

Vielfältige Baumschicht – reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich

(Mit 5 Abbildungen und 5 Tabellen)

Von A. MÖLDER^{1,*}, M. BERNHARDT-RÖMERMANN¹) und W. SCHMIDT¹)

(Angenommen Mai 2008)

SCHLAGWÖRTER – KEY WORDS

Naturverjüngung; Wildverbiss; Fagus sylvatica; Buchen-Edellaubholz-Mischbestand; Bestandesstruktur; Shannon-Index; Artenprofilindex; Biodiversität; Witterungsschutz.

Natural regeneration; deer browsing; Fagus sylvatica; mixed stands of beech and noble hardwoods; stand structure; Shannon index; species profile index; biodiversity; thermal cover.

1. EINLEITUNG

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

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

Sowohl Diversität als auch Quantität der Naturverjüngung werden zunächst durch das Artenspektrum und die Samenproduktion in der Baumschicht beeinflusst. Auf lange Sicht bedeutender für die Etablierung, Menge und Diversität des Jungwuchses sind jedoch die Faktoren, welche die Umweltbedingungen am Waldboden bestimmen (TOPOLIANTZ und PONGE, 2000). Insbesondere die Struktur und Artenzusammensetzung der Baumschicht wirkt sich auf die Nährstoff-, Wasser- und Strahlungsversorgung des

Baumnachwuchses aus (LÉGARÉ et al., 2002; AUGUSTO et al., 2003; BARBIER et al., 2008; MÖLDER et al., 2008a). So werden die Keimung und das Wachstum der Jungbäume stark von Bodenazidität und Nährstoffvorräten beeinflusst, auf die wiederum die Zusammensetzung der Laubstreu großen Einfluss ausübt (FAUST, 1963; TOPOLIANTZ und PONGE, 2000; KERR und CAHALAN, 2004; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Unterschiede der Baumarten in Interzeption, Transpiration und im Wasserverbrauch führen zu Divergenzen im Wasserangebot von Rein- und Mischbeständen (HÖLSCHER et al., 2005; KRÄMER und HÖLSCHER, 2009). Dies ist für die von Natur aus vorherrschende Buche entscheidend, die in der Verjüngungsphase empfindlich auf Trockenheit reagiert (CZAJKOWSKI et al., 2005, 2006). Schließlich begünstigt ein größerer Lichtgenuss Wachstum und Diversität von Naturverjüngungen (SCHMIDT, 1996, 1997; LAMBERTZ und SCHMIDT, 1999; PETRITAN et al., 2007), wobei die Lichtdurchlässigkeit des Kronendaches baumartenspezifisch ist (VAN OIJEN et al., 2005; BARBIER et al., 2008). Insbesondere Buchenkronen, aber auch dicht geschlossene Bestände mit Esche, Hainbuche und Linde lassen nur 1–3% des Tageslichtes auf den Waldboden gelangen, während Eichenkronen mit 10% eine deutlich höhere Lichtdurchlässigkeit zeigen (ELLENBERG, 1996; HAGEMIER, 2001; BARBIER et al., 2008).

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

In dieser Studie soll folgenden Fragen nachgegangen werden:

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

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsflächen befinden sich im südöstlichen Teil des thüringischen Nationalparks Hainich nahe der Ortschaft Weberstedt (51°05'28"N, 10°31'24"O) in einer Höhe über dem Meeresspiegel von rund 350 m. Das Klima kann als subatlantisch mit kontinentalem Einfluss charakterisiert werden, der Jahresniederschlag beträgt im Mittel 630 mm und die Jahresdurchschnitts-

¹) Georg-August-Universität Göttingen, Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen.

*) Korrespondierender Autor: ANDREAS MÖLDER. Telefon: +49 551 39-3672. Fax: +49 551 39-3270. E-Mail: andreas.moelder@forst.uni-goettingen.de

temperatur 7,7°C. Auf mit Lösslehm überdecktem Oberem Muschelkalk herrscht Parabraunerde, die zum Teil pseudovergleyt ist (World Reference Base for Soil Resources: (stagnic) Luvisol), als Bodentyp vor. Nach einer jahrhundertelangen, oft ungeregelten Mittelwaldwirtschaft wurden die Waldbestände ab der Mitte des 19. Jahrhunderts zumeist als Plenterwald bewirtschaftet (SCHMIDT et al., 2009). Seit Einrichtung der Truppenübungsplätze „Weberstedt“ und „Kindel“ im Jahre 1964 konnten sich ungestört naturnahe Wälder entwickeln, die seit der Gründung des Nationalparks Hainich im Jahre 1997 besonderen Schutz genießen. Waldgesellschaften im Bereich der Untersuchungsflächen sind das Galio-Fagetum, das Hordelymo-Fagetum und das Stellario-Carpinetum (MÖLDER et al., 2006). Als Dichten der verbissrelevanten Schalenwildarten werden vom Nationalpark Hainich ein Stück Rotwild (*Cervus elaphus*), drei Stück Damwild (*Dama dama*) sowie 12-15 Stück Rehwild (*Capreolus capreolus*) pro 100 ha angegeben (mdl. Mitt. H. HÜTHER).

2.2 Untersuchungsaufbau, Datenerhebung und -analyse

2.2.1 Auswahl der Versuchsflächen und Aufnahme der Baumschicht

Für diese Studie wurden Daten von 21 Untersuchungsflächen mit jeweils 2.500 m² (50 m x 50 m) Größe verwendet, die einen Gradienten von reinen Buchenbeständen hin zu Beständen mit bis zu elf Laubholzarten beschreiben (Tab. 1). Neben der Buche (*Fagus sylvatica*) kamen Esche (*Fraxinus excelsior*), Winterlinde (*Tilia cordata*), Sommerlinde (*Tilia platyphyllos*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Spitzahorn (*Acer platanoides*), Traubeneiche (*Quercus petraea*) und Hainbuche (*Carpinus betulus*) als Hauptbaumarten vor. Daneben waren Stieleiche (*Quercus robur*), Vogelkirsche (*Prunus avium*), Bergulme (*Ulmus glabra*), Feldahorn (*Acer campestre*) und Elsbeere (*Sorbus torminalis*) mit wenigen Exemplaren vertreten. Alle Untersuchungsflächen zeichneten sich jeweils durch ebenes Gelände in übereinstimmender Höhenlage, eine ca. 60 cm mächtige Lösslehmauflage, hiebsreife Bestände ohne Nutzung in den vergangenen vier Jahrzehnten sowie einheitliche Bestandesstruktur aus (MÖLDER et al., 2008a). Es dominierten Bäume im Alter von ungefähr 100 Jahren, jedoch fand sich aufgrund der einstigen Plenterwaldbewirtschaftung eine breite Altersklassenspanne (SCHMIDT et al., 2009). Zur Beschreibung der Baumschichtdiversität wurde nach Bestandesvollaufnahmen für jede Untersuchungsfläche neben dem Baumartenreichtum (Zahl der Baumarten in der Baumschicht) der Shannon-Diversitätsindex H' gemäß Formel 1 bestimmt (MAGURRAN, 2004). Zudem wurde der Artenprofilindex A nach PRETZSCH (1996) berechnet. A ist eine Erweiterung des Shannon-Indexes H' zu einem Diversitätsmaß für die vertikale Bestandesstruktur und wird gemäß Formel 2 berechnet. Es wurden drei Höhenzonen von 0–50%, 50–80% sowie 80–100% der Bestandesmaximalhöhe unterschieden (PRETZSCH, 1996).

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

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

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

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

2.2.2 Aufnahme der Verjüngung

Auf den 21 Untersuchungsflächen wurden vier bzw. sechs repräsentative, randomisiert verteilte Stichprobenflächen zur Verjüngungsaufnahme angelegt (Tab. 2). Jeweils sechs Stichprobenflächen wurden auf solchen Untersuchungsflächen eingerichtet, die als Intensivflächen des Graduiertenkollegs 1086 weiteren Untersuchungen dienen (MÖLDER et al., 2006). Die Größe der Stichprobenflächen bemaß sich nach der Dichte des vorgefundenen Jungwuchses (Spanne: 4.267 Sämlinge/ha bis 232.500 Sämlinge/ha) und war zwischen den Untersuchungsflächen unterschiedlich. Innerhalb jeder Untersuchungsfläche war die Größe der Stichprobenflächen einheitlich (PRETZSCH, 2002). Der Begriff „Sämling“ schließt in dieser Studie auch Stockausschlag und Wurzelbrut mit ein. Aufgenommen wurden alle Sämlinge (bzw. Jungbäume) bis zum maximal vorkommenden Wurzelhalsdurchmesser von 2,69 cm, die zumindest einmal als Spross überwintert hatten, also keine Keimlinge mehr waren (DRÖSSLER und LÜPKE, 2007). Im Mittel sollte jede Stichprobenfläche einer Untersuchungsfläche mindestens 50 Sämlinge enthalten, als größtmögliche Flächengröße wurden jedoch 25 m² (5 m x 5 m) festgelegt. Nach Begutachtung der Verjüngungsverhältnisse im Gelände wurden neben Stichprobenflächen von 25 m² Größe solche von 6,25 m² (2,5 m x 2,5 m) und 2 m² (1 m x 2 m) eingerichtet. Die Erstaufnahme der Verjüngung fand im Oktober 2005 statt. Insbesondere durch Windwurf infolge des Orkans Kyrill am 18.1.2007 wurden einige Untersuchungsflächen gestört. In den Jahren 2006 und 2007 wurden auf den Untersuchungsflächen, deren Baumschicht gegenüber dem Vorjahr keine Störung erfahren hatte, ebenfalls im Oktober Wiederholungsaufnahmen der Verjüngung durchgeführt. So konnte für 14 Untersuchungsflächen eine Zeitreihe über drei Jahre erstellt werden. Bei den Verjüngungsaufnahmen wurde neben Baumart, Pflanzhöhe und Wurzelhalsdurchmesser der Verbiss der jüngsten Jahrestriebe bzw. des Leittriebs notiert. Für jede Untersuchungsfläche wurde die Zahl der auf den Stichprobenflächen vorgefundenen Sämlinge auf den Hektar hochgerechnet. Um die Verjüngungsdiversität zu charakterisieren, wurden analog zum Vorgehen bei der Baumschicht Artenreichtum sowie der Shannon-Index H' bestimmt.

2.2.3 Standortsfaktoren

Am Außenrand jeder Stichprobenfläche wurde eine Mischprobe (jeweils vier Einstiche) aus den obersten 10 cm des Mineralbodens entnommen und im Labor der pH-Wert (H₂O) dieses Horizontes bestimmt. An jedem Einstich wurde die Mächtigkeit der Streuauflage (nur O₁ und O₂; O_h war nicht vorhanden) direkt im Bestand mit dem Lineal gemessen. Als Humusformen wurden L-Mull, F-Mull sowie vereinzelt mullartiger Moder angesprochen. Für jede Stichprobenfläche wurde der Deckungsgrad der Krautschicht (ohne Gehölze/Naturverjüngung) jeweils im Frühling und Sommer 2005 prozentual geschätzt und damit die saisonal unterschiedliche Konkurrenzsituation in der Bodenvegetation erfasst (MÖLDER et al., 2006). Über der Verjüngungsschicht einer jeder Stichprobenfläche wurde durch mindestens 20 Einzelmessungen an Tagen mit gleichmäßig bewölktem Himmel und diffusen Strahlungsbedingungen die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) mit LI-190 Quantum-Sensoren (Licor, Nebraska, USA) bestimmt. Je Einzelmessung wurde die relative Strahlungsintensität berechnet [PAR Bestand/PAR nächste Freifläche*100]. Zur Beschreibung des Wasserhaushaltes wurden die qualitativen Zeigerwerte für Feuchte nach ELLENBERG et al. (2001) auf der Basis von Vegetationsaufnahmen (MÖLDER et al., 2008a) bestimmt. Für jede Untersuchungsfläche wurden Mittelwerte der genannten Standortsfaktoren bestimmt (Tab. 1).

2.2.4 Statistische Auswertung

Regressionsanalysen der Daten wurden mit Statistica 6.1 (STATSOFT, 2004) durchgeführt. Der Vergleich der Verjüngungshöhen erfolgte nach Prüfung von Gesamteffekten (Kruskal-Wallis-Test)

Tab. 1

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

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

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

Tab. 2

Verjüngung und Verbiss im Jahre 2005. Anordnung der Untersuchungsflächen analog zu Tab. 1. WHD: Wurzelhalsdurchmesser, SE: Standardfehler, HBA: Hauptbaumarten in der Verjüngung. Regeneration and browsing in 2005. Research site ranking according to Tab. 1. WHD: Root collar diameter, SE: standard error, HBA: Main tree species of regeneration.

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

¹ Es kann vorkommen, dass das Verbissprozent einer einzelnen Hauptbaumart größer ist als das Verbissprozent aller vorkommenden Sämlinge – bei den Verbisszahlen handelt es sich durchgehend um relative Werte, die absoluten Sämlingszahlen/ha sind oben in der Tabelle angegeben.

¹ There are cases where percentage of browsing on the main tree species in regeneration is higher than percentage of browsing on all occurring saplings – browsing data are throughout relative values, absolute sapling numbers/ha are listed at the top of the table.

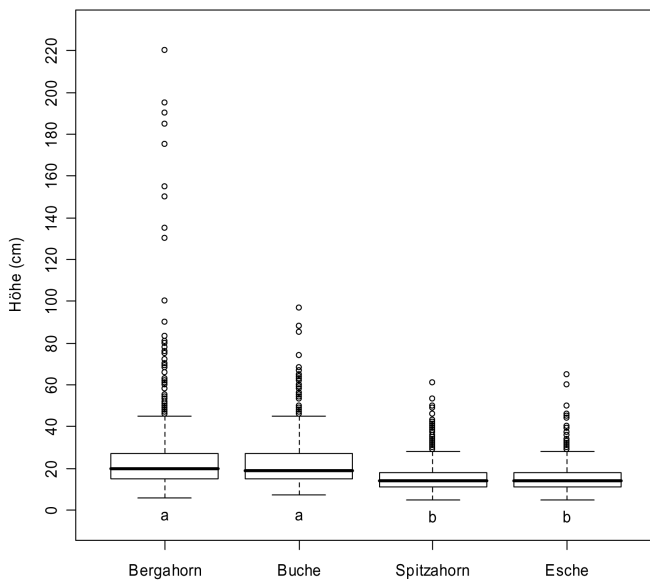


Abb. 1

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

Height distribution of the main tree species of the regeneration in 2005, presented as Box-and-Whisker plots. Tree species that do not share the same letter differ significantly ($p < 0,001$). *Acer pseudoplatanus*: 1,395 saplings; *Fagus sylvatica*: 827 saplings; *Acer platanoides*: 1,230 saplings; *Fraxinus excelsior*: 1,243 saplings.

mittels Mann-Whitney-U-Test. Die Signifikanz der statistischen Tests wurde wie folgt dargestellt: *** = $p \leq 0,001$; ** = $p \leq 0,01$; * = $p \leq 0,05$; n. s. = $p > 0,05$.

3. ERGEBNISSE

3.1 Charakterisierung der Verjüngung

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

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

3.2 Diversität

3.2.1 Beziehungen zwischen Baumschicht und Verjüngung

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

3.2.2 Jährliche Schwankungen in der Verjüngung

Ein Vergleich der Verjüngungsspektren für die Jahre 2005 und 2006 zeigte annähernd eine Verdopplung der Anteile von Esche

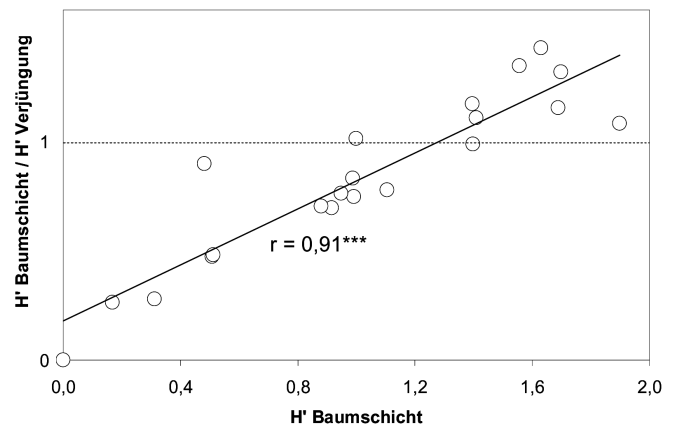


Abb. 2

Quotient aus dem Shannon-Index H' der Baumschicht und dem Shannon-Index H' der Verjüngung, aufgetragen gegen den Shannon-Index H' der Baumschicht.

Anzahl der Untersuchungsflächen = 21; r = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; F-Wert = 97,26; p-Wert < 0,001.

Quotient of tree layer Shannon index H' and regeneration Shannon index H' , plotted against Shannon index H' .

Number of research sites = 21; r = Pearson's correlation coefficient; F-Value = 97.26; p-Value < 0.001.

Tab. 3

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

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

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

Tab. 4

Korrelationen zwischen Baumschicht- und Verjüngungsparametern der Hauptbaumarten in der Verjüngung. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21;

r = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; * = $p \leq 0,001$; * = $p \leq 0,05$; n.s. = $p > 0,05$.**

Correlations between tree-layer and regeneration parameters of the main tree species of the regeneration. Number of research sites = 21; r = Pearson's correlation coefficient;

***** = $p \leq 0.001$; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$.**

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

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

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

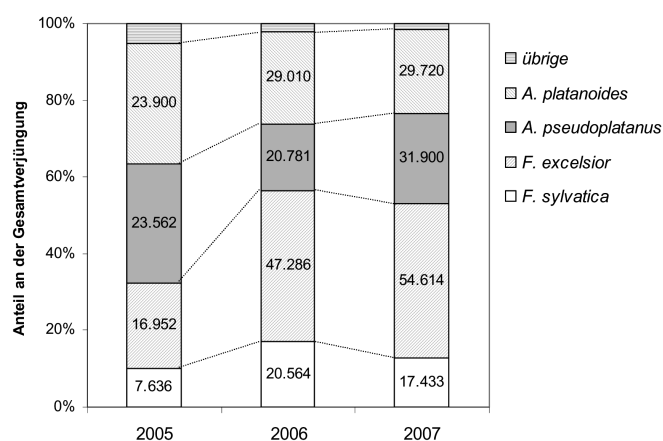


Abb. 3

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

Spectra of regeneration of the 14 research sites observed from 2005 to 2007, sapling numbers express mean 1 ha values of all research sites.

Other tree species ("übrige") 2005 = 3,879; other tree species 2006 = 2,560; other tree species 2007 = 2,215. Total sapling numbers: 2005 = 75,929; 2006 = 120,201; 2007 = 135,883.

3.3 Standortsfaktoren

Weder die Dichte noch der Shannon-Index der Verjüngung waren signifikant mit der relativen Beleuchtungsstärke korreliert (Tab. 5). Auch zwischen der mittleren Jungwuchshöhe, der maximalen Jungwuchshöhe, dem H/D-Verhältnis des Jungwuchses sowie dem Buchenanteil in der Baumschicht und dem Lichtgenuss wurden keine signifikanten Korrelationen festgestellt. Auf Baumarten-

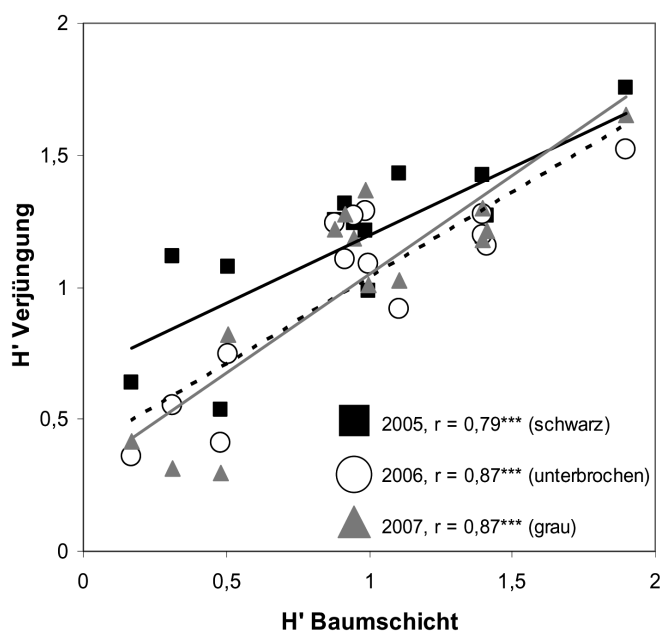


Abb. 4

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

Regeneration Shannon indices H' of the research sites observed from 2005 to 2007, plotted against tree-layer Shannon index H' .

Numbers of research sites = 14; r = Pearson's correlation coefficient; *** = $p \leq 0.001$; 2005 (black line): F-Value = 20.58, p-Value = 0.001; 2006 (dotted line): F-Value = 36.00, p-Value < 0.001; 2007 (grey line): F-Value = 35.75, p-Value < 0.001.

ebene waren die Mittelhöhe der Eschensämlinge ($r = 0,51$; F-Wert = 6,35; p-Wert = 0,021) sowie die Maximalhöhe der Buchensämlinge ($r = 0,55$; F-Wert = 6,98; p-Wert = 0,018) signifikant positiv mit der relativen Beleuchtungsstärke korreliert, die Sämlingsdichten dagegen nicht. Als einziger Parameter der Baumschicht zeigte die Stammanzahl pro Hektar eine signifikant negative Beziehung zum Lichtgenuss. Sowohl Dichte und Shannon-Index der Verjüngung als auch der Shannon-Index der Baumschicht waren signifikant negativ mit der Mächtigkeit der Streuauflage sowie signifikant positiv mit dem pH-Wert des Oberbodens korreliert. Keiner der betrachteten Verjüngungs- und Baumschichtparameter zeigte eine signifikante Beziehung zum Feuchte-Zeigerwert nach ELLENBERG et al. (2001). Die Shannon-Indizes von Baumschicht und Verjüngung stiegen mit dem Krautschichtdeckungsgrad sowohl im Frühjahr als auch im Sommer an. Die Dichte und der Shannon-Index der Verjüngung nahmen mit dem Buchenanteil in der Baumschicht signifikant ab.

3.4. Verbiss

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

4. DISKUSSION

4.1 Diversität

Die Diversität von Baumschicht und Verjüngung war zwar positiv korreliert, beide Straten unterschieden sich jedoch erheblich in ihrer Zusammensetzung. Auch FRECH (2006) stellte für Laubmischwälder des Hainichs heraus, dass die Anteile der Arten in der Baumschicht in keinem Verhältnis zu deren Abundanzen in der Verjüngung stünden. In unserer Studie wies insbesondere die Verjüngung auf den buchendominierten Untersuchungsflächen eine höhere Diversität auf als die Baumschicht, auf den hochdiversen Untersuchungsflächen verhielt es sich umgekehrt. Vor allem die Bergahorn-, Spitzahorn- und Eschenverjüngung war auf den buchendominierten Untersuchungsflächen trotz weniger Mutterbäume reichlich vertreten, was zu erhöhten Shannon-Indizes in der Verjüngung führte. Diese Edellaubhölzer benötigen aufgrund ihrer Verbreitungsbiologie nur wenige Mutterbäume, um sich großflächig zu verjüngen (z. B. FAUST, 1963; WAGNER, 1997; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005; RÖHRIG et al., 2006). *Acer platanoides* beispielsweise benötigt nur 2–3 Mutterbäume pro ha, um in der Naturverjüngung auf ganzer Fläche präsent zu sein (BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Ein Eschenmutterbaum ist in der Lage, 0,5 ha bis 2 ha mit ausreichend Naturverjüngung zu belegen (WAGNER, 1997). Demgegenüber fand sich von den mit zunehmender Bestandsdiversität reichlicher in der Baumschicht vertretenen Eichen, Hainbuchen und Linden kaum Verjüngung. Das weitgehende Ausbleiben der lichtbedürftigen Eichenverjüngung lässt sich durch das geringe Lichtangebot (0,7–2,7% der Freilandhelligkeit) unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen erklären (ELLENBERG, 1996; RÖHRIG et al., 2006). Neben *Quercus spp.* wird auch *Carpinus betulus* generell bevorzugt verbissen (GERBER und SCHMIDT, 1996; MICHEL und MAHN, 1998; GILL, 2006), sodass das Fehlen der Eichen- und Hainbuchenverjüngung eine Folge des Verbissdruckes sein kann, der mit steigender Baumschichtdiversität zunimmt. Die geringe Verjüngung der Linden kann zum einen ebenfalls durch die dichte Überschirmung und den Verbissdruck, zum anderen durch die hauptsächlich vegetative Vermehrung erklärt werden (ELLENBERG jun., 1988; MICHEL und MAHN, 1998; FRECH, 2006): es finden sich nur einzelne, meist vital wirkende Stockausschläge sowie Wurzelbrut.

Tab. 5

Korrelationen zwischen Standortparametern und sowohl Pflanzenzahlen pro ha als auch Diversitätsparametern von Verjüngung und Baumschicht. Anzahl der Untersuchungsflächen = 21; r = Pearsonscher Korrelationskoeffizient; * = $p \leq 0,001$; ** = $p \leq 0,01$; * = $p \leq 0,05$; n.s. = $p > 0,05$.**
Correlations between environmental parameters and plant numbers per ha as well as diversity parameters of regeneration and tree layer. Number of research sites = 21; r = Pearson's correlation coefficient; * = $p \leq 0.001$; ** = $p \leq 0.01$; * = $p \leq 0.05$; n.s. = $p > 0.05$.**

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

4.2 Verjüngung und Standortfaktoren

Die Untersuchungsflächen unterschieden sich hinsichtlich der ökologischen Feuchtestufe kaum und zeigten keine Beziehung zwischen der Naturverjüngung und dem Wasserhaushalt. Einen größeren Einfluss übte möglicherweise der erhöhte Tongehalt im Boden aus, der positiv mit dem Winterlinden- und negativ mit dem Buchenvorkommen in der Baumschicht korreliert ist (MÖLDER et al., im Druck; GUCKLAND et al., im Druck; TALKNER et al., 2009). Daraus resultiert eine größere Wechselfeuchte insbesondere der tieferen Bodenhorizonte, worauf die Buche empfindlicher als andere Baumarten reagiert (MEYER et al., 2000; SCHMIDT, 2000; CZAJKOWSKI et al., 2006). Die Winterlinde gilt dagegen als eine Baumart, die auf schweren und schlecht durchlüfteten Tonböden gut gedeiht und an Konkurrenzkräften gewinnt (SCHLÜTER, 1968; PIGOTT, 1991).

Die Streuauflage und der pH-Wert des Oberbodens auf den Untersuchungsflächen wurde maßgeblich von Baumarteneffekten geprägt (MÖLDER et al., 2008a). Besonders *Fagus sylvatica* wirkte hier als „Ökosystemingenieur“ (SCHMIDT, 2007): Buchenstreu ist schwer zersetzbar und bildet dicke Streuauflagen (KRAUSS, 1926), die zu einer Absenkung der pH-Werte führen (AUGUSTO et al., 2002; AUBERT et al., 2004). Gleiches gilt für Eichenstreu (VAN OIJEN et al., 2005). Demgegenüber bildet die schnell zersetzbare Streu von *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia spp.*, *Ulmus glabra* und *Prunus avium* dünnere Streuauflagen und resultiert in höheren pH-Werten sowie größerer Basensättigung im Oberboden (PIGOTT, 1991; AUGUSTO et al., 2002; AUBERT et al., 2004; VAN OIJEN et al., 2005). Sowohl die Krautschichtdiversität (MÖLDER et al., 2008b) als auch die Verjüngungsdiversität profitierten gleichermaßen von den guten Oberbodenbedingungen auf buchenarmen Untersuchungsflächen. Ein zunehmender Deckungsgrad der Krautschicht wirkte sich offensichtlich nicht negativ auf die Verjüngung aus. Ein hoher Buchenanteil in der Baumschicht hingegen bedingt nicht nur mächtige Streuauflagen und niedrige pH-Werte, sondern auch starke Konkurrenz um die Wasser- und Nährstoffressourcen im Oberboden (FALKENGREN-GRERUP und TYLER, 1993; LEUSCHNER et al., 2004; CZAJKOWSKI et al., 2005). *Fagus sylvatica* bildet in mächtigen Streuauflagen ein dichtes Feinwurzelwerk und hemmt so das Wachstum der übrigen Waldbodenvegetation einschließlich Naturverjüngung (LEUSCHNER, 1999).

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

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

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

Zwischen dem Jungwuchs, der nur in Ausnahmefällen Höhen jenseits der Einmetermarke erreicht, und dem Oberstand fehlt im Hainich ein Zwischenstand: Dies lässt vermuten, dass es während der letzten Jahrzehnte unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen zu dunkel für das weitere Einwachsen der Verjüngung war (BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Der Wildverbiss hat diesen Effekt verstärkt und die Wuchshöhe der Sämlinge durchgehend niedrig gehalten. Die für ein waldbaulich ausreichendes Wachstum von *Fagus sylvatica* kritische Beleuchtungsgrenze liegt bei 10% der Freilandhelligkeit (BURSCHEL und SCHMALZ, 1965; LÜPKE, 1998; CZAJKOWSKI et al., 2005). PETRITAN et al. (2007) geben die Wahrscheinlichkeit, dass Sämlinge bei einer Beleuchtungsstärke unter 3% ein Alter von drei Jahren erreichen, für *Fagus sylvatica* mit 50%, für *Fraxinus excelsior* mit 43% und für *Acer pseudoplatanus* mit 30% an. Jedoch können insbesondere Exemplare von *Acer platanoides* und *Acer pseudoplatanus* als „Oskars“ (SILVERTOWN, 1995) mehrere Jahre in einer Höhe von ca. 20 cm ausharren, bis nach dem Entstehen einer Kronenlücke das erhöhte Lichtangebot eine weitere Höhen- und Dickenentwicklung erlaubt (FAUST, 1963; BRÖTJE und SCHMIDT, 2005). Allen Baumarten, insbesondere aber den Edellaubhölzern wie *Acer platanoides* kommt dabei zugute, dass sich ihre Lichtansprüche auf günstigen Standorten verringern (HILFREICH, 1991; ELLENBERG, 1996). Die größere Schattentoleranz von Buche und Esche gegenüber Spitz- und Bergahorn (OKALI, 1966; KERR und CAHALAN, 2003; PETRITAN et al., 2007) zeigte sich im Hainich dadurch, dass *Fagus sylvatica* und *Fraxinus excelsior* bereits bei geringfügig höherem Lichtangebot im Höhenwachstum positiv reagierten.

4.3 Verbiss

Das Rehwild, die im Untersuchungsgebiet bedeutendste Wildart, äst als Konzentratselktierer im Winter neben immergrünen Pflanzen (z. B. *Hedera helix*) bevorzugt junge Knospen sowie Triebe von Laubbäumen (u. a. RAESFELD et al., 1985; STUBBE, 1997; MOSER et al., 2006). So beeinflusst es die Verjüngung praktisch aller Waldgesellschaften (REIMOSER, 1996; ROTH, 1996; GILL und BEARDALL, 2001). Waldökosysteme auf Muschelkalk sind günstige Lebensräume für Rehwild, in denen Dichten von 12–15 Stück pro 100 ha gemäß STUBBE (1997; nach UECKERMANN, 1951) tragbar sind. Durch den planmäßigen jährlichen Abschuss von 3,3 Stück Rehwild pro 100 ha Nationalparkfläche (mdl. Mitt. H. HÜTHER, NP Hainich) wird der Zuwachs nicht abgeschöpft. Die Frequentierung

der einzelnen Untersuchungsflächen insbesondere durch Rehwild scheint jedoch sehr unterschiedlich zu sein, da das Gesamtverbissprozent zwischen 0% und 75% variierte. Zwischen prozentualem Gesamt- und Leittriebverbiss konnten enge Beziehungen festgestellt werden (ROTH, 1996; KECH, 1993). Der Verbiss war signifikant mit den Diversitätsparametern der Baumschicht korreliert. Dies lässt vermuten, dass die Verbissintensität maßgeblich von der Bestandesstruktur oberhalb der Verjüngung beeinflusst wurde. Untersuchungsflächen mit hohen Shannon- und Artenprofilindizes in der Baumschicht waren pflanzensoziologisch zumeist dem Stellario-Carpinetum zuzuordnen. Trotz der offensichtlichen Annäherung an urwaldähnliche Verhältnisse fanden sich dort allerorten Charakteristika der früheren Mittel- und Plenterwaldwirtschaft (MÖLDER et al., 2008a): geringe Vorräte, eine stärkere Besetzung der mittleren und unteren Baumschicht sowie eine breite Altersklassenspanne. Häufig enthalten aufgelichtete oder sich in Verjüngung befindliche Bestände aufgrund des besseren Nahrungsangebotes größere Rehwildpopulationen (GILL et al., 1996; SCHMIDT, 2004). Unsere Ergebnisse zeigten jedoch, dass weder das quantitative noch das qualitative Gehölz-Nahrungsangebot mit der Verbissintensität korreliert waren. Vielmehr ist davon auszugehen, dass die räumliche Bestandesstruktur das Einstands- und Äsungsverhalten vor allem des Rehwildes maßgeblich beeinflusst: Die ehemaligen Mittel- und Plenterwaldbestände bieten reichlich Deckung, vor allem jedoch einen guten Witterungsschutz im Winter („thermal cover“; COOK et al., 2004) durch tief bestete, unterständige Bäume. Ein ausgeprägter „thermal cover“ stellt einen entscheidenden Reiz für die Habitatwahl des Rehwildes dar (PARTL et al., 2002), insbesondere dann, wenn kein Engpass im Nahrungsangebot besteht.

5. AUSBLICK

Es kann davon ausgegangen werden, dass bei einer stärkeren Öffnung des Kronendaches auch auf den stark verbissenen Untersuchungsflächen einige Sämlinge rasch aus der Reichweite der

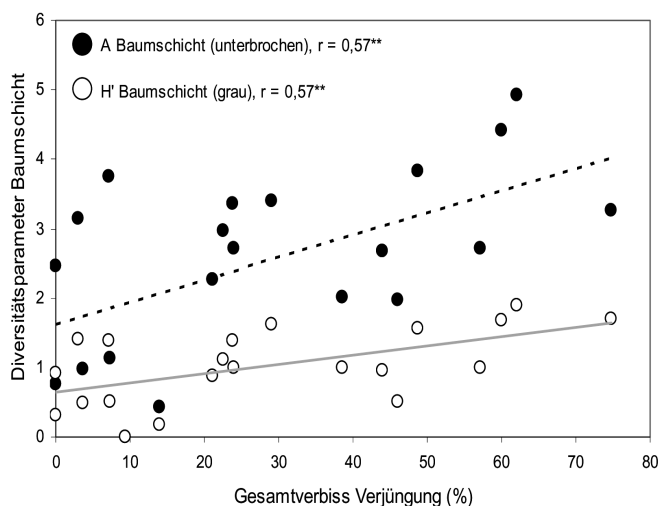


Abb. 5

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

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

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

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

6. DANKSAGUNG

Die Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Graduiertenkollegs 1086 „Die Bedeutung der Biodiversität für Stoffkreisläufe und biotische Interaktionen in temperaten Laubwäldern“ finanziell unterstützt. MASCHA JACOB und KARL-MAXIMILIAN DAENNER sei für die Bereitstellung zahlreicher Baumschichtdaten gedankt. HEIDEROSE HÜTHER und STEFAN WICHMANN vom Nationalpark Hainich danken wir für die Bereitstellung zahlreicher Daten zu Wildbestand und Jagd. Für die Hilfe bei der Feldarbeit und Dateneingabe möchten wir ANDREA BAUER, SABINE BUDE, CHRISTOPH FISCHER, INGA MÖLDER, HEIKO RUBBERT und BETTINA STOLL unseren Dank aussprechen. GINAMARIE GEMMA LOPEZ korrigierte den englischen Text.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Im thüringischen Nationalpark Hainich mit seinen ausgedehnten, baumartenreichen Laubmischwäldern wurden Zusammenhänge zwischen Baumschicht- und Verjüngungsdiversität unter Berücksichtigung des Schalenwildverbisses untersucht. Die Diversität von Baumschicht und Verjüngung war in den geschlossenen Beständen positiv korreliert (Tab. 3, Tab. 4, Abb. 4). Beide Straten unterschieden sich jedoch erheblich in ihrer Zusammensetzung. Insbesondere war die Verjüngung in buchendominierten Beständen diverser als die Baumschicht, in hochdiversen Beständen verhielt es sich umgekehrt (Abb. 2). Hauptbaumarten in der Verjüngung waren Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*), Esche (*Fraxinus excelsior*), Spitzahorn (*Acer platanoides*) und Buche (*Fagus sylvatica*) (Abb. 3). Von den mit zunehmender Bestandesdiversität reichlicher in der Baumschicht vertretenen Eichen, Hainbuchen und Linden fand sich selten Verjüngung. Diversität und Quantität der Verjüngung wurden

offensichtlich negativ von zunehmender Streuauflage und Bodenazidität beeinflusst, die aufgrund von Baumarteneffekten variierten. Insbesondere schwer zersetzbare, versauernde Buchenstreu wirkte limitierend auf die Verjüngung. Es konnten keine signifikanten Beziehungen zwischen Diversität sowie Quantität der Verjüngung und dem Lichtangebot unter dem geschlossenen Kronendach festgestellt werden (Tab. 5). Zwischen der niedrigwüchsigen Verjüngung und dem Oberstand fehlte ein Zwischenstand mit höherem Jungwuchs (Abb. 1). Wahrscheinlich war es unter dem Kronendach aller Untersuchungsflächen zu dunkel für das weitere Einwachsen der Verjüngung, der Wildverbiss hat diesen Effekt verstärkt. Die Verbissintensität war weder quantitativ noch qualitativ mit dem Gehölzangebot korreliert, jedoch positiv mit der vertikalen und horizontalen Diversität der Baumschicht (Abb. 5). Insbesondere ehemalige Mittel- und Plenterwaldbestände mit hoher Baumartenvielfalt bieten einen guten Witterungsschutz im Winter („thermal cover“) durch tief bestete, unterständige Bäume, die einen entscheidenden Reiz für die Habitatwahl vor allem des Rehwildes darstellen.

8. Abstract

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

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

9. Resumée

Titre de l'article: *Strate des arbres diversifiée – régénération naturelle riche? A propos de la régénération naturelle de forêts feuillues riches en espèces dans le Parc National de Hainich.*

Dans le Parc National de Hainich, en Thuringe, et ses forêts feuillues étendues et riches en espèces on a étudié les relations entre la strate des arbres et la diversité de la régénération naturelle en tenant compte de l'abroustissement opéré par les ongulés. La diversité de la strate des arbres et la régénération naturelle étaient corrélées positivement dans les peuplements fermés (Tabl. 3, Fig. 4). Les deux strates différaient pourtant sensiblement dans leur composition. En particulier la régénération naturelle dans les peuplements à hêtre dominant apparaissait plus diversifiée que la strate des arbres, alors que c'était le contraire dans les peuplements fortement diversifiés (Fig. 2). Les espèces principales dans la régénération naturelle étaient l'érable sycomore (*Acer pseudoplatanus*), le frêne (*Fraxinus excelsior*), l'érable plane (*Acer platanoides*) et le hêtre (*Fagus sylvatica*) (Fig. 3). On n'a trouvé que rarement une régénération naturelle à partir des chênes, charmes et tilleuls qui sont d'autant plus présents dans la strate des arbres qu'il y a une plus grande diversité dans le peuplement. La diversité et la quantité de régénération naturelle sont manifestement influencées négativement par une épaisseur croissante de la litière et par l'acidité du sol, qui variait à cause des effets des essences constituant le peuplement. En particulier la litière de hêtre à décomposition difficile et acidifiante avait un effet limitant sur la régénération naturelle. On n'a pu établir aucune liaison significative entre la diversité ou encore la quantité de la régénération naturelle et la disponibilité en lumière sous le couvert forestier fermé (Tabl. 4). Entre la régénération naturelle au sol et l'étage dominant il manquait un étage intermédiaire de jeune fourré plus développé (Fig. 1). Vraisemblablement il faisait trop sombre sous le couvert de toutes les placettes d'expérience pour que la régénération puisse passer à la futaie; l'abroustissement par le gibier a accentué cet effet. L'intensité de l'abroustissement n'était corrélée ni quantitativement ni qualitativement avec la disponibilité en plantes ligneuses, mais cependant l'était positivement avec la diversité verticale et horizontale de la strate des arbres (Fig. 5). En particulier d'anciens taillis sous futaie ou d'anciennes futaies jardinées disposant d'une haute diversité en espèces offrent un bon abri contre les intempéries en hiver (couverture thermique, «thermal cover») grâce à des arbres bas branchus, surcimés qui exercent surtout pour les chevreuils un attrait puissant dans le choix de leur habitat.

R. K.

10. Literatur

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

- CESARZ, S., N. FAHRENHOLZ, S. MIGGE-KLEIAN, C. PLATNER und M. SCHAEFER (2007): Earthworm communities in relation to tree diversity in a deciduous forest. *Eur. J. Soil. Biol.* **43**, 61–67.
- COLL, L., P. BALANDIER, C. PICON-COCHARD, B. PRÉVOSTO und T. CURT (2003): Competition for water between beech seedlings and surrounding vegetation in different light and vegetation composition conditions. *Ann. For. Sci.* **60**, 593–600.
- COOK, J. G., L. L. IRWIN, D. BRYANT, A. RIGGS und J. W. THOMAS (2004): Thermal cover needs of large ungulates: a review of hypothesis tests. *Transactions of the 69th North American Wildlife and Natural Resources Conference*, 708–726.
- CZAJKOWSKI, T., M. KÜHLING und A. BOLTE (2005): Einfluss der Sommer-trockenheit im Jahre 2003 auf das Wachstum von Naturverjüngungen der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Allg. Forst- Jagdztg.* **176**, 133–141.
- CZAJKOWSKI, T., T. KOMPA und A. BOLTE (2006): Zur Verbreitungsgrenze der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im nordöstlichen Mitteleuropa. *Forstarchiv* **77**, 203–216.
- DRÖSSLER, L. und B. von LÜPKE (2007): Bestandesstruktur, Verjüngung und Standortfaktoren in zwei Buchenurwald-Reservaten der Slowakei. *Allg. Forst- Jagdztg.* **178**, 121–135.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., H. E. WEBER, R. DÜLL, V. WIRTH und W. WERNER (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scr. Geobot.* **18**, 1–264.
- ELLENBERG jun., H. (1988): Eutrophierung – Veränderungen der Waldvegetation – Folgen für den Rehwildverbiß und dessen Rückwirkungen auf die Vegetation. *Schweiz. Z. Forstwes.* **4**, 171–186.
- FALKENGREN-GRERUP, U. und G. TYLER (1993): Soil chemical properties excluding field-layer species from beech forest mor. *Plant Soil* **148**, 185–191.
- FAUST, H. (1963): Waldbauliche Untersuchungen am Bergahorn. Dissertation Forstl. Fak. Univ. Göttingen.
- FRECH, A. (2006): Walddynamik in Mischwäldern des Nationalparks Hainich. Untersuchung der Mechanismen und Prognose der Waldentwicklung. *Ber. Forsch.zent. Waldökosyst. (Reihe A)* **196**, 1–120.
- GERBER, R. und W. SCHMIDT (1996): Einfluss des Rehwildes auf die Vegetation von Eichen-Hainbuchenwäldern im südlichen Steigerwald. *Verh. Ges. Ökol.* **26**: 345–353.
- GILL, R. M. A., A. L. JOHNSON, A. FRANCIS, K. HISCOCKS und A. J. PEACE (1996): Changes in roe deer (*Capreolus capreolus* L.) population density in response to forest habitat succession. *For. Ecol. Manage.* **88**, 31–41.
- GILL, R. M. A. und V. BEARDALL (2001): The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* **74**, 209–218.
- GILL, R. M. A. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In: R. BERGSTROM, K. DANELL, J. PASTOR und P. DUNCAN (Hrsg.): Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation, 170–202. Cambridge University Press, Cambridge.
- GUCKLAND, A., M. BRAUNS, H. FLESSA, F. M. THOMAS und C. LEUSCHNER (im Druck): Acidity, nutrient stocks and organic matter content in soils of a temperate deciduous forest with different abundance of European beech (*Fagus sylvatica* L.). *J. Plant Nutr. Soil Sci.*
- HAGEMEIERS, M. (2001): Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. *Diss. Bot.* **361**, 1–154.
- HILFREICH, H. (1991): Forstliches und Nichtforstliches über den Ahorn. *Wald-wirt* **18**, 55–59.
- HILTON, G. M. und J. R. PACKHAM (2003): Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800–2001). *Forestry* **76**, 319–328.
- HÖLSCHER, D., O. KOCH, S. KORN und C. LEUSCHNER (2005): Sap flux of five co-occurring tree species in a temperate broad-leaved forest during seasonal soil drought. *Trees* **19**: 628–637.
- HUSS, J. und D. BUTLER-MANNING (2006): Entwicklungsdynamik eines buchendominierten „Naturwald“-Dauerbeobachtungsbestands auf Kalk im Nationalpark Hainich/Thüringen. *Waldökologie-Online* **3**, 67–81.
- KECH, G. (1993): Beziehung zwischen Rehdichte, Verbiss und Entwicklung der Verjüngung in einem gegatterten Fichtenforst als Basis einer walgerechten Rehwildbewirtschaftung. Dissertation, Freiburg i. Brsg.
- KERR, G. und C. CAHALAN (2004): A review of site factors affecting the early growth of ash (*Fraxinus excelsior* L.). *For. Ecol. Manage.* **188**, 225–234.
- KNOKE, T., B. STIMM, C. AMMER und M. MOOG (2005): Mixed forests reconsidered: a forest economics contribution on an ecological concept. *For. Ecol. Manage.* **213**, 102–116.
- KÖLLING, C., L. ZIMMERMANN und H. WALENTOWSKI (2007): Klimawandel: Was geschieht mit Buche und Fichte? Entscheidungshilfen für den klimagerechten Waldbau in Bayern. *AFZ/Wald* **62**, 584–588.
- KOMPA, T. (2004): Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. Dissertation, Göttingen.
- KOMPA, T. und W. SCHMIDT (2006): Zur Verjüngungssituation in südnieder-sächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. *Forstarchiv* **77**, 3–19.
- KRÄMER, I. und D. HÖLSCHER (2007): The effects of tree species diversity on rainfall partitioning and soil water dynamics (Hainich National Park/Germany). *Verh. Ges. Ökol.* **37**, 72.
- KRÄMER, I. und D. HÖLSCHER (2009): Rainfall partitioning along a tree diversity gradient in a deciduous old-growth forest in Central Germany. *Ecology* **2**: 102–114.
- KRAUSS, G. A. (1926): Über die Schwankungen des Kalkgehaltes im Rotbuchenlaub auf verschiedenem Standort. *Forstwiss. Cent.bl.* **48**, 401–429, 452–473.
- LAMBERTZ, B. und W. SCHMIDT (1999): Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein – Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. *Verh. Ges. Ökol.* **29**, 81–88.
- LÉGARÉ, S., Y. BERGERON und D. PARÉ (2002): Influence of forest composition on understorey cover in boreal mixedwood forests of western Quebec. *Silva Fenn.* **36**, 353–366.
- LEUSCHNER, C. (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. *Ber. Reinh.-Tüxen-Ges.* **11**, 109–131.
- LEUSCHNER, C., D. HERTEL, I. SCHMID, O. KOCH, A. MUHS und D. HÖLSCHER (2004): Stand fine root biomass and fine root morphology in old-growth beech forests as a function of precipitation and soil fertility. *Plant Soil* **258**, 43–56.
- LÜPKE, B. VON (1998): Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species. *For. Ecol. Manage.* **106**: 19–26.
- MAGURRAN, A. E. (2004): Measuring Biological Diversity. Blackwell Science, Oxford.
- MEYER, P., W. UNKRIG und F. GRIESE (2000): Dynamik der Buche (*Fagus sylvatica* L.) in nordwestdeutschen Naturwäldern. *Forst Holz* **55**, 470–477.
- MICHEL, S. und E.-G. MAHN (1998): Untersuchungen zur Entwicklung der Waldvegetation des Hakels (nordöstliches Harzvorland). *Hercynica N. F.* **31**, 65–102.
- MÖLDER, A., M. BERNHARDT-RÖRMERMANN und W. SCHMIDT (2006): Forest ecosystem research in Hainich National Park (Thuringia): First results on flora and vegetation in stands with contrasting tree species diversity. *Wald-ökologie-Online* **3**, 83–99.
- MÖLDER, A., M. BERNHARDT-RÖRMERMANN und W. SCHMIDT (2008a): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? *For. Ecol. Manage.* **256**: 272–286.
- MÖLDER, A., M. BERNHARDT-RÖRMERMANN und W. SCHMIDT (2008b): Zur Beziehung zwischen Baumschichtvielfalt und Produktivität der Krautschicht in Laubwäldern. *Nat.schutz Biol. Vielf.* **60**, 139–144.
- MÖLDER, A., M. BERNHARDT-RÖRMERMANN, C. LEUSCHNER und W. SCHMIDT (im Druck): Zur Bedeutung der Winterlinde (*Tilia cordata* Mill.) in mittel- und nordwestdeutschen Eichen-Hainbuchen-Wäldern. *Tuexenia* **29**.
- MORRIS, L. A., S. A. MOSS und W. S. GARBETT (1993): Competitive interference between selected herbaceous and woody plants and *Pinus taeda* L. during two growing seasons following planting. *For. Sci.* **39**, 166–187.
- MOSER, B., M. SCHÜTZ und K. E. HINDENLANG (2006): Importance of alternative food resources for browsing by roe deer on deciduous trees: the role of food availability and species quality. *For. Ecol. Manage.* **226**, 248–255.
- OKALI, D. U. U. (1966): A comparative study of the ecologically related tree species *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior*: I. The analysis of seedling distribution. *J. Ecol.* **54**, 129–141.
- OVERGAARD, R., P. GEMMEL und M. KARLSSON (2007): Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. *Forestry* **80**, 555–565.
- PARTL, E., V. SZINOVATZ, F. REIMOSER und J. SCHWEIGER-ADLER (2002): Forest restoration and browsing impact by roe deer. *For. Ecol. Manage.* **159**, 87–100.
- PELTIER, A., M.-C. TOUZAND, C. ARMENGAUD und J.-F. PONGE (1997): Establishment of *Fagus sylvatica* and *Fraxinus excelsior* in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.* **8**, 13–20.
- PETRITAN, A. M., B. VON LÜPKE und I. C. PETRITAN (2007): Effects of shade on growth and mortality of maple (*Acer pseudoplatanus*), ash (*Fraxinus excelsior*) and beech (*Fagus sylvatica*) saplings. *Forestry* **80**, 397–412.
- PIGOTT, C. D. (1991): *Tilia cordata* Miller. *J. Ecol.* **79**, 1147–1207.
- PIGOTT, C. D. und S. J. WARR (1989): Pollination, fertilization and fruit development in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). *New Phytol.* **111**, 99–103.
- PRETZSCH, H. (1996): Strukturvielfalt als Ergebnis waldbaulichen Handelns. *Allg. Forst- Jagdztg.* **167**, 213–221.
- PRETZSCH, H. (2002): Grundlagen der Waldwachstumsforschung. Ulmer, Stuttgart.
- RAESFELD, F. VON, A. H. NEUHAUS und K. SCHAICH (1985): Das Rehwild – Naturgeschichte, Hege und Jagd. Parey, Berlin.
- REIMOSER, F. und H. GOSSOW (1996): Impact of ungulates on forest vegetation and its dependence on the silvicultural system. *For. Ecol. Manage.* **88**, 107–119.

- RÖHLE, H. und A. FUCHS (1999): Plenterwaldbewirtschaftung und Forsteinrichtung im Hainich. Betriebsinventur auf der bundeseigenen Liegenschaft Weberstedt. *AFZ/Wald* **54**, 584–586.
- RÖHRIG, E., N. BARTSCH und B. VON LÜPKE (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. Ulmer, Stuttgart.
- ROTH, R. (1996): Der Einfluss des Rehwildes auf die Naturverjüngung von Mischwäldern. *Z. Jagdwiss.* **42**, 143–156.
- SCHLÜTER, H. (1968): Zur systematischen und räumlichen Gliederung des Carpinion in Mittelthüringen. *Feddes Repert.* **77**, 117–141.
- SCHMIDT, L., C. LEUSCHNER, A. MÖLDER und W. SCHMIDT (2009): Structure and species composition of the seed bank in monospecific and tree species-rich temperate broad-leaved forests. *For. Ecol. Manage.* **257**: 695–702.
- SCHMIDT, W. (1996): Zur Entwicklung der Verjüngung in zwei Femellücken eines Kalkbuchenwaldes. *Forst Holz* **51**, 201–205.
- SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. *Forstwiss. Centralbl.* **116**, 207–217.
- SCHMIDT, W. (1998): Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder – Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. *Nat.schutz Landsch.plan.* **30**: 242–249.
- SCHMIDT, W. (2000): Eiche, Hainbuche oder Rotbuche? – Zur Vegetation und Baumartenzusammensetzung von stau- und grundwasserbeeinflussten Wäldern des nordwestdeutschen Tieflandes. Ergebnisse aus den Naturwäldern Hasbruch und Pretzetter Landwehr. *Tuexenia* **20**, 21–43.
- SCHMIDT, W. (2004): Äsungskapazität des Waldes in Abhängigkeit von Standort und Überschirmung im Vergleich zu Grünlandflächen. In: BAL Gumpenstein (Hrsg.): Tagung für die Jägerschaft 2004, 47–56.
- SCHMIDT, W. (2006): Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981–2004). *Allg. Forst- Jagdztg.* **177**, 9–19.
- SCHMIDT, W. (2007): Ökologische Folgen des Waldumbaus von Fichtenreinbeständen: Die Buche als „Ökosystemingenieur“? In: Nationalparkverwaltung Harz (Hrsg.): Walddynamik und Waldumbau in den Entwicklungszonen des Nationalparks, 41–54.
- SPIECKER, H. (2006): Broadleaves for the future – a view from Central Europe. *Kungl. Skogs- och Lantbruksakademiens Tidskrift* **145**, 43–50.
- SILVERTOWN, J. W. (1995): Introduction to plant population ecology. Longman, London.
- STATSOFT INC. (2004): STATISTICA for Windows, Version 6. StatSoft, Tulsa, Oklahoma, USA.
- STUBBE, C. (1997): Rehwild. Biologie, Ökologie, Bewirtschaftung. Parey, Berlin.
- TABAKU, V. (1999): Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. Cuvillier, Göttingen.
- TALKNER, U., M. JANSEN und F. O. BEESE (2009): Soil phosphorus status and turnover in central-European beech forest ecosystems with differing tree species diversity. *Eur. J. Soil Sci.*, doi: 10.1111/j. 1365–2389.2008.01117.x.
- TAPPER, P. G. (1996): Long-term patterns of mast fruiting in *Fraxinus excelsior*. *Ecology* **77**, 2567–2572.
- TOPOLIANTZ, S. und J.-F. PONGE (2000): Influence of site conditions on the survival of *Fagus sylvatica* seedlings in an old-growth beech forest. *J. Veg. Sci.* **11**, 369–374.
- UECKERMANN, E. (1951): Die Einwirkung des Standortes auf Körpergewicht und Gehörbildung des Waldrehes. Dissertation, Göttingen (Hann. Münden).
- VAN OIJEN, D., M. FEIJEN, P. W. F. M. HOMMEL, J. DEN OUDEN und B. H. C. VAN DER WAAL (2005): Effects of tree species composition on within-forest distribution of understorey species. *Appl. Veg. Sci.* **8**, 155–166.
- WAGNER, S. (1997): Ein Modell zur Fruchtausbreitung der Esche (*Fraxinus excelsior* L.) unter Berücksichtigung von Richtungseffekten. *Allg. Forst- Jagdztg.* **168**, 149–155.
- WAGNER, S. (2004): Klimawandel – einige Überlegungen zu waldbaulichen Strategien. *Forst Holz* **59**, 394–398.