{C}$ value of the DOC under CWD logs and at their edge. The higher $\delta^{13}\text{C}$ values of the DOC under CWD logs shows the influence of the difference in the $\delta^{13}\text{C}$ values between wood ($-25.5 \pm 1.0 \text{ ‰}$) and litter ($-28.4 \pm 0.2 \text{ ‰}$ (Knohl 2005)). The $\delta^{13}\text{C}$ value of DOC under CWD logs without signs of higher DOC concentrations compared to the control had the same $\delta^{13}\text{C}$ value as the SOC of the control (-27.0 ‰). Litter exclusion under CWD logs, without DOC flux from CWD, does not change the $\delta^{13}\text{C}$ value of SOC within a time range of about 10 years.

The **soil organic carbon concentration** in the mineral soil (0-20 cm) under CWD logs was not significantly higher ($3.91 \pm 0.74 \text{ ‰}$) than the control ($3.73 \pm 0.51 \text{ ‰}$). Only in 5-10 cm soil depth was a significantly higher SOC concentration under CWD logs detected (CWD: $4.24 \pm 0.83 \text{ ‰}$; control: $3.77 \pm 0.63 \text{ ‰}$).

The **soil organic carbon pools** under CWD logs in 0-5 cm soil depth were significantly lower than the control (CWD logs: $2.02 \pm 0.36 \text{ kg C m}^{-2}$; control: $2.35 \pm 0.23 \text{ kg C m}^{-2}$). This was due to lower bulk density of the soil in this depth. The SOC pools in 0-20 cm soil depth did not differ between treatments (CWD-logs: $6.4 \pm 0.9 \text{ kg C m}^{-2}$; control: $6.6 \pm 0.6 \text{ kg C m}^{-2}$). SOC concentrations and pools under CWD logs were not correlated with any parameter that describes the decay of the CWD logs. The hypothesis that carbon transport from CWD logs to the mineral soil will lead to an increase in the SOC pool has to be rejected. This is true for the observed stand and a time scale of about 30 years.

The $\delta^{13}\text{C}$ value of soil organic carbon under CWD logs in 0-5 and 5-10 cm soil depths was significantly higher than the control (0-5 cm CWD logs: $-26.3 \pm 0.5 \text{ ‰}$, control: $-27.1 \pm 0.3 \text{ ‰}$; 5-10 cm CWD logs: $-26.1 \pm 0.4 \text{ ‰}$, control: $-26.3 \pm 0.3 \text{ ‰}$). A non significant trend towards higher $\delta^{13}\text{C}$ values was found in 10-20 cm soil depth (CWD logs: $-25.7 \pm 0.4 \text{ ‰}$; control: $-26.0 \pm 0.3 \text{ ‰}$). The $\delta^{13}\text{C}$ values in 0-20 cm soil depth showed a weak correlation with the decay class of the CWD logs. Because litter exclusion did not cause a change in the $\delta^{13}\text{C}$ value of SOC under CWD logs, the increase of the $\delta^{13}\text{C}$ value of SOC under CWD logs was only caused by the transport of carbon from CWD logs to the soil. In 10-20 cm soil depth the SEOC concentration and the $\delta^{13}\text{C}$ value of SOC did not differ between soil under CWD logs and the control. Therefore it is unlikely that large amounts of carbon were transported from CWD logs into a soil depth greater than 20 cm.

The fraction of carbon from CWD logs in the SOC of the mineral soil (0-20 cm) was calculated by using the difference between the $\delta^{13}\text{C}$ value of the CWD logs and the litter, and the difference between the $\delta^{13}\text{C}$ value of SOC under the CWD logs and the control. This fraction increased with time since fall of the CWD log and with the percentage of SEOC from SOC. There was an increase of this fraction to about 20 % until a time since fall of about 20 years. For the remaining time since fall this fraction stayed constant. About 1.32 kg C m^{-2} of the carbon from DOC and the fragmentation products of the CWD logs is stored in the SOC pool. This equals about 20 % of the SOC pool (6.6 kg C m^{-2}). The DOC flux from CWD to the soil (76.2 g C m^{-2}) can transport this amount of carbon into the soil within 17 years.

The following conclusions can be drawn from this study. Although the flux of DOC from CWD logs to the soil is about 20 times higher than that from the litter layer without CWD logs, the transport of carbon from CWD logs to the mineral soil did not increase the

SOC pools in this stand within a timeframe of about 30 years. A part of this carbon from CWD logs exchanges within 20 years about 20 % of the existing SOC pool. It is probable that the exchanged carbon, as well as the additional carbon from the CWD logs, is completely mineralised in the soil. A carbon transport to a soil depth greater than 20 cm is unlikely. The lack of free mineral surfaces in the soil is presumably responsible for the observation that no additional carbon was stored under CWD logs. After disturbances, such as wind throw, which cause a loss of carbon from the mineral soil, CWD logs could have an important contribution to the restock of the belowground carbon storage.

7 Literaturverzeichnis

- Anderson TH, Domsch KH (1989) Ratios of Microbial Biomass Carbon to Total Organic-Carbon in Arable Soils. *Soil Biology and Biochemistry* 21: 471-479
- Bauhus J (2008) Rooting patterns of old-growth forests. Is above-ground structural and functional complexity mirrored below ground? In: Wirth C, Gleixner G, Heimann M (eds.), *Function and value of old-growth forests*, Ecological Studies, Springer-Verlag, Berlin
- Bauhus J, Pare D, Cote L (1998) Effects of tree species, stand age and soil type on soil microbial biomass and its activity in a southern boreal forest. *Soil Biology and Biochemistry* 30: 1077-1089
- Baum S, Sieber TN, Schwarze F, Fink S (2003) Latent infections of *Fomes fomentarius* in the xylem of European beech (*Fagus sylvatica*). *Mycological Progress* 2: 141-148
- Beneke C (2002) Totholzfall in einem Buchenaltbestand im Nationalpark Hainich/Thüringen. (100 S.). Dipl. Waldbau-Institut, Fakultät für Forst- und Umweltwissenschaften der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Freiburg i. Brsg.
- Bengtson P, Bengtsson G (2007) Rapid turnover of DOC in temperate forests accounts for increased CO₂ production at elevated temperatures. *Ecological Letters* 10:783-790
- Bergkvist B, Folkeson L (1992) Soil Acidification and Element Fluxes of a *Fagus sylvatica* Forest as Influenced by Simulated Nitrogen Deposition. *Water Air Soil Pollut.* 65: 111-133
- Bernoux M, Cerri CC, Neill C, de Moraes JFL (1998) The use of stable carbon isotopes for estimating soil organic matter turnover rates. *Geoderma* 82: 43-58
- Blaschke M (2005) Die Buchenkomplex-Krankheit – Mythos oder Realität? *LWF aktuell* 49: 13-15
- Boddy L (2001) Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing tree to complete decay of coarse woody debris. In: Jonnson BG, Kruys N (Eds) *Ecology of woody debris in boreal forests*, *Ecological Bulletins* 49: 43-56, Lund
- Boddy L, Swift MJ (1984) Wood decomposition in an abandoned beech and oak coppiced woodland in SE England. III: Decomposition and turnover of twigs and branches. *Holarctic Ecology* 7: 229-238
- Borken W, Xu YJ, Beese F (2004) Leaching of dissolved organic carbon and carbon dioxide emission after compost application to six nutrient-depleted forest soils. *Journal of Environmental Quality* 33: 89-98

- Brant JB, Sulzman EW, Myrold DD (2006) Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation. *Soil Biology and Biochemistry* 38: 2219-2232
- Brunner A, Kimmins JP (2003) Nitrogen fixation in coarse woody debris of *Thuja plicata* and *Tsuga heterophylla* forests on northern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1670-1682
- Bundt M, Widmer F, Pesaro M, Zeyer J, Blaser P (2001) Preferential flow paths: biological 'hot spots' in soils. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 729-738
- Busse MD (1994) Downed Bole-Wood Decomposition in Lodgepole Pine Forests of Central Oregon. *Soil Science Society of America Journal* 58: 221-227
- Chapin FS III, Matson PA, Mooney HA (2002) *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. Springer, New York
- Christensen M, Hahn K, Mountford EP, Odor P, Standovar T, Rozenbergar D, Diaci J, Wijdeven S, Meyer P, Winter S, Vrska T (2005) Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management* 210: 267-282
- Christensen M, Vesterdal L (2003) Physical and Chemical Properties of Decaying Wood in Two Danish Forest Reserves. *Nat-Man Working Report* 24 (16 S.).
- Cook ER, Peters K (1981) The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior tree ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin* 41: 45-53
- Debeljak M (2006) Coarse woody debris in virgin and managed forest. *Ecological Indicators* 6: 733-742
- De Nobili M, Contin M, Mondini C, Brookes PC (2001) Soil microbial biomass is triggered into activity by trace amounts of substrate. *Soil Biology and Biochemistry* 33: 1163-1170
- Erdmann M, Wilke H (1997) Quantitative und qualitative Tothholzerfassung in Buchenwirtschaftswäldern. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 116: 16-28
- Fink M, Krause P, Gleixner G, Flügel WA (2004) Verknüpfung von Bodenfeuchte- und DOC-Messungen zur Abschätzung des Kohlenstofftransportes durch Wasser in einem Waldökosystem - Eine Fallstudie. In: Bronstert A (Ed) *Wasser und Stofftransport in heterogenen Einzugsgebieten.- Forum für Hydrologie und Wasserbewirtschaftung* Heft 05, Band 2: 11-15
- Fontaine S, Bardoux G, Abbadie L, Mariotti A (2004) Carbon input to soil may decrease soil carbon content. *Ecological Letters* 7: 314-320

- Fridman J, Walheim M (2000) Amount, structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* 131: 23-36
- Gebauer G, Schulze ED (1991) Carbon and Nitrogen Isotope Ratios in Different Compartments of a Healthy and a Declining Picea-Abies Forest in the Fichtelgebirge, NE Bavaria. *Oecologia* 87: 198-207
- Gleixner G, Danier HJ, Werner RA, Schmidt HL (1993) Correlations between the C-13 Content of Primary and Secondary Plant-Products in Different Cell Compartments and That in Decomposing Basidiomycetes. *Plant Physiology* 102: 1287-1290
- Gleixner G, Kramer C, Hahn V, Sachse D (2005) The effect of biodiversity on carbon storage in soils. In: Scherer-Lorenzen M, Körner C, Schulze ED (eds.), *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*, Springer Verlag, Berlin Heidelberg: 165-180
- Glugla G (1969) Berechnungsverfahren zur Ermittlung des aktuellen Wassergehaltes und Gravitationswasserabflusses im Boden. *Albrecht-Thaer-Archiv* 13: 371-376
- Goulden ML, Munger JW, Fan SM, Daube BC, Wofsy SC (1996) Measurements of carbon sequestration by long-term eddy covariance: Methods and a critical evaluation of accuracy. *Global Change Biology* 2: 169-182
- Grove SJ (2002) Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 1-23
- Guggenberger G, Kaiser K (2003) Dissolved organic matter in soil: challenging the paradigm of sorptive preservation. *Geoderma* 113: 293-310
- Hafner SD, Groffman PM, Mitchell MJ (2005) Leaching of dissolved organic carbon, dissolved organic nitrogen, and other solutes from coarse woody debris and litter in a mixed forest in New York State. *Biogeochemistry* 74: 257-282
- Hagedorn F, Saurer M, Blaser P (2004) A C-13 tracer study to identify the origin of dissolved organic carbon in forested mineral soils. *European Journal of Soil Science* 55: 91-100
- Hahn V, Buchmann N (2004) A new model for soil organic carbon turnover using bomb carbon. *Global Biogeochemical Cycle* 18: GB1019
- Hakkenberg R, Churkina G, Rodeghiero M, Börner A, Steinhof A, Cescatti A (2008) Temperature sensitivity of the turnover times of soil organic matter in forests. *Ecological Applications* 18:119-131
- Harmon ME, Harmon J, Rock J (2005) Coarse woody debris Global Database (CarboInvent). http://afoludata.jrc.it/carboinvent/cidb_cwdgdb.cfm Zugriff: 30.01.2008

- Harmon ME, Franklin JF, Swanson FJ, Sollins P, Gregory SV, Lattin JD, Anderson NH, Cline SP, Aumen NG, Sedell JR, Lienkaemper GW, Cromack KJ, Cummins KW (1986) Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 15: 133-302
- Harmon ME, Sexton J (1996) Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. US LTER Publication No. 20: (42 S.)
- Heilmann-Clausen J (2001) A gradient analysis of communities of macrofungi and slime moulds on decaying beech logs. *Mycological Research* 105: 575-596
- Heilmann-Clausen J, Boddy L (2005) Inhibition and stimulation effects in communities of wood decay fungi: Exudates from colonized wood influence growth by other species. *Microbial Ecology* 49: 399-406
- Heilmann-Clausen J, Christensen M (2004) Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 201: 105-119
- Helle G, Schleser GH (2004) Beyond CO₂-fixation by Rubisco - an interpretation of C-13/C-12 variations in tree rings from novel intra-seasonal studies on broad-leaf trees. *Plant Cell and Environment* 27: 367-380
- Holmes RL (1992) Program COFECHA: Version 3. The University of Arizona, Tucson
- Holub SM, Spears JDH, Lajtha K (2001) A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal Forestry Research* 31: 1894-1902
- Hövmeyer K, Schauer mann J (2003) Succession of Diptera on dead beech wood: A 10-year study. *Pedobiologia* 47: 61-75
- Hungate RE (1940) Nitrogen Content of Sound and Decayed Coniferous Woods and Its Relation to Loss in Weight During Decay. *Botanical Gazette* 102: 382-392
- Insam H, Domsch KH (1988) Relationship between Soil Organic-Carbon and Microbial Biomass on Chronosequences of Reclamation Sites. *Microbial Ecology* 15: 177-188
- Janisch JE, Harmon ME (2002) Successional changes in live and dead wood carbon stores: implications for net ecosystem productivity. *Tree Physiology* 22: 77-89
- Joergensen RG (1996) The fumigation-extraction method to estimate soil microbial biomass: Calibration of the k(EC) value. *Soil Biology & Biochemistry*. 28: 25-31
- Jurgensen MF, Larsen MJ, Wolosiewicz M, Harvey AE (1989) A Comparison of Dinitrogen Fixation Rates in Wood Litter Decayed by White-Rot and Brown-Rot Fungi. *Plant and Soil* 115: 117-122

- Kahl T (2003) Abbauraten von Fichtentotholz (*Picea abies* (L.) Karst.)-Bohrwiderstandsmessungen als neuer Ansatz zur Bestimmung des Totholzabbaus, einer wichtigen Größe im Kohlenstoffhaushalt mitteleuropäischer Wälder. Biologisch-Pharmazeutische Fakultät, Institut für Ökologie. Friedrich-Schiller-Universität Jena, Jena, M.sc.
- Kahl T, Wirth C, Mund M, Böhnisch G, Schulze ED (submitted) Using drill resistance to quantify the density in coarse woody debris of Norway spruce. *European Journal of Forest Research*
- Kaiser K, Guggenberger G, Haumaier L, Zech W (2002) The composition of dissolved organic matter in forest soil solutions: changes induced by seasons and passage through the mineral soil. *Organic Geochemistry* 33: 307-318
- Kayahara GJ, Klinka K, Lavkulich LM (1996) Effects of decaying wood on eluviation, podzolization, acidification, and nutrition in soils with different moisture regimes. *Environmental Monitoring and Assessment* 39: 485-492
- Knohl A, Schulze ED, Kolle O, Buchmann N (2003) Large carbon uptake by an unmanaged 250-year-old deciduous forest in Central Germany. *Agricultural and Forest Meteorology*. 118: 151-167
- Knohl A, Werner RA, Brand WA, Buchmann N (2005) Short-term variations in delta C-13 of ecosystem respiration reveals link between assimilation and respiration in a deciduous forest. *Oecologia* 142: 70-82
- Kraigher H, Jurc D, Kalan P, Kutnar L, Levanic T, Rupel M, Smolej I (2003) Beech Coarse Woody Debris Characteristics in two Virgin Forest Reserves in Southern Slovenia. Nat-Man Working Report 25 (27 S.)
- Krankina ON, Harmon ME, Griazkin AV (1999) Nutrient stores and dynamics of woody detritus in a boreal forest: modelling potential implications at the stand level. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 20-32
- Krzyszowska-Waitkus A, Vance GF, Preston CM (2006) Influence of coarse wood and fine litter on forest organic matter composition. *Canadian Journal of Soil Science* 86: 35-46
- Kuzyakov Y, Friedel JK, Stahr K (2000) Review of mechanisms and quantification of priming effects. *Soil Biology & Biochemistry*. 32: 1485-1498
- Laiho R, Prescott CE (1999) The contribution of coarse woody debris to carbon, nitrogen, and phosphorus cycles in three Rocky Mountain coniferous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1592-1603

- Lambert RL, Lang EG, Reiners WA (1980) Loss of mass and chemical change in decaying boles of a subalpine balsam fir forest. *Ecology* 61: 1460-1473
- Lamontagne S, Schiff SL, Elgood RJ (2000) Recovery of N-15-labelled nitrate applied to a small upland boreal forest catchment. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1165-1177
- Loader NJ, Robertson I, McCarroll D (2003) Comparison of stable carbon isotope ratios in the whole wood, cellulose and lignin of oak tree-rings. *Paleogeography Paleoclimatology Paleoecology* 196: 395-407
- Lodge DJ (1997) Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6: 681-688
- Manning DB (2003) Gap studies in the Weberstedter Holz, a near natural beech forest in Central Germany. Nat-Man Projekt, Work Report 20
- Mattson KG, Swank WT, Waide JB (1987) Decomposition of Woody Debris in a Regenerating, Clear-Cut Forest in the Southern Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 712-721
- McCarthy JF, Zachara JM (1989) Subsurface Transport of Contaminants - Mobile Colloids in the Subsurface Environment May Alter the Transport of Contaminants. *Environmental Science & Technology* 23: 496-502
- Mette HJ, Korell U (1989) Richtzahlen und Tabellen für die Forstwirtschaft - Grundlagen der Forstnutzung, Nutzung der Dendromasse, Verwertung von Rohholz, Arbeitskraft, Arbeitsnormung, Arbeitsleistung, Maschinen und Geräte der Rohholzerzeugung und Rohholzbereitstellung, Forstwegebau, Internationale Standardisierung, Maßsystem, Einheiten. VEB Deutscher Landwirtschaftsverlag, Berlin
- Michalzik B, Kalbitz K, Park JH, Solinger S, Matzner E (2001) Fluxes and concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen - a synthesis for temperate forests. *Biogeochemistry* 52: 173-205
- Morari F (2006) Drainage flux measurement and errors associated with automatic tension-controlled suction plates. *Soil Science Society of America Journal* 70: 1860-1871
- Müller J, Engel H, Blaschke M (2007) Assemblages of wood-inhabiting fungi related to silvicultural management intensity in beech forests in southern Germany. *European Journal of Forest Research* 126: 513-527
- Müller-Using SI, Bartsch N (2003) Dynamics of woody debris in a beech stand (*Fagus sylvatica* L.) in Solling. Input, causes and decomposition of woody debris. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 174: 122-130

- Müller-Using SI (2005) Totholzynamik eines Buchenbestandes im Solling. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Reihe A, Bd. 193: 175 S.
- Mund M (2004) Carbon pools of European beech forests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management. Berichte des Forschungszentrums Waldökosysteme Reihe A, Bd. 189: 255 S.
- Mund M, Schulze ED (2006) Impacts of forest management on the carbon budget of European beech (*Fagus sylvatica*) forests. Allgemeine Forst und Jagdzeitung 177: 47-63
- Nadelhoffer KF, Fry B (1988) Controls on Natural N-15 and C-13 Abundances in Forest Soil Organic-Matter. Soil Science Society of America Journal 52: 1633-1640
- Oberdorfer E (1994) Pflanzensoziologische Exkursionsflora. Verlag Eugen Ulmer, München
- Ódor P, Heilmann-Clausen J, Christensen M, Aude E, van Dort KW, Piltaver A, Siller I, Veerkamp MT, Walley R, Standovar T, van Hees AFM, Kosec J, Matocec N, Kraigher H, Grebenc T (2006) Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. Biological Conservation 131: 58-71
- Ódor P, Standovár T (2003) Changes of Physical and Chemical Properties of Dead Wood during Decay: Hungary. Nat-Man Working Report 23 (29 S.).
- Ódor P, Van Hees AFM (2004) Preferences of dead wood inhabiting bryophytes for decay stage, log size and habitat types in Hungarian beech forests. Journal of Bryology 26: 79-95
- Olson JS (1963) Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. Ecology 44: 322-330
- Park JH, Matzner E (2003) Controls on the release of dissolved organic carbon and nitrogen from a deciduous forest floor investigated by manipulations of aboveground litter inputs and water flux. Biogeochemistry 66: 265-286
- Perruchoud D, Joos F, Fischlin A, Hajdas I, Bonani G (1999) Evaluating timescales of carbon turnover in temperate forest soils with radiocarbon data. Global Biogeochemical Cycle 13:555-573
- Preston CM, Trofymow JA, Flanagan LB (2006) Decomposition, delta C-13, and the "lignin paradox". Canadian Journal of Soil Science 86: 235-245
- Rayner ADM, Boddy L (1988) Fungal decomposition of wood: Its biology and Ecology. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore

- Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, Papale D, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Gilmanov T, Granier A, Grunwald T, Havrankova K, Ilvesniemi H, Janous D, Knohl A, Laurila T, Lohila A, Loustau D, Matteucci G, Meyers T, Miglietta F, Ourcival JM, Pumpanen J, Rambal S, Rotenberg E, Sanz M, Tenhunen J, Seufert G, Vaccari F, Vesala T, Yakir D, Valentini R (2005) On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology* 11: 1424-1439
- Rennert T, Gockel KF, Mansfeldt T (2007) Extraction of water-soluble organic matter from mineral horizons of forest soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 170: 514-521
- Runge A (1990) Zur Sukzession der Pilzbesiedlung auf Totholz. *NZ NRW Seminarberichte* 4: 6-9
- Schäfer M (2002) Zersetzung der sturmgeworfenen Buchenstämme. In: Willig JE (Ed) *Naturwaldreservate in Hessen 8 - Weiherkopf - Natürliche Entwicklung von Wäldern nach Sturmwurf*, J. D. Sauerländer's Verlag, Wiesbaden: 49-60.
- Scheffer F, Schachtschabel P (2002) *Lehrbuch der Bodenkunde*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg; Berlin
- Schimel JP, Weintraub MN (2003) The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry* 35: 549-563
- Schlesinger WH, Raikes JA, Hartley AE, Cross AE (1996) On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77: 364-374
- Schmidt O (2006) *Wood and tree fungi (Biology, Damage, Protection, and Use)*. Springer, Berlin Heidelberg
- Schowalter TD, Zhang YL, Sabin TE (1998) Decomposition and nutrient dynamics of oak *Quercus* spp. logs after five years of decomposition. *Ecography* 21: 3-10
- Schweingruber FH (1988) *Tree-ring: Basics and applications of dendrochronology*. Reidel Publication, Dordrecht
- Siitonen J (2001) Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. In: Jonsson BG, Kruys N (Eds) *Ecology of woody debris in boreal forests* 49: 11-42, Lund
- Six J, Conant RT, Paul EA, Paustian K (2002) Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils. *Plant Soil* 241: 155-176

- Skomarkova MV, Vaganov EA, Mund M, Knohl A, Linke P, Boerner A, Schulze ED (2006) Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees - Structure and Function* 20: 571-586
- Sollins P (1982) Input and decay of coarse woody debris in coniferous stands in western Oregon and Washington. *Canadian Journal Forestry Research* 12:18-28
- Spears JDH, Holub SM, Harmon ME, Lajtha K (2003) The influence of decomposing logs on soil biology and nutrient cycling in an old-growth mixed coniferous forest in Oregon, USA. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2193-2201
- Spears JDH, Lajtha K (2004) The imprint of coarse woody debris on soil chemistry in the western Oregon Cascades. *Biogeochemistry* 71: 163-175
- TLWJF (1997) Die forstlichen Wuchsbezirke Thüringens. Thüringer Landesanstalt für Wald, Jagd und Fischerei, Gotha
- TLWJF (2007) Forstschutzmeldedienst (Waldschutzdatenbank; Stand 10.04.2007) Thüringer Landesanstalt für Wald, Jagd und Fischerei, Abteilung Waldschutz und Waldzustandsüberwachung, Referat Waldschutz, Gotha
- Vance ED, Brookes PC, Jenkinson DS (1987) An Extraction Method for Measuring Soil Microbial Biomass-C. *Soil Biology and Biochemistry* 19: 703-707
- van Hees AFM (2003) Decay and Physical-chemical Characteristics of Dead Beech Wood in the Netherlands. *Nat-Man Working Report* 45 (p 11).
- Vygodskaya NN, Schulze ED, Tchepakova NM, Karpachevskii LO, Kozlov D, Sidorov KN, Panfyorov MI, Abrazko MA, Shaposhnikov ES, Solnzeva ON, Minaeva TY, Jeltuchin AS, Wirth C, Pugachevskii AV (2002) Climatic control of stand thinning in unmanaged spruce forests of the southern taiga in European Russia. *Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology* 54: 443-461
- Werner RA, Brand WA (2001) Referencing strategies and techniques in stable isotope ratio analysis. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* 15: 501-519
- Wirth C, Messier C, Bergeron Y, Frank D, Fankhänel A (in review) Old-growth forest definitions: a pragmatic view. In Wirth C, Gleixner G, Heimann M (eds.) *Old-growth forests: Function and value*. Ecological Studies, Springer New York, Berlin, Heidelberg.
- Wolters V, Joergensen RG (1991) Microbial Carbon Turnover in Beech Forest Soils at Different Stages of Acidification. *Soil Biology and Biochemistry* 23: 897-902

- Yatskov M, Harmon ME, Krankina ON (2003) A chronosequence of wood decomposition in the boreal forests of Russia. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 1211-1226
- Yavitt JB, Fahey TJ (1985) Chemical-Composition of Interstitial Water in Decaying Lodgepole Pine Bole Wood. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 1149-1153
- Zsolnay A (2003) Dissolved organic matter: artefacts, definitions, and functions. *Geoderma*

Danksagung

Prof. Dr. E.-D. Schulze danke ich für seine Geduld und für die ausgezeichnete Möglichkeit, meine Arbeit am Max-Planck-Institut für Biogeochemie in Jena anzufertigen.

Prof. Dr. J. Bauhus danke ich für sein Vertrauen. Er hat mich, nahezu ungesehen, als Doktorand an seinem Lehrstuhl angenommen. Vor allem danke ich ihm für die Diskussionen während meiner kurzen Besuche in Freiburg i. Brsg., die mir meine Arbeit aus einem anderen Blickwinkel zeigten.

Mein besonders herzlicher Dank gilt Dr. Martina Mund. Dies nicht nur, weil sie mich auf die Idee für diese Arbeit gebracht hat. Ohne ihre stete fachliche und moralische Unterstützung wäre ich an manchen Problemen verzweifelt. Unsere Diskussionen haben immer über das Eigentliche hinaus geführt und so oft die großen Zusammenhänge klar werden lassen. Ihre Begeisterung dafür, spannende Fragen aufzuwerfen und sie mit allen Mitteln zu ergründen, ist ausgesprochen ansteckend.

Für die hervorragende Datierung der Totholzstämmen danke ich meinem Praktikanten Andreas Ostrowski. Den studentischen Hilfskräften Hannes Müller Schmied, Matthias Barthel, Antje Werner, Cathrin Meißner, Enrico Weber, Kathrin Henkel und Dominic Etzold danke ich besonders für ihre zum Teil aufopferungsvolle Hingabe beim Umdrehen von Totholzstämmen, Schleppen (oder Tragen) von Bodenwasser, Sieben und Mahlen von Bodenproben und Aufarbeiten von Wasserproben. Für die zuverlässige Messung der Bodenwasserproben danke ich Sandra Matthäi, Ines Hilke und Dr. M. Rässler aus der Zentralen Analytik des MPI. Der Freilandabteilung, namentlich Olaf Kolle und Agnes Fastnacht, danke ich für die Bereitstellung der Messinstrumente. Für die mykologischen Antworten auf meine Fragen danke ich Angela Nüske. Zur schnelleren Berechnung der Resistographdaten waren die Makros von Gerhard Böhnisch sehr hilfreich. Vielen Dank für die Hilfe im Labor von Iris Kuhlmann, die Beantwortung statistischer Fragen durch Jens Schuhmacher und die Hainichdaten von Werner Kutsch. Gerd Gleixner und Claudia Czimeczik danke ich für die Hilfe bei der Interpretation der Isotopendaten. Danke an Fernando, Lisa, Sandra, Carolin, Lutz, Axel, Ali, Marco, Uli und Dirk für die Diskussionen über die Arbeit und auch einfach nur so. Ohne die Pausen vor der Tür wäre so manche Idee mit den lieben Kollegen nie diskutiert worden und einfach ver-raucht.

Meinen lieben Boffeldern danke ich dafür, dass sie mich immer unterstützt und an mich geglaubt haben.

Ich hoffe, dass das Inlandeis auf Grönland noch lange da bleibt wo es ist. Denn sonst wird das meine liebe Anja sehr traurig machen. Vielen Dank für alles.