



Scopus Indexed Journal

Waldökologie, Landschaftsforschung und Naturschutz – Forest Ecology, Landscape Research and Nature Conservation

www.afsv.de/index.php/waldoekologie-landschaftsforschung-und-naturschutz


Tiefendurchwurzelung von Waldbäumen in Nordwest-Deutschland

Deep rooting of trees in North-West Germany

Victor Steinmann, Rahel Sutterlütli & Martin Jansen

Abstract

Many studies confirm that trees are able to form an extensive root system. However, little is known about the importance of deep roots for tree growth. To support the forest site mapping in assessing forest sites with regard to species selection, we aim to quantify the vertical fine root ($< 2\text{ mm}$) distribution on unconsolidated Quaternary sediments. Using a modification of the profile wall method, we recorded the root distribution of seven species in a total of 62 profiles up to a maximum depth of 3.9 m. For all species with more than 5 replications, we tested the influence of the site characteristics as summarized by the indices for substrate, nutrient and water supply as well as the influence of the tree dimensions (height and diameter at breast height) on the maximum root depth and average number of roots in the first metre of the profile. We did not find a significant influence of the mentioned parameters on the maximum rooting depth. Therefore, we can interpret our results independently from the respective tree dimensions and profile characteristics. Total rooting depth varied between 60 cm and 3.9 m (maximum observed depth). We found rooting depths of $> 300\text{ cm}$ in more than 30 % of all observations. The rooting depth of spruce ($173\text{ cm} \pm 80\text{ cm}$) was significantly lower than the one of beech ($282 \pm 74\text{ cm}$) and Douglas-fir ($275 \pm 68\text{ cm}$), but not significantly different from the one of European larch ($209 \pm 55\text{ cm}$). Independent of the tree species, approximately 75 % of the observed fine root tips are located in the first metre of the profile. The results indicate that the rooting depth is influenced by nutrient availability in the profile. We found that profiles with carbonate in the subsoil show increased rooting depths in the case of beech trees. Besides the species-specific differences, nutrient availability seems to have a considerable impact on the distribution of fine roots. Using this method, we cannot ultimately determine the maximum rooting depth of trees. This is due to the occurrence of gaps with a maximum extent of 2.7 m along the vertical transect considered in the quantification of fine roots. The data obtained from

the profiles do not conclusively show the maximum rooting depth. Therefore, we use the term “maximum observed rooting depth”.

Keywords: Rooting depth, deep soil, water resources, nutrient resources, trees

Zusammenfassung

Viele Studien belegen, dass Bäume ein ausgesprochen tiefreichendes Wurzelwerk ausbilden können. Dennoch ist nur wenig über die Bedeutung der Tiefendurchwurzelung für das Baumwachstum bekannt. Zur Unterstützung der forstlichen Standortskartierung bei der Einschätzung von Waldstandorten in Bezug auf eine standortgerechte Baumartenwahl wird mit dieser Arbeit das Ziel verfolgt, die Tiefendurchwurzelung auf quartären Lockersedimenten zu quantifizieren. Mit einer Abwandlung der Profilwandmethode wurde die Wurzelverteilung von sieben Baumarten in 62 Bodenprofilen bis zu einer Tiefe von 3,9 m erfasst. Für die Baumarten Buche, Fichte, Lärche und Douglasie testeten wir den Einfluss der Standortmerkmale, zusammengefasst als Indizes für die Substrat-, Nährstoff- und Wasserversorgung nach dem niedersächsischen Standortskartierungsschlüssel, sowie den Einfluss der Baumdimensionen (Höhe und Brusthöhendurchmesser) auf die maximale Wurzeltiefe und die durchschnittliche Anzahl der Wurzeln im ersten Meter des Profils. Zusätzlich wurde der Einfluss tiefliegender carbonathaltiger geologischer Schichten untersucht.

In dieser Studie konnten keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der beobachteten Durchwurzelungstiefe und den unabhängigen Variablen Baumdimension, Bodenart und Standortskennziffern festgestellt werden. Daher können unsere Ergebnisse unabhängig von den Baumdimensionen und den Standortfaktoren im Profil interpretiert werden. Die erfassten Durchwurzelungstiefen variieren zwischen 60 cm und der maximal beobachteten Tiefe von 3,9 m. In über 30 % der Profile wurden Durchwurzelungstiefen von mehr als 3 m beobachtet. Die Durchwurzelungstiefe der Fichte ($173\text{ cm} \pm 80\text{ cm}$) ist signifikant geringer als die der Buche ($282 \pm 74\text{ cm}$) und Douglasie ($275 \pm 68\text{ cm}$), jedoch

nicht gegenüber der Europäischen Lärche (209 ± 55 cm). Unabhängig von der Baumart befinden sich etwa 75 % der Feinwurzeln innerhalb des ersten Meters des Mineralbodens. Neben artspezifischen Unterschieden geben die Ergebnisse einen deutlichen Hinweis darauf, dass die Durchwurzelung im Wesentlichen durch die Nährstoffverfügbarkeit beeinflusst wird. So weisen Standorte mit carbonathaltigen geologischen Schichten im Untergrund eine signifikant größere Durchwurzelungstiefe auf. Die maximale Durchwurzelungstiefe kann mit der verwendeten Profilmethode nicht bestimmt werden. Da in den für die Zählungen berücksichtigten Ausschnitten immer wieder Lücken ohne Feinwurzeln mit einer Größe von bis zu 2,7 m auftreten, lässt das Vorkommen oder Fehlen von Feinwurzeln am tiefsten Profilpunkt keinen Rückschluss auf tiefere Bodenabschnitte zu. Wir haben daher den Begriff der "maximal beobachteten" Durchwurzelungstiefe benutzt. Einerseits besteht die Vermutung, dass die Durchwurzelung weitaus tiefer als der beobachtete Profilausschnitt reicht, andererseits kann über eine iterative Funktionsanpassung an die vorgefundene Wurzelverteilung gezeigt werden, dass die maximale Tiefenausdehnung des Wurzelsystems wahrscheinlich annähernd erreicht wird.

Schlüsselwörter: Durchwurzelung, maximale Durchwurzelungstiefe, Unterboden, Wasserressourcen, Nährstoffe

1 Einleitung

Während die oberirdische Biomasse von Wäldern in einer immer höheren räumlichen Auflösung sehr präzise dargestellt werden kann (u. a. SEIDEL et al. 2015, BAYER et al. 2013), sind die Kenntnisse über die nicht sichtbaren Anteile, insbesondere die Wurzelsysteme, weiterhin sehr rudimentär. Wurzeluntersuchungen beschränken sich wegen des großen methodischen Aufwands in der Regel auf Einzelstudien (DINIS 2014) oder auf junge Bäume (ANNIGHÖFER et al. 2022). Dabei werden meist Stichproben eines weitverzweigten Systems untersucht. Oftmals beschränken sich die Untersuchungen auch auf den Oberboden, obwohl wir wissen, dass Wurzelsysteme von einigen Baumarten bis mehrere Dekameter tief reichen können (CANADELL et al. 1996).

Das beschränkte Wissen steht im deutlichen Widerspruch zur Funktionalität der unterirdischen Biomasse. Der unterirdische C-Speicher speist sich bis zu 70 % aus der Wurzelbiomasse (CLEMMENSEN et al. 2013), insbesondere in tieferem Boden ist sie die wichtigste C-Quelle. Ohne eine genaue Kenntnis der verfügbaren unterirdischen Ressourcen durch Ausdehnung des Wurzelsystems und die Prozesse der Wasser- und Nährstoffaufnahme ist eine Beschreibung des Wachstums- und Gefährdungspotenzials von Wäldern bzw. Baumarten mit entsprechenden Unsicherheiten behaftet.

Große Unklarheit herrscht insbesondere in Bezug auf die maximale Durchwurzelungstiefe. Diese kann anhand direkter Messungen nur durch Ausgraben von einzelnen Bäumen bestimmt werden (z. B. DINIS 2014). Die an Einzelbäumen dokumentierten Auswirkungen von Umweltvariablen auf die Durchwurzelung sind nicht statistisch auswertbar, sodass in quantitativen Studien die Beobachtungstiefe häufig von vornherein festgelegt wird (z. B. in MEIER et al. 2018). Besonders in Hinblick auf die steigende Frequenz von kombinierten Hitze- und Trocken-Phasen (TRIPATHY et al. 2023) gilt es zu prüfen, welche Ressourcen den Bäumen im Fall von Extremereignissen zur Verfügung stehen. Während den Baumwurzeln auf flachgründigen Standorten durch die Öffnungsweite der

Klüfte im Ausgangsgestein Grenzen gesetzt sind (SCHWINNING et al. 2010), fallen die mechanischen Barrieren für das Wurzelwachstum auf Lockersedimenten weg.

In dieser Studie quantifizierten wir die Feinwurzelverteilung bis in eine Tiefe von maximal 3,9 m auf Lockersubstraten im Nordwestdeutschen Tiefland. Wir vermuten artspezifische Unterschiede in der maximalen beobachteten Durchwurzelungstiefe und der Durchwurzelungsintensität des Profils. Außerdem nehmen wir an, dass sich der Standort auf die vertikale Ausdehnung und die Feinwurzelverteilung der Wurzelsysteme auswirkt.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das rund 300 ha große Untersuchungsgebiet „Garlstorf“ liegt 50 km südlich von Hamburg im ehemaligen Heidegebiet „Lüneburger Heide“ (Abb. 1). Die Landschaftsgeschichte ist geprägt von einer langen Zeit der Heidebewirtschaftung und Bodennährstoffexporten durch jahrhundertlange Plaggenutzung. Ende des 19. Jahrhunderts wurden die devastierten Gebiete hauptsächlich mit Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*),

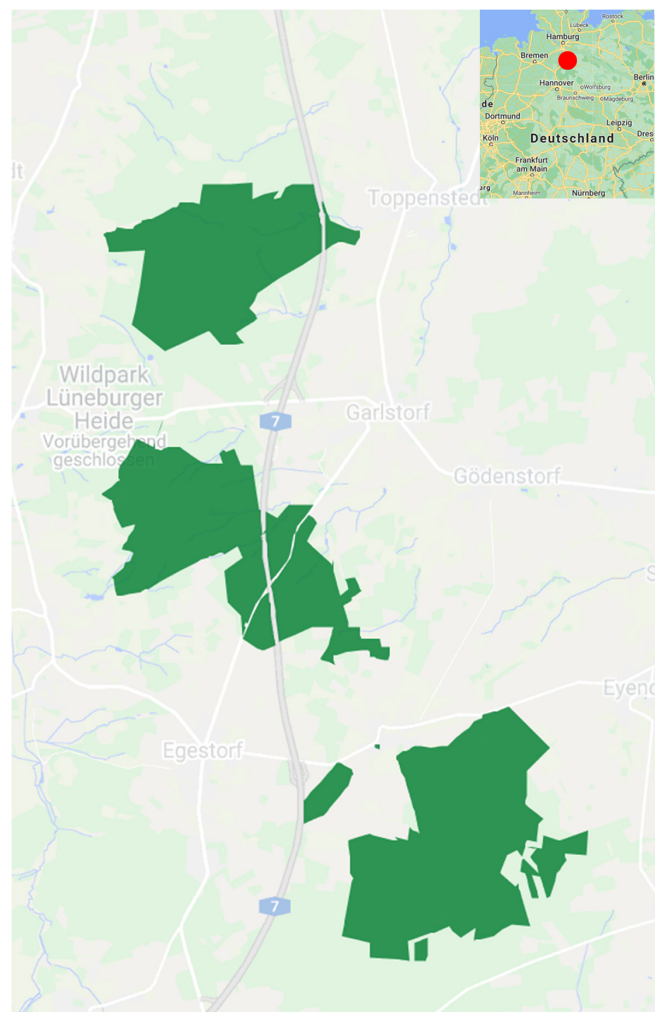


Abb. 1: Untersuchungsgebiet Klosterforstenrevier Garlstorf der Klosterkammer Hannover (google maps, Klosterforsten.de).

Fig. 1: Research area Forest district Garlstorf of Klosterkammer Hannover (google maps, Klosterforsten.de).

später mit Buche (*Fagus sylvatica*) und Stiel-Eiche (*Quercus robur*) aufgeforstet.

Die Geologie ist gekennzeichnet durch quartäre Sedimente der „Saale-Eiszeit“ (ca. 0,3–0,128 ma). Es handelt sich hauptsächlich um Bodenmaterial einer Endmoräne mit kleinflächig sehr heterogenen Substraten, die von sandigen erosiven Materialien der letzten Eiszeit in den oberen 0,5 bis 1 m („Geschiebedecksand“) bedeckt sind. In tieferen Bodenschichten > 2 m wurden in einigen Profilen tertiäre Tone als Ausgangsmaterial gefunden.

Das Klima wird von der in ca. 120 km Entfernung nordwestlich liegenden Nordsee beeinflusst. Der mittlere Niederschlag lag in der Klimaperiode 1971–2000 zwischen 785 und 810 mm. In der Klimaperiode 1991–2020 sind keine größeren Änderungen beobachtbar (NIBIS® Kartenserver 2023). Der Niederschlag ist mehr oder weniger gleichmäßig über die Jahreszeiten verteilt. Die jährliche Durchschnittstemperatur betrug ca. 8,7 °C, im Sommer 14 °C und im Winter 3,4 °C in der Klimareferenzperiode. In der Referenzperiode 1991–2020 stieg die Jahresmitteltemperatur auf ca. 9,2–9,4 °C (NIBIS® Kartenserver 2023).

Entsprechend der klimatischen Verhältnisse und der standörtlichen Gegebenheiten entspricht die potentielle natürliche Vegetation (pnV) Übergängen vom Drahtschmielen-Buchenwald (*Deschampsia flexuosa*-Fagetum Passarge 1956 inkl. *Periclymenon*-Fagetum Passarge 1957; Kartiereinheit F77 – (Atlantic-)subatlantisch *Deschampsia flexuosa*-(oak-)beech forests (*Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Quercus petraea*) with *Lonicera periclymenum*, *Maianthemum bifolium*, *Vaccinium myrtillus*, partly *Ilex aquifolium* gemäß der „Karte der natürlichen Vegetation Europas“ (BOHN & NEUHÄUSL 2000/2003)) zum besser nährstoff- und wasserversorgten

Flattergras-Buchenwald (*Milium*-Fagetum Burrichter et Wittig 1977; F108 – South Scandinavian-north Central European *Galium odoratum*- and *Milium effusum*-beech forests (*Fagus sylvatica*)) (NAEDER, 1997).

2.2 Feldaufnahmen

Im Rahmen einer detaillierten Standortskartierung in diesem Gebiet wurden 170 Bodenprofile bis zu 2,5 m in einem Raster von 300 * 300 m aufgegraben. Aus diesem Kollektiv erfolgte eine Auswahl der Stichprobenprofile für die Wurzeluntersuchungen nach folgenden Kriterien:

1. Die Profilwand muss innerhalb der Kronenschirmfläche des Untersuchungsbaumes liegen.
2. Nur eine Baumart erlaubt.
3. Baumdurchmesser in Bruthöhe (BHD) > 15 cm.
4. Höhe > 15 m.

Dies sollte sicherstellen, dass die Wurzeln relativ eindeutig dem Wurzelsystem eines Baumes und einer Baumart zuzuordnen sind und die Bäume ein voll entwickeltes Wurzelsystem aufweisen.

62 der 170 Profile wurden zur Untersuchung ausgewählt und bis zu einer maximalen Tiefe von 3,9 m aufgegraben. An der Stelle des kürzesten Abstandes zwischen Profil und Baum wurde an der Profilseite der Gruben ein vertikaler Transekt angelegt (siehe gelbe Linie in Abb. 2). Mit einem Wurzelzählrahmen von 10 x 10 cm wurden feine Wurzeln (< 2 mm) und grobe Wurzeln (> 2 mm) in 10 cm-Stufen kontinuierlich gezählt und die Anzahl der Feinwurzeln je dm² in vier Klassen eingeteilt (Abb. 4). Die Anzahl an Grobwurzeln war so gering,

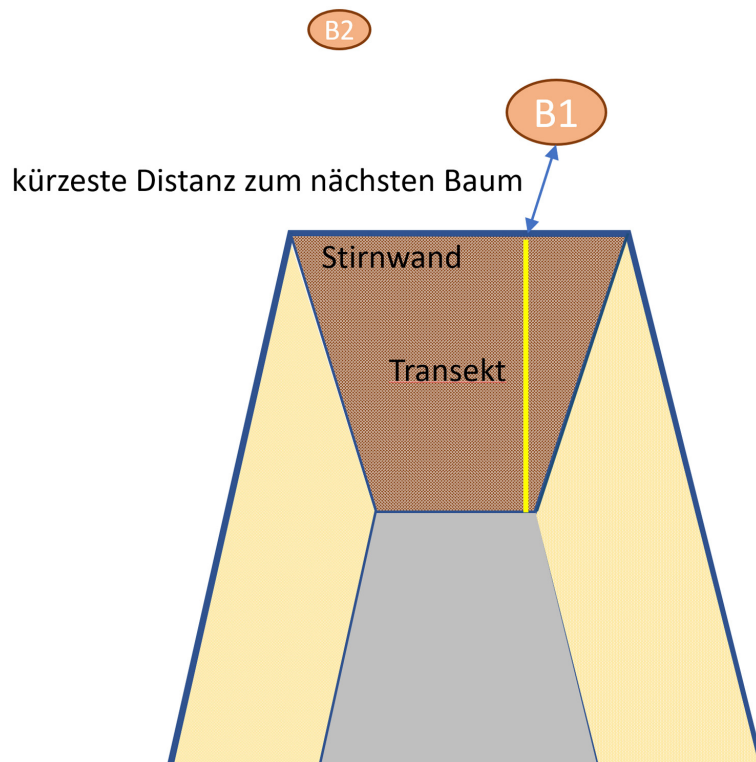


Abb. 2: Aufnahmeschema der Wurzeluntersuchungen.

Fig. 2: Scheme of root counting.

dass sie bei der nachfolgenden Auswertung unberücksichtigt blieb. Die Erfassung der Wurzeln erfolgte ausschließlich im Mineralboden. Es wurden nur die Baumwurzeln berücksichtigt, eine Unterscheidung zwischen toten und lebenden Wurzeln war nicht möglich. Da wir bei der Methode nicht sicher sein können, den tiefsten Punkt des Wurzelsystems sicher erfasst zu haben, sprechen wir im Folgenden von der „beobachteten maximalen Durchwurzelungstiefe“ (BMDT).

Um die Durchwurzelungsintensität zwischen den Profilen, bei unterschiedlichen Profiltiefen vergleichen zu können, wurde zum Vergleich der Feinwurzelichte das Bezugsniveau auf einen Meter Bodentiefe festgelegt (FWD-1m). In 97 % der Bodenprofile wurde diese Durchwurzelungstiefe erreicht. Die FWD-1m wird entsprechend des Aufnahmerrasters als mittlere Wurzelspitzenanzahl je Quadratdezimeter ausgedrückt.

In unserer Stichprobe kommen 7 Baumarten mit unterschiedlichen Anzahlen vor (Tab. 1). Jedes Bodenprofil erhielt eine detaillierte bodenmorphologische Beschreibung gemäß den Regeln der ADHOC AG BODEN (2005). Zusätzlich wurden die Waldstandortqualitäten (Wasser- und Nährstoffstatus, Substrat und Lagerung) nach dem Kartiervorgehen der niedersächsischen Landesforsten (NFP 2010) klassifiziert. Für jedes ausgewählte Bodenprofil haben wir den BHD und die Höhe der Bäume an der Profilwand gemessen.

2.3 Statistische Auswertung

2.3.1 Durchwurzelungstiefe und -intensität

Für alle Baumarten mit mehr als 5 Wiederholungen (Tab. 1) wurde die maximal beobachtete Durchwurzelungstiefe (BMDT) und die durchschnittliche Feinwurzelanzahl im ersten Meter (FWD-1m) anhand von paarweisen Wilcoxon-Tests miteinander verglichen. Das Signifikanzlevel lag bei allen Tests bei $p < 0,05$.

2.3.2 Test der Einflussfaktoren auf die Wurzelverteilung

Für den gesamten Datensatz sowie für alle Baumarten mit mehr als fünf Profilen wurden lineare Modelle für die abhängigen Variablen FWD-1m und die BMDT erstellt (Minimalmodell

Tab. 1: Verteilung der Bodenprofile nach Baumarten.

Tab. 1: Number of soil profiles according to tree species.

Baumart	Anzahl Profile
Buche (<i>Fagus sylvatica</i> L.)	32
Eiche (<i>Quercus spec.</i>)	2
Hainbuche (<i>Carpinus betulus</i> L.)	1
Lärche (<i>Larix spec.</i>)	8
Fichte (<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.)	11
Douglasie (<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco)	6
Kiefer (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	2
Summe	62

mit Interzept und ein Maximalmodell mit allen gemessenen metrischen Einflussgrößen (BHD, Höhe, Distanz zum Baum)). Zusätzlich wurde der Einfluss der FWD-1m auf die BMDT getestet. Die Modellselektion erfolgte mit der Funktion stepAIC (MASS package, VENABLES AND RIPLEY 2002), mit anschließender Varianzanalyse für das Modell mit dem geringsten AIC.

Außerdem testeten wir den Einfluss der Wasser- und Nährstoffversorgung sowie der Substratlagerung auf die Durchwurzelung. Hierzu wurden die Standortparameter nach dem geländeökologischen Schätzrahmen der Niedersächsischen Landesforsten in Kennziffern für die Substratlagerung, den Wasserhaushalt und die Nährstoffversorgung aggregiert. Für die statistische Auswertung wurden die Nährstoffkennziffern mit den Attributen „±“ zu den Hauptgruppen zusammengefasst (Tab. 2). Bei den Substratkennziffern wurden die mit jeweils nur einer Wiederholung auftretenden Beckenabsätze (7.3) in die Geschiebelehme (4.x) sowie die unverlehnten Sande (2.6) in die Geschiebesande (3.x) eingruppiert. Die Wasserhaushaltszahlen mit Grund- oder Stauwasser (35 und 37) wurden aufgrund der geringen Anzahl an Wiederholungen ebenfalls zusammengefasst (siehe NFP 2010). Die Analyse erfolgte anhand von Kruskal-Wallis-Tests pro Baumart und für den gesamten Datensatz für jede faktorielle Variable im Statistikprogramm R (Version 4.0.2). Bei signifikanten Unterschieden zwischen Gruppen wurden paarweise Wilcoxon-Tests zwischen den Gruppen durchgeführt.

Neben dem Test der faktoriellen und metrischen Einflussvariablen auf die Durchwurzelung wurde getestet, ob diese einen signifikanten Einfluss auf die beobachteten Lücken hatten. Hierzu wurde von jedem Profil die aufsummierte Länge der Lücken getestet (ANOVA).

Den Einfluss von Carbonat im Unterboden auf die BMDT und die FWD-1m testeten wir mit dem paarweisen Wilcoxon-Test mit der Nullhypothese, dass Carbonat im Unterboden keinen Einfluss auf die Durchwurzelung hat.

Für alle Baumarten mit mehr als fünf Wiederholungen wurde die Exponentialfunktion nach GALE & GRIGAL (1987) an die kumulativen relativen Anteile der Feinwurzelspitzen (Y) angepasst. Diese Funktion beschreibt die relative Abnahme der Feinwurzelspitzen mit der Tiefe (d) (Gleichung 1). Anhand des Parameters β kann abgeschätzt werden, wie stark die relativen Anteile der Feinwurzeln mit der Tiefe abnehmen. Große Werte für β lassen auf eine tiefere Durchwurzelung mit flacherer Abnahme der Feinwurzelspitzen mit der Tiefe schließen.

$$Y = 1 - \beta^d \quad (1)$$

Um den Effekt der Tiefe vom Effekt des Substrats abzugrenzen, wurde pro Baumart ein generalisiertes lineares Modell an die Residuen der Funktion angepasst. Die unabhängigen Variablen waren der Faktor Tiefe und ein Faktor für die Substratzusammensetzung. Dieser wurde auf Basis der in jedem 10 cm Abschnitt nach KA 5 (ADHOC AG BODEN 2005) kartierten geologischen Schicht ausgewiesen. Dabei sollte getestet werden, ob es einen Unterschied in der Durchwurzelung von schwereren Substraten im Vergleich zu leichteren Substraten gibt. Hierzu wurden drei Klassen gebildet:

1. Schluffige Substrate: Lösslehme, Sandlöss, Löss, Wasserabsätze und Beckenabsätze.
2. Tonig-lehmig Substrate: Tonig-schluffiges Moränenmaterial, Geschiebeton, tertiärer Ton, Ton allgemein und Geschiebelehm.
3. Sandige Substrate: Geschiebedecksande, Geschiebesande, Geschiebekiese, Schmelzwassersande und Flugsande.

Die Autokorrelation der Wurzeln im Profil wurde über die Korrelationsstruktur der Residuen über die corARMA-Funktion berücksichtigt.

3. Ergebnisse

3.1 Bodenbeschreibungen

Die Tiefe der Bodenprofile lag zwischen 250 und 400 cm (Abb. 3). Insbesondere die sandigen Profile mit höher

anstehendem Grundwasser waren nicht stabil und neigten zum Kollabieren und begrenzten die Untersuchungstiefe für die Wurzeluntersuchungen. Die mittlere Tiefe der untersuchten Profile beträgt 350 cm.

Im Oberboden der 62 untersuchten Profile tritt neben den wasser- und nährstoffarmen Geschiebedecksanden auch die Gruppe der Sandlöss/Windabsätze auf. Flugsanddecken finden sich lediglich bei zwei Profilen. Darunter befinden sich teilweise Schmelzwassersande oder Geschiebelehme. Nach dem Carbonattest im Labor wurde bei einigen Profilen die im Feld angesprochene Substrat/Lagerungskennziffer korrigiert. Bei 13 Profilen treten in größeren Tiefen > 130 cm carbonathaltige Substrate (Geschiebemergel und carbonathaltige Sande) auf. Pleistozäne oder holozäne Beckenabsätze finden sich bei 3 Bodenprofilen. Insgesamt zeigen die ausgewählten Profile einen repräsentativen Querschnitt über die für das niedersächsische Altpleistozän typischen Substrate.

Tab. 2: Anzahl an Profilen je Baumart und Substrat-, Wasserhaushalts- und Nährstoffgruppe.

Tab. 2: Number of soil profiles per species and substrate group, species and water availability class as well as species and nutrient class.

		Standort-kennziffer	Stichprobenanzahl						
			Buche	Eiche	Hainbuche	Lärche	Fichte	Douglasie	Kiefer
Substratgruppe	Windabsätze	9.x	3	1	--	3	2	--	0
	Geschiebesand	2.x/3.x	9	--	--	3	6	2	2
	Geschiebelehm	7.x/4.x	13	--	--	2	2	3	--
	Geschiebemergel	8.x	7	1	1	--	1	1	--
Wasserhaushaltsgruppe	Grund/Stauwasser	35,37	2	1	--	--	--	2	--
	Sehr frisch (nWSK > 180 mm)	40	19	1	1	3	4	2	--
	Frisch (nWSK 130 - 180 mm)	41	11	--	--	5	4	2	1
	Mäßig frisch (nWSK 100–130 mm)	42	--	--	--	--	3	--	1
Nährstoffgruppe	Mäßig (BSOB* 3–10 %) (BSUB* 5–40 %)	3-, 3, 3+	2	--	--	1	5	--	2
	Ziemlich gut (BSOB 10–30 %) (BSUB 20–80 %)	4-, 4, 4+	23	2	--	7	5	5	--
	Gut (BSOB 30–80 %) (BSUB 40–90 %)	5-, 5	7	--	1	--	1	1	--

*BSOB = Basensättigung Oberboden und BSUB = Basensättigung Unterboden in %

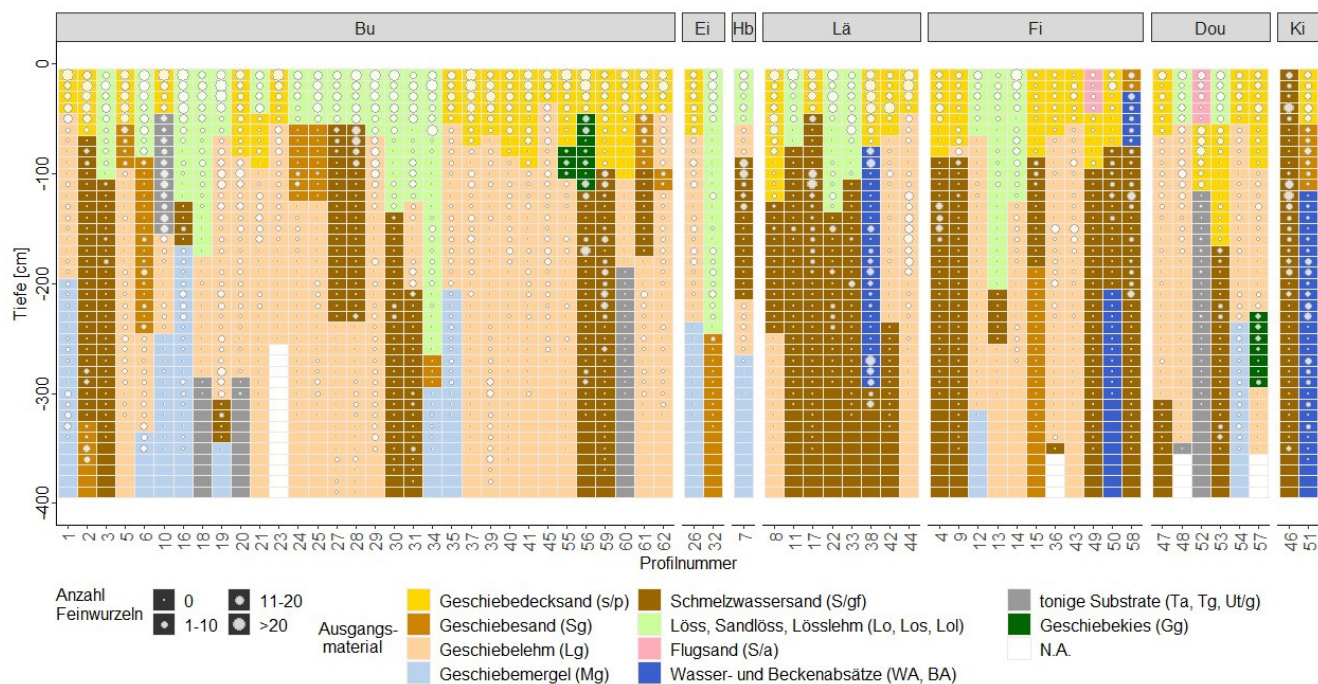


Abb. 3: Geologische Ausgangssubstrate der Bodenbildung bis ca. 4 m Tiefe an 62 Bodenprofilen im niedersächsischen Tiefland mit klassifizierten Feinwurzelnanzahlen.

Fig. 3: Geological substrates up to a depth of 4 m depth in 62 soil profiles in Lower Saxony Lowlands including classified amounts of tree fine roots.

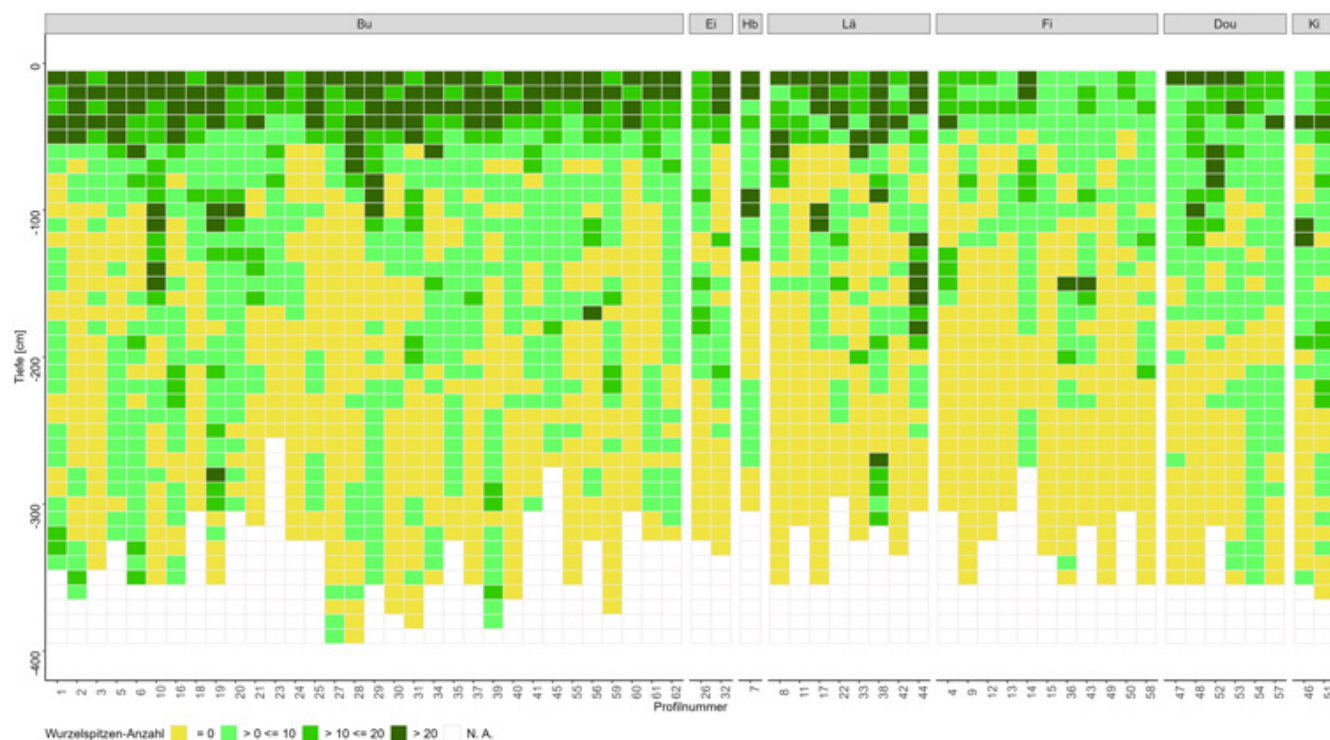


Abb. 4: Tiefengradient der Feinwurzelnverteilung in 62 Bodenprofilen. Bu: Buche (*Fagus sylvatica*), Ei: Stiel-Eiche (*Quercus robur*), Hb: Hainbuche (*Carpinus betulus*), La: Europäische Lärche (*Larix decidua*), Fi: Gemeine Fichte (*Picea abies*), Dou: Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), Ki: Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*).

Fig. 4: Measured root distribution in 62 vertical soil transects. Bu: beech (*Fagus sylvatica*), Ei: pendunculate oak (*Quercus robur*), Hb: hornbeam (*Carpinus betulus*), La: European Larch (*Larix decidua*), Fi: Norway spruce (*Picea abies*), Dou: Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), Ki: Scots pine (*Pinus sylvestris*).

3.2 Durchwurzelungstiefe und -intensität

Es zeigt sich eine große Variabilität, sowohl innerhalb als auch zwischen den Baumarten. Die BMDT lag zwischen 60 und 390 cm (Abb. 4). Bei 13 Profilen wurden am tiefsten Raster noch Feinwurzeln gefunden. Lediglich in 3 % der Profile lag die BMDT unter 100 cm. Bei 71 % der Profile konnten Wurzeln in mehr als 200 cm festgestellt werden, wovon 32 % noch in mehr als 300 cm Wurzeln aufweisen. Der vertikale Verlauf der Durchwurzelung ist gekennzeichnet durch ein lückenhaftes Auftreten der Wurzeln. Nur bei drei Profilen wurde eine kontinuierliche Durchwurzelung in jeder Gitterzelle beobachtet (Profil 23, 60, 48). Die auftretenden Lücken wiesen eine Größe zwischen 10 und 270 cm auf. Das in dieser Hinsicht extremste Beispiel ist das Buchenprofil Nr. 27. Wir fanden Wurzeln im oberen Teil des Bodenprofils bis 80 cm und dann wieder zwischen 350 und 390 cm. In 12,5 % der Profile fanden wir Lücken mit einer Größe von ≥ 50 cm (Abb. 4). Es konnte kein signifikanter Zusammenhang zwischen den getesteten Boden- und Bauparametern und der Verteilung der Lücken gefunden werden.

Die durchschnittliche BMDT über alle Baumarten beträgt 252 cm und ist bei Kiefer mit ca. 340 cm am größten. Buche (282 cm), Douglasie (275 cm) und Hainbuche (270 cm) haben relativ ähnliche durchschnittliche Durchwurzelungstiefen. Die BMDT der Lärche liegt im Mittel bei 209 cm. Die größte Streuung zeigt sich bei den untersuchten Fichtenprofilen. Dort liegt die BMDT zwischen 90–340 cm, im Mittel bei 170 cm (Abb. 5).

Die paarweisen Wilcoxon-Tests für die vier Baumarten mit > 5 Wiederholungen ergaben, dass die Fichte eine signifikant niedrigere BMDT als Buche und Douglasie hat. Die Buche wies signifikant größere Durchwurzelungstiefen als Lärche und Fichte auf.

Auch die Durchwurzelungsintensität weist eine große Variabilität zwischen den einzelnen Profilen und den Baumarten auf. Die absolut größte übers Profil aufsummierte Anzahl wurde mit 387 Wurzelspitzen auf einem Geschiebemergel an Buche beobachtet. Die geringste Gesamtzahl mit 27 Wurzelspitzen auf einem Geschiebesand an Fichte. Beim Vergleich der Baumarten hinsichtlich der FDW-1m zeigt sich, dass sich die Durchwurzelungsintensität der Fichte signifikant von

Buche und Lärche unterscheidet, jedoch nicht von Douglasie (Abb. 5). Die mittlere Durchwurzelungsintensität der Fichte (6 n/dm²) ist um durchschnittlich 8 Wurzelspitzen je dm² geringer als die der Buche (15 n/dm²) und Lärche (14 n/dm²).

3.3 Tiefenverteilung der Feinwurzeldichten

Die kumulative Verteilung der Wurzelspitzen über die Tiefe zeigt, dass 50 % der Wurzelanzahlen in den oberen 40–60 cm und bis in 1 m Tiefe ca. 75 % der Feinwurzeln akkumuliert sind. Die Buche weist im Vergleich zu den anderen Baumarten einen deutlich größeren Anteil an Wurzeln in größerer Tiefe auf. So befinden sich 90 % der Wurzelspitzen erst bei ca. 270 cm. Bei Douglasie wird diese Grenze schon bei 220 cm erreicht, bei Lärche bei 180 cm und bei Fichte bei 150 cm.

Die Abweichungen der Einzelmessungen von der angepassten kumulativen Funktion nach GALE & GRIGAL (1987) sind beträchtlich und zeigen zwar einen signifikanten Einfluss der Tiefe, aber nicht der Substratzusammensetzung bzw. Substratklassen (i.e. S. schluffig, tonig-lehmig, sandig). In Tabelle 3 sind die berechneten β -Parameter für verschiedene Bezugstiefen und das gesamte Profil wiedergegeben.

3.4 Test der Einflussfaktoren auf die BMDT und FWD-1m

3.4.1 BHD, Höhe, Distanz

Im Durchschnitt befanden sich die Profilwände in einem Abstand von 2,3 m zu den Bäumen. Die maximale Distanz betrug 5,5 m und die kürzeste Entfernung 0,7 m. Die mittlere Distanz für Buche und Lärche liegt mit 2,5 m bzw. 2,8 m über dem Gesamtmittel, die der Fichte und Douglasie mit 1,5 m bzw. 1,9 m darunter. Die beobachtete Durchmesserspannweite lag zwischen 19,0 cm und 73,5 cm und die Baumhöhe zwischen 17,8 m und 37,2 m.

Es ließ sich kein statistisch signifikanter Zusammenhang zwischen dem BHD und der BMDT sowie der FWD-1m feststellen. Da die Baumhöhe mit dem BHD korreliert ist (Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman: $r_s = 0,793$), hatte auch dieser Parameter keinen signifikanten Einfluss auf die Zielvariablen.

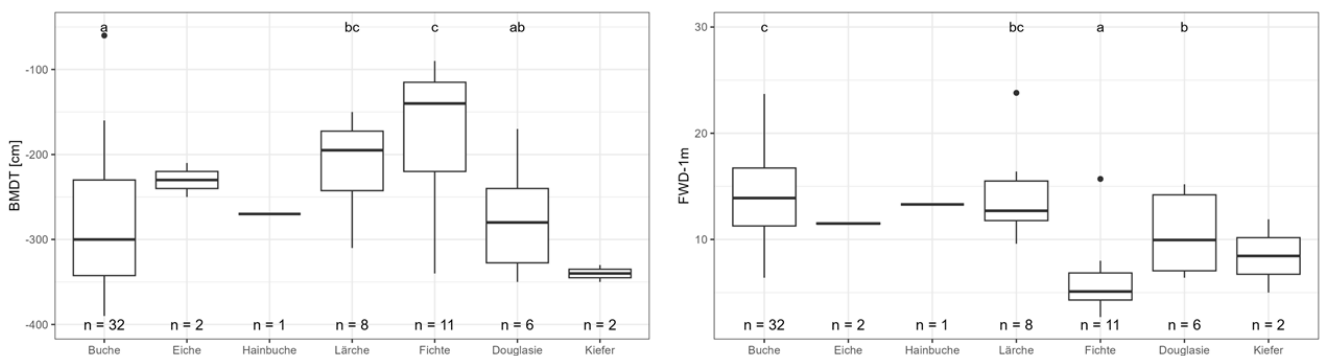


Abb. 5: Baumartenspezifische Verteilung der beobachteten maximalen Durchwurzelungstiefe (BMDT) der Feinwurzeln (links) und baumartenspezifische Durchwurzelungsintensität im ersten Meter des Profils (FWD-1m) (rechts). Unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen Baumarten mit > 5 Wiederholungen.

Fig. 5: Tree species-specific distribution of the observed maximum depth of fine roots (left) and Tree species-specific average fine root density in the first metre of the profile (FWD-1m) (right). Different letters denote significant differences between tree species with > 5 replications.

Bei der baumartenweisen Betrachtung verblieb bei Buche zusätzlich der Abstand zur Profilwand im Modell, hatte jedoch keinen signifikanten Einfluss auf das Ergebnis. Gleiches gilt für Fichte und den BHD, sowie für Douglasie und Fichte für die Höhe (Abb. 7, Tab. 4). Für die FDW-1m ergibt sich ein ähnliches Bild. Bei den getesteten Variablen zeigt nur der Abstand zum Profil für Douglasie einen negativen Einfluss auf die Wurzelspitzendichte.

dass im ersten Meter intensiv durchwurzelte Profile auch in größeren Tiefen mehr Wurzeln aufweisen als weniger intensiv durchwurzelten Profile. Allerdings ist der Zusammenhang mit 20 % der erklärten Variabilität bei der baumartenunabhängigen Betrachtung nur sehr schwach. Die Einzelbetrachtung zeigt für Buche und Lärche demgegenüber einen signifikanten Zusammenhang (Tab. 4).

3.4.2 Zusammenhang der BMDT und FWD-1m

Die Durchwurzelungstiefe ist im gesamten Datensatz positiv korreliert mit der FDW-1m (Tab. 4 und Abb. 8). Das bedeutet,

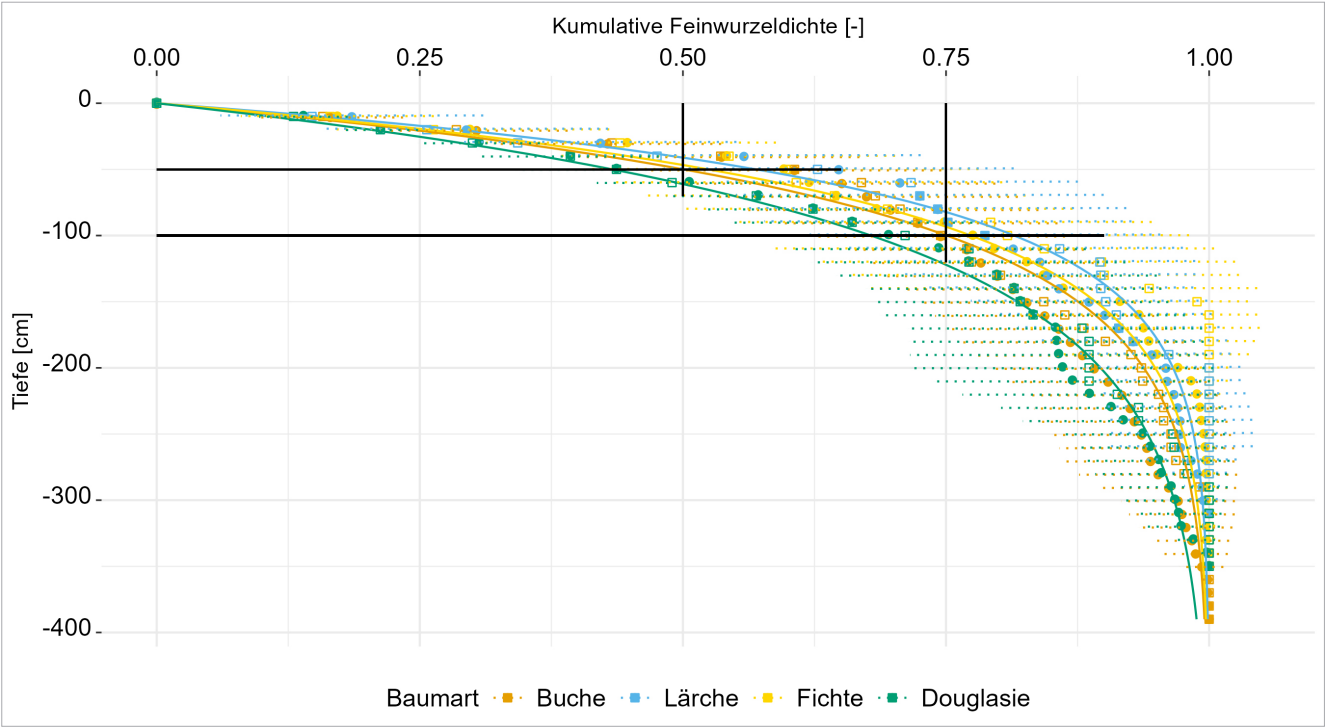


Abb. 6: Baumartenspezifische Verteilung der kumulativen relativen Feinwurzeldichten (Punkte: Mittelwerte, Quadrate: Mediane) und angepasste Funktion (durchgezogene Kurve). Gestrichelte Linien: Standardabweichung vom Mittelwert.

Fig. 6: Tree species-specific distribution of the cumulative relative fine root distribution (dots: mean values; squares: medians) and the fitted function (curve). Dotted lines indicate standard deviations of the mean.

Tab. 3: Übersicht über die β -Parameter der GALE & GRIGAL (1987) Exponentialfunktion pro Baumart für unterschiedliche Bezugstiefen und das gesamte Profil.

Tab. 3: Compilation of β -parameters from the GALE & GRIGAL (1987) exponential model per species for assuming different profile depth and the total measured profile depth.

Baumart	Tiefe				Gesamte Profiltiefe
	80 cm	100 cm	150 cm	300 cm	
Buche	0,966	0,970	0,976	0,984	0,986
Eiche	0,964	0,970	0,978	0,988	0,989
Hainbuche	0,962	0,983	0,985	0,989	0,989
Lärche	0,966	0,969	0,977	0,983	0,983
Fichte	0,965	0,972	0,981	0,984	0,985
Douglasie	0,974	0,977	0,982	0,987	0,989
Kiefer	0,973	0,974	0,986	0,991	0,992

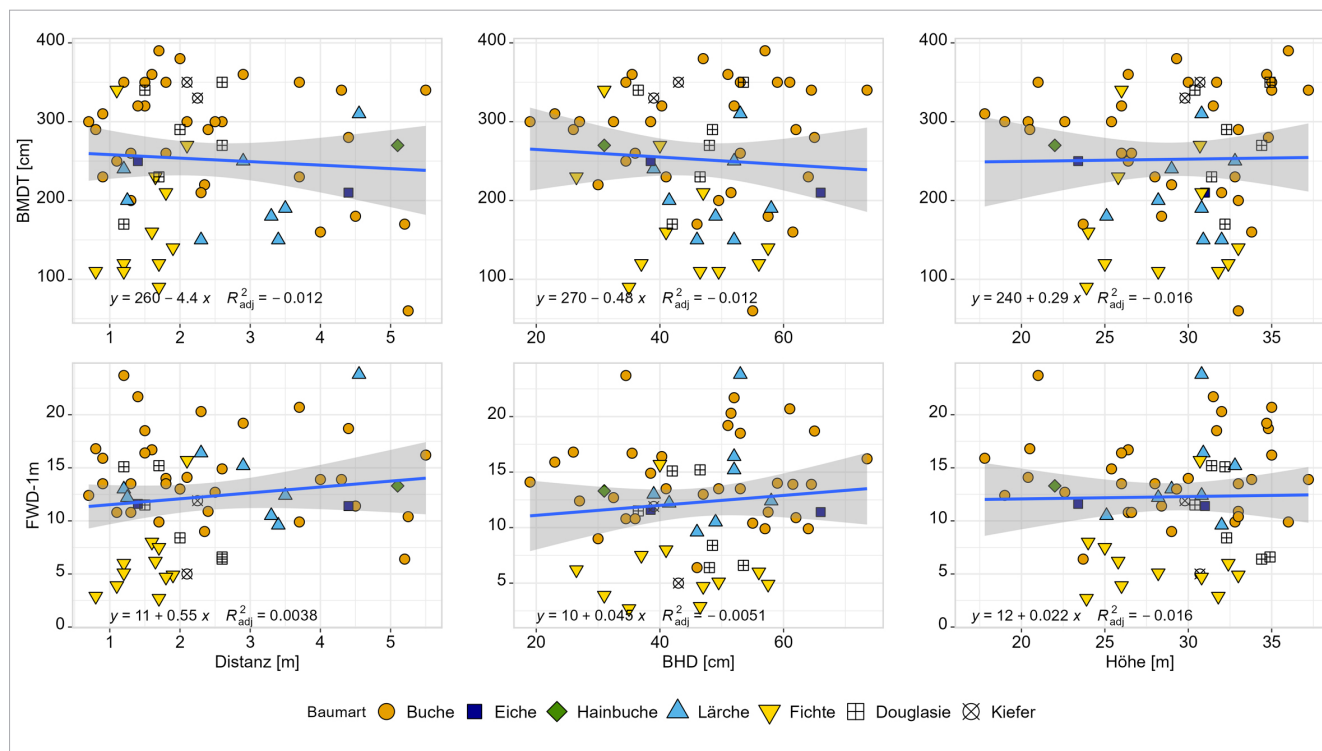


Abb. 7: Test der Einflussfaktoren auf die Parameter beobachtete maximale Durchwurzelungstiefe (BMDT) und die Feinwurzeldichte bis 1 m Tiefe (FWD-1m) über alle Baumarten. Getestet wurden die unabhängigen Größen Distanz zum nächsten Baum [m], Brusthöhendurchmesser (BHD) des nächsten Baums [cm], Höhe des nächsten Baums [m] für die Baumarten Buche (*Fagus sylvatica*), Stiel-Eiche (*Quercus robur*), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Europäische Lärche (*Larix decidua*), Gemeine Fichte (*Picea abies*), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*).

Fig. 7: Test of influencing factors on the parameter maximum observed rooting depth (BMDT) and root density within the first metre (FWD-1m) across all tree species. Tested parameters include distance to the closest tree [m], diameter at breast height (BHD) of the closest tree [cm], height of the closest tree [m] for the species beech (*Fagus sylvatica*), pedunculate oak (*Quercus robur*), European hornbeam (*Carpinus betulus*), European larch (*Larix decidua*), Norway spruce (*Picea abies*), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), Scots pine (*Pinus sylvestris*).

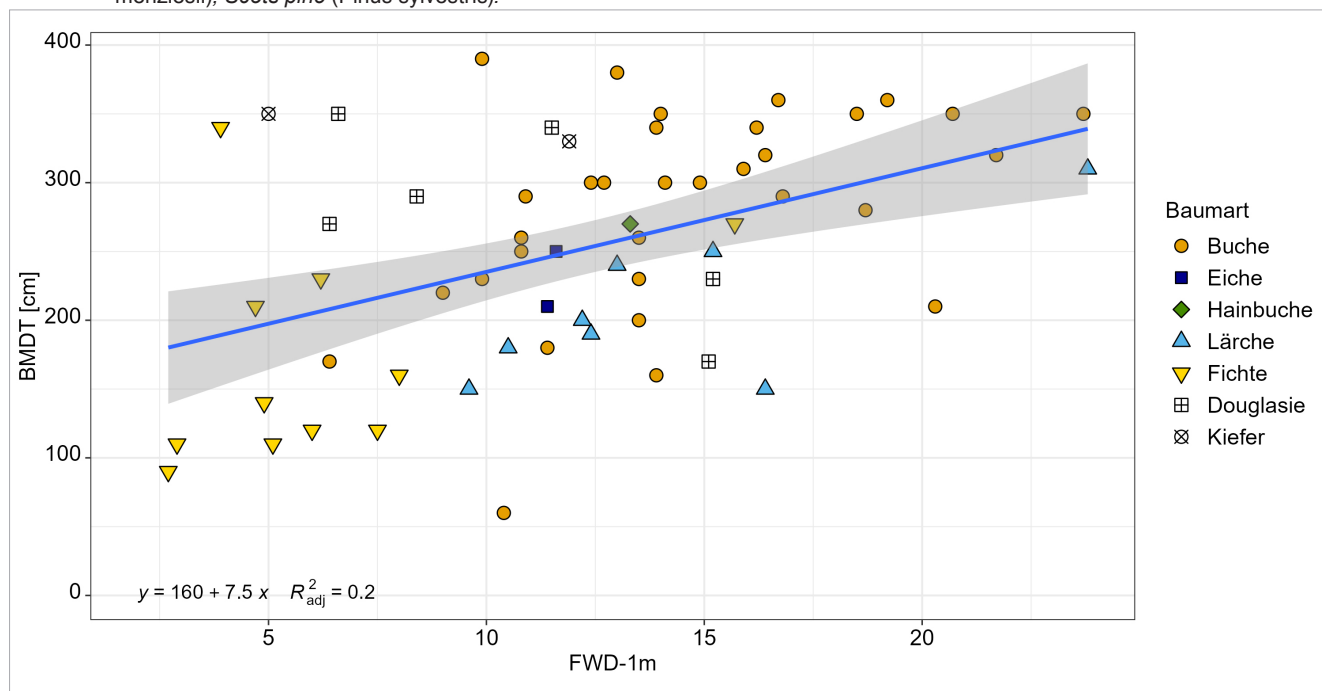


Abb. 8: Zusammenhang zwischen der beobachteten maximalen Durchwurzelungstiefe (BMDT) und der durchschnittlichen Durchwurzelungsintensität des ersten Meters (FWD-1m).

Fig. 8: Relationship between the observed maximum rooting depth (BMDT) and the average fine root density in the first metre (FWD-1m).

Tab. 4: Ergebnisse der reduzierten Modelle für die Durchwurzelungstiefe in Abhängigkeit von der Durchwurzelungsintensität (FWD-1m), Distanz zum Baum, Brusthöhendurchmesser (BHD) und Baumhöhe. Wiedergegeben sind die Koeffizienten der Regressionsgleichung sowie F- und p-Werte.

Tab. 4: Results of the reduced models for maximum observed rooting depth dependent on the variables rooting intensity (FWD-1m), distance to tree (Distanz), diameter at breast height (BHD) and height (Höhe). Coefficient of the regression line, F- and p-values are listed.

		FWD-1m			Distanz			BHD			Höhe		
	Baumart	Koeff	F	p	Koeff	F	p	Koeff	F	p	Koeff	F	p
BMDT	Alle	7,5	15,9	0,0002	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Buche	7,4	8,7	0,006	-15,7	3,6	0,068	--	--	--	--	--	--
	Lärche	9,0	7,2	0,04	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Fichte	--	--	--	--	--	--	-8,8	3,8	0,09	17,7	3,8	0,09
	Douglasie	-19,7	4,2	0,13	--	--	--	--	--	--	-25,7	1,8	0,27
FWD-1m	Alle				--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Buche				--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Lärche				--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Fichte				5,2	4,4	0,06	--	--	--	--	--	--
	Douglasie				-6,2	15,8	0,017	--	--	--	--	--	--

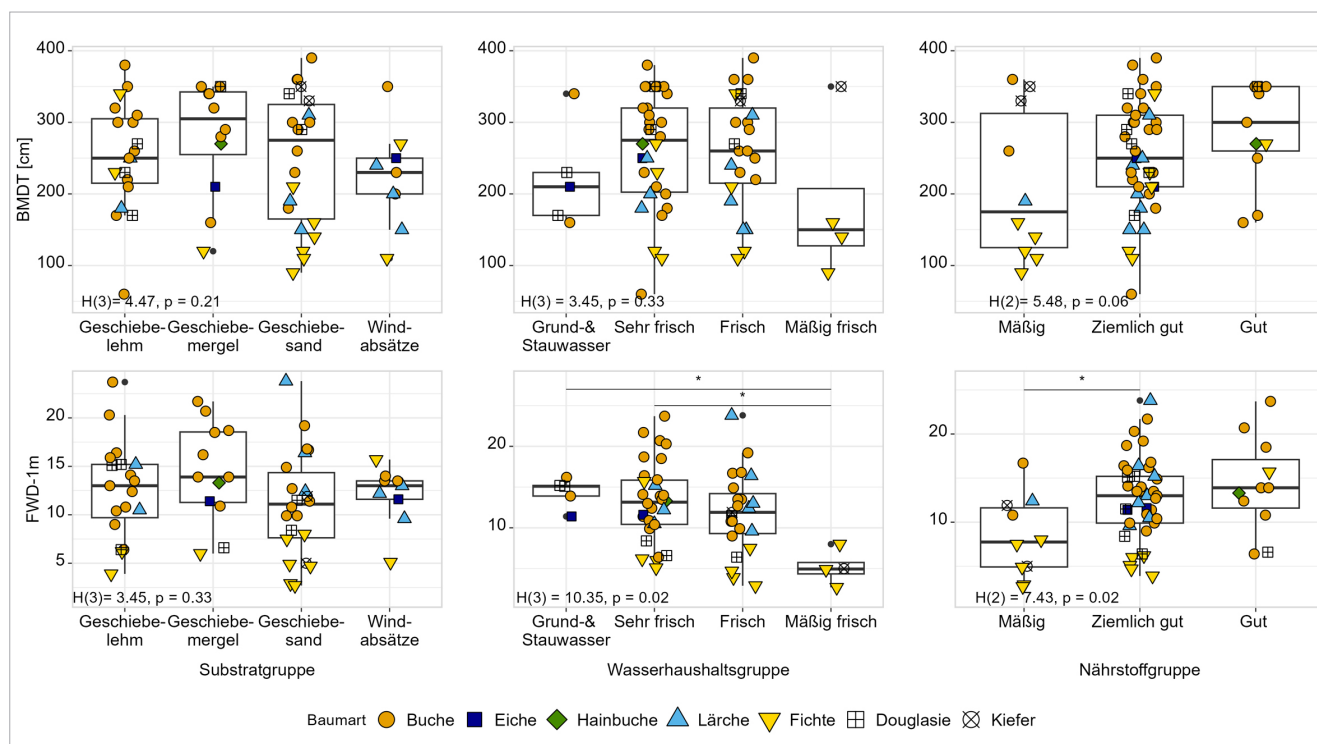


Abb. 9: Test der Einflussfaktoren auf die Parameter beobachtete maximale Durchwurzelungstiefe (BMDT) und die Feinwurzeldichte bis 1m Tiefe (FWD-1m) über alle Baumarten. Getestet wurden die Faktoren Substratgruppe, Wasserhaushaltsgruppe und Nährstoffgruppe (Kruskal-Wallis-Test) für die Baumarten Buche (*Fagus sylvatica*), Stiel-Eiche (*Quercus robur*), Hainbuche (*Carpinus betulus*), Europäische Lärche (*Larix decidua*), Gemeine Fichte (*Picea abies*), Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*), Wald-Kiefer (*Pinus sylvestris*).

Fig. 9: Test of influencing factors on the parameter maximum observed rooting depth (BMDT) and root density within the first metre (FWD-1m) across all tree species. Tested parameters include the factors substrate group, water budget availability class and nutrient group (Kruskal-Wallis-Test) for the species beech (*Fagus sylvatica*), pedunculate oak (*Quercus robur*), European hornbeam (*Carpinus betulus*), European larch (*Larix decidua*), Norway spruce (*Picea abies*), Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*), Scots pine (*Pinus sylvestris*).

3.4.3 Standortparameter

Bei der Abhängigkeit der BMDT und FWD-1m von den Standortskennziffern für den Wasserhaushalt, die Nährstoffversorgung und die Substratlagerung lassen sich leichte Unterschiede feststellen, welche jedoch überwiegend mit den baumartenspezifischen Unterschieden zu erklären sind (Abb. 9, Tab. 5).

Bei den Substratgruppen weisen die Geschiebemergel im Mittel eine höhere Durchwurzelungstiefe auf. Signifikant wird dieser Zusammenhang aber erst, wenn man die niedrigen Fichtenwerte ausschließt. Für die FWD-1m konnte außer der artspezifischen Unterschiede kein Einfluss der Substratlagerung auf die Anzahl der beobachteten Wurzelspitzen festgestellt werden.

Beim Vergleich der Nährstoffgruppen lässt sich für alle Baumarten eine leicht zunehmende Tendenz in der mittleren BMDT und FWD-1m mit besserer Nährstoffversorgung beobachten. Aufgrund der inhomogenen Baumartenverteilung zwischen den Gruppen und der großen Streuung innerhalb der Gruppen kann jedoch für keine der betrachteten Baumarten ein statistisch abgesicherter Zusammenhang abgeleitet werden. Der signifikante Unterschied zwischen den Nährstoffgruppen für den gesamten Datensatz bei der FWD-1m ist ausschließlich auf die geringere Durchwurzelungsintensität der Fichte und eine ungleiche Gruppenverteilung zurückzuführen. Derselbe überlagernde Effekt der interspezifischen Unterschiede ergibt sich für die Wasserhaushaltsgruppen. Zum Teil bestehen zwar große Differenzen zwischen den Wasserhaushaltsgruppen, diese sind aber aufgrund der großen Variabilität innerhalb der Gruppen nicht signifikant.

3.4.4 Carbonat

Carbonathaltige Substrate traten in Tiefen zwischen 1,6 m und 3,4 m (Mittelwert 2,6 m) auf. Beim Vergleich der Standorte bezüglich der Verfügbarkeit von Carbonat im Unterboden ließ sich ein signifikanter Unterschied in der Durchwurzelungstiefe feststellen. Profile mit Carbonat im Unterboden ($n = 13$) wiesen mit einer mittleren BMDT von 289,23 cm (Median 300 cm) eine signifikant größere BMDT auf als Profile ohne Carbonat ($n = 49$) mit einer mittleren BMDT von 242,50 cm (Median 250 cm, $p = 0,03325$). Für die FWD-1m war dieser Zusammenhang nicht signifikant, jedoch ließ sich ein Trend nachweisen ($p = 0,05109$).

4 Diskussion

4.1 Test der Einflussfaktoren

Die Fragestellung in dieser Untersuchung zielte darauf ab, die Tiefendurchwurzelung verschiedener Baumarten auf quartären Lockersedimenten zu quantifizieren. Um Aussagen über die Einschätzung von Waldstandorten in Bezug auf eine standortgerechte Baumartenwahl treffen zu können, erfolgte die Untersuchung an adulten Wurzelsystemen. Daher wurden die Bäume unter einem Durchmesser in Brusthöhe von 15 cm und Höhen unter 15 m nicht einbezogen. Wir fanden in unserem Datensatz keine signifikanten Zusammenhänge zwischen den Baumdimensionen (BHD und Höhe) und der Feinwurzelndichte, sowie der beobachteten maximalen Durchwurzelungstiefe. Obwohl der Durchmesser alleine nur eingeschränkt als Maß für das Baumalter angesehen werden kann, da die Durchmesserentwicklung von der Konkurrenzsituation in einem Bestand beeinflusst wird (KRAMER & AKCA, 2008), gehen wir davon aus, dass es sich in unserer Untersuchung um mehr oder weniger vollständig entwickelte Wurzelsysteme handelt. Entsprechend wurde auch an dem

Tab. 5: p-Werte der Kruskal-Wallis-Tests der einzelnen faktoriellen Größen auf die BMDT und FWD-1m.

Tab. 5: p-values of Kruskal-Wallis tests of the factors on the BMDT and FWD-1m.

BMDT			
Baumart	Substratgruppe	Wasserhaushaltsgruppe	Nährstoffgruppe
Alle	0,21	0,33	0,06
Alle ohne Fichte	0,04	0,25	0,11
Buche	0,27	0,83	0,54
Lärche	0,93	0,65	0,83
Fichte	0,27	0,71	0,18
Douglasie	0,12	0,16	0,14
FWD-1m			
Alle	0,33	0,02	0,02
Alle ohne Fichte	0,58	0,29	0,56
Buche	0,24	0,55	0,95
Lärche	0,24	0,46	0,83
Fichte	0,65	0,30	0,29
Douglasie	0,65	0,18	0,38

Baum mit dem geringsten Durchmesser Wurzeln bis in 300 cm Tiefe beobachtet (Profil Nr. 41).

Die horizontale Ausdehnung von Wurzelsystemen adulter Bäume liegt im Bereich mehrerer Meter bis Dekameter, und die Wurzeldichte nimmt mit der Entfernung vom Stamm ab (KÖSTLER et al. 1968, PUHE 2003). Da die Profilgruben einen unterschiedlichen Abstand vom Stamm hatten, ist für die Vergleichbarkeit der Messungen wichtig, ob dies Einfluss auf die Ergebnisse hat. Die Distanz zum Profil hatte lediglich bei der Douglasie einen signifikanten, aber geringen Einfluss auf die Durchwurzelungsintensität im ersten Meter des Profils. Die BMDT war von der Distanz zum Baum unbeeinflusst, und daher ist die Vergleichbarkeit in dieser Hinsicht nicht eingeschränkt.

Im Gesamtdatensatz sowie für die Baumarten Buche und Lärche zeigte sich ein signifikanter Einfluss der Durchwurzelungsintensität auf die maximale Durchwurzelungstiefe. REWALD & LEUSCHNER (2009) sehen in der starken Wurzelkonkurrenz der Buche im Oberboden (bis 20 cm Bodentiefe) einen Zusammenhang mit der oberirdischen Wuchsdominanz. Demgegenüber führen die Ergebnisse dieser Studie zu der Vermutung, dass sich die Wuchsdominanz der Buche vor allem aus der Tiefendurchwurzelung und der generell hohen Durchwurzelungsintensität ergibt. Die Untersuchung zeigt, dass die Buche in der Lage ist, auf einem sehr weiten Standortsspektrum ein tiefreichendes Wurzelwerk auszubilden. Gleichzeitig weist sie bis ein Meter Bodentiefe (gemeinsam mit der Lärche) über alle betrachteten Standorte die höchste durchschnittliche Feinwurzeldichte auf.

Bezüglich der Standortskennziffern (Wasser, Nährstoff, Substrat) lassen sich weder für die jeweiligen Baumarten, noch für den gesamten Datensatz signifikante Unterschiede in der BMDT feststellen (Tab. 5). Dies liegt zum Teil daran, dass die Stichprobenanzahl vergleichsweise gering ist und die einzelnen Klassen der Kennziffern nicht gleichmäßig mit Profilen besetzt sind. Als weitere Erklärung wird vermutet, dass die Standortskennziffern die tatsächlichen bodenphysikalischen und bodenchemischen Eigenschaften zu stark aggregieren um differenzierte Ergebnisse ableiten zu können.

Immerhin konnten zumindest Tendenzen in Bezug auf die getesteten Parameter beobachtet werden. Bei den Wasserhaushaltszahlen war die mittlere Durchwurzelungstiefe von Douglasie und Buche auf den schwach stauwasserbeeinflussten Standorten im Vergleich zu den anderen Standorten etwas geringer. Dies könnte auf die einschränkende Wirkung von Verdichtungshorizonten auf die Durchwurzelung hinweisen (vgl. KÖSTLER et al. 1968, KUTSCHERA & LICHTENEGER 2002). Der Effekt der Wasserverfügbarkeit auf die Durchwurzelung ist in unserem Datensatz wahrscheinlich nur gering ausgeprägt, da die Wasserversorgung insgesamt relativ ähnlich ist. Unterschiede in der Durchwurzelungstiefe sind in anderen Untersuchungen erst auf deutlich extremen Standorten mit großen Differenzen in der Bodenart (SCHENK & JACKSON 2002) und damit der nWSK nachweisbar. LEHNARDT & BRECHTEL (1980) haben demgegenüber einen positiven Einfluss des Grundwassers auf die Tiefendurchwurzelung beobachtet, sofern der Grundwasserstand tief liegt aber noch wurzelerreichbar ist. Die Durchwurzelungstiefe von 340 cm auf dem einzigen Profil im Untersuchungsgebiet mit einem sehr schwachen Grundwassereinfluss (Profil-Nr. 34) bestätigt diese Beobachtung.

Bezüglich der Substratlagerung wurde in verschiedenen Studien beobachtet, dass sandige Standorte tiefer durchwurzelt werden. SCHENK & JACKSON (2002) begründen diese Beobachtung mit der Annahme, dass Bäume auf sandigen Substraten tiefer wurzeln müssen, um ihren Wasserbedarf decken zu können, da Regenwasser schneller in tiefere Bodenschichten perkoliert. Der Vergleich der mittleren Durchwurzelungstiefen von Buche, Douglasie und Lärche zeigt, dass auch in dem Untersuchungsgebiet die vorwiegend sandigen Standorte der Substratgruppe „Geschiebesand“ tendenziell tiefer durchwurzelt werden als „Windabsätze“ und „Geschiebelehm“. Da aber die als „Geschiebemergel“ ausgewiesenen Standorte eine noch tiefere Durchwurzelung aufweisen, kann die Beobachtung von SCHENK & JACKSON (2002) nur zum Teil bestätigt werden. Außerdem zeigte sich, dass innerhalb der Substratgruppen die mittlere Durchwurzelungstiefe mit besserer Nährstoffversorgung zunahm. Demnach weisen unsere Beobachtungen darauf hin, dass die Durchwurzelungstiefe durch eine Wechselwirkung aus der Nährstoffverfügbarkeit und dem Bodensubstrat beeinflusst wird. Mit einer signifikant höheren BMDT auf Standorten mit Carbonat im Untergrund, kann für tiefliegende nährstoffreiche geologische Schichten ein positiver Effekt auf die Durchwurzelungstiefe beschrieben werden. Diese Beobachtung wird auch durch andere Autoren, u. a. HAUSDÖRFER (1959), KÖSTLER et al. (1968), LEHNARDT & BRECHTEL (1980) und WAGENKNECHT et al. (1953), unterstützt.

Der bei der Durchwurzelungsintensität beobachtete signifikante Einfluss der Nährstoffgruppe (Tab. 5) weist ähnliche Tendenzen auf wie die oben diskutierten Effekte auf die BMDT. Auch ZANETTI et al. (2015) fanden bei der vollständigen Ausgrabung der Grobwurzelsysteme von 243 Bäumen von 12 verschiedenen Arten, dass die Feinkörnigkeit des Substrats (sandige vs. schluffige Bodenarten) einen signifikanten Einfluss auf die Durchwurzelungsintensität zeigte. Feinkörnigere, besser nährstoffversorgte Substrate zeigten höhere Durchwurzelungsintensitäten. Bei krautigen Pflanzen wurde dieses Wuchsmuster ebenfalls beobachtet (HUTCHINGS et al. 2003). Diese Beobachtungen stehen im Widerspruch zu den Ergebnissen von HERTEL et al. (2013) für Feinwurzelsysteme, die bei identischem Niederschlag auf sandigeren Substraten höhere Feinwurzelsystemmassen fanden als auf lehmigeren Böden. Allerdings berücksichtigen sie im Gegensatz zu uns bei ihren Wurzeluntersuchungen im Oberboden bis 40 cm auch Wurzeln in der Humusaufgabe, was die Ursache für die Unterschiede sein könnte. In Hinblick auf die Wasserhaushaltsgruppe ist der in dieser Studie beobachtete signifikante Effekt auf die FWD-1m auf die Baumartenunterschiede zurückzuführen. Auf den als nur „mäßig frisch“ beschriebenen Profilen stockte ausschließlich die Fichte, deren FWD-1m signifikant geringer gegenüber Buche und Lärche ist.

In der Standortkartierungspraxis werden immer wieder zwei sich widersprechende Hypothesen diskutiert. Zum einen die Argumentation, wenn viel Ressourcen zur Verfügung stehen, braucht der Baum ein weniger gut und tief entwickeltes Wurzelsystem und umgekehrt. Unsere Daten, die den tiefen Unterboden miteinbeziehen, unterstützen eher die These, dass viel Wasser- und Nährstoffressourcen eher zu einer tieferen und intensiveren Durchwurzelung und damit Erschließung der Ressourcen führen. Allerdings begrenzt durch einen Überschuss an Wasser.

4.2 Durchwurzelungstiefe

Die beobachteten Tiefenverteilungen der Wurzeln werfen die Frage auf, ob die mit Hilfe der verwendeten Profilmethode gefundenen tiefsten Raster mit Wurzeln auch der maximalen Durchwurzelungstiefe entsprechen. Das Auftreten teils sehr großer Lücken lässt es jedoch nicht zu, die maximale Durchwurzelungstiefe mit der hier gewählten Methode festzulegen. Als besonders bemerkenswert ist dabei die maximale Lücke von 2,7 m in Profil-Nr. 24 bei Buche zu nennen. In keinem der untersuchten Profile können wir ausschließen, dass auch in größerer Tiefe noch Wurzeln zu finden sind. Auch die bisher veröffentlichten maximalen Durchwurzelungstiefen von Bäumen sind unter diesem Gesichtspunkt zu hinterfragen. CANADELL et al. (1996) schreiben zu ihrer Methode, dass die meisten Daten eher zufällige Beobachtung an freigelegten Hängen, Steinbrüchen oder Höhlen waren und nicht das Ergebnis einer systematischen tiefenbezogenen Wurzeluntersuchung. Ob die Bäume ein noch tieferreichendes Wurzelwerk haben kann anhand dieser Einzelbeobachtungen nicht festgestellt werden.

Eine Möglichkeit zur annähernden Abschätzung der maximalen Durchwurzelungstiefe kann anhand der Änderung des β -Parameters in der Exponentialfunktion nach GALE & GRIGAL (1987) (Gleichung 1) erfolgen. Bei immer geringer werdenden Änderungen des Parameters ist anzunehmen, dass man sich

nahe an der maximalen Durchwurzelungstiefe befindet. In unserer Untersuchung nimmt bei allen Baumarten mit Ausnahme der Lärche und der Hainbuche β bei einer Erweiterung des Bezugsrahmens von 300 cm auf die gesamte Profiltiefe zu (Tab. 3). Da die Zunahme bei allen gezeigten Baumarten sehr klein ist, könnte dies darauf hindeuten, dass sich unsere Beobachtungen der maximalen Durchwurzelungstiefe annähern. Abbildung 11 zeigt die Idee zur Abschätzung der maximalen Durchwurzelungstiefe beispielhaft für die Buche.

THOMAS (2000) fand deutliche Unterschiede im β -Parameter zwischen unterschiedlichen Standorten. Demgegenüber ist in unseren Daten kein systematischer Einfluss des Substrats auf die Residuen der Funktion festzustellen. Im Vergleich der β -Parameter bleibt anzumerken, dass es große Unterschiede zwischen den Studien gibt, die sich auf die Auswertung der Wurzelbiomasse beziehen (u. a. HERTEL (1999), REWALD & LEUSCHNER (2009)) und Untersuchungen, die lediglich Wurzelspitzenverteilung betrachten. Entsprechend können die von REWALD & LEUSCHNER (2009) beobachteten großen artspezifischen Unterschiede in Bezug auf die Feinwurzelbiomassen und den Parameter β nicht auf unsere Ergebnisse übertragen werden.

Die meisten unserer Profile befinden sich auf mehrschichtigen Böden (Abb. 3). Der nicht signifikante Einfluss der Substratzusammensetzung auf die Abweichungen von der Funktion

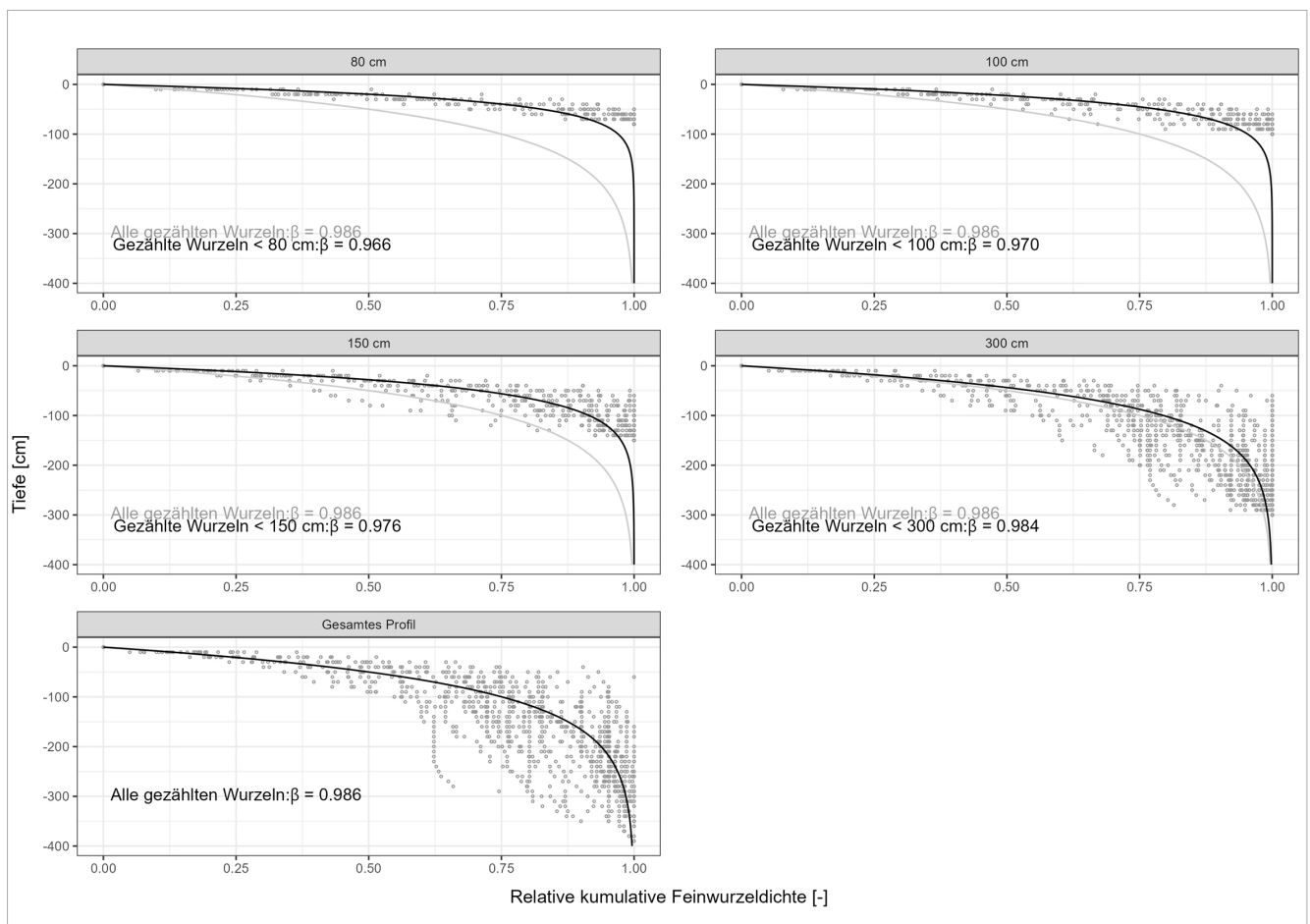


Abb. 10: Anpassung der Funktion nach GALE & GRIGAL (1987) an die kumulative Feinwurzelndichte für Buche bei einer Annahme einer Profiltiefe von 80 cm, 100 cm, 150 cm, 300 cm und den gesamten hier erfassten Profiltiefen.

Fig. 10: Fitting of the GALE & GRIGAL (1987) exponential model to the cumulative fine root density of beech under the assumption of a profile depth of 80 cm, 100 cm, 150 cm, 300 cm and the complete sampled depth.

in unserem Datensatz zeigt, dass die Abweichungen nicht systematisch auf die Substrate verteilt sind. Der signifikante Einfluss der Tiefe erklärt sich mit einer kleiner werdenden Variabilität der Abweichungen in größeren Tiefen (Abb. 10). Um eine Eignung der Funktion für mehrschichtige Böden zu testen, müssten die Substratübergänge zusätzlich im Modell ausgewertet werden. Allerdings hat bereits MEESENBURG et al. (2004) gezeigt, dass die Funktion zur Beschreibung der Wurzelverteilung auf mehrschichtigen Böden ungeeignet ist. Zumindest für Buche zeigt sich jedoch in unserem Datensatz, dass die Funktion die Variabilität in der Feinwurzelverteilung (auch im tiefen Unterboden) gut repräsentiert (Abb. 10).

4.3 Tiefenverteilung der Feinwurzelndichten

In der bei der Standortkartierung betrachteten Tiefe von 1,5 m befinden sich im Mittel 87 % der Feinwurzelspitzen. Das bedeutet für unsere Daten, dass bei dieser Bezugstiefe 13 % des Wurzelsystems nicht beachtet werden. Differenziert nach Baumart wird bei Buche und Douglasie ein größerer Anteil des Feinwurzelsystems nicht berücksichtigt als bei Lärche und Fichte. Um letztendlich adäquate Aussagen über das Standortpotenzial in Abhängigkeit von der Durchwurzelung treffen zu können, ist die Frage zu klären, welchen Einfluss die relative Verteilung der Feinwurzeln auf die Nährstoff- und Wasseraufnahme hat. Zahlreiche Studien, die sich mit der Feinwurzelndynamik und -verteilung befassen, kommen zu dem Schluss, dass die hauptsächlich oberflächennahe Verteilung in engem Zusammenhang mit der Nährstoffversorgung steht (HERTEL 1999, KAHLHOFF 2000, LEUSCHNER 1998, MAINIERO & KAZDA 2006, THOMAS 2000). Über die Bedeutung der wenigen, tiefe reichenden Wurzeln für das Pflanzenwachstum ist jedoch so gut wie nichts bekannt. Mit der Beobachtung, dass die wurzeloberflächenbezogene Wasseraufnahme im Mineralboden gegenüber der organischen Auflage fast doppelt so hoch ist (LEUSCHNER 1998), kann jedoch von einer großen Bedeutung für das Pflanzenwachstum ausgegangen werden. Diese Vermutung wird unterstützt durch Beobachtungen über extreme Vitalitätsverluste von Bäumen nach Grundwasserabsenkungen (LEHNARDT & BRECHTEL 1980). Die Beispiele verdeutlichen, dass es nicht ohne Weiteres möglich ist, von der relativen Wurzelverteilung Aussagen über die relative Nährstoff- und Wasseraufnahme abzuleiten. Aus standortkundlicher Sicht stellt dieses Wissen jedoch eine Schlüsselgröße dar, weil nur so der Einfluss der Tiefendurchwurzelung und Feinwurzelverteilung in einen konkreten Zusammenhang mit der Standortbewertung gebracht werden kann. Darüber hinaus ist insbesondere der zeitliche Verlauf zu klären, den Bäume brauchen, um den Boden zu erschließen. Die Beobachtungen unserer Untersuchungen legen nahe, dass auf Lockersubstraten relativ schnell Tiefen bis 3 m erreicht werden. Um jedoch qualifizierte Aussagen auch in Hinblick auf mögliche Wuchsdepressionen und Trockenstressrisiken in den jungen Jahren treffen zu können, bedarf es einer Funktion, die die Durchwurzelung in Abhängigkeit von der Zeit beschreibt. Forschungsergebnisse hierzu fehlen weitestgehend.

5 Schlussfolgerungen

Diese Untersuchung bestätigt, dass Bäume auf Lockersubstraten deutlich tiefer wurzeln als 1,5 m. Damit ist das durchwurzelte Bodenvolumen deutlich größer als das Volumen, das in der Standortkartierung betrachtet wird. Die Wurzelsysteme sind hochgradig heterogen und aufgrund

der Lücken ist es auf Lockersubstraten nur bei einer klaren Begrenzung des Wurzelraums (z. B. durch den Grundwasserspiegel) möglich, die maximale Durchwurzelungstiefe durch direkte Beobachtungen nachzuweisen. Auf Standorten ohne klare untere Begrenzung des Wurzelsystems kann anhand der Änderung des Anpassungsparameters in der kumulativen Wurzelverteilungsfunktion bei zunehmender Untersuchungstiefe abgeschätzt werden, wie nah man sich am tatsächlichen Wert befindet.

Die maximal beobachtete Durchwurzelungstiefe und die Durchwurzelungsintensität zeigte baumartenspezifische Unterschiede. Fichten wiesen in unserer Studie eine signifikant geringere Durchwurzelungstiefe und -intensität auf als Buchen und Douglasien. Zusätzlich zu den baumartenspezifischen Unterschieden in der Durchwurzelung spielt auch der Standort eine entscheidende Rolle für die Ausbildung des Wurzelsystems. Unsere Beobachtungen legen den Schluss nahe, dass Bäume auf Standorten mit einer guten Wasser- und Nährstoffversorgung eher in der Lage sind, ein intensives und tiefe reichendes Wurzelwerk auszubilden als auf armen Standorten. Die Art des Bodensubstrats und der damit verbundene Eindringwiderstand, den die Wurzeln überwinden müssen, erscheint auf der hier betrachteten Standortsamplitude eher nachrangig.

Für die Bewertung tiefliegender, nährstoffreicher geologischer Schichten für das Waldwachstum bleibt der zeitliche Verlauf zu klären, den Bäume brauchen, um diese Schichten zu erschließen. Da die Wurzelverteilung über die Tiefe stark abnimmt, leisten vermutlich die wenigen tiefe reichenden Wurzeln einen überproportionalen Beitrag zur Nährstoffversorgung der Bäume.

Danksagung

Wir danken Volker Stüber und Thomas Jensen für die Möglichkeit, unsere Arbeiten an den Profilen durchzuführen und für die Zusammenarbeit bei der Kartierung der Standorte. Des Weiteren bedanken wir uns bei dem Klosterkammerforstbetrieb der Klosterkammer Hannover für die Ermöglichung der Untersuchungen. Renke von Seggern danken wir herzlich für die Unterstützung im Feld. Außerdem danken wir den anonymen Reviewer*innen und dem Editor für das konstruktive Feedback zu unserem Manuskript.

Literatur

- AD-HOC-AG BODEN (2005): Bodenkundliche Kartieranleitung. 5. Auflage, Hannover: 438 S.
- ANNIGHÖFER, P. MUND, M., SEIDEL, D., AMMER, C., AMEZTEGUI, A., BALANDIER, P. et al. (2022): Examination of aboveground attributes to predict belowground biomass of young trees. In: Forest Ecology and Management **505**: S. 119942. DOI: 10.1016/j.foreco.2021.119942
- ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG (2003): Forstliche Standortsaufnahme. 6. Aufl., IHW-Verlag, Eiching bei München: 352 S.
- BOHN, U., NEUHÄUSL, R. (2000/2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas, Maßstab 1:2.500000. Teil 1: Erläuterungstext mit CD-ROM, Teil 2: Legende, Teil 3: Karten. Landwirtschaftsverlag, Münster.

- BAYER, D., SEIFERT, S., PRETZSCH, H. (2013): Structural crown properties of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in mixed versus pure stands revealed by terrestrial laser scanning. *Trees* 2013, **27**: 1035-1047.
- CANADELL, J., JACKSON, R.B., EHLERINGER, J.B., MOONEY, H.A., SALA, O.E., SCHULZE, E.D. (1996): Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia* **108**: 583-595.
- CLEMMENSEN, K.E., BAHR, A., OVASKAINEN, O., DAHLBERG, A., EKBLAD, A., WALLANDER, H., STENLID, J., FINLAY, R.D., WARDLE, D.A., LINDAHL, B.D. (2013): Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest, 339 (2013), *Science* pp. 1615-1618.
- DINIS, C.O. (2014): Cork oak (*Quercus suber* L.) root system: a structural-functional 3D approach (Doctoral dissertation, Universidade de Evora (Portugal)). URL: https://dspace.uevora.pt/rdpc/bitstream/10174/17314/1/Versao%20final_Tese_corrigida%20juri.pdf [access 24-10-2023].
- ELLENBERG, H. (1996): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1095 S.
- GALE, M.R., GRIGAL, D.F. (1987): Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Can. J. For. Res.* **17**: 829-834.
- GROTHENDIECK, G. (2022): nls2: Non-Linear Regression with Brute Force. URL: <https://cran.r-project.org/package=nls2> [access 24-10-2023].
- HAUSDÖRFER, H.-D. (1959): Beiträge zur Kenntnis der Durchwurzelungsverhältnisse unter Buchen und Kiefern auf Sandböden und Lehmböden mit Sanddecken in Nordostdeutschland. Dissertation – Humboldt Universität zu Berlin, Eberswalde.
- HERTEL, D., STRECKER, T., MÜLLER-HAUBOLD, H., LEUSCHNER, C. (2013): Fine root biomass and dynamics in beech forests across a precipitation gradient – is optimal resource partitioning theory applicable to water-limited mature trees?. *Journal of Ecology* **101**(5): 1183-1200. DOI: 10.1111/1365-2745.12124
- HERTEL, D. (1999): Das Feinwurzelsystem von Rein- und Mischbeständen der Rotbuche: Struktur, Dynamik und interspezifische Konkurrenz. In: *Dissertationes Botanicae* (Band 317): J. Cramer, Berlin: 190 S.
- HOTHORN, T., BRETZ, F., WESTFALL, P. (2008): Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal*, **50**(3): 346-363, URL: <https://CRAN.R-project.org/package=multcomp> [access 24-10-2023].
- HUTCHINGS, M.J., JOHN, E.A., WIJESINGHE, D.K. (2003): Toward understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology* **84**(9): 2322-2334, DOI: 10.1890/02-0290
- JACKSON, R.B., CANADELL, J., EHLERINGER, J.R., MOONEY, H.A., SALA, O.E., SCHULZE, E.D. (1996): A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia* **108**(3): 389-411.
- JENNINGS C.M.H. (1974): The hydrology of Botswana. PhD thesis, University of Natal, South Africa.
- KAHLHOFF, M. (2000): Das Feinwurzelsystem in einem Kiefern-Eichen-Mischbestand – Dissertation zur Erlangung des Doktor-Grades. In: *Dissertationes Botanicae* (Band 332). J. Cramer, Berlin: 199S.
- KRAMER, H., AKCA, A. (2008): Leitfaden zur Waldmesslehre. 5. Aufl., J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main: 226 S.
- KÖSTLER, J., BRÜCKNER, E., BIBELRIETHER, H. (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. Parey, Hamburg, Berlin: 284 S.
- KUTSCHERA, L., LICHTENEGGER, E. (2002): *Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher*. Stocker, Graz: 604 S.
- LEHNARDT, F., BRECHTEL, H.-M. (1980): Durchwurzelungs- und Schöpftiefen von Waldbeständen verschiedener Baumarten und Altersklassen bei unterschiedlichen Standortverhältnissen. *Allg. Forst- und J.- Ztg.* **151**(6/7): 120-27.
- LENTH, R. (2021): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means, URL: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans> [access 24-10-2023].
- LEUSCHNER, C. (1998): Water extraction by tree fine roots in the forest floor of a temperate *Fagus-Quercus* forest. *Annales Des Sciences Forestières* **49**: 141-157.
- MAINIERO, R., KAZDA, M. (2006): Depth-related fine root dynamics of *Fagus sylvatica* during exceptional drought. *Forest Ecology and Management* **237**: 135-142, DOI:10.1016/j.foreco.2006.09.034
- MEESBURG, H., JACOBSEN, C., KHANNA, P.K., MEIWES, K.J. (2004): Abschätzung der effektiven Durchwurzelungstiefe für Waldböden. BZE-Vorstudie im Auftrag des Bundesministeriums für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft, Bonn.
- MEIER, I.C., KNUTZEN, F., EDER, L.M., MÜLLER-HAUBOLD, H., GOEBEL, M.O., BACHMANN, J., HERTEL, D., LEUSCHNER, C. (2018): The deep root system of *Fagus sylvatica* on sandy soil: structure and variation across a precipitation gradient. *Ecosystems* **21**: 280-296, DOI: 10.1007/s10021-017-0148-6
- NAEDER, K. (1997): Zuordnung von Baum- und Straucharten der potentiellen natürlichen Vegetation zu den Standortstypengruppen des pleistozänen Flachlandes. (1st ed.), Wolfenbüttel, Selbstverlag
- NFP (NIEDERSÄCHSISCHES FORSTPLANUNGSAMT) (2011): Anleitung zur forstlichen Standortskartierung in Niedersachsen. URL: https://www.landesforsten.de/wp-content/uploads/2019/03/standortskartierung-anleitung_25032011.pdf [access 24-10-2023]
- NFP (NIEDERSÄCHSISCHES FORSTPLANUNGSAMT) (2009): Geländeökologischer Schätzrahmen zur Forstlichen Standortaufnahme in Niedersachsen. URL: <https://www.landesforsten.de/wp-content/uploads/2019/03/standortskartierung-tiefland-rahmenschema06-2009.pdf> [access 25-11-2023].
- NIBIS® KARTENSERVEN (2023): Klima und Klimawandel. Landesamt für Bergbau, Energie und Geologie (LBEG), Hannover. <https://nibis.lbeg.de/cardomap3/?permalink=1SEFZpPz> [access 25-11-2023].
- PUHE, J. (2003): Growth and development of the root system of Norway spruce (*Picea abies*) in forest stands – a review. In: *Forest Ecology and Management* **175** (1): 253-273. DOI: 10.1016/S0378-1127(02)00134-2
- REWALD, B., LEUSCHNER, C. (2009): Belowground competition in a broad-leaved temperate mixed forest: pattern analysis and experiments in a four-species stand. *European Journal of Forest Research*, **128**: 387-398, DOI: 10.1007/s10342-009-0276-4
- SCHENK, H.J., JACKSON, R.B. (2002): The Global Biogeography of Roots. *Ecological Monographs* **72**(3): 311-328, DOI: 10.1890/0012-9615(2002)072[0311:TGBOR]2.0.CO;2
- SCHWINNING, S. (2010): The ecohydrology of roots in rocks. *Ecohydrology: Ecosystems, land and water process interactions, Ecohydrogeomorphology* **3**(2): 238-245, DOI: 10.1002/eco.134

- SEIDEL, D., AMMER, C., PUETTMANN, K. (2015): Describing forest canopy gaps efficiently, accurately, and objectively: New prospects through the use of terrestrial laser scanning. *Agric. For. Meteorol.* 2015, **213**: 23-32.
- THOMAS, F.M. (2000): Vertical rooting patterns of mature *Quercus* trees growing on different soil types in northern Germany. *Plant Ecology* **147**: 95-103.
- TRIPATHY, K.P., MUKHERJEE, S., MISHRA, A.K., MANN, M.E., WILLIAMS, A.P. (2023): Climate change will accelerate the high-end risk of compound drought and heatwave events. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **120**(28): e2219825120 DOI: 10.1073/pnas.2219825120
- VENABLES, W.N., RIPLEY, B.D. (2002): *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edition. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0, URL: <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/> [access 24-10-2023].
- WAGENKNECHT, E., SCAMONI, A., RICHTER, A., LEHMANN, J. (1956): *Wege zu standortgerechter Forstwirtschaft*. Eberswalde 1953: Neumann, Radelbeul: 523 S.
- ZANETTI, C., VENNETIER, M., MÉRIAUX, P., PROVANSAL, M. (2015): Plasticity of tree root system structure in contrasting soil materials and environmental conditions. *Plant and soil*, **387**: 21-35, DOI: 10.1007/s11104-014-2253-z

submitted: 06.11.2024

reviewed: 25.11.2024

accepted: 28.11.2024

Anschriften der Autor*innen

Victor Steinmann, M.Sc.
Niedersächsische Landesforsten
Betriebsleitung Bienroderweg 3
38106 Braunschweig
E-Mail: victor.steinmann@nlf.niedersachsen.de

Dr. Rahel, Sutterlützi
Georg-August-Universität Göttingen
Büsgen-Institut
Abteilung für Ökopedologie der gemäßigten Zonen
Büsgenweg 2
D-37077 Göttingen
E-Mail: Rahel.Sutterluetti@uni-goettingen.de

Dr. Martin Jansen
Georg-August-Universität Göttingen
Büsgen-Institut
Abteilung für Ökopedologie der gemäßigten Zonen
Büsgenweg 2
D-37077 Göttingen
E-Mail: mjansen@gwdg.de