

# Zur Struktur und Diversität der Bodenvegetation in Laubwäldern mit unterschiedlicher Baumartenvielfalt

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades  
der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie  
der Georg-August-Universität Göttingen

vorgelegt von Andreas Mölder  
geboren in Dissen am Teutoburger Wald



Göttingen 2008

1. Gutachter: Prof. Dr. Wolfgang Schmidt

2. Gutachter: Prof. Dr. Friedrich Beese

Tag der mündlichen Prüfung: 13. Juni 2008

Gestaltung des Titelblattes: Wolfgang Tambour

Man kann dem forstlichen Wissen eine sehr verschiedene Basis geben, eine mathematische, eine naturwissenschaftliche und eine staatswissenschaftliche. Keine allein wird aber zum Ziele führen, ja nicht einmal alle zusammengenommen, wenn das fehlt, was wir als die wichtigste an einen Forstmann zu machende Forderung ansehen, nämlich die Liebe zu den Bäumen und zum Walde, denn alles Wissen wird wirkungslos, wo die Liebe fehlt.

Friedrich Wilhelm Leopold PFEIL, 1856

**für Inga**

## Danksagung

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) im Rahmen des Graduiertenkollegs 1086 (Projekt A2) gefördert. Für die Unterstützung und das Vertrauen in meine Fähigkeiten bedanke ich mich bei den Entscheidungsträgern und den Personen, die mich während des Stipendiums begleitet und betreut haben:

Inga Schmidt  
Andrea Bauer      Andreas Parth  
Christoph Fischer      Christa Lang  
Heiko Rubbert      Anja Guckland  
Inga Krämer      Sandra Rajmis  
Bettina Stoll      Stefan Fleck  
Hermann Jungkunst      Stefan Preutenborbeck  
Catharina Meinen      Karl-Maximilian Daenner  
Jessica Preutenborbeck      Daniela Kempa  
Tomek Czajkowski      Nadine Fahrenholz  
Theresa Waldmann      Michaela Dölle  
Heinz-Günter Mölder      Steffi Heinrichs  
Jutta Mölder      Tobias Gebauer  
Tim Mann      Ulrike Talkner  
Markus Bernhardt-Römermann  
Wolfgang Schmidt  
Stephanie Sobek  
Ingrid Helmold  
Mascha Brauns  
Jörn Gollisch  
Carolin Fornaçon  
Sabine Budde  
Andreas Bolte  
Selma Koç  
Lars Drössler  
Maximilian Ortner  
Stefan Wichmann  
Friedrich Beese  
Franz Gruber  
Heiderose Hüther  
Christine Behmke  
Manfred Großmann  
Wolfgang Tambour  
Magdalena Benecke

Insbesondere möchte ich mich herzlich bei meinem Doktorvater Prof. Dr. Wolfgang Schmidt bedanken, der mir stets mit Rat und Tat zur Seite stand und mir alle nötigen Freiräume für meine Arbeit ließ.

## **Inhaltsverzeichnis**

1. Einleitung .....	1
2. Artikel „Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity” .....	6
3. Artikel „Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech?” .....	24
4. Artikel „Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Produktivität der Krautschicht in Laubwäldern“ .....	35
5. Artikel „Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich“ .....	42
6. Übergreifende Diskussion .....	74
7. Waldbauliche Schlussfolgerung .....	81
8. Zusammenfassung .....	83
9. Summary .....	87
10. Literaturverzeichnis für Einleitung und übergreifende Diskussion .....	91
11. Lebenslauf .....	98

## 1. Einleitung

Zahlreiche forstliche Publikationen beschäftigen sich mit der Frage, wie sich der Klimawandel auf die Zukunft der mitteleuropäischen Wälder auswirken wird (z. B.: WAGNER, 2004; AMMER et al., 2005; BOLTE und IBISCH, 2007; KÖLLING et al., 2007). Um auf die künftig veränderten Wuchsbedingungen vorbereitet zu sein, wird aus Gründen der Risikominimierung insbesondere die Entwicklung von Mischbeständen sowie naturnahen Wäldern empfohlen. Dies beinhaltet vielerorts eine Erhöhung des Laubholz-, vor allem des Rotbuchenanteils (KNOKE et al., 2005; SPIECKER, 2006): die Rotbuche (*Fagus sylvatica*) ist in Mitteleuropa die Hauptbaumart der zonalen Waldvegetation und herrscht häufig in Reinbeständen vor (ELLENBERG, 1996; DIERSCHKE und BOHN, 2004). Für bodensaure Standorte werden dabei vor allem Mischbestände aus Buche und Nadelhölzern angestrebt, welche die heute noch weithin dominierenden, instabilen Nadelholzreinbestände mit Fichte (*Picea abies*), Kiefer (*Pinus sylvestris*) oder auch Douglasie (*Pseudotsuga menziesii*) ablösen sollen (SPIECKER, 2003; WECKESSER, 2003; BUDDE, 2006; FRITZ, 2006). Auf besser versorgten Standorten, insbesondere auf Kalk- und Lössböden mit ausreichender Wasserversorgung, soll in bestehenden Buchenwäldern insbesondere der Anteil an Edellaubhölzern wie Esche (*Fraxinus excelsior*), Ahorn (*Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus*), Ulme (*Ulmus glabra*), Kirsche (*Prunus avium*) oder Elsbeere (*Sorbus torminalis*) weiter erhöht werden (NIEDERSÄCHSISCHES FORST-PLANUNGSAMT, 2004; SPIECKER, 2006).

Die mit diesen Maßnahmen einhergehenden Veränderungen in der Baumschichtvielfalt haben Auswirkungen auf die Artenvielfalt anderer Organismengruppen im Wald und Ökosystemfunktionen wie Stoffproduktion, Kohlenstoffbindung, Nährstoff- und Wasserumsatz, Stabilität und Selbstregulation (AUGUSTO et al., 2003; SCHERER-LORENZEN et al., 2005a; BARBIER et al., 2008). Eine entscheidende Rolle spielt dabei die Krautschicht einschließlich Gehölzverjüngung. Waldbodenpflanzen sind zum einen empfindliche Indikatoren für die natürlichen Standortverhältnisse und deren Veränderungen durch den Menschen (SCHMITT, 1936; SCHMIDT, 1999, 2005). Daher sollten sie auch deutliche Veränderungen anzeigen, wenn sich die Baumartenvielfalt erhöht und Ökosystemfunktionen verändern. Zum anderen bietet eine produktive und artenreiche Waldbodenvegetation eine wichtige Lebensgrundlage für viele Tierarten (HÖVEMEYER, 1992; SCHAEFER, 2003a), und schließlich kann die Krautschicht einen erheblichen Teil des oberirdischen Biomasse- und Nährstoffvorrats im Wald stellen (YARIE, 1981; BOLTE et al., 2004). So vermag die Waldbodenvegetation bei Störungen des

Ökosystems unerwünschten Nährstoffaustrag zu puffern (BOLTE, 2006), und in Zeiten potentiell hoher Auswaschung reduziert die Stoffeinlagerung in Kräutern, Gräsern und Gehölzen Grundwasserbelastungen (PETERSON und ROLFE, 1982; MROTZEK, 1998; BRÜNN, 1999; BARTSCH et al., 2002). Deshalb ist der Waldbau bemüht, neben einer produktiven Baumschicht auch eine produktive krautige Waldbodenvegetation zu erhalten und zu fördern, sofern diese durch Konkurrenz um Licht, Wasser oder Nährstoffe nicht die aufkommende Baumverjüngung bedrängt (MORRIS et al., 1993; CASPER und JACKSON, 1997; COLL et al., 2004). Aus Kostengründen, aber auch aufgrund einer besseren Anpassung des autochthonen Baumnachwuchses an lokale Begebenheiten, ist künftig soweit wie möglich die Naturverjüngung gegenüber einer Pflanzung von Mischbaumarten zu bevorzugen (CZAJKOWSKI et al., 2006; RÖHRIG et al., 2006; BOLTE und IBISCH, 2007). Hierbei liegt es nahe, sich an der Struktur und den Wuchsbedingungen der Naturverjüngung in bereits vorhandenen naturnahen Laubmischwäldern zu orientieren.

Ergebnisse von ertragskundlichen Langzeituntersuchungen weisen auf positive Beziehungen zwischen Baumartenvielfalt und Bestandesproduktivität in mitteleuropäischen Wäldern hin (PRETZSCH, 2005). Jedoch sind Erkenntnisse über Diversitäts- und Produktivitätszusammenhänge zwischen unterschiedlichen Vegetations-schichten bisher eher gering. Während Freilandexperimente im Grünland zeigen, dass es dort positive Beziehungen zwischen der Biodiversität auf der einen und Ökosystemfunktionen auf der anderen Seite gibt (z. B. TILMAN et al., 1996; SCHERER-LORENZEN et al., 2003), können Forschungsansätze mit künstlich angelegten, unterschiedlich baumartenreichen Wäldern bisher keine Antwort auf die entsprechenden Fragen geben. Ein annähernd statisches Gleichgewicht von sowohl Nährstoffflüssen als auch Kohlenstoffumsätzen zwischen Biomasse, Boden und Atmosphäre, wie es in langsamwüchsigen alten Wäldern zu finden ist, stellt sich in jungen und synthetischen Waldgesellschaften nicht ein (UNDERWOOD und PAINE, 2007). Deshalb ist es zur Erforschung von Diversitäts- und Produktivitätszusammenhängen naturnaher Waldökosysteme zwingend erforderlich, auch auf vergleichend-beobachtende Untersuchungen (*observational studies*) in Altbeständen zurückzugreifen. Solche vergleichend-beobachtenden Studien haben zwar den Vorteil der größeren Naturnähe und geringeren Gestörtheit, sie bieten jedoch keine Möglichkeit, Komplementaritäts- und Sampling-Effekte zu trennen und sind möglicherweise durch nicht homogene Randbedingungen belastet. Zudem ist bei beobachtenden Ansätzen die Diversität oft mit Effekten korreliert, die auf Unterschieden in der Landnutzung sowie Ökosystemgeschichte beruhen und von diesen nicht immer abtrennbar sind (SCHERER-

LORENZEN et al., 2005b; VILÀ et al., 2005). Nichtsdestotrotz ist es möglich, Effekte der Baumartendiversität auf die Krautschichtvegetation mittels vergleichend-beobachtender Untersuchungen darzustellen und die hauptsächlich zugrunde liegenden Prozesse aufzudecken, wenn insbesondere Standorte und Waldgeschichte der untersuchten Bestände so ähnlich wie möglich sind (BARBIER et al., 2008). Ein Waldgebiet, in dem auf ähnlichen Standorten unterschiedlich diverse Laubwälder mit bis zu 14 Laubholzarten pro Hektar vorkommen, ist der Nationalpark Hainich in Thüringen. Dort werden seit April 2005 im Rahmen des DFG-Graduiertenkollegs (GK) 1086 „Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern“ vergleichend-beobachtende Untersuchungen durchgeführt. Der GK 1086 vereint 14 Arbeitsgruppen der Forstwissenschaftlichen, Biologischen und Agrarwissenschaftlichen Fakultäten der Universität Göttingen sowie des Max-Planck-Institutes für Biogeochemie in Jena. Das Projekt A2 „Struktur der Krautschicht in Laubwäldern unterschiedlicher Baumartendiversität und deren Rolle im Kohlen- und Stickstoffkreislauf“ bildete die Grundlage der vorliegenden Dissertation.

Ausgangspunkt für die vergleichend-beobachtenden Untersuchungen dieser Studie waren Erkenntnisse, wonach sich Struktur und Artenzusammensetzung der Baumschicht auf die Nährstoff-, Wasser- und Strahlungsversorgung und somit auch auf die Diversität und Produktivität der Waldbodenvegetation einschließlich Verjüngung auswirken können (LÉGARÉ et al., 2002, AUGUSTO et al., 2003, BARBIER et al., 2008). Mächtigkeit und chemische Zusammensetzung der Laubstreuauflage, die aufgrund der in Rein- und Mischbeständen vorkommenden Baumarten variieren, haben großen Einfluss auf Bodenazidität und Nährstoffvorräte, wobei der oberste Bodenhorizont am stärksten beeinflusst wird (AUGUSTO et al., 2002; VAN OIJEN et al., 2005). Insbesondere in buchendominierten Beständen sinkt mit zunehmender Mächtigkeit der Streuschicht der pH-Wert des Oberbodens ab (VAN OIJEN et al.; 2005, BARBIER et al., 2008), da Buchenlaub schwer zersetzbar ist und versauernd wirkt (KRAUß, 1926, ELLENBERG, 1996). In zahlreichen Studien fanden sich signifikante Zusammenhänge zwischen dem pH-Wert des Oberbodens sowie der Mächtigkeit der Streuauflage und der Diversität und Produktivität der Waldbodenvegetation einschließlich Verjüngung (z. B. FAUST, 1963; BRUNET et al.; 1996; GRAAE und HESKJÆR; 1997; SCHMIDT, 1999; TOPOLIANTZ und PONGE, 2000; HÄRDTLE et al., 2003a; BORCHSENIUS et al., 2004; KERR und CAHALAN, 2004; VAN OIJEN et al., 2005; FERRETTI et al., 2006). Unterschiede der Baumarten in Interzeption, Transpiration und im Wasserverbrauch führen zu Divergenzen im Wasserangebot von



Rein- und Mischbeständen (HÖLSCHER et al., 2005; KRÄMER und HÖLSCHER, 2007). Dies kann sich zum einen auf die Diversität der Krautschicht auswirken (HÄRDTLE et al., 2003b; LINDH et al., 2003), zum anderen ist die Wasserversorgung vor allem für die von Natur aus vorherrschende Buche entscheidend, die in der Verjüngungsphase empfindlich auf Trockenheit reagiert (CZAJKOWSKI et al., 2005, 2006). Schließlich begünstigt ein größerer Lichtgenuss Wachstum und Diversität der Waldbodenvegetation einschließlich Verjüngung (SCHMIDT 1996, 1997, 2005; LAMBERTZ und SCHMIDT, 1999; HÄRDTLE et al., 2003a, PETRITAN et al., 2007; BARBIER et al., 2008), wobei die Lichtdurchlässigkeit des Kronendaches baumartenspezifisch ist (VAN OIJEN et al., 2005; BARBIER et al., 2008). Insbesondere Buchenkronen, aber auch dicht geschlossene Bestände mit Esche, Hainbuche und Linde lassen nur 1-3 % des Tageslichtes auf den Waldboden gelangen, während Eichenkronen mit 10 % eine deutlich höhere Lichtdurchlässigkeit zeigen (ELLENBERG, 1996; HAGEMEIERS, 2001; BARBIER et al., 2008).

Im Rahmen dieser Dissertation sollten folgende Hypothesen geprüft werden:

- I. Die Diversität der Waldbodenvegetation (einschließlich Verjüngung) wird von einer zunehmenden Vielfalt in der Baumschicht positiv beeinflusst.
- II. Die Produktivität der Waldbodenvegetation (einschließlich Verjüngung) ist positiv mit zunehmender Baumschicht- und Krautschichtvielfalt korreliert.
- III. Die Buche wirkt sich als „Ökosystemingenieur“ auch in Mischwäldern besonders stark auf die zugrunde liegenden Ökosystemprozesse aus.

Die Studie wurde in Form eines kumulativen Promotionsvorhabens durchgeführt und besteht im Kern aus vier wissenschaftlichen Artikeln, die von referierten Zeitschriften publiziert bzw. zur Veröffentlichung angenommen wurden.

Zugehörige Publikationen:

MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN und SCHMIDT, W. (2006): Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. *Waldökologie online* **3**, 83-99.

MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. und SCHMIDT, W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *Forest Ecology and Management* **256**, 272-281.

MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. und SCHMIDT, W. (2008): Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Produktivität der Krautschicht in Laubwäldern. *Naturschutz und Biologische Vielfalt* **60**, 139-144.

MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. und SCHMIDT, W. (im Druck): Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, erscheint voraussichtlich 2009 im 180. Jahrgang, Heft 2-3, S. 49-60.

**2. Artikel „Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity”**

Dieser Abschnitt entspricht einem in der Zeitschrift *Waldökologie online* (Nr. 3, S. 83-99, 2006) veröffentlichten Artikel von Andreas Mölder, Markus Bernhardt-Römermann und Wolfgang Schmidt.

## Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity

Andreas M ö l d e r, Markus B e r n h a r d t - R ö m e r m a n n, Wolfgang S c h m i d t

### Abstract

A floristic description is presented of the study sites of the Research Training Group "The role of biodiversity for biogeochemical cycles and biotic interactions in temperate deciduous forests". To investigate different aspects of plant biodiversity in Hainich National Park (Thuringia), deciduous forest stands with low, medium and high canopy tree species diversity were compared. The results of species richness and forest communities show that the research sites are characterised by a typical central European forest flora. Greater vascular plant species richness occurs with higher diversity of tree species. Six of altogether twelve research sites are assigned to the beech forest alliance (*Galio odorati-Fagion*), the second half belongs to the oak-hornbeam forest alliance (*Carpinion betuli*). Suballiances within the *Galio odorati-Fagion* in the study area include the *Galio-Fagetum* and the *Hordelymo-Fagetum*. All *Carpinion betuli* relevés are assigned to the suballiance *Stellario-Carpinetum*.

### Key words

Hainich, species diversity, species richness, vegetation structure, forest plant species, beech forest, oak-hornbeam forest, Hordelymo-Fagetum, Stellario-Carpinetum

### 1. Introduction

Biodiversity has become one of the main topics of forest management since the 1992 Rio de Janeiro session of the United Nations Conference on Environment and Development Process (UNCED) and the Ministerial Conference on the Protection of Forests in Europe held in Helsinki in 1993. Biodiversity describes the variety of living organisms at different scales, including within-species diversity, between-species diversity, as well as diversity of ecosystems and diversity of the ecological processes which they sustain (GASTON & SPICER 2004). Species diversity is considered to be one of the key parameters characterising ecosystems and a key component of ecosystem functioning (HUTCHINSON 1959, SCHULZE & MOONEY 1994, LARSSON 2001, LOREAU et al. 2002, SCHERER-LORENZEN et al. 2005).

Currently, Central-European forestry is conducting a broad-scale conversion from monocultures to mixed stands. Against the background of climate change, the new management paradigm aims at increasing the overall biodiversity of forest communities, and at securing and increasing their capability of providing ecosystem goods and services (RÖHRIG et al. 2006). However, no in-depth study has yet addressed questions of the functioning of forest ecosystems with multiple tree species, i.e., relationships between biodiversity and productivity, or between biogeochemical cycles and biotic interactions (SCHERER-LORENZEN et al. 2005). In April 2005, work was initiated on the research project "The role of biodiversity for biogeochemical cycles and biotic interactions in temperate deciduous forests" (DFG Research Training Group 1086, DFG-Graduiertenkolleg 1086) in Hainich National Park (Thuringia, Germany). The Graduiertenkolleg 1086 (GK 1086) brings partners from the faculties of Forestry, Biology and Agriculture of the Georg-August-University Göttingen and the Max-Planck-Institute for Biogeochemistry Jena together. The exceptionally species-rich broadleaved forest (maximum 14 tree species per hectare) of the Hainich National Park provides the opportunity to analyse the influence of tree species diversity (species richness as well as life history traits) on overall biodiversity, ecosystem functioning and biotic interactions as well as on ecosystem services (THOMAS et al. 2005, GRADUIERTENKOLLEG 1086 2006). The focus of our subproject is the impact of tree species diversity on the structure, diversity, productivity, carbon storage and nitrogen cycling of herb-layer vegetation. Forest herb-layer species are sensitive indicators of site conditions resulting from both natural processes and human activities. Therefore they might be a useful and easy tool to evaluate biodiversity in order to characterise sustainable or ecosystem-based forest management as well as differences and changes in forest site conditions (SCHMITT 1936, SCHMIDT 1999, 2005). One of the central questions of the current study is whether higher tree species diversity is correlated with a

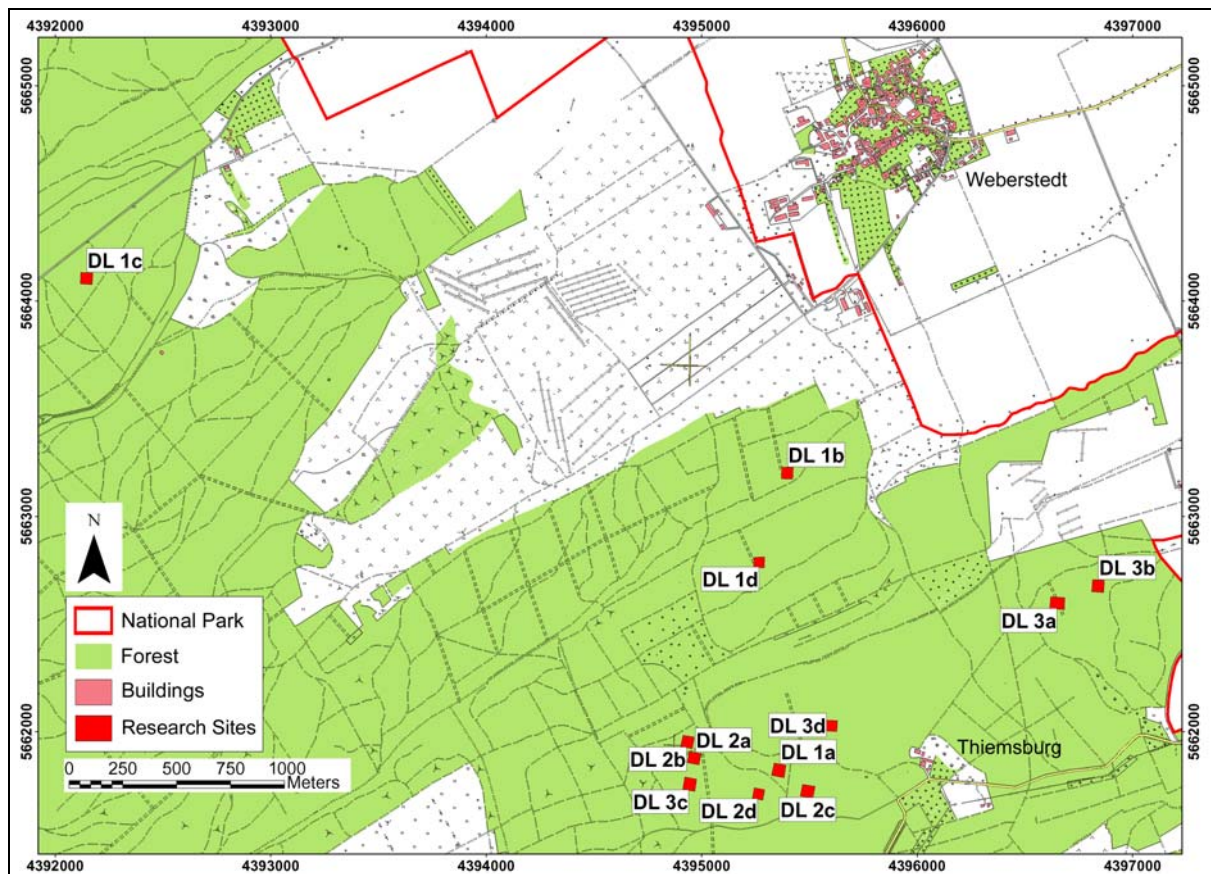
higher diversity of herb-layer species. Contradictory evidence has emerged in other studies concerning the relationship between tree-layer and herb-layer diversity.

In this paper, we present first results on flora (species richness, alpha-diversity) and vegetation (forest communities, phytosociological classification) of the research sites of the GK 1086. The main objective is to provide base-line data and a centre of reference for the other subprojects of the GK 1086, and to describe and discuss some noteworthy diversity patterns.

## 2. Materials and Methods

### 2.1 Environment and history of the study area

The Hainich is located at the western border of the Thuringian Triassic basin within the northwestern Thuringian limestone plate (GRABIETZ & FIEDLER 1996, AHRNS & HOFMANN 1998). All of the research sites are situated about 350 m elevation in the north-eastern part of Hainich National Park close to the village Weberstedt (near to the Thiemsburg, Fig. 1) on flat plateaus above Upper Muschelkalk. The Hainich remained ice-free during the Pleistocene, and a layer of loess was deposited by wind (GREITZKE & FIEDLER 1996) resulting in a closed, homogeneous loess cover or loess-clay cover. Soil types are parabrown earth, parabrown earth-pseudogley, or transitions between these soil types (J. SCHRAMM 2005).



**Fig. 1:** Position of the research sites. DL 1: diversity level 1 plots; DL 2: diversity level 2 plots; DL 3: diversity level 3 plots; replicates indicated by letters a-d. (Map: K. M. DAENNER).

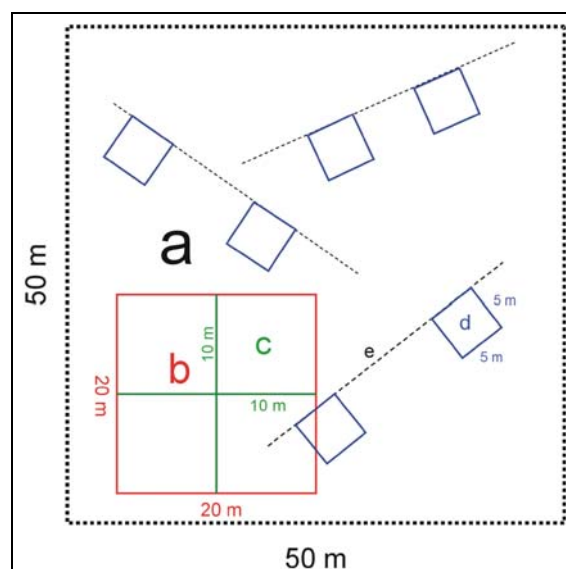
The Hainich belongs to the forest growth district B.37.23 "Hainich-Dün" within the forest growth area B.37 "middle German Triassic mountain and hill country". The climate can be characterised as subatlantic. A gradual change toward a subcontinental climate occurs toward the Thuringian basin, especially in eastern parts (GAUER & ALDINGER 2005, GEILING 2005). Mean annual precipitation varies between 600 mm and 670 mm. 45 % - 50 % of the annual precipitation falls during the growing season, peaking in July. The mean annual temperature is about 7.5° C to 8.0° C (GRABIETZ & FIEDLER 1996, AHRNS & HOFMANN 1998, H. SCHRAMM 2005, GROSSMANN 2006).

Despite of low impacts of early settlements, the Hainich area has seen a more intensive human use of its landscape since the 12<sup>th</sup> century. Since that time, periodic destruction and degradation of the forest likely occurred due to uncontrolled and unmitigated use. Nevertheless, compared to other parts of Waldökologie online 3 (2006)

Germany, harvesting of litter is of minor importance, since the farmlands in the Thuringian basin produced enough litter. Laws establishing more sustainable use were enacted in early modern times, but were largely unenforced (MUND 2004, BURSE 2005). The middle of the 19<sup>th</sup> century saw a transition from the often irregular coppice with standards system (*Mittelwald*) to high forest (*Hochwald* - especially to the multiple aged forest system *Plenterwald*). The main interest behind these changes in management was that of producing larger-dimensioned timber (FUCHS et al. 1999, MUND 2004), a trend that continued until the first decades of the 20<sup>th</sup> century (STADTVERWALTUNG MÜHLHAUSEN 1997, BURSE 2005). Due to this history, many present-day stands house very large, old trees with broad crowns and multi-stems, originating from formerly used coppices with standards systems. A dramatic change in land use occurred with military use of the southern Hainich area starting in 1935. More recently, the military training areas "Weberstedt" and "Kindel" were established in 1964, providing large off-limits areas of deciduous forest free of any harvesting. Thanks to this lengthy period of unmanaged status, and the resulting forest maturity and relative wildness, the area became national park in 1997, when military use ceased. Hainich National Park covers 7,500 hectares of the southern Hainich area and consists almost totally of species-rich deciduous woodlands. Nearly the whole national park area is state forest, surrounded by community forests and forest cooperatives (so-called "Laubgenossenschaften" - SCHWARTZ 1991, BIEHL 2005, BURSE 2005, GROSSMANN 2006).

## 2.2 Experimental design, sampling and data analysis

Since currently the GK 1086 is an interdisciplinary project, the experimental design had to fulfil various requirements of different partners. For instance, a single project focussed on mycorrhiza may not be able to investigate as many plots as a project focussing on flora and forest communities. Due to this, a compromise research design established 12 sampling sites. Between summer, 2003 and January, 2005, 12 sites were chosen belonging to three different diversity levels (DL): DL 1, with *Fagus sylvatica* as major tree species; DL 2, having *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* / *T. platyphyllos* as major tree species; DL 3, with *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* / *T. platyphyllos*, *Carpinus betulus*, and *Acer pseudoplatanus* / *A. platanooides* as major tree species. *Quercus robur*, *Q. petraea*, *Prunus avium*, *Ulmus glabra*, *Acer campestre* or *Sorbus torminalis* can occur as minor species, in any of the DLs. Four replicates were selected for each DL, indicated by letters a to d (Fig. 1). Each research site had a size of 2,500 m<sup>2</sup> (50 m x 50 m; Fig. 2). Following PRODAN (1968), PETRAITIS et al. (1989), OLIVER & LARSON (1990), FABBIO et al. (2006), and HILL et al. (2006) an area of this size can be regarded as being homogeneous in dynamics of tree populations and the associated vegetation. The research sites were chosen according to the following criteria: (1) flat or with only gentle slopes on eutrophic loess-covered soils with a depth of at least 60 cm (BRAUNS et al. 2006), (2) stands free of harvesting for at least four decades, (3) closed canopy and (4) homogeneous stand structure among all research sites. In each research site, the number and the diameter at breast height (dbh) of all trees with a dbh of at least 7 cm was recorded in spring 2005 (for more details see GUCKLAND et al. *in preparation*).



**Fig. 2:** Experimental design of the research sites. a: 50 x 50 m plot (2,500 m<sup>2</sup>); b: 20 x 20 m plot (400 m<sup>2</sup>); c: 10 x 10 m plot (100 m<sup>2</sup>); d: randomised 5 x 5 m plot (25 m<sup>2</sup>); e: randomised transect (length 30 m).

The units for floristic analysis and vegetation sampling were both entire research sites (2,500 m<sup>2</sup>) and the smaller plots (25 m<sup>2</sup>, 100 m<sup>2</sup>, 400 m<sup>2</sup>) within those sites. For comparable results with those from other European countries, a common sampling area (CSA) of 400 m<sup>2</sup> was adopted, suiting the framework of the Level II programme (ICP Forests: intensive monitoring of forest condition, SEIDLING 2005a). In the current study, 400 m<sup>2</sup> areas were represented by four plots of 10 m x 10 m (100 m<sup>2</sup>). These smaller-area sample plots allowed for more manageable size to construct relevés (EP GRVEG 2002, BOLTE & SCHULZE 2001, SEIDLING 2005a, SEIDLING 2005b). Additionally, in three of the four replicates per DL, six 25 m<sup>2</sup> plots (5 m x 5 m) were located randomly along three also randomised transects (Fig. 2). The establishment of these 25 m<sup>2</sup> plots as well as the transects also serves the research requirements of most of the other project partners in the GK 1086 (GUCKLAND et al. *in preparation*).

Due to the seasonal phenology of the herb-layer vegetation in deciduous forests, floristic inventory and vegetation sampling was done twice a year (ELLENBERG 1956, DIERSCHKE 1994): first during the flowering period of *Anemone nemorosa* (April 2005) and second during the flowering period of forest grasses, especially *Hordelymus europaeus* (July 2005). To characterise the vegetation, the sampling employed a slightly modified BRAUN-BLANQUET cover scale (rank "2" split into 2a: 5-15 % coverage, 2b: 15-25 % coverage) (DIERSCHKE 1994). The spring and summer relevés were combined by taking the higher cover value when a species was found in both relevés. Species lists for each level of diversity (DL 1, DL 2, DL 3) and sampling scale (from 25 m<sup>2</sup> up to 2,500 m<sup>2</sup>) level were prepared in order to compare species richness and species composition. Floristic similarity between diversity levels was determined using the JACCARD similarity coefficient (JACCARD 1901, DIERSCHKE 1994). To determine typical forest-dependent plant species, an assignment of each occurring species to one of the categories of the list of forest plants of hillsides and mountains in Germany (SCHMIDT et al. 2003) was done for each diversity level. The classification system of ELLENBERG (2001) was applied to the dataset to obtain a clearer view of the distribution of species that characterise different phytosociological groups. Nomenclature of vascular plants follows WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), and that of bryophytes follows KOPERSKI et al. (2000).

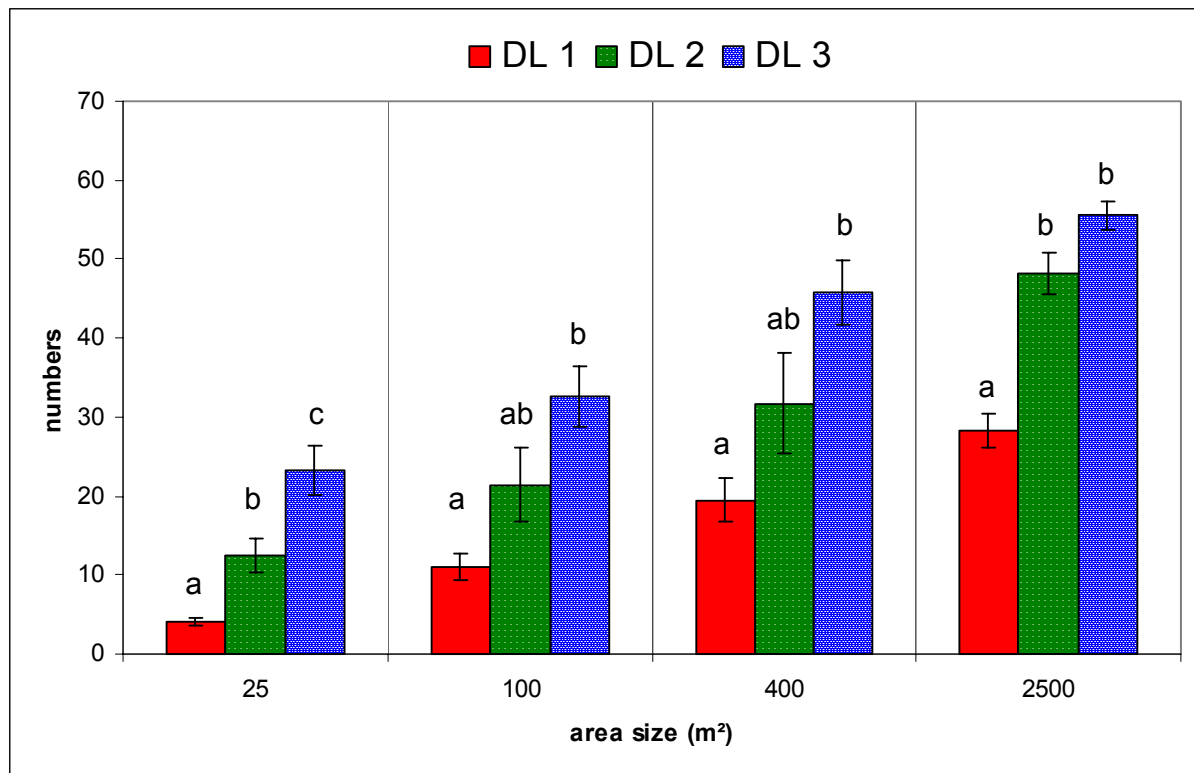
For statistical analyses the Kruskal-Wallis-H-test ( $p < 0.05$ ) with subsequent Mann-Whitney-U-test, using SAS (© SAS Institute, Inc.) was applied. To compare tree-layer species diversity with herb-layer species diversity, tree species were removed from the herb layer data since these species are not independent from the inapt variable of "tree species diversity".

### 3. Results

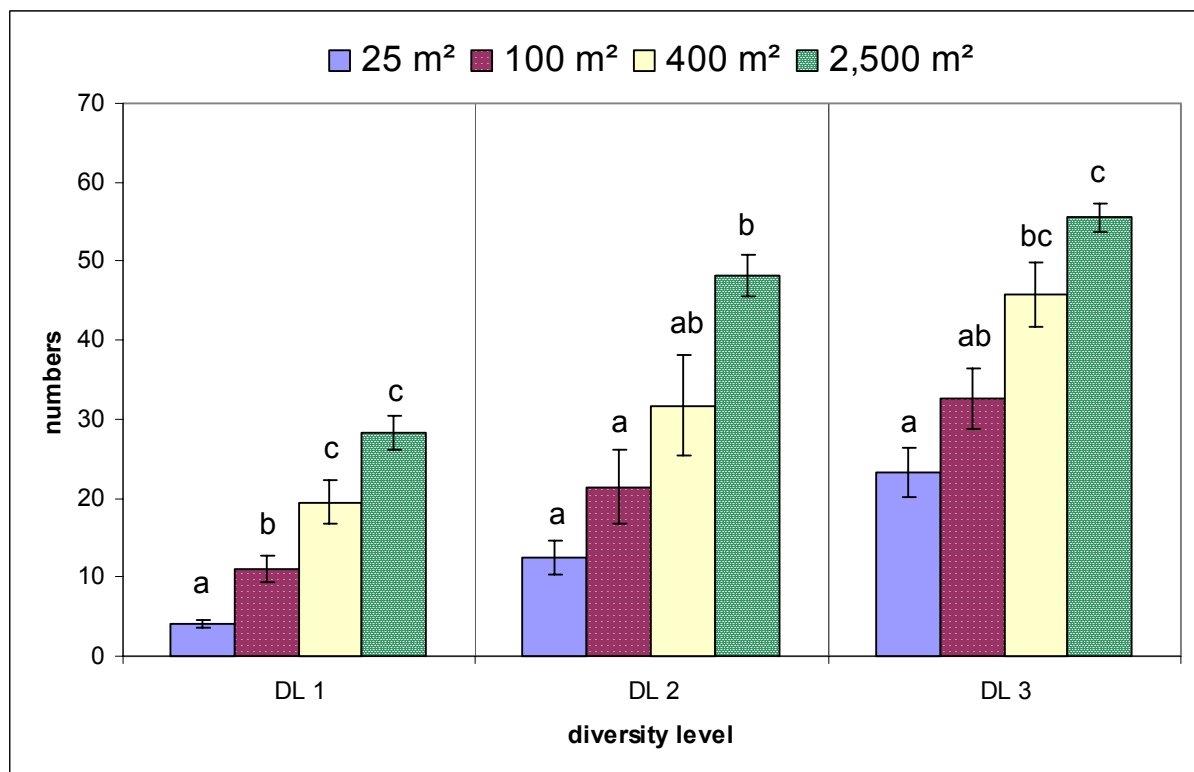
#### 3.1 Flora and floristic diversity

In all sites collectively, a total of 108 vascular plant species (including 13 tree species) and 19 bottom layer bryophytes were found. 66 vascular plant species (including 10 tree species) and 4 bryophyte species were detected in DL 1, 84 vascular plant species (including 12 tree species) and 3 bryophyte species in DL 2, and 93 vascular plant species (including 12 tree species) and 18 bryophyte species in DL 3. 54 vascular plant species (50 % of the total vascular plant species) occur in all three diversity levels. 23 vascular plant species could be found in both DL 2 and 3, 5 in both DL 1 and 2 and two in both DL 1 and 3. DL 3 yielded 15 species not encountered in other DL, 3 were unique to DL 2, and 7 were unique to DL 1. Among the bryophytes, three species were encountered in all three diversity levels (16 % of the total bryophyte species). 15 bryophyte species appeared only in DL 3 and one bryophyte species solely in DL 1. No bryophyte species exclusive to DL 2 and no bryophyte species coexisting in two of the three diversity levels were found. Floristic similarity reached the highest proportion (72 %) between DL 2 and DL 3. The lowest similarity (51 %) was ascertained between DL 1 and DL 3, while an intermediate similarity value (58 %) was found between DL 1 and DL 2.

A greater number of vascular plant species (excluding tree species) with greater canopy tree species diversity is seen not only at the scale of overall species lists, but also among the research sites and plots (25 m<sup>2</sup>, 100 m<sup>2</sup>, 400 m<sup>2</sup>, 2,500 m<sup>2</sup>, Fig. 3). Within each diversity level, species richness is higher with larger area (Fig. 4). Mean vascular plant species number plotted versus area size is significantly correlated (DL 1:  $r^2 = 0.83$ ; DL 2:  $r^2 = 0.69$ ; DL 3:  $r^2 = 0.76$ ) in all three diversity levels (Fig. 5). A significant correlation is also found for vascular plant species richness including tree regeneration versus canopy tree diversity (DL 1:  $r^2 = 0.84$ ; DL 2:  $r^2 = 0.68$ ; DL 3:  $r^2 = 0.73$ ). By using species-area curves (ROSENZWEIG 2000, CRAWLEY & HARRAL 2001, DESMET & COWLING 2004) in the current study species numbers per hectare have been estimated by regression analyses. Within DL 1 the calculated number of plant species is 43, in DL 2, 64 species, and in DL 3, 75 plant species per hectare, respectively.

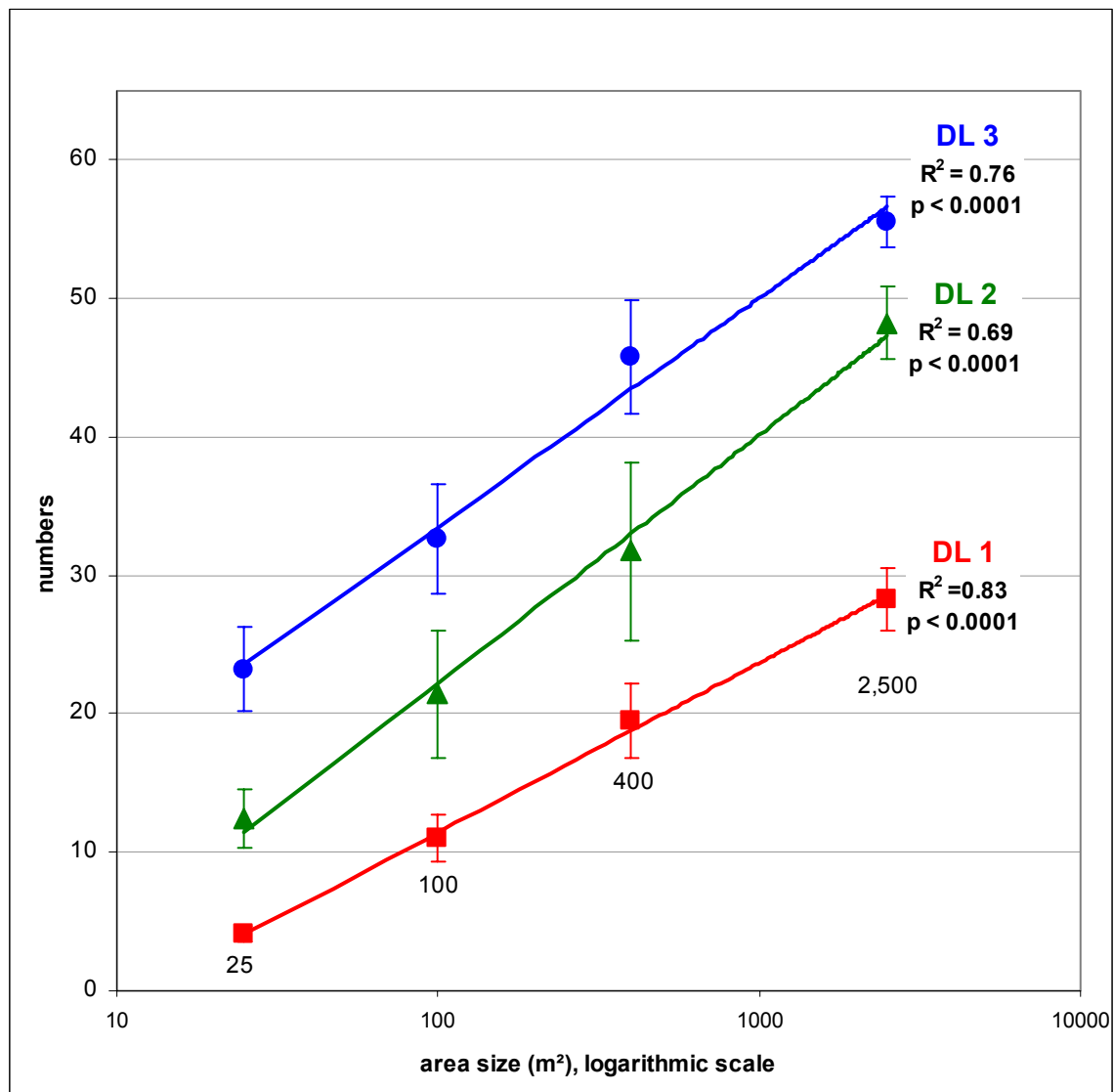


**Fig. 3:** Mean numbers and standard errors of vascular plant species (tree regeneration excluded) on plots of the three diversity levels DL 1, DL 2 and DL 3 for different plot sizes (25 m<sup>2</sup>, N = 3; 100 m<sup>2</sup>, N = 4; 400 m<sup>2</sup>, N = 4 and 2,500 m<sup>2</sup>, N = 4). Means that do not share the same letter differ significantly.



**Fig. 4:** Comparison of mean numbers and standard errors of vascular plant species richness (tree regeneration excluded) in plots of different size (25 m<sup>2</sup>, N = 3; 100 m<sup>2</sup>, N = 4; 400 m<sup>2</sup>, N = 4 and 2,500 m<sup>2</sup>, N = 4) grouped by the diversity levels DL 1, DL 2 and DL 3. Means that do not share the same letter differ significantly.

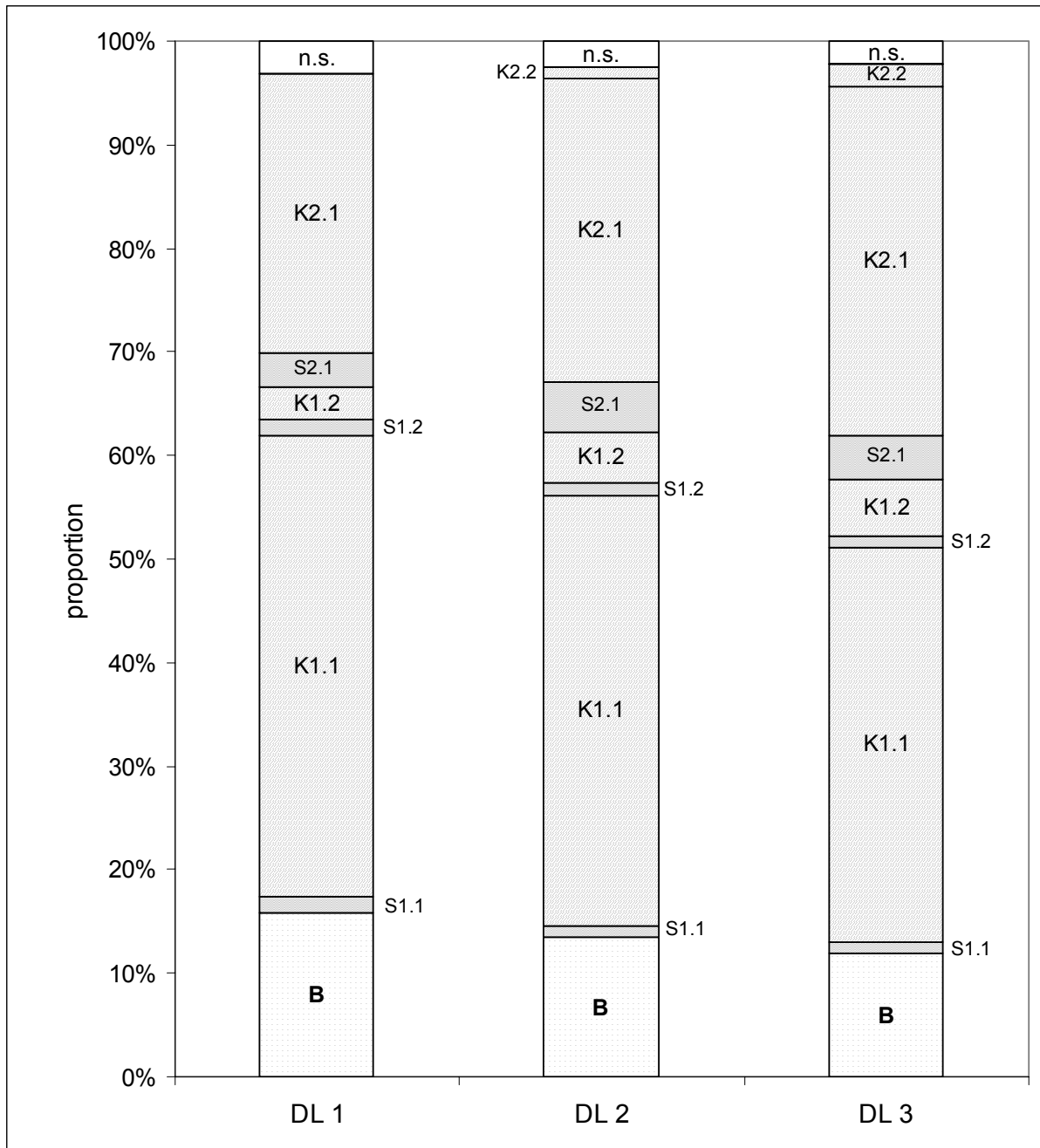




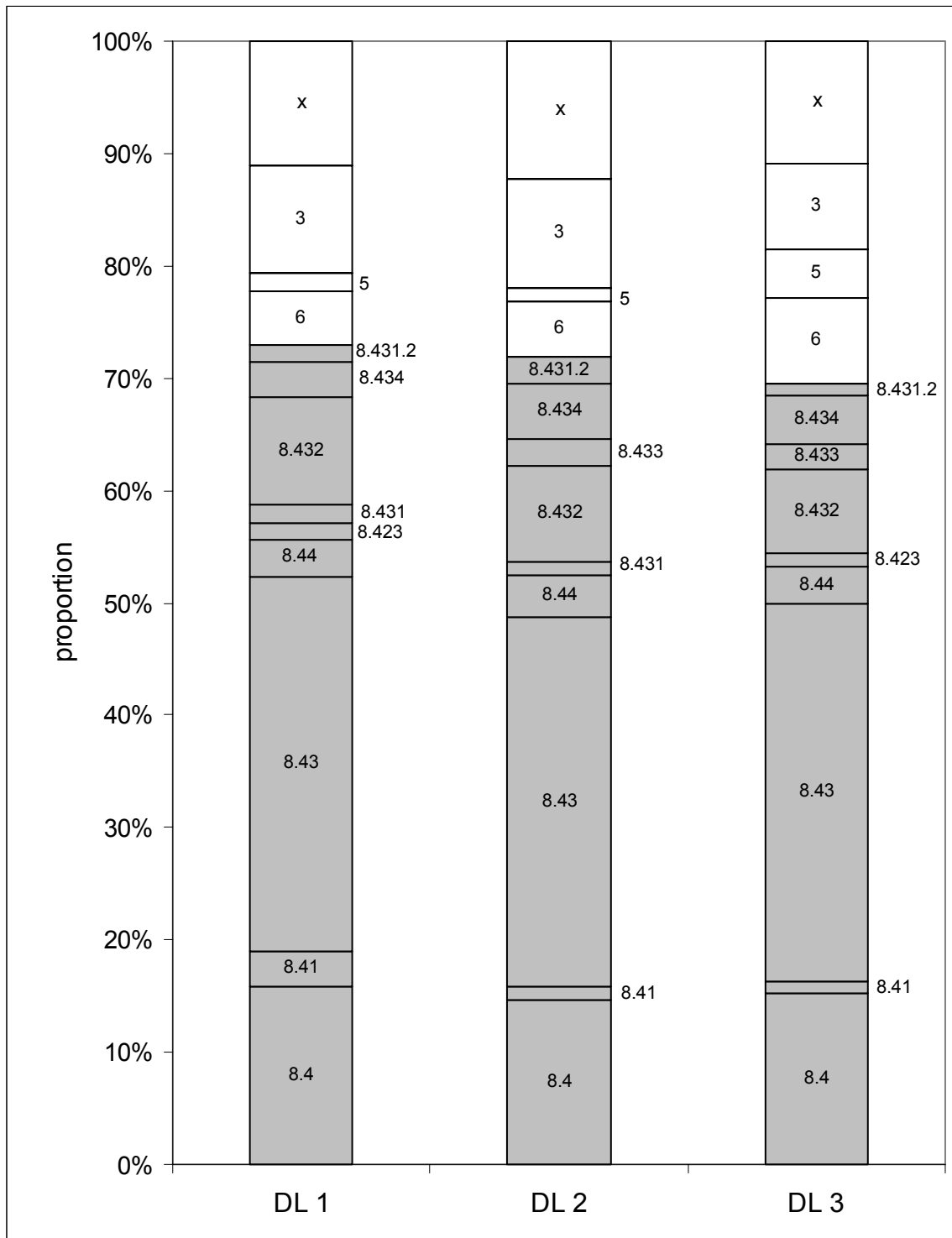
**Fig. 5:** Mean species number and standard errors (tree regeneration excluded) in the three diversity levels (DL 1, DL 2, DL 3) regarding the area sizes 25 m<sup>2</sup>, N = 3; 100 m<sup>2</sup>, N = 4; 400 m<sup>2</sup>, N = 4 and 2,500 m<sup>2</sup>, N = 4. R<sup>2</sup>: coefficient of regression.

The greatest portion of the plant species per DL is held by herb-layer species typical of closed forests (group K1.1), and herb-layer species that grow in forests as well as in open vegetation (K2.1), together: DL 1: 71 %, DL 2: 72 %, DL 3: 71 % (Fig. 6). Herbs mainly growing in clearings or at forest edges (K1.2) and herbs growing partly in forests, but mainly in open vegetation (K2.2) occur less frequently, together: DL 1: 3 %, DL 2: 6 %, DL 3: 8 %. Group K2.2 could not be found in stand type DL 1 at all. Shrubs growing partly in forests, but mainly in open vegetation (S2.2) dominate. The proportion of tree-layer species to all species shows a slight decline with increasing diversity level (DL 1: 16 %, DL 2: 13 %, DL 3: 12 %).

In each of the three diversity levels, about 70 % of all vascular plants belong to the phytosociological group 8 'broadleaved woodland and related communities' (Fig. 7; DL 1: 73 %, DL 2: 72 %, DL 3: 70 %). The remainder of sociological groups represent in DL 1 and DL 2 16 %, and in DL 3 20 % of the flora. In DL 3, plants typical of heaths and grasslands created by human or animal activity and plants loosely associated with woodlands reach a higher proportion of the flora (together 12 %) than in DL 1 (together 6 %) and DL 2 (together 7 %). Only one neophyte was found: the Small Yellow Balsam (*Impatiens parviflora*), native to central Asia, found in site DL 1c. All other vascular plant species encountered are native to central Europe.



**Fig. 6:** Proportions (%) of vascular plants characteristic of forests or open landscapes (according to SCHMIDT et al. 2003) in the three diversity levels DL 1, DL 2 and DL 3. The analysis (qualitative evaluation) was done on the basis of the overall species lists compiled for each diversity level (S = shrub layer, K = herb layer. n.s.: not specified, K+S 2.2: partly in forest, mainly in open vegetation, K+S 2.1: in forest as well as open vegetation, K+S 1.2: mainly in forest clearings or in forest fringes, K+S 1.1: mainly in closed forests, B: tree layer).



**Fig. 7:** Proportions (%) of sociological groups (according to ELLENBERG 2001) in the three diversity levels DL 1, DL 2 and DL 3. The analysis (qualitative evaluation) was done on the basis of the overall species lists compiled for each diversity level (x: indifferent plants, 8: broadleaved woodland and related communities, 8.4: *Quercus-Fagetea*, 8.41: *Quercetalia robori-petraeae*, 8.43: *Fagetalia (sylvaticae)*, 8.44: *Prunetalia spinosae*, 8.423: *Potentillo albae-Quercion petraeae*, 8.431: *Fagion (sylvaticae)*, 8.432: *Carpinion betuli*, 8.433: *Alno-Ulmion (minoris)*, 8.434: *Tilio-Acerion pseudoplatani*, 8.431.2: *Galio odorati-Fagenion*, 6: woodland-related herbaceous perennial and shrub communities, 5: heaths and grasslands created by human and animal activity, 3: herbaceous vegetation of frequently disturbed sites).

### 3.2 Species composition and vegetation units

Forest communities were characterised and classified by 12 vegetation relevées representing typical vegetation conditions of each of the 12 research sites (Tab.1). In the first six relevées (Tab. 1), beech (*Fagus sylvatica*) dominates the tree layer. The other tree species (*Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Fraxinus excelsior* and *Quercus robur*) are only sporadically interspersed, and do not attain coverage higher than 25 % in the tree layer of the DL 2 research sites. In contrast, in the other six relevées (7-12) beech represents less than 50 % of the tree-layer coverage, in relevée 12 it is lacking totally. All these relevées are clearly richer in canopy species, *Fraxinus excelsior* and *Tilia cordata* occur frequently together with varying proportions of *Tilia platyphyllos*, *Acer pseudoplatanus*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*, *Carpinus betulus* and *Acer campestre*. Tree-layer data alone can assign the first six relevées to the beech forest alliance (G a l i o o d o r a t i – F a g i o n), and the second half of the relevées to the oak-hornbeam forest alliance (C a r p i n i o n b e t u l i). Shrub-layer vegetation is lacking in the beech forests, while it is slightly better developed in the oak-hornbeam forests (mostly those regenerating *Tilia cordata*).

Regarding the beech forests, relevée 1 (from DL 1a) shows a surprisingly low herb-layer cover (compared to the other relevées) in spring. Even *Anemone nemorosa* – otherwise in beech forests represent with more than 75 % coverage – does not reach 25 % coverage at all. Furthermore, *Hordelymus europaeus* and *Lilium martagon*, two characterising species of the H o r d e l y m o - F a g e t u m (DIERSCHKE 1989), are absent, while acid-tolerant bryophytes like *Polytrichum formosum* and *Atrichum undulatum* occur frequently. The five other beech forest relevées (2-6) can be divided into two subunits by the presence/absence of *Stellaria holostea*, *Pulmonaria officinalis*, *Ranunculus ficaria*, *Primula elatior*, *Anemone ranunculoides*, *Viola reichenbachiana*, *Lathyrus vernus*, *Arum maculatum* and *Ranunculus auricomus*. DL 1 and DL 2 research sites are distributed equally in both subunits. In the oak-hornbeam forests, an exact classification by herb and bryophyte layer species is more difficult, since different groups of differential species overlap. Two groups consisting of relevées 7-9 and 10-12 emerge based solely on species numbers. Both subunits contain the species *Polygonatum multiflorum*, *Carpinus betulus*, *Vicia sepium*, *Fragaria vesca*, *Ranunculus lanuginosus*, *Campanula trachelium*, *Stachys sylvatica*, *Galium sylvaticum* and *Arctium nemorosum*, and with noticeable high cover values *Ranunculus ficaria*. Among those species that appear in the present data set to differentiate from beech forests, only two (*Carpinus betulus*, *Galium sylvaticum*) were identified as species characterising the oak-hornbeam alliance by OBERDORFER (1957, 1992) and DIERSCHKE (1986). Other C a r p i n i o n - species such as *Stellaria holostea*, *Dactylis polygama*, *Tilia cordata* and *Prunus avium* also occur in the beech forests of the Hainich, but less frequently than in the oak-hornbeam forests. *Sanicula europaea*, *Acer campestre*, *Bromus ramosus*, *Geum urbanum*, *Hieracium murorum*, *Phyteuma spicatum*, *Dryopteris filix-mas* and *Dactylorhiza maculata* frequently grow on decalcified, acidified clay soils with good water supply. These species, in tandem with the soil-dwelling bryophytes *Plagiomnium undulatum*, *Eurhynchium swartzii*, *Brachythecium rutabulum*, *Brachythecium velutinum* and *Fissidens taxifolius* characterise the most species-rich relevées (10-12 from DL 3). Several other species fall between these two groups. *Allium ursinum*, *Dactylis polygama*, *Ulmus glabra* and *Senecio ovatus* connect the species-poor relevée 9 (in DL 2b) to the more species-rich relevées 10-12. The higher cover values of *Alliaria petiolata* in relevée 8 (DL 2d), may indicate both a higher nitrogen supply and a higher degree of disturbance caused by past forest management compared to that in other oak-hornbeam forest research sites.

**Tab. 1:** Vegetation table of the research sites in Hainich National Park. Relevées 1-3 belong to the *Galio odorati-Fagetum* (possibly only relevée 1, with placement of relevées 2-3 in the *Hordelymo-Fagetum typicum*), relevées 4-6 to the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, and relevées 7-12 to the *Stellario-Carpinetum stachyetosum*. Abbreviations for character (C) or differential species (D), follow DIERSCHKE (1986, 1989) (V: alliance, A: association): HF: AC, DA *Hordelymo-Fagetum*; HFL: DA *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*; HFC: DA *Hordelymo-Fagetum circaetosum*; CA: VC *Carpinion betuli*; SC: DA *Stellario-Carpinetum*; SCS: DA *Stellario-Carpinetum*, subassociation group of *Stachys sylvatica*.

Relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Plot no.	DL	1b	1c	2c	1a	2a	1d	3c	2d	2b	3d	3b	3a
Tree layer, cover (%)		94	95	97	96	97	89	96	96	98	97	91	93
Shrub layer, cover (%)		0	1	0	0	0,5	0	0	1	5	3	7	7
Herb layer (spring), cover (%)		24	44	84	86	78	91	76	83	85	83	78	80
Herb layer (summer), cover (%)		25	18	15	29	48	43	35	69	71	63	39	60
Bryophyte layer, cover (%)		0,5	+	0,5	0	+	0,5	r	0	+	0,5	4	8
Tree layer, number of species		2	1	3	2	5	3	5	3	4	7	5	7
Shrub layer, number of species		0	1	0	0	2	0	0	0	3	2	1	3
Herb layer, number of species		21	23	20	23	30	34	39	51	50	62	59	57
ditto, but without tree species		13	19	18	18	25	28	32	44	44	53	50	48
Bryophyte layer, number of species		2	3	2	2	1	2	1	1	1	8	10	9
Total number of species		24	26	22	25	31	36	40	52	51	71	69	66
<b>Tree layer</b>													
<i>Fagus sylvatica</i>		5	5	5	5	5	4	3	3	3	2a	3	.
<i>Fraxinus excelsior</i>		.	.	2a	.	.	.	2a	3	2a	2a	2a	1
<i>Tilia cordata</i> CA		.	.	1	.	+	.	3	2b	3	3	3	3
<i>Acer pseudoplatanus</i>		.	.	.	1	2a	2a	2a	.	2a	1	.	2a
<i>Carpinus betulus</i> CA		.	.	.	.	.	.	2a	.	.	3	2b	3
<i>Acer platanoides</i>		.	.	.	.	2a	2a	.	.	.	2a	.	.
<i>Acer campestre</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	2a
<i>Tilia platyphyllos</i>		.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	2b	2b
<i>Quercus robur</i>		1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2a
<b>Shrub layer</b>													
<i>Tilia cordata</i> CA		.	.	.	.	+	.	.	.	2a	+	2a	2a
<i>Fagus sylvatica</i>		.	1	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.
<i>Tilia platyphyllos</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
<i>Fraxinus excelsior</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1
<i>Acer pseudoplatanus</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
<b>Herb layer</b>													
<i>Hordelymus europaeus</i> HF		.	r	r	+	+	+	+	1	+	2a	1	1
<i>Deschampsia cespitosa</i> s.str. SC		.	r	+	+	+	+	+	.	+	+	1	2a
<i>Athyrium filix-femina</i> HFC, SC		.	+	r	+	r	+	r	.	r	.	+	r
<i>Lilium martagon</i>		.	r	r	.	r	r	r	+	r	r	r	r
<i>Stellaria holostea</i> CA		.	r	.	r	r	+	2a	3	1	2b	+	2a
<i>Pulmonaria officinalis</i>		.	.	r	.	+	+	+	+	1	r	1	1
<i>Ranunculus ficaria</i> SCS		.	.	.	+	2b	1	2a	3	3	3	2a	2b
<i>Primula elatior</i>		.	.	.	r	+	+	+	+	+	+	+	1
<i>Anemone ranunculoides</i> HF		.	.	.	r	2b	+	1	2a	1	1	1	1
<i>Viola reichenbachiana</i>		.	.	.	r	r	r	r	+	r	+	+	+
<i>Lathyrus vernus</i> HFL		.	.	.	r	r	r	r	+	+	+	+	+
<i>Arum maculatum</i> agg. HF		.	.	.	r	+	r	r	+	r	+	+	+
<i>Ranunculus auricomus</i> agg. HFL		.	.	.	.	r	r	r	+	r	+	+	+
<i>Carpinus betulus</i> CA		r	.	.	.	.	.	r	r	.	+	1	+
<i>Vicia sepium</i>		.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	+	+
<i>Fragaria vesca</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	r	+	+	+
<i>Ranunculus lanuginosus</i>		.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+
<i>Campanula trachelium</i>		.	.	.	.	.	.	.	2a	r	+	+	+
<i>Stachys sylvatica</i> HFC, SCS		.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	r	.
<i>Galium sylvaticum</i> s.str. CA		.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	+	+
<i>Arctium nemorosum</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	+	r	r	r
<i>Listera ovata</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	.	r	r	r
<i>Allium ursinum</i>		.	.	.	+	.	.	.	.	2a	2a	1	2a
<i>Dactylis polygama</i> CA		.	.	.	.	.	r	.	.	r	1	1	1
<i>Ulmus glabra</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	r	+
<i>Senecio ovatus</i>		+	.	.	.	.	r	.	.	+	r	r	+
<i>Sanicula europaea</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	1
<i>Acer campestre</i>		r	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
<i>Bromus ramosus</i> s.str.		r	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	1
<i>Geum urbanum</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	.	+	+	+

Tab. 1: Continued.

Relevé		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Plot no.	DL	1b	1c	2c	1a	2a	1d	3c	2d	2b	3d	3b	3a
<b>Herb layer (continuation)</b>													
<i>Hieracium murorum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
<i>Phyteuma spicatum</i> HFL		.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	+
<i>Dryopteris filix-mas</i>		.	r	.	.	.	+	.	.	.	+	r	r
<i>Dactylorhiza maculata</i> subsp. <i>maculata</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r
<i>Asarum europaeum</i> HFL		.	.	.	.	.	1	+	1	1	1	.	.
<i>Mercurialis perennis</i> HF		.	.	.	.	.	.	r	+	2a	r	+	.
<i>Aegopodium podagraria</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	2a	3	2a	.
<i>Geranium robertianum</i> s.str.		.	.	.	.	.	.	.	r	r	r	.	.
<i>Sambucus nigra</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	.	.
<i>Galium aparine</i>		.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.
<i>Urtica dioica</i> HFC, SCS		.	.	.	r	.	.	.	r	r	.	.	.
<b>Others</b>													
<i>Anemone nemorosa</i>		2b	3	5	5	3	5	4	2b	3	3	4	3
<i>Fraxinus excelsior</i>		1	+	2a	2a	2b	1	2a	2a	2a	1	1	2a
<i>Acer pseudoplatanus</i>		1	+	+	1	+	3	2a	1	2a	1	1	1
<i>Acer platanoides</i>		+	.	1	1	3	1	1	1	2a	1	1	1
<i>Fagus sylvatica</i>		2a	2a	2a	1	+	1	1	1	2a	1	2a	+
<i>Lamium galeobdolon</i> s.str.		.	r	+	2a	1	.	1	2a	1	1	1	1
<i>Convallaria majalis</i>		2a	r	r	.	.	r	r	+	+	1	+	1
<i>Carex sylvatica</i> SCS		r	r	+	.	r	+	r	r	+	+	1	1
<i>Milium effusum</i>		r	r	.	+	+	+	+	r	+	1	r	+
<i>Tilia spec.</i> CA		r	.	r	r	r	r	+	r	+	+	+	+
<i>Crataegus laevigata</i> HFL		r	r	r	r	r	r	r	+	r	+	r	r
<i>Dryopteris dilatata</i>		.	.	+	.	r	r	r	.	r	r	+	r
<i>Oxalis acetosella</i> SC		.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Hedera helix</i>		.	r	.	.	r	.	+	.	r	r	+	+
<i>Circaea lutetiana</i> HFC, SC		.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	r	.
<i>Prunus avium</i> CA		+	r	.	.	.	r	r	r	.	r	+	.
<i>Alliaria petiolata</i>		r	r	.	.	.	+	.	2a	.	r	r	.
<i>Poa nemoralis</i>		r	.	.	.	.	r	.	.	.	+	+	r
<i>Lonicera periclymenum</i>		.	.	r	r	.	.	r	r	+	.	r	.
<i>Chaerophyllum temulum</i>		.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r
<i>Euonymus europaea</i>		.	.	r	.	r	.	r	.	r	r	.	.
<i>Scrophularia nodosa</i>		.	.	.	.	r	.	r	.	.	r	r	r
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		r	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	r
<i>Maianthemum bifolium</i>		r	r	.	.	.	.	.	r	.	r	.	.
<i>Cardamine pratensis</i> s.l. SCS		.	.	.	.	.	.	r	.	r	.	r	r
<i>Lathraea squamaria</i>		.	.	.	.	r	.	.	r	.	r	.	.
<i>Quercus robur</i>		.	.	r	.	.	.	.	.	.	r	.	r
<i>Melica uniflora</i>		.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	r	.
<i>Daphne mezereum</i>		.	.	.	.	r	.	r	.	.	.	.	.
<i>Epipactis helleborine</i>		.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	r
<b>Bryophyte layer</b>													
<i>Polytrichum formosum</i>		+	r	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Atrichum undulatum</i>		+	r	+	r	+	+	r	.	.	+	1	+
<i>Eurhynchium striatum</i>		.	.	.	.	.	r	.	r	+	+	1	2a
<i>Plagiomnium undulatum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	1
<i>Eurhynchium swartzii</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	r
<i>Brachythecium rutabulum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	r
<i>Fissidens taxifolius</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	r
<i>Brachythecium velutinum</i> var. <i>velutinum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	r
<i>Eurhynchium praelongum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r
<i>Thuidium tamariscinum</i>		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r

Only in relevé No. 1: *Calamagrostis arundinacea* r, *Carex muricata* agg. R; No. 2: *Impatiens parviflora* +, *Gymnocarpium dryopteris* +, *Dicranella heteromalla* M r; No. 8: *Geranium dissectum* r, *Moehringia trinervia* r, *Galium odoratum* r, *Orchis mascula* r; No. 9: *Actaea spicata* r, *Rubus idaeus* r; No. 10: *Festuca heterophylla* r, *Taraxacum* sect. *Ruderalia* r, *Lapsana communis* r; No. 11: *Hypericum perforatum* r, *Rubus fruticosus* agg. r, *Carex muricata* agg. r, *Ajuga reptans* r, *Mnium hornum* M r; No. 12: *Paris quadrifolia* +, *Corydalis cava* r, *Gagea lutea* r.

## 4. Discussion

### 4.1 Flora and floristic diversity

The forest-plant classification of SCHMIDT et al. (2003) as well as the sociological-group classification of ELLENBERG (2001) clearly show that the research sites in the Hainich area are characterised by a typical forest flora, with only a few species associated with open landscapes. In comparable unmanaged deciduous forest stands (forest nature reserves) with high base-saturation (limestone or basalt as bedrock), the amount of herb-layer species characteristic of closed forests varies between 50 % and 70 % of the overall flora (MÖLDER 2005, SCHMIDT 2005). Particularly in deciduous forests, this proportion increases with the amount of time since conversion from managed to unmanaged status, and decreases under conditions of intensive management (BRUNET et al. 1996, 1997; WULF 1997; LAWESSON et al.; 1998; GRAAE & SUNDE 2000; SCHMIDT M. et al. 2003b; WULF 2003; EBRECHT 2005; SCHMIDT 2005; SEBASTIÀ et al. 2005). Additionally, the high proportion of typical forest species indicates considerable habitat continuity in the research area (SCHMIDT M. et al. 2003b). However, the degree of continuity of forest cover is much more important than the forest management status (GRAAE & SUNDE 2000). Populations of forest-dependent herbs may be as old as mature trees in the forest (TAMM 1972, INGHE & TAMM 1985, POLLMANN 2000, NICOLÉ et al. 2005). Survival of the most forest-dependent species is possible only in ancient forests without strong human impact (ZACHARIAS 1993, WULF 1997, LAWESSON et al. 1998, HERMY et al. 1999, HONNAY et al. 1999, WULF 2003). The poor ability of these old-growth forest species to colonise new forest sites may be attributed to a complex of interacting variables: limited dispersal abilities (many have a short-distance dispersal strategy), low diaspore production and recruitment problems (e.g. low competitive ability, HERMY et al. 1999, VERHEYEN et al. 2003, VERHEYEN & HERMY 2004). Species with heavy seeds, transient seedbanks, ant-dispersed seeds, early and short flowering time, low stature, and high extent of vegetative reproduction are more common in older forests (GRAAE & SUNDE 2000). Therefore, forest continuity should be a primary focus of nature conservation, spatial planning and forest management.

No differences in species affiliations to forest sites or forest communities were determined among the three diversity levels. However, plants of the forest species group 2.2 (growing partly in forests, but mainly in open vegetation) were exclusively found in the diversity levels (DL) 2 and 3. Additionally, the DL 3 research sites showed higher portions of ELLENBERG's group 5 "heaths and grasslands determined by human and animal activity" and 6 "woodland-related herbaceous perennial and shrub communities". The occurrence of these groups may be an indication of a history of disturbance events (ELLENBERG 1996, SCHMIDT 2005), probably by a more distinctive ancient coppice with standards system in these stands. This system, which creates canopy gaps at frequent intervals (associated in part with grazing), promotes the occurrence of species characteristic of open landscapes (GEB et al. 2004, STEGMANN & SCHMIDT 2005). However, some forest-dependent species can benefit from coppicing: WULF (1997) presents results from northeastern Germany that verify the clear association of some geophytes, e.g. *Anemone ranunculoides*, *Circaea lutetiana* and *Paris quadrifolia* (which all occur in all diversity levels) with ancient woodlands with a history of coppicing.

The slope of the species-area relationship found in the present study is consistent with the descriptions of DIERSCHKE (1994) and ROSENZWEIG (2000). Both abiotic factors and niche diversification play a role in mediating species diversity (SCHMIDT 2005). Relevées from various parts of Central Europe reveal that species richness in beech forests is positively correlated with base-saturation (MAYER 1974, BRUNET et al. 1996, ELLENBERG 1996, LEUSCHNER 1999, SCHMIDT submitted). As predicted by the species-pool hypothesis (ZOBEL 1997), this relationship also arises in floristic inventory of larger sample plots.

A comparison of floristic data calculated for the Hainich research sites with data from unmanaged forest nature reserves in beech forests and oak-hornbeam forests on basic and nutrient-rich soils showed a broad range of species richness levels (Tab. 2). The lowest values (40-50 species/ha) are mainly found in *Milio-Fagetum* or *Galio-Fagetum* sites or on homogeneous sites within the *Hordeolum-Fagetum* (Hohestein). Following the environmental heterogeneity hypothesis (HUSTON 1994), species diversity should increase with local heterogeneity in topography, soil-nutrient status, and water availability. This is true e. g. for forest nature reserves like Hasbruch, Mittlere lth and Hünstollen, where mean species richness of 60-70 species/ha can be found. Finally, higher species diversity can be expected in ecosystems with intermediate disturbance than in undisturbed forests (CONNELL 1978, DECOCQ et al. 2004). The interplay of environmental heterogeneity and disturbance (GRACE 1999) could explain the highest species richness in the Hainholz forest nature reserve (92 species/ha) out of all forest nature reserves so far studied in Germany (SCHMIDT 2003, 2005). In the Hainich area, we calculated mean species numbers between 64 and 75 species/ha in

DL 2 and DL 3, perhaps indicating environmental heterogeneity or disturbance effects, this despite the careful selection of homogeneous and undisturbed research sites. Future research within the project should clarify whether site conditions, forest history or other mechanisms (e.g. biotic interactions) are responsible for this species richness.

**Tab. 2:** Floristic diversity of vascular plants in unmanaged forest nature reserves compared to the research sites in Hainich National Park. N: Number of analysed subplots (per ha). R: mean Ellenberg reaction value of the reserves' flora. Data from SCHMIDT (1999, 2003, 2005) and MÖLDER & SCHMIDT (2006). \*data are extrapolated, hence no means are available.

	N	Species richness (±SE)	R	Forest communities
Landwehr	13	46.2 ±3.4	5.2	<i>Milio-Fagetum</i> , <i>Stellario-Carpinetum</i>
Hasbruch	31	75.9 ±3.3	5.5	<i>Stellario-Carpinetum</i>
Großer Freeden	22	41.5 ±1.3	5.5	<i>Hordelymo-Fagetum</i> , <i>Galio-Fagetum</i>
Wattenberg/Hundsberg	23	42.5 ±2.4	5.9	<i>Hordelymo-Fagetum</i> , <i>Galio-Fagetum</i>
Hohestein	13	38.4 ±2.1	6.3	<i>Hordelymo-Fagetum</i>
Mittlere Ith	6	62.2 ±2.7	6.4	<i>Hordelymo-Fagetum</i>
Hainholz	26	92.0 ±3.7	6.5	<i>Hordelymo-Fagetum</i> , <i>Carici-Fagetum</i>
Hünstollen	29	58.9 ±2.7	6.6	<i>Hordelymo-Fagetum</i>
Hainich, DL 1	4	42.7*	6.3	<i>Galio-Fagetum</i> , <i>Hordelymo-Fagetum</i>
Hainich, DL 2	4	64.4*	6.6	<i>Hordelymo-Fagetum</i> , <i>Stellario-Carpinetum</i>
Hainich, DL 3	4	74.5*	6.5	<i>Stellario-Carpinetum</i>

Aside from these potential causes of higher diversity, the present results seem to be consistent with hypotheses of positively correlated tree-layer and herb-layer species richness. However, MCCUNE & ANTOS (1981) as well as BRADFIELD & SCAGEL (1984) found low correlations between vegetation layers in coniferous forests in Montana and British Columbia. In Central Europe, HERMY (1988) detected a high correlation between vegetation strata in deciduous woodlands in Belgium, and LEUSCHNER (1999) found a positive relationship between tree-layer and herb-layer diversity in southern German forest communities on the basis of vegetation relevées arranged by OBERDORFER (1992). In deciduous Estonian forests INGERPUU et al. (2003) found that the species richness of both bryophyte and herb layers were significantly positively correlated with the tree species pool. FERRETTI et al. (2006) point out that stand variables (particularly the number of tree species in the dominant storey) were significant predictors of the mean number of vascular plant species in their plots located throughout Italy. In contrast to the above-mentioned authors and the results presented in this study, non-correlation or weak correlations were found between tree-layer and herb-layer diversity by EWALD (1997, 2000, 2002) in mountain forests of the Bavarian Alps, NEUMANN & STARLINGER (2001) on plots all over Austria and AUBERT et al. (2004) in the Normandy (France).

#### 4.2. Syntaxonomical classification and species richness of the forest communities

The map of potential natural vegetation in Germany and Europe (BfN 2000, BOHN et al. 2003), shows the Hainich to be covered by species-rich beech forests (alliance *Galio odorati-Fagion*), but connected to the *Carpinion betuli* of the Thuringian basin, a dry and warm area where beech is absent or rare. The transient situation between subatlantic beech and subcontinental oak-hornbeam forests might partly explain the coexistence of forest communities rich in tree species in our research area (FRECH 2006).

Both herb and bryophyte composition of the Hainich research sites allow a first rough classification of the forest communities. This classification would surely be better documented with more relevées from all over the Hainich area, especially to identify small-scale gradients of varying loess cover with different water and nutrient supply as well as to clarify the impact of past forest management. Concordant with results from DIERSCHKE (1989), all beech-rich research sites in the present study (relevées 1-6) can be assigned to the suballiance *Galio odorati-Fagenion* (Woodruff beech forests). The moisture indicators *Lamium galeobdolon*, *Carex sylvatica*, *Milium effusum* and *Oxalis acetosella*



clearly distinguish the *Galio odorati*-*Fagenion* and beech forests on warm and dry limestone slopes (suballiance *Cephalanthero-Fagenion*). With the exception of *Hordelymus europaeus* and *Lilium martagon*, all differential species of the *Hordelymo-Fagetum* (*Arum maculatum*, *Anemone ranunculoides*, *Mercurialis perennis*) are absent from relevés 1-3, thus a classification as *Galio odorati-Fagetum* is also possible. The gradual transition between the *Galio odorati-Fagetum* and the *Hordelymo-Fagetum* with varying rates of differential species also allows a classification of relevée 1 to the *Galio odorati-Fagetum* and relevés 2 and 3 as *Hordelymo-Fagetum typicum*. Considerably clearer is the assignment of relevés 4-6 to the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* by the presence of the character species of the association *Hordelymus europaeus*, *Arum maculatum*, *Anemone ranunculoides* and *Mercurialis perennis* (only relevée 6) as well as the differential species of the subassociation like *Lathyrus vernus*, *Ranunculus auricomus*, *Lilium martagon*, *Crataegus laevigata*, *Daphne mezereum* and *Asarum europaeum* (DIERSCHKE 1985, 1989). According to HOFMANN (1965) and AHRNS & HOFMANN (1998) the spring vetch beech forest (*Lathyro-Fagetum*) is the most common forest community of the Hainich area and typifies at a broad scale the potential natural vegetation (pnv) as well as the potential site-adapted vegetation (psv) sensu LEUSCHNER (1997). The difficulty in obtaining an unambiguous classification for species-rich beech forests and oak-hornbeam forests in Hainich National Park was also reported by DIERSCHKE (1985, 1986) for southern Lower Saxony. On waterlogged soils as well as on shallow, dry soils the portion of beech is lower and other species like *Carpinus betulus*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Acer campestre*, *Sorbus torminalis*, and *Quercus robur* are more dominant (ELLENBERG 1996, LEUSCHNER 1998, SCHMIDT 2000). In addition to water availability, the frequency and dominance of *Fagus sylvatica* is strongly affected by forest management status: under a coppice with standard system or (pure) coppicing, beech decreases rapidly. This decline - particularly in consequence of low sprouting ability of beech - is more pronounced in subatlantic than in subcontinental areas (ELLENBERG 1996). The continuous regeneration of *Fagus sylvatica* in the oak-hornbeam forests of the Hainich underlines the assumption that beech will increase if forest management ceases. Increasing portion of beech occurs in many high forest stands formerly used as coppices with standards or during succession in unmanaged forest nature reserves (BLOSAT & SCHMIDT 1975, DIERSCHKE 1985, 1986, OBERDORFER 1992, ELLENBERG 1996, LEUSCHNER 1997, GEB et al. 2004, SCHMIDT 2000, 2005, STEGMANN & SCHMIDT 2005).

In the Hainich area, species richness within the *Stellario-Carpinetum* is greater than that in the *Hordelymo-Fagetum*. This pattern was also found in other regions, where *Hordelymo-Fagetum* stands are always poorer in species than *Stellario-Carpinetum* stands (Tab. 3). In the relatively oceanic Westphalia region, species numbers of the *Stellario-Carpinetum* are about 60 % higher than species numbers of the *Hordelymo-Fagetum*. By contrast, in Lower Saxony (including the Harz Mountains) the species numbers of the *Stellario-Carpinetum* are merely 7-36 % higher. Vegetation relevés made by OBERDORFER (1992) and re-analysed by LEUSCHNER (1999) showed no differences in herb-layer diversity among the constant species, while differences were revealed between the tree layers of the *Hordelymo-Fagetum* and the *Stellario-Carpinetum*. The attempt to explain this regional trend by the geographical centre of these forest communities (*Hordelymo-Fagetum*: Central European, *Stellario-Carpinetum*: subatlantic) is contradictory to the results from the Hainich area. Hence, the differences in species richness between the *Stellario-Carpinetum* and the *Hordelymo-Fagetum* may have non-biogeographical causes.

**Tab. 3:** Comparison of species numbers of species-rich beech forests (*Hordelymo-Fagetum*) and oak-hornbeam forests (*Stellario-Carpinetum*). n: Number of relevés.

Research area	Richness, beech forest	N	Richness, oak-hornbeam forest	N	Source
Western Westphalia (Münsterland)	22 (100 %)	16	35 (159 %)	55	LOHMEYER 1967
Eastern Westphalia (Lippe)	25 (100 %)	72	40 (160 %)	4	GOLISCH 1996
Eastern Lower Saxony	19 (100 %)	43	21 (111 %)	100	SOMMER 1971
Southern Lower Saxony	29 (100 %)	305	39 (134 %)	355	DIERSCHKE 1985
Harz Mountains, foothills	22 (100 %)	81	30 (136 %)	35	ZACHARIAS 1996
Harz Mountains	27 (100 %)	47	29 (107 %)	48	PFLUME 1999
Hainich	27 (100 %)	6	58 (215 %)	6	this study (Tab. 1)

## Acknowledgements

Our study received financial support from the German Research Foundation (DFG). We thank Andreas PARTH and Christoph FISCHER for their support in the data analysis, and Martin WECKESSER for aiding us with his great knowledge of bryophyte species. Andrea BAUER and Heiko RUBBERT were a great help during the fieldwork. Many colleagues from the Research Training Group 1086 supported our studies with data and comments, especially Mascha BRAUNS, Karl-Maximilian DAENNER, Heiner FLESSA, Anja GUCKLAND, and Frank THOMAS. Kenneth J. ELGERSMA provided comments that greatly improved this manuscript. We are grateful to Curtis BJORK for language correction. All this assistance is gratefully acknowledged.

## References

- AHRNS, C., HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963 – 1995. *Hercynia N.F. Halle* **31**: 33-64.
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D., BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can. J. For. Res.* **34** (1): 233-248.
- BFN - BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ (2000): Karte der natürlichen Vegetation Europas, Maßstab 1: 2,5 Mio. Landwirtschaftsverlag, Münster: 8 pp.
- BIEHL, R. (2005): Der Nationalpark Hainich – „Urwald mitten in Deutschland“. TLWJF (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen: 44-47.
- BLOSAT, P., SCHMIDT, W. (1975): Laubwaldgesellschaften im Unteren Eichsfeld. *Mitt. Florist.-soziol. Arb.gem.* **18**: 239-257.
- BOLTE, A., SCHULZE, I.-M. (2001): Methoden vegetationskundlicher Aufnahmen im Level II- Programm in Deutschland. BMVEL (Ed.): Dauerbeobachtung der Waldvegetation im Level II-Programm: Methoden und Auswertung. BMVEL, Bonn: 3-46.
- BRADFIELD G. E., SCAGEL, A. (1984): Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine spruce-fir forests, southeastern British Columbia. *Vegetatio* **55** (2): 105-114.
- BRAUNS, M., GUCKLAND, A., THOMAS, F. M., FLESSA, H. (2006): Effects of tree species diversity on soil properties in a Central-European deciduous forest. *Verh. Ges. Ökol.* **36**: 139.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. *For. Ecol. Manage.* **88** (3): 259–272.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1997): Pattern and dynamics of ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. *Ecography* **20** (5): 513–520.
- BURSE, K. (2005): Waldgeschichte der Exkursionsgebiete. TLWJF (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen: 20-24.
- CONNELL, J. H. (1978): Diversity in tropical forests and coral reefs. *Science* **199** (4335): 1302–1310.
- CRAWLEY, M. J., HARRAL, J. E. (2001): Scale dependence in plant biodiversity. *Science* **291** (5505): 864-868.
- DECOCQ, G., AUBERT, M., DUPONT, F., ALARD, D., SAGUEZ, R., WATTEZ-FRANGER, A., FOUCAULT, B., DELELIS-DUSOLIER, A., BARDAT, J. (2004): Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: understorey response to two silvicultural systems. *J. Appl. Ecol.* **41** (6): 1065–1079.
- DESMET, P., COWLING, R. (2004): Using the species–area relationship to set baseline targets for conservation. *Ecol. Soc.* **9** (2): <http://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art11/>
- DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwald-Gesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. *Tuexenia* **5**: 491-521.
- DIERSCHKE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der Carpinion-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Tuexenia* **6**: 299-323.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **1**: 107-148.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie: Grundlagen und Methoden. Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- EBRECHT, L. (2005): Vegetation, Standortverhältnisse und Ausbreitungsbiologie von Pflanzen auf Rückegassen und Waldwegen im Göttinger Wald und im Solling. Cuvillier, Göttingen: 317 pp.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. Ulmer, Stuttgart: 136 pp.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 1095 pp.
- EP GRVEG (EXPERT PENAL ON GROUND VEGETATION ASSESSMENT) (2002): Assessment of Ground Vegetation. UNECE (Ed.): Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests, Part VIII. Hamburg: 19 pp.
- EWALD, J. (1997): Die Bergmischwälder der Bayerischen Alpen – Soziologie, Standortbindung und Verbreitung. *Diss.Bot.* **290**: 1-234.
- EWALD, J. (2000): The influence of coniferous canopies on understorey vegetation and soils in mountain forests of the northern Calcareous Alps. *Appl. Veg. Sci.* **3** (1): 123-134.
- EWALD, J. (2002): Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* **32** (1): 85-100.
- FABBIO, G., MANETTI, M. C., BERTINI, G. (2006): Aspects of biological diversity in the CONECOFOR plots. I. Structural and species diversity of the tree community. *Ann. Ist. Sper. Selv.* **30** (2): 17-28.
- FERRETTI, M., CALDERISI, M., AMORIELLO, T., BUSSOTTI, F., CANULLO, R., CAMPETELLA, G., COSTANTINI, A., FABBIO, G., MOSELLO, R. (2006): Factors influencing vascular species diversity in the CONECOFOR permanent monitoring plots. *Ann. Ist. Sper. Selv.* **30** (2): 97-106.
- FUCHS, A., SCHLOZ, R., RÖHLE, H. (1999): Umsetzung der Ergebnisse aus der Stichprobeninventur; Plenterwaldbewirtschaftung und Forsteinrichtung im Hainich. *AFZ-Der Wald* **54** (11): 587-588.
- FRECH, A. (2006): Walddynamik in Mischwäldern des Nationalparks Hainich. Untersuchung der Mechanismen und Prognose der Waldentwicklung. *Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe A)* **196**: 120 pp.
- GASTON, K. J., SPICER, J. I. (2004): Biodiversity: An introduction. 2nd ed., Blackwell Science, Oxford: 191 pp.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (Eds.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke. *Mitt. Ver. forstl. Standortskd. Forstpflanzenzücht.* **43**: 1-324.
- GEB, M., SCHMIDT, W., MEYER, P. (2004): Das Mittelwaldprojekt Liebenburg – Entwicklung der Bestandesstruktur. *Forst Holz* **59** (12): 567-573.

- GEILING, S. (2005): Forstliche Wuchseinheiten. TLWJF (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen: 29-31.
- GOLISCH, A. (1996): Buchenwälder im Kreis Lippe (NRW) mit einer Übersicht über die Querco-Fagetea. *Tuexenia* **16**: 3-24.
- GRABIETZ, S., FIEDLER, H.J. (1996): Umweltbedingte Vegetationsveränderungen nach 3 Jahrzehnten in einem Buchen-Plenterwald des Hainich. *Arch. Nat.schutz Landsch.forsch.* **34**: 245-255.
- GRACE, J. B. (1999): The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **2**: 1-28.
- GRADUIERTENKOLLEG 1086 (2006): Internetauftritt des Graduiertenkollegs 1086 "The role of biodiversity for biogeochemical cycles and biotic interactions in temperate deciduous forests". <http://www.forest-diversity.uni-goettingen.de/index.html>
- GRAAE, B. J., SUNDE, P. B. (2000): The impact of forest continuity and management on forest floor vegetation evaluated by species traits. *Ecography* **23** (6): 720-731.
- GREITZKE, A., FIEDLER, H.J. (1996): Schuttdecken und Bodentypen entlang einer Catena auf Muschelkalk in Buchenbeständen des Hainich. *Arch. Nat.schutz Landsch.forsch.* **34**: 257-268.
- GROSSMANN, M. (2006): Forschung im Nationalpark Hainich (Scientific research in the Hainich National Park). *Waldökologie online* **3**: 48-51. [http://www.lwf.uni-muenchen.de/afsv-online/download/literatur/waldoekologie-online/waldoekologie-online\\_heft-3-6.pdf](http://www.lwf.uni-muenchen.de/afsv-online/download/literatur/waldoekologie-online/waldoekologie-online_heft-3-6.pdf)
- GUCKLAND, A., BRAUNS, M., FLESSA, H., THOMAS, F. M., LEUSCHNER, C.: Influence of tree species diversity on soil properties in a beech forest in Central Germany. In preparation.
- HERMY, M. (1988): Correlation between forest layers in mixed deciduous forests in Flanders (Belgium). In: During, H. J., Werger, M. J. A., Willems, H. J. (eds.): Diversity and pattern in plant communities. SPB Academic Publishing, The Hague: 77-86.
- HERMY, M., HONNAY, O., FIRBANK, L., GRASHOF-BOKDAM, C., LAWESSON, J. E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biol. Conserv.* **91** (1): 9-22.
- HILL, D., FASHAM, M., TUCKER, G., SHEWRY, M. & SHAW, P. (EDS.) (2005): Handbook of Biodiversity Methods: Survey, Evaluation and Monitoring. Cambridge University Press, Cambridge: 573 pp.
- HOFMANN, G. (1965): Die Vegetation im Waldschutzgebiet „Hainich“ (Westthüringen). *Landschaftspflege u. Naturschutz Thür.* **2**:1-12.
- HONNAY, O., HERMY, M., COPPIN, P. (1999): Effects of area, age and diversity of forest patches in Belgium on plant species richness, and implications for conservation and reforestation. *Biol. Conserv.* **87** (1): 73-84.
- HUSTON, M.A. (1994): Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge: 681 pp.
- HUTCHINSON, G. E. (1959): Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* **93**: 145-159.
- HELMECKE, K. (2005): Vegetation der Exkursionsgebiete. TLWJF (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen: 32-37.
- INGERPUU, N., VELLAK K., LIIRA J., PÄRTEL M. (2003): Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment. *J. Veg. Sci.* **14** (5): 773-780.
- INGHE, O., TAMM, C. O. (1985): Survival and flowering of perennial herbs. IV. The behaviour of *Hepatica nobilis* and *Sanicula europaea* on permanent plots during 1943-1981. *Oikos* **45** (3): 400-420.
- JACCARD, P. (1901): Etude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et des Jura. *Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat.* **37**: 547-579.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W., GRADSTEIN, S. R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands, Dokumentation unterschiedlicher Taxonomien. *Schr.reihe Veg.kd.* **34**, Landwirtschaftsverlag, Münster: 519 pp.
- LAWESSON, J. E., DE BLUST, G., GRASHOF, C., FIRBANK, L., HONNAY, O., HERMY, M., HOBITZ, P., JENSEN, L. M. (1998): Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *For. Ecol. Manage.* **106** (2-3): 235-245.
- LARSSON, T.-B. (ED.) (2001): Biodiversity evaluation tools for European forests. *Ecol. Bull.* **50**: 1-236.
- LEUSCHNER, C. (1997): Das Konzept der potentiellen natürlichen Vegetation (PNV): Schwachstellen und Entwicklungsperspektiven. *Flora* **192**: 379-391.
- LEUSCHNER, C. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Berichte Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **10**: 5-18.
- LEUSCHNER, C. (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **11**: 109-131.
- LOHMEYER, W. (1967): Über den Stieleichen-Hainbuchenwald des Kernmünsterlandes und einige seiner Kontaktgesellschaften. *Schr.reihe Veg.kd.* **2**: 161-180.
- LOREAU, M., NAEEM, S., INCHAUSTI, P. (ED.) (2002): Biodiversity and ecosystem functioning. University Press, Oxford: 294 pp.
- MAYER, H. (1974): Wälder des Ostalpenraumes. Standort, Aufbau und waldbauliche Bedeutung der wichtigsten Waldgesellschaften in den Ostalpen samt Vorland. *Ökologie der Wälder und Landschaften*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 344 pp.
- MCCUNE, B., ANTOS J. A. (1981): Correlations between forest layers in the Swan Valley, Montana. *Ecology* **62** (5): 1196-1204.
- MÖLDER, A. (2005): Flora, Vegetation und Bestandesstruktur im Naturwald Großer Freeden, Teutoburger Wald. Masterarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie der Universität Göttingen. Göttingen: 140 pp.
- MÖLDER, A., SCHMIDT, W. (2006): Flora und Vegetation im Naturwald „Großer Freeden“, Teutoburger Wald. *Natur und Heimat (Münster)* **66** (2), 33-48.
- MUND, M. (2004): Carbon pools of European beech forests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management. *Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe A)* **89**: 1-270.
- NEUMANN M., STARLINGER F. (2001): The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *For. Ecol. Manage.* **145** (1): 91-106.
- NICOLÉ, F.; BRZOSKO, E.; TILL-BOTTRAUD, I. (2005): Population viability analysis of *Cypripedium calceolus* in a protected area: longevity, stability and persistence. *Journal of Ecology* **93** (4): 716-726.
- OBERDORFER, E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. *Pflanzensoziologie* **10**: 1-564.
- OBERDORFER, E. (ED.) (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil IV: Wälder und Gebüsche. 2. Aufl., G. Fischer, Jena, Stuttgart, New York: A. Textband 282 pp., B. Tabellenband 580 pp.
- OLIVER, C. D., LARSON B. C. (2006): Forest stand dynamics. MC Graw Hill, New York: 467 pp.
- PETRAITIS P. S., MATHAM R. E., NIESENBAUM R. A. (1989): The maintenance of species diversity by disturbance. *Q. Rev. Biol.* **64** (4): 393-418.
- PFLUME, S. (1999): Laubwaldgesellschaften im Harz. Gliederung, Ökologie, Verbreitung. *Arch. naturw. Diss.* **9**: 238 pp.
- POLLMANN, W. (2000): Die Buchenwaldgesellschaften im nordwestlichen Weserbergland. Siedlung und Landschaft in Westfalen (Ed. Geographische Kommission für Westfalen) **29**. Ibbenbürener Vereinsdruckerei, Ibbenbüren: 131 pp.
- PRODAN, M. (1968): Forest biometrics. Pergamon Press, Oxford: 447 pp.
- Waldökologie online 3 (2006)

- RÖHRIG, E., BARTSCH, N., v. LÜPKE, B. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. 7. Aufl., Ulmer, Stuttgart: 479 pp.
- ROSENZWEIG, M. L. (2000): Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge: 426 pp.
- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C., SCHULZE, E.-D. (2005): Forest diversity and function: Temperate and boreal systems. Springer, Berlin: 399 pp.
- SCHMIDT, M., EWALD, J., FISCHER, A., VON OHEIMB, G., KRIEBITZSCH, W.-U., SCHMIDT, W., ELLENBERG, H. (2003): Liste der typischen Waldgefäßpflanzen Deutschlands. Mitt. Bundesforsch.anst. Forst- Holzwirtschaft. **212**: 1-34, Anhang.
- SCHMIDT, M., v. OHEIMB, G., KRIEBITZSCH, W.-U., ELLENBERG, H. (2003B): Welche Gefäßpflanzen können als typische Waldarten gelten? – Zielsetzung und Anwendungsmöglichkeiten einer für Norddeutschland erarbeiteten Liste. *Tuexenia* **23**: 57-70.
- SCHMIDT, W. (1996): Naturwaldreservate und floristischer Artenschutz. Berichte des Landesamtes für Umweltschutz Sachsen-Anhalt, Sonderheft **3**: 25-39.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt am Beispiel von Wäldern. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **11**: 133-155.
- SCHMIDT, W. (2000): Eiche, Hainbuche oder Rotbuche? – Zur Vegetation und Baumartenzusammensetzung von stau- und grundwasserbeeinflussten Wäldern des nordwestdeutschen Tieflandes. Ergebnisse aus den Naturwäldern Hasbruch und Pretzter Landwehr. *Tuexenia* **20**: 21-43.
- SCHMIDT, W. (2003): Vielfalt im Urwald – Einfalt im Wirtschaftswald? Untersuchungen zur Gefäßpflanzendiversität in Naturwaldreservaten. GRADSTEIN, S. R., WILLMANN, R., ZIZKA, G. (Eds.) (2003): Biodiversitätsforschung – Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 185-204.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *For. Snow Landsc. Res.* **79**: 111-125
- SCHMIDT, W. (submitted): Vegetation. In: BRUMME, R., KHANNA, P. K. (eds.): Functioning and Management of European Beech Ecosystems. Results from site specific long-term studies. *Ecol. Stud.*
- SCHMITT, R. (1936): Die waldbauliche und bodenkundliche Bedeutung der Bodenflora des Buchenwaldes im Hoch-Spessart. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Bodenflora, ihre Beziehungen zur natürlichen Verjüngung und ihre relative Abhängigkeit von einzelnen Bodeneigenschaften in Buchenverjüngungen. Trilitsch, Würzburg: 74 pp.
- SCHRAMM, J. (2005): Die Böden auf Muschelkalk. TLWJF (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen: 29-31.
- SCHRAMM, H. (2005): Naturräumliche Gliederung der Exkursionsgebiete. TLWJF (Ed.): Exkursionsführer zur Tagung der AG Forstliche Standorts- und Vegetationskunde vom 18. bis 21. Mai 2005 in Thüringen: 8-19.
- SCHULZE, E.-D., MOONEY, H. A. (Eds.) (1994): Biodiversity and ecosystem function. Springer, Berlin: 525 pp.
- SCHWARTZ, E. (1991): Zur Geschichte des Gemeindeeigentums am Wald im mitteldeutschen Raum. Erweiterte Fassung eines Vortrags. *Forstarchiv* **62** (6): 235-238.
- SEBASTIÀ, M. T., CASALS, P., VOJNIKOVIĆ, S., BOGUNIĆ, F., BEUS, V. (2005): Plant diversity and soil properties in pristine and managed stands from Bosnian mixed forests. *Forestry* **78** (3): 297-303.
- SEIDLING, W. (2005A): Outline and examples for integrated evaluations of data from the intensive (Level II) monitoring of forest ecosystems in Germany. *Eur. J. Forest. Res.* **124** (4): 273–287.
- SEIDLING, W. (2005B): Ground floor vegetation assessment within the intensive (Level II) monitoring of forest ecosystems in Germany: chances and challenges. *Eur. J. Forest. Res.* **124** (4): 301–312.
- SOMMER, W.-H. (1971): Wald- und Ersatzgesellschaften im östlichen Niedersachsen. *Diss. Bot.* **12**: 1-101.
- STADTVERWALTUNG MÜHLHAUSEN (1997): Der Mühlhäuser Stadtwald - größter Kommunalwald Thüringens. *AFZ-Der Wald* **52** (23): 1242-1243.
- STEGMANN, F., SCHMIDT, W. (2005): Der Northeimer Mittelwald – Wald- und vegetationskundliche Untersuchungen zu einem Naturschutzprojekt. *Gött. Naturk. Schr.* **6** : 141-158.
- TAMM, C. O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behaviour of some orchids on permanent plots. *Oikos* **23** (1): 23-28.
- THOMAS, F. M., FLESSA, H., BURGDORF, N., LEUSCHNER, C. (2005): Biodiversity, biogeochemical cycles and biotic interactions: a long-term experiment in a Central-European deciduous forest. *Verh. Ges. Ökol.* **35**: 155.
- VERHEYEN, K., HONNAY, O., MOTZKIN, G., HERMY, M., FOSTER, D. R. (2003): Response of forest plant species to land-use change: a life-history trait-based approach. *J. Ecol.* **91** (4): 563-577.
- VERHEYEN, K., HERMY, M. (2004): Recruitment and growth of herb-layer species with different colonizing capacities in ancient and recent forests. *J. Veg. Sci.*, **15** (1): 125–134.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Ulmer, Stuttgart: 765 pp.
- WULF, M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. *J. Veg. Sci.* **8** (5): 635-642.
- WULF, M. (2003): Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. *Flora* **198** (6): 444–460.
- ZACHARIAS, D. (1996): Flora und Vegetation von Wäldern der Querco-Fagetea im nördlichen Harzvorland Niedersachsens – unter besonderer Berücksichtigung der Eichen-Hainbuchen-Mittelwälder. *Nat.schutz Landsch.pfl. Niedersachs.* **35**: 1-150.
- ZOBEL, M. (1997): The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.* **12** (7): 266-269.

submitted: 10.09.2006  
 reviewed: 01.12.2006  
 accepted: 31.12.2006

#### Address of author:

**Andreas Mölder\***, **Markus Bernhardt-Römermann\*\***, **Wolfgang Schmidt\*\*\***  
 Georg-August-Universität Göttingen  
 Faculty of Forest Sciences and Forest Ecology, Institute of Silviculture,  
 Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen, Germany

\*Corresponding author;  
 Phone +49 551 39-4709  
 Fax +49 551 39-3270;  
 E-mail [a.moelder@web.de](mailto:a.moelder@web.de); \*\*E-mail: [markus.bernhardt@forst.uni-goettingen.de](mailto:markus.bernhardt@forst.uni-goettingen.de); \*\*\*E-mail: [wschmid1@gwdg.de](mailto:wschmid1@gwdg.de)

**3. Artikel „Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech?“**

Dieser Abschnitt entspricht einem in der Zeitschrift *Forest Ecology and Management* (Nr. 256, S. 272–281, 2008) veröffentlichten Artikel von Andreas Mölder, Markus Bernhardt-Römermann und Wolfgang Schmidt.



## Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech?

Andreas Mölder\*, Markus Bernhardt-Römermann, Wolfgang Schmidt

Department Silviculture and Forest Ecology of the Temperate Zones, Faculty of Forest Sciences and Forest Ecology, Georg-August-University Göttingen, Büsingenweg 1, D-37077 Göttingen, Germany

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 13 October 2007

Received in revised form 1 February 2008

Accepted 4 April 2008

#### Keywords:

*Fagus sylvatica*

Biodiversity

Deciduous forest

Ecosystem functioning

Productivity

Shannon–Wiener Index

Ellenberg indicator values

### ABSTRACT

Where natural production capacity permits, modern silvicultural management in Central Europe frequently aims at the development of mixed broadleaved stands, instead of pure European beech (*Fagus sylvatica*) stands. It is crucial to study the effects of these tree-layer diversity variations on herb-layer vegetation, since herb-layer vegetation contributes significantly to ecosystem functioning in forests. In Hainich National Park (Thuringia, Germany), we conducted observational research in deciduous stands to investigate whether herb-layer diversity was related to canopy-layer diversity, and to ascertain possible causal mechanisms. We found that herb-layer vegetation of deciduous forest stands rich in canopy species appeared to be more diverse than herb-layer vegetation of beech-dominated stands. We surmise that herbaceous understorey diversity was indirectly influenced by canopy tree species through the medium of the altered environmental factors soil pH and litter layer thickness. Apparently, lower beech proportion had a more profound effect than the number of secondary tree species. There were no correlations between herb-layer diversity and light transmissibility of the canopy layer, indicating that the light factor was not crucial for herb-layer diversity. At least for the Hainich research sites, our results indicated that small-scale light and soil heterogeneity is insignificant for herb-layer diversity. We found several herb-layer species whose occurrence was particularly correlated with tree-layer diversity and environmental factors. Remarkably, all species positively correlated with soil pH were important for the phytosociological classification of the research sites. Beech-dominated research sites showed high tree-layer volumes, whereas research sites with high tree-layer diversity tended to feature lower tree-layer volumes. These findings could be the result of differing former silvicultural systems and varying soil clay contents affecting tree species composition. In contrast, herb-layer biomass was positively correlated with tree-layer diversity. Herb-layer productivity might be promoted in more diverse research sites by increased nutrient supply and base saturation. It is also possible that greater beech proportion interfered with herb-layer productivity. However, herb-layer biomass was also positively correlated with herb-layer diversity. Hence, our study hints that positive diversity-functioning relationships might occur in the herb-layer of the deciduous forest under investigation.

© 2008 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

One goal of modern silvicultural management is the sustainable use of natural resources, often strived for through close-to-nature forestry. However, to support economical and social functions of the forest ecosystem, the conservation of stable and productive forests with diverse tree species must be ensured (Diaci, 2006; Röhrig et al., 2006). Concerning the management of Central European deciduous forests, this frequently implies the development of mixed stands consisting of European beech (*Fagus*

*sylvatica*) and secondary broadleaved tree species (Spiecker, 2006), instead of pure beech stands, where made possible by natural production capacity (Niedersächsisches Forstplanungsamt, 2004). It is crucial to study the effects of these tree-layer diversity changes on herb-layer vegetation, since herb-layer vegetation contributes significantly to ecosystem functioning in forests (Augusto et al., 2003; Lorenz et al., 2006). Productive and species-rich herb-layer vegetation can contain a significant amount of aboveground biomass and nutrients (Yarie, 1981; Bolte et al., 2004). Unwanted nutrient discharge released by disturbances of the ecosystem can be stored in the herb-layer (Bolte, 2006), and during periods of high potential leaching, temporary storage of elements by ground-layer herbs reduces nutrient loss to ground water (Peterson and Rolfe, 1982). For these reasons, both

\* Corresponding author. Tel.: +49 551 39 4709; fax: +49 551 39 3270.  
E-mail address: [andreas.moelder@forst.uni-goettingen.de](mailto:andreas.moelder@forst.uni-goettingen.de) (A. Mölder).



productive tree and herb layers are favoured in silviculture, as long as herb-layer vegetation does not compete with tree regeneration for light, water, and nutrients (Morris et al., 1993; Coll et al., 2003). In Central Europe, there is evidence for relationships between tree species diversity and productivity from long-term experimental plots (Pretzsch, 2005). But little knowledge exists on diversity and productivity relationships between different vegetation layers in beech-dominated forests. While field experiments in artificial grasslands (e.g. Tilman et al., 1996; Scherer-Lorenzen et al., 2003) indicate positive relationships between biodiversity and ecosystem functions like productivity and nutrient uptake in meadows, synthetic forest stand approaches cannot address biodiversity-functioning issues regarding typical forest herbs. A quasi-steady state of nutrient fluxes and carbon exchange between biomass, soil, and the atmosphere, which develops in slow-growing ancient forests ecosystems, is unlikely to occur in synthetic and young forest communities (Underwood and Paine, 2007). Hence, our research was observational and focused on herb-layer diversity and ecosystem functioning in existing mature forest stands with varied tree species diversity. Besides productivity aspects, forest herb-layer species are well-known indicators of site conditions, particularly with regard to forest management and long-term differences and changes in forest site conditions (Ellenberg, 1996; Schmidt, 2005; Bernhardt-Römermann et al., 2007).

In detail, besides other factors, tree-layer composition can have an effect on ground vegetation due to its influence on many ecosystem processes, e.g. nutrient cycling, light transmittance, and soil water supply (Légaré et al., 2002; Augusto et al., 2003; Barbier et al., 2008). We are aware that relationships between tree-species effects, environmental parameters, and herb-layer diversity can be complex and difficult to analyse. Nevertheless, according to Barbier et al. (2008) we believe that it is possible to point out the main underlying processes: the effects of tree-species diversity on understorey vegetation can be on the one hand studied by the effect of tree-species richness and on the other hand by the effect of the dominant tree species. Therefore, besides possible effects of tree-layer richness, the influence of the keystone species beech will be emphasised, too.

Particularly, chemical composition of canopy-species leaf litter was found to be a key factor influencing soil acidity and thereby nutrient stocks, whereas the upper 10 cm of soil are most significantly influenced by tree-species effects (Nordén, 1994; Finzi et al., 1998; Augusto et al., 2002, 2003). Additionally, thickness of litter layer varies according to tree species (Neirynek et al., 2000; Augusto et al., 2002; van Oijen et al., 2005). A close positive correlation between soil pH and herb-layer diversity (e.g. Brunet et al., 1996; Härdtle et al., 2003; Ferretti et al., 2006; Barbier et al., 2008), as well as litter layer thinness (e.g. Graae and Heskjær, 1997; Borchsenius et al., 2004; van Oijen et al., 2005; Barbier et al., 2008) was particularly detected in forests dominated by beech, a tree species which produces less-decomposable and acidifying litter (Krauß, 1926; Ellenberg, 1996). Besides altered soil conditions, increased light transmissibility of the canopy layer was found to be another key factor promoting herb-layer diversity (Härdtle et al., 2003; Schmidt, 2005; Barbier et al., 2008). Diffuse light is transmitted differently depending on the tree species (van Oijen et al., 2005; Barbier et al., 2008); beech crowns transmit only a small proportion of daylight to the forest floor (Ellenberg, 1996; Barbier et al., 2008). Thus, it can be hypothesised that, if decreased beech proportion and increased quantity of other canopy species result in more basic soil pH, lower litter layer thickness or higher light availability, herb-layer diversity increases. Following van Oijen et al. (2005), it can further be assumed that the occurrence of

some herb-layer species is particularly bound to the environmental changes caused by varying tree-species diversity. In addition, an increased number of canopy species may form a pattern of more diverse site conditions over short distances. Following the environmental heterogeneity hypothesis (Huston, 1994), small-scale environmental differences result in increased herb-layer diversity.

Concluding, this study aims at answering the following questions:

- (1) Is there any relationship between tree- and herb-layer diversity as well as tree-layer volume and herb-layer biomass?
- (2) Does differing canopy species diversity alter soil and light conditions as well as their spatial heterogeneity and thereby herb-layer species diversity?
- (3) How pronounced is the influence of beech, a very productive and competitive tree species, on the relationships and processes stated above?
- (4) Are there herb-layer species whose occurrence is particularly correlated with tree-layer composition and environmental factors, which are apparently altered by canopy diversity effects?

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

The study area was Hainich National Park, Thuringia, Germany. All research sites were situated at about 350 m elevation in the north-eastern part of Hainich National Park, close to the village of Weberstedt (51°05'28"N, 10°31'24"E), on flat plateaus above Upper Muschelkalk. The closed, homogeneous loess cover or loess-clay cover of the study area has developed as a result of loess deposition from the Pleistocene era (Greitzke and Fiedler, 1996). According to the World Reference Base (WRB) for Soil Resources, the soil type of the research sites is (stagnic) Luvisol, (st) LV. The climate can be characterised as subatlantic with subcontinental influence. Mean annual precipitation amounts to about 630 mm; the mean annual temperature is about 7.7 °C (Gauer and Aldinger, 2005). Atmospheric pollution is moderate, e.g. nitrogen deposition averages 13 kg N per hectare per year (Mund, 2004). All research sites have been permanently covered by deciduous forest for at least 200 years. The middle of the 19th century saw an initial transition from the often-irregular coppice with standards system (*Mittelwald*) to high forest (*Hochwald*), especially to the multiple aged forest system *Plenterwald*. The transition lasted until the early 20th century (I. Schmidt, personal communication). Since the study area became a military training area in 1964 and subsequently a national park in 1997, all research sites have remained free of any harvesting or thinning for over 40 years (Mund, 2004; Mölder et al., 2006). Dominant forest communities are the *Galio-Fagetum*, the *Hordelymo-Fagetum*, and the *Stellario-Carpinetum* (Mölder et al., 2006).

### 2.2. Experimental design, sampling and data analysis

#### 2.2.1. Research site selection and tree layer

For this study, field data from 21 research sites selected by expert opinion were used. Selection criteria were firstly comparable edaphic and climatic conditions (according to Barbier et al., 2008) and secondly tree-species richness and tree-layer composition. Only trees with a diameter at breast height (dbh) of at least 7 cm were considered. The research sites are described as a gradient from pure beech stands to mixed stands with up to 11 deciduous tree species (Table 1). In addition to *F. sylvatica*, major

**Table 1**  
Diversity measures and environmental factors determined for all 21 research sites

Research site	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<b>Tree layer</b>																					
Species richness (SR)	1	3	3	4	4	4	5	5	6	6	6	6	7	7	7	7	7	9	9	10	11
Shannon–Wiener Index ( $H'$ )	0.00	0.48	0.51	0.17	0.31	0.51	0.88	0.99	0.92	0.95	1.40	1.56	0.99	1.00	1.11	1.40	1.41	1.63	1.70	1.69	1.90
Evenness $E$	0.00	0.15	0.46	0.35	0.23	0.37	0.62	0.62	0.51	0.53	0.78	0.84	0.51	0.45	0.57	0.87	0.72	0.74	0.65	0.73	0.79
Volume (m <sup>3</sup> /ha)	664	612	665	672	706	754	477	710	561	413	386	395	480	566	436	403	457	405	433	429	376
Beech proportion (%)	100	88	84	97	94	88	76	64	74	74	48	0	59	68	62	36	41	2	4	3	14
<b>Herb layer</b>																					
Species richness (SR)	20	11	14	11	19	30	34	29	15	35	26	50	45	13	45	31	33	51	55	49	53
Shannon–Wiener Index ( $H'$ )	1.90	1.15	1.67	1.75	1.86	2.53	2.82	2.40	1.36	2.66	2.41	3.26	2.99	1.30	3.10	2.46	2.62	3.30	3.34	3.32	3.30
Evenness ( $E$ )	0.65	0.50	0.65	0.76	0.64	0.75	0.81	0.72	0.52	0.75	0.75	0.84	0.79	0.52	0.82	0.72	0.76	0.84	0.84	0.86	0.84
Biomass (g/m <sup>2</sup> )	13.9	16.5	13.2	6.2	41.3	30.6	50.6	25.0	24.6	35.0	33.4	54.9	73.1	22.6	73.4	31.7	29.0	44.4	72.4	73.6	77.0
<b>Environmental parameters</b>																					
Litter layer thickness (cm)	5.3	4.5	4.5	4.6	3.8	3.4	2.2	4.5	2.4	2.3	2.2	1.9	2.8	3.1	1.6	2.7	2.6	1.9	1.9	1.9	1.9
Soil pH 0–10 cm (H <sub>2</sub> O)	4.6	5.1	4.9	4.8	5.1	5.6	5.8	4.6	5.9	5.6	6.1	6.4	6.2	5.5	6.3	5.8	6.7	6.5	6.1	6.5	6.5
Relative irradiance (%)	2.0	1.2	3.5	2.1	1.0	2.2	1.0	2.4	1.1	1.0	0.9	1.6	0.8	1.1	1.4	1.1	0.8	1.3	1.7	1.4	1.0
<b>Coefficients of variance (CV)</b>																					
CV litter layer thickness (%)	28.2	8.9	29.3	12.3	26.0	12.4	22.0	10.3	39.6	17.4	26.7	15.4	35.2	9.4	20.9	10.8	39.1	47.0	25.0	45.4	15.4
CV soil pH (%)	2.7	4.5	1.4	4.9	0.7	5.0	3.0	3.5	1.3	6.0	1.9	2.4	3.4	1.8	3.5	3.8	4.4	4.7	5.1	2.7	3.0
CV relative irradiance (%)	9.0	7.0	16.9	13.6	5.2	8.3	4.7	7.8	7.5	4.9	3.8	6.7	7.2	4.4	11.1	6.4	2.5	4.4	11.1	8.3	5.9
<b>Ellenberg indicator values</b>																					
Light	4.0	4.1	4.7	3.6	4.2	4.1	4.3	4.5	4.4	4.6	4.0	4.5	4.5	4.3	4.4	4.3	4.1	4.5	4.4	4.3	4.4
Moisture	5.2	5.8	4.9	5.2	5.7	5.4	5.3	5.4	5.3	5.5	5.5	5.4	5.5	5.5	5.4	5.4	5.4	5.5	5.5	5.5	5.4
Nitrogen	5.1	5.6	5.5	6.1	6.1	6.0	5.9	6.6	5.1	6.4	5.8	5.8	6.3	5.3	6.3	5.9	5.7	5.9	6.1	6.0	6.0
Reaction	5.6	6.1	5.6	6.2	6.7	6.7	6.8	6.8	6.7	6.7	6.8	6.6	6.8	6.0	6.7	6.6	6.7	6.5	6.7	6.7	6.6

Tree-layer species richness,  $H'$ , evenness and beech proportion (%) are based on stems/ha. Research site ranking follows tree-layer species richness.



tree species were *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Quercus petraea*, and *Carpinus betulus*. *Quercus robur*, *Prunus avium*, *Ulmus glabra*, *Acer campestre*, and *Sorbus torminalis* occurred with no more than a few individuals in any of the research sites. Each research site had a size of 2500 m<sup>2</sup> (50 m × 50 m).

Each of the research sites was characterised by loess-derived soil with a depth of approximately 60 cm, flat relief, mature stands free of harvesting for at least four decades, and homogeneous stand structure. The dominant age of the trees was about 100 years, but due to the former *Plenterwald* treatment a broad variety of age classes occurred (I. Schmidt, personal communication). To characterise the stands with respect to tree diversity at each research site, the number and the dbh of all tree specimens with a dbh of at least 7 cm was recorded. Tree-layer volume (m<sup>3</sup>/ha) can be used as a surrogate variable for tree-layer productivity (according to Hector, 1998). To calculate tree-layer volumes using the forest growth simulator SIBYLA (Fabrika, 2003), for each tree species, tree heights were measured from randomly selected specimens. For the purpose of characterising tree-layer diversity, besides tree-layer species richness (tree-layer SR), Shannon–Wiener diversity index  $H'$  [ $H' = -(\sum p_i)(\ln p_i)$ , where  $p_i$  = stems/ha] and evenness  $E$  [ $E = H'/H'_{\max}$ ;  $H'_{\max} = \ln(n)$ , where  $n$  = tree-layer SR] were calculated (Magurran, 2004). As a biotic environmental parameter, tree-layer beech proportion of each research site was determined based on stems/ha.

### 2.2.2. Herb layer

Following Mölder et al. (2006), herb-layer species richness (herb-layer SR) was estimated by vegetation relevés on 400 m<sup>2</sup> (20 × 20 m) sampling plots chosen by expert opinion in areas representative for each research site. Due to the seasonal phenology of the herb-layer vegetation, sampling was done twice for each plot in 2005 (18th–27th April and 6th July–4th August, respectively) by estimating the percentage cover of each herb-layer species. For data analysis, spring and summer relevés were combined by taking the higher percent-cover value when a species was found in both relevés. For characterising herb-layer diversity, besides herb-layer SR, Shannon–Wiener diversity index  $H'$  and evenness  $E$  [ $H' = -(\sum p_i)(\ln p_i)$ , where  $p_i$  = percentaged cover value;  $E = H'/H'_{\max}$ ;  $H'_{\max} = \ln(n)$ , where  $n$  = herb-layer SR] were calculated. To compare tree-layer diversity with herb-layer diversity, tree species were removed from the herb-layer data. Nomenclature follows Wisskirchen and Haeupler (1998).

By the use of the model PhytoCalc (Bolte, 2006), herbaceous biomass (g/m<sup>2</sup>) was calculated for each research site on the basis of vegetation relevés. This model calculates the herbaceous dry biomass from percentage plant cover and average shoot lengths. PhytoCalc was calibrated by additional measurements of plant shoot lengths. The calibration of PhytoCalc was confirmed on three research sites for species both spring- and summer-green. In each research site, ten square metres of herb-layer vegetation were harvested. The differences between harvested biomass and calculated biomass were 6.5% in research site 2, (harvested biomass: 18.5 g/m<sup>2</sup>, calculated biomass: 17.4 g/m<sup>2</sup>), 7.8% in research site 10 (25.3 g/m<sup>2</sup>, 23.4 g/m<sup>2</sup>) and 8.4% in research site 19 (22.7 g/m<sup>2</sup>, 20.9 g/m<sup>2</sup>), demonstrating that PhytoCalc calculates the herb biomass adequately, but with slight underestimation.

### 2.2.3. Abiotic environmental conditions

In four mixed samples per 400 m<sup>2</sup> sample plot, each from four sampling points, soil pH (H<sub>2</sub>O) of the upper 10 cm of soil was determined in the laboratory. Litter layer thickness was measured by ruler at 16 sampling points per sample plot, and light conditions were estimated using 200 systematically PAR (photosynthetically

active radiation) measurements per sample plot. These measurements were conducted with LI-190 Quantum Sensors (Licor, Nebraska, USA) on overcast days with diffuse light conditions from July to August 2005. For each measurement, the relative irradiance RI was calculated as [RI = PAR stand/PAR nearest open area × 100]. Mean values and coefficients of variation [CV = standard deviation/mean value × 100] (for characterising environmental heterogeneity) were computed for each sample plot. Furthermore, mean Ellenberg indicator values for light, moisture, nitrogen, and reaction (Ellenberg et al., 2001) were computed (qualitative evaluation) for each sample plot on the basis of vegetation relevés.

### 2.2.4. Statistical analysis

To investigate the interactions among tree layer, environmental factors, and herb layer, statistical analyses were conducted in two steps: firstly ordination to detect possible relationships between tree layer, environmental parameters and herb-layer and secondly regression analysis of the identified relationships. To find those diversity and environmental parameters useful for explaining differences in herb-layer species composition, multivariate analysis of the vegetation data was done with PC-ORD 5.06 (McCune and Mefford, 1999). To avoid an overestimation of common species and to adapt the data on the percent scale, vegetation data were transformed using arcsine square root transformation. Vegetation data were then ordinated using an indirect ordination method: where species response was linear (length of gradient <1.5, according to ter Braak and Prentice, 1988), a Principal Component Analysis (PCA, Goodall, 1954) was carried out; in case of unimodal species responses (length of gradient >1.5), a Detrended Correspondence Analysis (DCA, Hill and Gauch, 1980).

A bi-plot was compiled by correlating diversity and environmental parameters with the first two axes of the ordination diagram. Those environmental parameters found to be useful for explaining differences in herb-layer species composition were correlated (regression analysis) with significant diversity parameters, to determine whether herb-layer diversity is influenced by environmental parameters affected by tree-species diversity. To detect relationships between environmental heterogeneity and tree-layer as well herb-layer diversity, CV of environmental parameters were correlated with diversity parameters. A second bi-plot was compiled by correlating ground vegetation data of each sample plot with the first two axes of the ordination diagram. Those vascular plant species found to be important for explaining differences in herb-layer species composition were correlated with significant parameters revealed by the other bi-plot in order to detect relationships between species abundance and environmental as well as diversity parameters.

For regression analysis data were analysed using Statistica 6.1 (StatSoft Inc., 2004). Significance of statistic tests were noted as follow: \*\*\* $p \leq 0.001$ ; \*\* $p \leq 0.01$ ; \* $p \leq 0.05$ ; n.s.,  $p > 0.05$ .

## 3. Results

### 3.1. Relationship between tree- and herb-layer diversity measures

Regression analysis showed that tree-layer diversity measures SR,  $H'$  and  $E$  and herb-layer diversity measures SR,  $H'$  and  $E$  were significantly positively correlated throughout (Table 2). From these diversity measures, we chose tree-layer  $H'$  and herb-layer  $H'$  for use in further analyses.

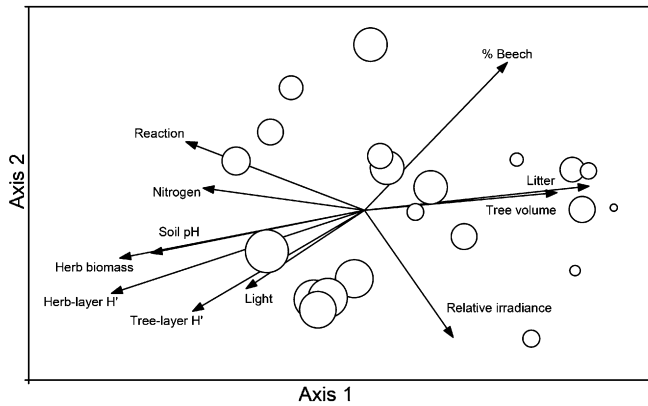
### 3.2. Relationship between diversity and environmental parameters

The DCA clearly showed that understorey vegetation differed along a diversity gradient represented by the first-axis regarding

**Table 2**  
Correlations between tree- and herb-layer diversity measures

		Tree layer								
		SR			H'			E		
		F-value	r	p-Value	F-value	r	p-Value	F-value	r	p-value
Herb layer	SR	24.82	0.75	0.000***	30.11	0.78	0.000***	13.75	0.65	0.001***
	H'	16.27	0.68	0.001***	20.61	0.72	0.000***	15.06	0.66	0.001***
	E	8.25	0.55	0.010**	9.13	0.57	0.007**	11.12	0.61	0.003**

Underlying data are shown in Table 1. *N* in all cases: 21; *r*: Pearson's correlation coefficient. SR: species richness; *H'*: Shannon–Wiener Index; *E*: evenness. \*\*\* =  $p \leq 0.001$  and \*\* =  $p \leq 0.01$ .



**Fig. 1.** DCA of the herb-layer vegetation. A bi-plot was presented by correlating diversity and environmental parameters with axes 1 and 2. Underlying environmental and diversity data are shown in Table 1. Research sites are characterised by their tree-layer Shannon–Wiener Index *H'*, indicated by circle sizes. Soil pH: soil pH 0–10 cm; herb biomass: herb-layer biomass; tree volume: tree-layer volume; % beech: relative beech proportion in tree layer; litter: litter layer thickness; reaction/light/nitrogen: Ellenberg indicator value for reaction/light/nitrogen. Matrix: 91 species, 21 relevés (axis 1: eigenvalue = 0.23, explained variance = 52%, length of gradient = 1.82; axis 2: eigenvalue = 0.07, explained variance = 15%). Correlation threshold:  $r^2 > 0.15$ .

herb-layer *H'* ( $r = -0.92$ ) and tree-layer *H'* ( $r = -0.71$ ). Also, tree-layer volume ( $r = +0.71$ ) and herb-layer biomass were correlated ( $r = -0.88$ ) with the first-axis (Fig. 1). Additionally, the first-axis showed an environmental gradient. It was positively correlated with litter layer thickness ( $r = +0.80$ ) and beech proportion in tree-layer ( $r = +0.65$ ), and negatively correlated with soil pH ( $r = -0.78$ ) as well as Ellenberg indicator values for reaction ( $r = -0.69$ ), nitrogen ( $r = -0.60$ ), and light ( $r = -0.41$ ). The second-axis was positively correlated with RI ( $r = +0.64$ ).

Regression analysis showed that tree-layer *H'* was significantly positively correlated with environmental parameters: soil pH, as well as Ellenberg indicator values for reaction and light, and negatively with litter layer thickness. Meanwhile, herb-layer *H'*

was significantly positively correlated with environmental parameters: soil pH, as well as Ellenberg indicator values for reaction and nitrogen, and negatively with litter layer thickness (Table 3). Furthermore, herb-layer *H'* was significantly negatively correlated with beech proportion in the tree-layer ( $r = -0.76$ ,  $F = 25.90$ ,  $p < 0.000$ ). Soil pH was significantly negatively correlated with Ellenberg indicator values for reaction (Table 3). Litter layer thickness was significantly positively correlated with beech proportion in tree layer and negatively correlated with Ellenberg indicator values for reaction. The correlation between soil pH and litter layer thickness was significantly negative ( $r = -0.91$ ,  $F = 96.22$ ,  $p < 0.000$ ), and neither parameter was correlated with Ellenberg indicator for nitrogen. There were no significant correlations between beech proportion in the tree layer and Ellenberg indicator values for reaction, nitrogen, and light. It is noteworthy that there was no significant correlation between RI and Ellenberg indicator values for light. Regression analysis between CV (of soil pH, litter layer thickness, and RI) and tree- as well as herb-layer *H'* showed no significant correlations (Table 4).

### 3.3. Herb species distribution

DCA first-axis scores were negatively correlated with *Ranunculus ficaria* ( $r = -0.94$ ), *Primula elatior* ( $r = -0.89$ ), *Lathyrus vernus* ( $r = -0.87$ ), *Ranunculus auricomus* agg. ( $r = -0.82$ ), *Polygonatum multiflorum* ( $r = -0.78$ ), *Ranunculus lanuginosus* ( $r = -0.77$ ), *Pulmonaria officinalis* ( $r = -0.73$ ), *Stellaria holostea* ( $r = -0.72$ ), and *Viola reichenbachiana* ( $r = -0.71$ ). Second-axis scores were positively correlated with *Convallaria majalis* ( $r = +0.73$ ) (Fig. 2).

Cover values of these species and tree-layer *H'*, as well as environmental factors (beech proportion in tree layer, soil pH, litter layer thickness, RI, Ellenberg indicator values for reaction, light, and nitrogen) were tested for significant correlations by linear regression (Table 5). Except for *C. majalis*, there were significant positive correlations with soil pH throughout. The correlations with tree-layer *H'* (positive correlation), litter layer

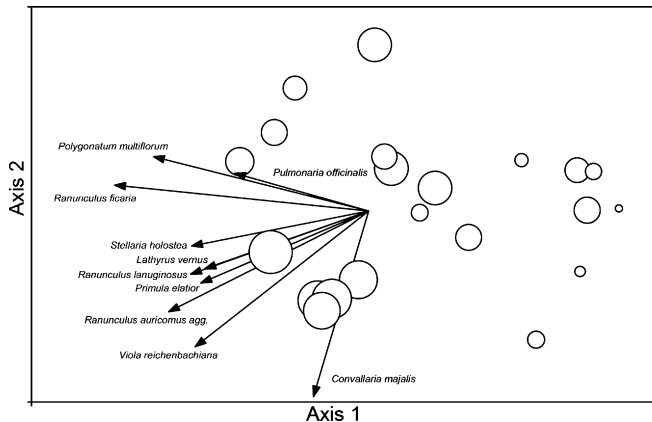
**Table 3**  
Correlations between diversity and environmental parameters

	F-value	r	p-Value		F-value	r	p-Value	
Tree-layer <i>H'</i>	46.34	0.84	0.000***	Soil pH 0–10 cm	19.78	0.71	0.000***	Herb-layer <i>H'</i>
	41.63	-0.83	0.000***	Litter layer thickness	19.02	-0.71	0.000***	
	8.60	0.56	0.009**	Ellenberg, reaction	10.36	0.59	0.005**	
	4.65	0.44	0.044*	Ellenberg, light	2.87	0.36	0.107 n.s.	
	1.05	0.23	0.318 n.s.	Ellenberg, nitrogen	9.09	0.57	0.007**	
Soil pH 0–10 cm	30.19	-0.78	0.000***	% beech	21.60	0.73	0.000***	Litter layer thickness
	10.73	0.60	0.004**	Ellenberg, reaction	17.07	-0.69	0.000***	
	0.36	0.14	0.556 n.s.	Ellenberg, nitrogen	1.05	-0.23	0.318 n.s.	

Underlying data are shown in Table 1. *N* in all cases: 21; *r*: Pearson's correlation coefficient; *H'*: Shannon–Wiener Index; % beech: relative beech proportion in tree layer; Ellenberg, reaction/light/nitrogen: Ellenberg indicator values for reaction/light/nitrogen. \*\*\* =  $p \leq 0.001$ ; \*\* =  $p \leq 0.01$ ; \* =  $p \leq 0.05$ ; n.s. =  $p > 0.05$ .

**Table 4**Correlations between variation coefficients CV (%) (of soil pH, litter layer thickness, relative irradiance) and tree- as well as herb-layer  $H'$ 

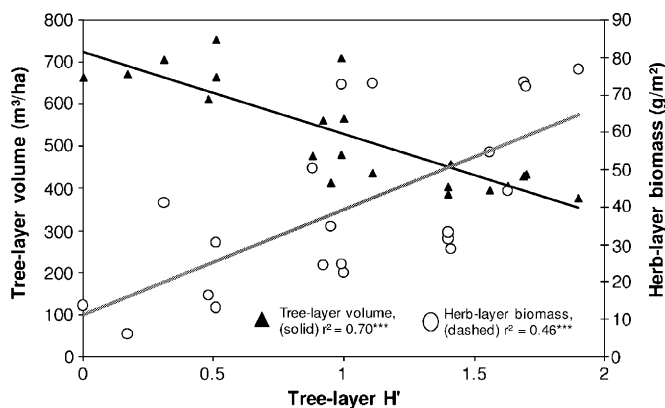
	CV soil pH			CV litter			CV relative irradiance		
	F-value	r	p-Value	F-value	r	p-Value	F-value	r	p-Value
Tree-layer $H'$	0.24	0.11	0.630 n.s.	1.34	0.26	0.262 n.s.	2.92	0.36	0.104 n.s.
Herb-layer $H'$	2.36	0.33	0.141 n.s.	1.59	0.28	0.223 n.s.	0.46	0.15	0.505 n.s.

Underlying data are shown in Table 1.  $N$  in all cases: 21;  $r$ : Pearson's correlation coefficient;  $H'$ : Shannon–Wiener Index; n.s. =  $p > 0.05$ .**Fig. 2.** DCA of herb-layer vegetation. A bi-plot was presented by correlating species data with axes 1 and 2. Research sites are characterised by their tree-layer Shannon–Wiener Index  $H'$ , indicated by circle sizes. Matrix: 91 species, 21 relevés (axis 1: eigenvalue = 0.23, explained variance = 52%, length of gradient = 1.82; axis 2: eigenvalue = 0.07, explained variance = 15%). Correlation threshold:  $r^2 > 0.5$ .

thickness (negative correlation), and beech proportion in tree layer (negative correlation) were significant in most cases. Regarding Ellenberg indicator values for reaction, three significant positive correlations were found with *L. vernus*, *P. elatior*, and *R. ficaria*. *R. ficaria* was the only species found to be significantly positively correlated with Ellenberg indicator values for nitrogen, while *C. majalis* was the only species significantly positively correlated with IR and Ellenberg indicator values for light.

### 3.4. Tree-layer volume and herb-layer biomass

Total tree-layer volume decreases with increasing tree-layer  $H'$ , while herb-layer biomass increases (Fig. 3). The highest calculated tree volume of all research sites was 754 m<sup>3</sup>/ha (tree-layer

**Fig. 3.** Correlations between tree-layer  $H'$  and tree-layer volume [m<sup>3</sup>/ha], as well as herb-layer biomass [g/m<sup>2</sup>]. Underlying data are shown in Table 1.  $r^2$ : coefficient of determination.  $H'$ : Shannon–Wiener Index. \*\*\* =  $p \leq 0.001$ . Tree-layer volume:  $p < 0.000$ ; herb-layer biomass:  $p = 0.001$ .

$H' = 0.51$ , beech volume 728 m<sup>3</sup>/ha), the lowest 376 m<sup>3</sup>/ha (tree-layer  $H' = 1.90$ , beech volume 59 m<sup>3</sup>/ha). The highest values of herbaceous biomass totalled 77.0 g/m<sup>2</sup> (tree-layer  $H' = 1.90$ ), and the lowest totalled 6.2 g/m<sup>2</sup> (tree-layer  $H' = 0.17$ ). Herb-layer biomass was significantly positively correlated with herb-layer  $H'$  ( $r = 0.82$ ,  $F = 40.00$ ,  $p < 0.000$ ), soil pH ( $r = 0.72$ ,  $F = 20.72$ ,  $p < 0.000$ ), Ellenberg indicator values for reaction ( $r = 0.60$ ,  $F = 10.14$ ,  $p = 0.005$ ), and Ellenberg indicator values for nitrogen ( $r = 0.46$ ,  $F = 5.04$ ,  $p = 0.036$ ), and significantly negatively correlated with litter layer thickness ( $r = -0.75$ ,  $F = 24.90$ ,  $p < 0.000$ ) and beech proportion in tree-layer ( $r = -0.66$ ,  $F = 14.60$ ,  $p = 0.001$ ).

## 4. Discussion

Our study showed that tree- and herb-layer diversity was positively correlated. In the literature, contradictory results can be found concerning diversity relationship between tree layer and herb layer. Ewald (2002), Neumann and Starlinger (2001), and Aubert et al. (2004) found weak or no correlations. In contrast, McCune and Antos (1981), Bradfield and Scagel (1984), Leuschner (1999), Ingerpuu et al. (2003), and Ferretti et al. (2006) described positive correlations between tree- and herb-layer diversity. Both Leuschner (1999) and Ingerpuu et al. (2003) regarded chemical and biological relationships between vegetation strata as responsible for positive diversity correlations.

In our study, chemical relationships were also indicated by the positive correlation between tree-layer  $H'$  and soil pH, as well as Ellenberg indicator values for reaction. The relationship between measured and indicated pH was close, according to Diekmann (2003) a result found in many studies (e.g. Lawesson and Mark, 2000). Various authors (Nordén, 1994; Finzi et al., 1998; Augusto et al., 2002; Aubert et al., 2004) concluded that beech litter leads to the more acid soil conditions with lower base saturation and nutrient supply; also oak litter results in more acid soil conditions (van Oijen et al., 2005). Additionally, beech foliage decomposes poorly, resulting in thick litter layers (Krauß, 1926; Sydes and Grime, 1981a,b). On the other hand, the litter of *F. excelsior*, *C. betulus*, *Tilia* spp., *U. glabra*, and *P. avium* results in more favourable soil conditions with higher pH and base saturation (Pigott, 1991; Nordén, 1994; Augusto et al., 2002; Aubert et al., 2004; van Oijen et al., 2005). Additionally, in more diverse research sites, nutrient pumping by trees might have an ameliorating effect on topsoil. In particular, *F. excelsior* seems to have a high propensity for nutrient pumping (Gordon, 1964). Furthermore, it must be acknowledged that soil in the stemflow area around beech trunks is often acidified by rainwater flowing down the trunk (Wittig and Neite, 1985).

We found significant correlations between soil pH as well as litter layer thickness and herb-layer  $H'$ . Many authors have regarded litter layer thickness as a factor influencing herb-layer density and composition (Graae and Heskjær, 1997; Borchsenius et al., 2004; van Oijen et al., 2005; Ferretti et al., 2006; Bernhardt-Römermann et al., 2007; Barbier et al., 2008). In particular, close correlations between soil pH and herb-layer diversity were reported for species-rich beech forests (Brunet et al., 1996, 1997; Härdtle et al., 2003; Borchsenius et al., 2004; Ferretti

**Table 5**  
Correlations between herb-layer species and tree-layer  $H'$  as well as environmental parameters

	<i>Viola reichenbachiana</i>	<i>Lathyrus vernus</i>	<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	<i>Primula elatior</i>	<i>Ranunculus lanuginosus</i>	<i>Ranunculus ficaria</i>	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Polygonatum multiflorum</i>	<i>Pulmonaria officinalis</i>	<i>Convallaria majalis</i>
Tree-layer $H'$										
$F$ -value	16.08	13.55	12.45	10.51	8.80	8.32	4.00	2.28	1.56	1.17
$r$	0.68	0.65	0.63	0.60	0.56	0.55	0.42	0.33	0.28	0.24
$p$ -Value	0.001***	0.002**	0.002**	0.004**	0.008**	0.009**	0.060 n.s.	0.147 n.s.	0.226 n.s.	0.294 n.s.
% beech										
$F$ -value	20.63	14.68	14.26	12.37	7.83	5.44	3.77	0.87	1.62	3.30
$r$	-0.72	-0.66	-0.65	-0.63	-0.54	-0.47	-0.41	-0.21	-0.28	-0.38
$p$ -Value	0.000***	0.001***	0.001***	0.002**	0.011*	0.031*	0.067 n.s.	0.362 n.s.	0.219 n.s.	0.085 n.s.
Litter layer										
$F$ -value	9.87	14.47	13.71	11.19	5.98	17.08	6.34	6.14	4.27	0.04
$r$	-0.58	-0.66	-0.65	-0.61	-0.49	-0.69	-0.50	-0.49	-0.43	-0.05
$p$ -Value	0.005**	0.001***	0.002**	0.003***	0.024*	0.001***	0.021*	0.023*	0.053 n.s.	0.842 n.s.
Soil pH 0–10 cm										
$F$ -value	9.44	20.15	14.32	14.82	8.66	12.57	7.80	5.16	4.49	0.13
$r$	0.58	0.72	0.66	0.66	0.56	0.63	0.54	0.46	0.44	0.08
$p$ -Value	0.006**	0.000***	0.001***	0.001***	0.008**	0.002**	0.012*	0.035*	0.048*	0.722 n.s.
Reaction										
$F$ -value	1.63	4.52	1.99	4.61	1.56	7.53	1.11	2.85	4.10	1.93
$r$	0.28	0.44	0.31	0.44	0.28	0.53	0.23	0.36	0.42	0.30
$p$ -Value	0.217 n.s.	0.047*	0.174 n.s.	0.045*	0.227 n.s.	0.013*	0.305 n.s.	0.108 n.s.	0.057 n.s.	0.181 n.s.
Relative irradiance										
$F$ -value	0.16	2.39	0.34	1.43	1.49	3.33	0.41	1.44	1.63	9.87
$r$	0.09	0.33	0.13	0.26	0.27	0.39	0.14	0.27	0.28	0.58
$p$ -Value	0.698 n.s.	0.139 n.s.	0.565 n.s.	0.246 n.s.	0.237 n.s.	0.084 n.s.	0.532 n.s.	0.244 n.s.	0.217 n.s.	0.005**
Light										
$F$ -value	1.98	1.80	1.71	0.87	1.88	3.63	1.37	0.87	0.36	7.77
$r$	0.31	0.29	0.29	0.21	0.30	0.40	0.26	0.21	0.14	0.54
$p$ -Value	0.176 n.s.	0.195 n.s.	0.207 n.s.	0.362 n.s.	0.187 n.s.	0.072 n.s.	0.257 n.s.	0.361 n.s.	0.553 n.s.	0.012*
Nitrogen										
$F$ -value	0.22	2.29	1.90	2.23	1.78	9.16	0.97	2.75	1.70	0.15
$r$	0.28	0.33	0.30	0.32	0.29	0.57	0.22	0.36	0.29	0.09
$p$ -Value	0.224 n.s.	0.147 n.s.	0.184 n.s.	0.152 n.s.	0.198 n.s.	0.007**	0.336 n.s.	0.114 n.s.	0.208 n.s.	0.706 n.s.

Underlying environmental and diversity data are shown in Table 1.  $N$  in all cases: 21;  $r$ : Pearson's correlation coefficient;  $H'$ : Shannon–Wiener Index; litter layer: litter layer thickness; % beech: relative beech proportion in tree layer; reaction/light/nitrogen: Ellenberg indicator value for reaction/light/nitrogen. \*\*\* =  $p \leq 0.001$ ; \*\* =  $p \leq 0.01$ ; \* =  $p \leq 0.05$ ; n.s. =  $p > 0.05$ .



et al., 2006). These findings are closely linked with the phenomenon that the majority of (eutrophic) beech forest species are categorised as  $\text{NO}_3^-$ -plants, and therefore linked to soils where nitrifiers are active due to slightly basic to neutral soil pH (Ellenberg, 1996; Härdtle et al., 2003). Our study showed that the Ellenberg indicator value for nitrogen was significantly correlated with herb-layer  $H'$  and herb-layer biomass (see section below), but not with litter layer thickness and soil pH. This result seems to support findings by Schaffers and Šykora (2000), who endorse Hill and Carey's (1997) suggestion that the term  $N$ -values should be replaced by 'productivity values'.

Härdtle et al. (2003) detected a positive soil pH/herb-layer species richness correlation in North-German meso- to eutrophic beech forests (*Fagion sylvaticae*), but not in acidophytic beech- and mixed beech-oak forests (*Quercetalia roboris*). They emphasised that in the *Quercetalia* forests light and soil moisture are the most important factors influencing species richness, whereas in the meso- to eutrophic beech forests light is not correlated with herb-layer species richness. The latter is also true in the Hainich research sites, both *F. sylvaticae* and *Carpinion betuli* stands (Mölder et al., 2006), where the relative irradiance is not correlated with herb-layer diversity. Ellenberg indicator values for light were indeed significantly positively correlated with tree-layer  $H'$ , but Diekmann (2003) stresses that the strength of correlation between indicated and measured light values is highly dependent on the length of the gradient considered: if the light gradient is short (as in the light dataset of this study) the relation will be weak. We assumed that direct measurements of relative irradiance reflected the light condition best. It should be observed that relative irradiance values ranged between 0.8% and 3.5%, therefore the stands can be regarded as dark (Ellenberg, 1996). Many beech forest species, especially geophytes, have adapted to unfavourable light conditions or complete their development cycles before the canopy is fully closed (Ellenberg, 1996). Following Härdtle et al. (2003), the light factor has virtually no influence on herb-layer species richness in beech forests if the number of non-forest species is low in such stands. This presupposition was met on the Hainich research sites, which featured a typical forest flora with very few disturbance indicators (Mölder et al., 2006). Horizontal light variation, often regarded as a factor influencing the diversity of typical forest plants (Meusel, 1951/1952; Messier et al., 1999), was also not correlated with herb-layer diversity. The same applied for the small-scale heterogeneity of soil pH, in contrast to Bobiec (1998), who found the herb-layer to be more diverse in deciduous forests with a wider soil pH range than in forests with low soil pH variation. Although Lodhi and Johnson (1989) stressed that spatial heterogeneity of the litter layer may influence herb-layer diversity, no correlation between herb-layer diversity and the variation of litter layer thickness was found in our study. At least for the Hainich research sites, our results might be an indication for the insignificance of small-scale light and soil heterogeneity for herb-layer diversity as predicted by the environmental heterogeneity hypothesis (Huston, 1994).

Environmental factors and tree-layer  $H'$  appeared to be correlated with the occurrence of particular herb-layer species. All species positively correlated with soil pH were important for the phytosociological classification of the research sites (Mölder et al., 2006). Particularly *R. ficaria*, conspicuously the only species correlated with Ellenberg indicator values for nitrogen, is an important differential species within the species-rich and nutrient-demanding association *Stellario-Carpinetum* following Dierschke (1986). A significant negative relationship between litter layer thickness and cover of *R. ficaria*, among others, was observed. This indicates that *R. ficaria* is unable to penetrate thick litter layers (Graae and Heskjær, 1997). The abundance of *C. majalis*, a semi-

shadow plant (Ellenberg L value: 5), was correlated solely with relative irradiance and Ellenberg indicator values for light. van Oijen et al. (2005) stressed that in Dutch deciduous forests *C. majalis* is found mostly in open plots with low external crown projection. In the Hainich research sites, increased light intensity might promote the abundance of *C. majalis*, but this supposition must be seen in light of overall shady stand conditions. Our findings can be seen as an indication that the current occurrence of *C. majalis* might be a relic from former, brighter stand conditions due to silvicultural management in coppices with standards.

Research sites with both high tree-layer diversity and low tree-layer volumes mostly belonged to the *Stellario-Carpinetum* association. In spite of an obvious transition towards natural forest conditions, these research sites still showed characteristics of the ancient coppice with standards system and the multiple aged forest system *Plenterwald* (Mölder et al., 2006). Under a coppice with standards system, beech retreats rapidly (Ellenberg, 1996), and the growing stock of the canopy layer is low (Geb et al., 2004). The silvicultural system *Plenterwald* requires that a lower volume of growing stock be kept, if light-demanding tree species such as *F. excelsior* and *Acer* spp. are to be supported. For the Hainich area, it is recommended that 280  $\text{m}^3/\text{ha}$  be kept as growing stock (Röhle and Fuchs, 1999). In more diverse research sites, *T. cordata* provided a considerable portion of tree-layer volume. In the Hainich, there is a trend of higher clay content in the soil of stands with a more diverse tree layer (Guckland et al., unpublished data). Besides silvicultural conditions, heightened clay content in soils is crucial for the prominence of *T. cordata* and the decline of *F. sylvatica* (Schlüter, 1968; Pigott, 1991). Heavy, poorly aerated clay soil promotes *T. cordata* (Schlüter, 1968), while *F. sylvatica* frequently withdraws due to its avoidance of temporary waterlogged sites (Czajkowski et al., 2006).

In contrast to deep-rooting tree species, herb-layer species root in the topsoil horizon; other factors are regarded as crucial for their development. The results of this study might indicate that herb-layer productivity was promoted in more diverse research sites by increased nutrient supply and base saturation. On the other hand, increasing beech proportion and biomass production in tree layer might interfere with herb-layer productivity, since beech features a dense fine root network in the topsoil and is a strong competitor for nutrients and water (Falkengren-Grerup and Tyler, 1993; Leuschner et al., 2004). Leuschner (1999) found increasing root densities in thicker litter layers of Central German beech forests, and negative correlations between herb-layer cover (as a surrogate variable for herb-layer productivity) and beech root density. This indicates that litter layer thickness might influence herb-layer cover negatively as well. In our study it was shown that herb-layer biomass was significantly negatively correlated with litter layer thickness.

Due to its profound effect on nutrient cycling, herb-layer productivity is an important part of ecosystem functioning in forests (e.g. Yarie, 1981; Peterson and Rolfe, 1982; Bolte et al., 2004; Bolte, 2006). According to theories indicating positive diversity-functioning relationships (Hooper et al., 2005), there may also be a positive effect of increased herb-layer diversity on herb-layer productivity. Similarly we found herb-layer biomass to be positively correlated with herb-layer diversity of the investigated deciduous forest. We are aware, however, that 21 research sites do not allow broad generalisations of our results. Supplementary investigations as well as experiments on different sites and forest types would be necessary to acquire more knowledge about the possible relationships described in this study. But, for instance, it is probably impossible to entirely divorce the association between species diversity and productivity from other biotic and environmental factors (Vilà et al., 2005).

## 5. Conclusions

Herb-layer vegetation of deciduous forest stands rich in canopy species appeared to be more diverse than that of beech-dominated stands. We surmise that herbaceous understorey diversity was indirectly influenced by canopy tree species by the medium of altered environmental factors soil pH and litter layer thickness. Apparently, lower beech proportion had a more profound effect than the number of secondary tree species. There were no correlations between herb-layer diversity and light transmissibility of the canopy layer, indicating that the light factor was not crucial for herb-layer diversity. At least for the Hainich research sites, our results indicated that small-scale light and soil heterogeneity is insignificant for herb-layer diversity. We found several herb-layer species whose occurrence was particularly correlated with tree-layer diversity and environmental factors. Remarkably, all species positively correlated with soil pH were important for the phytosociological classification of the research sites. Beech-dominated research sites showed high tree-layer volumes, whereas research sites with high tree-layer diversity tended to feature lower tree-layer volumes. These findings could be the result of differing former silvicultural systems and varying soil clay contents affecting tree-species composition. In contrast, herb-layer biomass was positively correlated with tree-layer diversity. Herb-layer productivity might be promoted in more diverse research sites by increased nutrient supply and base saturation. It is also possible that greater beech proportion and beech biomass production interfered with herb-layer productivity. However, herb-layer biomass was also positively correlated with herb-layer diversity. Hence, our study hints that positive diversity-functioning relationships might occur in the herb-layer of the deciduous forest under investigation.

## Acknowledgements

Our study received financial support from the German Research Foundation (DFG, Research Training Group 1086). We thank Karl-Maximilian Daenner for his support in the tree-layer data analysis. Andrea Bauer, Heiko Rubbert, and Christoph Fischer were a great help during the fieldwork. Many colleagues from the Research Training Group 1086 supported our studies with data and comments, especially Inga Schmidt, Mascha Brauns, and Karl-Maximilian Daenner. We are grateful to Dylan Leeman and Ginamarie Gemma Lopez for language correction. Finally, we thank two anonymous reviewers for their helpful comments on the manuscript.

## References

Aubert, M., Bureau, F., Alard, D., Bardat, J., 2004. Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). *Can. J. For. Res.* 34, 233–248.

Augusto, L., Ranger, J., Binkley, D., Rothe, A., 2002. Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. *Ann. For. Sci.* 59, 233–253.

Augusto, L., Dupouey, J.-L., Ranger, J., 2003. Effects of tree species on understorey vegetation and environmental conditions in temperate forests. *Ann. For. Sci.* 60, 823–831.

Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understorey vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 254, 1–15.

Bernhardt-Römermann, M., Kudernatsch, T., Pfadenhauer, J., Kirchner, M., Jakobi, G., Fischer, A., 2007. Long-term effects of nitrogen-deposition on vegetation in a deciduous forest near Munich, Germany. *Appl. Veg. Sci.* 10, 399–406.

Bobic, A., 1998. The mosaic diversity of field layer vegetation in the natural and exploited forests of Białowieża. *Plant Ecol.* 136, 175–187.

Bolte, A., 2006. Biomasse- und Elementvorräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II). *Ber. Forsch. zent. Waldökosyst. (Reihe B)* 72, 1–80.

Bolte, A., Lambert, B., Steinmeyer, A., Kallweit, R., Meesenburg, H., 2004. Zur Funktion der Bodenvegetation im Stoffhaushalt von Wäldern—Studien auf Dauerbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. *Forstarchiv* 75, 207–220.

Borchsenius, F., Nielsen, P.K., Lawesson, J.E., 2004. Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. *Plant Ecol.* 175, 121–135.

Bradfield, G.E., Scagel, A., 1984. Correlations among vegetation strata and environmental variables in subalpine spruce-fir forests, southeastern British Columbia. *Vegetatio* 55, 105–114.

Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., 1996. Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests—effects of management and soil acidity during one decade. *For. Ecol. Manage.* 88, 259–272.

Brunet, J., Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., 1997. Pattern and dynamics of ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. *Ecography* 20, 513–520.

Coll, L., Balandier, P., Picon-Cochard, C., Prévosto, B., Curt, T., 2003. Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* 60, 593–600.

Czajkowski, T., Kompa, T., Bolte, A., 2006. Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Forstarchiv* 77, 203–216.

Diaci, J. (Ed.), 2006. Nature-Based Forestry in Central Europe. Alternatives to Industrial Forestry and Strict Preservation. University of Ljubljana, Ljubljana.

Diekmann, M., 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology—a review. *Basic Appl. Ecol.* 4, 493–506.

Dierschke, H., 1986. Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der Carpinion-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. *Tuexenia* 6, 299–323.

Ellenberg, H., 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart.

Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scr. Geobot.* 18, 1–264.

Ewald, J., 2002. Multiple controls of understorey plant richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Phytocoenologia* 32, 85–100.

Fabrika, M., 2003. Rastový simulátor SIBYLA a možnosti jeho uplatnenia pri obhospodarovani lesa. *Lesnícky časopis* 49, 135–151.

Falkengren-Grerup, U., Tyler, G., 1993. Soil chemical properties excluding field-layer species from beech forest mor. *Plant Soil* 148, 185–191.

Ferretti, M., Calderisi, M., Amoriello, T., Bussotti, F., Canullo, R., Campetella, G., Costantini, A., Fabbio, G., Mosello, R., 2006. Factors influencing vascular species diversity in the CONECOFOR permanent monitoring plots. *Ann. Inst. Sper. Selv.* 30, 97–106.

Finzi, A.C., Canham, C.D., Van Breemen, N., 1998. Canopy tree-soil interactions within temperate forests: species effects on pH and cations. *Ecol. Appl.* 8, 447–454.

Gauer, J., Aldinger, E. (Eds.), 2005. Waldökologische Naturräume Deutschlands—Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke. *Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpflanzenzücht.* 43, 1–324.

Geb, M., Schmidt, W., Meyer, P., 2004. Das Mittelwaldprojekt Liebenburg—Entwicklung der Bestandesstruktur. *Forst u. Holz* 59, 567–573.

Goodall, D.W., 1954. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Aust. J. Bot.* 2, 304–324.

Gordon, A.G., 1964. The nutrition and growth of ash, *Fraxinus excelsior*, in natural stands in the English Lake District as related to edaphic site factors. *J. Ecol.* 52, 169–187.

Graae, B.J., Heskjær, V.S., 1997. A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. *For. Ecol. Manage.* 96, 111–123.

Greitzke, A., Fiedler, H.J., 1996. Schuttdecken und Bodentypen entlang einer Catena auf Muschelkalk in Buchenbeständen des Hainich. *Arch. Nat. Schutz Landsch. Forsch.* 34, 257–268.

Härdtle, W., Oheimb, G., von Westphal, C., 2003. The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manage.* 182, 327–338.

Hector, A., 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* 82, 597–599.

Hill, M.O., Carey, P.D., 1997. Prediction of yield in the Rothamsted Park grass experiment by Ellenberg indicator values. *J. Veg. Sci.* 8, 579–586.

Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis—an improved ordination technique. *Vegetatio* 42, 47–58.

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecol. Monogr.* 75, 3–35.

Huston, M.A., 1994. *Biological Diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ingerpuu, N., Vellak, K., Liira, J., Pärtel, M., 2003. Relationships between species richness patterns in deciduous forests at the north Estonian limestone escarpment. *J. Veg. Sci.* 14, 773–780.

Krauß, G.A., 1926. Über die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenem Standort. *Forstwiss. Cent. bl.* 48, 401–429 452–473.

Lawesson, J.E., Mark, S., 2000. pH and Ellenberg reaction values for Danish forest plants. In: White, P.S., Mucina, L., Leps, J. (Eds.), *Vegetation Science in Retrospect and Perspective*. Proceedings of the IAVS Symposium, Uppsala, pp. 153–155.

- Légaré, S., Bergeron, Y., Paré, D., 2002. Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fenn.* 36, 353–366.
- Leuschner, C., 1999. Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* 11, 109–131.
- Leuschner, C., Hertel, D., Schmid, I., Koch, O., Muhs, A., Hölscher, D., 2004. Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. *Plant Soil* 258, 43–56.
- Lodhi, M.A.K., Johnson, F.L., 1989. Forest understory biomass heterogeneity—is “moisture complex” or associated litter the cause? *J. Chem. Ecol.* 15, 429–437.
- Lorenz, M., Fischer, R., Becher, G., Mues, V., Seidling, W., Kraft, P., Nagel, H.-D., 2006. Forest Condition in Europe. Technical Report of ICP Forests. Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft, Institut für Weltforstwirtschaft, Hamburg.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford.
- McCune, B., Antos, J.A., 1981. Correlations between forest layers in the Swan Valley. *Montana Ecol.* 62, 1196–1204.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1999. *PC-ORD, Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 5.01*. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Messier, C., Parent, S., Bergeron, Y., 1999. Effects of overstory and understory vegetation on the understory light environment in mixed boreal forests. *J. Veg. Sci.* 9, 511–520.
- Meusel, H., 1951/1952. Die Eichen-Mischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes, vol. 1. *Wiss. Z. d. Martin-Luther-Universität, Halle-Wittenberg*, pp. 49–72.
- Mölder, A., Bernhardt-Römermann, M., Schmidt, W., 2006. Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): first results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. *Waldökologie-Online* 3, 83–99.
- Morris, L.A., Moss, S.A., Garbett, W.S., 1993. Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. *For. Sci.* 39, 166–187.
- Mund, M., 2004. Carbon pools of European beech forests (*Fagus sylvatica*) under different silvicultural management. *Ber. Forsch. zent. Waldökosyst. (Reihe A)* 189, 1–256.
- Neiryneck, J., Mirtcheva, S., Sioen, G., Lust, N., 2000. Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy soil. *For. Ecol. Manage.* 133, 275–286.
- Neumann, M., Starlinger, F., 2001. The significance of different indices for stand structure and diversity in forests. *For. Ecol. Manage.* 145, 91–106.
- Niedersächsisches Forstplanungsamt, 2004. *Langfristige ökologische Waldentwicklung—Richtlinie zur Baumartenwahl*. Roco-Druck, Wolfenbüttel.
- Nordén, U., 1994. Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. *Scand. J. For. Res.* 9, 1–8.
- Peterson, D.L., Rolfe, G.L., 1982. Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities. *Am. Midl. Nat.* 107, 325–339.
- Pigott, C.D., 1991. *Tilia cordata* Miller. *J. Ecol.* 79, 1147–1207.
- Pretzsch, H., 2005. The mixed stands issue—a central European perspective. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin Stuttgart, pp. 41–63.
- Röhle, H., Fuchs, A., 1999. Plenterwaldbewirtschaftung und Forsteinrichtung im Hainich. *Betriebsinventur auf der bundeseigenen Liegenschaft Weberstedt*. AFZ/Wald 54, 584–586.
- Röhrig, E., Bartsch, N., von Lüpke, B., 2006. *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. Ulmer, Stuttgart.
- Schaffers, A.P., Sýkora, K.V., 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *J. Veg. Sci.* 11, 225–244.
- Scherer-Lorenzen, M., Palmberg, C., Prinz, A., Schulze, E.-D., 2003. The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology* 84, 1539–1552.
- Schlüter, H., 1968. Zur systematischen und räumlichen Gliederung des Carpinion in Mittelthüringen. *Feddes Repert* 77, 117–141.
- Schmidt, W., 2005. Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *For. Snow Landsc. Res.* 79, 111–125.
- Spiecker, H., 2006. Minority tree species—a challenge for multipurpose forestry. In: Diaci, J. (Ed.), *Nature-Based Forestry in Central Europe. Alternatives to Industrial Forestry and Strict Preservation*. University of Ljubljana, Ljubljana, pp. 47–59.
- StatSoft Inc., 2004. *STATISTICA for Windows, Version 6*. StatSoft Inc., Tulsa/Oklahoma/USA.
- Sydes, C., Grime, J.P., 1981a. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *J. Ecol.* 69, 237–248.
- Sydes, C., Grime, J.P., 1981b. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *J. Ecol.* 69, 249–262.
- ter Braak, C.J.F., Prentice, I.C., 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.* 18, 271–317.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718–720.
- Underwood, A.J., Paine, R.T., 2007. Two views on ecological experimentation. *Bull. Brit. Ecol. Soc.* 38, 24–27.
- van Oijen, D., Feijen, M., Hommel, P.W.F.M., den Ouden, J., van der Waal, B.H.C., 2005. Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Appl. Veg. Sci.* 8, 155–166.
- Vilà, M., Inchausti, P., Vayreda, J., Barrantes, O., Gracia, C., Ibanez, J.J., Mata, T., 2005. Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. In: Scherer-Lorenzen, M., Körner, C., Schulze, E.-D. (Eds.), *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin Stuttgart, pp. 65–81.
- Wisskirchen, R., Haeupler, H., 1998. *Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart.
- Wittig, R., Neite, H., 1985. Acid indicators around the trunk base of *Fagus sylvatica* in limestone and loess beechwoods: distribution pattern and phytosociological problems. *Vegetatio* 64, 113–119.
- Yarie, J., 1981. The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. *Ecology* 61, 1498–1514.

#### **4. Artikel „Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Produktivität der Krautschicht in Laubwäldern“**

Dieser Abschnitt entspricht einem in der Zeitschrift *Naturschutz und Biologische Vielfalt* (Nr. 60, 139-144, 2008) veröffentlichten Artikel von Andreas Mölder, Markus Bernhardt-Römermann und Wolfgang Schmidt.



Naturschutz und Biologische Vielfalt	60	2008	139-144	Bundesamt für Naturschutz
--------------------------------------	----	------	---------	---------------------------

## **Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Produktivität der Krautschicht in Laubwäldern**

ANDREAS MÖLDER, MARKUS BERNHARDT-RÖMERMANN und WOLFGANG SCHMIDT

### **1 Zusammenfassung**

Viele Waldbauprogramme sehen eine Erhöhung der Baumartenvielfalt in Laubwäldern vor. Vor diesem Hintergrund haben wir Zusammenhänge zwischen Baumschichtvielfalt und Krautschichtproduktivität im Nationalpark Hainich untersucht und positive Korrelationen gefunden. Diese sind auf Standortunterschiede zurückzuführen, die durch unterschiedliche Laubstreuqualitäten entstanden sind. Insbesondere schwer zersetzbare, versauernde Buchenstreu limitiert die Krautschichtproduktivität. Daneben sind positive Effekte eines zunehmenden Krautartenreichtums auf die Krautschichtproduktivität möglich. Die Qualität der Krautschichtbiomasse ist sehr hoch, was insbesondere auf den Reichtum an Frühjahrsgeophyten zurückgeführt wird.

### **2 Einleitung**

Die Krautschicht spielt eine entscheidende Rolle im Ökosystem Wald, da eine produktive und artenreiche Waldbodenvegetation einen erheblichen Teil des oberirdischen Biomasse- und Nährstoffvorrats beinhalten kann (YARIE 1981, BOLTE et al. 2004). So vermag die Krautschicht bei Störungen des Ökosystems unerwünschten Nährstoffaustrag zu puffern (BOLTE 2006), und in Zeiten potentiell hoher Auswaschung kann die Stoffeinlagerung in Kräutern Grundwasserbelastungen reduzieren (PETERSON & ROLFE 1982). Wie verschiedentlich vermutet, scheinen die Diversität und damit auch die Produktivität der Krautschicht von der Diversität der Baumschicht beeinflusst zu werden. In dieser Studie wird der Frage nachgegangen, ob es Zusammenhänge zwischen Baumschichtvielfalt und Krautschichtproduktivität in Laubwäldern gibt und welche Umweltfaktoren für diese maßgeblich sein könnten. Diese Fragestellung ist insbesondere vor dem Hintergrund zu sehen, dass viele Waldbauprogramme die Entwicklung von Laubholz-mischbeständen anstelle von Buchenreinbeständen vorsehen (z.B. NIEDERSÄCHSISCHES FORSTPLANUNGSAMT 2004).

### 3 Material und Methoden

Die Untersuchungsflächen befinden sich im südöstlichen Teil des thüringischen Nationalparks Hainich auf mit Lösslehm überdecktem Oberem Muschelkalk. Das Klima kann als subatlantisch mit kontinentalem Einfluss charakterisiert werden, der Jahresniederschlag beträgt im Mittel 630 mm und die Jahresdurchschnittstemperatur 7,7 °C. Nach einer jahrhundertelangen, oft unregelmäßigen Mittelwaldwirtschaft wurden die Waldbestände ab der Mitte des 19. Jahrhunderts nach und nach in Hochwald, besonders Plenterwald, umgebaut. Seit der Einrichtung der Truppenübungsplätze „Weberstedt“ und „Kindel“ im Jahre 1964 konnten sich ungestört naturnahe Wälder entwickeln, die seit der Gründung des Nationalparks Hainich im Jahre 1997 besonderen Schutz genießen. Waldgesellschaften im Bereich der Untersuchungsflächen sind das *Galio-Fagetum*, das *Hordelymo-Fagetum* und das *Stellario-Carpinetum* (MÖLDER et al. 2006).

Für diese Studie wurden Daten von 21 Untersuchungsflächen mit einer Größe von jeweils 2.500 m<sup>2</sup> (50 m x 50 m) verwendet, die einen Gradienten von reinen Buchenbeständen hin zu Beständen mit elf Laubholzarten beschreiben (Tab. 1). Neben der Buche kamen Esche, Winterlinde, Sommerlinde, Bergahorn, Spitzahorn, Traubeneiche und Hainbuche als Hauptbaumarten vor. Daneben waren Stieleiche, Vogelkirsche, Bergulme, Feldahorn und Elsbeere mit wenigen Exemplaren vertreten. Alle Untersuchungsflächen zeichneten sich durch eine ca. 60 cm mächtige Lössauflage, ebenes Gelände, hiebsreife Bestände ohne Nutzung in den vergangenen vier Jahrzehnten sowie einheitliche Bestandesstruktur aus. Um die Baumschichtdiversität zu beschreiben, wurden nach Bestandesvollaufnahmen Shannon-Wiener-Diversitätsindizes berechnet [ $H' = -(\sum p_i) \ln p_i$ ], wobei  $p_i = \text{Stämme/ha}$ ].

Wie in MÖLDER et al. (2006) beschrieben, wurden Vegetationsaufnahmen in 400 m<sup>2</sup> großen, gutachterlich ausgewählten Bereichen durchgeführt, die für die jeweilige Untersuchungsfläche repräsentativ waren. Mit erfasst wurde auch der Artenreichtum der Krautschicht. Aufgrund der Saisonalität der Krautschicht fand jeweils im Frühling und Sommer 2005 eine prozentuale Deckungsgradschätzung getrennt nach Arten statt. Basierend auf diesen Vegetationsaufnahmen und ergänzenden Sprosslängenmessungen wurden mit dem Programm PhytoCalc (BOLTE 2006) die trockene Krautschichtbiomasse sowie Kohlenstoff- und Nährstoffgehalte (N, K, P, Ca) berechnet. PhytoCalc leitet diese Werte artenscharf aus prozentualem Deckungsgrad und mittlerer Sprosslänge ab. Die korrekte Kalibrierung von PhytoCalc wurde durch den Vergleich von berechneten Werten mit denen geernteter Phytomasse bestätigt. Des Weiteren wurden die Prozentanteile von C, N, K, P und Ca an der Biomasse berechnet.

## 4 Ergebnisse

Durch Regressionsanalysen konnte gezeigt werden, dass die Krautschichtbiomasse sowie das C/N-Verhältnis der Krautschicht signifikant positiv mit dem Shannon-Wiener-Index der Baumschicht korreliert waren (Tab. 2). Eine weitere signifikant positive Korrelation konnte zwischen dem Artenreichtum der Krautschicht und der Krautschichtbiomasse gefunden werden. Demgegenüber waren die relativen Anteile der Nährelemente Ca und N signifikant negativ mit dem Shannon-Wiener-Index der Baumschicht korreliert. Bezüglich der Nährelemente K und P sowie des Kohlenstoffs konnten keine Korrelationen festgestellt werden.

Tab. 1: Diversitätsmaße der Baumschicht (BS) sowie Artenzahl, Biomasse- und relative Elementvorräte der Krautschicht (KS). H': Shannon-Wiener-Index.

#	Artenzahl	H'	Artenzahl	Biomasse	C	N	K	Ca	P	C/N-
	BS	BS	KS	[kg/ha]	[% von Biomasse]					Verhältnis
1	1	0,0	20	138,7	44,6	3,7	3,3	1,2	0,3	12,0
2	3	0,5	11	132,0	44,6	3,7	3,2	1,2	0,3	11,9
3	3	0,5	14	164,9	44,5	3,8	3,3	1,2	0,3	11,9
4	4	0,3	11	412,6	44,2	3,7	3,6	1,2	0,4	12,1
5	4	0,5	19	306,2	44,2	3,7	3,3	1,3	0,3	12,0
6	4	0,2	30	62,4	44,7	3,5	3,2	1,0	0,3	12,6
7	5	1,0	34	249,9	44,5	3,7	3,3	1,3	0,3	12,0
8	5	0,9	29	505,9	43,9	3,6	3,8	1,1	0,4	12,3
9	6	1,4	15	334,2	44,1	3,6	3,7	1,1	0,4	12,2
10	6	0,9	35	245,9	44,6	3,8	3,2	1,2	0,3	11,9
11	6	0,9	26	349,6	43,8	3,6	3,9	1,2	0,4	12,1
12	6	1,6	50	548,8	44,0	3,4	3,8	1,0	0,3	12,9
13	7	1,0	45	730,5	43,3	3,6	4,2	1,2	0,4	12,1
14	7	1,1	13	733,7	43,4	3,6	4,1	1,2	0,4	12,1
15	7	1,0	45	226,2	44,7	3,7	3,2	1,2	0,3	12,0
16	7	1,4	31	290,2	44,2	3,6	3,6	1,1	0,3	12,3
17	7	1,4	33	316,6	44,3	3,7	3,5	1,2	0,3	12,1
18	9	1,6	51	444,3	44,2	3,4	3,4	1,0	0,3	13,1
19	9	1,7	55	723,7	44,2	3,2	3,5	0,8	0,3	13,7
20	10	1,7	49	736,0	44,3	3,1	3,2	1,0	0,3	14,5
21	11	1,9	53	769,8	43,6	3,4	3,9	1,1	0,4	12,9

Tab. 2: Ergebnisse der Regressionsanalyse. N = 21. r: Pearsonscher Korrelationskoeffizient. Die Einheit der Biomasse ist kg/ha, die Elementgehalte sind relative Anteile der Krautschichtbiomasse. \*\*\* =  $p \leq 0.001$ , \*\* =  $p \leq 0.01$ , \* =  $p \leq 0.05$ , n. s. =  $p > 0.05$ .

	F-Wert	r	p		
Biomasse	15,9	0,67	0,001	***	
K	1,88	0,30	0,187	n.s.	
P	0,43	-0,15	0,521	n.s.	
C	3,55	-0,40	0,075	n.s.	Shannon-Index Baumschicht
Ca	6,99	-0,52	0,016	*	
N	15,78	-0,67	0,001	***	
C/N-Verhältnis	11,41	0,61	0,003	**	
Biomasse	6,86	0,52	0,017	*	Artenreichtum Krautschicht

## 5 Diskussion

Es wurde gezeigt, dass eine Zunahme der Baumartenvielfalt die Produktivität der Krautschicht positiv beeinflusst. Dies lässt sich insbesondere durch eine variierende Mächtigkeit und Zusammensetzung der Streuauflage auf dem Waldboden erklären, wobei der Buchenanteil in der Baumschicht eine entscheidende Rolle spielt: Buchenstreu ist im Vergleich zur Streu der übrigen im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten, abgesehen von der Eiche, schwerer zersetzbar und bildet dicke Auflagen (z.B. KRAUS 1926, NEIRYNCK et al. 2000). Dies führt dazu, dass die Streuauflage in diverseren Beständen geringer ist als in buchendominierten Beständen. Eine mächtigere Streuauflage kann das Wachstum einzelner niedrigwüchsiger Arten (z.B. *Ranunculus ficaria*; GRAAE & HESKJÆR 1997) hemmen und sich so auf die Produktivität von Krautschichtpflanzen auswirken. Zudem bewirkt Buchenstreu eine Absenkung der Basensättigung, während die Streu der übrigen Baumarten, von der Eiche abgesehen, einen meliorierenden Einfluss hat (NEIRYNCK et al. 2000, AUGUSTO et al. 2002). Dies resultiert in einem höheren pH-Wert des Oberbodens, der sich positiv sowohl auf die Krautschichtproduktivität als auch auf die Krautschichtdiversität auswirken kann (z.B. SCHMIDT 1999, BOLTE et al. 2004). Eine solche Zunahme der Krautschichtdiversität konnte für das Untersuchungsgebiet nachgewiesen werden. Nach HOOPER et al. (2005) besteht ein positiver Zusammenhang zwischen Diversität und Produktivität der Krautschicht. Eine Auswirkung des unter dem Kronendach verfügbaren Lichtes auf die Krautschichtproduktivität und -diversität, wie sie häufig beschrieben wurde (z.B. SCHMIDT 2005), konnte auf den untersuchten Flächen nicht bestätigt werden.

Betrachtet man den Nährstoffgehalt der Krautschicht hinsichtlich des untersuchten Gradienten, so ist mit zunehmender Baumartenvielfalt eine Abnahme des relativen Anteils der Nährelemente N und Ca an der Krautschichtphytomasse feststellbar. Einer quantitativen Produktivitätssteigerung steht ein qualitativer Rückgang gegenüber. Allerdings sind im Untersuchungsgebiet generell beträchtliche Gesamtphytomassen (Mittelwert 401 kg/ha, Standardfehler 48,4) mit hohen Elementgehalten zu finden, so dass dieser Qualitätsunterschied für das gesamte Ökosystem unbedeutend ist. Verglichen mit bodensauren Buchenwäldern des Sollings (BOLTE et al. 2004: 13 bis 52 kg/ha) und Kalkbuchenwäldern des Göttinger Waldes (BOLTE et al. 2004: 248 bis 1.253 kg/ha) nehmen die Krautschichtphytomassen im Hainich eine Mittelstellung ein. Im Hainich wie im Göttinger Wald tragen die nährstoffreichen Frühjahrsgeophyten erheblich zur Gesamtphytomasse bei. Dies hat zur Folge, dass der relative Nährstoffgehalt ein Niveau weit über dem bodensauren Buchenwälder erreicht (EGGERT 1985, BOLTE 2006). Vor allem bei Geophyten kann neben der oberirdischen auch die unterirdische Biomasse einen erheblichen Anteil an der Gesamtphytomasse und Nährstoffspeicherung haben. Zwischen ober- und unterirdischen Pflanzenteilen konnten dabei erhebliche saisonale Nährstoffverlagerungen festgestellt werden (EGGERT 1985, BOLTE et al. 2004). Auf eine gute Zersetzbarkeit der Streu und eine schnelle Rückführung der Nährelemente in den Stoffkreislauf weisen gemäß EGGERT (1985) die insgesamt engen C/N-Verhältnisse hin, welche auf den untersuchten Flächen zwischen 12 und 15 schwanken. Die geringfügig weiteren C/N-Verhältnisse in baumartenreicheren Beständen können auf den erhöhten Anteil von Waldgräsern im *Stellario-Carpinetum* zurückgeführt werden. Demgegenüber finden sich in der Krautschicht buchendominierter Untersuchungsflächen (*Galio-Fagetum* und *Hordelymo-Fagetum*) fast nur Geophyten, hier ist insbesondere *Anemone nemorosa* mit hohen Deckungsgraden zu nennen. So lassen sich auch die relativ höheren Ca- und N-Gehalte in der Krautschichtphytomasse der Bestände mit geringer Baumartenvielfalt erklären.

## 6 Literatur

- AUGUSTO, L. et al. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. – Ann. For. Sci. 59: 233-253.
- BOLTE, A. et al. (2004): Zur Funktion der Bodenvegetation im Stoffhaushalt von Wäldern - Studien auf Dauerbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. – Forstarchiv 75: 207-220.
- BOLTE, A. (2006): Biomasse- und Elementvorräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II). – Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe B) 72: 1-80.

- EGGERT, A. (1985): Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. – 222 S., Dissertation, Universität Göttingen, Biologische Fakultät. Göttingen.
- GRAAE, B.J. & HESKJÆR, V.S. (1997): A comparison of understory vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. – *For. Ecol. Manage.* 96: 111-123.
- HOOPER, D.U. et al. (2005): Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. – *Ecol. Monogr.* 75: 3-35.
- KRAUSS, G.A. (1926): Über die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenem Standort. – *Forstwiss. Cent. Bl.* 48: 401-429, 452-473.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. & SCHMIDT, W. (2006): Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. – *Waldökologie-Online* 3: 83-99.
- NEIRYNCK, J. et al. (2000): Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy soil. – *For. Ecol. Manage.* 133: 275-286.
- NIEDERSÄCHSISCHES FORSTPLANUNGSAMT (2004): Langfristige ökologische Waldentwicklung - Richtlinie zur Baumartenwahl. – In: NIEDERSÄCHSISCHES MINISTERIUM FÜR DEN LÄNDLICHEN RAUM, ERNÄHRUNG, LANDWIRTSCHAFT UND VERBRAUCHERSCHUTZ (Hrsg.): *Aus dem Walde*. – Schriftenreihe Waldentwicklung Niedersachsen 54. Roco-Druck, Wolfenbüttel, 145 S.
- PETERSON, D.L. & ROLFE, G.L. (1982): Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities. – *Am. Midl. Nat.* 107: 325-339.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften - Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt am Beispiel von Wäldern. – *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* 11: 133-155.
- YARIE, J. (1981): The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. – *Ecology* 61: 1498-1514.

#### **Autorenanschrift**

Andreas Mölder (andreas.moelder@forst.uni-goettingen.de), Dr. Markus Bernhardt-Römermann (markus.bernhardt@forst.uni-goettingen.de), Prof. Dr. Wolfgang Schmidt (wschmid1@gwdg.de), Georg-August-Universität Göttingen, Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Büsgenweg 1, 37077 Göttingen.

## **5. Artikel „Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich“**

Dieser Abschnitt entspricht einem bei der *Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung* zum Druck angenommenen Artikel von Andreas Mölder, Markus Bernhardt-Römermann und Wolfgang Schmidt, der voraussichtlich 2009 im 180. Jahrgang der *Allgemeinen Forst- und Jagdzeitung* erscheint (Heft 2-3, S. 49-60).

### *Schlagwörter / Keywords:*

Naturverjüngung, Wildverbiss, *Fagus sylvatica*, Buchen-Edellaubholz-Mischbestand, Bestandesstruktur, Shannon-Index, Artenprofilindex, Biodiversität

Natural regeneration, deer browsing, *Fagus sylvatica*, mixed stands of beech and noble hardwoods, stand structure, Shannon index, species profile index, biodiversity

## 1. Einleitung

Zahlreiche forstliche Publikationen beschäftigen sich mit der Frage, wie sich der Klimawandel auf die Zukunft der mitteleuropäischen Wälder auswirken wird (z. B.: WAGNER, 2004; AMMER et al., 2005; BOLTE und IBISCH, 2007; KÖLLING et al., 2007). Um auf die künftig veränderten Wuchsbedingungen vorbereitet zu sein, wird aus Gründen der Risikominimierung insbesondere die Entwicklung von Mischbeständen sowie naturnahen Wäldern empfohlen. Dies beinhaltet vielerorts eine Erhöhung des Laubholz-, vor allem des Buchenanteils (KNOKE et al., 2005; SPIECKER, 2006). Aus Kostengründen, aber auch aufgrund einer besseren Anpassung des autochthonen Baumnachwuchses an lokale Begebenheiten soll, soweit möglich, auf Naturverjüngung zurückgegriffen werden (CZAJKOWSKI et al., 2006; RÖHRIG et al., 2006; BOLTE und IBISCH, 2007). Hierbei liegt es nahe, sich an der Struktur und den Wuchsbedingungen der Naturverjüngung in bereits vorhandenen naturnahen Laubmischwäldern zu orientieren.

Entsprechende buchendominierte Wälder finden sich in Mittelgebirgen auf basenreichen Standorten mit guter Wasserversorgung. Gut bekannt aus vielen Untersuchungen und waldbaulichen Experimenten insbesondere in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern auf Kalkstandorten ist die Reaktion der Naturverjüngung auf Auflichtung (z. B. SCHMIDT 1996, 1997; LAMBERTZ und SCHMIDT, 1999; KOMPA und SCHMIDT, 2006; PETRITAN et al., 2007). Demgegenüber sind die Erkenntnisse über Kausalzusammenhänge zwischen Baumschicht- und Verjüngungsdiversität unter dem geschlossenen Kronendach bisher eher gering. Gleiches gilt für die Beziehungen zwischen Bestandesdiversität und Verbissintensität. Im thüringischen Nationalpark Hainich mit seinen ausgedehnten, seit Jahrzehnten ungenutzten Buchenbeständen und Laubmischwäldern (MÖLDER et al., 2006) wurde im Rahmen des DFG-Graduiertenkollegs 1086 „Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern“ diesen noch offenen Fragen nachgegangen.

Sowohl Diversität als auch Quantität der Naturverjüngung werden zunächst durch das Artenspektrum und die Samenproduktion in der Baumschicht beeinflusst. Auf lange Sicht bedeutender für die Etablierung, Menge und Diversität des Jungwuchses sind jedoch die Faktoren, welche die Umweltbedingungen am Waldboden bestimmen (TOPOLIANTZ und PONGE, 2000). Insbesondere die Struktur und Artenzusammensetzung der Baumschicht wirkt sich auf die Nährstoff-, Wasser- und Strahlungsversorgung des Baumnachwuchses aus (LÉGARÉ et al., 2002; AUGUSTO et al., 2003; BARBIER et al., 2008; MÖLDER et al., 2008a). So werden die Keimung und das Wachstum der Jungbäume stark



von Bodenazidität und Nährstoffvorräten beeinflusst, auf die wiederum die Zusammensetzung der Laubstreu großen Einfluss ausübt (FAUST, 1963; TOPOLIANTZ und PONGE, 2000; KERR und CAHALAN, 2004; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Unterschiede der Baumarten in Interzeption, Transpiration und im Wasserverbrauch führen zu Divergenzen im Wasserangebot von Rein- und Mischbeständen (HÖLSCHER et al., 2005; KRÄMER und HÖLSCHER, 2007). Dies ist für die von Natur aus vorherrschende Buche entscheidend, die in der Verjüngungsphase empfindlich auf Trockenheit reagiert (CZAJKOWSKI et al., 2005, 2006). Schließlich begünstigt ein größerer Lichtgenuss Wachstum und Diversität von Naturverjüngungen (SCHMIDT 1996, 1997; LAMBERTZ und SCHMIDT, 1999; PETRITAN et al., 2007), wobei die Lichtdurchlässigkeit des Kronendaches baumartenspezifisch ist (VAN OIJEN et al., 2005; BARBIER et al., 2008). Insbesondere Buchenkronen, aber auch dicht geschlossene Bestände mit Esche, Hainbuche und Linde lassen nur 1-3 % des Tageslichtes auf den Waldboden gelangen, während Eichenkronen mit 10 % eine deutlich höhere Lichtdurchlässigkeit zeigen (ELLENBERG, 1996; HAGEMEIER, 2001; BARBIER et al., 2008).

Für die Etablierung von Naturverjüngung spielt unter den biotischen Interaktionen neben der Konkurrenz mit der krautigen Waldbodenvegetation (MORRIS et al., 1993; COLL et al., 2004) und Altbäumen (FALKENGREN-GRERUP und TYLER, 1993; LEUSCHNER et al., 2004; CZAJKOWSKI et al., 2005) der Wildverbiss eine herausragende Rolle (RAESFELD et al., 1985; STUBBE, 1997; ROTH, 1996). Die Habitatqualität für verbissrelevantes Schalenwild und somit auch die Verbissintensität werden zum einen durch Nahrungsangebot und -qualität beeinflusst (GILL et al., 1996; SCHMIDT, 2004; GILL, 2006), zum anderen von nahrungsunabhängigen Faktoren wie Deckung und Witterungsschutz (REIMOOSER und GOSSOW, 1999). Steigt die Habitatqualität mit zunehmender Baumschichtdiversität an, so ist ein größerer Verbissdruck zu erwarten.

In dieser Studie soll folgenden Fragen nachgegangen werden:

- Spiegelt sich in der Diversität der Verjüngung die Diversität der Baumschicht wider?
- Welche Standortfaktoren, die von der Diversität der Baumschicht beeinflusst werden können (Streuauflage, pH-Wert, Bodenfeuchte, Licht, Deckungsgrad der Krautschicht) wirken sich auf Individuenzahl, Diversität und Wuchsverhalten des Jungwuchses aus?
- Wirkt sich unterschiedliche Baumartendiversität auf den Schalenwildverbiss aus?

## 2. Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsflächen befinden sich im südöstlichen Teil des thüringischen Nationalparks Hainich nahe der Ortschaft Weberstedt (51°05'28"N, 10°31'24"O) in einer Höhe über dem Meeresspiegel von rund 350 m. Das Klima kann als subatlantisch mit kontinentalem Einfluss charakterisiert werden, der Jahresniederschlag beträgt im Mittel 630 mm und die Jahresdurchschnittstemperatur 7,7° C. Auf mit Lösslehm überdecktem Oberem Muschelkalk herrscht Parabraunerde, die zum Teil pseudovergleyt ist (World Reference Base for Soil Resources: (stagnic) Luvisol), als Bodentyp vor. Nach einer jahrhundertelangen, oft unregelmäßigen Mittelwaldwirtschaft wurden die Waldbestände ab der Mitte des 19. Jahrhunderts zumeist als Plenterwald bewirtschaftet (mdl. Mittl. I. SCHMIDT). Seit Einrichtung der Truppenübungsplätze „Weberstedt“ und „Kindel“ im Jahre 1964 konnten sich ungestört naturnahe Wälder entwickeln, die seit der Gründung des Nationalparks Hainich im Jahre 1997 besonderen Schutz genießen. Waldgesellschaften im Bereich der Untersuchungsflächen sind das *Galio-Fagetum*, das *Hordelymo-Fagetum* und das *Stellario-Carpinetum* (MÖLDER et al., 2006). Als Dichten der verbissrelevanten Schalenwildarten werden vom Nationalpark Hainich ein Stück Rotwild (*Cervus elaphus*), drei Stück Damwild (*Dama dama*) sowie 12-15 Stück Rehwild (*Capreolus capreolus*) pro 100 ha angegeben (mdl. Mitt. H. HÜTHER).

## 2.2 Untersuchungsaufbau, Datenerhebung und -analyse

### 2.2.1 Auswahl der Versuchsfelder und Aufnahme der Baumschicht

Für diese Studie wurden Daten von 21 Untersuchungsfeldern mit jeweils 2.500 m<sup>2</sup> (50 m x 50 m) Größe verwendet, die einen Gradienten von reinen Buchenbeständen hin zu Beständen mit bis zu elf Laubholzarten beschreiben (Tab. 1). Neben der Buche (*Fagus sylvatica*) kamen Esche (*Fraxinus excelsior*), Winterlinde (*Tilia cordata*), Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Spitzahorn (*Acer platanoides*), Traubeneiche (*Quercus petraea*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*) als Hauptbaumarten vor. Daneben waren Stieleiche (*Quercus robur*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), Bergulme (*Ulmus glabra*), Feldahorn (*Acer campestre*) und Elsbeere (*Sorbus torminalis*) mit wenigen Exemplaren vertreten. Alle Untersuchungsfelder zeichneten sich jeweils durch ebenes Gelände in übereinstimmender Höhenlage, eine ca. 60 cm mächtige Lösslehmauflage, hiebsreife Bestände mit nur vereinzelter Nutzung in den vergangenen vier Jahrzehnten sowie einheitliche Bestandesstruktur aus (MÖLDER et al., 2008a). Es dominierten Bäume im Alter von ungefähr 100 Jahren, jedoch fand sich aufgrund der einstigen Plenterwaldbewirtschaftung eine breite Altersklassenspanne (SCHMIDT et al., eingereicht).

*Folgende Seite:*

*Tab. 1. Baumschicht und Standortfaktoren der Untersuchungsfelder im Hainich. Die Anordnung der Untersuchungsfelder folgt dem zunehmenden Baumartenreichtum, prozentuale Angaben für die Hauptbaumarten in der Baumschicht beziehen sich auf die Anteile an der Stammzahl. SE: Standardfehler. Die Lichtmessungen der Untersuchungsfeld 2 wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt, da diese aufgrund einer Gefahrbaumfällung im Sommer 2005 nicht mehr repräsentativ waren.*

*Tab. 1. Tree layer and site factors of the research sites in the Hainich. Research site ranking follows tree-layer species richness. Percent values of main tree-layer species are based on stems/ha. SE: standard error. Light data of research site 2 were not considered since an unsafe tree was removed in summer 2005.*

Untersuchungsfläche	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<b>Baumschicht</b>																					
Artenreichtum	1	3	3	4	4	4	5	5	6	6	6	6	7	7	7	7	7	9	9	10	11
Shannon-Index H'	0,00	0,51	0,48	0,31	0,51	0,17	0,99	0,88	1,40	0,92	0,95	1,56	0,99	1,11	1,00	1,41	1,40	1,63	1,70	1,69	1,90
Artenprofilindex A	0,00	1,14	0,99	0,77	1,97	0,43	2,02	2,27	3,35	2,46	2,67	3,82	2,72	2,96	2,72	3,16	3,75	3,41	3,27	4,43	4,92
Stammzahl pro ha	220	216	512	428	224	240	212	412	436	776	368	340	532	660	360	468	488	332	324	392	484
<i>Fagus sylvatica</i> [%]	100,0	83,3	87,5	93,5	87,5	96,7	64,2	75,7	47,7	73,7	73,9	59,4	59,4	60,6	67,8	41,9	36,1	2,4	3,7	3,1	13,2
<i>Acer pseudoplatanus</i> [%]				1,9	5,4	1,7	1,9	2,9	1,8	1,5	3,3	4,7	1,5	1,8	13,3	3,4	3,3	1,2		2,0	3,3
<i>Tilia cordata</i> [%]			8,6		3,6		5,7	13,6	22,0	5,7	5,4	40,0	2,3	9,1	3,3	30,8	41,8	22,9	35,8	24,5	25,6
<i>Fraxinus excelsior</i> [%]			1,6	1,9				2,9	13,8	12,9	9,8	12,9	33,1	24,2	2,2	16,2	7,4	13,3	16,0	7,1	28,1
<i>Tilia platyphyllos</i> [%]			2,3	2,8				1,0	11,0	5,2		27,1	1,5	3,0		3,4	3,3	41,0	16,0	42,9	12,4
<i>Acer platanoides</i> [%]		1,9			3,6			2,9	3,7	1,0	6,5		0,8	0,6		0,9	5,7	6,0	2,5	4,1	1,7
<i>Carpinus betulus</i> [%]											1,1	4,7		0,6		3,4	0,8	10,8	12,3	9,2	9,1
<i>Quercus petraea</i> [%]		14,8				1,7	24,5	1,0						0,6	13,3		0,8				
<b>Umweltparameter</b>																					
rel. Beleuchtungsstärke [%]	2,7	-	1,1	1,0	2,2	2,1	2,4	1,0	0,9	0,8	1,0	1,6	0,8	1,3	1,1	0,7	1,2	1,4	1,7	1,5	1,1
SE von rel. Beleuchtungsstärke	0,1	-	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0
pH H <sub>2</sub> O	4,6	4,9	5,1	5,1	5,6	4,8	4,6	5,8	6,1	5,9	5,6	6,4	6,2	6,3	5,5	6,7	5,8	6,5	6,1	6,5	6,5
SE von pH H <sub>2</sub> O	0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	0,1	0,0	0,0	0,2	0,1	0,1	0,1	0,0	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1
Streuauflage [cm]	5,3	4,5	4,5	3,8	3,4	4,6	4,5	2,2	2,2	2,4	2,3	1,9	2,8	1,6	3,1	2,6	2,7	1,9	1,9	1,9	1,9
SE von Streuauflage [cm]	0,6	0,5	0,2	0,4	0,2	0,3	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2	0,1	0,4	0,2	0,1	0,4	0,1	0,4	0,2	0,4	0,1
Ellenberg-Zeigerwert Feuchte	5,2	4,9	5,8	5,7	5,4	5,2	5,4	5,3	5,5	5,3	5,5	5,4	5,5	5,4	5,5	5,4	5,4	5,5	5,5	5,5	5,4
Krautschichtdeckung [%], Frühjahr	43,8	23,8	72,5	86,3	91,3	10,5	71,3	77,5	77,5	83,8	75,0	80,0	85,0	82,5	63,8	76,3	78,8	77,5	81,3	80,0	82,5
Krautschichtdeckung [%], Sommer	4,6	12,5	2,6	12,4	4,2	1,0	3,0	30,4	3,4	1,0	3,0	35,1	47,1	59,0	1,0	8,8	6,8	16,6	32,6	36,4	53,0

Zur Beschreibung der Baumschichtdiversität wurde nach Bestandesvollaufnahmen für jede Untersuchungsfläche neben dem Baumartenreichtum (Zahl der Baumarten in der Baumschicht) der Shannon-Diversitätsindex  $H'$  gemäß Formel 1 bestimmt (MAGURRAN, 2004). Zudem wurde der Artenprofilindex  $A$  nach PRETZSCH (1996) berechnet.  $A$  ist eine Erweiterung des Shannon-Indexes  $H'$  zu einem Diversitätsmaß für die vertikale Bestandesstruktur und wird gemäß Formel 2 berechnet. Es wurden drei Höhenzonen von 0-50 %, 50-80 % sowie 80-100 % der Bestandesmaximalhöhe unterschieden (PRETZSCH, 1996).

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \quad \text{mit} \quad p_i = \frac{n_i}{N} \quad (1)$$

$S$  Anzahl der Baumarten  
 $p_i$  Anteil der Bäume der Art  $i$   
 $n_i$  Stammzahl der Art  $i$   
 $N$  Gesamtstammzahl

$$A = - \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^Z p_{ij} \ln p_{ij} \quad \text{mit} \quad p_{ij} = \frac{n_{ij}}{N} \quad (2)$$

$S$  Anzahl der Baumarten  
 $Z$  Anzahl der Höhenzonen  
 $p_{ij}$  Anteil der Bäume der Art  $i$  in der Höhenzone  $j$   
 $n_{ij}$  Stammzahl der Art  $i$  in der Höhenzone  $j$   
 $N$  Gesamtstammzahl

### 2.2.2 Aufnahme der Verjüngung

Auf den 21 Untersuchungsflächen wurden vier bzw. sechs repräsentative, randomisiert verteilte Stichprobenflächen zur Verjüngungsaufnahme angelegt (Tab. 2). Jeweils sechs Stichprobenflächen wurden auf solchen Untersuchungsflächen eingerichtet, die als Intensivflächen des Graduiertenkollegs 1086 weiteren Untersuchungen dienen (MÖLDER et al., 2006). Die Größe der Stichprobenflächen bemaß sich nach der Dichte des vorgefundenen Jungwuchses (Spanne: 4.267 Sämlinge/ha bis 232.500 Sämlinge/ha) und war zwischen den Untersuchungsflächen unterschiedlich. Innerhalb jeder Untersuchungsfläche war die Größe der Stichprobenflächen einheitlich (PRETZSCH, 2002). Der Begriff „Sämling“ schließt in dieser Studie auch Stockausschlag und Wurzelbrut mit

ein. Aufgenommen wurden alle Sämlinge (bzw. Jungbäume) bis zum maximal vorkommenden Wurzelhalsdurchmesser von 2,69 cm, die zumindest einmal als Spross überwintert hatten, also keine Keimlinge mehr waren (DRÖSSLER und LÜPKE, 2007). Im Mittel sollte jede Stichprobenfläche einer Untersuchungsfläche mindestens 50 Sämlinge enthalten, als größtmögliche Flächengröße wurden jedoch 25 m<sup>2</sup> (5 m x 5 m) festgelegt. Nach Begutachtung der Verjüngungsverhältnisse im Gelände wurden neben Stichprobenflächen von 25 m<sup>2</sup> Größe solche von 6,25 m<sup>2</sup> (2,5 m x 2,5 m) und 2 m<sup>2</sup> (1 m x 2 m) eingerichtet. Die Erstaufnahme der Verjüngung fand im Oktober 2005 statt. Insbesondere durch Windwurf infolge des Orkans Kyrill am 18.1.2007 wurden einige Untersuchungsflächen gestört. In den Jahren 2006 und 2007 wurden auf den Untersuchungsflächen, deren Baumschicht gegenüber dem Vorjahr keine Störung erfahren hatte, ebenfalls im Oktober Wiederholungsaufnahmen der Verjüngung durchgeführt. So konnte für 14 Untersuchungsflächen eine Zeitreihe über drei Jahre erstellt werden. Bei den Verjüngungsaufnahmen wurde neben Baumart, Pflanzenhöhe und Wurzelhalsdurchmesser der Verbiss der jüngsten Jahrestriebe bzw. des Leittriebs notiert. Für jede Untersuchungsfläche wurde die Zahl der auf den Stichprobenflächen vorgefundenen Sämlinge auf den Hektar hochgerechnet. Um die Verjüngungsdiversität zu charakterisieren, wurden analog zum Vorgehen bei der Baumschicht Artenreichtum sowie der Shannon-Index H' bestimmt.

*Folgende Seite:*

*Tab. 2. Verjüngung und Verbiss im Jahre 2005. Anordnung der Untersuchungsflächen analog zu Tab. 1. WHD: Wurzelhalsdurchmesser, SE: Standardfehler, HBA: Hauptbaumarten in der Verjüngung. <sup>1</sup>Es kann vorkommen, dass das Verbissprozent einer einzelnen Hauptbaumart größer ist als das Verbissprozent aller vorkommenden Sämlinge - bei den Verbisszahlen handelt es sich durchgehend um relative Werte, die absoluten Sämlingszahlen/ha sind oben in der Tabelle angegeben.*

*Tab. 2. Regeneration and browsing in 2005. Research site ranking according to Tab. 1. WHD: Root collar diameter, SE: standard error, HBA: Main tree species of regeneration.<sup>1</sup>There are cases where percentage of browsing on the main tree species in regeneration is higher than percentage of browsing on all*

Untersuchungsfläche	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Anzahl Stichprobenflächen	6	6	4	6	4	4	4	4	6	6	4	4	4	4	4	6	4	6	4	6	4
<b>Verjüngung</b>																					
Atenreichtum	5	7	6	5	5	3	7	5	7	5	5	7	7	8	6	4	5	8	8	10	7
Shannon-Index H'	0,84	1,08	0,54	1,12	1,07	0,64	1,33	1,25	1,43	1,32	1,24	1,16	1,21	1,43	0,99	1,27	1,19	1,14	1,29	1,48	1,75
Sämlinge pro ha	4.267	29.867	66.800	11.467	80.800	15.000	80.800	81.200	220.833	19.000	95.600	146.250	166.667	19.500	116.800	90.667	89.600	232.500	134.400	117.333	40.000
<i>Acer pseudoplatanus</i> [%]	20,3	15,2	4,8	18,0	59,4	78,0	29,7	36,0	23,0	19,3	50,6	41,9	11,0	11,3	69,2	33,2	42,9	15,8	13,4	13,4	16,0
<i>Fraxinus excelsior</i> [%]	1,6	8,9	88,0	56,4	1,5	4,7	7,4	23,2	22,3	11,2	16,7	45,3	16,0	29,7	14,7	27,1	21,9	9,3	56,3	44,8	15,0
<i>Acer platanoides</i> [%]	71,9	6,3	3,0	20,9	10,9	17,3	4,0	36,0	40,0	34,4	22,2	6,0	61,0	37,9	2,4	32,6	31,7	65,2	20,2	28,2	33,0
<i>Fagus sylvatica</i> [%]		66,3	2,4	4,1	25,2	17,3	49,5	3,4	11,7	34,7	9,6	6,0	7,5	17,9	10,3	7,1	3,1	4,7	2,3	2,3	2,0
<i>Tilia cordata</i> [%]		2,9	1,2		3,0		2,0		1,5	0,4	0,8	0,9	2,5	0,5	3,1				2,1	1,4	1,50
<i>Tilia platyphyllos</i> [%]				0,6			6,4	1,5	0,4			3,4	1,5	0,5			0,4	1,8	3,0	1,8	1,50
<i>Carpinus betulus</i> [%]									1,1			0,9		0,5				0,4	3,6	1,4	10,0
<i>Acer campestre</i> [%]		0,2	0,6									1,7	0,5	1,5	0,3			2,2	5,9	5,9	10,0
<i>Prunus avium</i> [%]																		0,7	1,2	0,2	9,0
<i>Ulmus glabra</i> [%]																			0,3		
<i>Quercus petraea</i> [%]							1,0														
<i>Sorbus aucuparia</i> [%]																					
mittl. Höhe [cm]	20,9	18,7	13,6	16,0	27,5	19,2	31,7	29,6	20,8	16,6	23,6	16,3	19,8	18,7	24,7	19,9	19,5	12,9	16,1	17,3	32,8
SE von Höhe	1,9	0,4	0,4	0,4	1,0	0,5	1,4	2,6	1,0	0,5	1,1	0,6	2,0	0,7	0,8	0,4	0,4	0,3	0,4	0,5	4,7
mittl. WHD [cm]	0,3	0,3	0,2	0,2	0,4	0,3	0,2	0,4	0,3	0,2	0,3	0,3	0,2	0,3	0,4	0,2	0,3	0,2	0,3	0,3	0,4
SE von WHD	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,4
H/D-Verhältnis	72,9	69,3	70,4	70,1	63,7	59,9	168,1	78,3	71,5	75,2	69,4	52,0	79,7	65,2	61,2	79,7	72,1	52,1	50,3	59,3	76,4
<b>Verbiß</b>																					
Gesamtverbiß [%]	9,4	7,4	3,6	0,0	46,0	14,0	38,6	21,2	23,8	0,0	43,9	48,7	24,0	22,6	57,2	2,9	7,1	29,0	74,7	60,0	62,0
Leittriebverbiß [%]	9,4	7,4	2,4	0,0	43,6	12,0	37,6	20,2	20,4	0,0	39,7	47,0	22,0	20,0	51,7	2,4	6,7	28,0	69,9	58,4	58,0
Gesamtverbiß HBA [%] <sup>1</sup>																					
<i>Acer pseudoplatanus</i>	7,7	20,6	25,0	0,0	59,2	17,1	81,7	37,0	45,9	0,0	62,8	46,9	22,7	22,7	62,9	4,4	8,3	75,0	91,1	62,7	56,3
<i>Fraxinus excelsior</i>	0,0	22,5	1,4	0,0	66,7	14,3	86,7	17,0	15,3	0,0	22,5	58,5	21,9	29,3	48,8	1,1	10,2	38,5	70,4	65,0	66,7
<i>Acer platanoides</i>	10,9	10,7	20,0	0,0	59,1	37,5	9,6	17,0	17,0	0,0	32,1	0,0	26,2	23,0	42,9	3,6	4,2	17,6	72,1	57,3	48,5
<i>Fagus sylvatica</i>		2,0	0,0	0,0	9,8	0,0	6,0	0,0	9,7	0,0	13,0		6,7	8,6	36,7	0,0	0,0	7,7		50,0	0,0

### **2.2.3 Standortsfaktoren**

Am Außenrand jeder Stichprobenfläche wurde eine Mischprobe (jeweils vier Einstiche) aus den obersten 10 cm des Mineralbodens entnommen und im Labor der pH-Wert (H<sub>2</sub>O) dieses Horizontes bestimmt. An jedem Einstich wurde die Mächtigkeit der Streuauflage (nur O<sub>i</sub> und O<sub>f</sub>; O<sub>h</sub> war nicht vorhanden) direkt im Bestand mit dem Lineal gemessen. Als Humusformen wurden L-Mull, F-Mull sowie vereinzelt mullartiger Moder angesprochen. Für jede Stichprobenfläche wurde der Deckungsgrad der Krautschicht (ohne Gehölze / Naturverjüngung) jeweils im Frühling und Sommer 2005 prozentual geschätzt und damit die saisonal unterschiedliche Konkurrenzsituation in der Bodenvegetation erfasst (MÖLDER et al., 2006). Über der Verjüngungsschicht einer jeder Stichprobenfläche wurde durch mindestens 20 Einzelmessungen an Tagen mit gleichmäßig bewölktem Himmel und diffusen Strahlungsbedingungen die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) mit LI-190 Quantum-Sensoren (Licor, Nebraska, USA) bestimmt. Je Einzelmessung wurde die relative Strahlungsintensität berechnet [PAR Bestand / PAR nächste Freifläche\*100]. Zur Beschreibung des Wasserhaushaltes wurden die qualitativen Zeigerwerte für Feuchte nach ELLENBERG (2001) auf der Basis von Vegetationsaufnahmen (MÖLDER et al., 2008a) bestimmt. Für jede Untersuchungsfläche wurden Mittelwerte der genannten Standortsfaktoren bestimmt (Tab. 1).

### **2.2.4 Statistische Auswertung**

Regressionsanalysen der Daten wurden mit Statistica 6.1 (STATSOFT, 2004) durchgeführt. Der Vergleich der Verjüngungshöhen erfolgte nach Prüfung von Gesamteffekten (Kruskal-Wallis-H-Test) mittels Mann-Whitney-U-Test. Die Signifikanz der statistischen Tests wurde wie folgt dargestellt: \*\*\* =  $p \leq 0,001$ ; \*\* =  $p \leq 0,01$ ; \* =  $p \leq 0,05$ ; n. s. =  $p > 0,05$ .

## **3. Ergebnisse**

### **3.1 Charakterisierung der Verjüngung**

Die Hauptbaumarten in der Verjüngung, bezogen auf den Gesamtdatensatz, waren Bergahorn (28 %), Esche (25 %), Spitzahorn (25 %) und Buche (17 %). Daneben kamen Winter- und Sommerlinde, Hainbuche, Vogelkirsche, Feldahorn, Bergulme, Traubeneiche sowie Eberesche mit Anteilen von einem Prozent und weniger vor. Während sich die Eberesche nicht in der Baumschicht fand, wurden von den dort vorkommenden Stieleichen und Elsbeeren keine Jungpflanzen in der Verjüngung gefunden. Die Hauptbaumarten in der Verjüngung waren nur in Ausnahmefällen größer als 50 cm, und einzig der Bergahorn erreichte vereinzelt Höhen über 1 m. Sowohl Buche als auch



Bergahorn waren im Mittel signifikant größer als Spitzahorn und Esche, wenn auch nur um wenige Zentimeter (Abb. 1). Von den Nebenbaumarten erreichten vereinzelt aus Stockausschlag erwachsene Linden Höhen über 1 m.

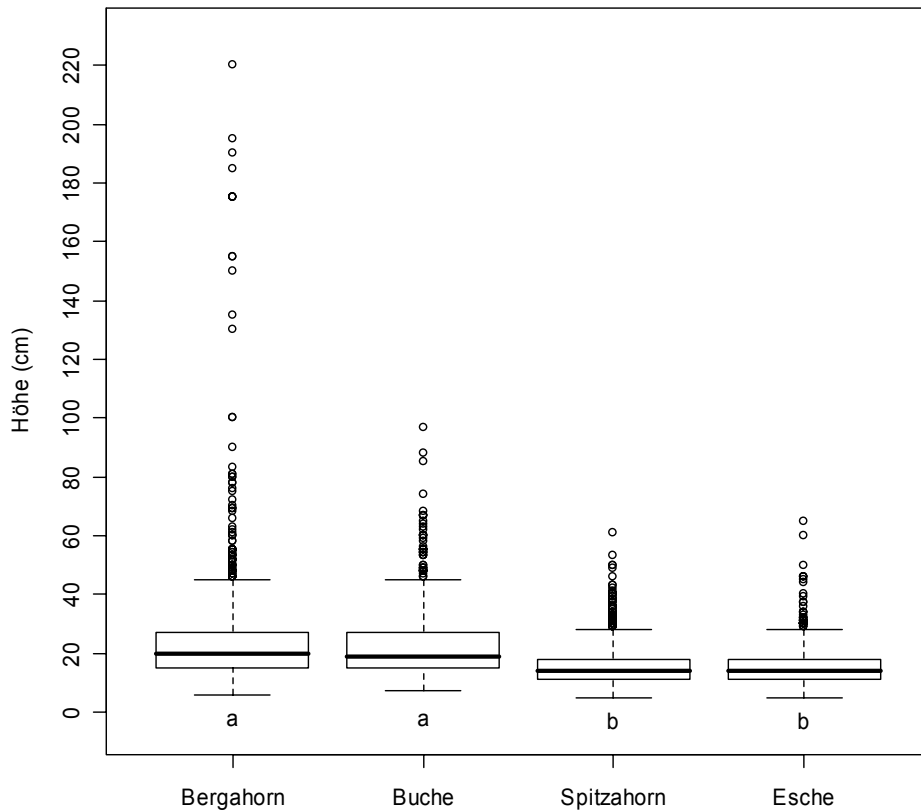


Abb. 1. Höhenverteilung der Hauptbaumarten in der Verjüngung im Jahre 2005, dargestellt als Box-Whisker-Plots. Signifikante Unterschiede zwischen den Baumarten sind durch Kleinbuchstaben herausgestellt ( $p < 0,001$ ). *Acer pseudoplatanus*: 1.395 Sämlinge; *Fagus sylvatica*: 827 Sämlinge; *Acer platanoides*: 1.230 Sämlinge; *Fraxinus excelsior*: 1.243 Sämlinge.

Fig. 1. Height distribution of the main tree species of the regeneration in 2005, presented as Box-and-Whisker plots. Tree species that do not share the same letter differ significantly ( $p < 0.001$ ). *Acer pseudoplatanus*: 1,395 saplings; *Fagus sylvatica*: 827 saplings; *Acer platanoides*: 1,230 saplings; *Fraxinus excelsior*: 1,243 saplings.

### 3.2 Diversität

#### 3.2.1 Beziehungen zwischen Baumschicht und Verjüngung

Artenreichtum, Shannon-Index sowie Dichte der Verjüngung waren signifikant positiv mit Artenzahl, Shannon-Index sowie Artenprofilindex der Baumschicht korreliert (Tab. 3, Grunddaten in Tab. 1 und 2). Kein Parameter der Verjüngung war signifikant mit der Stammanzahl in der Baumschicht korreliert. Bezüglich des Shannon-Indexes wurde festgestellt, dass bis zu einem Shannon-Index der Baumschicht von 1,3 die Verjüngung höhere Shannon-Index-Werte aufwies als die Baumschicht, über diesem Wert verhielt es sich umgekehrt (Abb. 2). Auf der Ebene der Hauptbaumarten in der Verjüngung wurden signifikante positive Korrelationen zwischen Baumschicht- und Verjüngungsparametern bei Berg- und Spitzahorn sowie der Buche gefunden, jedoch nicht bei der Esche (Tab. 4).

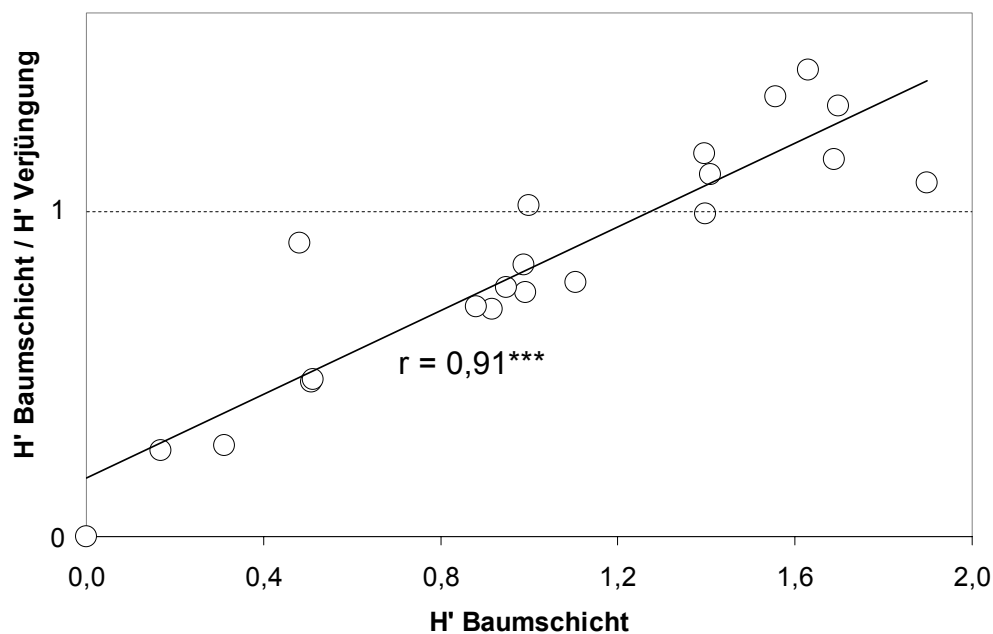


Abb. 2. Quotient aus dem Shannon-Index  $H'$  der Baumschicht und dem Shannon-Index  $H'$  der Verjüngung, aufgetragen gegen den Shannon-Index  $H'$  der Baumschicht. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21;  $r$  = Pearsonscher Korrelationskoeffizient;  $F$ -Wert = 97,26;  $p$ -Wert < 0,001.

Fig. 2. Quotient of tree layer Shannon index  $H'$  and regeneration Shannon index  $H'$ , plotted against Shannon index  $H'$ . Number of research sites = 21;  $r$  = Pearson's correlation coefficient;  $F$ -Value = 97.26;  $p$ -Value < 0.001.

Tab. 3. Korrelationen zwischen Artenreichtum, Pflanzenzahl pro ha, Shannon-Index H' und Artenprofilindex A von Baumschicht und Verjüngung. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21; r = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; \*\*\* =  $p \leq 0,001$ ; \*\* =  $p \leq 0,01$ ; \* =  $p \leq 0,05$ ; n.s. =  $p > 0,05$ .

Tab. 3. Correlations between species richness, plant number per ha, Shannon index H' and species profile index A of tree layer and regeneration. Number of research sites = 21; r = Pearson's correlation coefficient; \*\*\* =  $p \leq 0.001$ ; \*\* =  $p \leq 0.01$ ; \* =  $p \leq 0.05$ ; n.s. =  $p > 0.05$ .

		Baumschicht												
		Artenreichtum			N/ha				H'			A		
		F-Wert	r	p-Wert	F-Wert	r	p-Wert	F-Wert	r	p-Wert	F-Wert	r	p-Wert	
Verjüngung	Artenreichtum	8,61	0,56	0,009 **	0,05	0,05	0,828 n.s.	10,54	0,60	0,004 **	8,16	0,55	0,010 **	
	N/ha	5,05	0,46	0,037 *	0,12	0,08	0,733 n.s.	10,56	0,60	0,004 **	7,50	0,53	0,013 *	
	H'	27,96	0,77	0,000 ***	2,36	0,33	0,141 n.s.	21,79	0,73	0,000 ***	27,96	0,77	0,000 ***	

Tab. 4. Korrelationen zwischen Baumschicht- und Verjüngungsparametern der Hauptbaumarten in der Verjüngung. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21; r = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; \*\*\* =  $p \leq 0,001$ ; \* =  $p \leq 0,05$ ; n.s. =  $p > 0,05$ .

Tab. 4. Correlations between tree-layer and regeneration parameters of the main tree species of the regeneration. Number of research sites = 21; r = Pearson's correlation coefficient; \*\*\* =  $p \leq 0.001$ ; \* =  $p \leq 0.05$ ; n.s. =  $p > 0.05$ .

		Anteil an Baumschicht			Stämme/ha in Baumschicht		
		F-Wert	r	p-Wert	F-Wert	r	p-Wert
Bergahorn	Anteil an Verjüngung	<b>7,04</b>	<b>0,52</b>	<b>0,016 *</b>	<b>13,81</b>	<b>0,65</b>	<b>0,001 ***</b>
	Pflanzenzahl/ha in Verjüngung	<b>15,46</b>	<b>0,67</b>	<b>0,001 ***</b>	<b>27,17</b>	<b>0,77</b>	<b>0,000 ***</b>
Esche	Anteil an Verjüngung	0,01	0,02	0,915 n.s.	0,02	0,03	0,885 n.s.
	Pflanzenzahl/ha in Verjüngung	0,74	0,19	0,402 n.s.	0,01	0,02	0,931 n.s.
Spitzahorn	Anteil an Verjüngung	<b>5,25</b>	<b>0,47</b>	<b>0,034 *</b>	<b>7,26</b>	<b>0,53</b>	<b>0,014 *</b>
	Pflanzenzahl/ha in Verjüngung	<b>6,50</b>	<b>0,50</b>	<b>0,020 *</b>	<b>5,59</b>	<b>0,48</b>	<b>0,029 *</b>
Buche	Anteil an Verjüngung	<b>7,06</b>	<b>0,52</b>	<b>0,016 *</b>	0,39	0,14	0,540 n.s.
	Pflanzenzahl/ha in Verjüngung	0,66	0,18	0,427 n.s.	0,11	0,08	0,744 n.s.

### **3.2.2 Jährliche Schwankungen in der Verjüngung**

Ein Vergleich der Verjüngungsspektren für die Jahre 2005 und 2006 zeigte annähernd eine Verdopplung der Anteile von Esche und Buche am Gesamtdatensatz, während die Anteile von Berg- und Spitzahorn abnahmen (Abb. 3). Vom Jahr 2006 hin zum Jahr 2007 gab es kaum eine Veränderung der Anteile von Esche und Spitzahorn, während die Anteile der Buche ab- und die des Bergahorns zunahmen. Diese Ergebnisse sind vor dem Hintergrund zu sehen, dass sich im Jahre 2004 eine Buchenvollmast ereignete sowie die Esche reichlich fruktifizierte, zudem trug der Bergahorn im Jahre 2005 besonders reiche Frucht (mdl. Mitt. M. BRAUNS). Im Keimlingsjahr wurde der Jungwuchs jeweils nicht erfasst.

In den Jahren 2006 und 2007 wies die Verjüngung im Mittel einen geringeren Shannon-Index auf als im Jahre 2005 (Abb. 4). In Beständen mit einer wenig diversen Baumschicht war die Absenkung des Shannon-Indexes größer als in mitteldiversen Beständen, in den hochdiversen Beständen hat es im Beobachtungszeitraum kaum Veränderungen gegeben.

### **3.3 Standortfaktoren**

Weder die Dichte noch der Shannon-Index der Verjüngung waren signifikant mit der relativen Beleuchtungsstärke korreliert (Tab. 5). Auch zwischen der mittleren Jungwuchshöhe, der maximalen Jungwuchshöhe, dem H/D-Verhältnis des Jungwuchses sowie dem Buchenanteil in der Baumschicht und dem Lichtgenuss wurden keine signifikanten Korrelationen festgestellt. Auf Baumartenebene waren die Mittelhöhe der Eschensämlinge ( $r = 0,51$ ; F-Wert = 6,35; p-Wert = 0,021) sowie die Maximalhöhe der Buchensämlinge ( $r = 0,55$ ; F-Wert = 6,98; p-Wert = 0,018) signifikant positiv mit der relativen Beleuchtungsstärke korreliert, die Sämlingsdichten dagegen nicht. Als einziger Parameter der Baumschicht zeigte die Stammanzahl pro Hektar eine signifikant negative Beziehung zum Lichtgenuss. Sowohl Dichte und Shannon-Index der Verjüngung als auch der Shannon-Index der Baumschicht waren signifikant negativ mit der Mächtigkeit der Streuauflage sowie signifikant positiv mit dem pH-Wert des Oberbodens korreliert. Keiner der betrachteten Verjüngungs- und Baumschichtparameter zeigte eine signifikante Beziehung zum Feuchte-Zeigerwert nach ELLENBERG (2001). Die Shannon-Indizes von Baumschicht und Verjüngung stiegen mit dem Krautschichtdeckungsgrad sowohl im Frühjahr als auch im Sommer an. Die Dichte und der Shannon-Index der Verjüngung nahmen mit dem Buchenanteil in der Baumschicht signifikant ab.

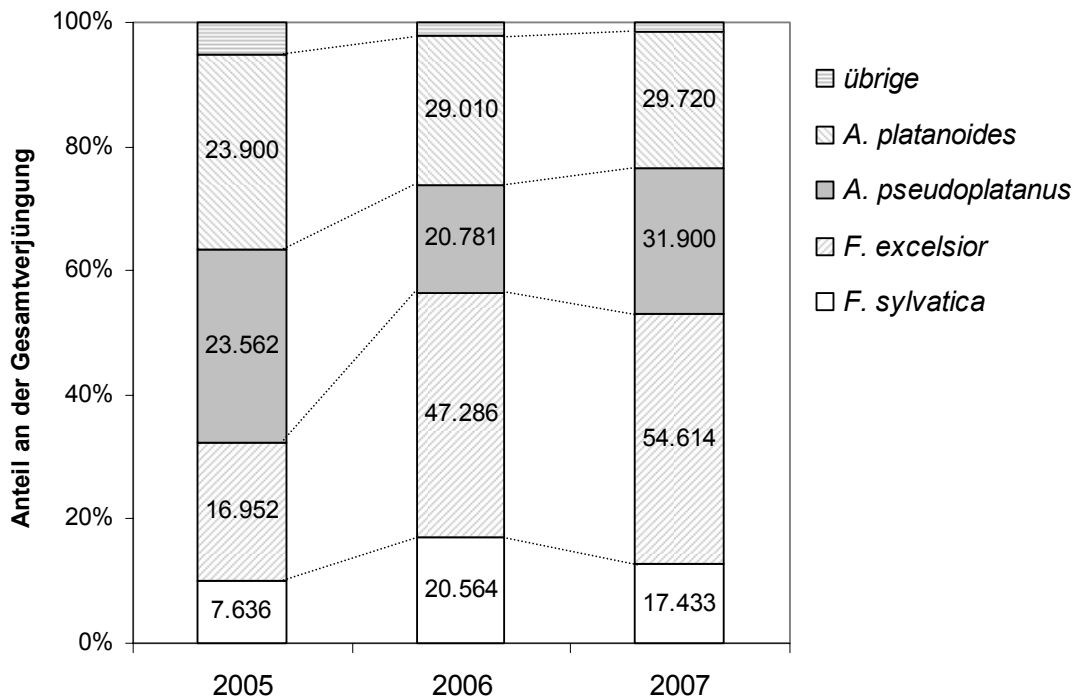


Abb. 3. Verjüngungsspektren der von 2005 bis 2007 beobachteten 14 Untersuchungsflächen, die Sämlingszahlen geben die mittleren 1-ha-Werte aller Flächen wieder. Übrige 2005 = 3.879; übrige 2006 = 2.560; übrige 2007 = 2.215. Gesamtsämlingszahlen: 2005 = 75.929, 2006 = 120.201, 2007 = 135.883.

Fig. 3. Spectra of regeneration of the 14 research sites observed from 2005 to 2007, sapling numbers express mean 1 ha values of all research sites. Other tree species ("übrige") 2005 = 3,879; other tree species 2006 = 2,560; other tree species 2007 = 2,215. Total sapling numbers: 2005 = 75,929; 2006 = 120,201; 2007 = 135,883.

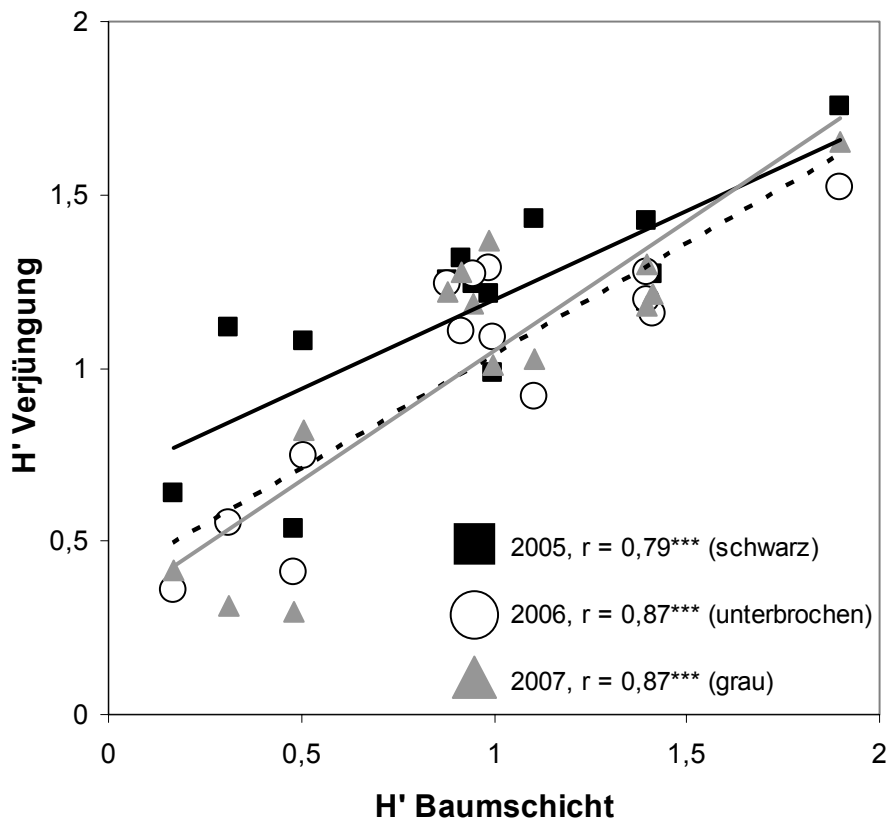


Abb. 4. Die Shannon-Indizes  $H'$  der Verjüngung auf den von 2005 bis 2007 aufgenommenen Untersuchungsflächen, aufgetragen gegen den Shannon-Index  $H'$  der Baumschicht. Anzahl der Untersuchungsflächen = 14;  $r$  = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; \*\*\* =  $p \leq 0,001$ ; 2005: F-Wert = 20,58,  $p$ -Wert = 0,001; 2006: F-Wert = 36,00,  $p$ -Wert < 0,001; 2007: F-Wert = 35,75,  $p$ -Wert < 0,001.

Fig. 4. Regeneration Shannon indices  $H'$  of the research sites observed from 2005 to 2007, plotted against tree-layer Shannon index  $H'$ . Numbers of research sites = 14;  $r$  = Pearson's correlation coefficient; \*\*\* =  $p \leq 0.001$ ; 2005 (black line): F-Value = 20.58,  $p$ -Value = 0.001; 2006 (dotted line): F-Value = 36.00,  $p$ -Value < 0.001; 2007 (grey line): F-Value = 35.75,  $p$ -Value < 0.001.

Tab. 5. Korrelationen zwischen Standortparametern und sowohl Pflanzenzahlen pro ha als auch Diversitätsparametern von Verjüngung und Baumschicht. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21;  $r$  = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; \*\*\* =  $p \leq 0,001$ ; \*\* =  $p \leq 0,01$ ; \* =  $p \leq 0,05$ ; n.s. =  $p > 0,5$ .

Tab. 5. Correlations between environmental parameters and plant numbers per ha as well as diversity parameters of regeneration and tree layer. Number of research sites = 21;  $r$  = Pearson's correlation coefficient; \*\*\* =  $p \leq 0.001$ ; \*\* =  $p \leq 0.01$ ; \* =  $p \leq 0.05$ ; n.s. =  $p > 0.05$ .

		Verjüngung			Baumschicht		
		F-Wert	r	p-Wert	F-Wert	r	p-Wert
relative Beleuchtungsstärke	N/ha	1,12	0,24	0,304 n.s.	<b>20,95</b>	<b>-0,73</b>	<b>0,000 ***</b>
	H'	2,18	0,33	0,157 n.s.	3,12	-0,38	0,094 n.s.
	A		-		3,94	-0,42	0,063 n.s.
Streuauflage	N/ha	<b>6,23</b>	<b>-0,50</b>	<b>0,022 *</b>			
	H'	<b>19,18</b>	<b>-0,71</b>	<b>&lt;0,000 ***</b>	<b>41,63</b>	<b>-0,83</b>	<b>&lt;0,000 ***</b>
pH-Wert 0-10 cm	N/ha	<b>7,13</b>	<b>0,52</b>	<b>0,015 *</b>			
	H'	<b>13,14</b>	<b>0,64</b>	<b>0,002 **</b>	<b>46,34</b>	<b>0,84</b>	<b>&lt;0,000 ***</b>
Ellenberg-Zeigerwert für Feuchte	N/ha	2,50	0,34	0,130 n.s.			
	H'	0,01	0,02	0,936 n.s.	1,28	0,25	0,273 n.s.
Deckungsgrad Krautschicht, Frühjahr	N/ha	2,93	0,37	0,103 n.s.			
	H'	<b>8,22</b>	<b>0,55</b>	<b>0,010 **</b>	<b>7,54</b>	<b>0,53</b>	<b>0,013 *</b>
Deckungsgrad Krautschicht, Sommer	N/ha	0,12	0,08	0,735 n.s.			
	H'	<b>8,78</b>	<b>0,56</b>	<b>0,008 **</b>	<b>6,32</b>	<b>0,50</b>	<b>0,021 *</b>
Buchenanteil Baumschicht	N/ha	<b>11,38</b>	<b>-0,61</b>	<b>0,003 **</b>			
	H'	<b>9,33</b>	<b>-0,57</b>	<b>0,007 **</b>		-	

### 3.4. Verbiss

Von den Hauptbaumarten in der Verjüngung wies, bezogen auf den Gesamtdatensatz und die jüngsten Jahrestriebe, der Bergahorn mit 42 % den höchsten Verbiss auf. Es folgten Esche mit 33 %, Spitzahorn mit 24 % und Buche mit 6 %. Leittriebverbiss betraf 39 % der Bergahorne, 32 % der Eschen, 23 % der Spitzahorne sowie 6 % der Buchen. Der Leittrieb- sowie der Gesamtverbiss, also die prozentualen Anteile der verbissenen Pflanzen an der Gesamtzahl aller Jungbäume pro Untersuchungsfläche, waren weder mit Dichte und Diversität, noch mit mittlerer Höhe und H/D-Verhältnis der Verjüngung signifikant korreliert. Gesamt- und Leittriebverbiss waren miteinander signifikant positiv korreliert ( $r = 0,99$ ; F-Wert = 8054,75; p-Wert < 0,000). Dieses Bild ergab sich auch, wenn nur solche Sämlinge betrachtet wurden, die höher als 15 cm (max. Schneehöhe im Winter 2006) waren. Signifikant positive Korrelationen fanden sich zwischen dem Gesamtverbiss und Shannon-Index sowie Artenprofilindex der Baumschicht (Abb. 5). Sowohl Gesamt- als auch

Leittriebverbiss waren weder mit der Dichte, noch mit dem Anteil der Hauptbaumarten in der Verjüngung signifikant korreliert.

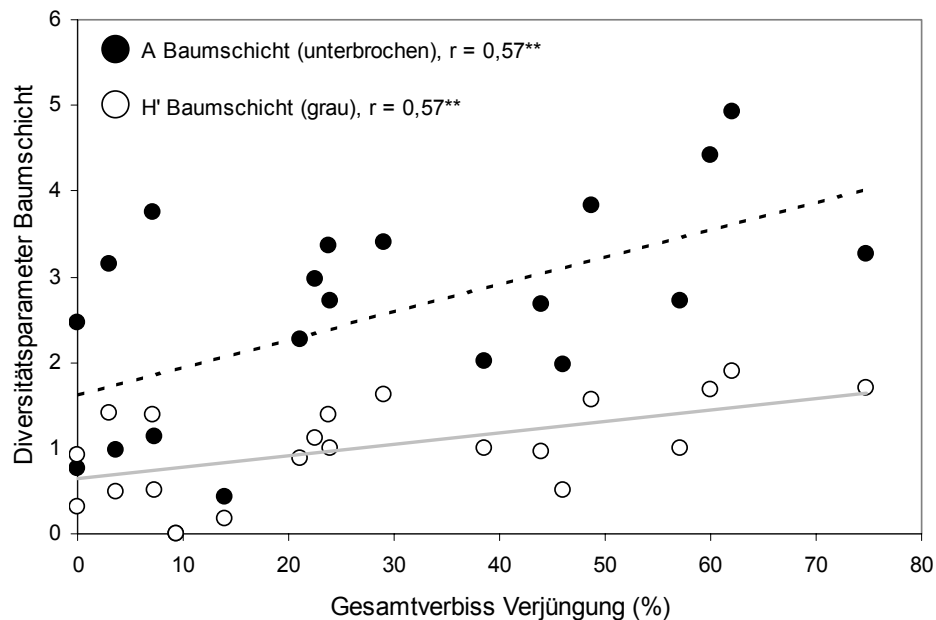


Abb. 5. Korrelationen zwischen dem Shannon-Index  $H'$  sowie dem Artenprofilindex  $A$  der Baumschicht und dem Gesamtverbiss. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21;  $r$  = Pearsonscher Korrelationskoeffizient;  $A$  Baumschicht:  $F$ -Wert = 9,26,  $p$ -Wert = 0,007;  $H'$  Baumschicht:  $F$ -Wert = 9,04,  $p$ -Wert = 0,007.

Fig. 5. Correlations between tree-layer Shannon index  $H'$  as well as tree-layer species profile index  $A$  and the percentage of browsing. Number of research sites = 21;  $r$  = Pearson's correlation coefficient; tree layer  $A$  (dotted line):  $F$ -Value = 9.26,  $p$ -Value = 0.007; tree layer  $H'$  (grey line):  $F$ -Value = 9.04,  $p$ -Value = 0.007.

## 4. Diskussion

### 4.1 Diversität

Die Diversität von Baumschicht und Verjüngung war zwar positiv korreliert, beide Straten unterschieden sich jedoch erheblich in ihrer Zusammensetzung. Auch FRECH (2006) stellte für Laubmischwälder des Hainichs heraus, dass die Anteile der Arten in der Baumschicht in keinem Verhältnis zu deren Abundanzen in der Verjüngung stünden. In unserer Studie wies insbesondere die Verjüngung auf den buchendominierten Untersuchungsflächen eine höhere Diversität auf als die Baumschicht, auf den hochdiversen Untersuchungsflächen verhielt es sich umgekehrt. Vor allem die Bergahorn-, Spitzahorn- und Eschenverjüngung



war auf den buchendominierten Untersuchungsflächen trotz weniger Mutterbäume reichlich vertreten, was zu erhöhten Shannon-Indizes in der Verjüngung führte. Diese Edellaubhölzer benötigen aufgrund ihrer Verbreitungsbiologie nur wenige Mutterbäume, um sich großflächig zu verjüngen (z. B. FAUST, 1963; WAGNER, 1997; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005; RÖHRIG et al., 2006). *Acer platanoides* beispielsweise benötigt nur 2-3 Mutterbäume pro ha, um in der Naturverjüngung auf ganzer Fläche präsent zu sein (BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Ein Eschenmutterbaum ist in der Lage, 0,5 ha bis 2 ha mit ausreichend Naturverjüngung zu belegen (WAGNER, 1997). Demgegenüber fand sich von den mit zunehmender Bestandesdiversität reichlicher in der Baumschicht vertretenen Eichen, Hainbuchen und Linden kaum Verjüngung. Das weitgehende Ausbleiben der lichtbedürftigen Eichenverjüngung lässt sich durch das geringe Lichtangebot (0,7-2,7 % der Freilandhelligkeit) unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen erklären (ELLENBERG, 1996; RÖHRIG et al., 2006). Neben *Quercus spec.* wird auch *Carpinus betulus* generell bevorzugt verbissen (GERBER und SCHMIDT, 1996; MICHEL und MAHN, 1998; GILL, 2006), sodass das Fehlen der Eichen- und Hainbuchenverjüngung eine Folge des Verbissdruckes sein kann, der mit steigender Baumschichtdiversität zunimmt. Die geringe Verjüngung der Linden kann zum einen ebenfalls durch die dichte Überschirmung und den Verbissdruck, zum anderen durch die hauptsächlich vegetative Vermehrung erklärt werden (ELLENBERG jun., 1988; MICHEL und MAHN, 1998; FRECH, 2006): es finden sich nur einzelne, meist vital wirkende Stockausschläge sowie Wurzelbrut.

#### **4.2 Verjüngung und Standortsfaktoren**

Die Untersuchungsflächen unterschieden sich hinsichtlich der ökologischen Feuchtestufe kaum und zeigten keine Beziehung zwischen der Naturverjüngung und dem Wasserhaushalt. Einen größeren Einfluss übte möglicherweise der erhöhte Tongehalt im Boden aus, der positiv mit dem Winterlinden- und negativ mit dem Buchenvorkommen in der Baumschicht korreliert ist (GUCKLAND et al., im Druck, MÖLDER, bislang unpublizierte Daten; TALKNER et al., eingereicht). Daraus resultiert eine größere Wechselfeuchte insbesondere der tieferen Bodenhorizonte, worauf die Buche empfindlicher als andere Baumarten reagiert (MEYER et al., 2000; SCHMIDT, 2000; CZAJKOWSKI et al., 2006). Die Winterlinde gilt dagegen als eine Baumart, die auf schweren und schlecht durchlüfteten Tonböden gut gedeiht und an Konkurrenzkraft gewinnt (SCHLÜTER, 1968; PIGOTT, 1991).

Die Streuauflage und der pH-Wert des Oberbodens auf den Untersuchungsflächen wurde maßgeblich von Baumarteneffekten geprägt (MÖLDER et al., 2008a). Besonders *Fagus sylvatica* wirkte hier als „Ökosystemingenieur“ (Schmidt, 2007): Buchenstreu ist

schwer zersetzbar und bildet dicke Streuauflagen (KRAUß, 1926), die zu einer Absenkung der pH-Werte führen (AUGUSTO et al., 2002; AUBERT et al., 2004). Gleiches gilt für Eichenstreu (VAN OIJEN et al., 2005). Demgegenüber bildet die schnell zersetzbare Streu von *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia spp.*, *Ulmus glabra* und *Prunus avium* dünnere Streuauflagen und resultiert in höheren pH-Werten sowie größerer Basensättigung im Oberboden (PIGOTT, 1991; AUGUSTO et al., 2002; AUBERT et al., 2004; VAN OIJEN et al., 2005). Sowohl die Krautschichtdiversität und –produktivität (MÖLDER et al., 2008a und 2008b) als auch die Verjüngungsdiversität profitierten gleichermaßen von den guten Oberbodenbedingungen auf buchenarmen Untersuchungsflächen. Ein zunehmender Deckungsgrad der Krautschicht wirkte sich offensichtlich nicht negativ auf die Verjüngung aus. Ein hoher Buchenanteil in der Baumschicht hingegen bedingt nicht nur mächtige Streuauflagen und niedrige pH-Werte, sondern auch starke Konkurrenz um die Wasser- und Nährstoffressourcen im Oberboden (FALKENGREN-GRERUP und TYLER, 1993; LEUSCHNER et al., 2004; CZAJKOWSKI et al., 2005). *Fagus sylvatica* bildet in mächtigen Streuauflagen ein dichtes Feinwurzelwerk und hemmt so das Wachstum der übrigen Waldbodenvegetation einschließlich Naturverjüngung (LEUSCHNER, 1999).

Die Menge des auflaufenden Anflugs oder Aufschlags wird zunächst beeinflusst durch die Keimungsraten der jährlich fruktifizierenden Eschen und Ahorne (FAUST, 1963; TAPPER, 1996; PIGOTT und WARR, 1989; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005) sowie die Intervalle der Buchenmastjahre (BURSCHEL et al., 1964; HILTON und PACKHAM, 2003; SCHMIDT, 2006; OVERGAARD et al., 2007). Im Untersuchungsgebiet fanden vor 2004 Buchenvollmasten in den Jahren 2000, 1998, 1995 sowie 1992 statt (mdl. Mitt. d. Thüringer Landesanstalt für Wald, Jagd und Fischerei). Während der Überwinterung schützt eine mächtige Streuauflage Aufschlag und Anflug vor den häufigen Mortalitätsursachen Frost, Trocknis und Fraß. Daneben führt herbstliche Bioturbation durch Regenwürmer dazu, dass Samen rasch in den obersten Mineralboden eingearbeitet werden, wo sie vor Schädigung geschützt sind (TOPOLIANTZ und PONGE, 2000). Insbesondere in buchendominierten Beständen mit einer ausgeprägten Streuauflage fanden CESARZ et al. (2007) im Hainich ganzjährig stabile Regenwurmpopulationen. Es kann also davon ausgegangen werden, dass eine mächtige Streuauflage insbesondere nach Mastjahren anfangs das Auflaufen einer großen Anzahl von Keimlingen und Sämlingen begünstigt (TOPOLIANTZ und PONGE, 2000). Im Hainich nahm die Buchensämlingszahl im Jahre 2006 aufgrund des Mastjahres 2004 zunächst zu, im Jahre 2007 erfolgte aber bereits wieder eine leichte Abnahme. Die Esche läuft zwar in buchendominierten Beständen reichlich auf, vergeht jedoch bald

wieder, da sie nährstoffreichere Böden mit geringer Streuauflage bevorzugt, wo sich dann mehrere Saatjahrgänge halten (PELTIER et al., 1997; KERR und CAHALAN, 2004). Gleiches gilt auch für Berg- und Spitzahorn (FAUST, 1963; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Dieses unterschiedliche Verhalten der Baumarten lässt auf längere Sicht in den buchendominierten Beständen stärkere Dichte- und Diversitätsschwankungen erwarten als in baumartenreichen Beständen; unsere Ergebnisse bestätigen diese Vermutung.

Über den gesamten Diversitätsgradienten hinweg waren die Untersuchungsflächen sehr dunkel. Dabei wiesen nicht etwa Bestände mit hohem Buchenanteil den geringsten Lichtgenuss auf, sondern solche, die besonders dicht bestockt waren. Die mittlere Beleuchtungsstärke aller Untersuchungsflächen im Hainich von 1,4 % (Standardabweichung  $\pm 0,5$ ) entspricht z. B. dem Lichtangebot im Buchen-Naturwaldreservat Limker Strang (2 %, TABAKU, 1999) und im slowakischen Buchenurwald Havešová (2,5 %, DRÖSSLER und LÜPKE, 2007), wohingegen TABAKU (1999) in albanischen Buchenurwäldern Beleuchtungsstärken zwischen 4,3 und 6,7 % bestimmte. Im bayrischen Naturwaldreservat Echinger Lohe, einem reich strukturierten Eichen-Hainbuchen-Wald, schwankte der relative Lichtgenuss zwischen 1,9 % und 4,1 % der Freilandhelligkeit (BERNHARDT, 2005).

Zwischen dem Jungwuchs, der nur in Ausnahmefällen Höhen jenseits der Einmetermarke erreicht, und dem Oberstand fehlt im Hainich ein Zwischenstand: Dies lässt vermuten, dass es während der letzten Jahrzehnte unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen zu dunkel für das weitere Einwachsen der Verjüngung war (BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Der Wildverbiss hat diesen Effekt verstärkt und die Wuchshöhe der Sämlinge durchgehend niedrig gehalten. Die für ein waldbaulich ausreichendes Wachstum von *Fagus sylvatica* kritische Beleuchtungsgrenze liegt bei 10 % der Freilandhelligkeit (BURSCHEL und SCHMALZ, 1965; LÜPKE, 1998; CZAJKOWSKI et al., 2005). PETRITAN et al. (2007) geben die Wahrscheinlichkeit, dass Sämlinge bei einer Beleuchtungsstärke unter 3 % ein Alter von drei Jahren erreichen, für *Fagus sylvatica* mit 50 %, für *Fraxinus excelsior* mit 43 % und für *Acer pseudoplatanus* mit 30 % an. Jedoch können insbesondere Exemplare von *Acer platanoides* und *Acer pseudoplatanus* als „Oskars“ (SILVERTOWN, 1995) mehrere Jahre in einer Höhe von ca. 20 cm ausharren, bis nach dem Entstehen einer Kronenlücke das erhöhte Lichtangebot eine weitere Höhen- und Dickenentwicklung erlaubt (FAUST, 1963; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Allen Baumarten, insbesondere aber den Edellaubhölzern wie *Acer platanoides* kommt dabei zugute, dass sich ihre Lichtansprüche auf günstigen Standorten verringern (HILFREICH, 1991; ELLENBERG, 1996).

Die größere Schattentoleranz von Buche und Esche gegenüber Spitz- und Bergahorn (OKALI, 1966; KERR und CAHALAN, 2003; PETRITAN et al., 2007) zeigte sich im Hainich dadurch, dass *Fagus sylvatica* und *Fraxinus excelsior* bereits bei geringfügig höherem Lichtangebot im Höhenwachstum positiv reagierten.

#### 4.3 Verbiss

Das Rehwild, die im Untersuchungsgebiet bedeutendste Wildart, äst als Konzentratsselektierer im Winter neben immergrünen Pflanzen (z. B. *Hedera helix*) bevorzugt junge Knospen sowie Triebe von Laubbäumen (u. a. RAESFELD et al., 1985; STUBBE, 1997; MOSER et al., 2006). So beeinflusst es die Verjüngung praktisch aller Waldgesellschaften (REIMOSER, 1996; ROTH, 1996; GILL und BEARDALL, 2001). Waldökosysteme auf Muschelkalk sind günstige Lebensräume für Rehwild, in denen Dichten von 12-15 Stück pro 100 ha gemäß STUBBE (1997; nach UECKERMANN, 1951) tragbar sind. Durch den planmäßigen jährlichen Abschuss von 3,3 Stück Rehwild pro 100 ha Nationalparkfläche (mdl. Mitt. H. HÜTHER, NP Hainich) wird der Zuwachs nicht abgeschöpft. Die Frequentierung der einzelnen Untersuchungsflächen insbesondere durch Rehwild scheint jedoch sehr unterschiedlich zu sein, da das Gesamtverbissprozent zwischen 0 % und 75 % variierte. Zwischen prozentuaalem Gesamt- und Leittriebverbiss konnten enge Beziehungen festgestellt werden (ROTH, 1996; KECH, 1993). Der Verbiss war signifikant mit den Diversitätsparametern der Baumschicht korreliert. Dies lässt vermuten, dass die Verbissintensität maßgeblich von der Bestandesstruktur oberhalb der Verjüngung beeinflusst wurde. Untersuchungsflächen mit hohen Shannon- und Artenprofilindizes in der Baumschicht waren pflanzensoziologisch zumeist dem *Stellario-Carpinetum* zuzuordnen. Trotz der offensichtlichen Annäherung an urwaldähnliche Verhältnisse fanden sich dort allortigen Charakteristika der früheren Mittel- und Plenterwaldwirtschaft (MÖLDER et al., 2008a): geringe Vorräte, eine stärkere Besetzung der mittleren und unteren Baumschicht sowie eine breite Altersklassenspanne. Häufig enthalten aufgelichtete oder sich in Verjüngung befindliche Bestände aufgrund des besseren Nahrungsangebotes größere Rehwildpopulationen (GILL et al., 1996; SCHMIDT, 2004). Unsere Ergebnisse zeigten jedoch, dass weder das quantitative noch das qualitative Gehölz-Nahrungsangebot mit der Verbissintensität korreliert waren. Vielmehr ist davon auszugehen, dass die räumliche Bestandesstruktur das Einstands- und Äsungsverhalten vor allem des Rehwildes maßgeblich beeinflusst: Die ehemaligen Mittel- und Plenterwaldbestände bieten reichlich Deckung, vor allem jedoch einen guten Witterungsschutz im Winter („thermal cover“; COOK et al., 2004) durch tief beästete,

unterständige Bäume. Ein ausgeprägter „thermal cover“ stellt einen entscheidenden Reiz für die Habitatwahl des Rehwildes dar (PARTL et al., 2002), insbesondere dann, wenn kein Engpass im Nahrungsangebot besteht.

## **5. Ausblick**

Es kann davon ausgegangen werden, dass bei einer stärkeren Öffnung des Kronendaches auch auf den stark verbissenen Untersuchungsflächen einige Sämlinge rasch aus der Reichweite der Äser herauswachsen werden (HUSS und BUTLER-MANNING, 2006). Insbesondere zahlreiche durch den Orkan Kyrill geschaffene Bestandeslücken zeigen, dass die natürliche Dynamik zunehmend im Nationalpark Hainich Einzug hält. Für die zukünftige Waldstruktur und Baumartenzusammensetzung im Nationalpark Hainich werden die Intensität und Häufigkeit von Sturmereignissen und Trockenperioden entscheidend sein (SCHMIDT, 1998; FRECH, 2006). Lochhiebsexperimente im Göttinger Wald (z. B. LAMBERTZ und SCHMIDT, 1999) und Windwurfuntersuchungen im Harzvorland (z. B. KOMPA, 2004) zeigten, dass sich Bestände auf gut versorgten Standorten nicht zu reinen Buchenbeständen entwickeln, wenn immer wieder großflächige Störungen auftreten und Baumarten wie Eschen und Ahorne aus der in der Regel zahlreich vorhandenen Naturverjüngung vor der Buche emporwachsen. Die schweren Tonböden im Hainich fördern diese Entwicklung. Erfahrungen aus der Naturwaldforschung lassen aber vermuten, dass in den heute noch hochdiversen Altbeständen der Baumartenreichtum abnehmen wird (MEYER et al., 2000; FRECH; 2006; HUSS und BUTLER-MANNING, 2006).

Für den praktischen Waldbau bedeuten unsere Ergebnisse, dass der Erhalt von hochdiversen Laubwäldern regelmäßige Eingriffe erfordert, um insbesondere Lichtbaumarten die Möglichkeit zur Verjüngung zu geben. Dies kann durch Femelhiebe, aber auch durch den Plenterwaldbetrieb geschehen, wie er im nördlichen Teil des Hainichs Anwendung findet (RÖHLE und FUCHS, 1999). Die Plenterwaldwirtschaft bedingt jedoch ständige, zielgerichtete Eingriffe (RÖHRIG et al., 2006). Zudem erfordern hohe Wilddichten in reich strukturierten Plenterbeständen einen beachtlichen Jagdaufwand, sodass es vor allem aus ökonomischen Gründen angebracht sein kann, auf extrem lichtbedürftige bzw. verbissanfällige Baumarten wie Kirsche, Hainbuche und die Eichen zu verzichten. Demgegenüber haben selbst stark buchendominierte Bestände mit nur vereinzelt eingestreuten Eschen und Ahornen das Potential, mittels Naturverjüngung in Mischbestände überführt zu werden.

## 6. Danksagung

Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Graduiertenkollegs 1086 „Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern“ finanziell unterstützt. Mascha BRAUNS und Karl-Maximilian DAENNER sei für die Bereitstellung zahlreicher Baumschichtdaten gedankt. Heiderose HÜTHER und Stefan WICHMANN vom Nationalpark Hainich danken wir für die Bereitstellung zahlreicher Daten zu Wildbestand und Jagd. Für die Hilfe bei der Feldarbeit und Dateneingabe möchten wir Andrea BAUER, Sabine BUDDE, Christoph FISCHER, Heiko RUBBERT, Inga SCHMIDT und Bettina STOLL unseren Dank aussprechen. Ginamarie Gemma LOPEZ korrigierte den englischen Text.

## 7. Zusammenfassung

Im thüringischen Nationalpark Hainich mit seinen ausgedehnten, baumartenreichen Laubmischwäldern wurden Zusammenhänge zwischen Baumschicht- und Verjüngungsdiversität unter Berücksichtigung des Schalenwildverbisses untersucht. Die Diversität von Baumschicht und Verjüngung war in den geschlossenen Beständen positiv korreliert (Tab. 3, Tab. 4 Abb. 4). Beide Straten unterschieden sich jedoch erheblich in ihrer Zusammensetzung. Insbesondere war die Verjüngung in buchendominierten Beständen diverser als die Baumschicht, in hochdiversen Beständen verhielt es sich umgekehrt (Abb. 2). Hauptbaumarten in der Verjüngung waren Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Spitzahorn (*Acer platanoides*) und Buche (*Fagus sylvatica*) (Abb. 3). Von den mit zunehmender Bestandesdiversität reichlicher in der Baumschicht vertretenen Eichen, Hainbuchen und Linden fand sich selten Verjüngung. Diversität und Quantität der Verjüngung wurden offensichtlich negativ von zunehmender Streuauflage und Bodenazidität beeinflusst, die aufgrund von Baumarteneffekten variierten. Insbesondere schwer zersetzbare, versauernde Buchenstreu wirkte limitierend auf die Verjüngung. Es konnten keine signifikanten Beziehungen zwischen Diversität sowie Quantität der Verjüngung und dem Lichtangebot unter dem geschlossenen Kronendach festgestellt werden (Tab. 5). Zwischen der niedrigwüchsigen Verjüngung und dem Oberstand fehlte ein Zwischenstand mit höherem Jungwuchs (Abb. 1). Wahrscheinlich war es unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen zu dunkel für das weitere Einwachsen der Verjüngung, der Wildverbiss hat diesen Effekt verstärkt. Die Verbissintensität war weder quantitativ noch qualitativ mit dem Gehölzangebot korreliert, jedoch positiv mit der vertikalen und horizontalen Diversität der Baumschicht (Abb. 5). Insbesondere ehemalige Mittel- und Plenterwaldbestände mit hoher Baumartenvielfalt

bieten einen guten Witterungsschutz im Winter („thermal cover“) durch tief beästete, unterständige Bäume, die einen entscheidenden Reiz für die Habitatwahl vor allem des Rehwildes darstellen.

## 8. Abstract

Title of the paper: “Diverse tree layer – rich regeneration? Natural regeneration of species-rich deciduous forests in Hainich National Park”

In Hainich National Park (Thuringia, Germany), an area with broad deciduous forests rich in tree species, we investigated relationships between tree-layer and regeneration diversity in consideration of deer browsing. In the 21 stands under investigation, which were characterised by closed canopies and a gradient from pure beech (*Fagus sylvatica*) stands to mixed stands with up to 11 deciduous tree species, we found that tree-layer and regeneration diversity were positively correlated (Tab. 3, Tab. 4, Fig. 4). But the composition of both strata differed considerably. In beech-dominated stands regeneration was more diverse than the tree layer, while in highly diverse stands the situation was contrary (Fig. 2). Main tree species in the regeneration were sycamore (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*), Norway maple (*Acer platanoides*), and beech (*Fagus sylvatica*) (Fig. 3). Oaks (*Quercus spp.*), hornbeams (*Carpinus betulus*), and limes (*Tilia spp.*), which became more abundant in the canopy with increasing tree-layer diversity, were nearly absent in the regeneration. Quality and quantity of the regeneration were obviously negatively affected by increasing litter layer thickness and soil acidity, which varied due to canopy-species effects. Particularly beech foliage, which decomposes poorly and results in acid soil conditions, had a limiting effect on regeneration. There were no significant correlations between quality and quantity of the regeneration and the irradiance transmitted through the closed canopy (Tab. 5). A secondary stand including higher regeneration was missing between canopy layer and small growing regeneration (Fig. 1). Presumably it was too dark for further growing of regeneration under the canopy of all investigated stands; deer browsing had intensified this effect. Browsing intensity was neither quantitatively nor qualitatively correlated with regeneration supply, but it was strongly related to vertical and horizontal tree-layer diversity (Fig. 5). Particularly former coppices with standards and selection stands with high tree-species richness offer protection from unpleasant weather in winter (thermal cover). This is made possible by suppressed trees with low-set branches, which are a key stimulus for the habitat choice particularly of roe deer (*Capreolus capreolus*).

## 9. Literatur

- AMMER, C., ALBRECHT, L., BORCHERT, H., BROSINGER, F., DITTMAR, C., ELLING, W., EWALD, J., FELBERMEIER, B., GILSA, H. VON, HUSS, J., KENK, G., KÖLLING, C., KOHNLE, U., MEYER, P., MOSANDL, R., MOOSMAYER, H.-U., PALMER, S., REIF, A., REHFUESS, K.-E. und STIMM, B. 2005: Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa – kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von Rennenberg et al. Allg. Forst- Jagdztg. **176**, 60-67, 2005
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D. und BARDAT, J.: Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). Can. J. For. Res. **34**, 233-248, 2004
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D. und ROTHE, A.: Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. Ann. For. Sci. **59**, 233-253, 2002
- AUGUSTO, L., DUPOUEY, J.-L. und RANGER, J.: Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. Ann. For. Sci. **60**, 823-831, 2003
- BARBIER, S., GOSSELIN, F. und BALANDIER, P.: Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. For. Ecol. Manage. **254**, 1-15, 2008
- BERNHARDT, M.: Reaktionen der Waldbodenvegetation auf erhöhte Stickstoffeinträge: Analyse und Vorhersage von Vegetationsveränderungen anhand von funktionellen Merkmalen. Diss. Bot. **397**, 1-121, 2005
- BOLTE, A. und IBISCH, P.: Neun Thesen zu Klimawandel, Waldbau und Waldnaturschutz. AFZ/Wald **62**, 572-576, 2007
- BRÖTJE, J.-H. und SCHMIDT, W.: Spitzahorn (*Acer platanoides*) im Kalkbuchenwald - Struktur, Streufall, Samenproduktion und Fraßschäden. Forst Holz **60**, 497-502, 2005
- BURSCHEL, P., HUSS, J. und KALBHENN, R.: Die natürliche Verjüngung der Buche. Schr. Forstl. Fak. Univ. Gött. Niedersächs. forstl. Vers.anst. **34**, 1-186, 1964
- BURSCHEL, P. und SCHMALTZ, J.: Die Bedeutung des Lichtes für die Entwicklung junger Buchen. Allg. Forst- Jagdztg. **136**: 193–210, 1965
- CESARZ, S., FAHRENHOLZ, N., MIGGE-KLEIAN, S., PLATNER, C. und SCHAEFER, M.: Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. Eur. J. Soil. Biol. **43**, 61-67, 2007
- COLL, L., BALANDIER, P., PICON-COCHARD, C., PRÉVOSTO, B. und CURT, T.: Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. Ann. For. Sci. **60**, 593-600, 2003



- COOK, J. G., IRWIN, L. L., BRYANT, D., RIGGS, A. und THOMAS, J. W.: Thermal cover needs of large ungulates: a review of hypothesis tests. Transactions of the 69th North American Wildlife and Natural Resources Conference, 708-726, 2004
- CZAJKOWSKI, T., KÜHLING, M. und BOLTE, A. (2005): Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Allg. Forst- Jagdztg. **176**, 133-143
- CZAJKOWSKI, T., KOMPA, T. und BOLTE, A. (2006): Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Forstarchiv **77**, 203-216
- DRÖSSLER, L. und LÜPKE, B. von: Bestandesstruktur, Verjüngung und Standortfaktoren in zwei Buchenurwald-Reservaten der Slowakei. Allg. Forst- Jagdztg. **178**, 121-135, 2007
- ELLENBERG, H.: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart, 1996
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. und WERNER, W.: Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scr. Geobot. **18**, 1-264, 2001
- ELLENBERG jun., H.: Eutrophierung – Veränderungen der Waldvegetation – Folgen für den Rehwildverbiß und dessen Rückwirkungen auf die Vegetation. Schweiz. Z. Forstwes. **4**, 171-186, 1988
- FALKENGREN-GRERUP, U. und TYLER, G.: Soil chemical properties excluding field-layer species from beech forest mor. Plant Soil **148**, 185-191, 1993
- FAUST, H.: Waldbauliche Untersuchungen am Bergahorn. Dissertation Forstl. Fak. Univ. Göttingen, 1963
- FRECH, A.: Walddynamik in Mischwäldern des Nationalparks Hainich. Untersuchung der Mechanismen und Prognose der Waldentwicklung. Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe A) **196**, 1-120, 2006
- GERBER, R. und SCHMIDT, W.: Einfluss des Rehwildes auf die Vegetation von Eichen-Hainbuchenwäldern im südlichen Steigerwald. Verh. Ges. Ökol. **26**: 345-353, 1996
- GILL, R. M. A., JOHNSON, A. L., FRANCIS, A., HISCOCKS, K. und PEACE, A. J.: Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population density in response to forest habitat succession. For. Ecol. Manage. **88**, 31-41, 1996
- GILL, R. M. A. und BEARDALL, V.: The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. Forestry **74**, 209-218, 2001
- GILL, R. M. A.: The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: DANELL, K., BERGSTROM, R., DUNCAN, P. und PASTOR, J. (Hrsg.): Large Herbivore Ecology,

- Ecosystem Dynamics and Conservation, 170-202. Cambridge University Press, Cambridge, 2006
- GUCKLAND, A., M. BRAUNS, H. FLESSA, F. M. THOMAS UND C. LEUSCHNER: Acidity, nutrient stocks and organic matter content in soils of a temperate deciduous forest with different abundance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). J. Plant Nutr. Soil Sci., im Druck.
- HAGEMEIER, M.: Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. Diss. Bot. **361**, 1-154, 2001
- HILFREICH, H.: Forstliches und Nichtforstliches über den Ahorn. Waldwirt **18**, 55-59, 1991
- HILTON, G. M. und PACKHAM, J. R.: Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). Forestry **76**, 319 - 328, 2003
- HÖLSCHER, D., KOCH, O., KORN, S. und LEUSCHNER, C.: Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. Trees **19**: 628-637, 2005
- HUSS, J. und BUTLER-MANNING, D.: Entwicklungsdynamik eines buchendominierten „Naturwald“-Dauerbeobachtungsbestands auf Kalk im Nationalpark Hainich/Thüringen. Waldökologie-Online **3**, 67-81, 2006
- KECH, G.: Beziehung zwischen Rehdichte, Verbiss und Entwicklung der Verjüngung in einem gegatterten Fichtenforst als Basis einer walddgerechten Rehwildbewirtschaftung. Dissertation, Freiburg i. Brsg., 1993
- KERR, G. und CAHALAN, C.: A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). For. Ecol. Manage. **188**, 225-234, 2004
- KNOKE, T., STIMM, B., AMMER, C. und MOOG, M.: Mixed forests reconsidered: a forest economics contribution on an ecological concept. For. Ecol. Manag. **213**, 102-116, 2005
- KÖLLING, C., ZIMMERMANN, L. und WALENTOWSKI, H.: Klimawandel: Was geschieht mit Buche und Fichte? Entscheidungshilfen für den klimagerechten Waldumbau in Bayern. AFZ/Wald **62**, 584-588, 2007
- KOMPA, T.: Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. Dissertation, Göttingen, 2004
- KOMPA, T. und SCHMIDT, W.: Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. Forstarchiv **77**, 3-19, 2006
- KRÄMER, I. und HÖLSCHER, D.: The effects of tree species diversity on rainfall partitioning and soil water dynamics (Hainich National Park / Germany). Verh. Ges. Ökol. **37**, 72, 2007

- KRAUß, G. A.: Über die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenem Standort. Forstwiss. Cent.bl. **48**, 401-429, 452-473, 1926
- LAMBERTZ, B. und SCHMIDT, W.: Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein - Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. Verh. Ges. Ökol. **29**, 81-88, 1999
- LÉGARÉ, S., BERGERON, Y. und PARÉ, D.: Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. Silva Fenn. **36**, 353-366, 2002
- LEUSCHNER, C.: Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. **11**, 109-131, 1999
- LEUSCHNER, C., HERTEL, D., SCHMID, I., KOCH, O., MUHS, A., HÖLSCHER, D.: Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precepitation and soil fertility. Plant Soil **258**, 43-56, 2004
- LÜPKE, B. von: Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. For. Ecol. Manag. **106**: 19-26, 1998
- MAGURRAN, A. E.: Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, Oxford, 2004
- MEYER, P., UNKRIG, W. und GRIESE, F.: Dynamik der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in nordwestdeutschen Naturwäldern. Forst Holz **55**, 470-477, 2000
- MICHEL, S. und MAHN, E.-G.: Untersuchungen zur Entwicklung der Waldvegetation des Hakels (nordöstliches Harzvorland). Hercynica N. F. **31**, 65-102, 1998
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. und SCHMIDT, W.: Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. Waldökologie-Online **3**, 83-99, 2006
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. und SCHMIDT, W.: Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? For. Ecol. Manag. **256**, 272-281, 2008a
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. und SCHMIDT, W.: Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Produktivität der Krautschicht in Laubwäldern. Nat.schutz Biol. Vielf. **60**, 139-144, 2008b
- MORRIS, L. A., MOSS, S. A. und GARBETT, W. S.: Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. For. Sci. **39**, 166-187, 1993
- MOSER, B., SCHÜTZ, M. und HINDENLANG, K. E.: Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: the role of food availability and species quality. For. Ecol. Manag. **226**, 248-255, 2006

- OKALI, D. U. U.: A comparative study of the ecologically related tree species *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior*: I. The analysis of seedling distribution. *J. Ecol.* **54**, 129-141, 1966
- OVERGAARD, R., GEMMEL, P. und KARLSSON, M.: Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* **80**, 555-565, 2007
- PARTL, E., SZINOVATZ, V., REIMOSER, F. und SCHWEIGER-ADLER, J.: Forest restoration and browsing impact by roe deer. *For. Ecol. Manag.* **159**, 87-100, 2002
- PELTIER, A., TOUZAND, M.-C., ARMENGAUD, C. und PONGE, J.-F.: Establishment of *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.* **8**, 13-20, 1997
- PETRITAN, A. M., LÜPKE B. von und PETRITAN, I. C.: Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry* **80**, 397-412, 2007
- PIGOTT, C. D.: *Tilia cordata* Miller. *J. Ecol.* **79**, 1147-1207, 1991
- PIGOTT, C. D. und WARR, S. J.: Pollination, fertilization and fruit development in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). *New Phytol.* **111**, 99-103, 1989
- PRETZSCH, H.: Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. *Allg. Forst- Jagdztg.* **167**, 213-221, 1996
- PRETZSCH, H.: Grundlagen der Waldwachstumsforschung. Ulmer, Stuttgart, 2002
- RAESFELD, F. von, NEUHAUS, A. H. und SCHAICH, K.: Das Rehwild - Naturgeschichte, Hege und Jagd. Parey, Berlin, 1985
- REIMOSER, F. und GOSSOW, H.: Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *For. Ecol. Manag.* **88**, 107-119, 1996
- RÖHLE, H. und FUCHS, A.: Plenterwaldbewirtschaftung und Forsteinrichtung im Hainich. Betriebsinventur auf der bundeseigenen Liegenschaft Weberstedt. *AFZ/Wald* **54**, 584-586, 1999
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N. und LÜPKE, B. von: Waldbau auf ökologischer Grundlage. Ulmer, Stuttgart, 2006
- ROTH, R.: Der Einfluss des Rehwildes auf die Naturverjüngung von Mischwäldern. *Z. Jagdwiss.* **42**, 143-156, 1996
- SCHMIDT, I., LEUSCHNER, C., MÖLDER, A. und SCHMIDT, W.: Structure and species composition of the seed bank in monospecific and tree species-rich temperate broad-leaved forests. Eingereicht
- SCHLÜTER, H.: Zur systematischen und räumlichen Gliederung des Carpinion in Mittelthüringen. *Feddes Repert.* **77**, 117-141, 1968

- SCHMIDT, W.: Zur Entwicklung der Verjüngung in zwei Femellücken eines Kalkbuchenwaldes. Forst Holz **51**, 201-205, 1996
- SCHMIDT, W.: Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. Forstwiss. Centralbl. **116**, 207-217, 1997
- SCHMIDT W.: Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder - Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. Nat.schutz Landsch.plan. **30**: 242-249, 1998
- SCHMIDT, W.: Eiche, Hainbuche oder Rotbuche? – Zur Vegetation und Baumartenzusammensetzung von stau- und grundwasserbeeinflussten Wäldern des nordwestdeutschen Tieflandes. Ergebnisse aus den Naturwäldern Hasbruch und Pretzeter Landwehr. Tuexenia **20**, 21-43, 2000
- SCHMIDT, W.: Äsungskapazität des Waldes in Abhängigkeit von Standort und Überschirmung im Vergleich zu Grünlandflächen. In: BAL Gumpenstein (Hrsg.): Tagung für die Jägerschaft 2004, 47-56, 2004
- SCHMIDT, W.: Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981-2004). Allg. Forst- Jagdztg. **177**, 9-19, 2006
- SCHMIDT, W.: Ökologische Folgen des Waldumbaus von Fichtenreinbeständen: Die Buche als „Ökosystemingenieur“? In: Nationalparkverwaltung Harz (Hrsg.): Walddynamik und Waldumbau in den Entwicklungszonen des Nationalparks, 41-54, 2007
- SPIECKER, H.: Broadleaves for the future - a view from Central Europe. Kungl. Skogs- och Lantbruksakademiens Tidskrift **145**, 43-50, 2006
- SILVERTOWN, J. W.: Introduction to plant population ecology. Longman, London, 1995
- STATSOFT INC.: STATISTICA for Windows, Version 6. StatSoft, Tulsa, Oklahoma, USA, 2004
- STUBBE, C.: Rehwild. Biologie, Ökologie, Bewirtschaftung. Parey, Berlin, 1997
- TABAKU, V.: Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. Cuvillier, Göttingen, 1999
- TALKNER, U., JANSEN, M. und BEESE, F. O.: Soil phosphorus status and turnover in central-European beech forest ecosystems with differing tree species diversity. Eingereicht
- TAPPER, P. G.: Long-term patterns of mast fruiting in *Fraxinus excelsior*. Ecology **77**, 2567-2572, 1996
- TOPOLIANZ, S. und PONGE, J.-F.: Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. J. Veg. Sci. **11**, 369-374, 2000
- UECKERMANN, E.: Die Einwirkung des Standortes auf Körpergewicht und Gehörbildung des Waldrehes. Dissertation, Göttingen (Hann. Münden), 1951

- VAN OIJEN, D., FEIJEN, M., HOMMEL, P. W. F. M., DEN OUDEN, J. und VAN DER WAAL, B. H. C.: Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Appl. Veg. Sci.* **8**, 155-166, 2005
- WAGNER, S.: Ein Modell zur Fruchtausbreitung der Esche (*Fraxinus excelsior* L.) unter Berücksichtigung von Richtungseffekten. *Allg. Forst- Jagdztg.* **168**, 149-155, 1997
- WAGNER, S.: Klimawandel - einige Überlegungen zu waldbaulichen Strategien. *Forst Holz* **59**, 394-398, 2004

## 6. Übergreifende Diskussion

Die folgende zusammenfassende Diskussion der Untersuchungsergebnisse, die in den vier Artikeln dokumentiert wurden, folgt den in der Einleitung aufgestellten Hypothesen.

- I. Die Diversität der Waldbodenvegetation (einschließlich Verjüngung) wird von einer zunehmenden Vielfalt in der Baumschicht positiv beeinflusst.

Auf den Untersuchungsflächen im Hainich stieg die Diversität der Waldbodenvegetation einschließlich Verjüngung mit einer zunehmenden Vielfalt der Baumschicht an. Es wurde gezeigt, dass die Krautschichtdiversität dabei maßgeblich indirekt über Baumarteneffekte beeinflusst wurde, welche die Umweltfaktoren Bodenazidität und Streuauflage veränderten. Jedoch stellte sich während der Arbeiten an dieser Studie heraus, dass die Bodenverhältnisse der Untersuchungsflächen nicht so vergleichbar waren wie anfangs vermutet. Insbesondere variierte der Tongehalt stärker und nahm mit einer ansteigenden Diversität der Baumschicht signifikant zu (Abb. 1).

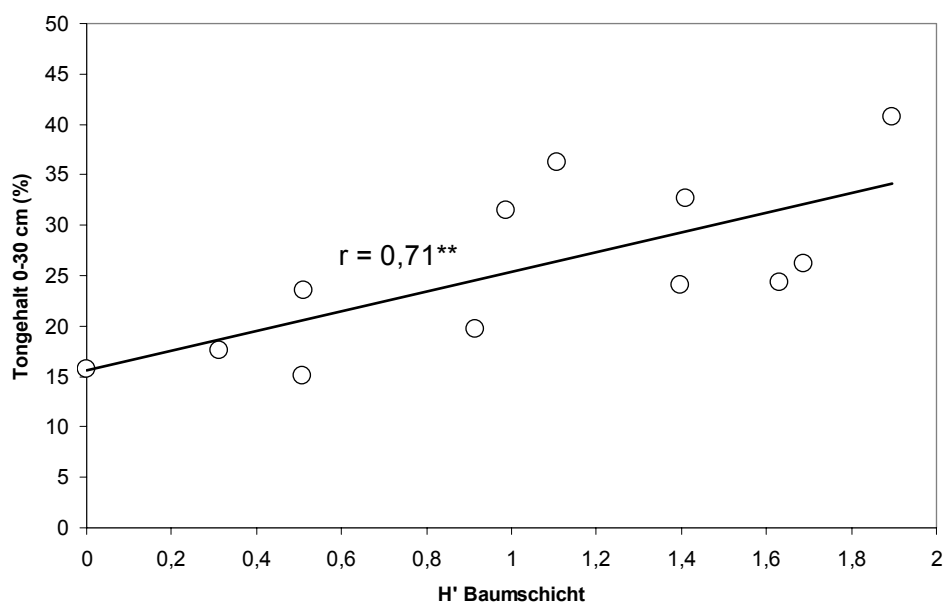


Abb. 1. Tongehalt des Oberbodens, aufgetragen gegen den Shannon-Index  $H'$  der Baumschicht (Tonwerte: Talkner et al., eingereicht; Talkner, mdl. Mitteilung).  $N = 12$ ;  $F$ -Wert = 10,25;  $p$ -Wert = 0,009.

Unterschiede im Tongehalt gehen nicht auf Baumarteneffekte zurück, gleichwohl beeinflussen sie jedoch die Artenzahl und Artenzusammensetzung der Krautschicht. Dafür spricht die breite Spanne der vorgefundenen Waldgesellschaften, die vom artenarmen

*Galio-Fagetum* auf tonarmen Standorten über das *Hordelymo-Fagetum* bis hin zum sehr artenreichen *Stellario-Carpinetum* auf tonigeren Böden reichte. Insbesondere *Stellario-Carpinetum* finden sich sowohl im Hainich als auch andernorts zumeist dort, wo Bestände lange Zeit im Plenter- oder Mittelwaldbetrieb bewirtschaftet wurden. Somit hat neben der standörtlichen Variation auch die frühere Waldnutzung die Effekte der Baumartenzusammensetzung auf die Krautschichtdiversität verstärkt (BARBIER et al., 2008). Hier zeigt sich ein grundsätzliches Problem vergleichend-beobachtender Diversitätsstudien, bei denen die abhängigen Variablen häufig mit Effekten korreliert sind, die auf Unterschieden der Standortfaktoren sowie in der Landnutzung beruhen (SCHERER-LORENZEN et al., 2005b; VILÀ et al., 2005). Eine Literaturlauswertung (Kap. 2) bestätigte den Landnutzungseffekt: in Landschaftsräumen, in denen das naturnähere *Hordelymo-Fagetum* und das naturfernere, durch Mittelwaldwirtschaft geprägte *Stellario-Carpinetum* gemeinsam untersucht wurden, ist die Krautschicht im *Stellario-Carpinetum* immer artenreicher als im *Hordelymo-Fagetum*. Vergleiche in den Naturwäldern Hohestein und Großer Freedon (KRAPP, 2006) sowie im Göttinger Wald (SCHMIDT und STREIT, 2008), die ausschließlich *Hordelymo-Fagetum* berücksichtigten, erbrachten demgegenüber keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der Krautschicht- und Baumschichtdiversität. Allerdings fehlen insbesondere im Göttinger Wald fast vollständig Linden sowie Hainbuchen, welche im Hainich gemittelt 18,3 % (Standardfehler (SE) = 4,1) bzw. 5,0 % (SE = 2,1) der Baumschichtdeckung ausmachen. Die Streu dieser Baumarten hat ähnlich gute oder bessere Auswirkungen auf Bodenchemie, Humusform und Mineralisation wie Eschenstreu (HAGEN-THORN et al., 2004; OOSTRA et al., 2006; HOMMEL et al., 2007), wobei der Anteil von *Fraxinus excelsior* an der Baumschichtdeckung im Göttinger Wald im Mittel 7,9 % (SE = 2,0) und im Hainich vergleichbare 6,4 % (SE = 1,9) beträgt. Insgesamt ist der Anteil von Baumarten, deren Streu meliorierender als Ahorn- und vor allem Buchenstreu wirkt (NORDÉN, 1994; HAGEN-THORN et al., 2004; OOSTRA et al., 2006), im Hainich mit 30 % der Baumschichtdeckung (SE = 2,0) fast viermal höher als im Göttinger Wald. Die Zersetzungsgeschwindigkeit von Streuschichten steigt häufig an, wenn sie aus dem Laub vieler Baumarten bestehen (HÄTTENSCHWILER, 2005). Im Hainich liegt die mittlere Baumartenzahl bei 3,4 pro 400 m<sup>2</sup> (SE = 0,3), während sie im Göttinger Wald nur 2,2 pro 400 m<sup>2</sup> (SE = 0,1) beträgt. Folglich ergeben sich, was den Oberbodenzustand entlang des Gradienten von Buchenreinbeständen hin zu hochdiversen Beständen betrifft, im Hainich zwischen den einzelnen Versuchsflächen auch größere Unterschiede als im Göttinger Wald: im Hainich sind sowohl der Variationskoeffizient (VK = 11,4) als auch der Standardfehler (SE = 0,14) des mittleren pH-Wertes (H<sub>2</sub>O) aller Untersuchungsflächen



(mittl. pH = 5,75) größer als im Göttinger Wald (VK = 8,5; SE = 0,07; mittl. pH (H<sub>2</sub>O) = 6,26). Gemäß der *Environmental Heterogeneity Hypothesis* (HUSTON, 1994) führen stärkere Unterschiede in der Ausprägung eines Umweltfaktors zu größerer Artendiversität, was sich im Hainich auch durch einen erhöhten Variationskoeffizienten (VK = 28,9) sowie Standardfehler (SE = 0,15) des mittleren Shannonwertes der Krautschicht (ohne Verjüngung, mittl. H' = 2,45) gegenüber dem Göttinger Wald (VK = 15,0; SE = 0,04; mittl. H' = 2,13) äußert.

II. Die Produktivität der Waldbodenvegetation (einschließlich Verjüngung) ist positiv mit zunehmender Baumschicht- und Krautschichtvielfalt korreliert.

Auf den Untersuchungsflächen im Hainich stieg die krautige Biomasse der Waldbodenvegetation mit einer zunehmenden Diversität der Baumschicht an, wobei Untersuchungsflächen mit hoher Baumschichtdiversität noch deutlich Charakteristika der ehemaligen Plenter- und Mittelwaldbewirtschaftung zeigten. Hier kann zunächst eine indirekte positive Beeinflussung der Krautschichtproduktivität durch frühere Bewirtschaftungsformen vermutet werden, indem hohe Edellaubholz- und Lindenanteile sowie das geringe Vorkommen der Buche eine bessere Nährstoffversorgung für die Krautschicht bzw. stärkere Konkurrenz um Nährstoffe und Wasser gegenüber der Baumschicht bedingen (LEUSCHNER, 1998; LEUSCHNER et al., 2004; BARBIER et al., 2008). Allerdings ist die Feinwurzelbiomasse auf baumartenreichen Untersuchungsflächen ebenso hoch wie die auf buchendominierten Untersuchungsflächen (MEINEN et al., eingereicht), was Unterschiede in der Konkurrenz zwischen Baum- und Krautschicht zunächst nicht bestätigt. Darüber hinaus kann aber auch der erhöhte Tongehalt in den Böden der diverseren Untersuchungsflächen einen indirekten Einfluss auf die Krautschicht-produktivität gehabt haben, da er sich auf die Baumartenzusammensetzung und somit die Konkurrenzstärke der Baumarten auswirkt. Schwere, schlecht durchlüftete Tonböden fördern insbesondere das Vorkommen von *Tilia cordata* (MEUSEL, 1935; HOFMANN, 1963; SCHLÜTER, 1967), während *Fagus sylvatica* solche wechselfeuchten Standorte gemeinhin meidet (CZAJKOWSKI et al., 2006) (Abb. 2).

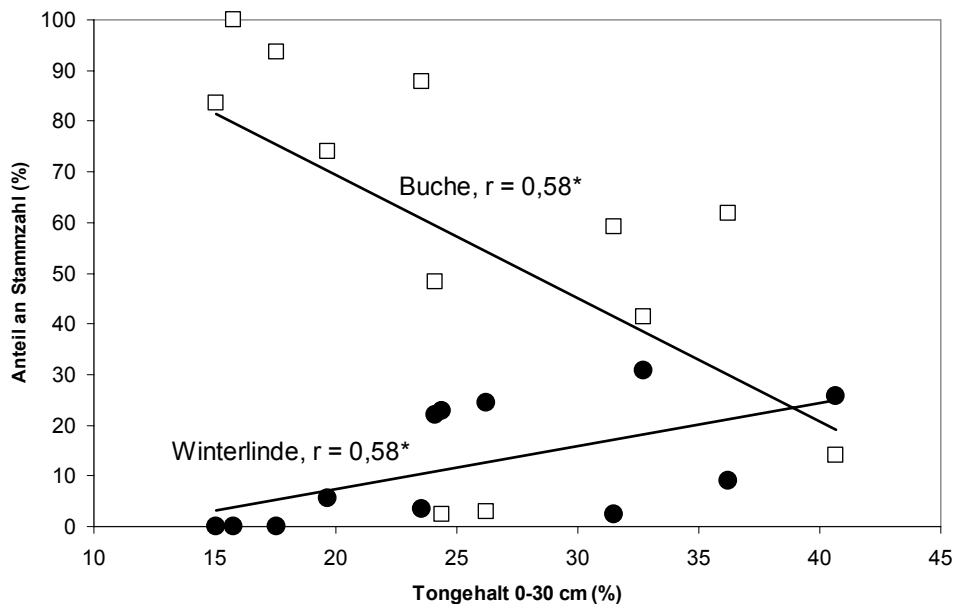


Abb. 2. Anteile von Buche und Winterlinde an der Stammzahl, aufgetragen gegen den Tongehalt des Oberbodens (Tonwerte: Talkner et al., eingereicht; Talkner, mdl. Mitteilung).  $N = 12$ ; Buche:  $F$ -Wert = 5,02;  $p$ -Wert = 0,049; Winterlinde:  $F$ -Wert = 5,11;  $p$ -Wert = 0,047.

Diese enge Bindung zwischen der Winterlinde, dem Tongehalt, der Staunässe und der Wechselfeuchte der Böden ist auch aus anderen lindenreichen *Stellario-Carpineten* bekannt (SCHLÜTER, 1968, BUTZKE, 1979, PIGOTT, 1991). Allerdings erreicht die Winterlinde auf den Untersuchungsflächen im Hainich jedoch nicht die von BÖCKMANN (1991) beschriebenen Maximalhöhen und -volumina. Bereits MEUSEL (1951/52) stellte diesbezüglich fest, dass die Winterlinde in mitteldeutschen *Stellario-Carpineten* aufgrund besonderer edaphischer und klimatischer Bedingungen selten die obere Baumschicht erreicht und nur geringe Holzqualitäten liefert.

Zudem kann der Tongehalt die Krautschichtproduktivität über die Nährstoffversorgung beeinflussen haben, da im Hainich die Menge des organisch gebundenen Phosphors eng mit dem Tongehalt korreliert ist (TALKNER et al., eingereicht). Eine erhöhte Verfügbarkeit von Phosphor, der bei den heute meist gut mit Stickstoff versorgten Standorten oft als limitierendes Nährelement wirkt, kann die Biomasseproduktion in der Bodenvegetation erhöhen (VERHOEVEN et al., 1996). Zwischen dem Phosphoranteil in der krautigen Biomasse und der Baumschichtdiversität konnten jedoch keine abgesicherten Zusammenhänge gefunden werden. Demgegenüber waren die Anteile der Nährelemente

Kalzium und Stickstoff an der krautigen Phytomasse negativ mit der Baumschichtdiversität korreliert. Verglichen mit bodensauren Buchenwäldern des Sollings (BOLTE et al. 2004: 13 bis 52 kg/ha) und Kalkbuchenwäldern des Göttinger Waldes (BOLTE et al. 2004: 248 bis 1253 kg/ha) nehmen die Krautschichtphytomassen im Hainich (Mittelwert 401 kg/ha, SE = 48,4), die sich durch insgesamt hohe Nährelementgehalte auszeichneten, eine Mittelstellung ein.

Die Produktivität der krautigen Waldbodenvegetation war zudem mit einer zunehmenden Vielfalt der Krautschicht positiv korreliert. Ein entsprechender Zusammenhang fand sich auch im Göttinger Wald (SCHMIDT und STREIT, 2008). Ob eine produktivitätsfördernde Wirkung der Diversität vorliegt, wie sie in Grünlandexperimenten beobachtet wurde (z. B. TILMAN et al., 1996; SCHERER-LORENZEN et al., 2003), kann nur vermutet werden. Zusätzliche Untersuchungen und Experimente auf unterschiedlichen Standorten und in verschiedenen Waldgesellschaften sind daher dringend geboten, um auch hier die zugrunde liegenden Mechanismen zu ergründen und beispielsweise Sampling- und Komplementaritätseffekte zu erkennen. Dies ist jedoch in Waldökosystemen schwieriger als in Grünland- oder Ruderalgesellschaften (SCHERER-LORENZEN et al., 2005b; VILÀ et al., 2005).

Bei der Baumverjüngung gab es keine abgesicherten Zusammenhänge zwischen der Verjüngungsproduktivität (hier verkörpert durch die Ersatzvariable Deckungsgrad) und der Baumschichtvielfalt, wenn der Gesamtdeckungsgrad der Verjüngung (einschließlich der Keimlinge) betrachtet wurde (Abb. 3). Allerdings fanden sich positive Korrelationen zwischen der Verjüngungsproduktivität (hier verkörpert durch die Ersatzvariable N/ha) und der Baumschichtvielfalt dann, wenn ausschließlich die mindestens einjährigen Sämlinge betrachtet wurden. Dies bestätigt die auf S. 61f. geäußerte Vermutung, dass die durch Baumarteneffekte bedingten, die Quantität der Verjüngung limitierenden Umweltbedingungen zum großen Teil erst dann wirken, nachdem die Keimlinge aufgelaufen sind. Abgesicherte Zusammenhänge zwischen Verjüngungsdiversität (ausgedrückt in  $H'$ ) und Verjüngungsquantität konnten weder bezüglich des Verjüngungsdeckungsgrades einschließlich der Keimlinge (Abb. 4) noch unter ausschließlicher Berücksichtigung der Sämlingsmenge (N/ha) gefunden werden (Abb. 5).

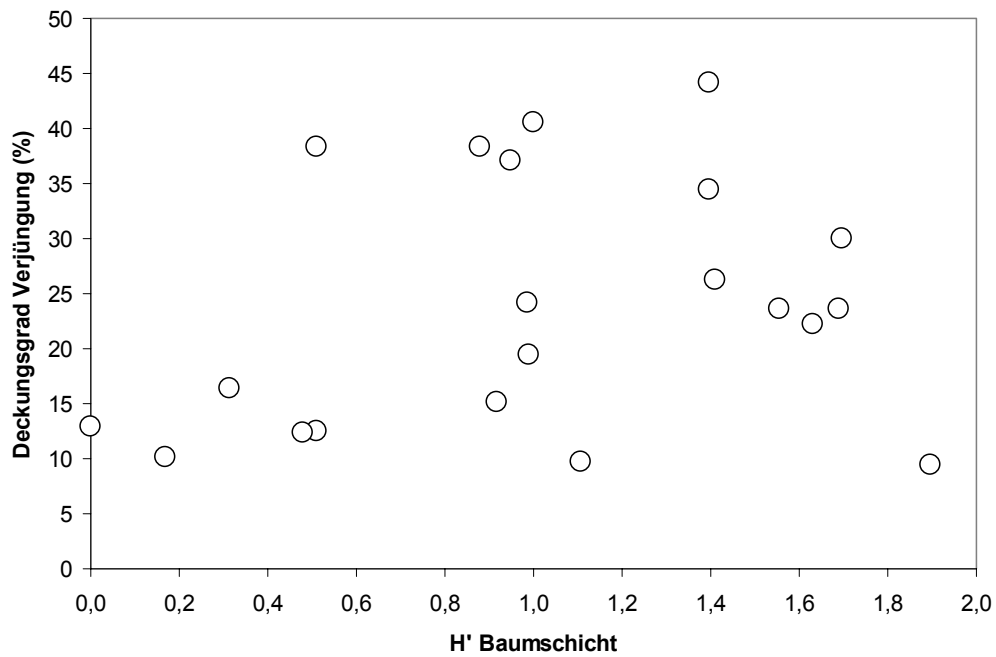


Abb. 3. Deckungsgrad der Verjüngung im Sommer 2005, aufgetragen gegen den Shannon-Index  $H'$  der Baumschicht.  $N = 21$ ;  $r = 0,26$ ;  $F$ -Wert = 1,38;  $p$ -Wert = 0,25.

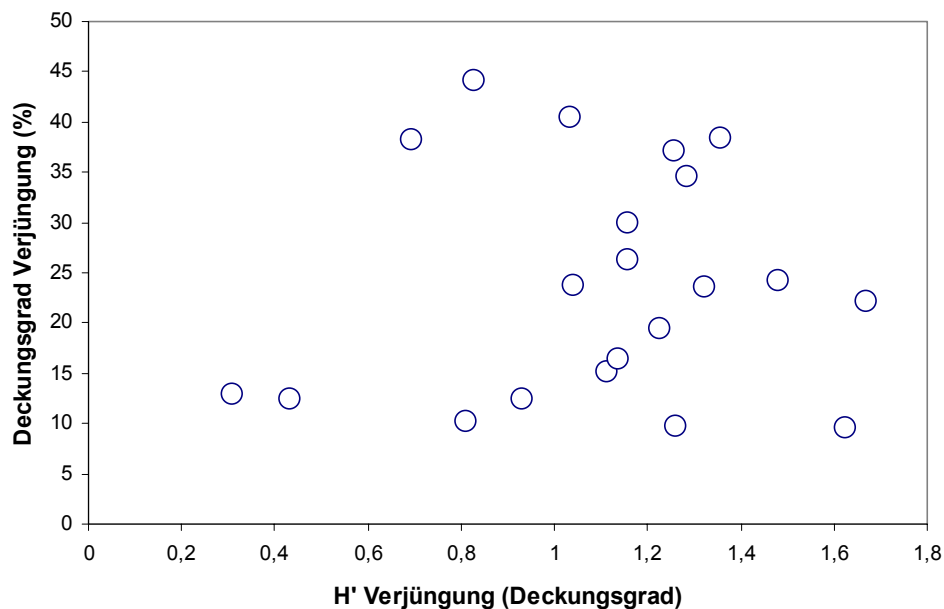


Abb. 4. Deckungsgrad der Verjüngung im Sommer 2005, aufgetragen gegen den Shannon-Index  $H'$  der Verjüngung (basierend auf dem Deckungsgrad).  $N = 21$ ;  $r = 0,08$ ;  $F$ -Wert = 0,13;  $p$ -Wert = 0,73.

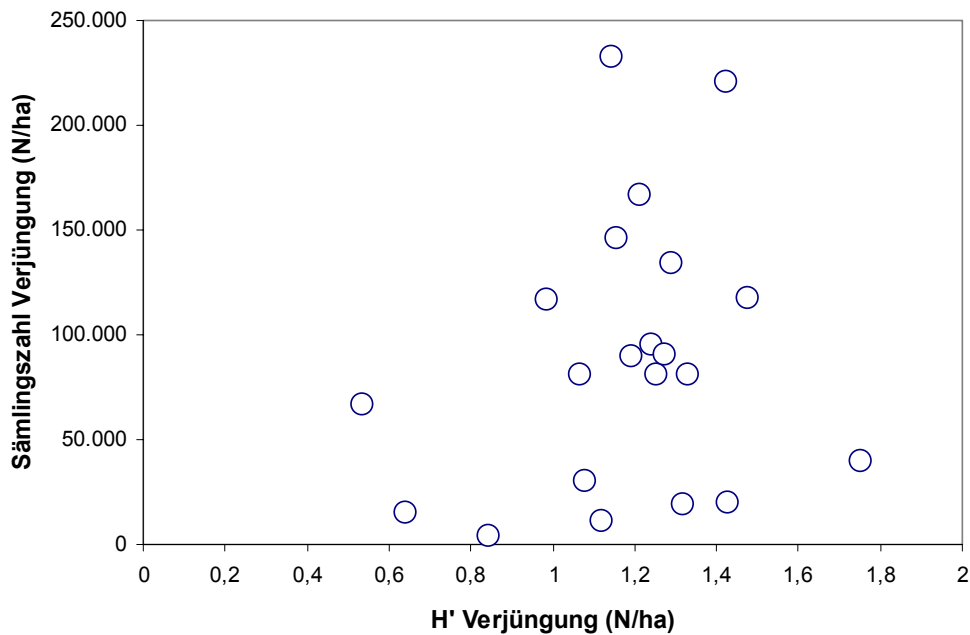


Abb. 5. Sämlingszahl der Verjüngung im Herbst 2005, aufgetragen gegen den Shannon-Index  $H'$  der Verjüngung (basierend auf der Sämlingszahl/ha).  $N = 21$ ;  $r = 0,21$ ;  $F$ -Wert =  $0,87$ ;  $p$ -Wert =  $0,36$ .

III. Die Buche wirkt sich als „Ökosystemingenieur“ auch in Mischwäldern besonders stark auf die zugrunde liegenden Ökosystemprozesse aus.

Ökosystemingenieure verändern die physischen Eigenschaften der Umwelt in hohem Maße und beeinflussen dadurch die Zusammensetzung der Lebensgemeinschaften und die Funktion von Ökosystemprozessen (JONES et al., 1994; SCHAEFER, 2003b; SCHMIDT, 2007). Unter den im Hainich vorkommenden Baumarten zeichnete sich die Buche zum einen durch ihre enge Beziehung zur Bodenvegetation aus, zum anderen wies keine andere der Baumarten auf den Untersuchungsflächen alle Eigenschaften auf, welche gebündelt die Konkurrenzstärke von *Fagus sylvatica* ausmachen, wie z. B. Schattentoleranz, Kronenplastizität und Fähigkeit zur effektiven Nährstoff- und Wasseraufnahme (ELLENBERG, 1996; LEUSCHNER, 1998; LEUSCHNER et al., 2004). Im Hainich konnte auch in solchen Beständen, in denen *Fagus sylvatica* nicht vorherrschend war, der starke Einfluss dieser Baumart auf physische Umweltfaktoren wie Streumächtigkeit und Oberbodenazidität festgestellt werden. Dies äußerte sich insbesondere dadurch, dass der Anteil keiner anderen Baumart derart eng mit den die Waldbodenvegetation beeinflussenden Umweltfaktoren korreliert war wie derjenige der

Buche. Allerdings wurde das an sich negative Merkmal „schwer zersetzbare, versauernde Streu“ im Hainich fast ausschließlich durch *Fagus sylvatica* repräsentiert, Eichen machten im Mittel nur 1,4 % (SE = 0,57) der Baumschichtdeckung aus. Demgegenüber wurde das Merkmal „leicht zersetzbare, meliorierende Streu“ von Esche, Winterlinde, Sommerlinde sowie Hainbuche verkörpert, wobei keine dieser Baumarten so dominant war und einen solch ausgeprägten Gradienten aufwies wie die Buche. Hier stellt sich nun die Frage, ob diese Studie zu den gleichen Ergebnissen gekommen wäre, wenn zusätzlich zur Buche nur eine Baumart mit leicht zersetzbarer, meliorierender Streu vorhanden gewesen wäre. Zum anderen wäre es interessant zu wissen, ob ein ansteigender Eichenanteil bzw. Buchen-Eichen-Mischungsanteil ähnliche Effekte hätte wie ein ansteigender Buchenanteil (HÄTTENSCHWILER, 2005). Dies würde dann auch klarere Unterscheidungen zwischen Dominanzeffekten der Buche und solchen Effekten ermöglichen, die auf der Baumartendiversität beruhen (BARBIER et al., 2008). Zur Beantwortung solcher Fragen wird es nötig sein, vergleichend-beobachtende Studien durch Untersuchungen in experimentellen Wäldern (*synthetic-community approach*) zu ergänzen, auch wenn diese nicht direkt mit alten Ökosystemen und ihren ausgeglichenen Stoffkreisläufen vergleichbar sind und zwischen Bestandesbegründung und ersten Ergebnissen viele Jahre vergehen können (SCHERER-LORENZEN et al., 2005b). Drei solcher experimenteller Wälder wurden ab dem Jahre 2003 in Thüringen unweit des Hainichs unter dem Projektnamen BIOTREE (BIODiversity and ecosystem processes in experimental TREE stands) angelegt und sollen zukünftig u. a. die Biodiversitätsforschung im Hainich ergänzen (SCHERER-LORENZEN et al., 2005b; SCHERER-LORENZEN et al., 2007).

## **7. Waldbauliche Schlussfolgerung**

Für den praktischen Waldbau bedeuten die Ergebnisse dieser Studie, dass eine Erhöhung der Baumartenzahl in Laubmischwäldern eine diverse und produktive Waldbodenvegetation fördern kann, wenn die Streu der neben der Buche eingesetzten Baumarten auf den Boden meliorierend wirkt bzw. der Buchenanteil zurückgenommen wird. Eine Bedrängung der Baumverjüngung durch die krautige Begleitvegetation konnte im Hainich nicht festgestellt werden. Es muss allerdings berücksichtigt werden, dass waldbauliche Eingriffe die Krautschichtdiversität und -produktivität stets auch durch die Öffnung des Kronendaches, eine kleinflächige Heterogenität des Lichtangebots sowie häufige Verwundungen des Waldbodens erhöhen (BRUNET et al., 1996; LAWESSON et al., 1998; EBRECHT, 2005; SCHMIDT, 2005; SEBASTIÀ et al., 2005). Solchen Störungen unterlagen die Untersuchungsflächen im Hainich seit Jahrzehnten nicht mehr.

Insbesondere der langfristige Erhalt von hochdiversen Laubwäldern erfordert aber regelmäßige Eingriffe, um vor allem Lichtbaumarten die Möglichkeit zur Verjüngung zu geben. Dies kann durch Femelhiebe, aber durch den Plenterwaldbetrieb geschehen, wie er im nördlichen Teil des Hainichs Anwendung findet (RÖHLE und FUCHS, 1999). Die Plenterwaldwirtschaft bedingt jedoch ständige, zielgerichtete waldbauliche Maßnahmen (RÖHRIG et al., 2006). Zudem erfordern hohe Wilddichten in reich strukturierten Plenterbeständen einen beachtlichen Jagdaufwand, sodass es vor allem aus ökonomischen Gründen angebracht sein kann, auf extrem lichtbedürftige bzw. verbissanfällige Baumarten wie Kirsche, Hainbuche und die Eichen zu verzichten. Demgegenüber haben selbst stark buchendominierte Bestände mit nur vereinzelt eingestreuten Eschen und Ahornen das Potential, mittels Naturverjüngung in Mischbestände überführt zu werden.

## **8. Zusammenfassung**

### **Hintergrund und Zielsetzung:**

Die Frage, wie sich der Klimawandel auf die Zukunft der mitteleuropäischen Wälder auswirken wird, steht gegenwärtig im Fokus der Waldforschung. Um auf die künftig veränderten Wuchsbedingungen vorbereitet zu sein, wird aus Gründen der Risikominimierung die Entwicklung von Mischbeständen sowie naturnahen Wäldern empfohlen. Dies beinhaltet vielerorts eine Erhöhung des Laubholz-, hauptsächlich des Rotbuchenanteils. Auf besser versorgten Standorten, insbesondere auf Kalk- und Lössböden mit ausreichender Wasserversorgung, soll in bestehenden Buchenwäldern der Anteil vor allem von Edellaubhölzern weiter erhöht werden. Die mit diesen Maßnahmen einhergehenden Veränderungen in der Baumschichtvielfalt haben Auswirkungen auf die Artenvielfalt anderer Organismengruppen im Wald und Ökosystemfunktionen wie Stoffproduktion, Kohlenstoffbindung, Nährstoff- und Wasserumsatz, Stabilität und Selbstregulation. Eine entscheidende Rolle spielt dabei die Krautschicht einschließlich Gehölzverjüngung, da eine produktive und artenreiche Waldbodenvegetation einen erheblichen Teil des oberirdischen Biomasse- und Nährstoffvorrats im Wald beinhalten kann und insbesondere bei Störungen des Ökosystems unerwünschten Nährstoffaustrag zu puffern vermag. Deshalb ist der Waldbau bemüht, neben einer produktiven Baumschicht auch eine produktive krautige Waldbodenvegetation zu erhalten und zu fördern, sofern diese durch Konkurrenz um Licht, Wasser oder Nährstoffe nicht die aufkommende Baumverjüngung bedrängt. Diese sollte aus Kostengründen, aber auch aufgrund einer besseren Anpassung des autochthonen Baumnachwuchses an lokale Begebenheiten, künftig soweit wie möglich aus Naturverjüngung bestehen. Hierbei liegt es nahe, sich an der Struktur und den Wuchsbedingungen der Naturverjüngung in bereits vorhandenen naturnahen Laubmischwäldern zu orientieren. Ziel dieser Studie war es zu untersuchen, welche Auswirkungen eine erhöhte Baumschichtdiversität auf die Vielfalt, Struktur und Produktivität der Waldbodenvegetation hat und welche Rolle dabei die Buche als „Ökosystemingenieur“ spielt.

### **Untersuchungsansatz:**

Effekte der Baumartendiversität auf die Waldbodenvegetation und die hauptsächlich zugrunde liegenden Prozesse können mittels vergleichend-beobachtender Untersuchungen erforscht werden. Der Nationalpark Hainich in Thüringen ist hauptsächlich ein Waldgebiet, in dem auf ähnlichen Standorten unterschiedlich diverse, seit Jahrzehnten



ungenutzte Laubwälder mit bis zu 14 Laubholzarten pro Hektar vorkommen. Dort werden seit April 2005 im Rahmen des DFG-Graduiertenkollegs (GK) 1086 „Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern“ vergleichend-beobachtende Untersuchungen durchgeführt. Zum GK 1086 gehört das dieser Dissertation zugrunde liegende Projekt A2 „Struktur der Krautschicht in Laubwäldern unterschiedlicher Baumartendiversität und deren Rolle im Kohlen- und Stickstoff-Kreislauf“. Der GK 1086 vereint 14 Arbeitsgruppen der Forstwissenschaftlichen, Biologischen und Agrarwissenschaftlichen Fakultäten der Universität Göttingen sowie des Max-Planck-Institutes für Biogeochemie in Jena. Die Untersuchungen für diese Studie wurden auf 21 Versuchsflächen mit vergleichbaren Standortsverhältnissen durchgeführt, die einen Gradienten von reinen Buchenbeständen hin zu Beständen mit bis zu elf Laubholzarten beschreiben.

#### **Ergebnisse zur krautigen Waldbodenvegetation und zur Produktivität:**

Waldgesellschaften im Bereich der Untersuchungsflächen waren das *Galio-Fagetum*, das *Hordelymo-Fagetum* sowie das *Stellario-Carpinetum*. Alle Untersuchungsflächen wiesen eine typische mitteleuropäische Waldflora mit nur wenigen Offenlandarten und Störungszeigern auf. Die krautige Waldbodenvegetation war dabei in baumartenreichen Beständen sehr viel diverser als in buchendominierten Beständen. Es ist davon auszugehen, dass die Krautschichtdiversität maßgeblich indirekt über Baumarteneffekte beeinflusst wurde, welche die Umweltfaktoren Bodenazidität und Streuauflage veränderten. Dabei hatte ein geringerer Buchenanteil in der Baumschicht offensichtlich größere Auswirkungen als die Anzahl der Begleitbaumarten. Es wurde kein Zusammenhang zwischen der Krautschichtdiversität und der Lichtdurchlässigkeit des Kronendaches gefunden. Zudem hatte eine kleinräumige Licht- und Bodenheterogenität keinen Einfluss auf die Vielfalt der Krautschicht. Das Vorkommen zahlreicher Krautschichtarten stand in engem Zusammenhang mit der Baumschichtdiversität sowie mit Umweltparametern. Bemerkenswerterweise waren alle Arten, die positiv mit dem pH-Wert des Oberbodens korreliert waren, wichtig für die pflanzensoziologische Einordnung der Untersuchungsflächen.

Buchendominierte Untersuchungsflächen wiesen beträchtliche Baumschichtvolumina auf, während Untersuchungsflächen mit einer hohen Baumschichtdiversität geringere aufstockende Volumina zeigten. Diese Divergenzen könnten das Resultat einer ungleichen waldbaulichen Behandlung der Bestände sowie von unterschiedlichen Tongehalten der Böden sein, welche die Baumartenzusammensetzung beeinflussten. Die

Biomasse der krautigen Waldbodenvegetation stieg mit einer zunehmenden Baumschichtdiversität an. Die Produktivität der Krautschicht könnte hierbei von einer ansteigenden Nährstoffversorgung (insbesondere Phosphor) und Basensättigung sowie erhöhten Bodentongehalten gefördert worden sein. Gleichzeitig deutet sich an, dass ein zunehmender Buchenanteil die Krautschichtproduktivität hemmt. Der quantitativen Produktivitätssteigerung stand jedoch ein leichter qualitativer Rückgang gegenüber, da die relativen Anteile der Nährelemente Kalzium und Stickstoff an der Phytomasse negativ mit der Baumschichtdiversität korreliert waren. Ferner fanden sich positive Zusammenhänge zwischen Krautschichtbiomasse und Krautschichtdiversität. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass eine steigende Krautschichtvielfalt die Krautschichtproduktivität auf den Untersuchungsflächen im Hainich fördert. Allerdings ist es besonders in langlebigen Waldökosystemen schwierig, die solchen Beziehungen zugrunde liegenden Mechanismen zu ergründen und beispielsweise Sampling-Effekte und Komplementaritätseffekte zu erkennen.

#### **Ergebnisse zur Verjüngung:**

Die Diversität von Baumschicht und Verjüngung war in den geschlossenen Beständen positiv korreliert. Beide Straten unterschieden sich jedoch erheblich in ihrer Zusammensetzung. Insbesondere war die Verjüngung in buchendominierten Beständen diverser als die Baumschicht, in hochdiversen Beständen verhielt es sich umgekehrt. Hauptbaumarten in der Verjüngung waren Bergahorn, Esche, Spitzahorn und Buche. Von den mit zunehmender Bestandesdiversität reichlicher in der Baumschicht vertretenen Eichen, Hainbuchen und Linden fand sich selten Verjüngung. Diversität und Quantität der Verjüngung wurden offensichtlich negativ von zunehmender Streuauflage und Bodenazidität beeinflusst, die aufgrund von Baumarteneffekten variierten. Insbesondere schwer zersetzbare, versauernde Buchenstreu wirkte limitierend auf die Verjüngung. Es konnten keine signifikanten Beziehungen zwischen Diversität sowie Quantität der Verjüngung und dem Lichtangebot unter dem geschlossenen Kronendach festgestellt werden. Zwischen der niedrigwüchsigen Verjüngung und dem Oberstand fehlte ein Zwischenstand mit höherer Verjüngung. Wahrscheinlich war es unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen zu dunkel für das weitere Einwachsen der Verjüngung, wobei der Wildverbiss hat diesen Effekt verstärkt hat. Die Verbissintensität war weder quantitativ noch qualitativ mit dem Gehölzangebot korreliert, jedoch positiv mit der vertikalen und horizontalen Diversität der Baumschicht. Insbesondere ehemalige Mittel- und Plenterwaldbestände mit hoher Baumartenvielfalt bieten einen guten Witterungsschutz im

Winter („thermal cover“) durch tief beastete, unterständige Bäume, die einen entscheidenden Reiz für die Habitatwahl vor allem des Rehwildes darstellen.

#### **Waldbauliche Schlussfolgerungen:**

Für den praktischen Waldbau bedeuten die Ergebnisse dieser Studie, dass eine Erhöhung der Baumartenzahl in Laubmischwäldern eine diverse und produktive Waldbodenvegetation fördern kann, wenn die Streu der neben der Buche eingesetzten Baumarten auf den Boden meliorierend wirkt bzw. der Buchenanteil zurückgenommen wird. Eine Bedrängung der Baumverjüngung durch die krautige Begleitvegetation konnte im Hainich nicht festgestellt werden. Es muss allerdings berücksichtigt werden, dass waldbauliche Eingriffe die Krautschichtdiversität und -produktivität stets auch durch die Öffnung des Kronendaches, eine kleinflächige Heterogenität des Lichtangebots sowie häufige Verwundungen des Waldbodens erhöhen. Solchen Störungen unterlagen die Untersuchungsflächen im Hainich seit Jahrzehnten nicht mehr. Insbesondere der langfristige Erhalt von hochdiversen Laubwäldern erfordert jedoch regelmäßige Eingriffe, um vor allem Lichtbaumarten die Möglichkeit zur Verjüngung zu geben. Dies kann durch Femelhiebe, aber durch den Plenterwaldbetrieb geschehen, wie er im nördlichen Teil des Hainichs Anwendung findet. Die Plenterwaldwirtschaft bedingt allerdings ständige, zielgerichtete waldbauliche Maßnahmen. Zudem erfordern hohe Wilddichten in reich strukturierten Plenterbeständen einen beachtlichen Jagdaufwand, sodass es vor allem aus ökonomischen Gründen angebracht sein kann, auf extrem lichtbedürftige bzw. verbissanfällige Baumarten wie Kirsche, Hainbuche und die Eichen zu verzichten. Demgegenüber haben selbst stark buchendominierte Bestände mit nur vereinzelt eingestreuten Eschen und Ahornen das Potential, mittels Naturverjüngung in Mischbestände überführt zu werden.

## 9. Summary

Title of the thesis: “On the structure and diversity of herb-layer vegetation in deciduous forests with contrasting tree-species diversity”

### **Background and target:**

The question, how climate change affects the future of Central European forests, is currently in the focus of forest research. In order to be prepared for future changes of growth conditions, the development of mixed stands and near-natural forests is recommended for reasons of risk mitigation. This frequently implies an increased proportion of broadleaved tree species, particularly beech (*Fagus sylvatica*). On adequate sites, especially on calcareous and loess-derived soils with sufficient water supply, the proportion of secondary broadleaved tree species should be increased in existing beech forests. The effects of these tree-layer diversity changes interfere firstly with species richness of other forest organism groups and secondly with ecosystem functions, such as biomass production, carbon sequestration, nutrient and water turnover, stability, and self-regulation. Herb-layer vegetation inclusive of tree regeneration plays an important role in these processes, since productive and species-rich herb-layer vegetation can contain a significant amount of aboveground biomass and nutrients. Unwanted nutrient discharge released by disturbances of the ecosystem can be stored in the herb-layer, and during periods of high potential leaching, temporary storage of elements by ground-layer herbs reduces nutrient loss to ground water. For these reasons, both productive tree and herb layers are favoured in silviculture, as long as herb-layer vegetation does not compete with tree regeneration for light, water, and nutrients. For reasons of economy, but also due to better adaptation of autochthonous offspring, tree regeneration should consist of natural regeneration as far as possible. In this connection, it is reasonable to refer to structure and growth conditions of natural regeneration in existing near-natural deciduous forests. This study aimed to investigate the effects of increased tree-layer diversity on diversity, structure and productivity of herb-layer vegetation taking the role of beech as “ecosystem engineer” into consideration.

### **Research approach:**

Effects of tree-layer diversity on herb-layer vegetation and the main underlying processes can be studied by observational research. Hainich National Park in Thuringia (Central Germany) is mainly a broadleaved forest, where on comparable sites unmanaged forest stands with varying tree species diversity and up to 14 deciduous tree species per hectare

occur. Since April 2005, observational research is conducted in this area within the framework of the DFG Research Training Group GK 1086 “The role of biodiversity for biogeochemical cycles and biotic interactions in temperate deciduous forests”. The Project A2 “Structure, carbon and nitrogen cycling of understorey vegetation in deciduous forests with contrasting tree species diversity“, which provides the basis for this thesis, belongs to the GK 1086. The GK 1086 brings partners from the faculties of Forestry, Biology and Agriculture of the Georg-August-University Göttingen and the Max-Planck-Institute for Biogeochemistry Jena together. Research for this thesis was conducted on 21 research sites with comparable site conditions, which are described as a gradient from pure beech stands to mixed stands with up to 11 deciduous tree species.

### **Results on herbaceous field-layer vegetation and productivity:**

In the range of the research sites, dominant forest communities were the *Galio-Fagetum*, the *Hordelymo-Fagetum*, and the *Stellario-Carpinetum*. All research sites were characterised by a typical Central European forest flora with only few disturbance indicators. It was found that herb-layer vegetation of deciduous forest stands rich in canopy species appeared to be more diverse than herb-layer vegetation of beech-dominated stands. It was surmised that herbaceous understorey diversity was indirectly influenced by canopy tree species through the medium of the altered environmental factors soil pH and litter layer thickness. Apparently, lower beech proportion had a more profound effect than the number of secondary tree species. There were no correlations between herb-layer diversity and light transmissibility of the canopy layer, indicating that the light factor was not crucial for herb-layer diversity. At least for the Hainich research sites, the results indicated that small-scale light and soil heterogeneity is insignificant for herb-layer diversity. Several herb-layer species were found whose occurrence was particularly correlated with tree-layer diversity and environmental factors. Remarkably, all species positively correlated with soil pH were important for the phytosociological classification of the research sites.

Beech-dominated research sites showed high tree-layer volumes, whereas research sites with high tree-layer diversity tended to feature lower tree-layer volumes. These findings could be the result of differing former silvicultural systems and varying soil clay contents affecting tree species composition. In contrast, herb-layer biomass was positively correlated with tree-layer diversity. Herb-layer productivity might be promoted in more diverse research sites by increased nutrient supply (particularly phosphorus) and base saturation as well as rising soil clay contents. It is also possible that greater beech

proportion interfered with herb-layer productivity. Contrary to herbaceous biomass, the proportion of the nutrients calcium and nitrogen in herbaceous biomass decreased with rising tree-layer diversity. However, herb-layer biomass was also positively correlated with herb-layer diversity. Hence, this study hints that positive diversity-functioning relationships might occur in the herb-layer of the deciduous forest under investigation. Especially in slow-growing forest ecosystems it is difficult to identify underlying mechanisms and to recognise sampling effects and complementary effects, for instance.

#### **Results on regeneration:**

It was found that tree-layer and regeneration diversity were positively correlated. But the composition of both strata differed considerably. In beech-dominated stands regeneration was more diverse than the tree layer, while in highly diverse stands the situation was contrary. Main tree species in the regeneration were sycamore (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*), Norway maple (*Acer platanoides*), and beech (*Fagus sylvatica*). Oaks (*Quercus spp.*), hornbeams (*Carpinus betulus*), and limes (*Tilia spp.*), which became more abundant in the canopy with increasing tree-layer diversity, were nearly absent in the regeneration. Quality and quantity of the regeneration were obviously negatively affected by increasing litter layer thickness and soil acidity, which varied due to canopy-species effects. Particularly beech foliage, which decomposes poorly and results in acid soil conditions, had a limiting effect on regeneration. There were no significant correlations between quality and quantity of the regeneration and the irradiance transmitted through the closed canopy. A secondary stand including higher regeneration was missing between canopy layer and small growing regeneration. Presumably it was too dark for further growing of regeneration under the canopy of all investigated stands; deer browsing had intensified this effect. Browsing intensity was neither quantitatively nor qualitatively correlated with regeneration supply, but it was strongly positively related to vertical and horizontal tree-layer diversity. Particularly former coppices with standards and selection stands with high tree-species richness offer protection from unpleasant weather in winter (thermal cover). This is made possible by suppressed trees with low-set branches, which are a key stimulus for the habitat choice particularly of roe deer (*Capreolus capreolus*).

#### **Silvicultural conclusions:**

For practical silviculture, the results of this study imply that an increase of tree species richness in deciduous forests can enhance diverse and productive herb-layer vegetation if the litter of secondary tree species (besides beech) ameliorates the soil or beech

proportion is reduced, respectively. In the Hainich, herbaceous field-layer vegetation did obviously not constrain tree regeneration. Nevertheless, it has to be considered that silvicultural activities increase herb-layer diversity and productivity also by canopy opening, small-scale heterogeneity of light availability, and frequent soil perturbation. Such disturbances did not occur in the Hainich for decades. However, long-term preservation of highly diverse deciduous forests requires frequent silvicultural activities in order to make regeneration of light-demanding tree species possible. This can be achieved by selection cutting (e.g. the *Plenterwald* system) as applied in the northern part of the Hainich beyond the National Park. Though, *Plenterwald* stands need permanent, precise silvicultural activities and high game densities in these highly structured forests require considerable hunting effort. Therefore it can be reasonable for economical reasons to refrain from cultivation of light-demanding or frequently browsed tree species such as *Prunus avium*, *Carpinus betulus* or *Quercus spp.* Finally, if mixed stand are the desired target, even beech-dominated stands with *Fraxinus excelsior* and *Acer spp.* as secondary tree species have potential to be transformed.

## 10. Literaturverzeichnis für Einleitung und übergreifende Diskussion

- AMMER, C., ALBRECHT, L., BORCHERT, H., BROSINGER, F., DITTMAR, C., ELLING, W., EWALD, J., FELBERMEIER, B., GILSA, H. VON, HUSS, J., KENK, G., KÖLLING, C., KOHNLE, U., MEYER, P., MOSANDL, R., MOOSMAYER, H.-U., PALMER, S., REIF, A., REHFUESS, K.-E. und STIMM, B. (2005): Zur Zukunft der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in Mitteleuropa – kritische Anmerkungen zu einem Beitrag von Rennenberg et al. Allg. Forst- Jagdztg. **176**, 60-67
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D. und ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. Ann. For. Sci. **59**, 233-253
- AUGUSTO, L., DUPOUEY, J.-L. und RANGER, J. (2003): Effects of tree species on understory vegetation and environmental conditions in temperate forests. Ann. For. Sci. **60**, 823-831
- BARBIER, S., GOSSELIN, F. und BALANDIER, P. (2008): Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved - A critical review for temperate and boreal forests. For. Ecol. Manage. **254**, 1-15
- BARTSCH, N., BAUHUS, J. und VOR, T. (2002): Effects of group selection and liming on nutrient cycling in an European beech stand on acidic site. In: DOHRENBUSCH, A. und BARTSCH, N. (Hrsg.): Forest Development – Succession, Environmental Stress and Forest Management. Springer, Berlin, 109-142
- BÖCKMANN, T. (1991): Ertragstafel für Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) in Niedersachsen und Nordhessen. Allg. Forst- Jagdztg. **162**, 28-34
- BOLTE, A., LAMBERTZ, B., STEINMEYER, A., KALLWEIT, R. und MEESENBURG, H. (2004): Zur Funktion der Bodenvegetation im Stoffhaushalt von Wäldern – Studien auf Dauerbeobachtungsflächen des EU Level II-Programms in Norddeutschland. Forstarchiv **75**, 207-220
- BOLTE, A. (2006): Biomasse- und Elementvorräte der Bodenvegetation auf Flächen des forstlichen Umweltmonitorings in Rheinland-Pfalz (BZE, EU Level II). Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe B) **72**, 1-80
- BOLTE, A. und IBISCH, P. (2007): Neun Thesen zu Klimawandel, Waldbau und Waldnaturschutz. AFZ/Wald **62**, 572-576
- BORCHSENIUS, F., NIELSEN, P. K. und LAWESSON, J. E. (2004): Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. Plant Ecol. **175**, 121-135
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U. und TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. For. Ecol. Manage. **88**, 259-272
- BRÜNN, S. (1999): Untersuchungen zum Mineralstoffhaushalt von *Calamagrostis epigejos* (L.) ROTH in stickstoffbelasteten Kiefernwäldern. Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe A) **160**, 1- 163



- BUDE, S. (2006): Auswirkungen des Douglasienanbaus auf die Bodenvegetation im nordwestdeutschen Tiefland. Cuvillier, Göttingen
- BUTZKE, H. (1979): Bodenkundliche und vegetationskundliche Untersuchungen in den lindenreichen Stieleichen-Hainbuchenwäldern (*Stellario-Carpinetum*) der südlichen Niederrheinischen Bucht. Phytocoenologia **6**, 403-423
- CASPER, B. B. und JACKSON, R. B. (1997): Plant competition underground. Ann. Rev. Ecol. Syst. **28**: 545-570
- COLL, L., BALANDIER, P., PICON-COCHARD, C., PRÉVOSTO, B. und CURT, T. (2003): Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. Ann. For. Sci. **60**, 593-600
- CZAJKOWSKI, T., KÜHLING, M. und BOLTE, A. (2005): Einfluss der Sommertrockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Allg. Forst- Jagdztg. **176**, 133-143
- CZAJKOWSKI, T., KOMPA, T. und BOLTE, A. (2006): Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. Forstarchiv **77**, 203-216
- DIERSCHKE, H. und BOHN, U. (2004): Eutraphente Rotbuchenwälder in Europa. Tuexenia **24**, 19-56
- EBRECHT, L. (2005): Vegetation, Standortsverhältnisse und Ausbreitungsbiologie von Pflanzen auf Rückegassen und Waldwegen im Göttinger Wald und im Solling. Cuvillier, Göttingen
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart
- FAUST, H. (1963): Waldbauliche Untersuchungen am Bergahorn. Dissertation Forstl. Fak. Univ. Göttingen
- FERRETTI, M., CALDERISI, M., AMORIELLO, T., BUSSOTTI, F., CANULLO, R., CAMPETELLA, G., COSTANTINI, A., FABBIO, G. und MOSELLO, R. (2006): Factors influencing vascular species diversity in the CONECOFOR permanent monitoring plots. Ann. Ist. Sper. Selv. **30**, 97-106
- FRITZ, P. (2006): Ökologischer Waldumbau in Deutschland – Fragen, Antworten, Perspektiven. Oekom, München
- GRAAE, B. J. und HESKJÆR, V. S. (1997): A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous forest in Denmark. For. Ecol. Manage. **96**, 111-123
- HAGEMEIER, M. (2001): Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. Diss. Bot. **361**, 1-154

- HAGEN-THORN, A., CALLESEN, I., ARMOLAITIS, K. und NIHLGARD, B. (2004): The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. *For. Ecol. Manage.* **195**: 373-384.
- HÄRDTLE, W., OHEIMB, G. von und WESTPHAL, C. (2003a): The effects of light and soil conditions on the species richness of the ground vegetation of deciduous forests in northern Germany (Schleswig-Holstein). *For. Ecol. Manage.* **182**, 327-338
- HÄRDTLE, W., OHEIMB, G. von, MEYER, H. und WESTPHAL, C. (2003b): Patterns of species composition and species richness in moist (ash-alder) forests of northern Germany (Schleswig-Holstein). *Feddes Repert.* **114**, 574-586
- HÄTTENSCHWILER, S. (2005): Effects of tree species diversity on litter quality and decomposition. In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.-D. (Hrsg.): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin und Heidelberg, 41-63
- HOFMANN, G. (1963): Der Hainbuchen-Buchenwald in den Muschelkalkgebieten Thüringens. *Arch. Forstw.* **12**: 706-716
- HÖLSCHER, D., KOCH, O., KORN, S. und LEUSCHNER, C. (2005): Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees* **19**: 628-637
- HOMMEL, P. W. F. M., DE WAAL, R. W., MUYS, B., DEN OUDEN, J. und SPEK, T. (2007): *Terug naar het lindewoud: strooiselkwaliteit als basis voor ecologisch bosbeheer*. KNVV Uitgeverij, Zeist
- HÖVEMEYER, K. (1992): Die Dipteregemeinschaft eines Kalkbuchenwaldes: eine siebenjährige Untersuchung. *Zool. Jb. Syst.* **119**, 225-260
- HUSTON, M. A. (1994): *Biological diversity: The Coexistence of Species on Changing Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge
- JONES, C. G., LAWTON, J. H. und SHACHAK, M. (1994): Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* **69**, 373-386
- KERR, G. und CAHALAN, C. (2004): A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *For. Ecol. Manage.* **188**, 225-234
- KNOKE, T., STIMM, B., AMMER, C. und MOOG, M. (2005): Mixed forests reconsidered: a forest economics contribution on an ecological concept. *For. Ecol. Manag.* **213**, 102-116
- KÖLLING, C., ZIMMERMANN, L. und WALENTOWSKI, H. (2007): Klimawandel: Was geschieht mit Buche und Fichte? Entscheidungshilfen für den klimagerechten Waldumbau in Bayern. *AFZ/Wald* **62**, 584-588
- KRAPF, C. (2006): *Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation – Ein Vergleich für drei Naturwaldreservate auf Kalkstandorten*. Bachelorarbeit an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Göttingen

- KRÄMER, I. und HÖLSCHER, D. (2007): The effects of tree species diversity on rainfall partitioning and soil water dynamics (Hainich National Park / Germany). *Verh. Ges. Ökol.* **37**, 72
- KRAUB, G. A. (1926): Über die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenem Standort. *Forstwiss. Cent.bl.* **48**, 401-429, 452-473
- LAMBERTZ, B. und SCHMIDT, W. (1999): Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein - Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. *Verh. Ges. Ökol.* **29**, 81-88
- LAWESSON, J. E., DE BLUST, G., GRASHOF, C., FIRBANK, L., HONNAY, O., HERMY, M., HOBITZ, P. und JENSEN, L. M. (1998): Species diversity and area-relationships in Danish beech forests. *For. Ecol. Manage.* **106**: 235-245
- LÉGARÉ, S., BERGERON, Y. und PARÉ, D. (2002): Influence of forest composition on understory cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fenn.* **36**, 353-366
- LEUSCHNER, C. (1998): Mechanismen der Konkurrenzüberlegenheit der Rotbuche. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **10**, 5-18
- LEUSCHNER, C., HERTEL, D., SCHMID, I., KOCH, O., MUHS, A., HÖLSCHER, D. (2004): Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. *Plant Soil* **258**, 43-56
- LINDH, B. C., GRAY, A. N. und SPIES T. A. (2003): Responses of herbs and shrubs to reduced root competition under canopies and in gaps: a trenching experiment in old-growth Douglas-fir forests, *Can. J. For. Res.* **33**, 2052-2057
- MEINEN, C., Hertel, D. und Leuschner, C.: Fine root biomass and morphology in mature broadleaved forest stands along a gradient of tree species diversity in Central Europe. Eingereicht
- MEUSEL, H. (1935): Die Waldtypen des Grabfeldes und ihre Stellung innerhalb der Wälder zwischen Main und Werra. *Beih. Bot. Cent.bl.* **53**, 175-251
- MEUSEL, H. (1951/52): Die Eichen-Mischwälder des Mitteldeutschen Trockengebietes. *Wiss. Z. d. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg* **1**, 49-72
- MORRIS, L. A., MOSS, S. A. und GARBETT, W. S. (1993): Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. *For. Sci.* **39**, 166-187
- MROTZEK, R. (1998): Wuchsdynamik und Mineralstoffhaushalt der Krautschicht in einem Buchenwald auf Basalt. *Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe A)* **152**, 1-197
- NIEDERSÄCHSISCHES FORSTPLANUNGSAMT (2004): Langfristige ökologische Waldentwicklung - Richtlinie zur Baumartenwahl. Roco-Druck, Wolfenbüttel

- NORDÉN, U. (1994): Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. *Scand. J. For. Res.* **9**, 1-8
- OOSTRA, S., MAJDI, H. und OLSSON, M. (2006): Impact of tree species on soil carbon stocks and soil acidity in southern Sweden. *Scand. J. For. Res.* **21**, 364-371
- PETERSON, D. L. und ROLFE, G. L. (1982): Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities. *Am. Midl. Nat.* **107**, 325-339
- PETRITAN, A. M., LÜPKE B. von und PETRITAN, I. C. (2007): Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry* **80**, 397-412
- PFEIL, F. W. L. (1856): Das Wissen thuts nicht allein. Kritische Blätter für Forst- und Jagdwissenschaft in Verbindung mit mehreren Forstmännern und Gelehrten **37** (zweiter Band), 197-216
- PIGOTT, C. D. (1991): *Tilia cordata* Miller. *J. Ecol.* **79**, 1147-1207
- PRETZSCH, H. (2005): The mixed stands issue – a central European perspective. In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.-D. (Hrsg.): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin und Heidelberg, 41-63
- RÖHLE, H. und FUCHS, A. (1999): Plenterwaldbewirtschaftung und Forsteinrichtung im Hainich. Betriebsinventur auf der bundeseigenen Liegenschaft Weberstedt. *AFZ/Wald* **54**, 584-586
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N. und LÜPKE, B. von (2006): *Waldbau auf ökologischer Grundlage*. Ulmer, Stuttgart
- SCHAEFER, M. (2003a): Diversität der Fauna in Wäldern – Gibt es Gesetzmäßigkeiten? *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **15**, 169-179
- SCHAEFER, M. (2003b): Biozönosen und Ökosysteme: Welche Bedeutung hat die Diversität der Fauna? *Kleine Senckenb.r.* **45**: 147-161
- SCHERER-LORENZEN, M., PALMBORG, C., PRINZ, A. und SCHULZE, E.-D. (2003): The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology* **84**, 1539-1552
- SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.-D. (Hrsg.) (2005a): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin und Heidelberg
- SCHERER-LORENZEN, M., POTVIN, C., KORICHEVA, J., SCHMID, B., HECTOR, A., BORNIK, Z., REYNOLDS, G. und SCHULZE, E.-D. (2005b): The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research. In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.-D. (Hrsg.): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin und Heidelberg, 65-81

- SCHERER-LORENZEN, M., SCHULZE, E.-D., DON, A., SCHUMACHER, J. und WELLER, E. (2007): Exploring the functional significance of forest diversity: a new long-term experiment with temperate tree species (BIOTREE). *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* **9**: 53-70
- SCHLÜTER, H. (1967): Buntlaubhölzer in collinen Waldgesellschaften Mittelthüringens. *Die Kulturpflanze (Berlin)* **15**, 115-138
- SCHLÜTER, H. (1968): Zur systematischen und räumlichen Gliederung des *Carpinion* in Mittelthüringen. *Feddes Repert.* **77**, 117-141
- SCHMIDT, W. (1996): Zur Entwicklung der Verjüngung in zwei Femellücken eines Kalkbuchenwaldes. *Forst Holz* **51**, 201-205
- SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. *Forstwiss. Centralbl.* **116**, 207-217
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt am Beispiel von Wäldern. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **11**, 133-155
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. *For. Snow Landsc. Res.* **79**, 111-125
- SCHMIDT, W. (2007): Ökologische Folgen des Waldumbaus von Fichtenreinbeständen: Die Buche als „Ökosystemingenieur“? In: Nationalparkverwaltung Harz (Hrsg.): *Walddynamik und Waldumbau in den Entwicklungszonen des Nationalparks*, 41-54
- SCHMIDT, W. und STREIT, M. (2008): Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? – Untersuchungen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen). *Waldökol., Landsch.forsch. Nat.schutz* **7**: 5-19
- SCHMITT, R. (1936): Die waldbauliche und bodenkundliche Bedeutung der Bodenflora des Buchenwaldes im Hoch-Spessart. Untersuchungen über die Zusammensetzung der Bodenflora, ihre Beziehungen zur natürlichen Verjüngung und ihre relative Abhängigkeit von einzelnen Bodeneigenschaften in Buchenverjüngungen. Trilitsch, Würzburg
- SEBASTIÀ, M. T., CASALS, P., VOJNKOVIĆ, S., BOGUNIĆ, F. und BEUS, V. (2005): Plant diversity and soil properties in pristine and managed stands from Bosnian mixed forests. *Forestry* **78**: 297-303
- SPIEKER, H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe – temperate zone. *J. Environ. Managem.* **67**, 55-65
- SPIEKER, H. (2006): Broadleaves for the future - a view from Central Europe. *Kungl. Skogs- och Lantbruksakademiens Tidskrift* **145**, 43-50

- TALKNER, U., JANSEN, M. und BEESE, F. O.: Soil phosphorus status and turnover in central-European beech forest ecosystems with differing tree species diversity. Eingereicht
- TILMAN, D., WEDIN, D. und KNOPS, J. (1996): Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* **379**, 718-720
- TOPOLIANTZ, S. und PONGE, J.-F. (2000): Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.* **11**, 369-374
- UNDERWOOD, A. J. und PAINE, R. T. (2007): Two views on ecological experimentation. *Bull. Brit. Ecol. Soc* **38**, 24-27
- VERHOEVEN, J. T. A., KOERSELMAN, W. und MEULEMAN, A. F. M. (1996): Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends Ecol. Evol.* **11**, 494-497
- VILÀ, M., INCHAUSTI, P., VAYREDA, J., BARRANTES, O., GRACIA, C., IBANEZ, J.J. und MATA, T. (2005): Confounding factors in the observational productivity-diversity relationship in forests. In: SCHERER-LORENZEN, M., KÖRNER, C. und SCHULZE, E.-D. (Hrsg.): *Forest Diversity and Function, Temperate and Boreal Systems*. Springer, Berlin und Heidelberg, 65-81
- VAN OIJEN, D., FEIJEN, M., HOMMEL, P. W. F. M., DEN OUDEN, J. und VAN DER WAAL, B. H. C. (2005): Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Appl. Veg. Sci.* **8**, 155-166
- WAGNER, S. (2004): Klimawandel - einige Überlegungen zu waldbaulichen Strategien. *Forst Holz* **59**, 394-398
- WECKESSER, M. (2003): Die Bodenvegetation von Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt. Cuvillier, Göttingen
- YARIE, J. (1981): The role of understory vegetation in the nutrient cycle of forested ecosystems in the Mountain Hemlock Biogeoclimatic Zone. *Ecology* **61**, 1498-1514

## 11. Lebenslauf

### Persönliche Daten:

*Name:* Andreas Mölder  
*Geburtstag:* 17. April 1979  
*Geburtsort:* Dissen am Teutoburger Wald  
*Staatsangehörigkeit:* deutsch  
*E-Mail-Adresse:* a.moelder(at)web.de



### Schulbildung und Studium:

1985 – 1998 Schulbildung  
06/1998 Abitur am Gymnasium Bad Iburg, Bad Iburg  
10/1999 – 09/2002 Bachelorstudium „Forstwissenschaften und Waldökologie“ an der Georg-August-Universität Göttingen. Abschluss: Bachelor of Science  
10/2002 – 01/2005 Masterstudium „Forstwissenschaften und Waldökologie“ an der Georg-August-Universität Göttingen. Abschluss: Master of Science  
04/2005 – 06/2008 Promotionsstudium „Forstwissenschaften und Waldökologie“ an der Georg-August-Universität Göttingen.

### Zivildienst:

08/1998 – 08/1999 Zivildienst in der Klinik im Kurpark, D-49124 Bad Rothenfelde

### Berufspraktische Tätigkeiten während des Studiums:

06/2000 Studentische Hilfskraft am Institut für Waldbau (Abt. I) an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Göttingen.  
11.09.00 – 31.12.00 Praktikum beim Niedersächsischen Forstamt Palsterkamp, D-49214 Bad Rothenfelde.  
08.01.01 – 09.02.01 Praktikum bei dem Forstamt Osnabrück der Landwirtschaftskammer Weser/Ems, D-49082 Osnabrück.  
12.03.01 – 06.04.01 Praktikum bei der Inselstation des Instituts für Vogelforschung, D-27494 Helgoland.

- 05/2001 – 06/2001 Studentische Hilfskraft am Institut für Forstzoologie und Waldschutz an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Göttingen.
- 19.08.02 – 04.10.02 Praktikum beim Naturparkverein Obere Donau e. V., D-88631 Beuron.
- 04/2003 – 06/2003 Studentische Hilfskraft am Institut für Waldbau (Abt. I) an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Göttingen.
- 11.08.03 – 26.09.03 Praktikum bei Forestry Tasmania, Division of Forest Research & Development, Hobart, Tasmanien, Australien.
- 03/2004 – 04/2004 Studentische Hilfskraft am Institut für Waldbau (Abt. I) an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Göttingen.
- 08/2004 – 12/2004 Studentische Hilfskraft am Institut für Forstpolitik und Naturschutz an der Fakultät für Forstwissenschaften und Waldökologie, Göttingen.
- 17.01.05 – 25.2.05 Praktikum bei der Salzburger EisenbahnTransportLogistik GmbH (SETG), A-5020 Salzburg.

**Berufserfahrung :**

- 04/2005-05/2008 Wissenschaftlicher Mitarbeiter (DFG-Stipendium) in der Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen.
- 06/2008-09/2008 Wissenschaftlicher Mitarbeiter (Angestellter) in der Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Georg-August-Universität Göttingen.
- seit 10/2008 Wissenschaftlicher Mitarbeiter im Institut für Wasser und Gewässerentwicklung, Bereich WWF-Auen-Institut, Universität Karlsruhe (TH).