

VERÄNDERUNGEN DER PFLANZEN- DIVERSITÄT

*... in experimentell gestörten Buchenwäldern:
Botanische Untersuchungen auf den Flächen des BioHolz-Experiments
im Nationalpark Hunsrück-Hochwald 2017 bis 2019*

08

Auf den Flächen des BioHolz-Experiments in der Entwicklungszone des Nationalparks Hunsrück-Hochwald wurden in den Jahren 2017 bis 2019 neben anderen Artengruppen auch die Gefäßpflanzen, Moose und Flechten erfasst. Hierbei wurden Vegetationsaufnahmen fest markierter Kreisflächen (Boden) sowie ausgewählter Einzelobjekte (Bäume, stehendes Totholz, liegende Stämme und Stümpfe) angefertigt. Bisher können nur wenige Veränderungen im Artenspektrum und der Abundanz einzelner Arten nachgewiesen werden. Außerdem sind die in ehemaligen Wirtschaftswäldern gelegenen Flächen sehr viel artenärmer als schon seit Jahrzehnten ungenutzte Buchenwälder vergleichbarer Standorte. Da der Beobachtungszeitraum noch zu kurz war, schlagen wir im Ausblick eine Fortführung der Beobachtungen in regelmäßigen, mehrjährigen Abständen vor. Diese lassen wichtige Erkenntnisse für die Erfolgsaussichten von Entwicklungsmaßnahmen auch in anderen struktur- und totholzarmen Waldbeständen erwarten.

Einleitung

Alte und absterbende Bäume sowie liegendes und stehendes, starkes Totholz sind wichtige Substrate für zahlreiche Moose, Flechten und Pilze (Abb. 1, 2), aber in Wirtschaftswäldern selten. Untersuchungen in naturnahen Wäldern unterstreichen die Schlüsselfunktion von starken Totholzobjekten insbesondere in der Zerfallsphase der natürlichen Walddynamik, da diese bis in nachfolgende Regenerationsphasen des Waldes erhalten bleiben. Hierdurch sowie durch eine mosaikartige Verzahnung von Waldbeständen in unterschiedlichen Entwicklungsphasen ist eine Habitatkontinuität für viele spezialisierte, epiphytische und xylobionte Arten gewährleistet (Johanson et al. 2012; Dittrich et al. 2013, 2014; Hilmers et al. 2018). Mit fortschreitendem Zerfall von Totholzobjekten setzt dort eine Sukzession spezialisierter Arten und Artgemeinschaften ein (Abb. 3). So beruht die Artenvielfalt von Flechten und Moosen in Wäldern auch auf einem weiten Spektrum verschiedener Totholztypen (stehend, liegend, Stümpfe) in verschiedensten Größen- und Zerfallsklassen (Dittrich et al. 2014).

Da Totholz nur in fortgeschrittenen Zerfallsstadien von Gefäßpflanzen bzw. Waldboden-Moosen besiedelt wird (Dittrich et al. 2014), sind vor allem indirekte Auswirkungen auf die Waldboden-Vegetation anzunehmen. So erhöht akkumuliertes Totholz den Raumwiderstand für das Schalenwild und fördert so zumindest zeitweise die Gehölzverjüngung (Hagge et al. 2019; Abb. 4). Weiterhin bilden sich Kronenlücken durch absterbende beziehungsweise

umstürzende Bäume (Kucbel et al. 2010). Das Mikroklima wird jedoch von der Präsenz und räumlichen Verteilung von Totholz teils weniger beeinflusst (Schmidt, Heinrichs 2012; Thom et al. 2020). Auch reduzierte Evapotranspiration und Niederschlagsinterzeption durch Laub- bzw. Kronenverluste sowie die Mobilisierung von Nährstoffen aus zerfallendem Holz können die Bodenvegetation beeinflussen (Nadkarni, Sumera 2004; Bade et al. 2015). Selbst in Urwäldern auf reicheren Standorten zeigen anspruchsvolle Gefäßpflanzen eine deutliche Häufung in Bereichen mit starker Totholzakкумуляtion (Falinski 1978).

Während die Interaktion von Bodenpflanzen und Totholz bisher relativ wenig untersucht wurde, liegen inzwischen etliche Studien zur Ökologie totholzbewohnender Moose, Flechten und Pilze vor. Diese beschreiben jedoch meist den Bewuchs bereits vorhandener Totholzobjekte in Probeflächen. Dabei werden z. B. aus den Aufnahmen verschieden stark zersetzter Totholzobjekte Entwicklungsreihen, sogenannte „unechte Zeitreihen“, konstruiert (Dittrich et al. 2014). Demgegenüber bieten die Experimentflächen des BioHolz-Projektes im Bayerischen Wald, Hunsrück, Saarbrücker Urwald und in Schleswig-Holstein die seltene und reizvolle Gelegenheit, unter vergleichsweise kontrollierten Bedingungen echte Entwicklungsreihen im Boden- und Totholzbewuchs über längere Zeiträume zu verfolgen.

Im Folgenden werden erste Ergebnisse der Untersuchungen zur Epiphyten- und Bodenvegetation auf den Experimentflächen im Nationalpark Hunsrück-Hochwald vorgestellt. Hierbei bieten sich auch Vergleiche zu neueren

Arterfassungen in drei Buchen-Naturwaldreservaten (NWR) im Bereich des Nationalparks an, die sich bereits durch sehr naturnahe Strukturen und höhere Totholzvorräte auszeichnen (Abb. 1; Heinrichs et al. 2018, Killmann 2018, Stapper 2018).

Methoden

Die Vegetationsaufnahmen der Bodenvegetation erfolgten auf Kreisflächen ($r = 4$ m) um jeweils 8 Rasterpunkte auf den Plots (siehe auch bioholz-projekt.de). Diese Punkte beschreiben ein äußeres (B2, B5; E2, E5) und ein inneres Quadrat (C3, C4; D3, D4). Innerhalb der einzelnen Kreisflächen wurde der Unterwuchs getrennt nach Strauch-, Kraut- und Moos-Schicht aufgenommen. Dies erfolgte mit einer Prozent-Skala mit 5 %-Intervallen, bei <10 % in 1 %-Intervallen. Bei Pflanzen mit einer Deckung <1 % wurde zwischen 0,5 % (mehrere Triebe/Individuen) und 0,1 % (einzelne Pflanzen,

Triebe) differenziert (Methode nach Dittrich et al. 2013). Zusätzlich wurde die Verjüngung der Baumarten nach Größenklassen differenziert ausgezählt. Nach der Erstaufnahme in 2017 wurden von Erst- und Zweitautor noch zwei Wiederholungskartierungen (2018, 2019) durchgeführt. Die epiphytischen bzw. epixylen Moose und Flechten wurden in jedem Plot auf ausgewählten, permanent markierten Einzelobjekten kartiert. Hierbei handelt es sich jeweils um einen unbehandelten Baum als Referenz (A), je ein Exemplar der manipulierten Objekte (S, stehendes Totholz; L, liegendes Totholz) sowie einen der ggf. verbleibenden Stümpfe (W). Bei liegenden Stämmen und Stümpfen wurde der Bewuchs der gesamten offen liegenden Oberfläche berücksichtigt, während bei Bäumen und stehendem Totholz die unteren 2 m berücksichtigt wurden. Die Abundanz der einzelnen Arten wurde in gleicher Weise wie bei der Bodenvegetation geschätzt. Vom Erstautor wurden in bisher zwei Durchgängen (2018, 2019) auf den Experimentflächen 23 markierte Einzelobjekte untersucht.



Abbildung 1: Alter, naturnaher Buchenwald mit absterbenden Altbäumen, stehendem und liegendem Totholz (NWR Ruppelstein, August 2018. Aufn. S. Dittrich).



Abbildung 2: Liegender Buchenstamm mit Moos- und Flechtenbewuchs sowie Fruchtkörpern holzzersetzender Pilze (Nationalpark Hunsrück-Hochwald, August 2018. Aufn. S. Dittrich).



Abbildung 3: Das auch in Rheinland-Pfalz heimische, feuchteliebende Lebermoos *Riccardia palmata* wächst auf stark zersetztem, schwammartigem Totholz (Alpen, September 2016. Aufn. S. Dittrich).



Abbildung 4: Abgestorbene, liegende Altfichten bieten als natürlicher Verhau kurzzeitigen Verbiss-Schutz für junge Ebereschen (Nationalpark Harz, Juni 2019. Aufn. S. Dittrich).

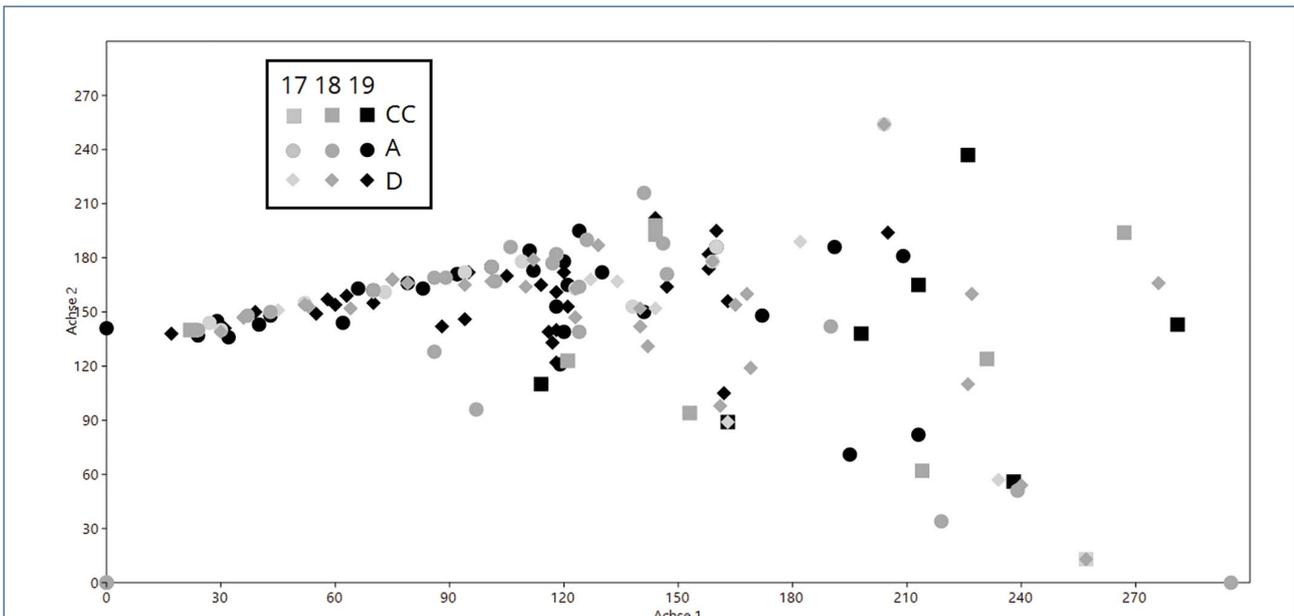


Abbildung 5: DCA der Aufnahmen der Bodenvegetation (Strauch-, Kraut- und Moos-Schicht) in den Sub-Plots der Behandlungsgruppen (CC, unbehandelte Referenz; A, aggregiert; D, verteilt) von 2017-2019. Eigenwerte – Achse 1: 0,419; Achse 2: 0,150.

Die Nomenklatur der erwähnten Arten richtet sich nach Wirth et al. (2013, Flechten), Caspari et al. (2018, Moose) sowie Buttler, Hand (2008, Gefäßpflanzen). Die Analysen beschränken sich hier auf die Veränderungen der Artzusammensetzung der einzelnen Vegetationsaufnahmen über die Beobachtungszeit. Hierzu wurde die DCA (Detrended Correspondence Analysis; Hill, Gauch 1980) herangezogen. Veränderungen in der Abundanz der einzelnen Arten wurden statistisch auf Signifikanz überprüft (Kruskal-Wallis-Test, da nicht normalverteilte Daten). Hierbei wurden die in jedem Jahr durchgeführten 8 Vegetationsaufnahmen pro Plot als Replikate behandelt, auch wenn es sich nur um bedingt unabhängige Stichproben handelt. Die DCA und wei-

tere statistische Analysen wurden u. a. mit den Software-Paketen PAST 4.01 sowie R, Version 3.6.3 vorgenommen (Hammer et al. 2001; R Core Team 2020).

Ergebnisse

Die DCA zeigt über die drei Beobachtungsjahre weder einen deutlichen Veränderungstrend noch eine erkennbare Differenzierung der Behandlungsgruppen (A, D, CC; Abb. 5). Auch bei den einzelnen Arten der Gefäßpflanzen und Moose in der Bodenvegetation sind keine signifikanten Veränderungen in der Abundanz erkennbar (Tab. 1; Kruskal-Wallis-Test $p > 0,05$).



Abbildung 6: Geringe Veränderungen des Moos- und Flechtenbewuchses, aber veränderte Insektenaktivität (s. Bohrmehl) bei stehendem Totholz (Fläche „AB“) in den Jahren 2018 (links) und 2019 (rechts) (Aufn. S. Dittrich).

Tabelle 1: Entwicklungstrends in der Abundanz der Gefäßpflanzen (Krautschicht) der einzelnen Plots von 2017-2019.

	CC	AB	AL	AR	AS	DB	DL	DR	DS	St. ¹	WB ²
<i>Carex pilulifera</i>	> ³	N2	N2	>	<	<	<	=	~	100	2.1
<i>Fagus sylvatica</i> ⁴	>	>	>	>	<	>	<	>	>	100	1.1
<i>Sorbus aucuparia</i> ⁴	N2		=	>	N2	~	<	>	>	89	2.1
<i>Luzula luzuloides</i>	<		>	>	N1	<	=		=	78	2.1
<i>Picea abies</i> ⁴	<		>	N2	~	<	<			67	2.1
<i>Rubus idaeus</i> ⁴			<	N2		<	<			44	2.1
<i>Pseudotsuga menziesii</i> ⁴					N2	<	=		=	44	1.1
<i>Dryopteris carthusiana</i>	<			=			=			33	2.1
<i>Digitalis purpurea</i>		<	N1	>						33	1.2
<i>Carex muricata</i>				=			=			22	2.1
<i>Juncus effusus</i>							=		<	22	2.1
<i>Deschampsia flexuosa</i>	=									11	2.1
<i>Epilobium montanum</i>		=								11	2.1
<i>Sambucus racemosa</i> ⁴			~							11	2.1
<i>Acer pseudoplatanus</i> ⁴				N2						11	2.1
<i>Rubus fruticosus</i> agg. ⁴				=						11	2.1
<i>Galeopsis tetrahit</i>					N2					11	2.1
<i>Robinia pseudacacia</i> ⁴					N2					11	2.1
<i>Sambucus nigra</i> ⁴					N2					11	2.1

¹ **Stetigkeit:** Vorkommen in % der Plots über alle Jahre

² **Waldbindung nach Schmidt et al. 2011 (Hügel- und Bergland):** 1.1, geschlossener Wald; 1.2, Waldränder und -Verlichtungen; 2.1, Wald wie im Offenland

³ **Trends (Vergleich der mittleren Abundanz zwischen den Jahren):** =, gleichbleibend; <, Abnahme/Ausfall von 2017-2019; >, Zunahme von 2017-2019; ~, unklarer Trend bzw. neu und wieder ausgefallen; N1, Neu ab 2018; N2, Neu in 2019.

Ohne Angabe: kein Vorkommen im Plot.

⁴ **Jungbäume, Sträucher und Halbsträucher <1 m**



Abbildung 7: Zunehmende Holzersetzung und Pilzaktivitäten bei Einzelobjekten (hier liegender Stamm in der Behandlung „AL“). Im Jahr 2018 (links) deutete die Ablösung der Rinde bereits auf eine fortschreitende Zersetzung. In 2019 (rechts) erschienen erste Fruchtkörper holzersetzender Pilze (*Trametes* spp.; Aufn. S. Dittrich).

Tabelle 2: Übersicht über die Stetigkeit (%) bzw. Präsenz (+) der Epiphyten auf den Einzelobjekten in den Behandlungsgruppen (CC, unbehandelte Referenz; A, aggregiert; D, verteilt).

Behandlungsgruppe	CC	A	D
Anzahl Objekte	1	11	11
Flechten:			
<i>Lepraria finckii</i>	+	55	64
<i>Cladonia coniocraea</i>	+	19	46
<i>Pertusaria amara</i>	-	28	9
<i>Pertusaria</i> spp. ¹	-	19	27
<i>Cladonia pyxidata</i>	-	9	9
<i>Parmelia sulcata</i>	-	-	9
<i>Pertusaria leioplaca</i>	-	-	9
Moose:			
<i>Hypnum cupressiforme</i>	+	91	100
<i>Dicranum scoparium</i>	+	64	36
<i>Platygyrium repens</i>	+	55	73
<i>Dicranoweisia cirrata</i>	+	36	64
<i>Ulotia bruchii & crispa</i> ²	+	9	36
<i>Radula complanata</i>	+	-	9
<i>Pylaisia polyantha</i>	-	9	9
<i>Brachythecium rutabulum</i>	-	9	-
<i>Dicranum tauricum</i>	-	9	-
<i>Brachytheciastrum velutinum</i>	-	-	9
<i>Herzogiella seligeri</i>	-	-	9
<i>Isothecium alopecuroides</i>	-	-	9
<i>Kindbergia praelonga</i>	-	-	9
<i>Metzgeria furcata</i>	-	-	9
<i>Orthotrichum affine</i>	-	-	9
<i>Orthotrichum lyellii</i>	-	-	9
<i>Polytrichum formosum</i>	-	-	9

¹ meist sterile, kleine Thalli

² vorwiegend *U. bruchii*, aber sterile Exemplare kaum differenzierbar

Dennoch zeigen sich gewisse Entwicklungstendenzen: So erscheinen in allen aggregierten Behandlungen einzelne neue Arten und mehr Arten zeigen eine Zunahme in der Abundanz. In den verteilten Behandlungen (D) zeigen hingegen mehr Arten eine Abnahme oder keine Veränderungen. Die Vegetation der unbehandelten Fläche (CC) nimmt eine Mittelstellung zwischen aggregierten und verteilten Behandlungen ein. Auch die Epiphyten- bzw. Epixylenvegetation hat sich auf den Einzelobjekten zwischen 2018 und 2019 kaum verändert (Abb. 6, 7). Daher wird hier nur eine Artenliste mit Differenzierung zwischen den Behandlungsgruppen

vorgestellt (Tab. 2). Insgesamt wurden 7 Flechten- und 17 Moosarten (bzw. -Artengruppen) festgestellt. Die Epiphytengemeinschaft auf dem untersuchten Baum in der Referenzfläche (CC) enthält die meisten häufigeren Arten der Gesamt-Artenliste.

Diskussion

Vor dem Eingriff konnten die ehemals bewirtschafteten Buchenbestände nach Baumdimensionen und Kronenschlussgrad der Optimalphase zugeordnet werden, die sich durch eine vergleichsweise geringe Pflanzendiversität auszeichnet (Hilmers et al. 2018). Daran hat sich auch im Beobachtungszeitraum von drei Jahren nach dem Eingriff wenig geändert. Hierbei ist zu beachten, dass die Größe der Lücken in der Baumschicht wohl selbst in den aggregierten Behandlungen zu niedrig ist, um extreme Veränderungen in der Bodenvegetation zu bewirken. Diese sind erst bei über 40 m Durchmesser zu erwarten (Kelemen et al. 2012; Kern et al. 2013). Solche Lücken treten aber auch in Buchen-Naturwäldern selten auf, z. B. nach flächigen Windwürfen (Schmidt, Heinrichs 2012; Rugani et al. 2013).

Die Bodenvegetation zeigt sich hinsichtlich der experimentellen Störung bisher reaktionsträge. Das deckt sich mit Untersuchungen zu natürlichen Störungen und Strukturveränderungen in anderen Waldtypen (Simon et al. 2011, Dittrich et al. 2013). Bisher dominieren in allen Plots Jung-Gehölze sowie mehrjährige krautige Pflanzen. Die meisten Arten kommen im Bergland sowohl im Wald als auch im Offenland vor und sind größtenteils typisch für bodensaure Buchenwälder (Schmidt et al. 2011, Heinrichs et al. 2018). Demgegenüber fehlen Arten mit Schwerpunkt Offenland sowie Arten der Waldlichtungen und Waldränder weitgehend, die z. B. auch in den NWR im Bereich des Nationalparks selten sind (Heinrichs et al. 2018). Auch bekannte „Störzeiger“ konzentrieren sich auf alte Rückegassen (Abb. 8). Sie waren also schon vor dem Experiment in den Flächen vorhanden. Die relativ bodenschonende Behandlung der Bestände hat insbesondere die für bodensaure Buchenwälder typische dicke Streuschicht nahezu unversehrt gelassen. Sie bedeckt in den meisten Vegetationsaufnahmen 90 bis 100 % des Waldbodens und kann die Etablierung neu einwandernder Pflanzen und somit die weitere Vegetationsentwicklung hemmen (Simon et al. 2011; Heinrichs et al. 2018).

Im Vergleich zu den Naturwaldreservaten (Killmann 2018, Stapper 2018) ist die Artenvielfalt bei den baum- und totholzbewachsenden Flechten und Moosen weitaus geringer. Die Anzahl der untersuchten Objekte dürfte mit 23

aber ausreichend gewesen sein, um das Arteninventar der Epiphyten des Gesamtbestandes repräsentativ zu erfassen (John, Schröck 2001). Die geringen Artenzahlen dürften die noch nicht lange zurückliegende, intensive Nutzung des Bestandes widerspiegeln. So fehlen bei den Moosen die in den NWR gefundenen Zeiger für hohe historische Kontinuität (Stapper 2018). Weiterhin sind Zeigerarten für mäßig bis sehr stark anthropogen beeinflusste Standorte (meso-, eu- und polyhemerobe Arten) häufig, wie z. B. *Dicranoweisia cirrata* und *Platygyrium repens*. Demgegenüber kommen Arten eher naturnaher, wenig beeinflusster Standorte wie *Isoetecium alopecuroides* nur vereinzelt vor (Einstufung nach Dierßen 2001). Auch fehlen auf Totholz stark spezialisierte Arten noch weitgehend. *Cladonia coniocraea* oder *Herzogiella seligeri* kommen zwar schwerpunktmäßig auf Totholz vor, besiedeln aber auch die Stammbasis lebender Bäume. Hier traten sie auf den Flächen sicher schon vor Beginn des Experiments auf (Dierßen 2001; John, Schröck 2001).

Ausblick

Die bisherigen Ergebnisse für einen relativ kurzen Beobachtungszeitraum zeigen noch kaum Veränderungen der Pflanzendiversität in den Experimentflächen. Gerade deshalb wäre es sehr sinnvoll, die Flächen und Rasterpunkte langfristig dauerhaft zu vermarken und weiterhin in regelmäßigen Intervallen zu untersuchen. Gemäß der Empfehlung von Stapper (2018) für das NWR-Monitoring von Moosen könnte dies bei den Epiphyten und Epixylen alle fünf Jahre geschehen, während für die Bodenvegetation auch 10 Jahre denkbar sind. Hiermit könnten aber kurzlebige Sukzessionsstadien möglicherweise übersprungen werden (Schmidt 1999; Dierschke 2014). Wünschenswert wäre auch eine parallele Fortführung der Erfassung von Insekten und xylobionten Pilzen. Die vorhandenen drei alten Naturwaldreservate im Gebiet des Nationalparks sind dabei trotz ihrer Entfernung eine wichtige Referenz. So wird sich mittelfristig zeigen, ob z. B. die dort vorhan-



Abbildung 8: Durch *Carex muricata* und *Juncus effusus* angezeigte Bodenverdichtung in den Fahrspuren einer alten Rückegasse (Behandlung DL, August 2018. Aufn. S. Dittrich).

denen totholzbesiedelnden Arten auch in die Versuchsfelder einwandern. Die BioHolz-Flächen können so auch wichtige Hinweise für die Erfolgsaussichten anderer Entwicklungsmaßnahmen in vergleichsweise struktur- und totholzarmen Waldbeständen im Nationalpark und seiner Umgebung geben.

IM ÜBERBLICK

- > Im Rahmen des BioHolz-Experiments wurden Buchenbestände experimentell behandelt (Totholz-Anreicherung, Öffnungen des Kronendachs in verschiedenen Varianten).
- > Auf den Experimentflächen wurden über einen Zeitraum von drei Jahren Gefäßpflanzen und Moose am Boden sowie Moose und Flechten auf ausgewählten Bäumen und Totholzobjekten aufgenommen.
- > Von 2017 bis 2019 waren nur geringe Veränderungen festzustellen. Offenbar ist eine längerfristige, regelmäßige Beobachtung der Vegetation notwendig.



DIE AUTOREN

Dr. Sebastian Dittrich (Jahrgang 1982) ist seit 2015 wissenschaftlicher Mitarbeiter an der TU Dresden, Professur für Biodiversität und Na-

turschutz. Er studierte Biologie an der Universität Osnabrück und promovierte an der Georg-August-Universität Göttingen über die Naturdynamik von Bergfichtenwäldern.



Ole Krautkrämer (Jahrgang 1992) studiert und forscht an der Philipps-Universität Marburg, AG Allgemeine Ökologie und Tierökologie. Er begleitet als Vegetationsökologe und Forstwissenschaftler das BioHolz-Projekt seit 2015 als Praktikant, Stu-

dent und in freier bzw. wissenschaftlicher Mitarbeit.

Quellen

- Bade, Claudia; Jacob, Mascha; Leuschner, Christoph; Hauck, Markus (2015):** Chemical properties of decaying wood in an old-growth spruce forest and effects on soil chemistry. In: Biogeochemistry 122: 1-13.
- Buttler, Karl Peter; Hand, Ralf (2008):** Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands. In: Kochia Beiheft 1: 1-107.
- Caspari, Steffen; Dürhammer, Oliver; Sauer, Michael; Schmidt, Carsten (2018):** Rote Liste und Gesamtartenliste der Moose (Anthocerotophyta, Marchantiophyta und Bryophyta) Deutschlands. In: Naturschutz und Biologische Vielfalt 70 (7): 361-489.
- Dierschke, Hartmut (2014):** Sekundärsukzession auf Kahlschlagflächen eines Buchenwaldes. Dauerflächenuntersuchungen 1971-2013. In: Tuexenia 34: 107-130.
- Dierßen, Klaus (2001):** Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. Stuttgart, Gebr. Bornträger: 289 S.
- Dittrich, Sebastian; Hauck, Markus; Jacob, Mascha; Rommerskirchen, Andreas; Leuschner, Christoph (2013):** Response of ground vegetation and epiphyte diversity to natural age dynamics in a Central European mountain Spruce forest. In: Journal of Vegetation Science 24: 675-687.
- Dittrich, Sebastian; Jacob, Mascha; Bade, Claudia; Leuschner, Christoph; Hauck, Markus (2014):** The significance of deadwood for total bryophyte, lichen, and vascular plant diversity in an old-growth spruce forest. In: Plant Ecology 215: 1123-1137.
- Falinski, Janusz B. (1978):** Uprooted trees, their distribution and influence in the primeval forest biotope. In: Vegetatio 38: 175-183.
- Hagge, Jonas; Müller, Jörg; Bässler, Claus et al. (2019):** Deadwood retention in forests lowers short-term browsing pressure on silver fir saplings by overabundant deer. In: Forest Ecology and Management 451: 117531.
- Hammer, Øyvind; Harper, David A.T., Ryan, Paul D. (2001):** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. In: Palaeontologia Electronica 4(1): 9 S.

- Heinrichs, Steffi; Dölle, Michaela; Schmidt, Wolfgang (2018):** Flora, Vegetation und Strukturmerkmale der Naturwaldreservate Gottlob, Springenkopf und Ruppelstein im Nationalpark Hunsrück-Hochwald. In: FAWF Rheinland-Pfalz (Hg.): Biodiversität in Buchenwald-Naturwaldreservaten – 30 Jahre nutzungsfreie Waldentwicklung (Mitt. FAWF Rheinland-Pfalz 82/18). Trippstadt, FAWF, 25-47.
- Hill, Mark O.; Gauch, Hugh G. (1980):** Detrended Correspondence Analysis: An improved ordination technique. In: *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hilmers, Torben; Frieß, Nicolas; Bäessler, Claus et al. (2018):** Biodiversity along temperate forest succession. In: *Journal of Applied Ecology* 55: 2756-2766.
- Johansson, Victor; Ranius, Thomas; Snäll, Tord (2012):** Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. In: *Ecology* 93: 235-241.
- John, Volker; Schröck, Hans W. (2001):** Flechten im Kronen- und Stammbereich geschlossener Waldbestände in Rheinland-Pfalz (SW-Deutschland). In: *Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz* 9: 727-750.
- Kelemen, Kristof; Mihók, Barbara; Galhidy, Laszlo; Standovár, Tibor (2012):** Dynamic Response of Herbaceous Vegetation to Gap Opening in a Central European Beech Stand. In: *Silva Fennica* 46: 53-65.
- Kern, Christel C.; Montgomery, Rebecca A.; Reich, Peter B.; Strong, Terry F. (2013):** Canopy gap size influences niche partitioning of the ground-layer plant community in a northern temperate forest. In: *Journal of Plant Ecology* 6: 101-112.
- Killmann, Dorothee (2018):** Flechten der Naturwaldreservate Gottlob, Springenkopf und Ruppelstein im Nationalpark Hunsrück-Hochwald. In: FAWF Rheinland-Pfalz (Hg.): Biodiversität in Buchenwald-Naturwaldreservaten – 30 Jahre nutzungsfreie Waldentwicklung (Mitt. FAWF Rheinland-Pfalz 82/18). Trippstadt, FAWF, 73-87.
- Kucbel, Stanislav; Jaloviari, Peter; Saniga, Milan et al. (2010):** Canopy gaps in an old-growth fir-beech forest remnant of Western Carpathians. In: *European Journal of Forest Research* 129: 249-259.
- Nadkarni, Nalini M.; Sumera, Mark N. (2004):** Old-growth forest canopy structure and its relationship to throughfall interception. In: *Forest Science* 50: 290-298.
- R Core Team (2020):** R: A language and environment for statistical computing. Wien, R Foundation for Statistical Computing.
- Rugani, Tihomir; Diaci, Jurij; Hladnik, David (2013):** Gap Dynamics and Structure of two Old-Growth Beech Forest Remnants in Slovenia. In: *PLoS One* 8(1): e52641.
- Schmidt, Marcus; Kriebitzsch, Wolf-Ulrich; Ewald, Jörg (Red.) (2011):** Waldartenlisten der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. In: *BfN-Skripten* 299: 1-111.
- Schmidt, Wolfgang (1999):** Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften – Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt an Beispielen aus Wäldern. In: *Berichte der Reinhold Tüxen-Gesellschaft* 11: 133-155.
- Schmidt, Wolfgang; Heinrichs, Steffi (2012):** 13 Jahre nach dem Sturm - Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). In: *Hercynia* 45: 81-110.
- Simon, Alois; Gratzner, Georg; Sieghardt, Monika (2011):** The influence of windthrow microsites on tree regeneration and establishment in an old growth mountain forest. In: *Forest Ecology and Management* 62: 1289-1297.
- Stapper, Norbert (2018):** Moose der Naturwaldreservate Gottlob, Springenkopf und Ruppelstein im Nationalpark Hunsrück-Hochwald. In: FAWF Rheinland-Pfalz (Hg.): Biodiversität in Buchenwald-Naturwaldreservaten – 30 Jahre nutzungsfreie Waldentwicklung (Mitt. FAWF Rheinland-Pfalz 82/18). Trippstadt, FAWF, 49-71.
- Thom, Dominik; Sommerfeld, Andreas; Sebald, Julius et al. (2020):** Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. In: *Agricultural and Forest Meteorology* 291: 108066.
- Wirth, Volkmar; Hauck, Markus; Schultz, Matthias (2013):** Die Flechten Deutschlands. 2 Bde. Stuttgart, Ulmer: 1244 S.

