

Agnes Friedel

**Artenvielfalt und Standort von Moosen und Flechten in unbewirtschafteten  
und bewirtschafteten Buchenwäldern des nordostdeutschen Tieflandes**

Dissertationsschrift Universität Lüneburg 2005

**Artenvielfalt und Standort von Moosen und Flechten in unbewirtschafteten  
und bewirtschafteten Buchenwäldern des nordostdeutschen Tieflandes**

Zusammenfassung der Forschungsergebnisse von  
Agnes Friedel

Kumulative Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades  
Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)  
im Fachbereich Umweltwissenschaften der Universität Lüneburg

Gutachter: Prof. Dr. Werner Härdtle  
Prof. Dr. Thorsten Assmann

Lüneburg 2005

## Inhalt

1	Einführung	1
2	Kurzfassungen der Fragestellungen und Methoden	3
3	Zusammenfassende Diskussion der Ergebnisse	6
	3.1 Welche Umweltvariablen beeinflussen die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Moose und Flechten im Naturwald und im Wirtschaftswald?	6
	3.1.1 Epiphyten	8
	3.1.2 Epixyle	10
	3.1.3 Epigäen	11
	3.2 Gibt es Indikatorarten für Natur- und Wirtschaftswälder und welche Standortansprüche haben diese?	12
4	Literatur	13
I	Friedel, A., Müller, F., 2004. Bryophytes and lichens as indicators for changes of air pollution in the Serrahn Natural Forest Reserve (Mueritz National Park). <i>Herzogia</i> 17: 279-286).	16
II	Friedel, A., Oheimb, G. v., Härdtle, W. Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens – a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE-Germany. (eingereicht bei Feddes Repertorium)	26
III	Oheimb, G. v., Friedel, A., Bertsch, A., Härdtle, W. The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest. (eingereicht bei Plant Ecology)	41
IV	Oheimb, G. v., Friedel, A., Tempel, H., Westphal, C., Härdtle, W., 2004. Untersuchungen zur Struktur und zur Moos- und Flechtenflora in unbewirtschafteten und bewirtschafteten Buchenwäldern des Nordostdeutschen Tieflandes. <i>Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie</i> 38: 81-86.	65
V	Oheimb, G. v., Friedel, A., Westphal, C., Härdtle, W., 2004. Untersuchungen zur Struktur und Dynamik der Serrahner Buchenwälder. <i>Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern</i> 38: 52-64.	77

## **Danksagung**

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen haben. Prof. Dr. Werner Härdtle und Prof. Dr. Carsten Hobohm weckten mit ihrer ansteckenden Begeisterung mein Interesse für die Botanik. Ohne die vielen lernintensiven Exkursionen im Studium und das geduldige „über die Schulter schauen“ beim anfangs schwierigen Bestimmen von Moosen und Flechten wäre diese Arbeit nie geschrieben worden. Für die wissenschaftliche Betreuung und Förderung möchte ich ihnen ganz herzlich danken. Weiterhin danke ich Herrn Prof. Dr. Werner Härdtle für die Betreuung dieser Arbeit und für die kritische Durchsicht der Manuskripte. Herrn Prof. Dr. Thorsten Assmann danke ich für die Übernahme des Koreferates.

Mit meinen Kollegen der Waldarbeitsgruppe Dr. Goddert von Oheimb, Holger Tempel und Dr. Christina Westphal verbindet mich eine gemeinsam Zeit in Mecklenburger Wäldern und im Büro. Herr Dr. Goddert von Oheimb hatte stets ein offenes Ohr für Fragen, von ihm erhielt ich viele Anregungen, konstruktive Kritik und motivierende Worte in schwierigen Phasen der Promotion. Dafür herzlichen Dank. Weiterhin danke ich allen Diplomanden und studentischen Hilfskräften, die mit ihrem Engagement und ihrer Arbeit unser Waldforschungsprojekt sowie die Abende in unserer Forschungsstation in Bergfeld bereichert haben.

Ein großes Dankeschön gebührt auch meinen Kodoktoranten Dorothee Puttfarken, Dr. Bernd Redecker, Menam Mohamed, Ivana Weber, Stefan Lehmann, Dr. Thomas Niemeyer, Marion Sieber, Silke Fottner, Dr. Jürgen Dengler und Dr. Jens Günther für ein gemeinschaftliches und liebes Miteinander und gegenseitige Unterstützung. Das Manuskript dieser Arbeit korrigierten mit scharfem Auge Dr. Jürgen Dengler, Dr. Goddert von Oheimb und Dr. Bernd Redecker. Dafür vielen Dank.

Bei allen Mitarbeitern der Arbeitsgruppe Ökologie möchte ich mich für die harmonische Arbeitsatmosphäre und die oft sehr lustigen Kaffeepausen bedanken. Frau Sabine Dembeck und Herr Prof. Dr. Wolfgang Ruck danke ich für ihr Interesse und ermutigende Worte in der langwierigen Endphase dieser Arbeit.

Frau Birgit Litterski, Herrn Dr. Jürgen Dengler und Herrn Prof. Leif Tibell verdanke die Nachbestimmung einiger Flechten- bzw. Moosproben.

Für die Möglichkeit der Forschung in den Mecklenburger Wäldern und die Bereitstellung von Informationen und Materialien sei den Mitarbeitern des Müritz-Nationalparkes und der Forstbehörden in Mecklenburg-Vorpommern herzlich gedankt.

Meine Familie und meine Freunde gaben mir Halt und Unterstützung in jeder Hinsicht. Insbesondere Robert und meine Kinder Johannes und Camilla holten mich immer wieder auf den Boden der Tatsachen zurück oder an den gedeckten Tisch, wenn ich den Wald vor lauter Bäumen nicht sah. Ich danke Euch!

Finanziell gefördert wurde diese Arbeit im Rahmen des Forschungsprogrammes „Zukunftsorientierte Waldwirtschaft“ vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF).

## 1 Einführung

*Die Wälder schweigen*

Erich Kästner

*Die Seele wird vom Pflastertreten krumm.*

*Mit Bäumen kann man wie mit Brüdern reden  
und tauscht bei ihnen seine Seele um.*

*Die Wälder schweigen. Doch sie sind nicht stumm.*

*Und wer auch kommen mag, sie trösten jeden.*

In den vorangestellten Zeilen findet der ideelle Wert von Wäldern für den Menschen seinen Ausdruck. Zudem schützen Wälder existenzielle Lebensgrundlagen des Menschen wie Klima, Wasser, Boden und Luft und produzieren den nachwachsenden Rohstoff Holz. Nicht zuletzt sind Wälder Heimat für viele Tier-, Pflanzen- und Pilzarten und damit ein wichtiger Lebensraum zum Erhalt der Biodiversität. Auf politischer Ebene wurde der Bedeutung von Wäldern im Übereinkommen über die biologische Vielfalt auf der Konferenz der Vereinten Nationen für Umwelt und Entwicklung (UNCED) 1992 in Rio de Janeiro und auf den Ministerkonferenzen zum Schutz der Wälder in Europa in Helsinki 1993 Rechnung getragen. Mit der Ratifizierung der Konvention über die biologische Vielfalt verpflichteten sich die Vertragsstaaten, unter ihnen Deutschland, zur Erforschung, Erhaltung und nachhaltigen Nutzung der biologischen Vielfalt (Art. 1) sowie zu ihrer Berücksichtigung in allen sektorübergreifenden Programmen und Plänen (Art. 6) (Bundesamt für Naturschutz 2001). Mit dem Ziel, für Politik, Verwaltung und Forstpraxis wissenschaftliche Grundlagen einer nachhaltigen Waldwirtschaft zu schaffen, wurden in den letzten Jahren bundesweit Forschungsvorhaben gefördert. Die vorliegende Dissertation beruht auf Untersuchungen eines von 2000 bis 2003 vom BMBF finanzierten Forschungsprojektes zur Geschichte, Struktur und Phytodiversität von nordostdeutschen Buchenwäldern (vgl. Oheimb *et al.* 2003). Von Buchen dominierte Wälder bilden in der Untersuchungsregion auf dem überwiegenden Teil der Fläche die potenzielle natürliche Vegetation und weisen in Mitteleuropa eine große Flächenausdehnung auf.

Während die Situation von Moosen und Flechten in borealen Nadelwäldern als gut dokumentiert gelten kann (Synopsis in Aude & Poulsen 2000), widmen sich bislang nur wenige Studien der vergleichenden Analyse der Moos- und Flechtenflora in bewirtschafteten und unbewirtschafteten Buchenwäldern (Müller 1993, Aude & Poulsen 2000, Schumacher 2000, Ódor & Standovár 2001). Dabei sind insbesondere die Artengemeinschaften auf Totholz bisher unzureichend untersucht (Litterski 1999). Dies steht im Widerspruch zur Bedeutung dieser Organismen für das Ökosystem. Insbesondere in bodensauren Buchenwäldern mit einer relativ niedrigen Artenzahl an Gefäßpflanzen bilden Moose und Flechten einen charakteristischen Teil der Phytodiversität. Moose und Flechten besiedeln alle Substrate, erhöhen die Strukturdiversität, beeinflussen den Nährstoff- und Wasser-

kreislauf und sind Nahrung und Lebensraum für viele Tiere (Rhoades 1995). Aufgrund ihrer Sensibilität gegenüber Veränderungen des Mikroklimas und gegenüber atmosphärischen Schadstoffeinträgen (Bates 2000, Mulgrew & Williams 2000) sind sie besonders gute Indikatoren für die Veränderung von Landschaftsstrukturen und Umweltqualitäten (Litterski 1999).

Ziel dieser Arbeit ist, die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung von Moosen und Flechten sowie ihre Standortansprüche in unbewirtschafteten und bewirtschafteten Buchenwäldern Nordostdeutschlands zu untersuchen.

Es wurden folgende Teilfragen bearbeitet:

- Welche Standortparameter beeinflussen die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Moose und Flechten im Naturwald und Wirtschaftswald?
- Gibt es Indikatorarten für Natur- und Wirtschaftswälder und welche Standortansprüche haben diese?

Für die Untersuchungen wurden Buchenwälder im nordostdeutschen Tiefland ausgewählt, die hinsichtlich ihrer Bodenverhältnisse und der Alterstruktur des Hauptbestandes hinreichend vergleichbar sind, in den vergangenen Jahrzehnten jedoch unterschiedlich genutzt wurden. Die Untersuchungen einer sich unter ungestörten Verhältnissen entwickelnden Moos- und Flechtenflora wurde auf einer 220 ha großen Fläche im Teilgebiet Serrahn des Müritz-Nationalparkes durchgeführt (im Folgenden „Naturwald Serrahn“). Dieses Waldgebiet ist aufgrund seiner besonderen Nutzungsgeschichte ein einmaliges Studienobjekt für die Erforschung einer ungestörten Vegetationsdynamik. Vergleichende Untersuchungen wurden in benachbarten, schlagweise bewirtschafteten Buchenbeständen im Revier Wilhelminenhof des Forstamtes Wilhelminenhof durchgeführt. Die Nomenklatur der Moose folgt Koperski *et al.* (2000), die der Flechten richtet sich nach Scholz (2000).

Die vorliegende Dissertation umfasst vier Publikationen zum oben angesprochenen Themenkomplex. Vorangestellt sind Kurzfassungen der Fragestellungen und Methoden der einzelnen Beiträge und eine Diskussion der Kernergebnisse.

## **2 Kurzfassungen der Fragestellungen und Methoden**

### **Beitrag I Moose und Flechten als Bioindikatoren von Luftgüteveränderungen im Naturwaldreservat Serrahn (Müritz-Nationalpark)**

In Beitrag I werden vergleichende Analysen der epiphytischen Moos- und Flechtenflora einer Dauerbeobachtungsfläche im Naturwald Serrahn durchgeführt und in Zusammenhang mit veränderten atmosphären Schwefel- und Stickstoffdepositionen interpretiert. Im einzelnen wird folgenden Fragen nachgegangen:

- Gibt es Arten bzw. Artengruppen mit einer deutlichen Veränderung ihrer Stetigkeit und/oder Artmächtigkeit und welche Standortansprüche haben diese?
- Führen stark reduzierte Schwefelmissionen zu einem Rückgang acidophytischer und zu einer Zunahme subneutrophytischer Arten?
- Wie spiegeln sich die konstant hohen Stickstoffeinträge in der epiphytischen Moos- und Flechtenflora nieder?

Hierfür wurden 1990 und 2003 vergleichende Analysen zur Epiphytenflora einer Dauerbeobachtungsfläche im Naturwald Serrahn durchgeführt. In beiden Untersuchungsjahren wurde die Stetigkeit und die Artmächtigkeit epiphytischer Moose und Flechten an 47 Bäumen in jeweils sechs Vegetationsaufnahmen im Stammbereich von 0 bis 2 m Höhe ermittelt und auf signifikante Veränderungen geprüft. Die Ergebnisse wurden in Zusammenhang mit Luftgüte-Messreihen (Schwefel-, Stickstoffeinträge, Staubbelastung von 1992 bis 2002) nahegelegener Messstationen interpretiert.

### **Beiträge II, IV und V: Artenvielfalt und Artenzusammensetzung von Moosen und Flechten in naturnahen und bewirtschafteten Buchenwäldern in Nordost-Deutschland**

Beitrag II widmet sich dem Einfluss forstlicher Bewirtschaftung auf die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung epiphytischer Moose und Flechten in Buchenwäldern des nordostdeutschen Tieflandes. Im Einzelnen werden folgende Fragestellungen verfolgt:

- Welche Standortparameter beeinflussen die Artenvielfalt und -zusammensetzung epiphytischer Moose und Flechten in unbewirtschafteten und bewirtschafteten Buchenwäldern?
- Gibt es Indikatorarten für Natur- und Wirtschaftswälder?

In den Beiträgen IV und V werden Untersuchungen zur Wald- und Nutzungsgeschichte sowie zur Struktur und Moos- und Flechtenflora auf Erde, Rinde und Totholz in langjährig unbewirtschafteten Buchenwäldern dargestellt. Beitrag IV beinhaltet zudem vergleichende strukturelle und vegetationskundliche Analysen in den bewirtschafteten Buchenwäldern.

Die Untersuchungen zur Geschichte, Strukturdynamik und zur Moos- und Flechtenflora unter naturnahen Verhältnissen erfolgten auf einer 220 ha großen Fläche im Naturwald Serrahn. Für die Auswahl der Probeflächen wurden mithilfe von Bilderkennungsprogrammen aus Color-Infrarot-Luftbildern (AFL 1998) die im Verlauf einer natürlichen Walddynamik entstehenden Waldentwicklungsphasen (Lücken, Verjüngungs-, Stangenholz-, Optimal-, Alters- und Zerfallsphase) erfasst und abgegrenzt.

Die Analysen zum lebenden Bestand und zum Totholzinventar im Naturwald Serrahn wurden in 150 typischen, die jeweilige Entwicklungsphase repräsentierenden Stichprobeflächen von 0,1 ha Größe durchgeführt. Vergleichende Strukturanalysen im Wirtschaftswald erfolgten in insgesamt 61 Stichprobekreisen in Stangenhölzern und 129- bis 188-jährigen Buchenaltbeständen. Zur Beurteilung der Strahlungsverhältnisse im Natur- und Wirtschaftswald wurden Messungen der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) gemäß den Empfehlungen von LI-COR Inc. (1992) und Thormann (1997) sowie Schätzungen zur Deckung der Baum- und Strauchschicht durchgeführt.

Die Untersuchungen zur Moos- und Flechtenflora auf Erde, Rinde und Totholz im Natur- und Wirtschaftswald erfolgten in jeweils 45 Stichprobekreisen auf einer Teilfläche von 400 m<sup>2</sup>. Dabei wurden in jeder Entwicklungsphase jeweils 10 Probekreise untersucht, mit Ausnahme der Stangenhölzer (5 Probekreise) und der Optimalphase, welche aufgrund ihrer geringen Ausdehnung nicht berücksichtigt werden konnte. Epigäen wurden auf 100 m<sup>2</sup> Flächen nach der modifizierten Braun-Blanquet-Skala (vgl. Dierssen 1990) aufgenommen. Epiphyten wurden an jeweils 2-3 zufällig ausgewählten Trägerbäumen pro Stichprobekreis vom Stammfuß bis 2 m Höhe kartiert. Insgesamt wurden 200 Bäume (je 100 Bäume im Natur- und im Wirtschaftswald) untersucht. An den Trägerbäumen wurden folgende Parameter erhoben: der Brusthöhendurchmesser in 1,3 m Höhe, die Stärke der Rissigkeit der Rinde, die Anzahl der Wuchsbesonderheiten (Wunden, Narben, Tumore, Höhlen, Zwieselwuchs). Epixyle wurden an jeweils 2-3 zufällig ausgewählten, stehenden oder liegenden Totholzobjekten pro Stichprobekreis kartiert. Bei stehendem Totholz wurde die Fläche vom Stammfuß bis 2 m Höhe betrachtet, bei liegendem Totholz die gesamte Oberfläche. An stehenden Totholzobjekten wurde der Brusthöhendurchmesser, bei liegendem Totholz der Mittendurchmesser mit Kluppe oder Umfangmaßband ermittelt. Alle untersuchten Totholzobjekte fanden eine Zuordnung zu fünf Totholztypen (stehende Bäume, Hochstümpfe, Stubben, liegende Bäume und liegende Stammfragmente oder Starkäste). Entsprechend ihrer physikalischen Beschaffenheit und visueller Merkmale wurden die Totholzobjekte einer vierstufigen Skala zum Zersetzungsgrad zugeordnet.

Zur Charakterisierung der Artenzusammensetzung im Natur- und Wirtschaftswald wurden die Zeigerwerte für Licht, Feuchte und Substratreaktion sowie für die Toxitolanz der Flechten nach Ellenberg *et al.* (2001), die Toxitolanzwerte der Moose nach Frahm (1998) und Franzen (2001) sowie die Lebensstrategietypen der Moose nach During (1992, in Dierssen 2001) herangezogen.



### **Beitrag III Zum Einfluss kleinflächiger Windwurfereignisse auf die Pflanzenvielfalt in einem mitteleuropäischen Buchenwald**

In Beitrag III werden die Auswirkungen kleinflächiger Windwurfereignisse auf die epigäische Pflanzenvielfalt und -zusammensetzung in einem mitteleuropäischen Buchenwald dargestellt.

Anhand der Untersuchungen wird folgenden Fragen nachgegangen:

- Wie unterscheiden sich die Artenvielfalt und -zusammensetzung epigäischer Moose und Gefäßpflanzen in gestörten und ungestörten Probeflächen?
- Gibt es unterschiedliche Auswirkungen auf Pflanzenartengruppen verschiedener Wuchsform, Habitatansprüche und Ausbreitungsstrategien?
- Wie wirkt sich das Alter der Windwurfhügel auf die Pflanzenvielfalt und -zusammensetzung aus?

Die Untersuchungen erfolgten im Naturwald Serrahn auf einer Fläche von 132 ha. Die Auswirkungen kleinflächiger Windwurfereignisse auf die epigäische Pflanzenvielfalt und -zusammensetzung wurden in 57 zufällig ausgewählten Probeflächenpaaren (durch die Entwurzelung einzelner Bäume gestörte und benachbarte ungestörte Flächen von jeweils 0,1 ha Größe) untersucht. In jeder Probefläche wurde die Deckung der Baum-, Strauch-, Kraut- und Moosschicht ermittelt sowie die Artmächtigkeit aller Krautschichtarten nach der modifizierten Braun-Blanquet-Skala (Dierssen 1990) geschätzt. Um den Einfluss des Alters von Windwurfhügeln auf die epigäische Pflanzenvielfalt und -zusammensetzung zu studieren, wurde eine Chronosequenz von jeweils 32 zufällig ausgewählten jungen (< 12 Jahre), mittelalten (12-24 Jahre) und alten (> 24 Jahre) Windwurfhügeln untersucht. Das Alter der Windwurfhügel wurde anhand des Zersetzungsgrades der geworfenen Bäume bestimmt.

### 3 Zusammenfassende Diskussion der Ergebnisse

#### 3.1 Welche Umweltvariablen beeinflussen die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Moose und Flechten im Naturwald und im Wirtschaftswald?

Die Analyse der Moos- und Flechtenflora auf Rinde, Totholz und Erde in den Probekreisen ergibt eine höhere Gesamtartenzahl im Naturwald Serrahn (Beitrag IV). Dies beruht auf einer im Vergleich zum Wirtschaftswald höheren Anzahl von seltenen bzw. sehr seltenen Arten im Naturwald, welche überwiegend auf alten, starken Bäumen und Totholz gefunden wurden (Beiträge II, V, Oheimb *et al.* 2003). Dabei sind diese Unterschiede bei den Flechten stärker ausgeprägt als bei den Moosen. Zudem werden im Naturwald höhere mittlere Artenzahlen epiphytischer Flechten (Beitrag II) sowie epixyler Moose und Flechten (Friedel *et al.* in Vorb.) pro Flächeneinheit ermittelt. Die Anzahl der epigäisch siedelnden Arten besteht fast ausschließlich aus Moosen und variiert im Natur- und Wirtschaftswald nur geringfügig (Oheimb *et al.* 2003).

Zur Erklärung dieser Befunde sind zeit- und raumbezogene Biodiversitätstheorien dienlich, nach denen die Pflanzenartenvielfalt beeinflusst wird durch

- Artenzahl-Areal Beziehungen, wonach die Artenzahl mit zunehmender Fläche ansteigt (vgl. Review in Turner & Tjørve 2005),
- die Habitatheterogenität, wobei sich mit steigender Anzahl verschiedener Habitats die Artenvielfalt erhöht (vgl. Barthlott *et al.* 2000, Pausas *et al.* 2003),
- die Ressourcenverfügbarkeit (Review in Pausas & Austin 2001),
- die Habitatkontinuität, wobei sich eine große Artenvielfalt nur unter langfristig konstanten standörtlichen Bedingungen einstellen kann (Huston 1994),
- den zur Besiedlung vorhandener Habitats potenziellen *species pool* (Pärtel *et al.* 1996),
- die *life history traits* der einzelnen Arten (During 1992).

Die Ergebnisse der Strukturanalysen belegen, dass epiphytischen und epixylen Moos- und Flechtenarten im Naturwald Serrahn eine größere Substratoberfläche und eine höhere Habitatdiversität zur Verfügung steht (Beiträge II, IV und V). Derbholz und Totholz sind im Naturwald in größeren Dimensionen und größerer Menge verfügbar als im Wirtschaftswald, ihre Vorräte reichen in ihrer Größenordnung an die Werte südosteuropäischer Buchenwälder heran. Die Durchmesser- und Durchmesserdifferenzierung, höhere mittlere Durchmesser und einen größeren Anteil an starken Bäumen als im Wirtschaftswald aus. Auch das Totholzinventar im Natur- und Wirtschaftswald weist starke qualitative Unterschiede auf. Das Totholzvolumen im Naturwald besteht zu einem Drittel aus stehendem, zu zwei Dritteln aus liegendem Totholz und beinhaltet wichtige Strukturelemente natürlicher Wälder wie liegende ganze Bäume und Hochstubben. Im Wirtschaftswald nehmen Sägestubben sowie Starkäste und Stammfragmente den größten Anteil am Totholzvorrat ein. Hochstubben treten nur sehr unregelmäßig auf, liegende ganze Bäume werden nicht angetroffen. Darüber hinaus führen die im

Rahmen einer naturnahen Walddynamik kleinflächig auftretenden stochastischen Prozesse wie der Windwurf einzelner Bäume zur Erhöhung der strukturellen Heterogenität im Naturwald Serahn. Die aus dem Windwurf resultierenden Mikrostandorte Wurzelteller und Bodenmulden sind ein wichtiger Lebensraum für epigäische Moose (Beitrag III).

Weiterhin beeinflussen die Lichtverhältnisse die Artenvielfalt und -zusammensetzung der Moose und Flechten in den untersuchten Wäldern (Kap. 3.1.1, Beitrag II). Die Strahlungsverhältnisse können sich in mehrfacher Hinsicht auf die Moos- und Flechtenflora auswirken. Zum einen beeinflusst die eingestrahlte Lichtmenge die Photosyntheseraten (Gauslaa & Solhaug 2000), zum anderen wirkt sie sich auf die Evapotranspiration der Pflanzen sowie auf die Luftfeuchte und Temperaturen in der Umgebung ihrer Wuchsorte aus (Schwerdtner & Cordes 1992). Die Auswertung der Lichtzeigerwerte nach Ellenberg *et al.* (1992) ergibt, dass 60 % aller Moos- und Flechtenarten im Natur- und Wirtschaftswald aus Schatt- bzw. Halbschattarten (L2-5) gebildet werden und nur zu einem Viertel aus Lichtzeigern (L7-9) (Oheimb *et al.* 2003). Im Naturwald treten alle Schatt- bzw. Halbschattarten (43) auf, während im Wirtschaftswald 40% dieser Arten fehlen. Dagegen ist der Anteil von Lichtzeigern im Arteninventar des Wirtschaftswaldes (25 %) höher als im Naturwald (18 %). Dies ist auf die unterschiedlichen Strahlungsverhältnisse im Natur- und Wirtschaftswald zurückzuführen. Die Mehrheit der Kronendachlücken im Naturwald hat Ausmaße von weniger als 400 m<sup>2</sup> (Beitrag III), in welchen sich schatten-intolerante Arten nicht erfolgreich etablieren können (Busing 1994). Dagegen werden in den Lücken und in der Verjüngungs- und Zerfallsphase im Wirtschaftswald deutlich höhere Strahlungswerte als im Naturwald gemessen (Oheimb *et al.* 2003). In den schlagweise bewirtschafteten Beständen verändert sich das Mikroklima infolge von Durchforstungen und Endnutzungs Eingriffen kurzfristig sehr stark. Eine Beeinträchtigung von schattenliebenden Moosen und Flechten durch starke Schwankungen in der Lufttemperatur und Luftfeuchte in bewirtschafteten Wäldern dokumentieren auch Arbeiten von Chen *et al.* (1995), Esseen & Renhorn (1998), Aude & Poulsen (2000) und Newmaster & Bell (2002). Dagegen wird eine positive Wirkung humider Verhältnisse auf die Artenvielfalt epiphytischer und epixyler Flechten und Moose beobachtet (Söderström 1988b, Holien 1997, Kuusinen & Siitonen 1998, Vellak & Paal 1999, Peterson & McCune 2001, Moen & Jonsson 2003, Heilmann-Clausen *et al.* 2005).

Im Naturwald wird eine Dominanz und eine im Vergleich zum Wirtschaftswald höhere Anzahl von Ausdauernden und langlebigen Pendlern (nach During 1992 in Dierssen 2001) unter den epiphytischen Moosen beobachtet. Dies wird auf die Dichte und Langlebigkeit des Substrates (alte Bäume) sowie auf das kontinuierliche, humide Mikroklima zurückgeführt. Ausdauernde und langlebige Pendler gelten als ausbreitungsschwache Arten, die nicht in der Lage sind, große Entfernungen zwischen geeigneten Substraten zu überbrücken. Insbesondere stenotope, seltene Arten mit einem geringen Ausbreitungsvermögen sind auf eine lange Habitatkontinuität angewiesen, da sie für eine erfolgreiche Besiedlung neuer Habitats Zeit brauchen (Tibell 1992, McGee & Kimmerer 2002). Das Ausbreitungsvermögen der Flechten konnte aufgrund des derzeitigen Erkenntnisstandes nicht ausgewertet werden. Verschie-

dene Faktoren deuten darauf hin, dass die Vielfalt und Zusammensetzung dieser Artengruppe noch stärker von der Habitatkontinuität beeinflusst wird als die der Moose. Zum einen befinden sich unter den Indikatorarten für ökologische Kontinuität bzw. Waldkontinuität deutlich mehr Flechten als Moose (vgl. Kap. 3.1.1, 3.1.2). Zum anderen ist die Differenz zwischen der Artenvielfalt der Flechten im Natur- und Wirtschaftswald noch höher als bei den Moosen (Beitrag II, Oheimb *et al.* 2003). Die deutlich höhere Anzahl gefährdeter Flechten (14 Arten) gegenüber den gefährdeten Moosen (6 Arten) (Beiträge II, V) wird als Ausdruck eines größeren *species pool* stenöker bzw. stenotoper Flechtenarten gewertet (Beitrag II).

Aufgrund der spezifischen Ausprägung der genannten Einflussfaktoren sind im Naturwald die Voraussetzungen für eine höhere Artenvielfalt gegeben als im Wirtschaftswald. Die Wirkung der einzelnen Faktoren auf die Artenvielfalt und -zusammensetzung der Substratgruppen wird folgend gesondert diskutiert.

### 3.1.1 Epiphyten

Für die Artenvielfalt der epiphytischen Moose und Flechten im Natur- und Wirtschaftswald stellt der Brusthöhendurchmesser der Bäume den wichtigsten Faktor dar (Beiträge II, IV). Dabei steigt die Artenzahl pro Flächeneinheit mit zunehmendem Durchmesser an. Gleichzeitig wird eine positive Korrelation des Brusthöhendurchmessers mit der Rauigkeit der Borke, der Anzahl besonderer Wuchsmerkmale (Narben, Wucherungen, Wunden) (Beitrag II) und dem Baumalter (Oheimb *et al.* 2003) nachgewiesen. Diese Faktoren können zu einem Arten turnover und zu einer Erhöhung der Artenzahlen an starken, alten Bäumen führen.

Messungen des pH-Wertes an Buchen im Naturwald Serrahn ergeben, dass sich in rissigen oder verwundeten Stammteilen durch das Austreten von basischem Wundsaft der primär mäßig saure pH-Wert glatter Buchenrinde (pH 4,9 bis 5,6, vgl. Wirth 1980) erhöhen kann, wodurch basiphile Arten gefördert werden. An Wuchsorten mäßig acidophytischer bis subneutrophytischer Arten (*Metzgeria furcata*, *Pyrenula nitida*) wurden Mediane von pH 6,2 und pH 5,5 ermittelt (Beitrag V). Diese Arten treten im Naturwald häufiger auf und werden dort an alten Bäumen mit rissigen Stammteilen bzw. Wunden beobachtet (Beitrag II). Die mit dem Alter und dem Dilatationswachstum zunehmend rissiger werdende Rinde erleichtert die Ansiedlung von Moos- und Flechtenarten (Holien 1997, Schumacher 2000). Tiefe Rindenspalten bieten geschützte und luftfeuchte Mikrostandorte für Spezialisten wie zum Beispiel *Chaenotheca furfuracea* (Beitrag II). Diese schattentolerante und gering toxischtolerante Flechte wurde auch von Hauck (1998) und Holien (1997) ausschließlich in Baumhöhlen beobachtet. Nach Tibell (1992) wirkt sich die hohe potenzielle Besiedlungszeit und die Habitatkontinuität an alten Bäumen auf die Artenzahlen und die Artenzusammensetzung der Epiphyten aus und ermöglicht die Existenz von ausbreitungsschwachen Arten. Dies wird durch die eigenen Untersuchungen bestätigt. Im Naturwald Serrahn wird ein höherer Anteil von Ausdauernden und langlebigen Pendlern unter den

epiphytischen Moosen sowie ein Reihe von Waldkontinuitätszeigern unter den epiphytischen Flechten beobachtet (Kap. 3.2, Beitrag II).

Im Wirtschaftswald ist die Artenzahl epiphytischer Moose und Flechten weiterhin positiv mit der Stammzahldichte korreliert (Beitrag II). Dies wird auf die schattigeren und konstant luftfeuchten Bedingungen unter einem geschlossenen Kronendach zurückgeführt. Die Bedeutung der Strahlungsverhältnisse für die Moos- und Flechtenflora in Wäldern wird in Kap. 3.1 erläutert. Einen sichtbaren Hinweis auf die ungünstigen Bedingungen für hygrophile Epiphyten in den stark geöffneten Beständen des Wirtschaftswaldes gibt die typischerweise in Traufrinnen oder an feuchten Standorten siedelnde Flechte *Hypogymnia physodes* (Wirth 1995). In diesen Beständen sind einige Bäume von Rindenbrand betroffen, an denen die Art starke Vitalitätsverluste aufweist (Oheimb *et al.* 2003).

Die Veränderungen der Epiphytenflora einer Dauerbeobachtungsfläche im Naturwald im letzten Jahrzehnt deuten darauf hin, dass die Frequenz und die Artmächtigkeit der Moose und Flechten stark von der Zusammensetzung atmosphärischer Stoffeinträge beeinflusst werden (Beitrag I). Der Rückgang bzw. das Verschwinden acidophytischer Arten sowie die deutliche Zunahme subneutrophytischer Arten wird auf die stark reduzierten Schwefelmissionen in den vergangenen Jahren zurückgeführt. Weiterhin wird eine Zunahme nitrophytischer Arten beobachtet, die wahrscheinlich auf den gleichbleibend hohen Stickstoffeinträgen aus Verkehr und Landwirtschaft basiert. Diese Befunde bestätigen Arbeiten in Wäldern Nordrhein-Westfalens und Baden-Wuerttembergs (Franzen 2001, Stapper 2002, Dolnik & Wirth 2003). Aufgrund der überregionalen Wirkung von atmogenen Stoffeinträgen ist davon auszugehen, dass auch die Epiphytenflora des Wirtschaftswaldes beeinflusst wird. Die Zeigerwerte für Toxizität und Substratreaktion der Indikatorarten für den Natur- und Wirtschaftswald indizieren eine tendenziell stärkere atmogene Schadstoffbelastung in den bewirtschafteten Beständen (Beitrag II). Vermutlich ist die epiphytische Moos- und Flechtenflora in den großflächig aufgelichteten Beständen des Wirtschaftswaldes stärker exponiert und ist den am Stamm herabfallenden Niederschlägen direkt ausgesetzt. Nach Weathers *et al.* (1995) sind atmogene Stickstoff- und Schadstoffdepositionen in offenen Bestandesstrukturen höher als in geschlossenen. Im Vergleich dazu hat das überwiegend kleinflächig geöffnete Kronendach im Naturwald (Beiträge III, IV) eine bessere Pufferwirkung. Außerdem bieten die hier in höherer Anzahl auftretenden sehr alten Bäume mit einer tiefrissigen Rinde regengeschützte Mikrohabitate mit einer indirekten Wasserversorgung über den Wasserdampf der Luft (Wirth 1995).

### 3.1.2 Epixyle

Die Artenzahlen epixyl siedelnder Moose und Flechten auf den Untersuchungsflächen korrelieren am stärksten mit dem dort ermittelten Totholzvolumen. Gleichzeitig wird ein positiver Zusammenhang zwischen dem Totholzvolumen und der Anzahl von Totholztypen und verschiedenen Zersetzungsgraden beobachtet (Friedel *et al.* in Vorb.). Damit steht Moosen und Flechten bei hohen Totholzvorräten nicht nur eine große Besiedlungsfläche, sondern auch eine hohe Vielfalt verschiedener Mikrohabitate zur Verfügung.

Eine besondere Bedeutung für die Epixylenflora hat Totholz starker Dimensionen (Söderström 1988a, Kruys *et al.* 1999, Schumacher 2000). Auch in der vorliegenden Untersuchung werden an Hochstubben und liegenden Bäumen die höchsten mittleren Artenzahlen ermittelt (Friedel *et al.* in Vorb.). Neben der großen Substratoberfläche beeinflusst die Substratqualität großer Totholzobjekte die Artenzahlen und die Artenzusammensetzung (Wiklund & Rydin 2004). Im Vergleich zu kleinen Totholzobjekten hat starkes Totholz eine erhöhte Wasserspeicherkapazität (Lindblad 2001). Es unterliegt einem längeren Zersetzungsprozess, sodass bei diesen Objekten eine längere Habitatkontinuität gegeben ist (Kruys *et al.* 1999, Ódor & Standovár 2001).

Mit voranschreitender Zersetzung verändern sich die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Holzes (Romero *et al.* 2005). Dieser Prozess verursacht eine Sukzession verschiedener Artengruppen. Mit zunehmendem Zersetzungsgrad der Totholzobjekte erhöhen sich die Artenzahlen der Moose, während die der Flechten rückläufig sind (Beitrag V). Die niedrigeren Artenzahlen der Flechten an stärker zersetztem Totholz reflektieren den deutlich kleineren *species pool* von überwiegend epixyl und epigäisch siedelnden gegenüber den schwerpunktmäßig auf Rinde wachsenden Flechtenarten in der Region (Litterski *et al.* 1999). Dieser Verteilung entsprechend treten nur drei obligat epixyle, eine epigäische Flechte und drei Substratubiquisten, jedoch 17 epiphytische Flechten auf Totholz auf (Friedel *et al.* in Vorb.). Dies ist vermutlich darauf zurückzuführen, dass für die Existenz der langsamwüchsigen Flechten hartes, nur gering zersetztes Holz notwendig ist (Schwerdtner & Cordes 1992). Folglich siedeln auf frischem oder schwach zersetztem Totholz vorrangig epiphytische Flechten wie zum Beispiel *Pyrenula nitida*, *Hypogymnia physodes* und *Porina aenea* als Relikte ehemals lebender Bäume sowie der häufige Substratubiquist *Lepraria incana*. Die einzig häufige Flechtenart auf stärker zersetztem Totholz ist *Cladonia coniocraea*, während die Arten *Cladonia macilenta* und *Trapeliopsis flexuosa* sowie die epigäische Art *Trapeliopsis granulosa* nur vereinzelt auftreten. Dagegen sind 41% der Moose auf Totholz Substratubiquisten, die auf frischem bis stark zersetztem Totholz vorkommen (z. B. *Dicranum scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium rutabulum*). Moosarten mit einem Vorkommensschwerpunkt auf Rinde haben mit 15 % den geringsten Anteil. Epixyle und Epigäen einen Anteil von 24 % und 21 % der Moosarten auf Totholz. Demgemäß treten auf stärker zersetzten Totholzobjekten neben den Substratubiquisten sowohl obligate Totholzmoose (z. B. *Aulacomnium androgynum*, *Lophocolea heterophylla*, *Herzogiella seligeri*) als auch Bodenmoose (*Polytrichum formosum*, *Dicranella heteromalla*, *Atrichum undulatum*) auf

(Friedel *et al.* in Vorb.). Die unterschiedlichen ökologischen Bedingungen an frischem bis stark zersetztem Totholz werden auch durch die Anteile der Lebensstrategietypen der Moose nach During (1992, in Dierssen 2001) reflektiert. Mit sinkender Substratstabilität erhöht sich der Anteil von Arten mit effektiven Ausbreitungsmechanismen (Kolonisten und kurzlebige Pendler), während der Anteil von ausbreitungsschwachen Arten (Ausdauernde, langlebige Pendler) abnimmt (Friedel *et al.* in Vorb., vgl. Schumacher 2000).

Im Naturwald werden mehrere Indikatorarten für Waldkontinuität (Kuusinen & Siitonen 1998) oder ökologische Kontinuität (Rose 1976, Printzen *et al.* 2002) auf Totholz angetroffen (Beitrag V, Oheimb *et al.* 2003). Die Krustenflechten *Calicium glaucellum*, *Chaenotheca brachypoda* und *Chaenotheca stemonea* siedeln ausschließlich auf Hochstubben (Friedel *et al.* in Vorb., Oheimb *et al.* 2003). Diese Arten werden als stenotope Totholzspezialisten angesehen, welche typisch für stehendes, stark verrottetes Holz sind (Wirth 1995, Holien 1997, Kuusinen & Siitonen 1998). Die Arten *Graphis scripta*, *Lecanora argentata* agg., *Pertusaria hymenea* und *Pyrenula nitida* haben ihren Vorkommenschwerpunkt auf Rinde (Litterski 1999) und werden deshalb als Reliktarten alter Bäume in luftfeuchten Habitaten angesehen (vgl. Kap. 3.2).

In den untersuchten Wäldern konnte kein Einfluss der Lichtverhältnisse auf die Artenzahlen und Zusammensetzung der Moos- und Flechtenflora auf Totholz ermittelt werden. Der hohe Anteil von Schatt- und Halbschattarten (60 %) sowie von Frische- und Feuchtezeigern (60 %) unter den epixyl siedelnden Arten lässt jedoch auf vielfach hervorgehobene Bedeutung eines humiden Mikroklimas für die Epixylenflora schließen (Söderström 1988a, Krays *et al.* 1999, Ódor & Standovár 2001, Moen & Jonsson 2003, Heilmann-Clausen *et al.* 2005, vgl. auch Kap. 3.1).

### 3.1.3 Epigäen

Der Vergleich von ungestörten und durch Windwurfereignisse gestörten Probestellen im Naturwald Serrahn zeigt, dass die Artenvielfalt epigäischer Moose stark durch die Entwurzelung einzelner Bäume beeinflusst wird (Beitrag III). Auf den gestörten Probestellen sind die mittleren Artenzahlen der epigäischen Moosen signifikant höher als auf den benachbarten ungestörten Probestellen. Ursächlich hierfür sind die durch die Entwurzelung von Bäumen entstehenden Wurzelteller und Bodenmulden, welche laubfreien, exponierten Mineralboden aufweisen. Nach Schumacher (2000) und Vullmer (2001) limitiert die Laubstreu das Wachstum von epigäischen Moosen am stärksten. Unter Buchenlaub, welches sich innerhalb von 2-3 Jahren zersetzt, ist ein Mooswachstum aufgrund des Lichtmangels nicht möglich (Wilke *et al.* 1993). Demnach sind epigäisch siedelnde Moose in Buchenwäldern auf laubfreie Bodenpartien angewiesen.

Eine Nahausbreitung auf Wurzelteller und Bodenmulden ist ubiquistischen Arten wie zum Beispiel *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium rutabulum* und *Mnium hornum* möglich, da diese Arten häufig am Stammfuß von Bäumen siedeln (Müller 1993, Schumacher 2000) und somit bereits auf dem Wurzelteller vorhanden sind. Überwiegend epiphytisch auftretende Arten (z. B. *Dicranum montanum*)

oder auf Totholz siedelnde Arten (*Herzogiella seligeri*, *Lophocolea heterophylla*) werden ebenfalls häufig auf den gestörten Flächen angetroffen. Eine schnelle Besiedlung von Wurzeltellern oder Bodenmulden ist durch eine große Diasporenzahl an Bäumen oder dem reichlich vorhandenen Totholz in der Umgebung möglich. Dabei können sich Moose sowohl über kurze Distanzen mithilfe von Sporen, Brutkörpern, Fragmenten von Stämmchen oder Blättern (Frego 1996, Heinken & Zippel 2004) als auch über größere Distanzen epizoochor ausbreiten (Heinken *et al.* 2001). Zudem wurde in Waldböden eine beträchtliche und artenreiche Diasporenbank beobachtet (Jonsson 1993, During 1997), in welcher Kolonisten und kurzlebige Pendler dominieren, während Ausdauernde selten sind oder gänzlich fehlen. Die Kolonisten *Ceratodon purpureus*, *Dicranella heteromalla* und *Pohlia nutans* haben sich vermutlich überwiegend aus der Diasporenbank des Bodens etabliert, sie wurden signifikant häufiger in den gestörten Probestellen als in den ungestörten Probestellen gefunden. Diese Arten sind typisch für gestörten Waldböden (Jonsson & Esseen 1998, Heinken & Zippel 2004) und treten im Wirtschaftswald mit deutlich höherer Stetigkeit auf als im Naturwald (Beitrag IV). Dies lässt sich auf die zumeist größere räumliche Ausdehnung von gestörter Bodenfläche (Rückegassen, Bodenbearbeitungsflächen) im Wirtschaftswald zurückführen.

Die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung auf Windwurfhügeln wird vom Alter dieses Mikrostandortes beeinflusst. Mit zunehmendem Alter der Windwurfhügel wird ein signifikanter Rückgang der mittleren Moosartenzahlen festgestellt. Als Hauptursache hierfür wird die Entwicklung einer Laubschicht angenommen. Dabei wäre in weiteren Untersuchungen zu klären, wie stark dieser Effekt durch den abnehmenden Lichteinfall eines sich wieder schließenden Kronendaches beeinflusst wird. Ein Zusammenhang zwischen den Moosartenzahlen auf jungen Wurzeltellern und einem erhöhten Lichtgenuss in den Windwurfklüften konnte nicht nachgewiesen werden. Dies ist damit erklärbar, dass die Mehrheit dieser Kronendachlücken Ausmaße von weniger als 400 m<sup>2</sup> hat, sodass sich schattenintolerante Arten nicht etablieren können (Busing 1994).

### 3.2 Gibt es Indikatorarten für Natur- und Wirtschaftswälder und welche Standortansprüche haben diese?

Sowohl für den Natur- als auch für den Wirtschaftswald werden unter den Epiphyten Indikatorarten d.h. Arten mit signifikant höherer Stetigkeit in den unbewirtschafteten bzw. bewirtschafteten Beständen ausgewiesen (Beitrag II).

Nahezu alle Indikatorarten des Naturwaldes (*Dimerella pineti*, *Pyrenula nitida*, *Chaenotheca furfuracea*, *Graphis scripta*) erweisen sich als schattentolerant und stenök in Bezug auf ein humides Mikroklima und siedeln bevorzugt an alten, starken Bäumen bzw. an Bäumen mit besonderen Wuchsmerkmalen wie Höhlen (*Chaenotheca furfuracea*) oder basischen Stammteilen (*Pyrenula nitida*, *Graphis scripta*) (Kap. 3.1.1). Diese Habitatpräferenzen sind typisch für Indikatorarten naturnaher Wälder (Holien 1997, Kuusinen & Siitonen 1998, Aude & Poulsen 2000, Schumacher 2000). Die Krustenflechten *Graphis scripta*, *Pyrenula nitida* und *Chaenotheca furfuracea* werden als Indikator



arten für ökologische Kontinuität (Rose 1976) beziehungsweise als Indikatorarten für Waldkontinuität eingestuft (Printzen *et al.* 2002). Vermutlich sind diese Arten einerseits aufgrund ihrer besonderen Habitatansprüche (Kap. 3.1.1, Kap. 3.1.2 ) und andererseits wegen ihres geringen Ausbreitungsvermögens auf eine lange Habitatkontinuität angewiesen. Eine Sonderstellung in dieser Artengruppe hat das Laubmoos *Brachythecium rutabulum*, ein ausbreitungsstarker, toxitoleranter Substratubiquist. Die hohe Stetigkeit dieser sehr häufig auf Totholz anzutreffenden Art (Schumacher 2000) wird auf die hohe Dichte und die hohen Totholzvorräte im Naturwald zurückgeführt. Die Indikatorarten des Wirtschaftswaldes (*Aulacomnium androgynum*, *Lecanora expallens*, *Parmeliopsis ambigua* und *Ptilidium pulcherrimum* indizieren lichtere Verhältnisse und eine niedrigere Substratfeuchte als im Wirtschaftswald.

## Literatur

- AFL - Arbeitsgruppe forstlicher Luftbildinterpreten, 1998. Luftbild-Interpretationsschlüssel II. Bestimmung der natürlichen Altersklasse und der Baumarten von Waldbeständen im Color-Infrarot-Luftbild (CIR-Luftbild). LÖBF-Mitteilungen 4/99: 51-56.
- Aude, E., Poulsen, R. S., 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests. *Applied Vegetation Science* 3: 81-88.
- Barthlott, W., Mutke, J., Braun, G., Kier, G., 2000. Die ungleiche Verteilung pflanzlicher Artenvielfalt – Ursachen und Konsequenzen. *Berichte der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft* 4: 35-58.
- Bates, J. W., 2000. Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. - In: Shaw, A.J. and Goffinet, B., (Hrsg.), *Bryophyte Biology*. University Press, Cambridge.
- Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.), 2001. Treffpunkt biologische Vielfalt I, Bonn.
- Busing, R. T., 1994. Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. *Vegetatio* 70: 3-10.
- Chen, J., Franklin, J. F., Spies, T. A., 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir-forests. *Ecological Applications* 5: 74-86.
- Dolnik, C., Wirth, V., 2003. Lichens as indicators for changes of air pollution in forests of South-Western Germany. Abstract. In: *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 33: 314.
- Dierssen, K., 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Darmstadt, 241 S.
- Dierssen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterisation of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca* 56: 1-289.
- During, H. J., 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. In: Bates J.W. and Farmer A. M. (Hrsg.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, S. 1-31.
- During, H. J., 1997. Bryophyte diaspore banks. *Advances in Bryology* 6: 103-134.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Gefäßpflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 258 S.
- Esseen, P.-A., Renhorn, K.-E., 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation and Biology* 12: 1307-1317.
- Frahm, J.-P., 1998. Moose als Bioindikatoren. Quelle & Meyer, Wiesbaden.
- Franzen, I., 2001. Entwurf zu einer VDI-Richtlinie für die Kartierung epiphytischer Moose. *Bryologische Rundbriefe* 45: 1-5.
- Frego, K. A., 1996. Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany* 74: 1937-1942.

- Gauslaa, Y., Solhaug, K. A., 2000. High-light-intensity damage to the foliose lichen *Lobaria pulmonaria* within a natural forest: the applicability of chlorophyll fluorescence methods. *Lichenologist* 32: 271-289.
- Hauck, M., 1998. Die Flechtenflora der Gemeinde Amt Neuhaus (Nordost-Niedersachsen). *Tuexenia* 18: 451-461, Göttingen.
- Heilmann-Clausen, J., Aude, E., Christensen, M. 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiversity and Conservation* 14: 2061-2078.
- Heinken, T., Lees, R., Raudnitschka, D., Runge, S., 2001. Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology* 23: 293-300.
- Heinken, T., Zippel, E., 2004. Natural recolonization of experimental gaps by terricolous bryophytes in Central European pine forests. *Nova Hedwigia* 79: 329-351.
- Hobohm, C., Härdtle, W., 1997. Zur Bedeutung einiger ökologischer Parameter für die Artenvielfalt innerhalb von Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. *Tuexenia* 17: 19-52.
- Holien, H., 1997. The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters. *Nordic Journal of Botany* 17: 55-76.
- Huston, M. A., 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jahns, Jonsson, B. G., 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819-826.
- Jonsson, B. G., Esseen, P. A., 1998. Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits. *Ecography* 21: 518-526.
- Kuusinen, M., Siitonen, J., 1998. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland. *Journal of Vegetation Science* 9: 283-292.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S. V., Hong, W. S., 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Svan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- LI-COR Inc., 1992. LAI-2000 Plant Canopy Analyser. Operating manual. Lincoln, Nebraska.
- Lindblad, I., 2001. Diversity of poroid and some corticoid wood-inhabiting fungi along the rainfall gradients in tropical forests, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 17: 353-369.
- Litterski, B., 1999. Pflanzengeographische und ökologische Bewertung der Flechtenflora Mecklenburg-Vorpommerns. *Dissertationes Botanicae* 307: 1-391.
- McGee, G. G., Kimmerer, R. W., 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack, northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1562-1576.
- Moen, J., Jonsson, B. G., 2003. Edge effects on liverworts and lichens in forest patches in a mosaic of boreal forest and wetland. *Conservation Biology* 17: 380-388.
- Müller, F., 1993. Moose und Flechten in zwei Naturwaldreservaten (Totalreservaten) im östlichen Deutschland. *Herzogia* 9: 543-572.
- Mulgrew, A., Williams, P., 2000. Biomonitoring of air quality using plants. In: WHO Collaborating Centre for Air Quality Management and Air Pollution Control (Hrsg.), Air Report No. 10., Berlin.
- Newmaster, S. G., Bell, F. W., 2002. The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in the boreal-mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 38-51.
- Ódor, P., Standovár, T., 2001. Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecological Bulletins* 49: 219-229.
- Ódor, P., Standovár, T., 2002. Substrate specificity and community structure of bryophyte vegetation in a near-natural montane beech forest. *Community Ecology* 3: 39-49.
- Oheimb, G. v., Friedel, A., Tempel, H., Westphal, C., Härdtle, W., 2003. Sukzessionsforschung und Ableitung waldbaulich nutzbarer Informationen in naturnahen Buchenwäldern mit langjährig ungestörter Walddynamik im Nordostdeutschen Tiefland. unpublizierter Forschungsabschlussbericht, 368 S., Universität Lüneburg.

- Pärtel, M., Zobel, M., Zobel, K., Maarel, E. v. d., 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117.
- Pausas, J. G., Austin, M. P., 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12: 153-166.
- Pausas, J. G., Carreras, J., Ferré, A., Xavier, F., 2003. Coarse-scale plant richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14: 661-668.
- Peterken, G., 1996. *Natural woodland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Peterson, E. B., McCune, B., 2001. Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science* 12: 511-524.
- Printzen, C., Halda, J., Palice, Z., Tonsberg, T., 2002. New and interesting lichen records from old-growth forest stands in the German National Park Bayerischer Wald. *Nova Hedwigia* 74: 25-49.
- Rhoades, F. M., 1995. Nonvascular epiphytes in forest canopies: worldwide distribution, abundance and ecological roles. In: Lowman, M. D., Nadkarni, N. M. (Hrsg.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, S. 353-408.
- Romero, L. M., Smith, T. J., Fourqurean, J. W., 2005. Changes in mass and nutrient content of wood during decomposition in a south Florida mangrove forest. *Journal of Ecology* 93:618-631.
- Rose, F., 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L., Bailey, R. H. (Ed.): *Lichenology: progress and problems*. systematics association special volume 8: 279-307.
- Schumacher, A., 2000. *Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern unter dem Einfluss der Forstwirtschaft*. *Dissertationes Botanicae* 331: 1-176.
- Schwerdtner, H., Cordes, H. 1992. Zur Bedeutung von Mikrostandorten für die kleinräumige Verteilung von Flechten auf Totholz. *International Journal of Mycology* 5: 121-136.
- Söderström, L., 1988a. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in Northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* 8: 89-97.
- Söderström, L., 1988b. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Stapper, N. J., 2002. Veränderung der Immissionsbelastung nordrhein-westfälischer Waldökosystem-Dauerbeobachtungsflächen zwischen 1999 und 2001 ermittelt mit epiphytischen Moosen und Flechten als Bioindikatoren. *Limprichtia* 20: 179-204.
- Thormann, J. J., 1997. *Zur Methodik der Lichtmessung im Wald. Ein Vergleich von LAI- 2000 Plant Canopy Analyser, Fisheye-Foto und Horizontoskop*. Schlussbericht, Eidgenössische Technische Hochschule Zürich, 36 S.
- Tibell, L., 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12: 427-450.
- Turner, W. R., Tjørve, E., 2005. Scale- dependence in species-area relationships. *Ecography* 28: 1-10.
- Vellak, K., Paal, J., 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biodiversity Conservation* 8: 1595-1620.
- Vullmer, H., 2001. Moose in (Eichen-) Buchenaltbeständen auf historisch alten Waldstandorten im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *NNA-Berichte* 2: 86-96.
- Weathers, K. C., Lovett, G. M., Likens, G. E., 1995. Cloud deposition to a spruce forest edge. *Atmospheric Environment* 29: 665-672.
- Wiklund, K., Rydin, H., 2004. Ecophysiological constraints on spore establishment in bryophytes. *Functional Ecology* 18: 907-913.
- Wilke, B., Bogenrieder, A., Wilmanns, O., 1993. Differenzierte Streuerverteilung im Walde, ihre Ursachen und Folgen. *Phytocoenologia* 23: 129-155.
- Wirth, V., 1980. *Flechtenflora*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- Wirth, V., 1995. *Die Flechten Baden-Württembergs*. Teil 1 und 2. 2. Aufl., Ulmer, Stuttgart.

## **Bryophytes and lichens as indicators for changes of air pollution in the Serrahn Natural Forest Reserve (Müritz National Park)**

### **Zusammenfassung**

Die vorliegende Studie untersucht den Einfluss sich verändernder atmogener Stoffeinträge (Schwefel- und Stickstoffverbindungen) auf die Moos- und Flechtenflora eines naturnahen Buchenwaldstandortes in Norddeutschland (Müritz-Nationalpark). Die Auswertungen basieren auf vergleichend erhobenen Analysen zur Epiphytenflora in einer Dauerbeobachtungsfläche aus den Jahren 1990 und 2003. Zu beiden Zeitpunkten wurde das Arteninventar an 47 Bäumen im Bereich von 0 bis 2 m Höhe und die Artmächtigkeit epiphytischer Moose und Flechten in 6 Vegetationsaufnahmen pro Baum (insgesamt in 564 Vegetationsaufnahmen) ermittelt. Es wurden die Frequenzunterschiede der Epiphyten sowie die Veränderungen der Artmächtigkeit der einzelnen Arten in den Aufnahmen zwischen 1990 und 2003 geprüft.

In der Untersuchungsfläche wird eine signifikante Veränderung der epiphytischen Moos- und Flechtenflora beobachtet, die wahrscheinlich auf die in den letzten Jahren stark reduzierten Schwefelimmisionen zurückzuführen ist. Während säuretolerante Arten deutlich zurückgingen, haben Mäßigsäurezeiger und subneutrophytische Arten deutlich zugenommen. Andererseits wird eine Ausbreitung nitrophytischer Arten beobachtet, vermutlich infolge andauernd hoher eutrophierender Stickstoffeinträge, vornehmlich Stickoxide aus dem Straßenverkehr und Ammoniak aus der Landwirtschaft. Die Erhaltung bzw. Förderung einer lebensraumspezifischen und artenreichen Moos- und Flechtenflora ist daher nur unter reduzierten Stickstoffeinträgen möglich.

### **Abstract**

The main objective of this study was to evaluate the influence of changed atmogenic depositions (sulphur and nitrogen compounds) on the bryophyte and lichen flora in a near-natural beech forest in northern Germany (Mueritz National Park).

The study is based on comparative analyses of the epiphytic bryophytes and lichens in a permanent plot in 1990 and 2003. In both years, the composition of 47 trunks 0 – 2 m above ground was inventoried and the cover and abundance of the epiphytes were investigated in 6 releves per trunk (in total 564 releves). The frequency differences of the epiphytic species as well as cover differences among the species in the releves between 1990 and 2003 were tested. The significant change in species composition seen between 1990 and 2003 is a likely result of the strongly reduced sulphur deposition during the last years. Acidophytic species clearly declined while moderately acid indicators and subneutrophytic species increased significantly. In addition an increase of nitrophytic species can be observed which seems to be brought due to remaining high levels of nitrogen inputs. The conservation and promotion of a habitat-specific and species-rich bryophyte and lichen flora is therefore only possible with reduced nitrogen pollution.

## Introduction

Due to their sensitivity to air pollution, particularly to SO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub>, NH<sub>3</sub> and aerosol, bryophytes and lichens have been used for several decades as indicators of air quality (synopsis in Masuch 1993, Gries 1996, Frahm 1998, Bates 2000, Mulgrew & Williams 2000). A series of studies has pointed to the decline of subneutrophytic species as well as to an increase of acidophytic species up to the nineties of the last century (e. g. Barkman 1958, Hawksworth & Rose 1970, Muhle 1977, Frahm 1998, Stapper 2000). However, probably as a consequence of drastically reduced acidic pollution, sensitive species have re-colonised and spread of into formerly impoverished areas in the last decade (Stapper *et al.* 2000, Frahm 2001, Stapper 2002, Otte 2002). A few studies also observed an increase of nitrophytic species (e. g. Frahm & Solga 1999, van Herk 1999, Franzen 2001b). The remaining high level of eutrophication due to atmospheric nitrogen deposition seems to affect sensitive bryophytes and lichens and needs further investigation (Frahm & Solga 1999, Dolnik & Wirth 2003).

The bryophyte and lichen flora in near-natural, undisturbed forests is particularly suitable for long-term air monitoring. Because of having been protected since mid 1900 (section 2), the beech forest at Serrahn is one of the few places in the northern lowlands of Central Europe where long-term changes in species composition can be analysed.

In this study, differences between records of the bryophyte and lichen species composition in a permanent plot in the years 1990 (Müller 1993) and 2003 are analysed and related to changes in atmospheric pollution (Table 1). The results are discussed with special reference to the following questions:

1. Are there species or species groups which show changes in their frequency or cover?
2. Which stand parameters do they prefer?
3. Can a decline of acidophytic species and an increase of subneutrophytic species be observed which is related to a decrease of atmospheric sulphur depositions during the last decade?
4. What impact does the persistent high level of nitrogen deposition have on the species composition of bryophytes and lichens?

## Methods

### *Study area*

The field studies were carried out in the Serrahn Natural Forest Reserve (Müritz National Park), situated circa 10 km south-east of Neustrelitz in the federal state of Mecklenburg-Vorpommern, Germany. The study area covers approximately 426 ha. The reserve is an ancient beech woodland which has been under protection since the mid 19<sup>th</sup> century as a game reserve, since 1950 as a nature reserve, and since 1990 as a national park (von Oheimb *et al.* 2003). The area has thus experienced mainly undisturbed natural dynamics for more than two centuries. The area was affected by the last (Weichsel) glacial period. Soil conditions are characterised by the deposition of sandy and loamy glacial deposits developed into Cambisols and Podzols. The climate is suboceanic-subcontinental, with a mean annual precipitation of 593 mm and a mean annual temperature of 7.8°C (Nationalparkamt Mecklenburg-Vorpommern & Nationalparkamt Müritz 1995/96). The investigations were carried out in a permanent plot with an area of 80x100 m (forest community: *Galium-Fagus* forest), which was established in 1990.

Table 1 shows the loads of sulphur and nitrogen compounds as well as dust recorded at the measuring stations closest to the study area, at Neubrandenburg, Neuglobsow and Löcknitz during the period 1992-2002. The data set clearly showed a decline in loads of sulphur and dust down to clean-air levels. During the same period the nitrogen inputs also declined, but to a lesser extent.

*Table 1.* Values of sulphur, nitrogen and dust pollution (measuring station Neubrandenburg, city, 20 km to the north of Serrahn and measuring station Neuglobsow, rural, woody area, 20 km to the south of Serrahn) as well as nitrate and ammonium (measuring station Löcknitz, rural, agrarian area, 65 km to the northeast of Serrahn) for the period 1992-2002 (German Federal Environmental Agency 1998, 2002, 2003, unpublished datas of the Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern), clean-air values from Hohohm (1998).

	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	
	<b>Measuring station Neubrandenburg</b> (mean values in $\mu\text{m}/\text{m}^3$ based on 293 K)											<b>Clean-air value</b>
<b>SO<sub>2</sub></b>	-	18	12	10	11	7	6	5	4	3	-	5
<b>Dust</b>	-	47	43	29	27	27	24	23	23	21	-	20-40
<b>NO<sub>2</sub></b>	-	40	42	35	35	35	32	30	31	30	-	3-5
<b>NO</b>	-	40	38	36	36	31	28	26	28	24	-	0
	<b>Measuring station Neuglobsow</b> (mean values in $\mu\text{m}/\text{m}^3$ based on 293 K)											<b>Clean-air value</b>
<b>SO<sub>2</sub></b>	8	10	7	7	10	4	3	4	4	2,5	1,9	5
<b>Dust</b>	23	21	20	19	21	16	15	13	14	11	16	20-40
<b>NO<sub>2</sub></b>	9	8	7	8	8	-	10	9	9	8	10	3-5
<b>NO</b>	2	1	1	2	1,7	0,7	0,8	0,5	0,7	0,4	0,5	0
	<b>Measuring station Löcknitz</b> (mean values in kg/ha)											
<b>NO<sub>3</sub></b>	-	-	-	23,1	17,8	14,1	16,1	16,0	15,8	16,6	12,4	3-5
<b>NH<sub>4</sub></b>	-	-	-	10,1	9,3	8,3	8,7	10,1	8,0	9,7	6,4	0,1-3

### Data collection

In 2003, we re-investigated all 50 *Fagus sylvatica*-trees that were surveyed in the 1990 study by one of us (Müller 1993), except for three trees that had died during the last 13 years. As in 1990, the epiphytic bryophytes and lichens were systematically sampled in 6 microplots of 20 x 20 cm<sup>2</sup> on each trunk. The recording was carried out in three height-classes on the trunk (0-0.5 m, 0.5-1 m and 1-1.5 m), and on north and south exposures. Cover-abundance-indices for each species were estimated according to Braun-Blanquet (Dierssen 1990). Furthermore, the epiphytic bryophytes and lichens were recorded from the trunk base to a height of 2 m. Species that could not be identified with certainty on location were brought to the laboratory for identification. Specimens are deposited in our private herbarium.

The nomenclature of lichens follows Scholz (2000), and that of bryophytes Koperski *et al.* (2000). Some species were combined or treated collectively due to difficulties of identification in the field: *Plagiothecium laetum* var. *laetum* and *P. denticulatum*, as well as all *Cladonia* species.

### Data analysis

In order to determine and describe changes in frequency of bryophyte and lichen species during the observation period, the chi<sup>2</sup>-test over presence/absence data of the complete trunk inventories was used. The Wilcoxon test was carried out to test and quantify changes of cover of the epiphytes (mean cover values per trunk) from 1990 and 2003. This non-parametric test is used to test whether the distribution of two paired variables in two related samples is the same. The test takes into account the magnitude of the differences between the two paired variables (Sachs 1999). The Wilcoxon test needs ordinaly scaled data, and so the Braun-Blanquet-Index was transformed into an ordinal scale from 1 to 7 according to Jongman *et al.* (1987) (Table 2). Species occurring with less than five records are excluded from the analysis.

Table 2. Transformation of Braun-Blanquet cover values according to Jongman *et al.* (1987).

Braun-Blanquet-Scale of cover values (Dierssen 1990)	r	+	1	2	3	4	5
Transformation according to Jongman <i>et al.</i> (1987)	1	2	3	4	5	6	7

Several parameters were used to characterise the habitat preferences of the bryophyte and lichen species: the Ellenberg indicator values (Ellenberg *et al.* 2001) for light conditions (from 1 occurring in deep shade, to 9 occurring in full light), substrate reaction (from 1 occurring on an extremely acidic substrate, near or below pH 3, to 9 occurring exclusively in the neutral to basic range, around pH 7 and higher) and the tolerance to air pollution, mainly SO<sub>2</sub> and NO<sub>2</sub>, according to Frahm (1998), Ellenberg *et al.* (2001) and Franzen (2001a) (1 very low, to 9 very high). We did not take the nutrient values into consideration because they are problematic for lichens (Ellenberg *et al.* 2001) and do not exist for bryophytes. Differences between the medians of the Ellenberg indicator values were checked with the

Kruskall-Wallis-test (Sokal & Rohlf 1995). Data analysis was carried out using the statistical programs SPSS for Windows version 11.5 (Anon. 2001).

## Results

The epiphytic vegetation on the 47 trunks in 1990 included 36 taxa: 22 bryophyte species and 14 lichen species. In 2003, 22 bryophytes and 13 lichens were recorded.

Tables 3 and 4 show significant differences in the frequency and cover of lichens and bryophytes on the 47 trunks between 1990 and 2003. According to changes in frequency and cover-abundance-indices, two species groups can be distinguished:

1. Species with a significant decrease in the frequency/cover-abundance-index, and
2. Species with a significant increase in the frequency/cover-abundance-index.

*Table 3.* Epiphytic bryophyte and lichen species with significant frequency changes in Serrahn (n = 47 trunks) between 1990-2003 and their indicator values for light conditions, substrate reaction (Ellenberg *et al.* 2001) and tolerance to air pollution (toxitolance) (Ellenberg *et al.* 2001, Frahm 1998, Franzen 2001a). Significance levels: \*: p<0.05, \*\*: p<0.01, \*\*\*: p<0,005.

Significant differences (p>0,05) between the median of indicator values in bold.

	frequency		Ellenberg indicator values		
	1990	2003	light	reaction	toxitolance
Significant decrease in frequency					
<i>Cladonia spec.</i> ***	46	30	-	-	-
<i>Lecanora conizaeoides</i> ***	46	0	7	2	9
<i>Lophocolea heterophylla</i> **	24	10	4	3	7
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> **	9	0	6	3	8
<i>Dicranum scoparium</i> *	42	32	5	4	8
			median 5.5	<b>median 3.0</b>	<b>median 8.0</b>
Significant increase in frequency					
<i>Brachythecium rutabulum</i> ***	3	37	5	x	8
<i>Brachythecium salebrosum</i> ***	1	15	6	6	-
<i>Dimerella pineti</i> ***	0	31	3	4	6
<i>Pyrenula nitida</i> ***	4	22	3	5	5
<i>Arthonia spadicea</i> **	0	8	2	4	5
<i>Isothecium alopecuroides</i> *	5	15	5	6	4
<i>Metzgeria furcata</i> *	3	9	5	6	3
			median 5.0	<b>median 5.5</b>	<b>median 5.0</b>

There are significant differences in the median Ellenberg reaction and toxitolance values between the two groups with changed frequency (Table 3). All the species that have disappeared or have decreased indicate very acid to rather acid substrate conditions (median reaction value 3.0). The toxitolance of these species varies from rather high to very high (median toxitolance value 8.0). In this species group, the complete loss of the extremely toxitolerant crustose lichens *Lecanora conizaeoides* and *Scoliciosporum chlorococcum* is remarkable.

By contrast, the species that are increasing or are new occurrences are indicators for moderately acid to subneutral conditions (median reaction value 5.5). They show a rather low to moderate



resistance to atmospheric pollution (median toxitolerance value 5.0). An exception is the proliferation of the ubiquitous and highly toxitolerant bryophyte *Brachythecium rutabulum*.

The median light values between the species groups do not differ significantly. The species occur under half-light to half-shade conditions.

Table 4 lists taxa with significant cover changes during the period of observation. Comparison of the cover-abundance-indices of the species on the trunks in 1990 and 2003 gives almost the same results as the comparison of frequency (Table 3). The set of decreased species is identical and that of increased species is to more than 50% overlapping.

*Table 4.* Epiphytic bryophyte and lichen species with significant changes in cover-abundance indices (according to Braun-Blanquet in Dierssen (1990)) in Serrahn (n = 282 relevés) between 1990 and 2003. Significance levels: \*\*\* = p < 0,005, \*\* = p < 0,01, \* = p < 0,05.

<i>Species</i>	Cover 1990							Cover 2003						
	r	+	1	2	3	4	5	r	+	1	2	3	4	5
<b>Significant decrease</b>														
<i>Cladonia spec.</i> ***	15	18	18	15	5	1		5	14	5				
<i>Lecanora conizaeoides</i> ***			5	29	37	39	10	9						
<i>Dicranum scoparium</i> *	5	14	9	7	3	2	1	5	14	11	2			
<i>Lophocolea heterophylla</i> *	1	5	5	2				1	1					
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> *			3	9	6	3								
<b>Significant increase</b>														
<i>Brachythecium rutabulum</i> ***				1	1			1	2	3	13	5	1	
<i>Dimerella pineti</i> ***									14	9	6			
<i>Hypnum cupressiforme</i> ***	3	5	14	20	20	14	8	4	8	11	29	41	28	6
<i>Metzgeria furcata</i> *			1	3		1			5	5	2	1		
<i>Plagiothecium laet. var. laet./dentic.</i> ***		3							5	5	9	1		
<i>Pyrenula nitida</i> ***				2					6	5	4	3		

## Discussion

The formation and dynamics of epiphytic communities in woodlands are significantly determined by the forest history, microclimate and substrate specificity (e.g. Aude & Poulsen 2000, Peterson & McCune 2001, Vanderpoorten & Engels 2002). Furthermore, the hitherto under-investigated capacities of species for dispersal and colonisation also play an important role (Gilbert 1992). The pH-value of the bark is a key factor for the performance of epiphytic species (Hauck 1998, Hobohm 1998, Koperski 1998, Schuhmacher 2000), and in recent decades it has been strongly influenced by high SO<sub>2</sub>- and N-pollution (Frahm & Solga 1999, Stapper 2000).

The analysis of the epiphyte-mapping in 1990 and 2003 shows significant changes in species frequency and cover (Tables 3 and 4). Acidophytic species have clearly declined while subneutrophytic and nitrophytic species have increased significantly. The declining frequency of acidotolerant species correlates with the strongly reduced sulphur loads in recent years. In particular, the toxitolerant lichens *Lecanora conizaeoides* and *Scoliciosporum chlorococcum* occurred commonly in 1990, but have disappeared during the last decade. We interpret this as a sign of declining sulphur

pollution. Wirth (1995) states that the crustose lichen *Lecanora conizaeoides* flourishes under acid atmospheric pollution. This is in line with findings by Dolnik & Wirth (2003) in woodlands of Baden-Wuerttemberg or by Stapper (2002) in woodlands of North Rhine-Westphalia.

The significant increase both in frequency and cover of the liverwort *Metzgeria furcata* as well as of the crustose lichen *Pyrenula nitida* may reflect an improvement in the substrate conditions for subneutrophytic species, i. e. an increase in the bark-pH-values. Both species are considered as indicators for moderately acid to subneutral substrate conditions and are low-moderate toxitolerant to air pollution. Measurements of the pH-value of their localities on *Fagus sylvatica* in Serrahn resulted in median values of 6.2 (*Pyrenula nitida*) and 5.5 (*Metzgeria furcata*) (von Oheimb *et al.* 2003). *Metzgeria furcata* spreads particularly with the aid of vegetative dispersal units (adventitious thalli) (Frahm & Frey 1992). This effective dispersal mode enables this species to spread rapidly under favourable habitat conditions (Nebel & Philippi 2001). Koperski (1998) also observed that *Metzgeria furcata* and other bryophytes with a high dispersal power had increased in Lower Saxony.

The bryophytes *Hypnum cupressiforme*, *Brachythecium rutabulum* and *Plagiothecium laetum* var. *laetum/denticulatum* have significantly increased too. These species fruit frequently and abundantly. In addition, they flourish under nitrogen pollution (Nebel & Philippi 2001). *Brachythecium rutabulum* is known as a nitrophytic species (Frahm & Solga 1999) which grows on eutrophic woodland sites (Dierssen 2001). The expansion of nitrophytic species has been interpreted as a consequence of constantly high nitrogen inputs by Frahm (1998) and Dolnik & Wirth (2003). Furthermore, experimental investigations have shown that growth of these and other expanding species were stimulated by nitrogen compounds (Solga 2003).

The increase of nitrophytic species suggests that the problem of air pollution due to sulphur inputs may have shifted to a problem of nitrogen fertilization (Frahm 2001). Although high nitrogen loads promote nitrophytic species, an indirect deleterious effect can be observed on epiphytic bryophytes and lichens. Nitrogen-stimulated algal growth may affect or even prevent the development of sensitive lichens (Schöller 1997). Arup *et al.* (1996) observed in Swedish forest stands a decrease in the vitality of the lichen *Pyrenula nitida* due to increased algal cover. Moreover, high nitrogen inputs lead to a widening growth of the trees and consequently to a disruption of slow-growing lichen thalli (Ernst & Hanstein 2001).

The conservation and encouragement of a habitat-specific and species-rich bryophyte and lichen flora is therefore only possible with reduced nitrogen pollution. There is a direct link between this and the problems with eutrophication which are now being intensively discussed by conservationists (e.g. Carroll *et al.* 2000, Bergamini & Pauli 2001, Landesamt für Ökologie 2003).

## Acknowledgements

We wish to thank Dr. Irene Bisang and anonymous reviewers for advice on early versions of this manuscript and to Dr. A. C. Pont, Goring-on-Thames (England), for checking the English of this paper. Furthermore we are indebted to Prof. L. Tibell, University of Uppsala (Sweden), for confirming the identification of *Chaenothecopsis pusilla* and to the Landesamt für Umwelt, Naturschutz und Geologie Mecklenburg-Vorpommern for providing us with unpublished pollution datas.

## References

- Anon., 2001. *SPSS for Windows*. Release 11.0.1. Chicago: SPSS Inc.
- Arup, U., Ekman, S., Kärnefelt, I. & Mattsson, J.-E., 1997. Skyddsvärda lavar in sydvästra Sverige. SFB-förlaget: Lund.
- Aude, E., Poulsen, R. S., 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish Fagus forests. *Applied Vegetation Science* 3: 81–88.
- Barkman, J. J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Gorcum.
- Bates, J. W., 2000: Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. In: Shaw, A.J. & Goffinet, B., *Bryophyte Biology*. Cambridge: University Press.
- Bergamini, A., Pauli, D., 2001: Effects of increased nutrient supply on bryophytes in montane calcareous fens. *Journal of Bryology* 23: 331-339.
- Carroll, J. A., Johnson, D., Morecroft, M., Taylor, A., Caporn, S. J. M., Lee, J. A., 2000: The effect of long-term nitrogen additions on the bryophyte cover of upland acidic grasslands. *Journal of Bryology* 22: 83-89.
- Dierssen, K., 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- Dierssen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. Stuttgart: Cramer.
- Dolnik, C., Wirth, V., 2003. Lichens as indicators for changes of air pollution in forests of South-Western Germany. Abstract. In: *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 33: 314.
- Ellenberg, H., Weber, H. , Düll, R., Wirth, V., Werner, W., 2001. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3., durchgesehene Auflage. *Scripta Geobotanicae* 18: 1–262.
- Ernst, G., Hanstein, U., 2001. Epiphytische Flechten im Forstamt Sellhorn – Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *NNA-Berichte* 2: 28–83.
- Frahm, J.-P., 1998. Moose als Bioindikatoren. Wiesbaden: Quelle & Meyer.
- Frahm, J.-P., 2001. *Biologie der Moose*. Berlin, Heidelberg: Spektrum Akademie Verlag.
- Frahm, J.-P., Frey, W., 1992. *Moosflora*. 3. Auflage. Stuttgart: Ulmer.
- Frahm, J.-P., Solga, A., 1999. Der Einfluss von Stickstoffimmissionen auf Moose und Flechten. *Bryologische Rundbriefe* 28: 1–10.
- Franzen, I., 2001a. Entwurf zu einer VDI-Richtlinie für die Kartierung epiphytischer Moose. *Bryologische Rundbriefe* 45: 1–5.
- Franzen, I., 2001b. Epiphytische Moose und Flechten als Bioindikatoren der Luftgüte am Westrand des Ruhrgebietes. *Limprichtia* 16: 1-85.
- Gilbert, O. L., 1992. Lichen reinvasions with declining air pollution. In: Bates, J.W. & Farmer, A. M. (eds.): *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford: Clarendon Press.
- Gries, C., 1996. Lichens as indicators of air pollution. In: Nash III, T.H.: *Lichen Biology*. Cambridge: University Press.
- Hauck, M., 1998. Die Flechtenflora der Gemeinde Amt Neuhaus (Nordost-Niedersachsen). *Tuexenia* 18: 451–461.
- Hawksworth, D. L., Rose, F., 1970. Qualitative scale for estimating sulphur dioxide air pollution in England and Wales using epiphytic lichens. *Nature* 227: 145–148.

- Herk, C. M. v., 1999. Mapping of ammonia pollution with epiphytic lichens in the Netherlands. *Lichenologist* 31: 9–20.
- Hobohm, C., 1998. Pflanzensoziologie und die Erforschung der Artenvielfalt. Wiehl: Martina Galunder Verlag.
- Jongman, R. H. G., ter Braak, C. J. F., Tongeren, O. F. R. v. (eds.), 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Wageningen: Pudoc.
- Koperski, M., 1998. Verbreitung und Vergesellschaftung schwach acidophiler bis schwach basiphiler epiphytischer Moose in Eichen-Buchenaltbeständen des niedersächsischen Tieflandes. *Herzogia* 13: 63–80.
- Koperski, M., Sauer, M., Braun, W., Gradstein, S. R., 2000. Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenreihe für Vegetationskunde 34: 1–519.
- Landesamt für Ökologie (ed.), 2003. Schleichende Umweltbelastung durch diffuse Einträge - ein Thema ökologischer Nachhaltigkeitspolitik. Hildesheim.
- Masuch, G., 1993. Biologie der Flechten. Wiesbaden: Quelle & Meyer.
- Müller, F., 1993. Moose und Flechten in zwei Naturwaldreservaten (Totalreservaten) im östlichen Deutschland. *Herzogia* 9: 543–572.
- Muhle, H., 1977. Ein Epiphytenkataster niedersächsischer Naturwaldreservate. *Mitteilungen der Floristisch-Soziologischen Arbeitsgemeinschaft* 19/20: 47–62.
- Mulgrew, A., Williams, P., 2000. Biomonitoring of air quality using plants. In: WHO Collaborating Centre for Air Quality Management and Air Pollution Control (eds.). Air Rep. No. 10, Berlin.
- Nationalparkamt Mecklenburg-Vorpommern & Nationalparkamt Müritz, 1995/96. Nationalparkplan als Pflege- und Entwicklungsplan für den Müritz-Nationalpark. Unpubl. mscr.: Neustrelitz.
- Nebel, M., Philippi, G. (Hrsg.), 2001. Die Moose Baden-Württembergs, Band 2. Stuttgart: Ulmer.
- Oheimb, v. G., Friedel, A., Westphal, C., Härdtle, W., 2003. Sukzessionsforschung und Ableitung waldbaulich nutzbarer Informationen in naturnahen Buchenwäldern mit langjährig ungestörter Walddynamik im Nordostdeutschen Tiefland. unpubl. Forschungsabschlussbericht: Universität Lüneburg.
- Otte, V., 2002. Untersuchungen zur Moos- und Flechtenvegetation der Niederlausitz. Ein Beitrag zur Bioindikation. *Peckiana* 2: 1–340.
- Peterson, E. B., McCune, B., 2001. Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science* 12: 511–524.
- Sachs, L., 1999. Angewandte Statistik. Berlin: Springer.
- Schöller, H., 1997. Some aspects concerning the influence of substrate, biotope and organism-specific factors on decline and threat of lichens in central Europe, in particular Hesse (Germany). In: Kappen, L. (ed.): New species and novel aspects in ecology and physiology of lichens. In honour of O. L. Lange. *Bibliotheca Lichenologica* 67: 267–276.
- Scholz, P., 2000. Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. Schriftenreihe für Vegetationskunde 31: 1–298.
- Schuhmacher, A., 2000. Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern unter dem Einfluss der Forstwirtschaft. *Dissertationes Botanicae* 331: 1–176.
- Sokal, R. R., Rohlf, F. J., 1995. Biometry, 3. Aufl. New York: Freeman and Company.
- Solga, A., 2003. Untersuchungen zur Eignung von Moosen als Bioindikatoren atmosphärischer Stickstoffeinträge. PhD Thesis: University Bonn.
- Stapper, N. J., 2000. Epiphytische Moose und Flechten auf Walddauerbeobachtungsflächen. *LÖBF-Mitteilungen* 4: 67–74.
- Stapper, N. J., 2002. Veränderung der Immissionsbelastung nordrhein-westfälischer Waldökosystem-Dauerbeobachtungsflächen zwischen 1999 und 2001 ermittelt mit epiphytischen Moosen und Flechten als Bioindikatoren. *Limprichtia* 20: 179–204.
- Stapper, N. J., Franzen, I., Gohrbandt, S., Frahm, J.-P., 2000. Moose kehren ins Ruhrgebiet zurück. *LÖBF-Mitteilungen* 2: 12–21.

- Umweltbundesamt, 1999. Jahresbericht 1998 aus dem Messnetz des Umweltbundesamtes. Text 66: 1-13.
- Umweltbundesamt, 2002. Jahresbericht 2001 aus dem Messnetz des Umweltbundesamtes. Text 69: 1-13.
- Umweltbundesamt, 2003. Jahresbericht 2003 aus dem Messnetz des Umweltbundesamtes. Text 89: 1-14.
- Vanderpoorten, A., Engels, P., 2002. The effects of environmental variation on bryophytes at a regional scale. *Ecography* 25: 513–522.
- Wirth, V., 1995. *Die Flechten Baden-Württembergs, Teil II*. 2. Aufl. Stuttgart: Ulmer.

## **Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens – a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany**

### **Abstract**

The objective of this study was to analyse the environmental variables that determine the species diversity and the species composition of epiphytic bryophytes and lichens in unmanaged and managed beech (*Fagus sylvatica*) forests. In the lowlands of NE Germany two beech forests (one managed and one unmanaged) were compared, each 110 ha in size. The epiphytic vegetation on 200 beech trees (100 per study site) and seven environmental variables (structural and microclimatic variables) were recorded. The total number of species recorded in the unmanaged forest is higher than in the managed forest but does not differ significantly when species diversity is calculated per mantle area unit of the trees. Species diversity and species composition are closely linked to the diameter of the trees, which is a good indicator for the heterogeneity of microsites. Light availability is the most important variable affecting the species composition but is of minor importance for the species diversity, particularly for the unmanaged forest. Species typical for the unmanaged forest are shade-tolerant and often appear in small populations, whereas indicator species of the managed forest prefer half-shade to half-light conditions and are in the tendency more toxitolerant. In conclusion, many of the endangered cryptogams that are now widely restricted to unmanaged forest ecosystems with a continuity of particular microsites. In managed forests they only survive when forest management ensures the continuous occurrence of large and old trees with the aim of sustaining the diversity of epiphytic cryptogams.

### **Introduction**

Epiphytic bryophytes and lichens are an integral component of forest ecosystems and represent a characteristic part of the plant species diversity (Lesica *et al.* 1991). Moreover, epiphytic bryophytes and lichens have important ecosystem functions, as they increase the structural complexity, influence nutrient cycles and moisture retention, and provide habitats, food and nest material for animals (Rhoades, 1995).

Several studies have been conducted to analyse the habitat requirements of epiphytic bryophytes and lichens in temperate and boreal forest ecosystems (synopsis in Aude and Poulsen 2000). Because bryophytes and lichens are poikilohydrous organisms, they are particularly sensitive to changes in the microclimatic conditions of their habitats (Barkman 1958, Söderström 1988, Chen *et al.* 1995). Some species occur exclusively in the moist, shaded forest interior and are less adapted to desiccation. Many populations of these species thus become extinct when atmospheric humidity decreases due to changes in the forest canopy structure (Hallingbäck and Hodgetts 2000). Some epiphytic bryophytes and lichens, particularly the rare ones, are stenotopic and require a long habitat continuity, for example substrates such as old or large trees (Gustafsson *et al.* 1992). These species are often characterised by low growth rates and low dispersal capacities (Steward 1995, Scheidegger *et al.* 2000). Moreover,

bryophytes and lichens are particularly sensitive to atmospheric pollution (Mulgrew and Williams 2000). Forest management and air pollution are considered to be the major threats for bryophytes and lichens in forests Europe-wide. In managed forests in particular, the population sizes of many bryophytes and lichens have decreased or populations have even become extinct because of the effects of silvicultural measures (Hallingbäck and Hodgetts 2000, Scheidegger *et al.* 2000).

In recent years, several studies have analysed the effects of forest management on the species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens, mainly in conifer forests in North America and Europe. Only a few studies have focused on beech (*Fagus sylvatica*) forest ecosystems, and many of them have only considered the bryophyte flora. In addition, there is a lack of studies which compare managed and unmanaged beech forest ecosystems.

The objective of this study is to analyse the effects of management on the species diversity and the species composition of epiphytic bryophytes and lichens in beech forests in the lowlands of northern Germany. The following questions have been addressed in our investigations: (i) Which environmental variables determine the species diversity and the species composition of epiphytic bryophytes and lichens in unmanaged and managed beech forests? (ii) Which species may serve as indicator species for unmanaged and managed beech forests? (iii) What are the habitat requirements of these species?

## Methods

### *Study area*

Field studies were carried out in two forests (Serrahn, Wilhelminenhof) situated 10 km east of Neustrelitz, federal state of Mecklenburg-Vorpommern (53°20'–53°25'N, 13°8'–13°13'E). The climate of the study area is suboceanic with a mean annual precipitation of 584 mm and a mean annual temperature of 7.9 °C. Prevailing soil types in both forests are dystric cambisols, podzoluvisols and luvisols. The natural forest vegetation in both forests can be assigned to acidophytic beech forests (*Luzulo-Fagetum*) on dystric cambisols and podzoluvisols, and to mesophytic beech forests (*Galio-Fagetum*) on luvisols (forest types according Ellenberg, 1996). In the unmanaged beech forest Serrahn, a study site of 110 ha was investigated in which no silvicultural measures have been undertaken since at least 1961 (Oheimb *et al.* 2004). For the comparison we selected a nearby managed beech forest (Wilhelminenhof, 110 ha in size). In this forest, the shelterwood system is applied. Both forests are shown as forest areas on maps from the 17<sup>th</sup> century onwards, indicating that these areas have been forested at least since that time.

### *Sampling design*

Sampling design was organized to represent all structural types that had developed in the forests being studied. Based on the density and height structure of trees in the uppermost canopy layer, the cover of the canopy layer and the abundance of regeneration, the following developmental phases were

distinguished in the unmanaged Serrahn forest: gap, innovation phase, aggregation phase, early biostatic phase, late biostatic phase and degradation phase (cf. Oldeman 1990, Emborg *et al.* 2000; Oheimb *et al.* 2004). The spatial distribution of these developmental phases was registered in a texture map using colour infrared aerial photographs (program Microstation, AFL 1998). By means of this map, 45 circular sample plots of 0.1 ha were selected to represent the full range of developmental phases within the Serrahn beech forest. Each phase was represented by 10 sample plots, with the exception of the aggregation phase (5 plots) and the early biostatic phase which was not sampled because of its small spatial extent in Serrahn.

In the managed beech forest, 45 circular sample plots were similarly selected. Young stands were considered as the innovation and aggregation phases. Mature stands were assigned to one of the remaining developmental phases depending on the degree to which preparatory cuttings (thinning) and regeneration cuttings had been applied and regeneration had been established. The late biostatic phase was lacking here. Reflecting the sampling in the unmanaged forest, each phase was represented by 10 sample plots with the exception of the aggregation phase (5 plots).

In each sample plot, two beech trees of the upper canopy were randomly chosen, and in the sample plots representing the aggregation phase four beech trees were examined. A total of 20 trees per developmental phase was thus analysed in both forest types. The total number of trees investigated amounts to 200 (i.e. 100 sampling units in the unmanaged, and 100 in the managed forests).

#### *Data collection*

On the selected trees, the presence of all epiphytic bryophytes and lichens was recorded from the trunk base to a height of 2 m during winter and spring 2003. The nomenclature follows Koperski *et al.* (2000) for bryophytes and Scholz (2000) for lichens. Species of the genus *Orthotrichum* are treated as *Orthotrichum* spec. because of the lack of fertile specimens. *Hypnum cupressiforme* agg. includes the species *Hypnum cupressiforme* and *Hypnum andoi*.

In addition, we recorded

- diameter at breast height (dbh, measured at 1.3 m height);
- bark texture at 0–2 m above ground level in a 3-stage ordinal scale: 1 – smooth, 2 – smooth-fissured, 3 – fissured;
- number of growth anomalies (scars, tumours, wounds, cavities, epicormic branches) at 0–2 m above ground level.

In each sample plot the following environmental variables were recorded:

- basal area and number of all living trees (tree density) with a dbh  $\geq 7$  cm;
- cover of the tree and shrub layer, estimated in percent.

Table 1 gives an overview of the mean values, standard deviation and range of the environmental variables investigated.



*Table 1* Arithmetic means, standard deviation (SD) and range of environmental variables (metric), *n* of counts and range for ordinal scaled variables; unmanaged forest: Serrahn, managed forest: Wilhelminenhof; *n* of trees investigated per forest = 100, *n* of sample plots per forest = 45.

Variable (abbreviation), unit	Scale	Serrahn		Wilhelminenhof	
		Mean values $\pm$ SD	Range	Mean values $\pm$ SD	Range
Diameter at breast height, cm	tree	51 $\pm$ 28	2–107	46 $\pm$ 22	1–94
Bark texture	tree	1: 36, 2: 28, 3: 36	1–3	1: 48, 2: 39, 3: 13	1–3
Number of growth anomalies	tree	0.9 $\pm$ 1.0	0–3	0.5 $\pm$ 0.8	0–3
Basal area, m <sup>2</sup> /ha	plot	25 $\pm$ 9	7–49	25 $\pm$ 8	2–37
Tree density, number of trees/ha	plot	270 $\pm$ 260	40–1030	390 $\pm$ 680	20–2510
Cover of tree layer, %	plot	64 $\pm$ 28	5–95	64 $\pm$ 27	5–95
Cover of shrub layer, %	plot	8 $\pm$ 14	0–70	6 $\pm$ 17	0–70

### Data analysis

In this study we use the term “species diversity” as an expression for the species number per tree and for the total species number found on all 100 trees investigated per forest. The species number per square metre was calculated in order to eliminate the effect of the area dependency of the species number, as the trees differed in dbh (Bader *et al.* 1995). The species-area relation of the epiphytics can be conveniently described by a power function ( $S (m^2) = 10^{(lg(S) - lg(A) \cdot 0.4609)}$ ). Differences between the mean number of species per square metre in the unmanaged and managed forests were tested for statistical significance with the Mann-Whitney *U*-Test. Spearman rank correlation was applied to detect highly correlated and thus redundant environmental variables. The threshold value for deciding on redundancy was set to a correlation coefficient of 0.8. As none of the correlation coefficients exceeded  $r = 0.8$ , all of them were used for the further analyses.

The impact of environmental variables on the species number per tree was analysed with a stepwise multiple regression, considering the species number per tree as dependent variable. This analysis was carried out separately for the trees of the unmanaged and managed forests. All metric data were log transformed (Zar 1999).

The impact of environmental variables on the species composition was analysed by an indirect gradient analysis (DCA, using CANOCO version 4.0, ter Braak and Šmilauer, 1998). Only species occurring on at least four trees were included in the analysis following the suggestions of ter Braak and Prentice (1988). Correlations between the sample scores and the environmental variables were shown with a biplot diagram (ter Braak and Šmilauer 1998).

To detect indicator species, differences in presence degrees between the two forest types were tested with two-tailed  $\chi^2$ -test. Fisher’s exact test was used when one of the expected presence degrees in the contingency table was less than 5 (Zar 1999). Indicator species are defined as species with statistically significantly higher frequencies in one of the forests. In addition, all species occurring on four trees and restricted to one of the forests were also considered as an indicator species (although the significance level of Fisher’s exact test then amounts to 0.06).

To identify the habitat preferences of indicator species in the two forest types, presence-absence values of these species were related to environmental variables by performing a stepwise logistic regression. Selection of predictors was stopped when none of those remaining resulted in a model improvement at 0.05 level.

Ecological preferences of species were assessed using indicator values for light, moisture and substrate reaction (Ellenberg *et al.* 2001). For the toxitolerance of bryophytes we refer to Frahm (1998) and Franzen (2001), and for lichens to Ellenberg *et al.* (2001). As recommended by Dzwonko (2001) we calculated mean indicator values for comparison of the ecological demands of the indicator species of the two forest types. For checking the differences between the mean indicator values the Mann-Whitney *U*-Test was used. The characterisation of life strategy types for bryophytes according to the approach of During (1992) follows Dierssen (2001). With the exception of the DCA, all statistical analyses were executed in SPSS version 11.5 (Anon. 2001).

## Results

### *Species diversity*

A total of 58 species was recorded on the 200 trees, 32 bryophyte species and 26 lichen species. The total number of species was higher in the unmanaged forest than in the managed forest (Table 2) but 60% of the species recorded in the unmanaged forest were found on less than four trunks. The mean number of all species and the mean number of bryophytes did not differ significantly between the unmanaged and managed forests. The mean number of lichens was significantly higher in the unmanaged forest (Table 2).

	Unmanaged forest	Managed forest	
Total number of species	49	35	<i>Table 2</i> Total number of species and mean number of species per tree (per m <sup>2</sup> mantle area; ± standard deviation SD) for bryophytes and lichens in the unmanaged and managed forests ( <i>n</i> = 100 trees per forest; investigated substrate surface (sum of tree mantle area) in the unmanaged forest: 345 m <sup>2</sup> and in the managed forest: 296 m <sup>2</sup> ), statistically significant differences in boldface characters ( <i>p</i> < 0.05).
Total number of bryophytes	27	18	
Total number of lichens	22	17	
Mean number of species	3.0 ± 1.1 SD	2.7 ± 1.0 SD	
Mean number of bryophytes	1.7 ± 1.2 SD	1.5 ± 0.9 SD	
Mean number of lichens	<b>1.1 ± 1.0 SD</b>	<b>0.8 ± 0.9 SD</b>	

For both forests, diameter at breast height was the most important variable explaining the number of species per tree (Table 3), species number per tree increased with increasing dbh. In addition, for the managed forest tree density was significantly positively related to the species number per tree.

Table 3 Multiple regression models for the unmanaged and managed forests, with species number per tree as dependent variable and the environmental variables as predictor variables.

	Variables	R	adjusted R <sup>2</sup>	F	beta	p
Unmanaged forest	diameter at breast height	0.75	0.57	127.51	0.75	< 0.001
Managed forest	diameter at breast height	0.80	0.63	73.32	0.58	< 0.001
	tree density				0.32	< 0.001

### Species composition

The first two DCA axes explained 29% of the total variance of species data (total inertia = 2.322, length of gradients 3.54 and 4.15 SD units, respectively). The first axis (eigenvalue 0.49) mainly represented a light gradient and a gradient in the diameter of the trees (Fig. 1). On this axis, light-demanding species (*Ptilidium pulcherrimum*, *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *Hypocenomyce scalaris*) were placed at the low score end. In addition, these species occurred mainly on trees with high diameters (mean dbh 55 to 63 cm). By contrast, shade tolerant species located on trees with low diameters such as *Porina aenea* (mean dbh 25 cm) were characterised by high scores on the first axis. The second axis (eigenvalue 0.19) was negatively correlated with the number of growth anomalies and with the bark texture. Along this axis, *Brachythecium rutabulum* and *Metzgeria furcata* showed the lowest species scores, and *Plagiothecium laetum* var. *curvifolium* and *Lophocolea heterophylla* were placed at the high score end (Fig. 1).

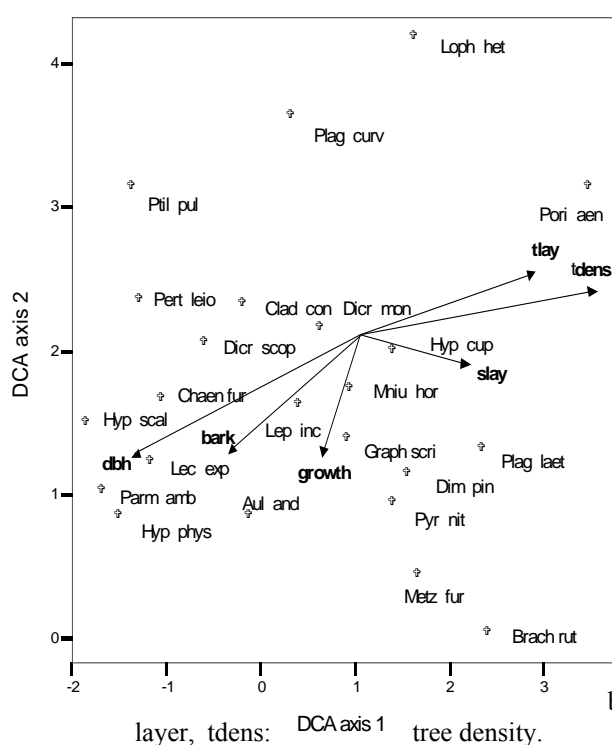


Figure 1 DCA ordination (biplot) of epiphytic bryophyte and lichen species (occurring at least on four trees;  $n = 23$ ). Vectors indicate correlations between tree scores (trees investigated;  $n = 200$ ) and corresponding environmental variables; only correlations significant at the level of  $p < 0.05$  are considered.

Abbreviations: Aul and: *Aulacomnium androgynum*, Brach rut: *Brachythecium rutabulum*, Chaen fur: *Chaenotheca furfuracea*, Clad con: *Cladonia coniocraea*, Dicr scop: *Dicranum scoparium*, Dim pin: *Dimerella pineti*, Graph scri: *Graphis scripta*, Hyp cup: *Hypnum cupressiforme* agg., Hyp scal: *Hypocenomyce scalaris*, Hyp phys: *Hypogymnia physodes*, Lec exp: *Lecanora expallens*, Lep inc: *Lepraria incana*, Loph het: *Lophocolea heterophylla*, Metz fur: *Metzgeria furcata*, Mniun hor: *Mniun hornum*, Dicr mon: *Dicranum montanum*, Pert leio: *Pertusaria leioplaca*, Parm amb: *Parmeliopsis ambigua*, Plag curv: *Plagiothecium laetum* var. *curvifolium*, Plag laet: *Plagiothecium laetum* var. *laetum*, Pori aen: *Porina aenea*, Ptil pul: *Ptilidium pulcherrimum*, Pyr nit: *Pyrenula nitida*, dbh: diameter at breast height, bark: bark texture, tlay: cover of tree layer, slay: cover of shrub

*Indicator species for the unmanaged and managed forests*

Five species had significantly higher presence degrees in the unmanaged forest than in the managed (*Brachythecium rutabulum*, *Chaenotheca furfuracea*, *Dimerella pineti*, *Graphis scripta*, *Pyrenula nitida*). Four species (*Aulacomnium androgynum*, *Lecanora expallens*, *Parmeliopsis ambigua*, *Ptilidium pulcherrimum*) showed significantly higher presence degrees in the managed forest (Table 4).

*Table 4* Presence degrees of epiphytes on *Fagus sylvatica* in the unmanaged (Serrahn = S) and the managed forests (Wilhelminenhof = W; *n* of trees per forest = 100). Significantly higher frequencies in one of the forests in bold type ( $\chi^2$ -test or Fisher's exact test: # *p* = 0.06, \* *p* < 0.05, \*\* *p* < 0.01, \*\*\* *p* < 0.001). Values in parentheses give frequencies of species on trees with a dbh  $\geq$  70 cm (unmanaged forest *n* = 26, managed forest *n* = 6 trees).

Abbreviations: (e): endangered species according to Ludwig *et al.* (1996), Wirth *et al.* (1996); (i): indicator species for ecological continuity or forest continuity according to Rose (1976), Printzen *et al.* (2002); L: light indicator value, M : moisture indicator value, R: reaction indicator value according to Ellenberg *et al.* (2001); T: toxitolerance indicator value according to Ellenberg *et al.* (2001) for lichens and Frahm (1998) and Franzen (2001) for bryophytes; LS: life strategy types according to Dierssen (2001), c: colonists, cp: pionier colonists, s: short-lived shuttle, p: perennials, pc: competitive perennials, ps: stress tolerant perennials, l: long-lived shuttle.

Species	S	W	L	M	R	T	LS	Species	S	W	L	M	R	T	LS
<i>Hypnum cupressiforme</i> agg.	87 (26)	82 (6)	-	-	-	-	ps	<i>Cladonia fimbriata</i>	0	2	7	x	4	-	
<i>Dicranum montanum</i>	71 (25)	74 (5)	6	5	2	5	pc	<i>Dicranoweisia cirrata</i>	0	2	7	5	5	8	cp
<i>Lepraria incana</i>	72 (24)	71 (6)	4	3	3	9		<i>Dicranum tauricum</i>	2 (2)	0	4	4	3	8	pc
<i>Lophocolea heterophylla</i>	29 (13)	41 (2)	4	4	3	7	cp	<i>Isothecium alopecuroides</i>	2 (1)	0	5	5	6	4	ps
<i>Porina aenea</i>	27 (3)	20	3	4	5	7		<i>Plagiothecium succulentum</i>	2	0	5	6	2	-	pc
<i>Dicranum scoparium</i>	30 (12)	20 (1)	5	4	4	8	pc	<i>Pohlia nutans</i>	1 (1)	1	5	4	2	-	cp
<i>Brachythecium rutabulum</i> *	<b>30</b> (9)	18	5	4	x	8	cp	<i>Herzogiella seligeri</i>	1	1	5	5	4	-	ps
<i>Cladonia coniocraea</i>	30 (12)	19 (1)	5	x	4	-		<i>Xanthoria candelaria</i>	0	2	7	3	6	5	
<i>Plagiothecium laetum</i> var. <i>curv.</i>	11 (7)	18 (2)	5	4	2	-	pc	<i>Brachythecium salebrosum</i>	1	0	6	4	6	-	cp
<i>Dimerella pineti</i> **	<b>21</b> (9)	6 (2)	3	4	4	6		<i>Bryum subelegans</i>	1 (1)	0	5	5	6	8	c
<i>Lecanora expallens</i> **	5 (3)	<b>17</b> (1)	5	3	4	9		<i>Cladonia macilenta</i>	1	0	7	x	2	-	
<i>Metzgeria furcata</i> (e)	13 (3)	10	5	4	6	3	p	<i>Dicranum fuscescens</i>	1	0	7	6	2	-	pc
<i>Graphis scripta</i> *** (e, i)	<b>17</b> (3)	2	3	4	5	5		<i>Eurhynchium striatum</i>	1	0	5	5	6	-	p
<i>Pyrenula nitida</i> *** (e, i)	<b>14</b> (2)	1	3	4	5	5		<i>Frullania dilatata</i> (e)	1	0	8	4	5	2	l
<i>Hypogymnia physodes</i>	6 (2)	8 (1)	7	3	3	8		<i>Isothecium myosuroides</i>	1 (1)	0	4	6	4	4	ps
<i>Parmeliopsis ambigua</i> *	3 (1)	<b>10</b> (1)	6	5	2	7		<i>Homalothecium sericeum</i>	1	0	8	2	7	5	p
<i>Hypocenomyce scalaris</i>	5 (2)	3	6	3	2	8		<i>Lecanora argentata</i> (e, i)	1 (1)	0	5	4	5	4	
<i>Mnium hornum</i>	4 (1)	3	5	6	3	-	l	<i>Lecanora clarothera</i>	0	1	6	3	6	6	
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> #	0	<b>4</b>	7	5	2	7	s	<i>Lepidozia reptans</i>	0	1	4	5	2	-	cp
<i>Aulacomnium androgynum</i> #	0	<b>4</b>	4	5	2	-	c	<i>Melanelia glabratula</i>	1	0	-	-	-	-	
<i>Chaenotheca furfuracea</i> # (e, i)	<b>4</b> (2)	0	3	4	3	3		<i>Opegrapha atra</i> (e)	1	0	4	4	5	6	
<i>Orthotrichum spec.</i>	2	1	-	-	-	-		<i>Platygyrium repens</i> (e)	0	1 (1)	6	6	4	6	ps
<i>Pertusaria leioplaca</i> (e, i)	2 (2)	2 (1)	4	4	5	5		<i>Pertusaria hymenea</i> (e, i)	1	0	5	5	5	3	
<i>Plagiothecium laetum</i> var. <i>laetum</i>	1 (1)	3	4	4	2	-	ps	<i>Phlyctis argena</i>	1	0	5	3	5	6	
<i>Arthonia spadicea</i> (e, i)	2	1	2	4	4	5		<i>Physcia adscendens</i>	0	1	7	3	7	8	
<i>Ceratodon purpureus</i>	2	1	8	2	x	9	c	<i>Plagiothecium nemorale</i>	1 (1)	0	4	6	5	-	p
<i>Cladonia digitata</i>	3	0	5	x	2	8		<i>Platismatia glauca</i> (e)	1	0	7	5	2	5	
<i>Lecanora conizaeoides</i>	1 (1)	2	7	3	2	9		<i>Polytrichum formosum</i>	1	0	4	6	2	-	pc
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	2 (1)	0	5	4	5	-	pc	<i>Tetraphis pellucida</i>	1	0	3	6	1	-	cp

The presence of indicator species for the unmanaged forest was related to four variables: cover of shrub layer, dbh, number of growth anomalies and tree density (Table 5). According to the results of the logistic regression, the probability of the occurrence of these species increased with increasing cover of the shrub layer, with an increasing dbh, with increasing number of growth anomalies and with increasing tree density. Two predictor variables (cover of tree and shrub layer) were important for the explanation of the occurrence of typical species for the managed forest. The probability of the occurrence of these species increased with decreasing tree and shrub layer in the sample plots (Table 5).

Table 5 Logistic regression relating the presence degrees of indicator species for the unmanaged forest and the managed forest to environmental variables.

	Environmental variable	Nagelkerkes R <sup>2</sup>	p
Indicator species unmanaged forest	cover of shrub layer		0.012
	diameter at breast height	0.24	0.037
	number of growth anomalies		0.012
	tree density		0.001
Indicator species managed forest	cover of tree layer	0.30	<
	cover of shrub layer		0.001

The mean indicator values for light differed significantly between the indicator species of the unmanaged and managed forests. Indicator species of the unmanaged forest indicated shade conditions, whilst indicator species of the managed forest preferred semi-shade to semi-light conditions. The mean values for moisture, reaction and toxitolerance showed no significant differences, but there was a tendency for the indicator species of the managed forest to tolerate more acid substrates and to be more toxitolerant (Table 6).

Table 6 Comparison of mean indicator values (light, moisture, reaction, toxitolerance) of the indicator species of the unmanaged forest (*Brachythecium rutabulum*, *Dimerella pineti*, *Graphis scripta*, *Pyrenula nitida*, *Chaenotheca furfuracea*) and the managed forest (*Lecanora expallens*, *Parmeliopsis ambigua*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Aulacomnium androgynum*); statistically significant differences in boldface characters ( $p < 0.05$ ).

	Light	Moisture	Reaction	Toxitolerance
Indicator species unmanaged forest	<b>3.4</b> (n = 5)	4.0 (n = 5)	4.3 (n = 4)	5.4 (n = 5)
Indicator species managed forest	<b>5.5</b> (n = 4)	4.5 (n = 4)	2.5 (n = 4)	7.3 (n = 3)

## Discussion

### *Species diversity and species composition and determining environmental variables*

The higher total species number of the unmanaged compared to the managed forest Table 2 is caused by the high number of rare species (occurring on less than four trees; Table 4). Several factors may account for the differences in species diversity patterns between the two forest types:

- Differences in the diameter distribution and in the density of large trees;
- the heterogeneity of microsites (habitat availability) and the habitat quality;
- factors influencing the dispersal of diaspores;
- different sized species pools which are able to colonise the two forest types.

As shown in Table 2, the total tree mantle area is higher in the unmanaged forest than in the managed forest (345 m<sup>2</sup> versus 296 m<sup>2</sup> for the 100 trees investigated), mostly caused by a higher density of large trees (dbh ≥ 70 cm; Table 4). This may be considered as a structural feature of unmanaged stands, which generally show higher mean diameters and higher densities of large trees than managed forests (Hale *et al.* 1999, Schumacher 2000, Tabaku 2000). In most managed beech stands in central Europe, the target diameter harvesting leads to the continuous removal of trees with a dbh above the threshold value of 60 cm (Döbbeler 2004). As species diversity is area-related, the higher tree mantle area in the unmanaged forest contributes to a higher species diversity.

However, the mean numbers of all species and of bryophytes per mantle area unit (1m<sup>2</sup>) are also higher in the unmanaged forest and even significantly higher for the mean number of lichen species (Table 2). The higher total species number in the unmanaged forest thus cannot be a simple area effect. We suppose that the heterogeneity of microsites (i.e. the habitat availability) and the habitat quality affect the species diversity and composition in both forest types. The dbh was found to be the most important factor affecting the species number per tree and the species composition in both forest types (Table 3, Figure 1). As the area dependency of the species diversity was eliminated in this analysis, the dbh represents information on particular habitat qualities which are related to the dbh. For example, the bark texture becomes increasingly fissured with increasing dbh. In addition, growth anomalies (e.g. scars, tumours) are more frequent on trees with high dbh. These trees are thus characterised by a larger heterogeneity of microsites providing habitats for species with particular ecological requirements. This result is in agreement with the findings of Aude and Poulsen (2000), Schumacher (2000) and McGee and Kimmerer (2002), who also observed an increasing number of species with an increasing phorophyte diameter. As shown in Tables 3 and 4, the total number of species is related to the high number of large trees with a dbh exceeding 70 cm, particularly in the unmanaged forest. In addition, the occurrence of many of the rare species is restricted to these trees. This suggests that many of the rare species must be considered as stenotopic, as they have particular habitat requirements only to be found on old or large trees. As these microsites are absent in most of the managed forests in central Europe due to the lack of large trees, many of them are now red-listed.

In our study, 75% of the red-listed species are significantly more frequent in the unmanaged forest or are even restricted to it.

With increasing diameter, the physical and chemical bark conditions also changes continuously (Barkman 1958). Changing habitat conditions during a continuous dilatation growth may lead to a succession of epiphytes and thus to changes in the species composition on a single tree (Aude and Poulsen 2000). For example, the occurrence of subneotrophytic species such as *Pyrenula nitida* (found on trees with a mean dbh of 59 cm) and *Metzgeria furcata* (mean dbh 53 cm) in rough-barked or wounded stem areas of large trees indicates a change of chemical bark properties with increasing diameter. Measurements of the pH-value of their localities on *Fagus sylvatica* in Serrahn revealed median values of 6.2 for *Pyrenula nitida* and of 5.5 for *Metzgeria furcata* (Friedel and Müller 2004). An increase in the primarily moderately acid pH-value of smooth *Fagus* bark (pH 4.9 to 5.6, Wirth 1980) due to the exudation of basic wound sap was also pointed out by Müller (1993). Chemical bark properties as relevant site parameters for epiphytes have also been emphasised by Hobohm (1998), Koperski (1998) and Ernst and Hanstein (2001). In general, the relatively smooth *Fagus* bark becomes less resinous and more porous and absorbent with increasing age and size of the tree (Barkman 1958). This facilitates the settlement of bryophyte and lichen species (Holien 1997, Schumacher 2000). DCA and regression analyses thus reveal the dbh, bark texture and number of growth anomalies as important parameters affecting the species diversity and composition in the forests investigated (Table 1, Fig. 1), particularly as regards the indicator species for the unmanaged forest (Table 5).

Furthermore are the variables cover of the tree layer and the tree density as a expression of the light conditions important parameters affecting the species composition (Fig. 1). All the species found in the sample plots show a wide range of their light indicator values (Table 4), and the two variables mentioned are closely related to the first DCA axis. Light conditions may have also some effects on the species diversity in the managed forest. However, the tree density as a surrogate for the light conditions was only determined (positively) as a predictor for the species diversity in the managed forest but not in for the unmanaged forest (Table 3). The decreasing epiphytes number with decreasing tree densities in the managed forest may be caused by the abrupt opening of the canopy due to logging. In particular, epiphytes favouring half-shade to shade conditions with a consistent humidity may suffer from this (Esseen and Renhorn 1998, Vellak and Paal 1999, Newmaster and Bell 2002). As pointed out by Chen *et al.* (1995), preparation and regeneration cutting result in an abruptly increased incoming radiation, a greater variation in air temperature and lower humidity. In particular, the high variability of light conditions in managed forests in space (cf. Table 1 for the variable “tree density”) may damage bryophyte and lichen species adapted to more consistent light und humidity conditions (Steward 1995, Scheidegger *et al.* 2000).

Several authors have stressed the importance of dispersal capacities for the species diversity and composition of bryophytes and lichens. In our study, the life strategy types for the bryophytes (according to Dierssen 2001) reveal a higher proportion of perennials and long-lived shuttle species

(73%) in the unmanaged forest than in the managed forest (47%), but a lower proportion of colonists (27% in the unmanaged forest, 53% in the managed forest, Table 4). We interpret this as a consequence of the higher number of old and large trees and a longer habitat continuity in the unmanaged forest (cf. Peterson and McCune 2001, Dettki and Esseen 2003). As pointed out by Steward (1995) and Scheidegger *et al.* (2000), stenotopic bryophytes and lichens with low dispersal capacities, that are often rare, require a long habitat continuity, for example substrates such as old or large trees. Time is needed for species to disperse from the nearest source (Tibell 1992), and the larger the diameter, i. e. the older the tree, the more time species had for colonising a tree. The dispersal strategies of the lichens were not considered in this study because they are unknown for most of the species recorded, and the role of dispersal limitations clearly requires additional research. However, if dispersal limits the distribution of species, their restriction to large and old trees may reflect a greater amount of time and surface area available for intercepting propagules (McGee and Kimmerer 2002).

The effect of the species pool (Pärtel *et al.* 1996) on species diversity patterns of bryophytes in unmanaged and managed forests is difficult to assess, as estimates of the size of the species pool of epiphytic bryophytes typical for (beech) forest ecosystems are not yet available. We consider that the effect of this parameter on the species diversity of bryophytes is comparatively low, as the species diversity of bryophytes per area unit differs only insignificantly between the unmanaged and managed forests (Table 2). This means that the number of woodland bryophytes indicating shady conditions, mesic substrate reaction and intermediate substrate pollution equals the number of more light demanding, acidophytic and toxitolerant species. By contrast, the species diversity of lichens per area unit is significantly higher in the unmanaged forest (Table 2). We consider that this is partly due to a larger species pool of stenotopic lichens finding appropriate conditions in unmanaged forests (Table 4). In NE Germany (Mecklenburg-Vorpommern), 60% of the epiphytic lichens on beech (*Fagus sylvatica*) are red-listed (Litterski 1999). In our study, 78% of the lichens with a significantly higher or restricted abundance in the unmanaged forest are red-listed. These species can be characterised as stenotopic lichens (i.e. shade tolerant and toxiphobous) and a few of them have been characterised as indicators for ecological continuity (see below). As pointed out by Barkman (1958), there are more hygrophytic and more toxiphobous species among the woodland lichens as there are among the woodland bryophytes. Homm and de Bruyn (2000) also characterised the epiphytic woodland lichen flora as stenoecious in terms of their demands for a humid microclimate and habitat continuity.

#### *Habitat requirements of indicator species of the unmanaged and managed forests*

The result of the logistic regression and the comparison shown in Table 6 supports the hypothesis that indicator species for unmanaged forests are shade-tolerant and/or stenotopic, requiring a humid microclimate and microsites mainly to be found on old, large trees (Holien 1997, Kuusinen and Siitonen, 1998; Aude and Poulsen 2000, Schumacher 2000). *Chaenotheca furfuracea* in particular is restricted to trees with a high dbh. This toxiphobous species was observed in the protected deep bark



fissures and root cavities of very large trees (mean dbh 73 cm) and was also classified by Hauck (1998) and Holien (1997) as a shade-tolerant specialist in cavities. The lichens *Pyrenula nitida* and *Graphis scripta* are characterised as moderately acidophytic to subneutrophytic (Ellenberg *et al.*, 2001). These species were mainly found on hygric and basified stem areas due to the exit of basic wound sap on trees with growth anomalies such as wounds or scars (cf. Oheimb *et al.* 2004b). The lichens *Pyrenula nitida*, *Chaenotheca furfuracea* and *Graphis scripta* are also categorised as indicator species for ecological continuity and forest continuity (Rose 1976, Printzen *et al.* 2002). As a consequence of their habitat requirements these three species are generally rare (Pykälä 2004) and are red-listed. Among the indicator species for the unmanaged forest, *Brachythecium rutabulum*, a ubiquitous and highly toxitolerant bryophyte (Nebel and Philippi 2001), was observed mainly on root collars. According to Schumacher (2000), this species is a facultative epiphyte, but it is one of the most abundant species on deadwood in beech forests in central Europe. We therefore consider that the dispersal of this species is promoted by the high quantity and density of deadwood in the unmanaged forest.

By contrast, none of the indicator species for the managed forest (*Lecanora expallens*, *Parmeliopsis ambigua*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Aulacomnium androgynum*) is red-listed or can be assessed as a specialist. According to Tables 5 and 6, these species grow at sites with half-shade to half-light conditions and open stand structures. As a consequence, their sites receive higher nutrient and pollutant depositions than the forest interior (Weathers *et al.* 1995). The tendency for a higher toxitolerance in these species is confirmed by Table 6.

## Conclusions

In summary, the heterogeneity of microsites (correlated with the dbh, bark texture and growth anomalies of trees) is the most important factor influencing the species diversity and composition of epiphytic bryophytes and lichens in unmanaged and managed forests. In addition, cover of tree and shrub layer as well as the tree density as an expression of the light conditions are of great importance for the species composition, but have a minor impact on the species diversity. Indicator species for unmanaged forests are shade-tolerant and stenotopic, requiring particular microsites which are primarily to be found on trees with a high dbh.

Forest management should therefore ensure the continuous presence of large and old, rough-barked trees with particular growth anomalies to sustain or enhance the diversity of epiphytes. This may be obtained by the single tree selection felling method. As shown by Atlegrim and Sjöberg (2004), this felling method mimics the natural disturbances of small scale gap dynamics. Strong changes in the microclimate due to increased radiation, wind and desiccation could thus be minimised.

## Acknowledgements

We thank the Müritz National Park Administration for collaboration and for permission to conduct this study in the Serrahn beech forests. We are grateful to Carsten Hobohm and Birgit Litterski confirming the identification of some lichens and to Annette Bertsch, Dana Heide, Kristin Krauss, Alex Stegemann assisted in the field. The paper has been improved thanks to the comments of anonymous referees. Furthermore we wish to thank Dr. A. C. Pont, Goring-on-Thames (England), for checking the English of this paper. This research was funded by the German Federal Ministry of Education and Research (Research Focus: “Future-Oriented Silviculture”, contract no. 0339756).

## References

- AFL – Arbeitsgruppe forstlicher Luftbildinterpreten 1998. Luftbild-Interpretationsschlüssel II. Bestimmung der natürlichen Altersklasse und der Baumarten von Waldbeständen im Color-Infrarot-Luftbild (CIR-Luftbild). LÖBF-Mitteilungen 4/99: 51-56.
- Anon., 2001. SPSS for Windows. Release 11.5. SPSS Inc., Chicago.
- Atlegrim, O., Sjöberg, K., 2004. Selective felling as a potential tool for maintaining biodiversity in managed forests. *Biological Conservation* 13: 1123-1133.
- Aude, E., Poulsen, R. S., 2000. Influence of management on the species composition of epiphytic cryptogams in Danish *Fagus* forests. *Applied Vegetation Science* 3: 81-88.
- Bader, P., Jansson, S., Jonsson, B. G., 1995. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests. *Biology Conservation* 72, 355-362.
- Barkman, J. J., 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Van Gorkum, Assen.
- Chen, J., Franklin, J. F., Spies, T. A., 1995. Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth Douglas-fir-forests. *Ecological Applications* 5: 74-86.
- Dettki, H., Esseen, P.-A., 2003. Modelling long-term effects of forest management on epiphytic lichens in northern Sweden. *Forest Ecology and Management* 175: 223-238.
- Dierssen, K., 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Dierssen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterisation of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca* 56: 1-289.
- Döbbeler, H., 2004. Simulation und Bewertung von Nutzungsstrategien unter heutigen und veränderten Klimabedingungen mit dem Wachstumsmodell SILVA 2.2. Dissertation, University of Göttingen.
- During, H. J., 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. In: Bates, J.W., Farmer, A.M. (Eds.), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-31.
- Dzwonko, Z., 2001. Assessment of light and soil conditions in ancient and recent woodlands by Ellenberg indicator values. *Journal of Applied Ecology* 38: 942-951.
- Ellenberg, H., 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., 2001. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. *Scripta Geobotanica* 18: 1-262.
- Emborg, J., Christensen, M., Heilmann-Clausen, J., 2000. The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* 126: 173-189.
- Ernst, G., Hanstein, U., 2001. Epiphytische Flechten im Forstamt Sellhorn – Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *NNA-Berichte* 2: 28-83.
- Esseen, P.-A., Renhorn, K.-E., 1998. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests. *Conservation Biology* 12: 1307-1317.
- Frahm, J.-P., 1998. *Moose als Bioindikatoren*. Quelle & Meyer, Wiesbaden.

- Franzen, I., 2001. Entwurf zu einer VDI-Richtlinie für die Kartierung epiphytischer Moose. Bryologische Rundbriefe 45: 1-5.
- Friedel, A., Müller, F., 2004. Bryophytes and lichens as indicators for changes of air pollution in the Serrahn Natural Forest Reserve (Mueritz National Park). *Herzogia* 17: 279-286.
- Gustafsson, L., Fiskesjö, A., Ingelög, T., Petterson, B., Thor, G., 1992. Factors of importance to some lichen species of deciduous broad-leaved woods in southern Sweden. *Lichenologist* 24: 255-266.
- Hale, C. M., Pastor, J., Rusterholz, K. A., 1999. Comparison of structural and compositional characteristics in old-growth and mature, managed hardwood forests of Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 1479-1489.
- Hallingbäck, T., Hodgetts, N., (comp.) 2000. Mosses, Liverworts and Hornworts. Status survey and conservation action plan for bryophytes. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group. IUCN, Gland, Switzerland, Cambridge.
- Hauck, M., 1998. Die Flechtenflora der Gemeinde Amt Neuhaus (Nordost-Niedersachsen). *Tuexenia* 18: 451-461.
- Hobohm, C., 1998. Pflanzensoziologie und die Erforschung der Artenvielfalt. Martina Galunder Verlag, Wiehl.
- Holien, H., 1997. The lichen flora on *Picea abies* in a suboceanic spruce forest area in central Norway with emphasis on the relationship to site and stand parameters. *Nordic Journal of Botany* 17: 55-76.
- Homm, T., Bruyn, U. d., 2000. Moose und Flechten im Naturschutzgebiet „Hasbruch“, einer Naturwaldparzelle in einer ehemaligen Hudelandschaft Nordwestdeutschlands. *Herzogia* 14: 171-194.
- Koperski, M., 1998. Verbreitung und Vergesellschaftung schwach acidophiler und schwach basiphiler epiphytischer Flechten in Eichen-Buchenaltbeständen des niedersächsischen Tieflandes. *Herzogia* 13: 63-80.
- Koperski, M., Sauer, M., Braun, W., Gradstein, S. R., 2000. Referenzliste der Moose Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 34: 1-519.
- Kuusinen, M., Siitonen, J., 1998. Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland. *Journal of Vegetation Science* 9: 283-292.
- Leibundgut, H., 1993. Europäische Urwälder. Ulmer, Bern, Stuttgart.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S. V., Hong, W. S., 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Svan Valley, Montana. *Canadian Journal of Botany* 69: 1745-1755.
- Litterski, B., 1999. Pflanzengeographische und ökologische Bewertung der Flechtenflora Mecklenburg-Vorpommerns. *Dissertationes Botanicae* 307: 1-391.
- Ludwig, G., Düll, R., Philippi, G., Ahrens, M., Caspari, S., Koperski, M., Lütt, S., Schulz, F., Schwab, G., 1996. Liste der Moose (*Anthocerophyta et Bryophyta*) Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28: 198-306.
- McGee, G. G., Kimmerer, R. W., 2002. Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack, northern hardwood forests, New York, U.S.A. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1562-1576.
- Müller, F., 1993. Moose und Flechten in zwei Naturwaldreservaten (Totalreservaten) im östlichen Deutschland. *Herzogia* 9: 543-572.
- Mulgrew, A., Williams, P., 2000. Biomonitoring of air quality using plants. In: WHO Collaborating Centre for Air Quality Management and Air Pollution Control (Eds.), Air Report No. 10. Berlin.
- Nebel, M., Philippi, G., (eds.) 2001. Die Moose Baden-Württembergs. Band 2. Ulmer, Stuttgart.
- Newmaster, S.G., Bell, F.W., 2002. The effects of silvicultural disturbances on cryptogam diversity in the boreal-mixedwood forest. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 38-51.
- Oheimb, G. v., Friedel, A., Tempel, H., Westphal, C., Härdtle, W., 2004a. Untersuchungen zur Struktur und zur Moos- und Flechtenflora in unbewirtschafteten und bewirtschafteten Buchenwäldern des Nordostdeutschen Tieflandes. *Beiträge für Forstwirtschaft und Landschaftsökologie* 38: 81-86.

- Oheimb, G. v., Friedel, A., Westphal, C., Härdtle, W., 2004b. Untersuchungen zur Struktur und Dynamik der Serrahner Buchenwälder. *Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern* 38: 52-64.
- Oldeman, R. A., 1990. *Forests: Elements of Silviculture*. Springer, Berlin.
- Pärtel, M., Zobel, K., van der Maarel, E., 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos* 75: 111-117.
- Peterson, E. B., McCune, B., 2001. Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *Journal of Vegetation Science* 12: 511-524.
- Printzen, C., Halda, J., Palice, Z., Tonsberg, T., 2002. New and interesting lichen records from old-growth forest stands in the German National Park Bayerischer Wald. *Nova Hedwigia* 74: 25-49.
- Pykälä, J., 2004. Effects of new forestry practices on rare epiphytic macrolichens. *Conservation Biology* 18: 831-838.
- Rose, F., 1976. Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. In: Brown, D. H., Hawksworth, D. L., Bailey, R. H. (Ed.): *Lichenology: progress and problems*. systematics association special volume 8: 279-307.
- Rhoades, F. M., 1995. Nonvascular epiphytes in forest canopies: worldwide distribution, abundance and ecological roles. In: Lowman, M. D., Nadkarni, N. M. (eds.), *Forest Canopies*. Academic Press, San Diego, pp. 353-408.
- Scheidegger, C., Wolseley, P. A., Landolt, R., (eds.) 2000. Towards conservation of lichens. *Forest, Snow and Landscape Research* 75: 285-433.
- Scholz, P., 2000. Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 31: 1-298.
- Schumacher, A., 2000. Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern unter dem Einfluss der Forstwirtschaft. *Dissertationes Botanicae* 331: 1-176.
- Söderström, L., 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and managed forest stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation* 45: 169-178.
- Steward, N., (ed.) 1995. *Red data book of European bryophytes*. European Committee for Conservation of Bryophytes. ECCB, Trondheim.
- Tabaku, V., 2000. Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. *Cuvillier Verlag, Göttingen*.
- ter Braak C. J. F., Prentice I.C., 1988. A theory of gradient analysis. *Advanced Ecology Research* 18: 271-317.
- ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P., 1998. *CANOCO. Reference manual and user's guide to Canoco for Windows*. Software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca.
- Tibell, L., 1992. Crustose lichens as indicators of forest continuity in boreal coniferous forests. *Nordic Journal of Botany* 12: 427-450.
- Vellak, K., Paal, J., 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. *Biological Conservation* 8: 1595-1620.
- Weathers, K.C., Lovett, G.M., Likens, G.E., 1995. Cloud deposition to a spruce forest edge. *Atmospheric Environment* 29: 665-672.
- Wirth, V., 1980. *Flechtenflora*. Ulmer, Stuttgart.
- Wirth, V., Schöller, H., Scholz, P., Ernst, G., Feuerer, T., Gnüchtel, A., Hauck, M., Jacobsen, P., John, V., Litterski, B., 1996. Rote Liste der Flechten (*Lichenes*) der Bundesrepublik Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28: 307-368.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, London.

## The effects of windthrow on plant species richness in a Central European beech forest

### Abstract

The effects of soil disturbance caused by the uprooting of a single or a few canopy trees on species richness and composition of vascular plant species and bryophytes were examined in a temperate beech forest (*Fagus sylvatica*) in northern Germany. We recorded the vegetation in 57 pairs of disturbed and adjacent undisturbed plots and established a chronosequence of mound ages to study the effect of time since microsite formation on plant species richness and composition.

We found significant differences in plant species richness and composition between disturbed and adjacent undisturbed plots. Species richness of both vascular plants and bryophytes was higher in the disturbed than in the undisturbed plots but these differences were more pronounced for bryophytes. We suggest that three main factors are responsible for this differential response. The availability of microsites on the forest floor that are suitable for the recruitment of bryophytes is lower than for vascular plants. Establishment of bryophytes in disturbed microsites is favoured by a greater abundance of propagules in the close vicinity and in the soil of the disturbed microsites, as well as by a greater variety of regeneration strategies in bryophytes than in vascular plants.

Time since mound formation was a major factor determining plant species richness and composition. A significant decrease in the mean number of species was found from young mounds to intermediate and old mounds. However, differences were observed between vascular plants and bryophytes in the course of changes through time in species richness and composition. A large number of exclusive and infrequent vascular plant species was observed on young mounds, among them several disturbance specialists. We suggest that the establishment of many vascular plant species was infrequent and short-lived due to unfavourable light conditions and a low abundance of propagules. By contrast, the development of a litter layer was the main reason for the decreased mean number of bryophytes on old mounds. Our study supports the view that groups of species differing in important life history traits exhibit different responses to soil disturbance.

### Introduction

Natural disturbances are a key factor structuring forest plant communities. In Central European beech (*Fagus sylvatica*) forests, small-scale disturbances due to canopy gap formation seem to be the prevailing natural disturbance regime (Tabaku 2000; Drößler and von Lüpke 2004). These canopy gaps are created by the death of single or small groups of large trees. Changes in the microclimatic conditions occur in the understorey as a result of canopy gap formation, modifications of soil properties are induced, and woody debris is added to the ground (Pickett and White 1985). Furthermore, windthrow gaps caused by the uprooting of trees lead to distinct soil disturbances. A pit and mound complex (PMC) is generally created with a depression at the former root position (pit) and an adjacent mound, where the soil falling off the decaying and displaced rootplate accumulates

(Schaetzl *et al.* 1989). In unmanaged old-growth beech forests of northern Germany, it has been shown that uprooting is responsible for about one third of beech tree mortality (Borrmann 1993; Müller-Using and Bartsch 2003; Oheimb *et al.* *in press*).

Various studies on the effect of canopy gap formation on understorey vegetation have found higher plant density, plant cover and species richness in gaps than under a closed canopy (Moore and Vankat 1986; Stone and Wolfe 1996; Goldblum 1997). However, it has been demonstrated that the response of understorey vegetation is more pronounced in windthrow gaps than in gaps without soil perturbation (Putz 1983; Schaetzl *et al.* 1989; Peterson and Pickett 2000; Palisaar and Poschlod 2001). This has been attributed to the influence of the distinctive soil and microclimatic characteristics of pit and mound microsites on the fine-scale pattern of understorey species distribution. Mineral soil is exposed and the physical properties of the soil are altered in recently formed uprooting mounds. In contrast to the disturbed forest floor, mounds tend to be exposed to higher light levels, soil temperature is higher, and soil moisture is lower (Beatty and Stone 1986). Increased moisture levels in pits with occasional standing water and thick litter accumulations have often been observed in temperate forest ecosystems (Webb 1988; Schaetzl *et al.* 1989). Tree uprooting therefore enhances habitat heterogeneity and provides important microsites for plant establishment. In addition to species that survived the uprooting, new species become established germinating from buried diaspores (Jonsson & Esseen 1990; Palmer *et al.* 2000). Low competition enables the establishment of plants after dispersal of propagules into the disturbed microsites as well as the vegetative expansion by means of clonal growth from the surrounding intact vegetation (Palmer *et al.* 2000). As a consequence, differences in growth-form or life strategy type spectra may occur between forest patches with and without soil disturbances. In Central Europe, studies have mainly focused on forest dynamics after catastrophic windthrow, especially in montane coniferous or mixed forests (e.g. Fischer *et al.* 2002; Wohlgemuth *et al.* 2002). These studies have observed an increase in both the frequency and cover of pioneer species (in particular *Rubus idaeus*) and ruderal species on disturbed soil. However, only very limited information is available on vegetation response to the uprooting of one or a few trees in beech forests, which represent the most important forest communities in natural landscapes of Central Europe. One main reason for this may be the complete lack of natural, and the low number of old-growth, beech forests in this region. We hypothesized that the uprooting of a single or a small group of beech trees would cause significant differences in plant species richness and species composition between disturbed and undisturbed patches of the forest floor.

Most studies on the impact of soil disturbance on forest vegetation deal with only one type of organism, mainly vascular plants, and sometimes just a subset thereof, namely only tree species. However, plant response may differ not only among species within one plant group, but also among plant groups. Jonsson and Esseen (1998) showed that plant recovery in experimentally disturbed patches of an old-growth boreal spruce (*Picea abies*) forest was more rapid in bryophytes than in vascular plants. Prior to this study, responses of different groups of plant species to soil disturbance by

tree uprooting have not been studied in detail in temperate deciduous forests. We assumed that in comparison to vascular plants, bryophytes would show a stronger response due to a greater variety of regeneration strategies and a larger number of propagules.

Once created, mounds and pits are not stable habitats, but show characteristic changes over time (Small 1997). In a comparative study of mounds with mean ages of approximately 50, 150 and > 200 years in coniferous rainforests of southeast Alaska, Den Ouden and Alaback (1996) found that the role of windthrow in the maintenance of high understorey diversity was more or less restricted to the first decades after the disturbance. With diminishing habitat heterogeneity and environmental conditions that become less favourable for plant establishment, we expected a general decline in species richness on windthrow mounds over time.

In addition to soil disturbance, increased light availability has been identified as the most important factor influencing plant establishment and performance following windthrow gap creation (Schaetzl *et al.* 1989; Peterson and Pickett 2000). However, there is a considerable gradient in light intensity at ground level, due to differences in gap size and the ability of beech to form a dense understorey of advanced regeneration, even under a relatively closed canopy. We expected changes in species richness in disturbed microsites to be positively related to light intensity.

The objective of this study was to examine the effects of soil disturbance, caused by the uprooting of single or a few large trees, on plant species richness and composition in a temperate beech forest. Specifically, we addressed the following questions: 1. How do plant species richness and composition differ between disturbed and undisturbed patches of the forest floor? 2. Are there differences in the responses to soil disturbance between plant species groups with different growth forms, habitat preferences, and dispersal strategies? 3. How is plant species richness and composition in disturbed microsites affected by the time period since microsite formation and the understorey light conditions?

## **Methods**

### *Study area*

The study was carried out in the Müritzer National Park (Serrahn beech forests), Mecklenburg-Western Pomerania, North-East Germany (53° 20' N, 13° 12' E). The climate is suboceanic-subcontinental with a mean annual precipitation of 593 mm and a mean annual temperature of 7.8 °C. The mean height of the study area above sea level is 100 m. The soils are derived from recent moraines of the Weichsel glacial period. Predominant soil types are dystric cambisols, podzoluvisols and luvisols, developed on a parent material of loamy sand. The main humus type is moder. The potential natural forest vegetation can be assigned to acidophytic beech forests (*Luzulo-Fagetum*) on dystric cambisols and podzoluvisol soils, and to mesophytic beech forests (*Galio-Fagetum*) on luvisols (forest types according to Ellenberg 1996).

The beech forests of Serrahn were selected for this study because they are among those Central European beech forests with the longest periods of low human interference (Oheimb *et al.* *subm.*). At

Serrahn, old-growth beech forests, ranging from 200 to 235 years in age, cover an area of 330 ha. From the early 19<sup>th</sup> century onwards, the forests of Serrahn became increasingly important as a hunting area for the aristocracy. The Serrahn Game Park (2,150 ha in size) was created in 1848. A nature reserve was established in 1952, which was enlarged over the following years, eventually comprising an area of 865 ha in 1961. In 1990, the Müritznational Park was founded and the former nature reserve is now protected and classified as a strict non-intervention forest.

Two different approaches were taken to examine the effects of tree uprooting on understorey vegetation. Firstly, we compared disturbed and adjacent undisturbed plots. Secondly, a chronosequence of mound ages was established to study the effect of time since microsite formation on plant species richness and composition.

#### *Vegetation sampling in disturbed and adjacent undisturbed plots*

In the summer of 2000, 57 PMCs were randomly selected within an area of 132 ha in the central part of the Serrahn beech forests. A PMC was defined as a vertically uplifted rootplate or a mound (formed by the disintegrated rootplate) and an adjacent pit in the soil. A sample plot of 100 m<sup>2</sup> was marked out around the PMC (the disturbed plot). A second sample plot of the same size with no visible evidence of soil disturbance caused by uprooting was located directly adjacent to the disturbed plot (the undisturbed plot).

In each of the 57 disturbed and undisturbed plots, the total percentage cover of the tree layer (> 5 m in height), shrub layer (1 - 5 m), herb layer (all vascular plants < 1 m tall) and moss layer was estimated. Percentage cover was estimated in 1% steps for cover ≤ 10%, and in 5% steps for cover > 10%. In addition, percentage cover by individual species was recorded for all vascular plants and terricolous bryophytes using the modified Braun-Blanquet scale (Dierssen 1990). Vernal species were recorded in spring 2001. Canopy cover of the tree and shrub layer was used as an estimation of the light conditions for the ground layer vegetation.

Nomenclature follows Wisskirchen and Haeupler (1998) for vascular plants and Koperski *et al.* (2000) for bryophytes.

#### *Chronosequence of mound ages*

The age of mounds was estimated using the stage of decomposition of the fallen tree-trunk and the root wood (cf. Webb 1988), and ages were classified on a three-stage ordinal scale. The time span for the complete decomposition of a large fallen beech trunk can be given as about 30 years, based on the data from two permanent plots in the Serrahn beech forests (Oheimb *et al.* *subm.*; see also Koop 1981). We distinguished the following three mound age classes:

- Young mounds: ranging from tight bark and no visual decay to obvious decay in the outer xylem layers of the fallen tree-trunk; high to intermediate structural integrity of the fallen tree-trunk and the root wood (time since mound formation < 12 years);



- Intermediate mounds: ranging from obvious decay in the inner xylem layers to organic debris collapsed to ground level of the fallen tree-trunk; intermediate to low structural integrity of the fallen tree-trunk, and only major root laterals in an advanced stage of decomposition (12 to 24 years);
- Old mounds: very few or no remnants of trunk and root wood; no structural integrity of the fallen tree-trunk; adjacent pit in the soil still visible (> 24 years).

In each mound age class, 32 mounds were randomly selected for analysis of mound characteristics and vegetation. In the summer of 2000, we measured the height of the mound from the forest floor, the long axis of the mound (mound length), and the short axis of the mound (mound width). Following Webb (1988) and Palmer *et al.* (2000), we calculated a rough estimate of the mound area (projected vertically) as an ellipse, based on its length and width. In addition, we estimated the size of the surface area of the mound using an approximation for the calculation of an ellipsoid, based on the height, length and width of the mound (Thomsen's formula, <http://home.att.net/~numericana/answer/ellipsoid.htm>). We estimated the mound surface area to be one half of the surface area of an ellipsoid. Pits were not sampled in this study because they rapidly accumulate abundant litter, that in turn greatly reduce plant abundance (cf. Beatty and Sholes 1988; Webb 1988).

For each mound, the total percentage cover of the tree, shrub, herb and moss layer was estimated. Percentage cover was estimated in 1% steps for cover  $\leq 10\%$ , and in 5% steps for cover  $> 10\%$ . In addition, the presence of all vascular plants and bryophytes was recorded. Each mound was sampled in its entirety in order to document the complete flora of each mound age class. A 400 m<sup>2</sup> plot was established around each mound, in which the total percentage cover of the tree and shrub layer was estimated.

#### *Definition of plant species groups*

In order to interpret the results of the vegetation analysis, species were assigned to different groups according to their growth form, habitat preference, soil seed bank persistency and life strategy type. The vascular plants were classified by growth form as trees, shrubs, and herbaceous species. The herbaceous species were further classified with regard to their regional habitat preferences according to Schmidt *et al.* (2003). The species were assigned to one of five subgroups: H1.1 - shade-tolerant forest species mainly occurring under a dense canopy; H1.2 - species with a preference for forest clearings and forest edges; H2.1 - species occurring in forests as well as in open vegetation; H2.2 - species with a main distribution in open vegetation, but which in some cases are also present in forests; HO - species occurring in open vegetation.

Every vascular plant species was assigned a value for seed bank persistency (longevity index) according to Bekker *et al.* (1998), derived from the database published by Thompson *et al.* (1997). Species with a longevity index  $\geq 0.35$  were classified as having a persistent seed bank and species with a longevity index  $< 0.35$  as having a transient seed bank (Strykstra *et al.* 2002). We only included

species which had at least 5 categorized records or four unanimous categorized records in the database (Bekker *et al.* 1998). Species not meeting these criteria and species not listed in the database were labelled “unknown”. By using the approach of During (1992), bryophytes were assigned to a life strategy type according to Dierssen (2001).

### *Data analysis*

Differences between the disturbed and undisturbed plots in the mean number of both all species and species groups were examined with the Wilcoxon test. The Kruskal-Wallis test was used to test for differences between the three mound age classes. When differences were found among the mound age classes, paired analyses were conducted with the Mann-Whitney *U*-test to determine which two mound age classes exhibited significant differences. To maintain an overall  $\alpha$  of 0.05, we applied a Bonferroni correction to the pairwise p-values (Zar 1999). Differences between the mean number of species and total cover of vascular plants and bryophytes per mound age class were also tested for statistical significance with the Mann-Whitney *U*-test.

The relationships between the number of species in the herb and moss layer and the canopy cover were investigated using regression analysis. We sampled each mound in its entirety and did not use standardized plot sizes, and therefore tested the relationship between the number of species and the sampling area (i.e. the surface area of mounds) using regression analysis.

Differences in the number of unique and shared plant species in disturbed and undisturbed plots were tested with McNemar’s test. Differences in frequencies between disturbed and undisturbed plots as well as between mound age classes were tested with a two-tailed  $\chi^2$ -test. Fisher’s exact test was used when one of the expected frequencies in the contingency table was less than 5 (Zar 1999).

Ordination by Detrended Correspondence Analysis (DCA) was used to analyse the species composition of the herb and moss layer of the disturbed and undisturbed plots, as the length of gradients of the first two axes were  $> 3$  SD (ter Braak and Šmilauer 1998). Cover values obtained with the modified Braun-Blanquet scale were transformed to ordinal scale values ( $r = 1$ ,  $+$  = 2,  $1 = 3$ ,  $2m = 4$ ,  $2a = 5$ ,  $2b = 6$ ,  $3 = 7$ ,  $4 = 8$ ,  $5 = 9$ ; van der Maarel 1979). The DCA was run with downweighting of rare species, detrending by segments, and nonlinear rescaling of axes. The Wilcoxon test was conducted to determine differences in the sample scores between the disturbed and undisturbed plots. Spearman’s rank correlation was used to identify associations between sample scores and plot characteristics. With the exception of the ordination (CANOCO version 4.0, ter Braak and Šmilauer 1998), all statistical analyses were executed in SPSS version 11.5 (SPSS Inc., Chicago, USA).

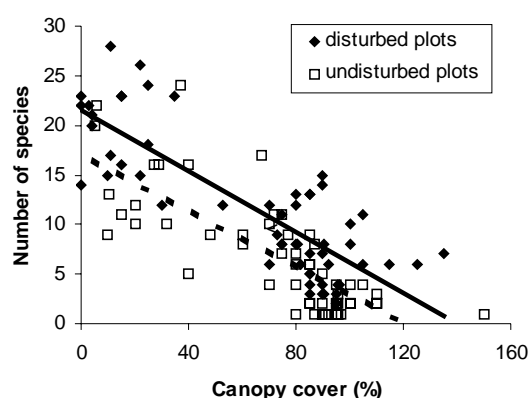
## Results

### *Disturbed and undisturbed plots*

A total of 56 vascular plant species and 27 bryophyte species were found in all sample plots (Appendix I). In the disturbed plots, 49 vascular plant species and 27 bryophyte species were recorded, while the total number of species in the undisturbed plots was 40 and 21, respectively (Table 1). More species were unique to the disturbed plots than to the undisturbed plots (16 vascular plant species and 6 bryophytes vs. 7 vascular plant species and 0 bryophyte, respectively; McNemar's test vascular plants:  $p = 0.093$ ; bryophytes:  $p < 0.05$ ). All unique species occurred at low frequencies ( $\leq 4$  occurrences, Appendix I). The mean number of vascular plant and bryophyte species was significantly higher in the disturbed than in the undisturbed plots (Table 1). These differences were more pronounced for bryophytes than for vascular plants.

*Table 1.* Total and mean number of all species as well as of different species groups in disturbed and undisturbed plots (no. of plots = 57 each, plot size 100 m<sup>2</sup>). For explanations of the species groups see the Methods section.

	Total no. of species		Mean no. of species		p-value Wilcoxon
	Disturbed	Undisturbed	Disturbed	Undisturbed	
All species	76	61	11.4	6.6	< 0.001
All vascular plant species	49	40	5.6	4.2	0.001
Trees and shrubs	12	7	1.1	0.8	0.049
Herbaceous species	37	33	4.5	3.4	0.01
H1.1	11	13	2.0	1.7	ns
H1.2	3	0	0.1	0.0	0.011
H2.1	17	14	2.2	1.6	0.004
H2.2	4	3	0.1	0.1	ns
HO	2	3	0.1	0.1	ns
Transient	19	14	2.4	2.2	ns
Persistent	20	18	2.5	1.7	< 0.001
Unknown	10	8	0.8	0.4	0.01
All bryophytes	27	21	5.6	2.3	< 0.001
Perennial stayers	17	11	2.6	1.3	< 0.001
Perennial shuttles	1	1	0.3	0.1	0.013
Colonists	8	8	2.0	0.7	< 0.001
Short-lived shuttles	1	1	0.7	0.2	< 0.001

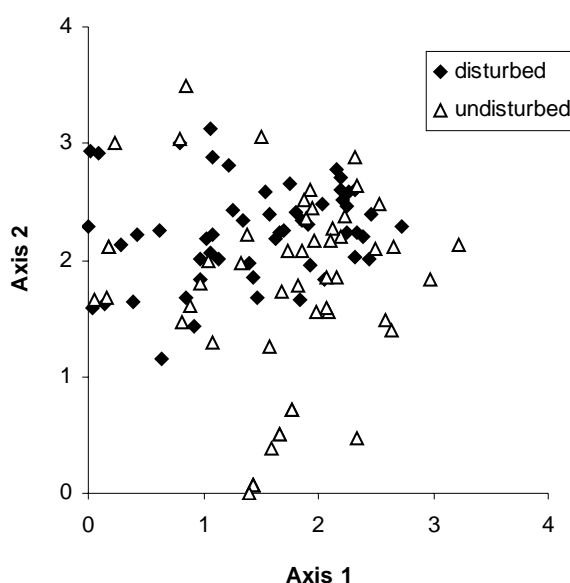


*Figure 1.* Relationships between number of the herb and moss layer species and canopy cover of the tree and shrub layer. Lines are from linear regression analysis (solid line: disturbed plots ( $r^2=0.68$ ), dotted line: undisturbed plots ( $r^2=0.63$ ); both  $p < 0.001$ ; no. of plots = 57 each, plot size 100 m<sup>2</sup>).

Neither the cover of the tree layer nor that of the shrub layer was significantly different between the pairs of disturbed and undisturbed plots (mean cover of tree layer: 56% and 61%, Wilcoxon test  $Z = -1.80$ ,  $p > 0.05$ ; mean cover of shrub layer: 9% and 12%, Wilcoxon test  $Z = -1.38$ ,  $p > 0.05$ ). The number of herb and moss layer species per plot exhibited a significant negative linear relationship with the canopy cover of the tree and shrub layer in the disturbed and undisturbed plots (Fig. 1). Treating the plant groups separately, this relationship was stronger for vascular plants than for bryophytes (vascular plants: disturbed plots  $r^2=0.69$ , undisturbed plots  $r^2=0.64$ ; bryophytes: disturbed plots  $r^2=0.36$ , undisturbed plots  $r^2=0.36$ ; all regressions linear and  $p < 0.001$ ).

None of the vascular plant species showed significantly higher frequencies in the disturbed plots than in the undisturbed plots, while 10 bryophyte species did exhibit higher frequencies between the plots (Appendix I). The mean number of tree and shrub species as well as herbaceous species was significantly higher in the disturbed than in the undisturbed plots (Table 1). The number of shade-tolerant forest species (group H1.1) did not differ between the paired sample plots, whereas more species which occur in forests as well as in open vegetation (group H2.1) were found in the disturbed plots (Table 1). Species with a preference for forest clearings and forest edges (group H1.2) were confined to the disturbed plots, but were present only in small numbers. The mean number of vascular plant species with a transient seed bank were not different between the plots, whereas species with a persistent seed bank exhibited a significantly higher mean number of species in the disturbed plots than in the undisturbed (Table 1). Species number per life strategy type were consistently higher in the disturbed plots than in the undisturbed plots. The disturbed and undisturbed plots as a whole were not completely separated from each other by DCA (Fig. 2).

*Figure 2.* Position of the 57 disturbed and the 57 undisturbed plots on axes 1 and 2 of the DCA ordination based on cover values of the herb and moss layer species (plot size 100 m<sup>2</sup> each).



However, Wilcoxon tests revealed significant differences between the sample scores of the paired sample plots for the first three axes (Table 2). By comparison to the adjacent undisturbed plots, the disturbed plots had lower sample scores along the first and third axis and higher sample scores along the second axis. Cover of the tree and shrub layer was significantly negatively correlated with both the first and second axis (Table 2).

*Table 2.* Results of the DCA ordination of 57 disturbed and 57 undisturbed plots. The Wilcoxon test was conducted to test for differences in sample scores between the disturbed and undisturbed plots. Spearman rank correlations between sample scores and plot characteristics. \* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ .

	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4
Eigenvalue	0.27	0.20	0.13	0.11
Length of gradient	3.22	3.50	2.44	2.47
Cumulative percentage variation	9.9	17.1	21.7	25.7
Wilcoxon test Z	-2.25*	-4.71***	-2.86**	-0.63
Disturbed / undisturbed	-0.17	0.35***	-0.28**	-0.12
Cover tree and shrub layer	-0.52***	-0.44***	0.08	0.04

#### *Chronosequence of mound ages*

Newly created mounds were significantly longer and higher than old mounds (Table 3). Intermediate mounds were characterized by intermediate values. The mound age classes did not differ in width. The mean vertically projected area of mounds was also not significantly different between mound age classes. By contrast, large differences were found in the mean surface areas of mounds of the different age classes. Neither the cover of the tree layer nor that of the shrub layer differed significantly between the three mound age classes in the 400 m<sup>2</sup> plots (Table 3).

*Table 3.* Characteristics of mounds (mean and standard deviation) and cover of the tree and shrub layer (estimated on 400 m<sup>2</sup> plots) in three age classes. Values with different letters are significantly different between the mound age classes.

	Mean length (m)	Mean width (m)	Mean height (m)	Mean projected area (m <sup>2</sup> )	Mean surface area (m <sup>2</sup> )	Cover tree layer (%)	Cover shrub layer (%)	Cover tree and shrub layer (%)
Young	4.3 <sup>a</sup> (0.9)	2.1 (0.5)	1.5 <sup>a</sup> (0.5)	7.2 (3.1)	168.0 <sup>a</sup> (7.3)	51.1 (30.2)	8.1 (10.2)	59.1 (33.3)
Intermediate	3.8 <sup>ab</sup> (0.9)	2.3 (0.6)	1.0 <sup>b</sup> (0.4)	6.8 (2.7)	11.4 <sup>b</sup> (4.4)	57.9 (30.2)	9.6 (11.0)	67.4 (32.5)
Old	3.3 <sup>b</sup> (0.9)	2.2 (0.7)	0.4 <sup>c</sup> (0.1)	6.2 (3.6)	7.5 <sup>c</sup> (4.1)	63.7 (29.0)	9.5 (12.5)	73.2 (30.8)
p	< 0.001	ns	< 0.001	ns	< 0.001	ns	ns	ns

A total of 79 species were observed in this study: 51 vascular plant species and 28 bryophyte species (Appendix II). The two species groups exhibited large differences regarding both the proportion of infrequent species and the number of exclusive species. Only 8 out of 51 vascular plant species were recorded on more than 10% of the mounds, while 14 out of 28 bryophytes had a frequency > 10%. Of the 7 species present on at least 50% of the mounds, 6 were bryophytes. Young mounds had a large number of unique vascular plant species (Appendix II). Of the 51 vascular plant species sampled, 21

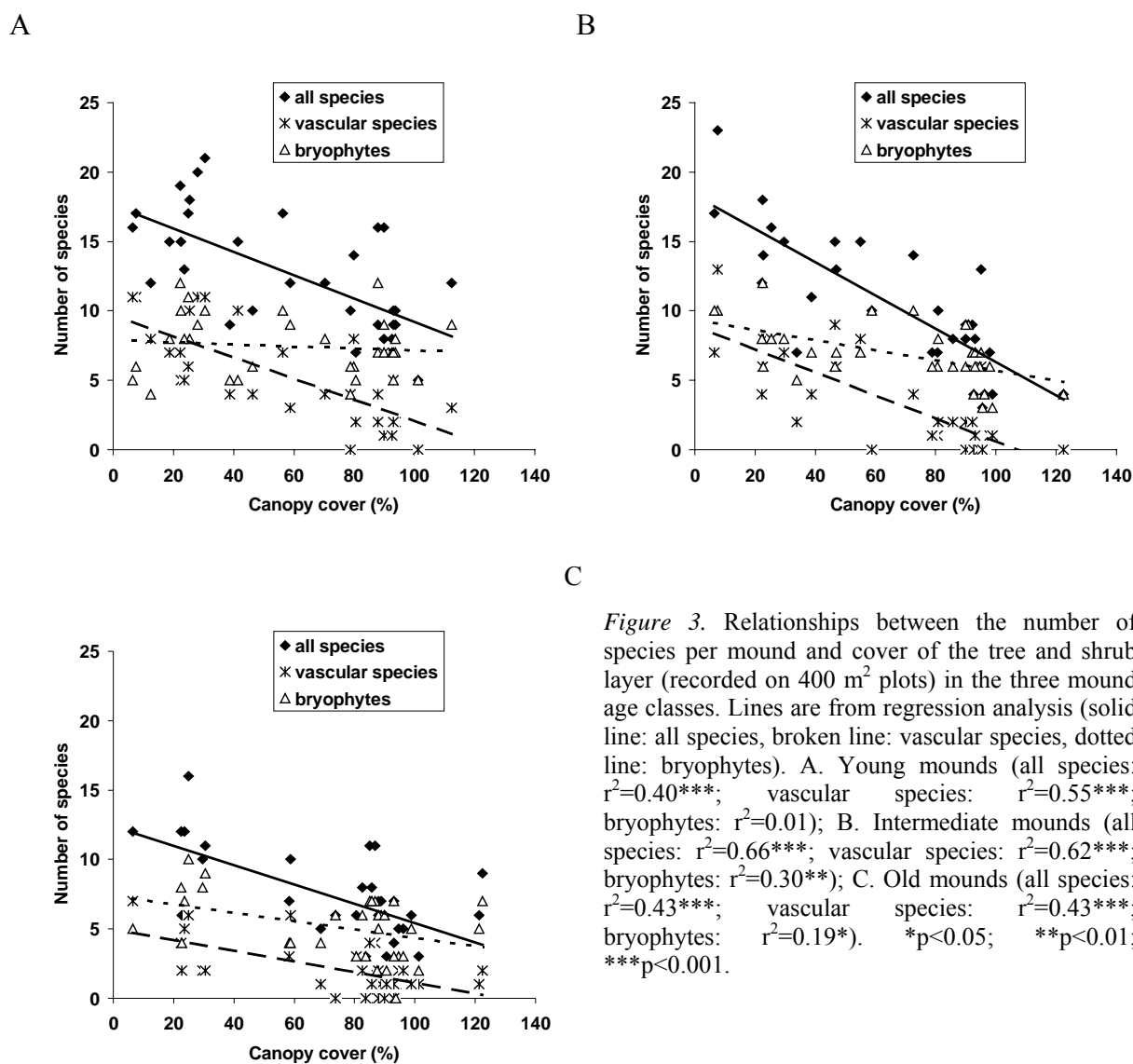
were exclusive to young mounds, 5 were found on intermediate mounds only, and 2 were confined to old mounds. These figures were very different for bryophytes. Of the 28 species recorded, only 2 were exclusive to young mounds, 3 to intermediate, and none to old mounds. All exclusive species were very infrequent (present on at most 4 mounds).

The total number of species was considerably higher on young mounds than on old mounds (Table 4). On intermediate mounds an intermediate total number of species was observed. When treating vascular plants and bryophytes separately, it became obvious that these differences were mainly attributable to the decrease in the number of vascular plant species with increasing mound age. The total number of bryophytes remained essentially at the same level. The mean numbers of bryophyte species were significantly higher than those of vascular plant species in all mound age classes (Table 4; Mann-Whitney *U*-test: young mounds:  $p < 0.01$ ; intermediate mounds:  $p < 0.001$ ; old mounds:  $p < 0.001$ ). The mean number of both all species and bryophyte species was significantly higher on young and intermediate mounds than on old mounds (Table 4). The mean number of vascular plant species on young mounds was significantly higher than on both intermediate and old mounds. In order to test whether these differences were merely a result of an increasing sampling area, we calculated regressions of the number of species on sampling area. All regressions had very low  $r^2$ -values (all  $\leq 0.1$ ) and were not statistically significant (results not shown in detail).

*Table 4.* Total and mean number of all species as well as of different species groups on mounds of three different age classes (no. of plots = 32 each). For explanations of the species groups see the Methods section. Values with different letters are significantly different between the mound age classes.

	Total no. of species			Mean no. of species			Kruskal-Wallis
	Young	Inter-mediate	Old	Young	Inter-mediate	Old	
All species	66	53	39	12.7 <sup>a</sup>	10.2 <sup>a</sup>	7.2 <sup>b</sup>	<0.001
All vascular plant species	42	27	17	5.2 <sup>a</sup>	3.3 <sup>b</sup>	2.1 <sup>b</sup>	<0.001
Trees and shrubs	7	6	4	1.1	0.9	0.8	ns
Herbaceous species	35	21	13	4.1	2.5	1.3	0.002
H1.1	8	7	5	1.6 <sup>a</sup>	1.1 <sup>ab</sup>	0.7 <sup>b</sup>	0.001
H1.2	1	0	0	0.1	0.0	0.0	Ns
H2.1	15	11	8	1.9 <sup>a</sup>	1.2 <sup>ab</sup>	0.6 <sup>b</sup>	0.009
H2.2	6	2	0	0.2	0.1	0.0	Ns
HO	5	1	0	0.3 <sup>a</sup>	0.1 <sup>ab</sup>	0.0 <sup>b</sup>	0.008
Transient	15	10	9	2.1	1.5	1.5	Ns
Persistent	20	13	7	2.3 <sup>a</sup>	1.4 <sup>ab</sup>	0.5 <sup>b</sup>	<0.001
Unknown	7	4	1	0.8 <sup>a</sup>	0.4 <sup>ab</sup>	0.1 <sup>b</sup>	0.008
All bryophytes	24	26	22	7.6 <sup>a</sup>	7.0 <sup>a</sup>	5.2 <sup>b</sup>	0.001
Perennial stayers	12	13	11	3.0 <sup>a</sup>	2.8 <sup>a</sup>	1.9 <sup>b</sup>	0.01
Perennial shuttles	1	1	1	0.1	0.2	0.3	Ns
Colonists	10	11	9	3.6 <sup>a</sup>	3.1 <sup>b</sup>	2.1 <sup>c</sup>	<0.001
Short-lived shuttles	1	1	1	0.9	0.9	0.9	Ns

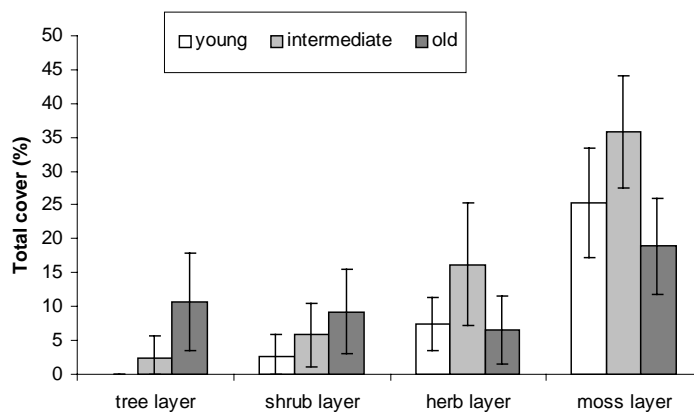
The number of all species was strongly negatively related to the cover of the tree and shrub layer in all mound age classes (Fig. 3). Analysing vascular plants and bryophytes separately, however, yielded different results. While the number of vascular plant species on young mounds showed a strong negative relationship with canopy cover, no relationship was found for the number of bryophyte species. The relationship was much more pronounced on intermediate and old mounds for vascular plants than for bryophytes. Vascular plants and bryophytes only had similar numbers of species on young and intermediate mounds at a low canopy cover (Fig. 3). More bryophytes than vascular plant species were found on old mounds with any type of canopy cover.



The tree and shrub layer on the mounds consisted almost exclusively of *F. sylvatica* (Appendix II). Percentage of total tree and shrub cover on the mounds increased constantly with mound age (Fig. 4).

In contrast, total percentage cover of the herb and moss layer peaked on intermediate mounds. Bryophytes exhibited a significantly higher total cover than vascular plants in all mound age classes (Mann-Whitney *U*-test: all  $p < 0.001$ ).

*Figure 4.* Percentage of total cover ( $\pm$  95 % confidence interval) of the tree, shrub, herb and moss layers in the three mound age classes. Values with different letters are significantly different between the mounds age classes.



Four species each in the vascular plants and in the bryophytes differed significantly in frequency between the three mound age classes (Appendix II). All these species were negatively associated with old mounds. Young and old mounds had very different growth form distributions of vascular plant species (Table 4). Herbaceous species were the dominant growth form on young mounds, while few differences were found in the mean number of herbaceous and woody species on old mounds. The small changes in the mean number of tree and shrub species were mostly due to the high frequency of *F. sylvatica* in all mound age classes, while all other woody species were rare or absent on old mounds (Appendix II).

The number of shade-tolerant forest species (group H1.1) and species occurring both in forests and open vegetation (group H2.1) decreased significantly from young to old mounds (Table 4). A total of 12 herbaceous species belonging to the three other groups (H1.2, H2.2, HO) were infrequently recorded on young mounds, but were absent from old mounds. The mean number of species with a transient soil seed bank was not significantly different between the three mound age classes, while a great reduction was observed in the number of species with a persistent seed bank from young to old mounds (Table 4). The total number of bryophyte species per life strategy type showed only insignificant changes, whereas the mean number of perennial stayers and colonists significantly decreased with mound age.



## Discussion

### *Response of vascular plant species*

As predicted, we found significant differences in plant species richness and composition between disturbed and adjacent undisturbed patches of the forest floor (Tables 1 and 2). Furthermore, our results confirm that groups of species differing with respect to important life history traits show different responses to soil disturbance (Jonsson and Esseen 1998; Rydgren *et al.* 1998). These differences can be mainly attributed to the soil disturbances caused by tree uprooting because of the very similar conditions regarding light and soil type between the paired sample plots. Once soil disturbances caused by the tree uprooting have occurred, the species composition in the disturbed patch is determined by those species that have survived the uprooting and those that have become newly established (Palmer *et al.* 2000). Establishment occurs either by germination from buried diaspores or by colonization of the disturbed patch (Jonsson and Esseen 1998; Rydgren *et al.* 1998; Mayer *et al.* 2004). Colonization happens by means of dispersal of propagules into the disturbed microsites and by clonal ingrowth from the surrounding vegetation (Rydgren *et al.* 1998; Palmer *et al.* 2000).

The herb layer vegetation in undisturbed patches of meso- to acidophytic beech forests as found in Serrahn is relatively species poor and has a sparse cover (Table 1; Ellenberg 1996). Therefore, both the potential number of herb layer species that could survive the uprooting and the species that would be capable of colonizing the disturbed patch by short-distance diaspore dispersal or clonal encroachment from the edge is low. In Serrahn, *F. sylvatica* is the overall dominant plant species. The advanced regeneration in these forests consisted almost exclusively of *F. sylvatica* (Oheimb *et al.* 2003). Although contact of the seeds to the mineral soil and higher light levels increase the number and survival probability of beech seedlings (Burschel *et al.* 1964), beech regeneration is possible on undisturbed forest floor under a relatively dense canopy (Tabaku 2000). Small-scale soil disturbances, therefore, are not a major factor for the successful regeneration of this large-seeded species. Other woody species do not play a role in the regeneration dynamics of the Serrahn beech forests.

The vernal herb, *Anemone nemorosa*, is frequent but scattered in Serrahn (mean cover 1%). It was found in similar frequencies to *F. sylvatica* in the disturbed and undisturbed plots (Appendix I), but was rare on mounds (Appendix II). *A. nemorosa* did not occur on young and intermediate mounds, and only in low frequencies on old mounds. We therefore suggest that *A. nemorosa* is a species that rarely survives uprooting in Serrahn. *A. nemorosa* is susceptible to desiccation in spring (Shirreffs 1985) and may suffer from the reduced soil moisture on mounds (Beatty and Stone 1986), in particular on sandy soils like in Serrahn. Due to the continued erosional processes, *A. nemorosa* rhizomes can be exposed or even slip off the mound. Shirreffs (1985) reported that actively growing rhizomes of *A. nemorosa* can be killed after only 1 day of air-drying. Once the conditions on the mounds are more favourable for *A. nemorosa*, it re-colonizes the microsite. The obviously slow rate of re-colonization is consistent with the low dispersal potential ascribed to *A. nemorosa* by Brunet and Oheimb (1998).

Similar to *F. sylvatica*, the presence of the two common shade-tolerant herb layer species *Oxalis acetosella* and *Melica uniflora* seems to be independent of soil disturbances (Appendix I and II). By contrast, *Moehringia trinervia* and *Dryopteris carthusiana* were favoured by uprooting (Appendix II). While *O. acetosella* and *M. uniflora* have a transient seed bank, *M. trinervia* and *D. carthusiana* build up a persistent diaspore bank (Appendix I, Rydgren and Hestmark 1997). In small-scale soil disturbance experiments in three beech forests in central Germany, Jensch (2004) found that seed germination in *A. nemorosa*, *O. acetosella* and *M. uniflora* was not influenced by disturbances, whereas germination of *M. trinervia* seeds was highly dependent on disturbances. Because fern gametophytes require bare mineral soil, ferns have been identified as species characteristic of PMCs in different forest ecosystems (Koop 1981; Palmer *et al.* 2000). We suggest that shade-tolerant forest species (group H1.1) respond in a differential way to tree uprooting, leading to an overall absence of differences between disturbed and undisturbed plots for this group (Table 1). While some species produce large seeds that do not persist in the soil, but that enable them to establish in the presence of a litter layer, others are abundant in the soil diaspore bank and require soil disturbances and bare mineral soil for germination (cf. Jensch 2004).

Regarding habitat preferences, species that are widespread in both forests and open vegetation (group H2.1) constitute the largest group among the herbaceous species (Tables 1 and 4). Some of the most frequent vascular plant species belong to this group (e.g. *Urtica dioica*, *Calamagrostis epigejos*, *Juncus effusus*, Appendix I and II). This species group had a significantly higher mean number of species in disturbed than in undisturbed plots (Table 1) and showed a strong decrease in species number with increasing mound age (Table 4). The majority of these species are long-lived perennials, which have effective dispersal mechanisms in time and space. Due to a persistent seed bank they have been found to be abundant in many studies of the soil diaspore bank in Central European forests (Jensch 2004). The dominant colonization mechanism may therefore be the germination of seeds from the soil seed bank on exposed mineral soil (Jensch 2004; Mayer *et al.* 2004). Short-distance seed dispersal from nearby seed sources may only be relevant in larger gaps, since most of these shade-intolerant species rarely flower and set seed under a dense canopy or in small gaps. In the extensive beech forests of Serrahn, the colonization of disturbed microsites through seed dispersal as well as the soil seed bank replenishment of these species largely requires long-distance dispersal (i.e. >100 m). We assume that large wild mammals are the most important vectors for long-distance dispersal in these forests. Fallow deer (*Cervus dama*), roe deer (*Capreolus capreolus*), red deer (*Cervus elaphus*), and wild boar (*Sus scrofa*) have exhibited high densities in Serrahn for much of the past 150 years, due to its long tradition as a hunting area. It has been shown recently that these animals are effective epi- and endozoochorous dispersers of a wide range of vascular plant species in northern Germany, including many of the species of group H2.1 that have been found in our study (Heinken *et al.* 2001a; Heinken and Raudnitschka 2002; Schmidt *et al.* 2004; Oheimb *et al.* 2005). It has been concluded that these wild mammals primarily disperse diaspores from their preferred feeding habitats (forest

meadows and openings, or forest paths) into the forests. Species with habitat preferences in both forest and open vegetation, however, do not rely only on soil disturbances caused by tree uprooting. Small-scale soil disturbances created by animals, in particular by wild boar rooting (Welanders 2000), may also allow for the establishment of these species in canopy gaps and may explain the lack of significant differences in the frequencies of the single species between the paired sample plots (Appendix I).

Pioneer species such as *Epilobium angustifolium*, *Carex spicata*, or *R. idaeus* (group H1.2), which have been found to be abundant in large-scale catastrophic windthrow (Palmer *et al.* 2000; Fischer *et al.* 2002; Wohlgemuth *et al.* 2002) were of very limited importance in the gap-phase dynamics (Tables 1 and 4).

#### *Response of bryophyte species*

The response to uprooting was more pronounced in bryophytes than in vascular plants (Appendix I and Table 1). In all mound age classes bryophytes had significantly higher mean numbers of species and cover than vascular plants (Table 4, Fig. 4). These results are consistent with the findings of Jonsson and Esseen (1998) and Heinken and Zippel (2004) in coniferous forests of the boreal and temperate zone, where bryophytes create dense carpets on the forest floor. Rapid response of bryophytes to gaps in the closed layer of cryptogams had been attributed to their high abundance on the forest floor, a great variety of regeneration strategies and large numbers of propagules. The cover of bryophytes is very low in undisturbed patches of temperate deciduous forests, where leaf litter is the most important factor limiting bryophyte establishment on the forest floor (Schumacher 2000). However, Central European beech forests are not generally poor in bryophytes, but they mainly occur on substrates other than the undisturbed forest floor. Schumacher (2000) found living trees and dead wood to be the most species-rich substrates. Ubiquitous species such as *Hypnum cupressiforme*, *Brachytecium rutabulum*, and *Mnium hornum* are frequently observed at the root collar and the lower areas of the trunk (Müller 1993; Schumacher 2000). After uprooting these species are already present at the microsite and can rapidly colonize the exposed mineral soil by local propagule dispersal (distance less than 1 m) and clonal encroachment. Short-distance dispersal of epiphytic species such as *Orthodicranum montanum* from surrounding living trees (distance of several metres) is an also probable mechanism for colonization due to the small gap sizes. The high quantities of dead wood (more than 200 m<sup>3</sup>/ha have been observed in gaps, Oheimb *et al.* 2003) make up another abundant source of bryophyte propagules in Serrahn. Besides ubiquitous species such as *H. cupressiforme* and *B. rutabulum*, which have been found to be very abundant on dead wood (Müller 1993; Schumacher 2000), bryophytes with substrate preference on dead wood were also frequently recorded in the disturbed microsites (e.g. *Sharpiella selegeri*, *Lophocolea heterophylla*; Appendix I and II). For all of these species only short-distance dispersal of vegetative or generative diaspores is needed to colonize the disturbed microsites. In bryophytes, diaspores include not only spores and specialized asexual

propagules, but also detached stems or buried old stem fragments (During 1997). Heinken and Zippel (2004) showed that in addition to clonal ingrowth from the edge, detached and fragmented stems played an important role in the re-colonization of experimentally disturbed plots. Frego (1996) observed detached or fragmented stems within several metres of their origin. However, as shown by Heinken *et al.* (2001b), dispersal of stem fragments is not completely limited to short distances. Long-distance dispersal may be facilitated by epizoochorous transport of stem fragments by wild mammals. The authors found several bryophyte species in the coats and hooves of wild boar and roe deer, among them *H. cupressiforme* and *Ceratodon purpureus*.

It has been shown that an extensive and species-rich diaspore bank of bryophytes occurs in forest soils (Jonsson 1993; During 1997). Colonists and short-lived shuttle species dominate in the soil-buried diaspore bank, while perennials are rare or absent. Therefore, regeneration from the diaspore bank after litter removal by uprooting seems to be of particular importance for the species of these life strategy types. The abundant species *Atrichum undulatum*, *Dicranella heteromalla*, and *Pohlia nutans* probably became established predominantly from the soil diaspore bank. These species have frequently been found in disturbed microsites of the forest floor (Jonsson and Esseen 1998; Heinken and Zippel 2004) and rarely occur on other substrates in beech forests (Müller 1993; Schumacher 2000).

In conclusion, we suggest that three factors are mainly responsible for the larger differences in species richness and composition of bryophytes than vascular plants between disturbed and undisturbed patches in Serrahn. With regard to the forest floor, there is a lower availability of microsites suitable for bryophyte than for vascular plant recruitment. Vascular plants may also become established in the presence of a litter layer or in small-scale soil disturbances where the mineral soil is exposed for only a short time (less than one year). By contrast, successful bryophyte recruitment requires bare mineral soil that does not develop a litter layer for at least some years. Although the number and cover of bryophytes on the forest floor is even lower than that of vascular plants, more propagules are available in the close vicinity and in the soil of the disturbed microsite. Finally, bryophytes probably benefit from the greater variety of regeneration strategies than vascular plants.

#### *Temporal dynamics*

The dynamic nature of the mounds became evident through measurements of the mound dimensions. They became shorter over time and, in particular, they lost in height (Table 3). Mound subsidence is a complicated process which includes erosional processes, soil settling, and decomposition of organic material (Beatty and Stone 1986; Small 1997; Ulanova 2000). Small (1997) estimated the height of a mound which was created in 1950 to be 101 cm in the year 1963. By 1989 the mound had lost 60% of its 1963 height, and by 1995 a further 3%. In Serrahn, the mean height of old mounds amounts to 27% of the mean height of young mounds, thus indicating a rate of mound subsidence of a similar order of magnitude to that documented by Small (1997). This rate may be higher in regions with intense,

sustained rainfall (Putz 1983), but may be lower in forests with less sandy soils than in Serrahn and with a lower decomposition rate of the uprooted tree species (Ulanova 2000). In addition, the development of dense vegetation or a thick humus layer on the mounds may slow down the erosional processes (den Ouden and Alaback 1996), allowing mounds to persist for a very long time (up to 300-500 years; Stephens 1956).

Comparing mounds of different age classes revealed that the time since mound formation is a major factor determining plant species richness and composition (Appendix II and Table 4). This observation is in general agreement with the literature (e.g. Jonsson and Esseen 1990; den Ouden and Alaback 1996; Palmer *et al.* 2000; Ulanova 2000). However, considerable differences have been found in the development of changes in species richness and composition through time and the temporal dimensions of these changes. Compositional changes following catastrophic windthrow in two Minnesota forests were strongest during the first few years (Palmer *et al.* 2000). Species richness peaked 10 years after disturbance when species of various tolerances were present at the disturbed microsite. Den Ouden and Alaback (1996) suggested that the major changes in species composition on mounds occur within a time span of less than 50 years, while thereafter species diversity did not change significantly. In contrast, Ulanova (2000) recorded the highest number of herb layer species on 40 to 80 year old mounds and Jonsson and Esseen (1990) found a peak in bryophyte diversity on mounds approximately 100 years old. In our study the highest mean number of both vascular plant and bryophyte species was recorded on young mounds (Table 4). However, while significant differences in the mean number of species of vascular plants were found between young and intermediate as well as old mounds, the main differences occurred between intermediate and old mounds in bryophytes. We suggest that different mechanisms are responsible for these differences. A large number of exclusive vascular plant species was observed on young mounds, among them several disturbance specialists. About 12 years after mound formation both the total and the mean number of vascular plant species decreased heavily. Although the mounds showed continued within-microsite disturbances due to erosion of the soil, this did not result in a continuous presence of many vascular plant species. The majority of vascular plant species failed to build up viable populations on the mounds, their soil diaspore bank is presumably depleted on older mounds (see the strong decrease of species with a persistent seed bank over time, Table 4), and they have negligible colonization rates. In contrast, not only the total number, but also the proportions of the different species groups of bryophytes remained essentially the same over time (Table 4). Jonsson and Esseen (1990) reported that early successional bryophytes such as *P. nutans* and *Polytrichum alpinum* were still present in disturbed microsites that were 120-150 years old. We suggest that the main reason for the decrease in the mean number of bryophytes is the development of a litter layer on the mounds with time. This equally reduces the abundance of bryophytes with different life strategies. Competitive exclusion by dominant species (cf. Heinken and Zippel 2004) may not be the main factor because of the relatively low total cover values on the mounds (Fig. 4).

### *Gradient of canopy cover*

It has been well established that canopy gap size is a major factor determining post-disturbance plant species composition (Schaetzl *et al.* 1989). Canopy gap size depends on tree size and crown dimensions and whether a gap is formed by single or multiple treefalls. In Serrahn the average diameter at breast height (DBH) of the uprooted beech trees was 58 cm (Oheimb, unpubl. data). Tabaku (2000) recorded a mean crown area of about 125 m<sup>2</sup> for beech trees with a DBH of 60 cm, and very large beech trees may have a crown area of more than 200 m<sup>2</sup>. All gaps in the upper canopy in the old-growth forests of Serrahn were determined using aerial photographs (Oheimb, unpubl. data). The vast majority of canopy gaps (82%) was smaller than 400 m<sup>2</sup>, created by the mortality of one or a small group of canopy trees. Such gap-phase dynamics have also been observed in other central and south-eastern European old-growth beech forests (Tabaku 2000; Dröbler and von Lüpke 2004). In an old-growth Appalachian cove forest, Busing (1994) determined a gap size of 400 m<sup>2</sup> as a threshold size below which shade-intolerant tree species were not able to establish. The predominantly small gap sizes in Serrahn are thus a major factor explaining the infrequent and short-lived establishment of shade-intolerant plant species (Collins and Pickett 1987; Goldblum 1997).

In spite of the prevalence of small gaps, a gradient of canopy cover and thus a light gradient is reflected in our study at the spatial scale of 100 m<sup>2</sup> and 400 m<sup>2</sup>, respectively (Figs. 1 and 3). This is because of the variation in both, the canopy gap size and the abundance of advanced beech regeneration. A dense beech understorey has become established over large tracts of the total forest area, and therefore canopy gaps often do not correspond to understorey gaps. Härdtle *et al.* (2003) showed that the number of ground layer species in undisturbed patches of the forest floor was mainly affected by the canopy closure in acidophytic beech forests of northern Germany. This has been explained by the large proportion of heliophilous species among the acid tolerant species of these forest communities. In our study we demonstrated that this relationship is also true for disturbed patches of the forest floor (Figs. 1 and 3). However, considerable differences became apparent when treating vascular plants and bryophytes separately. Vascular plants exhibited a much stronger reaction along the light gradient than did bryophytes. The number of bryophytes on young mounds was actually independent of the canopy cover (Fig. 3). Obviously more bryophyte than vascular plant species have the ability to colonize localized disturbances under dense shade (Den Ouden and Alaback 1996). The edaphic conditions (lack of litter layer) on recently created mounds are clearly more important for bryophytes than the light conditions. Based on the results of our study we cannot state whether the gradient of litter accumulation parallels the gradient of canopy cover on intermediate and old mounds and, if so, how this might influence the number of species recorded on these mound age classes. This remains to be tested in further studies.

## Acknowledgements

We thank the Müritz National Park Administration for collaboration and for permission to conduct this study in the Serrahn beech forests. We are also grateful to Thilo Heinken who kindly commented on a draft version of the manuscript. This research was funded by the German Federal Ministry of Education and Research (Research Focus: “Future-Oriented Silviculture”, contract no. 0339756).

## References

- Beatty, S.W., Stone E. L., 1986. The variety of soil microsites created by tree falls. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 539-548.
- Beatty, S.W., Sholes, O.D.V., 1988. Leaf litter effect on plant species composition of deciduous forest treefall gaps. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 553-559.
- Bekker, R. M., Schaminee, J. H. J., Bakker, J. P., Thompson, K., 1998. Seed bank characteristics of Dutch plant communities. *Acta Botanica Neerlandica* 47: 15-26.
- Borrmann, K., 1993. Sturmschäden im Naturwaldreservat. *Der Wald* 43: 304-307.
- Brunet J., Oheimb, G. v., 1998. Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. *Journal of Ecology* 86: 429-438.
- Burschel, P., Huss, J., Kalbhenn, R., 1964. Die natürliche Verjüngung der Buche. *Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät der Universität Göttingen* 34: 1-186.
- Busing, R. T., 1994. Canopy cover and tree regeneration in old-growth cove forests of the Appalachian Mountains. *Vegetatio* 115: 19-27.
- Collins, B.S., Pickett, S. T. A., 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwood forest. *Vegetatio* 70: 3-10.
- Den Ouden, J., Alaback, P. B., 1996. Successional trends and biomass of mosses on windthrow mounds in the temperate rainforests of Southeast Alaska. *Vegetatio* 124: 115-128.
- Dierssen, K., 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Wissenschaftliche Buchgesellschaft, Darmstadt.
- Dierssen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca* 56: 1-289.
- Dröbler, L., Lüpke, B. v., 2004. Bestandeslücken im Buchen-Urwaldreservat Havesova. In: Brang V. (ed), *Biologische Rationalisierung im Waldbau. Jahrestagung der Sektion Waldbau im DVFFA, Birmensdorf, WSL*, pp. 71-77.
- During, H. J., 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. In: Bates J.W. and Farmer A.M. (eds), *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-31.
- During, H. J., 1997. Bryophyte diaspore banks. *Advances in Bryology* 6: 103-134.
- Ellenberg, H., 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., Lasch, P., 2002. Vegetation dynamics in Central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica* 37: 17-32.
- Frego, K. A., 1996. Regeneration of four boreal bryophytes: colonization of experimental gaps by naturally occurring propagules. *Canadian Journal of Botany* 74: 1937-1942.
- Goldblum, D., 1997. The effects of treefall gaps on understory vegetation in New York State. *Journal of Vegetation Science* 8: 125-132.
- Härdtle, W., Oheimb, G. v., 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). *Forest Ecology and Management* 182: 327-338.
- Heinken, T., Hanspach, H., Schaumann, F., 2001a. Welche Rolle spielt die endozoochore Ausbreitung von Pflanzen durch wildlebende Säugetiere? Untersuchungen in zwei brandenburgischen Waldgebieten. *Hercynia N. F.* 34: 237-259.

- Heinken, T., Lees, R., Raudnitschka, D., Runge, S., 2001b. Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology* 23: 293-300.
- Heinken, T., Raudnitschka, D. 2002. Do wild ungulates contribute to the dispersal of vascular plants in central European forests by epizoochory? A case study in NE Germany. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 121: 179-194.
- Heinken, T., Zippel, E., 2004. Natural re-colonization of experimental gaps by terricolous bryophytes in Central European pine forests. *Nova Hedwigia* 79: 329-351.
- Jensch, D., 2004. Der Einfluss von Störungen auf Waldbodenvegetation. Experimente in drei hessischen Buchenwäldern. *Dissertationes Botanicae* 386: 1-388.
- Jonsson, B. G., 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 4: 819-826.
- Jonsson, B. G., Esseen, P. A., 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78: 924-936.
- Jonsson, B. G., Esseen, P. A., 1998. Plant colonisation in small forest-floor patches: importance of plant group and disturbance traits. *Ecography* 21: 518-526.
- Koop, H., 1981. Vegetatiestructuur en dynamiek van twee natuurlijke bossen: het Neuenburger en Hasbrucher Urwald. Verslagen van landbouwkundige onderzoeken 904. PUDOC, Wageningen.
- Koperski, M., Sauer, M., Braun, W., Gradstein, S. R., 2000. Referenzliste der Moose Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 34: 1-519.
- Mayer, P., Abs, C., Fischer, A., 2004. Colonization by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest – key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management* 188: 279-289.
- Moore, M. R., Vankat, J. L., 1986. Responses of the herb layer to the gap dynamics of a mature beech-maple forest. *The American Midland Naturalist* 115: 336-347.
- Müller, F., 1993. Moose und Flechten in zwei Naturwaldreservaten (Totalreservaten) im östlichen Deutschland. *Herzogia* 9: 543-572.
- Müller-Using, S., Bartsch, N., 2003. Totholzodynamik eines Buchenbestandes (*Fagus sylvatica* L.) im Solling. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 174: 122-130.
- Oheimb, G. v., Friedel, A., Westphal, C., Härdtle, W., 2003. Untersuchungen zur Struktur und Dynamik der Serrahner Buchenwälder. *Natur und Naturschutz in Mecklenburg-Vorpommern* 38: 52-64.
- Oheimb, G. v., Schmidt, M., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H., 2005. Dispersal of vascular plants by game in Northern Germany. Part II: Red deer (*Cervus elaphus*). *European Journal of Forest Research* 124: 55-65.
- Oheimb, G. v., Westphal, C., Härdtle, W., (subm.). Diversity and spatio-temporal dynamics of dead wood in a temperate near-natural beech forest (*Fagus sylvatica*).
- Palisaar, J., Poschlod, P., 2001. Bryophyte diversity in cleared and uncleared windthrow gaps and the adjacent forest stands in the Bavarian Forest National Park, SE Germany. *Lindbergia* 26: 46-54.
- Palmer, M. W., McAlister, S. D., Arevalo, J. R., DeCoster, J. K., 2000. Changes in the understorey during 14 years following catastrophic windthrow in two Minnesota forests. *Journal of Vegetation Science* 11: 841-854.
- Peterson, C. J., Pickett, S. T. A., 2000. Patch type influences on regeneration in a western Pennsylvania, USA, catastrophic windthrow. *Oikos* 90: 489-500.
- Pickett, S. T. A., White, P. S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Putz, F. E., 1983. Treefall pits and mounds, buried seeds, and the importance of soil disturbance to pioneer trees on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 64: 1069-1074.
- Rydgren, K., Hestmark, G., 1997. The soil propagule bank in a boreal old-growth spruce forest: changes with depth and relationship to aboveground vegetation. *Canadian Journal of Botany* 75: 121-128.



- Rydgren, K., Hestmark, G., Økland, R. H., 1998. Revegetation following experimental disturbance in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 9: 763-776.
- Schaetzl, R. J., Burns, S. F., Johnson, D. L., Small, T. W., 1989. Tree uprooting: review of impacts on forest ecology. *Vegetatio* 79: 165-176.
- Schmidt, M., Ewald, J., Fischer, A., Oheimb G. v., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H., Schmidt, W., 2003. Liste der in Deutschland typischen Waldgefäßpflanzen. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft* 212: 1-34.
- Schmidt, M., Sommer, K., Kriebitzsch, W. U., Ellenberg, H., Oheimb, G. v., 2004. Dispersal of vascular plants by game in Northern Germany. Part I: Roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *European Journal of Forest Research* 123: 167-176.
- Schumacher, A., 2000. Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern unter dem Einfluß der Forstwirtschaft. *Dissertationes Botanicae* 331: 1-176.
- Shirreffs, D. A., 1985. Biological Flora of the British Isles. *Anemone nemorosa* L. *Journal of Ecology* 73: 1005-1020.
- Small, T. W., 1997. The Goodlett-Danny mound: a glimpse at 45 years of Pennsylvanian treethrow mound evolution with implications for mass wasting. *Geomorphology* 18: 305-313.
- Stephens, E. P., 1956. The uprooting of trees: a forest process. *Soil Science Society of America Proceedings* 20: 113-116.
- Stone, W. E., Wolfe, M. L., 1996. Response of understory vegetation to variable tree mortality following a mountain pine beetle epidemic in lodgepole pine stands in northern Utah. *Vegetatio* 122: 1-12.
- Strykstra, R. J., Bekker, R. M., Andel, J. v., 2002. Dispersal and life span spectra in plant communities: a key to safe site dynamics, species coexistence and conservation. *Ecography* 25: 145-160.
- Tabaku, V., 2000. Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P., 1998. CANOCO. Reference manual and user's guide to Canoco for Windows. Software for canonical community ordination (version 4). Microcomputer Power, Ithaca.
- Thompson, K., Bakker, J. P., Bekker, R. M., 1997. The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ulanova, N. G., 2000. The effects of windthrow on forests at different scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.
- Van der Maarel, E., 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effect on community similarity. *Vegetatio* 39: 97-114.
- Webb, S. L., 1988. Windstorm damage and microsite colonization in two Minnesota forests. *Canadian Journal of Forest Research* 18: 1186-1195.
- Welander, J., 2000. Spatial and temporal dynamics of wild boar (*Sus scrofa*) rooting in a mosaic landscape. *Journal of Zoology* 252: 263-271.
- Wisskirchen, R., Haeupler, H., 1998. Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. Ulmer, Stuttgart.
- Wohlgemuth, T., Kull, P., Wütherich, H., 2002. Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *Forest, Snow and Landscape Research* 77: 17-47.
- Zar, J. H., 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, London.

## Appendices

*Appendix I.* Frequency of vascular plant species and bryophytes recorded in disturbed and undisturbed plots, arranged in order of decreasing overall frequency (no. of plots = 57 each, plot size 100 m<sup>2</sup>). Seed longevity: calculated value for seed bank persistency (longevity index) according to Bekker et al. (1998), derived from the database published by Thompson et al. (1997); -: unknown longevity index (spores: ferns are not included in the database). Growth form/Habitat preference: T: trees; S: shrubs; H: herbaceous species; regional habitat preference of the herbaceous species according to Schmidt et al. (2003); for explanations of the species groups see the Methods section. Life strategy type: Co: colonists; SSh: short-lived shuttle species; P: perennial stayers; PSh: perennial shuttle species. Species with significant differences in frequencies are in bold letters (\* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ ).

Vascular plants	Disturbed plot	Undisturbed plot	Overall	Seed longevity	Growth form/ Habitat preference
<i>Fagus sylvatica</i>	41	36	77	0.00	T
<i>Anemone nemorosa</i>	33	34	67	0.02	H1.1
<i>Urtica dioica</i>	24	17	41	0.78	H2.1
<i>Oxalis acetosella</i>	21	17	38	0.19	H1.1
<i>Moehringia trinervia</i>	20	17	37	0.69	H1.1
<i>Calamagrostis epigejos</i>	19	17	36	0.43	H2.1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	16	11	27	-(spores)	H1.1
<i>Juncus effusus</i>	16	9	25	0.95	H2.1
<i>Carex pilulifera</i>	11	11	22	0.93	H2.1
<i>Agrostis capillaris</i>	12	6	18	0.66	H2.1
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i>	10	7	17	0.30	H2.1
<i>Melica uniflora</i>	6	7	13	0.00	H1.1
<i>Poa trivialis</i>	6	7	13	0.75	H2.1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	6	2	8	-(spores)	H1.1
<i>Rubus idaeus</i>	6	1	7	0.79	S
<i>Athyrium filix-femina</i>	5	2	7	-(spores)	H1.1
<i>Calamagrostis canescens</i>	3	4	7	0.30	H2.1
<i>Deschampsia cespitosa</i>	3	4	7	0.27	H2.1
<i>Viola riviniana</i>	4	2	6	0.00	H1.1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	4	2	6	0.08	H2.1
<i>Luzula campestris</i>	4	2	6	0.37	H2.1
<i>Pinus sylvestris</i>	3	3	6	0.00	T
<i>Rumex acetosella</i>	3	3	6	0.69	H2.1
<i>Veronica officinalis</i>	4	1	5	0.65	H2.1
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	4	5	0.00	T
<i>Epilobium angustifolium</i>	4	0	4	0.57	H1.2
<i>Vicia angustifolia</i>	3	1	4	-	HO
<i>Senecio sylvaticus</i>	3	0	3	-	H1.2
<i>Impatiens parviflora</i>	2	1	3	-	H1.1
<i>Carex muricata</i>	2	1	3	-	H2.1
<i>Carex ovalis</i>	2	1	3	0.50	H2.2
<i>Cytisus scoparius</i>	2	1	3	-	S
<i>Carex pallescens</i>	2	0	2	1.00	H2.1
<i>Sagina procumbens</i>	2	0	2	0.87	HO
<i>Poa nemoralis</i>	1	1	2	0.17	H1.1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	1	1	2	0.12	S
<i>Conyza canadensis</i>	1	1	2	0.85	H2.2
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1	0	1	-	T
<i>Betula pendula</i>	1	0	1	0.89	T
<i>Picea abies</i>	1	0	1	0.00	T
<i>Quercus petraea</i>	1	0	1	0.00	T
<i>Sorbus aucuparia</i>	1	0	1	0.04	T
<i>Luzula pilosa</i>	1	0	1	0.75	H1.1
<i>Carex spicata</i>	1	0	1	-	H1.2
<i>Galium saxatile</i>	1	0	1	0.50	H2.1
<i>Lathyrus linifolius</i>	1	0	1	0.00	H2.1
<i>Persicaria hydropiper</i>	1	0	1	0.35	H2.2
<i>Ranunculus acris</i>	1	0	1	0.24	H2.2
<i>Sambucus nigra</i>	1	0	1	0.56	S
<i>Agrostis stolonifera</i>	0	1	1	0.38	H2.2
<i>Carex remota</i>	0	1	1	0.80	H1.1
<i>Majanthemum bifolium</i>	0	1	1	0.00	H1.1
<i>Poa annua</i>	0	1	1	0.90	HO
<i>Quercus rubra</i>	0	1	1	-	T
<i>Veronica arvensis</i>	0	1	1	0.55	HO
<i>Veronica montana</i>	0	1	1	0.71	H1.1

## Appendix I continued

<i>Bryophytes</i>	Disturbed plot	Undisturbed plot	Overall	Life strategy type
<i>Hypnum cupressiforme</i> ***	39	20	59	P
<b>Polytrichum formosum</b> *	33	20	53	P
<i>Atrichum undulatum</i> ***	39	12	51	SSh
<i>Pohlia nutans</i> **	29	14	43	Co
<i>Dicranum montanum</i> *	26	15	41	P
<i>Dicranella heteromalla</i> ***	25	8	33	Co
<i>Brachythecium rutabulum</i> *	19	9	28	Co
<i>Ceratodon pupureus</i> ****	20	2	22	Co
<i>Mnium hornum</i>	15	7	22	PSH
<b>Herzogiella seligeri</b> ***	14	1	15	P
<i>Lophocolea heterophylla</i>	10	4	14	Co
<i>Dicranum scoparium</i>	7	5	12	P
<b>Polytrichum piliferum</b> *	8	2	10	P
<i>Aulacomnium androgynum</i>	6	2	8	Co
<i>Plagiothecium laetum</i> var. <i>curvifolium</i>	6	2	8	P
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	5	1	6	P
<i>Eurhynchium striatum</i>	3	2	5	P
<i>Bryum capillare</i> ssp. <i>flaccidum</i>	2	1	3	Co
<i>Isopterygium elegans</i>	2	1	3	Co
<i>Leucobryum glaucum</i>	1	1	2	P
<i>Pleurozium schreberi</i>	1	1	2	P
<i>Eurhynchium praelongum</i>	1	0	1	P
<i>Homalothecium sericeum</i>	1	0	1	P
<i>Plagiommium cuspidatum</i>	1	0	1	P
<i>Plagiothecium laetum</i>	1	0	1	P
<i>Plagiothecium nemorale</i>	1	0	1	P
<i>Scleropodium purum</i>	1	0	1	P

Appendix II. Frequency of vascular plant species and bryophytes recorded on mounds of three age classes, arranged in order of decreasing overall frequency. In parentheses: frequency of woody species in the shrub and tree layer on the mounds. For abbreviations and explanations see Appendix I. Species with significant differences in frequencies are in bold letters (\* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ ; \*\*\* $p < 0.001$ ).

Vascular plants	Young	Intermediate	Old	Overall	Seed longevity	Growth form/Habitat preference
<i>Fagus sylvatica</i>	24 (6)	22 (11)	23 (15)	69	0.00	T
<i>Moehringia trinervia</i> ***	22	8	4	34	0.69	H1.1
<i>Oxalis acetosella</i>	8	11	9	28	0.19	H1.1
<i>Dryopteris carthusiana</i> **	14	6	3	23	-(spores)	H1.1
<i>Taraxacum sect. Ruderalia</i> **	14	4	4	22	0.30	H2.1
<i>Calamagrostis epigejos</i> ***	10	9	2	21	0.43	H2.1
<i>Urtica dioica</i>	7	9	2	18	0.78	H2.1
<i>Agrostis capillaris</i>	8	4	5	17	0.66	H2.1
<i>Melica uniflora</i>	2	4	2	8	0.00	H1.1
<i>Juncus effusus</i>	4	3	0	7	0.95	H2.1
<i>Carex pilulifera</i>	4	2	0	6	0.93	H2.1
<i>Veronica officinalis</i>	4	0	2	6	0.65	H2.1
<i>Vicia hirsuta</i>	3	2	0	5	0.45	HO
<i>Pinus sylvestris</i>	3	1	1	5	0.00	T
<i>Carex pallescens</i>	2	1	2	5	1.00	H2.1
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	1	4	0	5	-(spores)	H1.1
<i>Rubus idaeus</i>	4	0	0	4	0.79	S
<i>Viola riviniana</i>	3	1	0	4	0.00	H1.1
<i>Quercus petraea</i>	1	2	1	4	0.00	T
<i>Deschampsia cespitosa</i>	0	2	2	4	0.27	H2.1
<i>Anemone nemorosa</i>	0	0	4	4	0.02	H1.1
<i>Vicia angustifolia</i>	3	0	0	3	-	HO
<i>Vicia sativa</i>	3	0	0	3	0.34	HO
<i>Poa trivialis</i>	1	2	0	3	0.75	H2.1
<i>Acer pseudoplatanus</i>	2 (1)	0	0	2	0.00	T
<i>Eupatorium cannabinum</i>	2	0	0	2	0.33	H2.1

## Appendix II continued

	Young	Intermediate	Old	Overall	Seed longevity	Growth form/Habitat preference
Vascular plants						
<i>Cerastium holosteoides</i>	1	1	0	2	0.65	H2.2
<i>Impatiens parviflora</i>	1	1	0	2	-	H1.1
<i>Betula pendula</i>	0	2 (1)	0	2	0.89	T
<i>Luzula campestris</i>	0	1	1	2	0.37	H2.1
<i>Carex muricata</i>	1	0	0	1	-	H2.1
<i>Cerastium glomeratum</i>	1	0	0	1	0.44	HO
<i>Cirsium arvense</i>	1	0	0	1	0.34	H2.2
<i>Conyza canadensis</i>	1	0	0	1	0.85	H2.2
<i>Dactylis glomerata</i> agg.	1	0	0	1	0.19	H2.2
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	0	0	1	0.57	H1.2
<i>Hypochaeris radicata</i>	1	0	0	1	0.32	H2.2
<i>Luzula multiflora</i>	1	0	0	1	0.36	H2.1
<i>Luzula pilosa</i>	1	0	0	1	0.75	H1.1
<i>Mycelis muralis</i>	1	0	0	1	-	H2.1
<i>Picea abies</i>	1	0	0	1	0.00	T
<i>Poa pratensis</i>	1	0	0	1	0.39	H2.1
<i>Rumex acetosella</i>	1	0	0	1	0.69	H2.1
<i>Cytisus scoparius</i>	1	0	0	1	-	S
<i>Senecio vulgaris</i>	1	0	0	1	0.79	H2.2
<i>Vicia lathyroides</i>	1	0	0	1	0.20	HO
<i>Calamagrostis canescens</i>	0	1	0	1	0.30	H2.1
<i>Fallopia dumetorum</i>	0	1	0	1	-	H2.2
<i>Sambucus nigra</i>	0	1 (1)	0	1	0.56	S
<i>Sorbus aucuparia</i>	0	1	0	1	0.04	T
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0	0	1	1	0.12	S
Life strategy						
Bryophytes						
<i>Atrichum undulatum</i>	30	29	28	87	SSh	
<i>Dicranella heteromalla</i>	26	25	21	72	Co	
<i>Pohlia nutans</i> **	31	23	16	70	Co	
<i>Hypnum cupressiforme</i>	26	22	18	66	P	
<i>Brachythecium rutabulum</i> **	20	21	10	51	Co	
<i>Polytrichum formosum</i> ***	23	20	7	50	P	
<i>Herzogiella seligeri</i>	14	9	7	30	P	
<i>Lophocolea heterophylla</i>	8	8	13	29	Co	
<i>Ceratodon purpureus</i> ***	16	10	1	27	Co	
<i>Dicranum montanum</i>	10	7	6	23	P	
<i>Plagiothecium laetum</i> var. <i>curvifolium</i>	8	5	8	21	P	
<i>Brachythecium velutinum</i>	3	9	7	19	P	
<i>Mnium hornum</i>	4	6	8	18	PSH	
<i>Brachythecium salebrosum</i>	4	6	2	12	Co	
<i>Eurhynchium praelongum</i>	1	3	4	8	P	
<i>Eurhynchium swartzii</i>	3	3	1	7	Co	
<i>Isopterygium elegans</i>	3	1	3	7	Co	
<i>Plagiothecium succulentum</i>	1	5	1	7	P	
<i>Aulacomnium androgynum</i>	3	1	2	6	Co	
<i>Plagiothecium laetum</i> var. <i>laetum</i>	3	1	1	5	P	
<i>Polytrichum piliferum</i>	4	0	0	4	P	
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	1	2	1	4	P	
<i>Dicranum scoparium</i>	0	3	0	3	P	
<i>Eurhynchium striatum</i>	0	1	2	3	P	
<i>Tetraphis pellucida</i>	1	1	0	2	Co	
<i>Isothecium alopecuroides</i>	0	2	0	2	P	
<i>Lepidozia reptans</i>	0	2	0	2	Co	
<i>Metzgeria furcata</i>	1	0	0	1	P	

## **Untersuchungen zur Struktur und zur Moos- und Flechtenflora in unbewirtschafteten und bewirtschafteten Buchenwäldern des Nordostdeutschen Tieflandes**

### **Zusammenfassung**

Aufgrund ihrer besonderen Nutzungsgeschichte sind die Serrahner Buchenwälder des Müritz-Nationalparks ein einmaliges Studiengebiet für die Naturwaldforschung in Buchenwäldern mittlerer Nährstoffversorgung des Nordostdeutschen Tieflandes. Aus den Untersuchungen zur Geschichte sowie zur Struktur- und Vegetationsdynamik dieser Buchenbestände und vergleichenden Analysen in Wirtschaftswäldern werden Handlungsempfehlungen für eine naturnahe, eingriffsarme Buchenbewirtschaftung abgeleitet.

Die Recherchen zur Bestandesgeschichte weisen eine kontinuierliche Bestockung des Gebietes seit dem 16. Jahrhundert und damit einen historisch alten Waldstandort nach. Die langfristige und seit mehreren Jahrzehnten überwiegend ungestörte Waldentwicklung spiegelt sich in einer im Vergleich zu Wirtschaftswäldern deutlich stärkeren Differenzierung der Bestockungs- und Totholzstrukturen wider. Infolgedessen wird in dem naturnahen Bestand eine größere Artenvielfalt an Moosen und Flechten beobachtet, unter ihnen eine Reihe von Arten, welche naturnahe, menschlich gering beeinflusste Verhältnisse anzeigen.

### **Summary**

Due to their special history the old-growth beech forests at Serrahn (Mueritz National Park, federal state Mecklenburg-Vorpommern) are a unique place to investigate the natural dynamics of beech forests in the lowlands of NE-Germany. The main objective of this study is to characterise the history, structure and plant diversity (bryophytes and lichens) of these beech forests. The structure and plant diversity is compared with those obtained in managed forests in order to formulate recommendations for a sustainable management of beech forests.

The analysis of the forest history since the 16<sup>th</sup> century suggests that the beech forests in Serrahn are ancient woodlands. Forest dynamics have not been affected by silvicultural measures for more than 40 years. As a consequence the structural diversity, the volume of living trees and of coarse woody debris are higher than in managed forests. In addition higher numbers of bryophytes and lichens were found at Serrahn, among which a high proportion which indicate natural, undisturbed circumstances.

### **Einleitung**

Die Entwicklung von naturnahen Waldbaukonzepten und -verfahren erfordert großflächige Anschauungsobjekte natürlicher, autochthoner Waldflächen mit ungestörter Entwicklungsdynamik. Urwälder als Referenzflächen fehlen in Mitteleuropa jedoch nahezu vollständig. Auf nationaler und regionaler Ebene kommt daher der Forschung in „Naturwäldern“, d. h. seit einem gewissen Zeitraum nicht mehr genutzten, ehemaligen Wirtschaftswäldern (Naturwaldreservate, Naturschutzgebiete,

Kernzonen, etc.), eine große Bedeutung zu. Die Serrahner Buchenwälder im Müritz-Nationalpark sind durch ihre besondere Nutzungsgeschichte ein einmaliges Studiengebiet für die Erforschung der natürlichen Dynamik von Buchenwäldern mittlerer Nährstoffversorgung im Nordostdeutschen Tiefland. In der vorliegenden Arbeit werden Untersuchungen zur Wald- und Nutzungsgeschichte sowie zur Struktur und Moos- und Flechtenflora der Serrahner Buchenwälder dargestellt. Zudem wurden vergleichende strukturelle und vegetationskundliche Analysen in Wirtschaftswäldern durchgeführt. Basierend auf diesen Ergebnissen werden Handlungsempfehlungen für eine naturnahe, eingriffsarme Buchenwaldbewirtschaftung im nordostdeutschen Tiefland abgeleitet.

### **Untersuchungsgebiete**

Die Untersuchungen zur natürlichen Dynamik von langjährig unbewirtschafteten Buchenwäldern wurden auf einer 220 ha großen Fläche im Teilgebiet Serrahn des Müritz-Nationalparkes verfolgt (im Folgenden „UG Serrahn“). Das UG Serrahn befindet sich im Bereich der Neustrelitzer Kleinseenslandschaft und gehört zum forstlichen Wuchsgebiet „Mittelmecklenburger Jungmoränenland“.

Für die Vergleichsuntersuchungen in Wirtschaftswäldern wurden Bestände gesucht, die hinsichtlich der Standortverhältnisse und der Altersstruktur des Hauptbestandes eine möglichst gute Übereinstimmung mit dem UG Serrahn aufweisen. Zudem sollte Buche auf einer Fläche von mindestens 50 ha die dominierende Baumart darstellen. Auf der Grundlage dieser Auswahlkriterien wurden Buchenbestände im Revier Wilhelminenhof des Forstamtes Wilhelminenhof (UG Wilhelminenhof) ausgewählt, welches direkt nördlich an das Teilgebiet Serrahn angrenzt.

Die Jahresmittel-Temperatur liegt im Untersuchungsraum bei 7,8 °C, im Jahresdurchschnitt fallen 593 mm Niederschlag. Das Substrat der beiden Gebiete besteht aus Ablagerungen der Weichselvereisung. Das natürliche Bodenformenmosaik wird von Sand-Braunerden, Bändersand-Braunerden und Tieflehm- bzw. Lehm-Fahlerden gebildet. In den Untersuchungsgebieten herrschen Humusformen im Übergang vom Rohhumus zum mullartigen Moder vor. Die potentielle natürliche Vegetation auf basenärmeren Böden ist der Hainsimsen-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) und auf nährstoffreicheren Standorten der Waldmeister-Buchenwald (*Galio-Fagetum*).

### **Wald- und Nutzungsgeschichte des UG Serrahn**

Anhand von archivalischen Unterlagen und für die letzten 50 Jahre auch mit Hilfe von Angaben zahlreicher Zeitzeugen wurde die Waldentwicklung bzw. die Nutzungsgeschichte im UG Serrahn von Mitte des 16. Jh. bis heute rekonstruiert (Quellenangaben bei Tempel 2003).

Pollenanalytische und archivalische Befunde belegen, dass die Buche im Bereich des UG Serrahn im 14. und 15. Jh. massiv zurückgedrängt wurde, während sich Eiche und Kiefer stark ausbreiteten. Erst in der zweiten Hälfte des 17. Jh. nahm der Buchenanteil wieder zu. Mindestens bis Mitte des 18. Jh. wurden die Serrahner Wälder aber noch von Eichen und Kiefern beherrscht. Ende des 18. Jh. und in der ersten Hälfte des 19. Jh. kam es in den Serrahner Bergen zu großflächigen

Buchennaturverjüngungen, aus denen die heutigen ca. 160- bis 230-jährigen Buchenaltbestände entstanden sind.

Im Laufe des 18. Jh. und insbesondere seit Anfang des 19. Jh. gewann das Gebiet zunehmend eine jagdliche Bedeutung. Schließlich wurde 1848/49 der bis 1945 existierende Serrahner Wildpark errichtet, in dem sich die forstliche Bewirtschaftung nach jagdlichen Gesichtspunkten zu richten hatte. Im Jahre 1952 wurden der Schweingartensee und der Große Serrahnsee sowie ein 200 m breiter Waldgürtel um diese beiden Seen zum Naturschutzgebiet erklärt. Bis 1961 wurden in mehreren Schritten auch die südlich von Serrahn liegenden Waldflächen in das Naturschutzgebiet einbezogen. Ab Mitte der 1950er Jahren wurden einige Buchen-Traubeneichenbestände als Totalreservat ausgewiesen. 1960 umfasste das Totalreservat rund 90 ha sowie 100 m breite Streifen entlang der Seeränder. Zwischen 1967 und 1975 wurde das Totalreservat in drei weiteren Schritten ausgedehnt. Auf Druck der Inspektion Staatsjagd wurde 1987 die Totalreservatsfläche wieder deutlich auf 154 ha verkleinert. Seit Gründung des Müritz-Nationalparks im Oktober 1990 sind Eingriffe in den Serrahner Buchenaltbeständen verboten.

Das Untersuchungsgebiet (13 Abteilungen) umfasst Flächen, die mindestens während der maximalen Ausdehnung des Totalreservates (1975-1987) zu diesem gehörten. In diesen Abteilungen stellt die Buche auf einer Fläche von 220 ha die dominierende Baumart dar. Die detaillierte Rekonstruktion der Nutzungsgeschichte dieser Abteilungen für die Zeit nach 1945 zeigt, dass seit 1961 auf rund 109 ha keine Hiebsmaßnahmen stattfanden. Nur Teile dieser Flächen bilden einen größeren zusammenhängenden Komplex von rund 71 ha. In diesem im Zentrum des UG Serrahn liegenden, von Buchen dominierten Bereich, erfolgten mindestens seit 1958 keine Einschläge. Allerdings wurden innerhalb dieses Gebietes auf max. 10 ha Kulturmaßnahmen (z. B. Einbringung von Weißtannen) durchgeführt.

## **Methoden**

Aus der räumlichen Verteilung der gemäß Tabelle 1 definierten Entwicklungsphasen lässt sich die Waldtextur erarbeiten, indem mit Hilfe von Bilderkennungsprogrammen aus Color-Infrarot-Luftbildern die räumliche Ausdehnung einzelner Entwicklungsphasen erfasst und gegeneinander abgegrenzt wird. Für die Waldtexturanalysen im UG Serrahn wurden 14 CIR-Luftbilder ausgewertet (Maßstab 1:10.000, Brennweite 300 mm, Aufnahmezeitpunkt 23. Juli 1996). Alle homogenen Teilflächen der Waldoberfläche wurden durch visuelle Interpretation gegen benachbarte, andersartige Flächen abgegrenzt (Delinierung). Die Grenzlinien der Flächen wurden gleichzeitig mit der Interpretation photogrammetrisch kartiert (Datenerfassungsprogramm Microstation, Auswertegerät AC 1 der Firma Wild; Bearbeitung durch das Fachbüro *Procul Consulting*). Unabhängig von der Delinierung der Entwicklungsphasen wurde eine Kartierung aller Lücken im Kronendach der obersten Bestandesschicht in einem besonderen Arbeitsgang durchgeführt. Als Lücke wird eine Unterbrechung

des Kronendaches in der Oberschicht bezeichnet, die auf den Ausfall eines oder mehrerer Altbäume zurückzuführen ist.

Die Vergleiche zwischen Natur- und Wirtschaftswald beziehen sich auf einzelne Waldentwicklungsphasen, nicht auf ganze Waldbestände. Um dies zu erreichen, wurden im UG Serrahn 150 typische, die jeweiligen Entwicklungsphasen repräsentierende Stichprobenflächen von 0,1 ha Größe gutachterlich ausgewählt (Beurteilungsstichproben). Buchenbestände, die während des 20. Jh. im UG Serrahn forstlich begründet worden sind, wurden bei der Flächenauswahl nicht berücksichtigt. Im UG Wilhelminenhof wurden insgesamt 61 Stichprobenkreise in Stangenhölzern und 129- bis 188-jährigen Buchenaltbeständen eingerichtet. In den Wirtschaftswäldern sind nur noch wenige geschlossene Altbestände vorhanden, deren Struktur der Altersphase in Serrahn entspricht. Überwiegend sind in ihnen während der letzten Jahre Vorbereitungs- und Besamungshiebe durchgeführt worden. Daher entspricht die Struktur des lebenden Hauptbestandes auf einer großen Zahl von Probekreisen derjenigen der Zerfallsphase im UG Serrahn. Die Aufnahme des lebenden Bestandes und des Totholzes in den Probekreisen erfolgte gemäß Landesamt für Forstplanung Mecklenburg-Vorpommern (1998). Die Dimensionsverteilung des Derbholzbestandes wird mit der Durchmesserdifferenzierung TD (mit  $0 \leq TD_i \leq 1$ ) nach Fuldner (1996) quantifiziert. Je höher der Wert, desto größer sind die Dimensionsunterschiede von benachbarten Bäumen.

In jeweils 45 Stichprobenkreisen von Natur- und Wirtschaftswald wurde die Moos- und Flechtenflora auf einer Fläche von 400 m<sup>2</sup> erfasst. Dabei wurden in der Alters-, Zerfalls-, Verjüngungsphase sowie in Lücken je 10 und in der Stangenholzphase je 5 Probekreise eingerichtet. Die Kartierung der Epigäen erfolgte auf 100 m<sup>2</sup>-Flächen nach der Methode von Braun-Blanquet (Dierssen 1990). Epiphyten und Epixyle wurden an zwei bis drei Bäumen beziehungsweise Totholzobjekten je Probekreis im Bereich vom Stammfuß bis in ca. 2 m Höhe bzw. bei liegendem Totholz auf der gesamten Oberfläche kartiert. Zur Charakterisierung des Arteninventars wurden die Zeigerzahlen für die Substratreaktion sowie die Licht- und Feuchtezahlen nach Ellenberg *et al.* (2001) ausgewertet. Die Zuordnung der Flechtenarten zu einer Hemerobiestufe folgt Litterski (1999).



## Ergebnisse

In den naturnahen Buchenbeständen des UG Serrahn weist die Altersphase mit 75 % einen überproportional hohen Flächenanteil auf (Tabelle 1). Auf etwa 8 % der Fläche beträgt der Überschirmungsgrad durch Ausfall von Altbäumen weniger als 0,8. Hier wird die Zerfallsphase ausgeschieden. In der Verjüngungsphase ist die Überschirmung des Altbestandes kleiner als 0,5, während der Deckungsgrad der Verjüngung mehr als 50 % erreicht. Diese Entwicklungsphase ist auf etwa 5 % der Fläche ausgebildet. Die geringsten Flächenanteile nehmen die Stangenholz- und die Optimalphase ein (Tabelle 1). Die meisten Buchenbestände in der Stangenholzphase sowie alle Buchenbestände der Optimalphase sind jedoch im Zeitraum bis 1965 forstlich begründet worden (Tempel 2003). Lücken im Kronendach wurden auf 5 % der Fläche kartiert.

*Tabelle 1.* Strukturelle Kennzeichnung der Waldentwicklungsphasen sowie prozentualer Flächenanteil in den Serrahner Buchenwäldern.

*Table 1.* Structural definition of the developmental phases of the forest cycle and their proportion in the beech forests of Serrahn.

Entwicklungsphase	Beschreibung	Flächen-%
Verjüngungsphase	Verjüngung unter Altbestand deutlich auf > 50 % der Fläche erkennbar; Überschirmungsgrad Altbestand: < 0,5; i. d. R. zweischichtiger Bestand	5,4
Stangenholzphase	Einzelkronen auf Luftbild nicht abgrenzbar; keine oder sehr geringe vertikale Differenzierung; Überschirmungsgrad 1,0; Bestand dicht; Kronenoberfläche faserig aufgeraut; einzelne Überhälter möglich	3,3
Optimalphase	Einzelkronen auf Luftbild meist abgrenzbar; geringe vertikale Differenzierung; Überschirmungsgrad 0,9 - 1,0; Bestandeshöhe ca. 20 - 35 m	3,7
Altersphase	Große Einzelkronen abgrenzbar; geringe vertikale Differenzierung; Überschirmungsgrad > 0,8; mehr als 100 Kronen / ha;	75,3
Zerfallsphase	Einzelkronen sehr gut abgrenzbar; große vertikale Differenzierung; Verjüngung im Unterstand zumindest teilweise erkennbar; Überschirmungsgrad 0,5 - 0,8 oder Überschirmungsgrad 0,3 - 0,5 und Deckung der Verjüngung < 50%; Stammzahl der Oberschicht ca. 100 / ha; Totholzanteil	7,6
Lücken im Kronendach	Lücken im Kronendach; Überschirmungsgrad Altbestand: < 0,3; Deckung der Verjüngung bzw. des Jungbestandes unter Derbh Holzstärke: < 50%	4,7

Im Vergleich von Natur- und Wirtschaftswald unterscheiden sich die Verjüngungs- und die Stangenholzphase am deutlichsten hinsichtlich der vertikalen Bestandesstruktur (Tabelle 2). Im Wirtschaftswald haben Lichtungshiebe die Zahl der Altbuchen in der Verjüngungsphase stark reduziert. Stammzahlreiche Stangenhölzer, in denen die Altbäume komplett geräumt worden sind, sind im UG Wilhelminenhof auf Flächengrößen von bis zu mehreren Hektar zu finden. Im UG Serrahn ist die Stangenholzphase als Ergebnis der natürlichen Eigendynamik dagegen lediglich sehr kleinräumig ausgebildet, weshalb auf den Probekreisen von 0,1 ha neben den Stangenhölzern auch Altbestand und Verjüngung erfasst werden (Tabelle 2). Unabhängig von der Bewirtschaftung ist eine ausgesprochene Dominanz der Buche in der Verjüngung festzustellen (ca. 97 % der Pflanzen). Im Vergleich zum UG Serrahn zeichnen sich die Wirtschaftswälder jedoch durch erheblich höhere Pflanzenzahlen aus

(Tabelle 2). In den Lücken und in der Zerfallsphase speisen sich die hohen Individuendichten allerdings zu über 98 % aus 1- bis 2-jährigen Pflanzen.

*Tabelle 2.* Anzahl der Stichprobenkreise (n) sowie mittlere Stammzahlen pro Hektar in den verschiedenen Schichten der einzelnen Entwicklungsphasen im UG Serrahn (S) und UG Wilhelminenhof (W).

Abk.: SD = Standardabweichung; OS = Stammzahl in der Oberschicht; MS + US = Stammzahl des Derbholzes in Mittel- und Unterschicht; Dick. = Anzahl der Pflanzen in der Dickung (ab 2 m Höhe bis 7 cm BHD); Jungw. = Anzahl der Pflanzen bis 2 m Höhe.

*Table 2.* Number of sample plots (n) and mean number of trees per ha in the different layers of the developmental phases at the study sites Serrahn (S) and Wilhelminenhof (W).

	n	n	OS	OS	MS+US	MS+US	Dick.	Dick.	Jungw.	Jungw.
	S	W	S	W	S	W	S	W	S	W
Altersphase	70	14	158	149	21	9	585	15	2.829	11.014
SD			44	21	26	12	1.068	26	2.913	36.707
Zerfallsphase	23	31	97	108	40	15	1.328	29	5.287	79.535
SD			26	33	59	21	1.333	80	5.141	94.992
Verjüngungsphase	18	5	96	22	58	100	4.101	5.570	4.400	9.560
SD			36	19	55	102	1.756	3.616	4.633	3.462
Lücke	21	7	62	60	74	4	806	6	6.324	121.629
SD			25	29	162	8	790	15	4.999	110.737
Stangenhholzphase	18	4	52	0	573	2.123	2.432	950	400	0
SD			26	0	204	341	949	474	586	0

Nutzungsbedingt sind im Wirtschaftswald geringere Grundflächen und niedrigere Derbholzvorräte zu finden als im Naturwald, wobei dieser Unterschied in der Verjüngungsphase am deutlichsten ausfällt (Tabelle 3). In den bewirtschafteten Beständen ist die Durchmesserdifferenzierung TD des Derbholzbestandes mit Ausnahme der Stangenhholzphase geringer als im UG Serrahn (Tabelle 3). Während sich die Werte in den verschiedenen Entwicklungsphasen der Serrahner Bestände deutlich unterscheiden, sind sie in den Wirtschaftswäldern vergleichsweise einheitlich und zeigen relativ geringe Dimensionsunterschiede von benachbarten Bäumen an.

*Tabelle 3.* Mittlere Grundfläche (G/ha), mittlerer Vorrat (V/ha) und mittlere Durchmesserdifferenzierung (TD) des lebenden Bestandes >7 cm BHD sowie mittleres Totholzvolumen (TH/ha) im UG Serrahn (S) und UG Wilhelminenhof (W).

*Table 3.* Mean basal area (G/ha), mean volume (V/ha) and mean diameter differentiation (TD) of living trees with a DBH > 7 cm and mean volume of coarse woody debris (TH/ha) at the study sites Serrahn (S) and Wilhelminenhof (W).

	G/ha (m <sup>2</sup> )	G/ha (m <sup>2</sup> )	V/ha (m <sup>3</sup> )	V/ha (m <sup>3</sup> )	TD	TD	TH/ha (m <sup>3</sup> )	TH/ha (m <sup>3</sup> )
	S	W	S	W	S	W	S	W
Altersphase	38,5	32,7	675,3	573,4	0,307	0,248	61,5	9,7
SD	7,5	3,1	143,9	63,6	0,069	0,064	45,6	7,7
Zerfallsphase	26,9	24,6	489,4	421,4	0,317	0,266	163,5	10,6
SD	6,1	4,9	128,6	83,3	0,120	0,101	82,0	11,8
Verjüngungsphase	26,5	7,7	488,5	133,5	0,404	0,280	200,7	25,7
SD	7,4	5,1	145,5	100,2	0,124	0,155	81,7	19,1
Lücke	18,1	13,6	319,4	233,6	0,360	0,257	284,8	13,2
SD	8,4	4,3	167,8	69,7	0,087	0,086	86,0	10,6
Stangenhholzphase	22,5	29,5	361,2	249,3	0,285	0,289	209,5	7,1
SD	6,0	3,6	126,5	34,7	0,056	0,018	109,5	2,5

Auf den 150 Stichprobenkreisen im UG Serrahn beträgt das Totholzvolumen im Mittel  $142 \text{ m}^3/\text{ha}$ . Im Vergleich der Entwicklungsphasen werden jedoch große Unterschiede deutlich (Tabelle 3). Die Totholz mengen sind in der Altersphase am niedrigsten und steigen in der Zerfallsphase um mehr als das 2,5-fache an. Die höchsten Werte werden in den Lücken erreicht. Die hohe Streuung der Werte belegt die uneinheitliche Verteilung des Totholzes auf die einzelnen Stichproben. Stehendes und liegendes Totholz sind insgesamt im Verhältnis ein Drittel zu zwei Drittel am Totholzvorrat beteiligt. Ein Viertel des Totholzvolumens der Buche entfällt im UG Serrahn auf den Totholztyp Hochstumpf. Das Totholzaufkommen in den bewirtschafteten Wäldern ist mit durchschnittlich  $12 \text{ m}^3/\text{ha}$  sehr viel geringer als im UG Serrahn. In Ansätzen zeigt sich auch hier eine Abhängigkeit der Totholz mengen von der Entwicklungsphase (Tabelle 3). Sägestubben und liegende Stammteile/Starkäste nehmen insgesamt jeweils etwa 40 % des Totholz vorrates ein. Stehendes Totholz in Form von Hochstümpfen und ganzen Bäumen ist im Wirtschaftswald sehr unregelmäßig verteilt (13 % bzw. 8 % des Totholz vorrates). Der Totholztyp „liegender ganzer Baum“ wurde auf den Probekreisen nicht angetroffen.

Im Zuge der vegetationskundlichen Untersuchungen wurden insgesamt 54 Moose und 34 Flechten nachgewiesen. Im Naturwald wurden höhere Gesamtartenzahlen, eine größere Anzahl an Arten der Roten Liste und höhere mittlere Artenzahlen pro Probekreis ermittelt als im Wirtschaftswald (Abbildung 1 und 2).

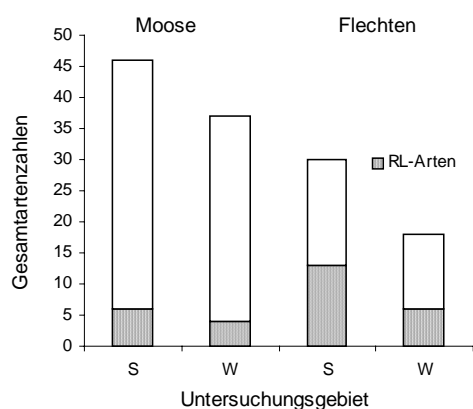


Abbildung 1. Gesamtartenzahlen und Arten der Rote Liste in den Untersuchungsgebieten Serrahn (S) und Wilhelminenhof (W).

Figure 1. Total number of species and number of red listed species (moss and lichens) at the study sites Serrahn (S) and Wilhelminenhof (W).

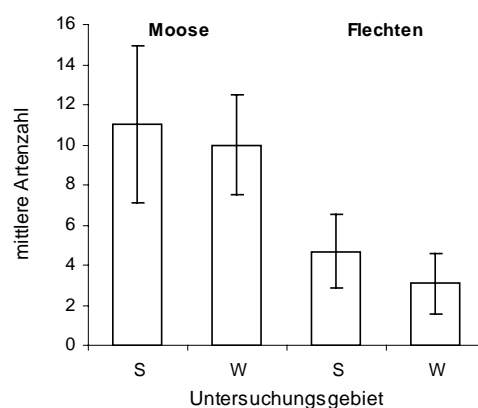


Abbildung 2. Mittlere Artenzahlen und Standardabweichung in den  $400 \text{ m}^2$ -Stichprobekreisen (n je 45) der Untersuchungsgebiete Serrahn (S) und Wilhelminenhof (W).

Figure 2. Mean number of species and standard deviation at  $400 \text{ m}^2$  sample plots (n = 45) at the study sites Serrahn (S) and Wilhelminenhof (W).

Der Anteil oligo- und mesohemeroben Flechtenarten, d. h. naturnahe bis gering menschlich beeinflusste Verhältnisse anzeigende Arten, beträgt im UG Serrahn etwa 5% und 35% (Abbildung 3). Im UG Wilhelminenhof tritt keine oligohemerobe Flechte auf und der Anteil der mesohemeroben Arten liegt bei ca. 25%. Ebenfalls 25% der Arten deuten auf einen mäßig bis stark menschlich beeinflussten Standort hin (eu-polyhemerobe Arten).

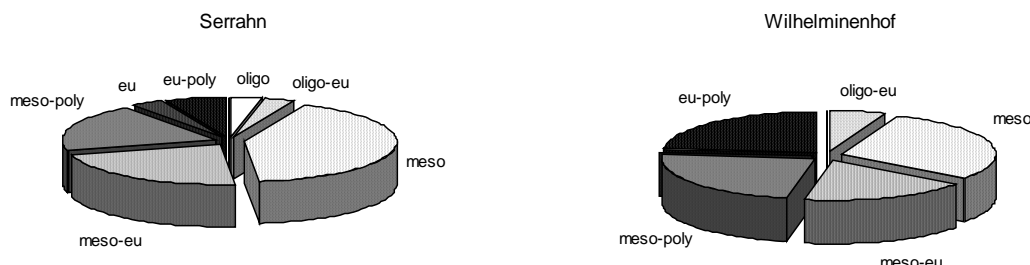


Abbildung 3. Hemerobiespektren der Flechten nach Litterski (1999) in den Untersuchungsgebieten Serrahn und Wilhelminenhof. Abk.: oligo = oligohemerob, meso = mesohemerob, eu = euhemerob, poly = polyhemerob.

Figure 3. Hemerobiotic spectra of the lichens according to Litterski (1999) at the study sites Serrahn and Wilhelminenhof.

In Tabelle 4 sind jene Arten aufgeführt, für die in einem der beiden Untersuchungsgebiete eine signifikant höhere Häufigkeit festgestellt wurde. Die Arten mit deutlich höherer Stetigkeit im UG Serrahn siedeln überwiegend auf Rinde beziehungsweise Totholz und zeigen schattige bis halbschattige, frische und mäßig saure Verhältnisse an. Im UG Wilhelminenhof treten Bodenmoose bzw. Rohbodenpioniere signifikant häufiger auf, welche als Halbschatt- bzw. Halblicht- und zudem als Trockniszeiger eingestuft werden und (stark) saure Verhältnisse anzeigen.

Tabelle 4. Arten mit signifikant höherer Stetigkeit (fettgedruckte Probekreisnachweise, Chi-Quadrat-Test,  $p < 0,05$ ) in einem der beiden Untersuchungsgebiete (n je 45 400m<sup>2</sup>-Probekreise). Betrachtet werden alle Arten mit mindestens 5 Probekreisnachweisen. Abk.: Substrat: Ri = Rinde, T = Totholz, E = Erde; Rote Liste: Gefährdung nach der Roten Liste in Mecklenburg-Vorpommern (MV) und Deutschland (D) (Ludwig *et al.* 1996, Wirth *et al.* 1996); Zeigerwerte: R = Reaktionszahl, L = Lichtzahl, F = Feuchtezahl (Ellenberg *et al.* 2001).

Table 4. Species with a significant higher frequency (bold figures, Chi-Square-Test,  $p < 0,05$ ) in one of the two study sites (n = 45 sample plots of 400 m<sup>2</sup>). Only species occurring in at least 5 sample plots are included.

	UG Serrahn				UG Wilhelminenhof				Rote Liste		Zeigerwerte		
	Ri	T	E	ins.	Ri	T	E	ins.	MV	D	R	L	F
<i>Ceratodon purpureus</i>	2	6	13	<b>15</b>	1	3	29	<b>29</b>	-	-	x	8	2
<i>Dicranella heteromalla</i>	-	1	21	21	-	-	44	<b>44</b>	-	-	2	5	4
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	-	7	-	<b>7</b>	1	1	-	1	-	-	5	7	5
<i>Eurhynchium striatum</i>	1	1	6	<b>7</b>	-	-	-	-	-	-	6	5	5
<i>Homalothecium sericeum</i>	1	4	4	<b>8</b>	-	-	-	-	-	-	7	8	2
<i>Metzgeria furcata</i>	9	4	-	<b>11</b>	5	1	-	6	3	V	6	5	4
<i>Orthodicranum montanum</i>	42	27	39	<b>45</b>	36	33	7	40	-	-	2	6	5
<i>Pohlia nutans</i>	1	2	26	27	1	1	36	<b>37</b>	-	-	2	5	4
<i>Sharpiella seligeri</i>	1	30	16	<b>35</b>	1	11	17	23	-	-	4	5	5
<i>Cladonia coniocraea</i>	22	9	1	<b>27</b>	11	6	1	12	-	-	4	5	x
<i>Dimerella pineti</i>	14	4	-	<b>16</b>	6	2	-	7	-	-	4	3	4
<i>Graphis scripta</i>	12	1	-	<b>11</b>	2	-	-	2	3	3	5	3	4
<i>Lecanora expallens</i>	3	-	-	3	13	1	-	<b>13</b>	-	-	4	5	3
<i>Lepraria incana</i>	42	33	-	<b>44</b>	34	32	-	38	-	-	3	4	3
<i>Porina aenea</i>	25	5	-	<b>24</b>	12	4	-	14	-	-	5	3	4
<i>Pyrenula nitida</i>	12	7	-	<b>15</b>	-	-	-	-	2	2	5	3	4

## Diskussion

Im UG Serrahn dominiert in starkem Maße die Altersphase, während die übrigen Entwicklungsphasen lediglich geringe Flächenanteile einnehmen (Tabelle 1). Damit unterscheidet sich die Flächenrelation der Entwicklungsphasen von derjenigen, die in verschiedenen Urwäldern festgestellt worden ist (z. B. Korpel 1995; Tabaku 2000). Der hohe Anteil der Altersphase in Serrahn muss vor dem Hintergrund der durch die frühere Bewirtschaftung bedingten Phasensynchronisation gesehen werden. Verglichen mit Urwäldern handelt es sich in Serrahn um einen Altbestand, der sich in einer vergleichsweise kurzen Zeitspanne (ca. 60 Jahren) etabliert hat. Der Verjüngungsprozess hat vor etwa drei Jahrzehnten begonnen und wird sich noch einige Jahrzehnte fortsetzen. Untersuchungen im Naturwald Fontainebleau/Frankreich zeigen, dass sich die Verjüngungsabläufe mit jeder neuen „Bestandesgeneration“ über einen längeren Zeitraum erstrecken und die strukturelle Homogenität in zunehmend kleinere Einheiten übergeht (Koop & Hilgen 1987). Eine durch ungestörte Entwicklungsprozesse vollzogene Umwandlung von relativ homogenen in urwaldähnliche Bestandesstrukturen benötigt somit einen Zeitraum von mehreren Jahrhunderten.

Die Naturverjüngung der Serrahner Buchenwälder setzt sich im Mittel aus deutlich weniger Individuen pro ha zusammen als diejenige südosteuropäischer Buchenurwälder, in denen Verjüngungsvorräte von 7.000 bis 30.000 Pflanzen/ha registriert wurden (Korpel 1995; Tabaku 2000). Naturverjüngungen mit extrem hohen Individuenzahlen, wie sie in Wirtschaftswäldern z. B. nach Schirmschlägen auf größerer Fläche auftreten, sind jedoch sowohl für Natur- als auch Urwälder untypisch.

Totholz als ein entscheidendes Element natürlicher Waldökosysteme ist bislang in relativ geringer Menge in Wirtschaftswäldern vorhanden (oft deutlich unter 20 m<sup>3</sup>/ha, vgl. Winter *et al.* 2003). Für europäische Buchenurwälder werden mittlere Totholzvorräte überwiegend in einer Größenordnung von 30 bis 120 m<sup>3</sup>/ha angegeben (z. B. Korpel 1995; Tabaku 2000). Ebenso wie auch im UG Serrahn festgestellt, unterliegt das Totholzvolumen in den Urwäldern großen Schwankungen in den verschiedenen Entwicklungsphasen. Die phasenbezogenen Totholz mengen betragen zwischen wenigen m<sup>3</sup>/ha in Optimalphasen und über 300 m<sup>3</sup>/ha in Zerfallsphasen (Korpel 1995; Tabaku 2000). Damit befinden sie sich in einer Größenordnung, die annähernd auch in den Entwicklungsphasen in Serrahn gegeben ist.

Der höhere Anteil von oligo- bis mesohemeroben Arten im UG Serrahn ist ein Ausdruck dafür, dass die Zusammensetzung der Moos- und Flechtenflora von ungestörten, kontinuierlichen Entwicklungsabläufen geprägt ist. Die Gruppe der in Serrahn signifikant häufiger auftretenden Arten indiziert die für ein Waldinnenklima typischen Verhältnisse, an das viele austrocknungsempfindliche Moose und Flechten gebunden sind (Ernst & Hanstein 2001). Dagegen sind im Wirtschaftswald Licht- und Trockenzeiger häufiger zu finden. In den aufgelichteten Beständen sind stärkere Luftturbulenzen gegeben, welche die Austrocknungsgefahr empfindlicher Moose und Flechten erhöhen (Thüs & Schöller 2002). Weitere wesentliche Faktoren für das Auftreten einer Vielzahl von Waldmoosen, -

flechten im UG Serrahn sind auf das Vorhandensein alter Bäume und von Totholz starker Dimensionen zurückzuführen (z. B. Schumacher 2000, Ernst & Hanstein 2001).

### **Folgerungen für eine naturnahe Buchenbewirtschaftung**

Als allgemeine Ziele lassen sich eine große Alters- und Durchmesserspreitung auf der Bestandesebene sowie ein walddgesellschaftstypisches kleinflächiges Mosaik an miteinander verzahnten Entwicklungsphasen ableiten. Die Umsetzung dieser Ziele kann nur mittel- bis langfristig erreicht werden. Da die heutige Ausgangssituation in den Wirtschaftswäldern von der schlagweisen Hochwaldwirtschaft geprägt ist, muss das weitere Vorgehen schrittweise konzipiert sein. Es ist also sowohl ein Konzept für die nächste Bestandesgeneration („Konzept für morgen“) als auch eines für die sich daran anschließenden zukünftigen Waldgenerationen („Konzept für übermorgen“) zu entwickeln. Das „Konzept für morgen“ einer naturnahen Buchenwaldwirtschaft ist für den Landeswald Mecklenburg-Vorpommerns im wesentlichen bereits ausformuliert und als Bewirtschaftungsrichtlinie festgeschrieben (Röhe 2003). Wesentliche Elemente eines „Konzeptes für übermorgen“ in den waldbaulichen Bereichen Nutzung und Verjüngung lassen sich folgendermaßen skizzieren:

- Die Nutzung sollte im Regelfall nur noch einzelstammweise erfolgen, um ein kleinflächiges Mosaik zu fördern. Dieses wird sich mit jeder weiteren Bestandesgeneration verfeinern und der natürlichen Strukturvielfalt annähern.
- Die räumliche Verteilung der zu nutzenden Stämme sollte eine zufällige sein, also weder einem regelmäßigen Muster folgen noch stärker geklumpt sein.
- Die Nutzung erfolgt nicht mehr in bestimmten langen Nutzungszeiträumen, sondern permanent und dauerhaft auf ganzer Fläche.
- Die Anzahl potentieller Z-Bäume wird nicht mehr auf eine Flächeneinheit (Bestand) bezogen, sondern erhält einen zeitlichen Bezugsrahmen („Anzahl je Fläche und Zeit“).
- Lange Verjüngungszeiträume von 50 Jahren sollten in eine permanente kleinflächige Verjüngung auf der gesamten Wirtschaftsfläche analog zur permanenten ganzflächigen Nutzung überführt werden.
- Über lange Zeit hinweg ist ein „erziehender“ heterogener Altholzschirm hoher Deckung anzustreben.

Darüber hinaus sollte ein gewisser Anteil des stehenden Vorrates als „Altbäume“ über den Zieldurchmesser hinaus erhalten bleiben und natürlich absterben (vgl. Meyer *et al.* 2003). Diese „Totholzanwärter von morgen“ sind bis zum Zeitpunkt ihres Zerfalls und ihrer Zersetzung wichtige Strukturkomponenten des Buchenurwaldes und bilden das Substrat beispielsweise für eine große Zahl epiphytischer Moose und Flechten. Beginnt der Prozess des Absterbens, so gewährleisten sie, dass kontinuierlich Totholz entsteht. Über den anzustrebenden Prozentsatz verbleibenden Totholzes vom

Lebendvorrat bzw. über die Anzahl von Totholzbäumen je ha und über ihre räumliche Verteilung existieren bereits unterschiedliche Vorstellungen (z. B. Winter *et al.* 2003). Es erscheint sinnvoll, hier insbesondere ökonomisch geringwertige Bäume (vgl. Ernst & Hanstein 2001) in einer schwach geklumpten bis zufälligen räumlichen Verteilung auszuwählen. Eine Totholzmenge von 10 % des Lebendvorrates wird im Flächenmittel als erstrebenswert angesehen.

### Danksagung

Der vorliegend Beitrag präsentiert wesentliche Ergebnisse des Forschungsprojektes „Sukzessionsforschung und Ableitung waldbaulich nutzbarer Informationen in naturnahen Buchenwäldern mit langjährig ungestörter Walddynamik im Nordostdeutschen Tiefland“ (Förderkennzeichen 0339756), welches vom Bundesministerium für Bildung und Forschung (BMBF) im Rahmen des Förderschwerpunktes „Zukunftsorientierte Waldwirtschaft“ gefördert wurde.

### Literatur

- Dierssen, K., 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Wiss. Buchgesell., Darmstadt.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 2001. Zeigerwerte von Gefäßpflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18: 1-262.
- Ernst, G., Hanstein, U., 2001. Epiphytische Flechten im Forstamt Sellhorn - Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. *NNA-Berichte* 2: 28-83.
- Földner, K., 1996. Die „strukturelle Vierergruppe“ - ein Stichprobenverfahren zur Erfassung von Strukturparametern in Wäldern. In: Gadow, K. v.; Beisch, T. (Hrsg.): Beiträge zur Waldinventur, Cuvillier, Göttingen, S. 13-29.
- Koop, H., Hilgen, P., 1987. Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecology and Management* 20: 135-150.
- Korpel, Š., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer, Stuttgart, Jena, New York.
- Landesamt für Forstplanung Mecklenburg-Vorpommern, 1998. Anweisung zur Grundaufnahme in Naturwaldreservaten und Naturwaldvergleichsflächen in Mecklenburg-Vorpommern. Unveröff. Manuskript, 18 S.
- Litterski, B., 1999. Pflanzengeographische und ökologische Bewertung der Flechtenflora Mecklenburg-Vorpommerns. *Dissertationes Botanicae* 307: 1-391.
- Ludwig, G., Düll, R., Philippi, G., Ahrens, M., Caspari, S., Koperski, M., Lütt, S., Schulz, F., Schwab, G., 1996. Rote Liste der Moose (*Anthocerochyta et Bryophyta*) Deutschlands. *Schriftenreihe für Vegetationskunde*. 28: 198-306.
- Meyer, P., Tabaku, V., Lüpke, B. v., 2003. Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder – Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 122: 47-58.
- Röhe, P., 2003. Naturnahe Buchenwirtschaft im Landeswald Mecklenburg-Vorpommern. *Forst und Holz* 58: 440-445.
- Schumacher, A., 2000. Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern unter dem Einfluss der Forstwirtschaft. *Dissertationes Botanicae* 331: 1-176.
- Tabaku, V., 2000. Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. Cuvillier, Göttingen, 206 S.
- Tempel, H., 2003. Wald- und Nutzungsgeschichte. In: Sukzessionsforschung und Ableitung waldbaulich nutzbarer Informationen in naturnahen Buchenwäldern mit langjährig ungestörter Dynamik im nordostdeutschen Tiefland. Abschlussbericht zum BMBF-Forschungsbericht, Universität Lüneburg, S. 16-166.

- Thüs, H., Schöller, H., 2002. Floristische und ökologische Untersuchungen an Kleinstandorten hygrophytischer Flechten auf Obstbäumen im Mainzer Trockengebiet (Rheinland-Pfalz, Deutschland). *Herzogia* 15: 147-158.
- Winter, S., Flade, M., Schumacher, H., Möller, G., 2003. Biologische Vielfalt und Forstwirtschaft – Naturschutzstandards für die Bewirtschaftung von Buchenwäldern im norddeutschen Tiefland. Sachbericht zum vom BfN geförderten F + E – Vorhaben, 445 S.
- Wirth, V., Schöller, H., Scholz, P., Ernst, G., Feuerer, T., Gnüchtel, A., Hauck, M., Jacobsen, P., John, V., Litterski, B., 1996. Rote Liste der Flechten (*Lichenes*) der Bundesrepublik Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28: 307-368.



## **Untersuchungen zur Struktur und Dynamik der Serrahner Buchenwälder**

### **Abstract**

Due to their special history the beech forests at Serrahn (Mecklenburg-Vorpommern) are one of the few places in the northern lowlands of Central Europe where the natural dynamics of beech forests can be analysed. The objective of this study is to characterize the structure, dynamics and plant species composition (vascular plants, mosses and lichens) of these old-growth beech forests. The forest dynamics can be described by a series of developmental phases. The aggregate area of the terminal phase surpasses by far the area of all other phases, suggesting a long lasting impact of the former human influence. The phases differ clearly in structural elements and in plant species composition. The volumes of living trees and coarse woody debris reach levels almost as high as those measured in southeast European virgin beech forests. Regarding the plant species diversity the importance of canopy gaps and veteran trees, coarse woody debris and mounds of uprooted trees is emphasized.

### **Einleitung**

Während naturnah bewirtschaftete Laubwälder in den verschiedenen Naturräumen des norddeutschen Tieflandes in größeren Beständen erhalten sind, kommen ehemals bewirtschaftete, aber nunmehr aus der Nutzung entlassene Wälder („Naturwälder“) im gesamten Tiefland selten und meist nur in geringer Flächenausdehnung vor. Aufgrund ihrer besonderen Nutzungsgeschichte sind die Serrahner Buchenwälder ein einmaliges Studiengebiet für die Naturwaldforschung in Buchenwäldern (vgl. Tempel in diesem Heft; Tempel, in Vorber.). Etwa 70 ha der heutigen Altbestände weisen seit Ende der 50er Jahre und weitere Flächen seit den 60er bzw. 70er Jahren als Bestandteile des ehemaligen „Totalreservates“ eine weitgehend ungestörte Entwicklung auf. Auch die diesen Jahrzehnten vorausgegangene Bewirtschaftung war extensiv, da bereits Mitte des 19. Jahrhunderts die forstliche Nutzung zugunsten der jagdlichen zurücktrat. In diesen Beständen mit bis zu 230-jährigen Buchen spielen sich auf einer Flächen von etwa 250 ha natürliche Alters-, Zerfalls- und Verjüngungsprozesse ab, welche die Möglichkeit bieten, den Prozess der natürlichen Buchenwalddynamik zu erforschen und daraus Rückschlüsse für eine naturnahe, eingriffsarme Buchenbewirtschaftung abzuleiten. In der vorliegenden Studie werden Ergebnisse von Untersuchungen zur Struktur, Dynamik und Vegetation der Serrahner Buchenwälder vorgestellt.

## Kartierung und strukturelle Beschreibung von Waldentwicklungsphasen

### Waldtexturkarte

Methoden: Die im gemäßigten Europa vorkommenden Waldgesellschaften weisen vielfältige Struktur- und Entwicklungsunterschiede auf. Dennoch lassen sich hinsichtlich der Struktur- und Entwicklungsdynamik Gemeinsamkeiten herausstellen, da Waldbestände in Abhängigkeit von ihrem Entwicklungszustand bestimmte Entwicklungsphasen mit jeweils spezifischen Strukturverhältnissen durchlaufen (z. B. Leibundgut 1959, 1993, Mayer *et al.* 1987, Korpel 1995, Meyer 1995). Obgleich Modelle zur Raum-Zeit-Dynamik der Strukturverhältnisse von Waldökosystemen in mancherlei Hinsicht die Vielfalt möglicher Entwicklungsbilder idealisieren und somit reale Verhältnisse vereinfacht wiedergeben, liefern sie doch im Hinblick auf ein Verständnis von dynamischen Zusammenhängen in Waldökosystemen und für die waldbauliche Praxis gut verwendbare Interpretationshilfen. Aus der räumlichen Verteilung der gemäß Tab. 1 definierten Entwicklungsphasen lassen sich Waldtexturkarten erarbeiten, indem mit Hilfe von Bilderkennungsprogrammen aus Color-Infrarot-Luftbildaufnahmen die räumliche Ausdehnung einzelner Entwicklungsphasen erfasst und gegeneinander abgegrenzt wird.

Table 1 Strukturelle Kennzeichnung der Waldentwicklungsphasen in den Serrahner Buchenwäldern.

Entwicklungsphase	Beschreibung
Verjüngungsphase	Verjüngung unter Altbestand deutlich auf > 50 % der Fläche erkennbar; Überschirmungsgrad Altbestand: < 0,5; i. d. R. zweischichtiger Bestand
Stangenholzphase	Beginnend mit Erreichen der Derbholzstärke; Einzelkronen auf Luftbild nicht abgrenzbar; keine oder sehr geringe vertikale Differenzierung; Überschirmungsgrad 1,0; Bestand dicht; Kronenoberfläche faserig aufgeraut; einzelne Überhälter möglich
Optimalphase	Einzelkronen auf Luftbild meist abgrenzbar; geringe vertikale Differenzierung; Überschirmungsgrad 0,9 - 1,0; Bestandeshöhe ca. 20 bis 35 m
Altersphase	Große Einzelkronen auf Luftbild abgrenzbar; geringe vertikale Differenzierung; Verjüngung unter Altbestand möglich; Überschirmungsgrad > 0,8; Stammzahl der Oberschicht ca. 100 - 200/ ha; steigender Totholzanteil
Zerfallsphase	Einzelkronen auf Luftbild sehr gut abgrenzbar; große vertikale Differenzierung; Verjüngung im Unterstand zumindest teilweise erkennbar; Überschirmungsgrad: 0,5 bis 0,8 bzw. Überschirmungsgrad 0,3 bis 0,5 und Deckung der Verjüngung unter Derbholzstärke: < 50%; Stammzahl der Oberschicht ca. 100 / ha; hoher Totholzanteil
Lücken im Kronendach	Lücken im Kronendach; Überschirmungsgrad Altbestand: < 0,3; Deckung der Verjüngung bzw. des Jungbestandes unter Derbholzstärke: < 50%

Für die in Abb. 1 dargestellte Texturkarte des etwa 400 ha großen Gebietes südlich von Serrahn wurden insgesamt 14 CIR-Luftbilder im Maßstab von 1:10.000 ausgewertet (Gross & Reidelstürz 2000). Die in den folgenden Kapiteln präsentierten Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die von Buche dominierten Bereiche des ehemaligen Totalreservates (Abteilungen 5406 bis 5412, 5418 bis 5420 sowie 5422, s. Tempel, in Vorber.). In Abb. 1 sind diese Bereiche an der Lage der 150 Stichprobekreise erkennbar, da diese lediglich in den genannten Abteilungen eingerichtet wurden.

Ergebnisse: Die Waldtexturkarte zeigt eine sehr starke Dominanz der Altersphase in Serrahn, während die übrigen Entwicklungsphasen lediglich geringe Flächenanteile einnehmen (Abb. 1). Damit unterscheidet sich die Flächenrelation der Entwicklungsphasen von derjenigen, die in verschiedenen Urwäldern festgestellt worden ist (z. B. Leibundgut 1959, 1993; Mayer *et al.* 1987; Korpel 1995; Tabaku 2000). In Waldgebieten mit ungestörter Bestandesentwicklung steht nach Leibundgut (1993) der Flächenanteil einzelner Entwicklungsphasen in mehr oder minder enger Relation zu deren zeitlichen Dauer. Lang andauernde Entwicklungsphasen erlangen den höchsten Flächenanteil, wobei stets auch andere Entwicklungsphasen vertreten sind. Der hohe Anteil der Altersphase in Serrahn muss vor dem Hintergrund der früheren Bewirtschaftung gesehen werden. Erst im 18. Jahrhundert konnte sich die Buche in den zu dieser Zeit nutzungsbedingt von Eiche und Kiefer dominierten Beständen ausbreiten. Die heutigen Altbestände sind dabei offenbar ganz überwiegend in einem relativ kurzen Zeitraum von etwa 60 Jahren aus Naturverjüngung hervorgegangen (Krauß 2001; Tempel in diesem Heft).

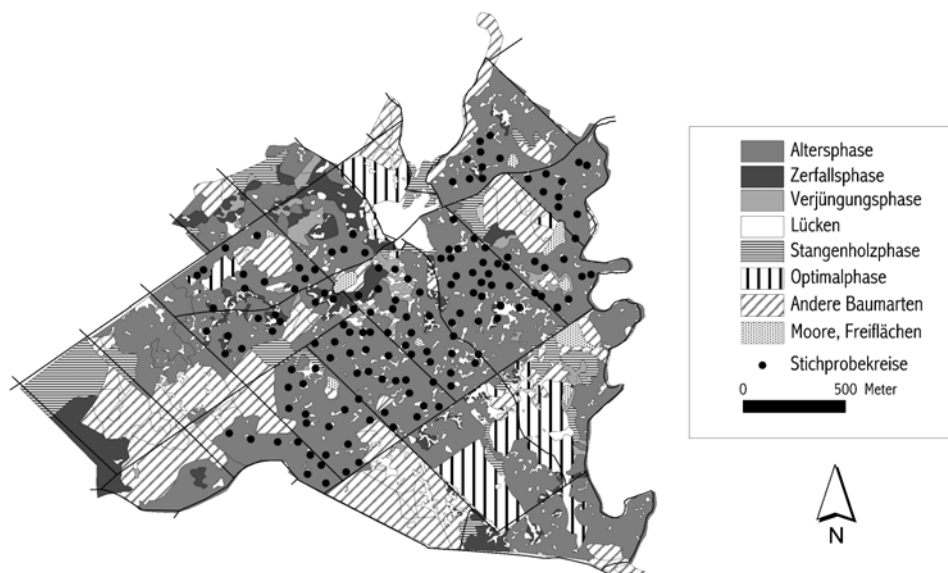


Abbildung 1 Waldtexturkarte der Serrahner Buchenwälder nach CIR-Luftbildern sowie Position der 150 Stichprobekreise.

### *Lebender Bestand*

Methoden: Die waldkundliche und strukturelle Beschreibung der Entwicklungsphasen erfolgt anhand von 150 Stichprobekreisen à 1000 m<sup>2</sup>, die im Sommer 2000 auf der Grundlage der Waldtexturkarte im Bereich des ehemaligen Totalreservats ausgewählt wurden (Abb. 1). Der räumliche Schwerpunkt der Untersuchungen liegt auf den Abteilungen 5408 bis 5410, in denen seit Ende der 50er Jahre keine geregelten Eingriffe mehr stattfinden. Ursprünglich sollte jede Entwicklungsphase gemäß ihrer Flächenanteile im Untersuchungsgebiet repräsentativ erfasst werden. Dabei wären aufgrund der überragenden Dominanz der Altersphase auf die nur geringe Flächenanteile einnehmenden übrigen

Phasen nur wenige Stichproben entfallen. Um aussagekräftige Auswertungen zu ermöglichen, wurde daher die Stichprobenzahl dieser Phasen zuungunsten derjenigen der Altersphase erhöht. Buchenbestände, die im 20. Jahrhundert forstlich begründet worden sind, wurden bei der Flächenauswahl nicht berücksichtigt. Bei der Aufnahme des lebenden Bestandes wurden von jedem Baum ab einem BHD von 7 cm Art, BHD und Polarkoordinaten ermittelt (nach Landesamt für Forstplanung 1998). Zudem wurden in jedem Probekreis mindestens 5 Höhenmessungen durchgeführt. Der Jungbestand (ab 2 m Höhe bis 7 cm BHD) wurde nach Arten getrennt auf allen Probeflächen ausgezählt. Die Aufnahme des Jungwuchses bis 2 m Höhe erfolgte getrennt nach Art und Höhenklasse in 4 Satellitenkreisen von jeweils 12,5 m<sup>2</sup>.

Ergebnisse: Die Altersphase zeichnet sich durch die höchsten Stammzahlen pro Hektar in der Oberschicht sowie durch die höchsten Grundflächen und Vorräte aus (Tab. 2, Abb. 2). Nur ein geringer Teil der Bäume über der Kluppschwelle von 7 cm BHD befindet sich in der Mittel- und Unterschicht (12 %). Obwohl die Altersphase auf größerer Fläche durch einen nahezu einschichtigen Aufbau gekennzeichnet ist, konnte sich an vielen Stellen unter dem gegenwärtig relativ dicht geschlossenen Kronendach (Überschirmungsgrad > 0,8) bereits Naturverjüngung etablieren. Dies wird an den mittleren Pflanzenzahlen der Dickung und des Jungwuchses, aber auch deren starker Variation deutlich (Tab. 2). Die Stammzahldichte in der Oberschicht nimmt in der Reihe von der Zerfallsphase über die Verjüngungsphase und die Lücken zur Stangenholzphase stetig ab, diejenige der Mittel- und Unterschicht dagegen stetig zu (Tab. 2). Die Stangenholzphase ist in Serrahn lediglich kleinräumig ausgebildet und geht fließend in die anderen Phasen über. Daher werden bei den Erhebungen auf Probekreisen von 0,1 ha in aller Regel auch Altbestand, Dickung und Jungwuchs erfasst (Tab. 2). Dass in den Lücken noch mittlere Grundflächen von 18 m<sup>2</sup>/ha und Derbholzvolumina von 319 m<sup>3</sup>/ha aufgenommen werden, ist ebenfalls durch deren Größe und Form begründet: nur in Ausnahmefällen sind die untersuchten Bestandeslücken so groß, dass auf den Stichprobekreisen keine Altbäume mehr vorhanden sind.

*Tabelle 2* Mittlere Stammzahlen pro Hektar in den verschiedenen Schichten der einzelnen Entwicklungsphasen. Abk.: n = Anzahl Probeflächen; SD = Standardabweichung; OS = Stammzahl in der Oberschicht; MS + US = Stammzahl des Derbholzes in Mittel- und Unterschicht; Dickung = Anzahl der Pflanzen in der Dickung (ab 2 m Höhe bis 7 cm BHD); Jungw.: Anzahl der Pflanzen in der Verjüngung bis 2 m Höhe, aufgenommen in den Satellitenkreisen.

	n	OS	SD	MS+US	SD	Dick.	SD	Jungw.	SD
<i>Altersphase</i>	70	158	44	21	26	585	1.068	2.829	2.913
<i>Zerfallsphase</i>	23	97	26	40	59	1.328	1.333	5.287	5.141
<i>Verjüngungsphase</i>	18	96	36	58	55	4.101	1.756	4.400	4.633
<i>Lücke</i>	21	62	25	74	162	806	790	6.324	4.999
<i>Stangenholzphase</i>	18	52	26	573	204	2.432	949	400	586

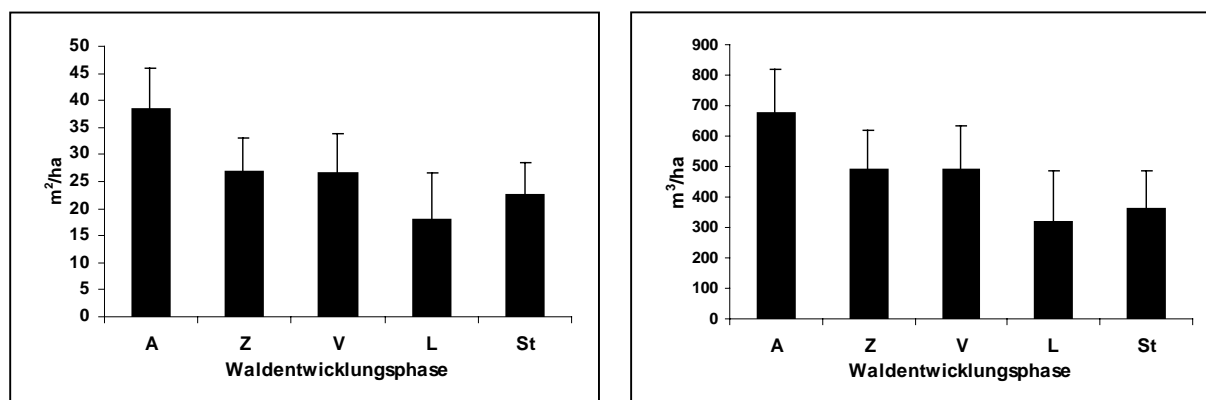


Abbildung 2 Mittlere Grundfläche (in m<sup>2</sup>, links) und mittlerer Vorrat (Vfm in m<sup>3</sup>, rechts) pro Hektar des lebenden Bestandes >7 cm BHD in den Serrahner Buchenwäldern. Abk.: A: Altersphase; Z: Zerfallsphase; V: Verjüngungsphase; L: Lücken; St: Stangenholzphase.

Unabhängig von der Entwicklungsphase werden auf den Probekreisen annähernd 90 % der Grundfläche bzw. des Vorrates (Tab. 3) von Buche eingenommen. Traubeneiche und Kiefer sind lediglich in der Oberschicht vertreten. Aufgrund ihrer starken Dimensionen erreichen die Alteichen und Altkiefern trotz geringer Stammzahlen noch Grundflächen- und Vorratsanteile von etwa 9 % (Eiche) bzw. 2 % (Kiefer).

Tabelle 3 Prozentuale Anteile je Baumart an den Vorräten des lebenden Derbholzbestandes und des Totholzes (Anzahl der Probeflächen = 150).

	Buche	Traubeneiche	Wald-Kiefer
Prozent vom gesamten Derbholzvorrat	89	9	2
Prozent vom gesamten Totholzvorrat	81	12	7

Bei den Verjüngungserhebungen in Satellitenkreisen wurden neben Buche 12 weitere Gehölzarten in der Höhenklasse bis 20 cm angetroffen. Buche stellt dabei 92 % der aufgenommenen Individuen. Ab einer Höhe von 20 cm geht die Zahl der zusätzlich zur Buche vorhandenen Arten stark auf 2 zurück. Die verbleibenden Arten, Eberesche und Traubeneiche, erlangen nur noch einen Anteil von 0,5 % an den Pflanzenzahlen. Damit konnte der von Remmert (1991) im Zusammenhang mit dem Mosaik-Zyklus-Konzept für den mitteleuropäischen Buchenwald postulierte Artenwechsel mit Pionierbäumen ebenso wenig wie im NSG Heilige Hallen (Knapp & Jeschke 1991; Borrmann 1996) festgestellt werden. Der Anteil stark verbissener Exemplare liegt in der niedrigsten Höhenklasse bei einem Drittel. Die höchste Verbissbelastung ist in der Höhenklasse 51 bis 130 cm festzustellen, in der etwa 70 % der Pflanzen stark verbissen sind. Ab einer Höhe von 130 cm geht der Terminaltriebverbiss wieder deutlich auf 23 % zurück.

### Totholz und Wurzelteller

**Methoden:** Die Aufnahme des Totholzes erfolgte als Vollaufnahme in jedem Probekreis von 1000 m<sup>2</sup> gemäß Landesamt für Forstplanung (1998). Tote stehende und liegende ganze Bäume sowie Hochstümpfe wurden ab einem BHD von 7 cm, liegende Stammteile oder Starkäste ab einem Durchmesser von 15 cm (am stärkeren Ende) sowie einer Mindestlänge von 3 m erfasst. Stubben wurden ab einem Durchmesser von 15 cm berücksichtigt. Wurzelteller und -mulden als wichtige Sonderstrukturen für Vegetation, Verjüngung und Fauna wurden in allen 150 Stichprobekreisen untersucht. Dabei wurden Zersetzungs- und Erosionsgrad, Fallrichtung des Stammes und Zustand der Wurfmulde erhoben.

**Ergebnisse:** Die Aufteilung der Vorräte an Totholz auf die Baumarten Buche, Traubeneiche und Kiefer entspricht in Serrahn annähernd derjenigen des lebenden Bestandes, wobei Traubeneiche und Kiefer etwas höhere und Buche etwas niedrigere relative Anteile aufweisen (Tab. 3). Zwischen den verschiedenen Entwicklungsphasen sind deutliche Unterschiede in den mittleren Totholzvorräten zu erkennen. Die Totholz mengen sind in der Altersphase am niedrigsten und steigen mit fortschreitendem Zerfall stark an (Abb. 3). Die höchsten Werte werden in den Lücken erreicht (285 m<sup>3</sup>/ha). Verglichen damit gehen die Totholz vorräte in der Stangenholzphase zurück. Die hohe Streuung der Werte belegt die uneinheitliche Verteilung des Totholzes auf die einzelnen Stichproben. In Relation zum lebenden Bestand erhöht sich der Totholzanteil von 9 % in der Altersphase auf 89 % in den Lücken. In südost-europäischen Buchenurwäldern liegen die mittleren Totholz vorräte zwischen 30 und 200 m<sup>3</sup>/ha (Mayer *et al.* 1987; Leibundgut 1993; Korpel 1995; Tabaku 2000). Die phasenbezogenen Werte weisen noch stärkere Schwankungen auf: sie betragen zwischen wenigen m<sup>3</sup> in Optimalphasen und über 300 m<sup>3</sup> in Zerfallsphasen. Damit befinden sie sich in einer Größenordnung, die annähernd auch in Serrahn gegeben ist.

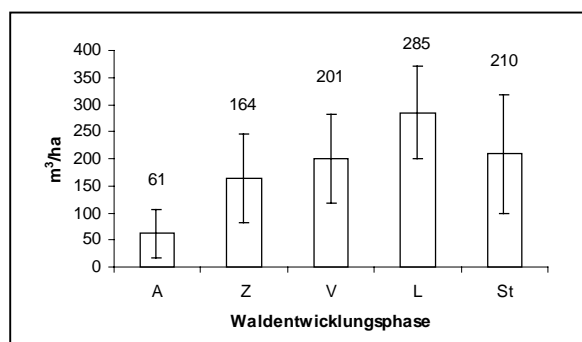


Abbildung 3 Mittleres Totholzvolumen (m<sup>3</sup>/ha) und Standardabweichung in verschiedenen Entwicklungsphasen auf 150 Probekreisen (Abk. der Entwicklungsphasen s. Abb. 2).

Stehendes und liegendes Totholz sind insgesamt im Verhältnis ein Drittel zu zwei Drittel am Totholz vorrat beteiligt (vgl. a. Meyer *et al.* 2003). Aber auch hier zeigt sich die Abhängigkeit von der Entwicklungsphase (Abb. 4). Während in der Altersphase die Hälfte des Totholz volumens stehend

vorgefunden wird, verringert sich dieser Anteil in der Verjüngungsphase und in den Lücken auf etwa ein Viertel. Der überwiegende Teil des Totholzes befindet sich in fortgeschrittenen Stadien der Zersetzung (Abb. 4). Größere Totholz mengen im beginnenden Stadium der Zersetzung weisen die Lücken auf. In der Stangenholzphase ist hingegen kaum frisches Totholz vertreten.

Ein Viertel des Buchentotholzes entfällt in den Serrahner Buchenwäldern auf den Totholztyp Hochstumpf. Die mittlere Höhe der Buchenhochstümpfe liegt bei 7,3 m. Annähernd 80 % der Buchen sind in einer Höhe von bis zu 10 m gebrochen. Im Mittel wurden auf den Probekreisen von 0,1 ha 5,8 Stubben (d. h. Höhe < 1,3 m) aufgenommen. Gut zwei Drittel konnten eindeutig als gesägt und 14 % als natürlich gebrochen angesprochen werden. Bei den übrigen Stubben ließ sich die Entstehungsursache nicht mehr klar zuordnen. Über die Hälfte der gesägten Stubben stammen von der Kiefer, die übrigen verteilen sich annähernd gleichwertig auf Buche und Eiche. Auffällig sind die Unterschiede in der räumlichen Verteilung der Sägestubben. Insbesondere im zentralen Bereich des Untersuchungsgebietes, welcher seit Ende der 50er Jahre Totalreservat ist, sind relativ niedrige Zahlen an gesägten Stubben auf den Probekreisen vorzufinden.

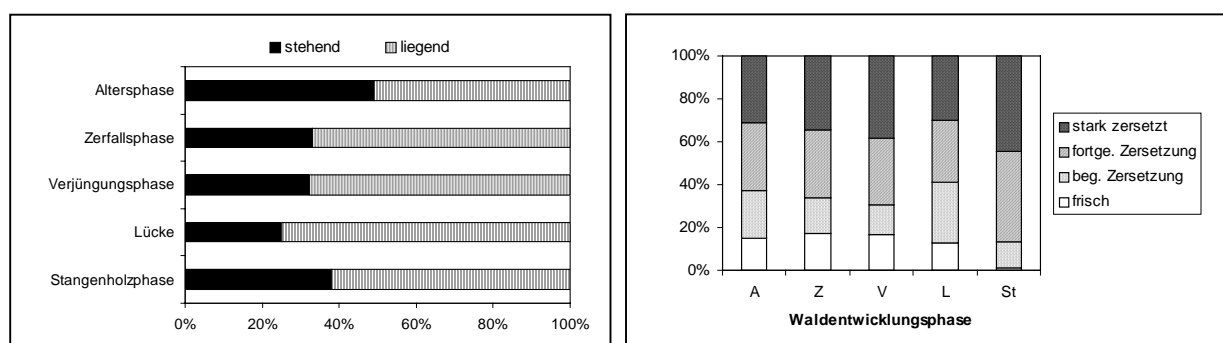


Abbildung 4 Prozentualer Anteil des stehenden und liegenden Totholzvolumens (links) und prozentuale Verteilung der Zersetzungsgrade des Totholzes (rechts) pro Entwicklungsphase auf 150 Probekreisen. Abk.: fortge.: fortgeschrittene; beg.: beginnende; Abk. der Entwicklungsphasen s. Abb. 2.

Die mittlere Anzahl der Wurzelteller bzw. Windwurfhügel je Hektar steigt von 8 in der Altersphase auf 21 bzw. 36 in der Zerfalls- bzw. Verjüngungsphase und 54 in den Lücken deutlich an (Abb. 5). Die relativen Anteile der ganz frisch sowie jüngst entstandenen Wurzelteller erreichen in der Verjüngungsphase und in den Lücken 13 bzw. 10 %, während sie in den übrigen Entwicklungsphasen etwa 3 % betragen. Die mittlere Höhe der frischen Wurzelteller liegt bei 2 m. Die Fallrichtung der vom Wind geworfenen Bäume weist in jeweils etwa 40 % der Fälle in nordöstliche bzw. südöstliche Richtung (Abb. 5).

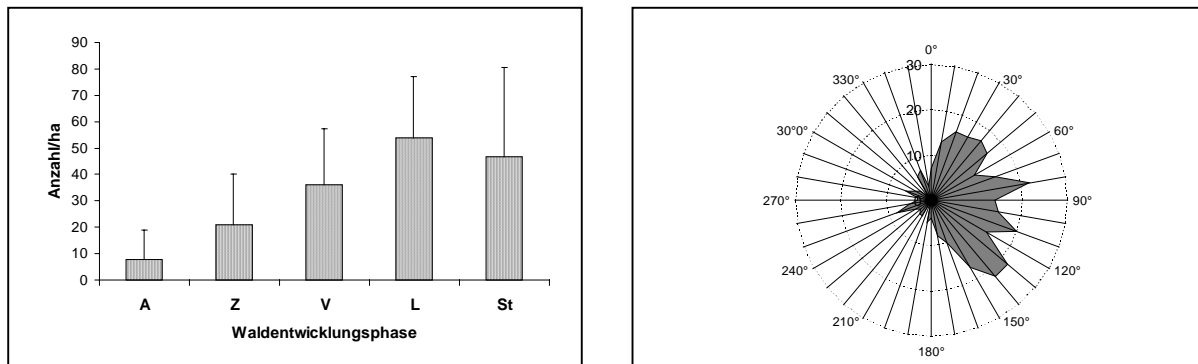


Abbildung 5 Mittlere Anzahl pro ha und Standardabweichung der Wurfteller in verschiedenen Entwicklungsphasen sowie relative Anteile der Fallrichtung von 348 geworfenen Buchen auf 150 Probekreisen (Abk. der Entwicklungsphasen s. Abb. 2).

Gefäßpflanzen, Moose und Flechten in Serrahn unter Berücksichtigung struktureller Parameter

#### *Gefäßpflanzen der Krautschicht in den verschiedenen Entwicklungsphasen*

Methoden: In den 150 Stichprobekreisen wurden Vegetationsaufnahmen nach Braun-Blanquet (vgl. Dierssen 1990) in jeweils vier Sektoren à 100 m<sup>2</sup> angefertigt. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen folgt Oberdorfer (1994).

Ergebnisse: Insgesamt wurden in den Probekreisen 81 Gefäßpflanzenarten in der Krautschicht gefunden (Tab. 4). Als gefährdet gelten entsprechend der Roten Liste von Mecklenburg-Vorpommern *Carex spicata*, *Luzula campestris* und *Vicia lathyroides* (Tab 4). Der überwiegende Teil der Arten (76 Sippen) tritt in weniger als 5 % der Aufnahmen auf. Arten mit mittlerer Stetigkeit sind *Calamagrostis epigejos*, *Moehringia trinervia*, *Oxalis acetosella* sowie der Frühjahrsgeophyt *Anemone nemorosa*. Einzig die Verjüngung von *Fagus sylvatica* ist in über 60 % der Aufnahmen präsent.



Tabelle 4 Zahl der Vorkommen von Gefäßpflanzenarten in der Krautschicht der Serrahner Buchenwälder auf je 100 m<sup>2</sup> großen Flächen mit Angaben zur Stetigkeit (Stet), zur soziologischen Einordnung (So., vgl. Abb. 7) und zur Gefährdung (\* = Kategorie 3 nach BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ 1996). Abk. der Entwicklungsphasen s. Abb. 2.

Vegetationsaufnahmen	Entwicklungsphasen					Stet insg.	So.	Vegetationsaufnahmen	Entwicklungsphasen					Stet insg.	So.
	A	Z	L	V	St				A	Z	L	V	St		
Vegetationsaufnahmen	260	84	68	64	64	600		Vegetationsaufnahmen	260	84	68	64	64	600	
<i>Abies alba</i>	.	.	1	.	.	r	W1	<i>Milium effusum</i>	.	1	.	.	.	r	W3
<i>Acer platanoides</i>	4	.	.	.	.	r	W2	<i>Moehringia trinervia</i>	58	36	51	13	7	II	W3
<i>Acer pseudoplatanus</i>	10	4	5	.	.	r	W1	<i>Mycelis muralis</i>	.	.	.	1	.	r	W3
<i>Agrostis canina</i>	.	.	1	.	.	r	O	<i>Oxalis acetosella</i>	44	32	43	19	2	II	W1
<i>Agrostis capillaris</i>	8	12	30	4	.	+	I	<i>Phegopteris connectilis</i>	.	1	.	.	1	r	W1
<i>Anemone nemorosa</i>	138	60	60	44	39	III	W1	<i>Picea abies</i>	1	.	4	.	.	r	W1
<i>Athyrium filix-femina</i>	1	2	7	1	.	r	W3	<i>Pinus sylvestris</i>	7	4	11	.	2	r	W1
<i>Betula pendula</i>	.	.	1	.	.	r	W1	<i>Poa annua</i>	.	.	2	.	.	r	O
<i>Calamagrostis canescens</i>	2	8	2	4	.	r	I	<i>Poa nemoralis</i>	22	4	4	1	.	+	W2
<i>Calamagrostis epigejos</i>	39	26	54	18	.	II	I	<i>Poa trivialis</i>	2	.	17	6	.	r	I
<i>Carex leporina</i>	1	5	8	3	.	r	I	<i>Polygonum hydropiper</i>	.	.	2	.	.	r	I
<i>Carex muricata ssp. pairae</i>	.	.	3	.	.	r	W2	<i>Prunus serotina</i>	3	1	1	.	.	r	W1
<i>Carex pallescens</i>	.	1	3	.	.	r	I	<i>Pteridium aquilinum</i>	.	.	.	1	.	r	I
<i>Carex pilulifera</i>	66	20	26	1	.	I	I	<i>Quercus petraea</i>	15	6	3	3	3	r	W1
<i>Carex remota</i>	3	.	3	2	1	r	W3	<i>Quercus rubra</i>	6	2	4	.	1	r	W1
<i>Carex spicata</i> *	3	1	.	.	.	r	W2	<i>Ranunculus acris</i>	.	.	1	.	.	r	O
<i>Carpinus betulus</i>	1	.	.	.	.	r	W3	<i>Rubus idaeus</i>	.	.	8	3	.	r	W2
<i>Castanea sativa</i>	3	.	.	2	.	r	I	<i>Rumex acetosella</i>	.	.	7	1	.	r	O
<i>Cerastium holosteoides</i>	.	.	1	.	.	r	O	<i>Sagina procumbens</i>	1	.	1	.	.	r	O
<i>Conyza canadensis</i>	.	1	4	.	.	r	O	<i>Salix caprea</i>	.	.	2	.	.	r	I
<i>Deschampsia cespitosa</i>	9	7	8	2	1	r	I	<i>Sambucus nigra</i>	2	.	1	.	1	r	W2
<i>Deschampsia flexuosa</i>	15	1	4	.	.	r	I	<i>Sarothamnus scoparius</i>	1	.	3	.	.	r	I
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6	15	35	14	1	I	W1	<i>Senecio sylvaticus</i>	.	2	6	1	.	r	W2
<i>Epilobium angustifolium</i>	1	1	5	.	.	r	I	<i>Sorbus aucuparia</i>	17	.	2	1	.	r	W3
<i>Fagus sylvatica</i>	208	63	65	42	17	IV	W1	<i>Stellaria media</i>	.	1	1	.	.	r	I
<i>Galium harcyenicum</i>	.	.	2	.	.	r	I	<i>Taraxacum off. agg.</i>	8	9	27	1	.	+	O
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	.	.	1	.	.	r	I	<i>Urtica dioica</i>	17	30	46	12	2	I	I
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	4	4	13	.	1	r	W1	<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	3	1	.	.	r	I
<i>Impatiens parviflora</i>	8	.	6	1	.	r	W2	<i>Veronica arvensis</i>	.	.	1	.	.	r	I
<i>Juncus effusus</i>	3	7	43	4	1	I	I	<i>Veronica montana</i>	1	.	.	.	1	r	W3
<i>Juncus tenuis</i>	.	1	.	.	.	r	I	<i>Veronica officinalis</i>	1	2	7	.	.	r	I
<i>Lamium galeobdolon</i>	.	.	.	2	.	r	W3	<i>Veronica chamaedrys</i>	.	.	1	.	.	r	I
<i>Lathyrus linifolius</i>	1	.	.	.	.	r	I	<i>Vicia angustifolia</i>	.	.	6	1	.	r	O
<i>Luzula campestris</i> *	14	2	8	.	.	r	O	<i>Vicia hirsuta</i>	.	.	2	.	.	r	O
<i>Luzula pilosa</i>	3	.	.	.	.	r	W1	<i>Vicia lathyroides</i> *	.	.	1	.	.	r	O
<i>Majanthemum bifolium</i>	9	1	2	.	.	r	W1	<i>Viola reichenb./riviniana</i>	2	.	13	1	2	r	W1
<i>Melica uniflora</i>	25	15	8	7	1	I	W1								

Das Arteninventar der Entwicklungsphasen ist durch Unterschiede in der Artenzahl und -zusammensetzung sowie durch unterschiedliche Artmächtigkeiten geprägt. In Lücken werden die höchsten Artenzahlen (Abb. 6) und Deckungsgrade erreicht. Häufig dominieren hier eine oder wenige Arten, z. B. die lichtliebenden Gräser *Calamagrostis epigejos*, *Agrostis capillaris* oder *Poa trivialis*. Der Anteil an Offenlandarten oder an sowohl in Offenland- als auch in Waldgesellschaften vorkommenden Arten (Indifferente) ist in den Lücken mit 53 % deutlich höher als in den anderen Entwicklungsphasen (Abb. 7). Insbesondere durch die Auflichtung des Altbestandes und den dadurch bedingten höheren Lichtgenuss in Bodennähe werden Offenlandarten wie *Taraxacum officinalis* agg., *Vicia angustifolia* oder *Conyza canadensis* begünstigt. Daneben fördern auch die zahlreichen Wurzelteller (Abb. 5) und die große Menge an liegendem Totholz (Abb. 4) als wichtige Strukturelemente die Etablierung und das Wachstum einer Vielzahl von Gefäßpflanzen. Auf dem freigelegten Mineralboden der Wurzelteller finden Schlagflur- und Ruderalpflanzen günstige Keimungsbedingungen vor (z. B. *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium*, *Urtica dioica*). Zudem wachsen, blühen und fruchten auf den Wurzeltellern in verbissgeschützter Höhe bzw. im Schutz

liegender Stämme und Kronenäste Arten, die als beliebte Äsungspflanzen starkem Verbiss ausgesetzt sind und auf den dem Wild zugänglichen Flächen in Serrahn zumeist nur vegetativ beobachtet wurden (z. B. *Rubus idaeus*, *Epilobium angustifolium*, *Rumex acetosella*).

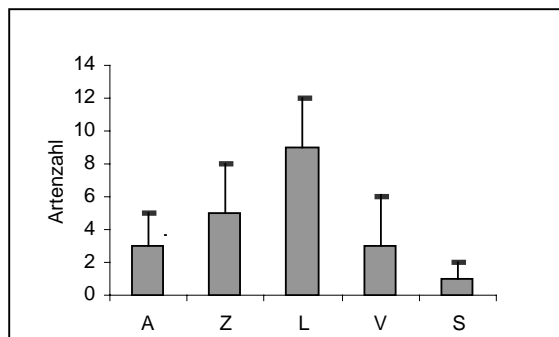


Abbildung 6 Mittlere Artenzahlen und Standardabweichung der Gefäßpflanzen (Krautschicht) pro 100 m<sup>2</sup> in den Entwicklungsphasen der Serrahner Buchenwälder (Abk. s. Abb. 2).

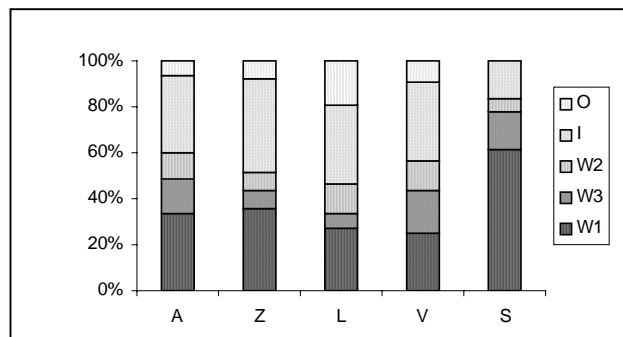


Abbildung 7 Relativer Anteil der soziologischen Gruppen in der Krautschicht (Einteilung nach OBERDORFER (1994) und eigener Einschätzung: W1: stenotope Waldarten, W2: Waldsaum- u. Schlagflurarten, W3: Waldarten mit breiter Standortamplitude, I: Indifferente, O: Offenlandarten).

Hinsichtlich der Artenvielfalt und -zusammensetzung unterscheidet sich die Stangenhholzphase am stärksten von den Lücken (Abb. 6 und 7). Die Stangenhölzer sind durch ein dicht schließendes Kronendach und eine mehrere Zentimeter starke Laubstreu charakterisiert. Die Krautschichtvegetation erreicht auf diesen Flächen nur sehr geringe mittlere Artenzahlen (Abb. 6) und Deckungsgrade (maximal 3 %). Entscheidender Faktor dafür scheint das Licht zu sein, da auch die Wurzelteiler i. d. R. lediglich von sehr wenigen Moosarten mit geringer Mächtigkeit besiedelt werden. Unter den Gefäßpflanzen sind überwiegend stenotope Waldarten des Bestandesinneren (W1, z. B. *Fagus sylvatica*, *Oxalis acetosella*) und typische Waldarten mit breiter Standortamplitude (W3, z. B. *Moehringia trinervia*) in den Stangenhölzern zu finden (Tab. 4). Der Anteil der indifferenten Arten liegt bei 10 %, Offenlandarten treten nicht auf (Abb. 7). Arten, die im Vergleich aller Entwicklungsphasen in den Stangenhölzern einen Verbreitungsschwerpunkt besitzen, konnten nicht nachgewiesen werden. Die mittleren Artenzahlen der Alters-, Zerfalls- und Verjüngungsphase liegen zwischen denen der Lücken und der Stangenhholzphase. Der Anteil der Waldarten (W1-W3) beträgt etwa 60 % (Abb. 7). Dabei nehmen die stenotopen Waldarten den größten Anteil ein. Ähnliche Werte wie die stenotopen Waldarten erreichen die indifferenten Arten, während der Anteil an Offenlandarten stets unter 10 % verbleibt.

*Beschreibung der Moos- und Flechtenflora unter Berücksichtigung ausgewählter Standortparameter*

Methoden: Die Moos- und Flechtenflora wurde auf 45 Probekreisen untersucht. Epiphyten wurden an Bäumen vom Stammfuß inklusive der Wurzelanläufe bis zu einer Höhe von 2 m kartiert. Insgesamt wurden 100 Trägerbäume mit einer Durchmesserspanne (BHD) von 1 bis 94 cm einbezogen. Bei der Erfassung der Totholzarten wurde stehendes und liegendes Totholz (107 Totholzobjekte) berücksichtigt. Bei stehendem Totholz wurde der Bereich vom Stammfuß bis zu ca. 2 m Höhe, bei liegendem Totholz die gesamte Oberfläche betrachtet.

Ergebnisse: In den Probekreisen wurden 48 Moos- und 30 Flechtenarten gefunden. Moosarten der Roten Liste Mecklenburg-Vorpommerns (Ludwig *et al.* 1996) sind *Brachythecium rivulare*, *Frullania dilatata*, *Leucobryum glaucum*, *Metzgeria furcata* und *Orthotrichum stramineum*. Von den beobachteten Flechtenarten sind nach Wirth *et al.* (1996) in Mecklenburg-Vorpommern 13 Flechtenarten zurückgehend, gefährdet bzw. stark gefährdet oder sogar vom Aussterben bedroht (z. B. *Chaenotheca brachypoda*, *Pertusaria hymenea*). Die Häufigkeitsverteilung beider Artengruppen mit einem hohen Anteil von sehr seltenen bzw. seltenen Arten (64 % der Moosarten, 74 % der Flechtenarten) und vergleichsweise wenigen häufiger auftretenden Arten (vgl. Tab. 5) ist typisch für Kryptogamen in Wäldern (vgl. Kruys *et al.* 1999; Homm & De Bruyn 2000; Ernst & Hanstein 2001).

*Tabelle 5* Probekreisnachweise (n = 45) sehr häufiger bzw. häufiger Moos- und sehr häufiger bzw. verbreiteter Flechtenarten.

Moose	Probekreisnachweise	Flechten	Probekreisnachweise
<i>Orthodicranum montanum</i>	45	<i>Lepraria incana</i>	44
<i>Hypnum cupressiforme</i>	44	<i>Cladonia coniocraea</i>	27
<i>Brachythecium rutabulum</i>	41	<i>Porina aenea</i>	24
<i>Lophocolea heterophylla</i>	38	<i>Dimerella pineti</i>	16
<i>Sharpiella seligeri</i>	35	<i>Pyrenula nitida</i>	15

Die mittlere Artenzahl der Moose pro Probekreis liegt bei 11, die der Flechten bei 4. Beide Gruppen wurden auf den Substraten Erde, Rinde, Totholz und Gestein gefunden. In Abb. 8 sind die auf die verschiedenen Substrate entfallenden Anteile der Moos- und Flechtenarten dargestellt, wobei der Substrattyp Gestein aufgrund des geringen Auftretens im Gelände unberücksichtigt blieb. Augenfällig ist ein starker Unterschied bei epigäisch nachgewiesenen Arten: während 80 % der Moosarten auf Erde beobachtet werden, treten nur zwei bodenbesiedelnde Flechtenarten auf (*Cladonia ramulosa*, *C. coniocraea*). Der Anteil der an Totholz beobachteten Moos- und Flechtenarten ist mit jeweils 70 % annähernd gleich. Von diesen Arten wurden 4 Moose und 7 Flechten exklusiv auf diesem Substrattyp gefunden. Ein Blick auf die Artenzusammensetzung macht die Bedeutung des Totholzes deutlich: vier epixyl siedelnde Moos- und acht Flechtenarten sind in Mecklenburg-Vorpommern gefährdet oder sogar vom Aussterben bedroht (z. B. die Lebermoose *Frullania dilatata* und *Nowellia curvifolia* oder

die Flechten *Calicium glaucellum* und *Chaenotheca stemonea*). Der Anteil der epiphytisch auftretenden Arten beträgt bei den Moosen 50 % und bei den Flechten 70 % (Abb. 8). Von den Epiphyten sind die Moose *Metzgeria furcata* und *Orthotrichum stramineum* sowie neun Flechtenarten (z. B. *Pyrenula nitida*, *Chaenotheca furfuracea*) Arten der Roten Listen. Die beschriebenen Substratpräferenzen von Moosen und Flechten sind mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen vergleichbar (z. B. Vellak & Paal 1999; Homm & De Bruyn 2000).

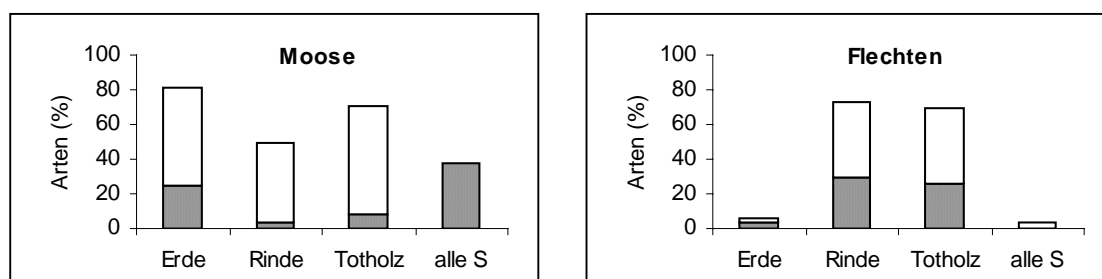


Abbildung 8 Anteil der Moos- und Flechtenarten auf den Substrattypen (schraffierte Fläche: Anteil der exklusiv auftretenden Arten; alle S = alle Substrattypen).

Die Mediane der Artenzahlen von Moosen und Flechten an Totholz unterschiedlicher Zersetzungsgrade weisen gegenläufige Tendenzen auf (Abb. 9). Während die Artenzahlen der Moose auf Totholz mit Merkmalen mäßiger bzw. fortgeschrittener Zersetzung höher sind als auf frischem Totholz, verhalten sich die der Flechten umgekehrt. Ein verstärktes Auftreten von Moosen auf stärker zersetztem Totholz wurde ebenfalls von Lesica *et al.* (1991) und Kruys *et al.* (1999) festgestellt. Schwerdtner & Cordes (1992) erachten hartes, nur gering zersetztes Holz als notwendig für die Existenz langsamwüchsiger Flechten.

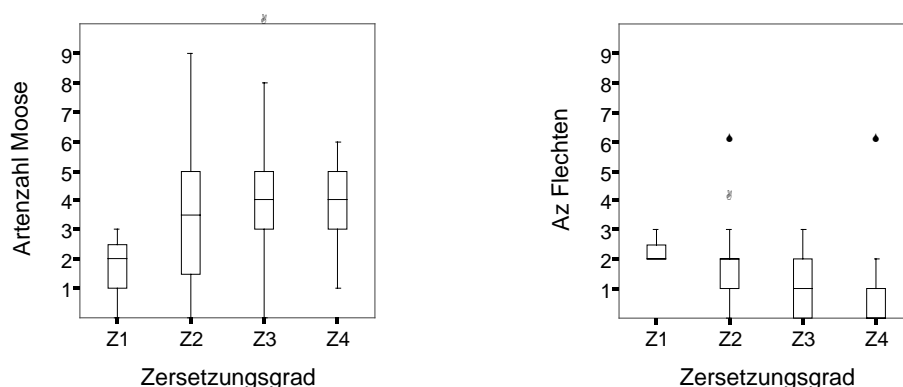


Abbildung 9 Artenzahlen der Moose und Flechten auf Totholz verschiedener Zersetzungsgrade (Z1: frisch; Z2: beginnende Zersetzung; Z3: fortgeschrittene Zersetzung; Z4: starke Zersetzung)

Im Rahmen der Messungen des Rinden-pH-Wertes an Buche (n=120) wurden unterschiedliche Verhältnisse an den Wuchsorten der aufgeführten Arten ermittelt (Abb. 10). Das von Ellenberg *et al.* (1992) als Starksäure-Säurezeiger eingestufte Laubmoos *Orthodicranum montanum* und die sehr

häufig auftretende Krustenflechte *Lepraria incana* besiedeln Borkepartien mit dem niedrigsten pH-Wertbereich (3,8 bis 4,8). Die Wuchsort-pH-Werte von *Hypnum cupressiforme* agg. und der Krustenflechte *Graphis scripta* streuen relativ stark zwischen (schwach) basisch bis ziemlich sauer. Die Borkepartien mit Vorkommen der Krustenflechte *Pyrenula nitida* sowie des Lebermooses *Metzgeria furcata* weisen die höchsten pH-Medianwerte auf und liegen im schwach basischen bzw. subneutralen Bereich. Letztgenannte Arten werden häufig an sehr alten oder nicht vitalen Bäumen mit rissiger Rindenstruktur, Krebsgeschwüren oder vernarbten Stammbereichen beobachtet. Es ist zu vermuten, dass diese schwach basiphilen Arten aufgrund des Austretens von basischem Wundsaft geeignete Siedlungsbedingungen finden (s. Ernst & Hanstein 2001; Vullmer 2001). Die Bedeutung des Rinden-pH-Wertes und der physikalischen Rindenbeschaffenheit wird auch von weiteren Autoren betont (z.B. Hauck 1998; Hobohm 1998; Koperski 1998).

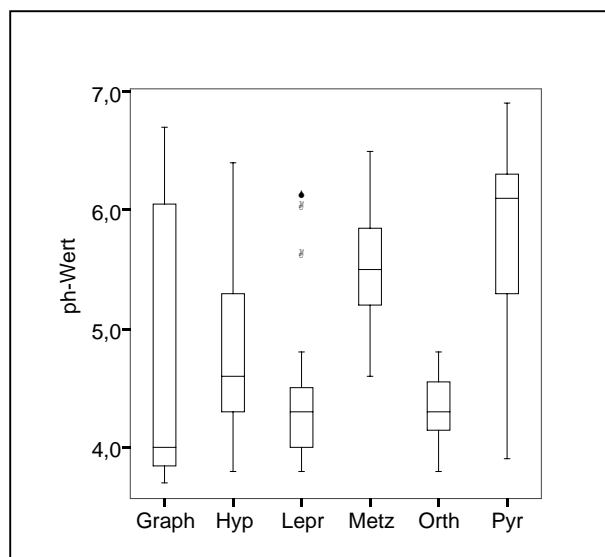


Abbildung 10 Rinden-pH-Werte von Wuchsorten ausgewählter Kryptogamen. Graph: *Graphis scripta*; Hyp: *Hypnum cupressiforme*; Lepr: *Lepraria incana*; Metz: *Metzgeria furcata*; Orth: *Orthodicranum montanum*; Pyr: *Pyrenula nitida*.

## Zusammenfassung

Die Serrahner Buchenwälder gehören zu den wenigen Orten im nordmitteleuropäischen Tiefland, an denen die eigendynamische Waldentwicklung von Buchenwäldern auf größerer Fläche studiert werden kann. Aufgrund ihrer besonderen Geschichte konnten sich auf einer Fläche von etwa 250 ha Buchenaltbestände entwickeln, in denen nun vom Menschen unbeeinflusste Alters-, Zerfalls- und Verjüngungsprozesse ablaufen. Ziel der vorliegenden Arbeit ist, die Struktur, Dynamik und Vegetation in den von Buche dominierten Bereichen des ehemaligen Totalreservates zu charakterisieren.

In dem untersuchten Gebiet der Serrahner Buchenwälder nimmt die Altersphase einen sehr hohen Flächenanteil ein. Damit weicht die Flächenrelation der verschiedenen Waldentwicklungsphasen deutlich von jenen Verhältnissen ab, wie sie für Urwälder bezeichnend sind. Dies kann als Indiz dafür

gewertet werden, dass sich die heutigen Buchenaltbestände innerhalb eines relativ kurzen Zeitraumes etabliert haben.

Im Hinblick auf die untersuchten Strukturparameter und das Arteninventar an Gefäßpflanzen, Moosen und Flechten lässt sich eine starke Differenzierung der Entwicklungsphasen feststellen. Besonders auffällig sind die hohen Vorräte des lebenden Derbholzbestandes in der Altersphase sowie des Totholzes in den übrigen Entwicklungsphasen, die in ihrer Größenordnung an die Werte südosteuropäischer Buchenurwälder heranreichen. In der Verjüngung ist eine außerordentliche Dominanz der Buche auszumachen. Aus derzeitiger Sicht scheint es daher unwahrscheinlich, dass neben der Buche noch andere Baumarten einen nennenswerten Anteil am zukünftigen Hauptbestand erreichen werden. Bezogen auf die Pflanzenartenvielfalt wird die große Bedeutung von Lücken im Kronendach sowie der Strukturelemente Altbäume, Totholz und Wurzelteller deutlich.

## Literatur

- Borrmann, K., 1996. Vierzig Jahre Naturwaldforschung im Heilige Hallen-Bestand. AFZ/Der Wald 51: 1292-1296.
- Bundesamt für Naturschutz (Hrsg.), 1996. Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands. Schriftenreihe für Vegetationskunde 28: 1-744.
- Dierssen, K., 1990. Einführung in die Pflanzensoziologie (Vegetationskunde). Ulmer Verlag, Darmstadt, 241 S.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., Paulissen, D., 1992. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18: 1-258.
- Ernst, G., Hanstein, U., 2001. Epiphytische Flechten im Forstamt Sellhorn - Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. NNA-Berichte 2: 28-83.
- Gross, C. P., Reidelstürz, P., 2000. Sukzessionsforschung und Ableitung waldbaulich nutzbarer Informationen in naturnahen Buchenwäldern mit langjährig ungestörter Walddynamik im Nordostdeutschen Tiefland. Teilprojekt: Kartierung der Waldentwicklungsphasen aus Color-Infrarot-Luftbildern. Abschlussbericht Procul Consulting, Manuskript, 12 S.
- Hauck, M., 1998. Die Flechtenflora der Gemeinde Amt Neuhaus (Nordost-Niedersachsen). Tuexenia 18: 451-461.
- Hobohm, C., 1998. Epiphytische Kryptogamen und pH-Wert - ein Beitrag zur ökologischen Charakterisierung von Borkenoberflächen. Herzogia 13: 107-111.
- Homm, T., de Bruyn, U., 2000. Moose und Flechten im Naturschutzgebiet „Hasbruch“. Herzogia 14: 171-194.
- Knapp, H. D., Jeschke, L., 1991. Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. Schriftenreihe für Vegetationskunde 21: 21-54.
- Koperski, M., 1998. Verbreitung und Vergesellschaftung schwach acidophiler bis schwach basiphiler epiphytischer Moose in Eichen-Buchenaltbeständen des niedersächsischen Tieflandes. Herzogia 13: 63-80.
- Korpeľ, Š., 1995. Die Urwälder der Westkarpaten. Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, NY, 310 S.
- Krauß, K., 2001. Untersuchung der Beziehung zwischen Alter, Brusthöhendurchmesser und Höhe der Rotbuche anhand von Bohrkernanalysen im Müritz-Nationalpark, Teilgebiet Serrahn. Diplomarbeit, Universität Lüneburg, 111 S.
- Kruys, N., Fries, C., Jonsson, B., Lamas, T., Stal, G., 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. Canadian Journal of Forest Research 29: 178-186.

- Landesamt für Forstplanung Mecklenburg-Vorpommern, 1998. Anweisung zur Grundaufnahme in Naturwaldreservaten und Naturwaldvergleichsflächen in Mecklenburg-Vorpommern. Unveröffentlichtes Manuskript, 18 S.
- Leibundgut, H., 1959. Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 110: 111-124.
- Leibundgut, H., 1993. Europäische Urwälder. Haupt Verlag, Bern-Stuttgart, 308 S.
- Lesica, P., McCune, B., Cooper, S. V., Hong, W. S., 1991. Differences in lichen and bryophyte communities between old-growth and managed second-growth forests in the Swan Valley, Montana. Canadian Journal of Botany 69: 1745-1755.
- Ludwig, G., Düll, R., Philippi, G., Ahrens, M., Caspari, S., Koperski, M., Lütt, S., Schulz, F., Schwab, G., 1996. Rote Liste der Moose (*Anthocerochyta et Bryophyta*) Deutschlands. Schriftenreihe für Vegetationskunde 28: 198-306.
- Mayer, H., Zukrigl, K., Schrempf, W., Schlager, G. (Hrsg.), 1987. Urwaldreste, Naturwald-reservate und schützenswerte Naturwälder in Österreich. Institut für Waldbau in Wien, 971 S.
- Meyer, P., 1995. Untersuchung waldkundlicher Entwicklungstendenzen und methodischer Fragestellungen in Buchen- und Buchenmischbeständen niedersächsischer Naturwaldreservate (NWR). Cuvillier Verlag, Göttingen, 239 S.
- Meyer, P., Tabaku, V., Lüpke, B. v., 2003. Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder – Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. Forstwissenschaftliches Centralblatt 122: 47-58.
- Oberdorfer, E., 1994. Pflanzensoziologische Exkursionsflora. UTB, 7. Aufl., Stuttgart, 1050 S.
- Remmert, H., 1991. Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht. Laufener Seminarbeiträge (Ber. ANL) 5: 5-15.
- Schwerdtner, H., Cordes, H., 1992. Zur Bedeutung von Mikrostandorten für die kleinräumige Verteilung von Flechten auf Totholz. International Journal for Mycology and Lichenology 5: 121-136.
- Tabaku, V., 2000. Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. Cuvillier Verlag, Göttingen, 206 S.
- Tempel, H., Forst- und nutzungsgeschichtliche bzw. bestandesgeschichtliche Forschung. In: Sukzessionsforschung und Ableitung waldbaulich nutzbarer Informationen in naturnahen Buchenwäldern mit langjährig ungestörter Dynamik im nordostdeutschen Tiefland. Abschlussbericht zum BMBF-Forschungsbericht, Universität Lüneburg (in Vorber.).
- Vellak, K., Paal, J., 1999. Diversity of bryophyte vegetation in some forest types in Estonia: a comparison of old unmanaged and managed forests. Biodiversity and Conservation 8: 1595-1620.
- Vullmer, H., 2001. Moose in (Eichen-)Buchenaltbeständen auf historisch alten Waldstandorten im Naturschutzgebiet Lüneburger Heide. NNA-Berichte 2: 86-96.
- Wirth, V., Schöller, H., Scholz, P., Ernst, G., Feuerer, T., Gnüchtel, A., Hauck, M., Jacobsen, P., John, V., Littersky, B., 1996. Rote Liste der Flechten (*Lichenes*) der Bundesrepublik Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde 28: 307-368.