



universität  
wien

# DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Indirekte Effekte der Stickstoffverfügbarkeit auf die Baumverjüngung in  
den Nördlichen Kalkalpen

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer.nat.)

Verfasserin / Verfasser: Katharina Diwold  
Matrikel-Nummer: 0104080  
Studienrichtung/Studienzweig: Biologie/Ökologie  
Betreuerin / Betreuer: Univ.-Doz. Mag. Dr. Stefan Dullinger

Wien, im

März 2009





*In der lebendigen Natur geschieht  
nichts, was nicht in der Verbindung  
mit dem Ganzen steht.*

*Johann Wolfgang von Goethe*



## **Danksagung**

Vielen Dank Allen, die zum Entstehen dieser Arbeit beigetragen, im Arbeitsprozess begleitet und geleitet haben.

An erster Stelle möchte ich meinen beiden Betreuern Univ.-Doz. Mag. Dr. Stefan Dullinger und Mag. Dr. Thomas Dirnböck danken. Sie unterstützten mich mit Rat und Tat in jeder Phase der Arbeit mit Geduld und Optimismus. Danke!

Mit Gisela Pröll und Doris Pargfrieder verbrachte ich eine lustige, produktive, anstrengende und lehrreiche Zeit am Zwüflboden, im Labor, beim Datenmanagement und vielem mehr. Danke für die tolle Teamarbeit und eure Unterstützung!

Dank gilt auch Bastian Niedreé, für seinen Beitrag bei der Entnahme der Bodenproben, im Labor und bei der Auswertung der chemischen Analysen, sowie Dr. Karl Hülber für seine Hilfe bei der Datenbankarbeit.

Martin Klipp und Nina Waldhäuser begleiteten mich als liebe Freunde und hilfsbereite Studienkollegen. Merci!

Begleitet auf dem Weg wurde ich auch von meinen Freunde, meinen Eltern und meinen Geschwistern, denen ich für ihre offenen Ohren, Augen und Arme, hilfreichen Gespräche und vielen aufmerksamen Gesten danken möchte!!!!



## INHALTSVERZEICHNIS

Deckblatt 1	I
Deckblatt 2	II
Danksagung	III
Inhaltsverzeichnis	IV

### Teil 1 - Überblick

---

Vorwort .....	1
1. Einleitung .....	3
2. Material und Methoden .....	6
3. Ergebnisse .....	9
4. Diskussion .....	9
5. Bildquellen .....	12
6. Tabellenverzeichnis.....	12
7. Abbildungsverzeichnis .....	12

### ANHANG

Zusammenfassung .....	14
-----------------------	----

### Teil 2 - Puplicationsmanuskript

---

Abstract .....	16
Methods .....	18
Study area .....	18
Study design .....	19
Vegetation .....	20
Site variables .....	20
Statistical analysis .....	22
Results .....	23
Forest floor vegetation density .....	24
Recruitment .....	24
Survival .....	25

Growth.....	26
Browsing damage.....	26
Discussion .....	28
Forest floor vegetation density .....	28
Tree Regeneration .....	28
Browsing damage .....	30
Conclusion.....	30
Acknowledgements .....	31
References .....	31





## **Vorwort**

Der folgende erste Teil der Arbeit besteht aus einer Einführung in die Thematik und wird gefolgt von einer kurzen Übersicht über Methodik, Ergebnisse und Diskussion der Studie. Die verwendete Literatur ist im Quellenverzeichnis des zweiten Teils vollständig angeführt.



## 1. Einleitung

Stickstoff ist ein wichtiger Bestandteil von Ökosystemen und ein wesentlicher Faktor für deren Produktivität. Einem Ökosystem wird Stickstoff durch atmosphärische Deposition, biologische Stickstofffixierung durch Mikroorganismen sowie durch Blitzschlag natürlich zugeführt (Galloway et al. 2004).

Die anthropogene Stickstoffdeposition nahm insbesondere seit der Mitte des 20sten Jahrhunderts stark zu und führte zu einer Veränderung des Stickstoffbudgets auf globalem wie auch regionalem Maßstab (Galloway et al. 2004).

Anfang des 20sten Jahrhunderts intensivierte sich die Stickstoffproduktion durch den Menschen mit der Energieerzeugung (Verbrennung fossiler Brennstoffe) und die durch den Bevölkerungszuwachs bedingte erhöhte Nahrungsproduktion (Anbau von Leguminosen und Reis). Die Entwicklung des Haber Bosch Verfahrens 1913, durch welches  $\text{NH}_3$  aus  $\text{N}_2$  und  $\text{H}_2$  gewonnen wird, war der Durchbruch der anthropogenen Stickstoffherzeugung. Die zunehmende Produktion führte zu einer Erhöhung der Stickstoffkonzentration um den Faktor 10 seit Ende des 19ten Jahrhunderts (Galloway et al. 2004).

Die damit verbundenen Auswirkungen auf die Umwelt sind vielfältig. Bekannte Folgen sind zum Beispiel Smog und saurer Regen (Galloway et al. 2004). Auch Versauerung und Eutrophierung der Ökosysteme, sowie die damit einhergehende Veränderung des Nährstoffhaushaltes des Bodens und die Auswaschung von Nitrat ins Grundwasser sind von Bedeutung.

Die Eutrophierung durch Stickstoffdeposition kann eine Veränderung der Artengemeinschaft terrestrischer und aquatischer Ökosysteme verursachen. Nitrophile Arten können charakteristische Arten stickstoffarmer Standorte verdrängen (Bobbink 1998). Ein Verlust an Biodiversität ist die Folge.

Waldökosysteme in Westeuropa nehmen einen großen Teil der Flächen mit hoher Stickstoffdeposition ein (Gilliam 2006). Das Ausmaß der Wirkung von vermehrtem Stickstoffeintrag auf den Waldboden hängt stark von den Eigenschaften des jeweiligen Bodens (d.h. pH-Wert, Nährstoffbedingungen, Wasserverfügbarkeit) ab. Auf stickstoffreichen Standorten, sowie auf Böden mit großer Pufferkapazität sind die Auswirkungen von Stickstoffdeposition weniger stark zu beobachten als auf stickstoffarmen Standorten. Kalkstandorte sollten daher aufgrund ihrer Pufferkapazität einem geringeren Einfluss unterliegen, beinhalten aber gleichzeitig meist eine große Vielfalt von Bodentypen welche jeweils unterschiedlich reagieren können. Die Bodenvegetation von Waldökosystemen auf

montanen Kalkstandorten kann demnach unterschiedlich auf Eutrophierung reagieren (Hülber et al. 2008).

Die Entwicklung, Struktur und Zusammensetzung von Waldökosystemen auf Kalkstandorten ist nicht zuletzt durch die Keimung, das Überleben und das Wachstum der einzelnen Baumarten bedingt. Diese Regenerationsparameter werden von vermehrtem Stickstoffeintrag direkt und indirekt beeinflusst.

Es wurde gezeigt, dass erhöhte Stickstoffverfügbarkeit im Boden einen Rückgang an Keimlingen mittlerer Sukzessionsgemeinschaften verursacht (Henry et al. 2004). Gut dokumentiert ist ein Anstieg des Wachstums bei Baumkeimlingen bei erhöhtem Stickstoffangebot (Walters and Reich 2000; Falkengren-Grerup 1995a; Leuschner 1999), wobei jedoch eine Verlangsamung des Baumwachstums ebenfalls beschrieben ist (Emmett 1999). Auch die Überlebensrate von Baumkeimlingen wird durch die Stickstoffverfügbarkeit beeinflusst. Es wurde sowohl ein Anstieg (Catosky und Bazzak 2000; Sefcik et al. 2007) als auch ein Rückgang der Überlebensrate von Keimlingen (Catosky und Bazzak 2002) beobachtet.

Indirekte Wirkungen der Stickstoffdeposition auf die Baumregeneration zeigen sich im Besonderen in den Konkurrenzverhältnissen der Keimlinge mit der umgebenden Bodenvegetation. Da Bodenvegetation und Baumkeimlinge einer direkten gegenseitigen Beeinflussung unterliegen, kann ein Anstieg in der Dichte der Bodenvegetation durch Stickstoffdeposition einen wesentlichen Effekt auf die Keimlinge haben.

Eine Beeinflussung von Baumkeimlingen durch krautige Bodenvegetation wurde für Savannen/Steppen und frühe Sukzessionsgesellschaften (Davis et al. 1998; Ladd et al. 2005) dokumentiert, und konnte ebenso in Waldökosystemen (Van Dobben 1999; Beckage and Clark 2003) festgestellt werden.

Diese Beeinflussung erfolgt über Konkurrenz- und Begünstigungseffekte bzw. deren Interaktion. Verdrängung durch nitrophile Arten (Van Dobben 1999) und eine Erhöhung von Überlebensraten durch Entfernung krautiger Biomasse (Beckage and Clark 2003) wurden bereits dokumentiert. Die Ausprägung des Effekts der krautigen Bodenvegetation auf die Baumkeimung kann negativ durch Konkurrenz (Paluch 2005), positiv durch Begünstigung (Baier et al. 2007), oder neutral ohne Einfluss (Bloor 2008) sein. Somit kann die Baumregeneration in unterschiedlichen Weisen von der Bodenvegetation beeinflusst werden.

Neben den Konkurrenzverhältnissen mit der umgebenden Bodenvegetation und der Stickstoffverfügbarkeit sind weiters Licht, Wasser, Nährstoffverfügbarkeit und

Samenbettbedingungen wichtige Faktoren für die Baumverjüngung in Bergwäldern (Mayer 1967).

Ausserdem haben abiotische Prozesse, wie Erosion, und biotische Ereignisse, wie Verbiss und Samenfraß, Einfluss auf die Intensität und das räumliche Muster der Baumregeneration (Baier et al. 2007; Bugmann 2005; Hulme 1996; Kupferschmid and Gill 1992; Nagawatsu et al. 2002).

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der indirekten Wirkung von Stickstoffdeposition auf die Baumverjüngung. Im Zuge dessen wurde in den nördlichen Kalkalpen der Einfluss der Deckung der Krautschicht auf die Etablierung, das Überleben und das Wachstum von Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*), Gewöhnlicher Esche (*Fraxinus excelsior*), Rot-Buche (*Fagus sylvatica*) und Gewöhnlicher Fichte (*Picea abies*) untersucht. Neben der Stickstoffverfügbarkeit wurden zusätzlich abiotische (d.h. Licht, Relief und pH-Wert) Standortvariablen berücksichtigt.

Die Arbeit konzentrierte sich auf die Überprüfung folgender Hypothesen:

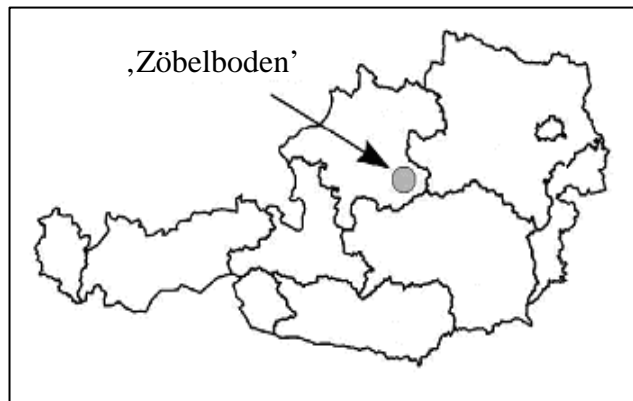
- die Dichte der Bodenvegetation ist positiv mit der Stickstoffverfügbarkeit korreliert
- dichtere Bodenvegetation hat einen negativen Einfluss auf die Etablierung der Keimlinge
- Überleben und Wachstum der Keimlinge wird von der Dichte der Bodenvegetation beeinflusst. Ob der Effekt positiv oder negativ ist, lässt sich aber a priori schwer abschätzen.
- dichtere Bodenvegetation reduziert die Verbissintensität an Keimlingen

## 2. Material und Methoden

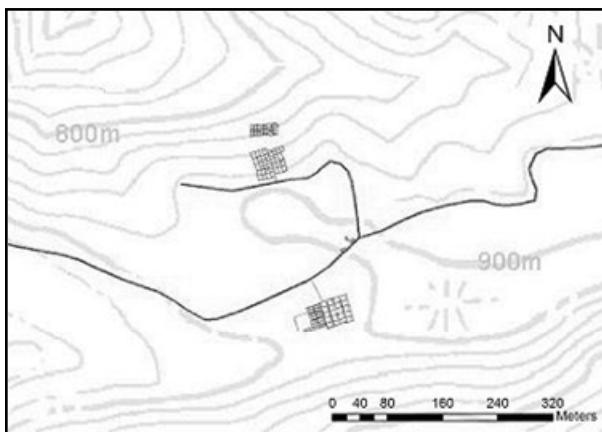
Für die Studie wurden Vegetationsflächen des österreichischen Integrated Monitoring Standorts ‚Zöbelboden‘ des Umweltbundesamtes herangezogen (siehe Abbildung 1).

Auf einem Plateaubereich befinden sich 31 und auf einem Hangbereich 32 Vegetationsflächen von jeweils 5m x 5m Größe, auf denen bereits 1993 durch Zufallsprinzip zwei 0,5m x 0,5m

Aufnahmeflächen eingerichtet wurden (siehe Abbildung 2). Die Vegetation dieser Aufnahmeflächen war im August 2004 mittels eines 0,5m x 0,5m großen Holzrahmens, der in 25 0,1m x 0,1m Rasterzellen unterteilt war (siehe Abbildung 3), zum ersten Mal aufgenommen worden. Im Zug dieser Diplomarbeit wurden diese Aufnahmen im August 2007 wiederholt.



**Abbildung 1** Lage des Untersuchungsgebiets ‚Zöbelboden‘ in Österreich.



**Abbildung 2** Lage der Vegetationsflächen (dunkelgrau gekennzeichnet) innerhalb des Untersuchungsgebietes mit Angabe der Höhenmeter ü.A. Eine Vegetationsfläche liegt am Plateau (bei 900m ü.A.), eine am Hang (bei 600m ü.A.) innerhalb des Untersuchungsgebietes.

Für die Baumarten *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* und *Picea abies* wurde die Anzahl der Keimlinge, das Alter und die Höhe jedes Individuums notiert. Verbiss des Haupttriebes der Keimlinge im Jahr 2006 und 2007 wurde in einem Ja/Nein Schema verzeichnet. Zusätzlich wurde pro Aufnahmefläche die Deckung der Krautschicht geschätzt.

Als Maß für die Stickstoffverfügbarkeit wurde das Verhältnis Kohlenstoff zu Stickstoff durch Bodenanalysen bestimmt.

Der pH-Wert wurde, als wichtiger Parameter des Bodenchemismus, gemessen.

Weiters wurde für jede 0,5m x 0,5m Aufnahme­fläche die Lichteinstrahlung gemessen, die kleinräumigen Reliefverhältnisse erhoben und eine Schätzung des Sameneintrags für jede der vier Baumarten kalkuliert.

Zu Beginn der statistischen Analyse wurden die Standortparameter C/N-Verhältnis, pH-Wert, Licht und Relief einer Hauptkomponentenanalyse unterzogen um ihre Unabhängigkeit voneinander zu gewährleisten. Aus den daraus resultierenden vier Hauptachsen wurden immer jeweils die ersten beiden Hauptachsen in den statistischen Modellen verwendet. Die erste Hauptachse (PCA1) korrelierte am stärksten mit dem C/N-Verhältnis und dem pH-Wert; die zweite Hauptachse (PCA2) am stärksten mit der Lichteinstrahlung und den Reliefverhältnissen.

Der Einfluss der Stickstoffverfügbarkeit auf die Deckung der Bodenvegetation wurde mit Hilfe von Regressionsanalysen („Generalized Linear Model“) getestet.



**Abbildung 3** Aufnahme­fläche mit 0,5m x 0,5m Frequenzrahmen A. am Plateau- und B. am Hangstandort; 25 0,1m x 0,1m Rasterzellen unterteilen den Frequenzrahmen.

Derselbe Typ von Regressionsmodellen wurde auch für die Überprüfung des Zusammenhangs zwischen Bodenvegetationsdeckung und Keimung, Überleben und Wachstum der vier Baumarten verwendet. Jedes Basismodell (ein Modell pro Baumart und Parameter = Keimung, Überleben und Wachstum, daher insgesamt 12 Modelle) beinhaltete die beiden ersten Hauptachsen (PCA1 und PCA2) der Hauptkomponentenanalyse. Die Basismodelle wurden dann auf die signifikanten Prädiktoren reduziert. In die reduzierten Modelle wurde abschließend die Deckung der Bodenvegetation als zusätzlicher Prädiktor aufgenommen. Die Differenz im Erklärungswert von reduzierten Basismodellen und um die Deckung erweiterten Modellen wurde mit Hilfe von statistischen Tests (Chi-Quadrat-Test bei Keimung und Überleben; F-Test bei Wachstum) auf Signifikanz getestet um Rückschlüsse auf den Effekt



der Bodenvegetation auf die drei für die Baumverjüngung wesentlichen Prozesse ziehen zu können.

Die Analysen Keimung, Überleben und Wachstum wurden für jede der vier Baumarten separat durchgeführt, standörtlich aber nicht getrennt. Der Zusammenhang zwischen Deckung der Bodenvegetation und Verbissintensität an den Baum-Sämlingen wurde mittels eines ‚Generalized Linear Models‘ separat für die Jahre 2006 und 2007 durchgeführt. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die verwendeten Modelle.

<b>Modell</b>	<b>Verteilung Response</b>	<b>Response</b>	<b>Prädiktoren</b>	<b>Bezug</b>
<b>Deckung der Bodenvegetation</b>	Gaussian	Deckung der Bodenvegetation %	PCA1, PCA2	Fläche
<b>Keimung</b>	Poisson	Individuen im Alter von 1-5 Jahren	PCA1, PCA2, Sameneintrag, Deckung der Bodenvegetation	Fläche
<b>Überleben</b>	Poisson	Individuen im Alter von 5-9 Jahren	PCA1, PCA2, Deckung der Bodenvegetation	Fläche
<b>Wachstum</b>	Gaussian	Durchschnitts-Wachstum des Haupttriebs von 2006 und 2007, nur von unverbissenen Individuen	PCA1, PCA2, Deckung der Bodenvegetation	Individuen
<b>Verbiss-intensität</b>	Binomial	Verbiss des Haupttriebes	Deckung der Bodenvegetation	Individuen

**Tabelle 1** Übersicht über die verwendeten Regressionsmodelle (Generalized Linear Models). Angabe der Responseparameter, sowie deren Verteilung; Angabe der Prädiktoren und des Bezuges des jeweiligen Modells. Die erste Hauptachse (PCA1) der Hauptachsenkomponentenanalyse repräsentiert die Standortvariablen C/N-Verhältnis und pH, die zweite Hauptachse (PCA2) Lichteinstrahlung und Relief.

### 3. Ergebnisse

Die Deckung der Bodenvegetation korreliert positiv mit der Stickstoffverfügbarkeit und dem pH-Wert im Boden.

In der Analyse zeigen die ‚Responses‘ von Keimung sowie Wachstum bei keiner Baumart eine Korrelation mit dichterem Bodenvegetation. Ein positiver Zusammenhang ist zwischen dem Überleben von Keimlingen von *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* und der Deckung der Bodenvegetation festzustellen.

Die Verbissintensität korreliert in beiden Jahren (2006 und 2007) negativ mit der Deckung der Bodenvegetation was eine Verringerung des Verbisses an Keimlingen in dichterem Bodenvegetation indiziert.

### 4. Diskussion

Der Zusammenhang zwischen der Dichte der Bodenvegetation und der Stickstoffverfügbarkeit und dem pH-Wert des Bodens lässt eine direkte Wirkung des Stickstoffs auf die Krautschichtdeckung erkennen, und bestätigt die Ergebnisse früherer Arbeiten (siehe Brunet et al. 1998; Van Dobben et al. 1999; Leuschner 1999; Gilliam 2006; Bengtson et al. 2006).

Der Zusammenhang zwischen der Verjüngung der Baumarten und der Bodenvegetationsdichte ist unerwartet schwach. Diese schwachen und, wenn nachweisbar, positiven Korrelationen von Keimung, Überleben und Wachstum mit der Bodenvegetation stehen im Kontrast zu Ergebnissen von Baier et al. (2007) und Diaci (2007), die einen negativen Einfluss der dichten graminoiden Bodenvegetation auf die Etablierung von Fichtenkeimlingen aufzeigen. Auch Löff et al. (2000) belegen, dass das Wachstum von Buchenkeimlingen negativ von umgebender Vegetation beeinflusst wird. Im Gegensatz dazu jedoch demonstriert Bloor et al. (2008) einen geringen Einfluss der oberirdischen Bodenvegetation auf das Wachstum von Eschenkeimlingen.

Sowohl methodische Probleme als auch die Besonderheiten des Untersuchungsstandortes dürften zu diesem überraschenden Ergebnis beigetragen haben:

Auf den untersuchten Vegetationsflächen konnte erstens, aufgrund der Zweckwidmung des Standorts (Langzeitmonitoring), nur die oberirdische Biomasse der Umgebungsvegetation in die Analyse einbezogen werden, während die unterirdische Biomasse ausser Betracht blieb. Unterirdische Biomasse, die nicht notwendigerweise mit der oberirdischen Biomasse

korreliert (Shipley and Meziane 2002; Aerts et al. 1991; Müller et al. 2000), kann einen sehr starken Konkurrenzeffekt ausüben (Aerts et al. 1991; Van Auken und Bush 1997; Löff et al. 2000; Bloor et al. 2008) und deshalb möglicherweise die Regeneration von Bäumen stärker beeinflussen als die oberirdische Biomasse.

Zweitens war der Unterschied in Größe und Biomasse der einzelnen Arten der Krautschicht teilweise sehr ausgeprägt. Eine 50 x 50 cm Fläche, die von *Oxalis acetosella* dominiert wird, kann aber dieselbe Vegetationsdeckung haben, wie eine von kräftigen Grashorsten bestimmte. Die Deckung der Bodenvegetation stellt daher einen zu groben Indikator für die Konkurrenz- bzw. Interaktionsstärke der umgebenden Arten dar. Das Mitberücksichtigen der Artenzusammensetzung auf den einzelnen Plots wäre daher bei weiteren Analysen dieses Datensatzes sinnvoll.

Darüberhinaus führt die vegetative Vermehrung vieler krautiger und grasartiger Pflanzen des Waldbodens zu starker kleinräumiger Variabilität der Vegetationsdeckung. Da Konkurrenz zwischen Krautigen und Gräsern aber häufig auf die unmittelbare Nachbarschaft (< 10 cm, siehe Purves und Law 2002) begrenzt ist, kann die Gesamtdeckung einer 50 cm x 50 cm Fläche die tatsächlichen Konkurrenzverhältnisse für einzelne Baumkeimlinge in dieser Fläche nur annäherungsweise charakterisieren.

Der positive Effekt der Deckung der Bodenvegetation auf das Überleben von Ahorn- und Eschenkeimlingen weist auf eine Begünstigung der Keimlinge durch die Bodenvegetation hin. Begünstigungen der Etablierung von Baumkeimlingen durch Bodenvegetation wurden mehrfach in Pflanzengemeinschaften in Waldökosystemen (Ladd und Facelli 2005) und in Sukzessionsgesellschaften (siehe Chapin et al. 1995; Berkowitz et al. 1995) dokumentiert und treten vor allem auf Stress-Standorten auf. Meist ist die Begünstigung mit einer Reduktion der abiotischen oder biotischen Stressfaktoren verbunden (siehe Brooker et al. 2008).

Viele Aufnahmeflächen unserer Studie befinden sich an einem steilen Hangstandort und sind daher aufgrund von Boden-Erosion für Keimlinge schwierig zu besiedeln. Durch Festigung des Substrats kann dichtere Bodenvegetation die Erosionsanfälligkeit reduzieren und daher die Etablierungsbedingungen für Baumkeimlinge verbessern.

Weiters kann dichte Bodenvegetation den Verbissdruck auf Baumjungwuchs vermindern. Dieser Effekt der Bodenvegetation auf Keimlinge wurde mehrfach demonstriert (siehe Callaway 1992; Gill 1992; Hester et al. 2000; Kupferschmid et al. 2005; Baraza et al. 2006; Brooker et al. 2006; Gómez-Aparicio 2008). Tatsächlich weisen auch die Keimlinge in unserer Studie weniger Verbisschäden auf, wenn sie in dichterem Bodenvegetation stehen.

Grund dafür könnte sein, dass die umgebende Bodenvegetation die Keimlinge für Herbivoren schwerer auffindbar macht und sie somit vor Verbiss schützt.

Zusammenfassend demonstrieren die Ergebnisse einen direkten Effekt der Stickstoffverfügbarkeit auf die Deckung der Bodenvegetation, welcher sich in Folge indirekt positiv auf das Überleben von zwei Baumarten auswirkt.

Diese Resultate zeigen, dass unter bestimmten abiotischen und biotischen Bedingungen die umgebende Bodenvegetation Baumkeimlinge eher begünstigt, als mit ihnen zu konkurrieren. Dies verdeutlicht die Komplexität der Faktoren, die die Baumverjüngung beeinflussen, und die Schwierigkeit indirekte Effekte erhöhter Stickstoffdeposition auf die Baumregeneration vorherzusagen.

## **5. Bildquellen**

Deckblatt 2 Hangstandort am Zöbelboden: private Aufnahme; August 2007

Abbildung 1 Lage des Untersuchungsgebietes in Österreich: mit freundlicher Genehmigung von Bastian Niedré

Abbildung 2 Lage der Vegetationsflächen innerhalb des Untersuchungsgebiets: mit freundlicher Genehmigung von Bastian Niedré

Abbildung 3 Aufnahmeflächen mit Frequenzrahmen: private Aufnahme; August 2007

## **6. Tabellenverzeichnis**

Tabelle 1 Übersicht über die verwendeten Regressionsmodelle..... 8

## **7. Abbildungsverzeichnis**

Abbildung 1 Lage des Untersuchungsgebiets ..... 5

Abbildung 2 Lage der Vegetationsflächen..... 5

Abbildung 3 Aufnahmefläche mit Frequenzrahmen ..... 7



## ANHANG

### Zusammenfassung

Die Auswirkungen von Stickstoffdeposition auf die Baumverjüngung haben an Bedeutung gewonnen, da die eingetragenen Stickstoffmengen die natürlichen Remineralisierungsraten längst überschritten haben. Die damit einhergehende Eutrophierung kann direkt und indirekt auf die Baumverjüngung wirken.

Diese Arbeit untersucht den indirekten Einfluss der Eutrophierung auf die Verjüngung von Baumarten in den Nördlichen Kalkalpen. Auf Langzeit-Monitoring Flächen eines montanen Waldökosystems wurde in einem ersten Schritt der Einfluss von Stickstoffverfügbarkeit, indiziert durch das C/N-Verhältnis, auf die Deckung der Bodenvegetation überprüft. Anschließend wurde der Einfluss der Deckung der Bodenvegetation auf die Regeneration (= Keimungs-, Überlebens- und Wachstumsraten) von Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*), Gewöhnlicher Esche (*Fraxinus excelsior*), Rot-Buche (*Fagus sylvatica*) und Gewöhnlicher Fichte (*Picea abies*) mit Hilfe von Regressionsanalysen untersucht. Abiotische Standortvariablen, wie pH-Wert, Licht und Mikroreliefbedingungen, sowie der räumlich unterschiedliche Sameneintrag wurden dabei als Ko-Variablen in die Modelle inkludiert.

Die Stickstoffverfügbarkeit hatte einen deutlichen Effekt auf die Deckungswerte der Bodenvegetation. Keimung und Wachstum der Baumarten zeigten keine Korrelationen mit der Deckung der Bodenvegetation. Das Überleben von zwei Baumarten wurde von der Bodenvegetation gefördert. Die Verbissintensität an Baumjungen korrelierte negativ mit der Deckung der Bodenvegetation.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass unter bestimmten abiotischen und biotischen Bedingungen, wie schwierigen Umweltbedingungen und oder hohem Herbivorendruck, die Bodenvegetation die Baumkeimlinge eher begünstigt, als mit ihnen zu konkurrieren. Das verdeutlicht die Vielschichtigkeit der Faktoren, die auf die Regeneration der Baumschicht eines Wald-Ökosystems Einfluss nehmen. Indirekte Effekte von Stickstoffdeposition auf die Baumregeneration sind dementsprechend schwer vorherzusagen.





## **The effect of nitrogen availability on forest floor vegetation and its consequences for tree regeneration in a temperate mountain forest**

Diwold, Katharina<sup>1</sup>; Dullinger Stefan<sup>2</sup> and Dirnböck Thomas<sup>3\*</sup>

<sup>2</sup>*Department of Conservation Biology, Vegetation Ecology and Landscape Ecology, University of Vienna, 1030 Vienna, Austria*

<sup>1</sup>*VINCA-Vienna Institute for Nature Conservation and Analyses, 1090 Vienna, Austria*

<sup>3</sup>*Department for Ecosystem Research and Monitoring, Austrian Environment Agency, Spittelauer Lände 5, AT-1090 Vienna, Austria*

\**Corresponding author; E-mail [thomas.dirnboeck@umweltbundesamt.at](mailto:thomas.dirnboeck@umweltbundesamt.at)*

### **Abstract**

The impact of airborne nitrogen on tree regeneration has attracted increasing interest as deposition loads are by far exceeding natural amounts. Eutrophication may have both direct and indirect effects on the regeneration of forest trees. Here, we focus on potential indirect effects, mediated by nitrogen-dependent patterns in forest floor vegetation density. Using data from a long-term monitoring site in a montane forest ecosystem of the Northern Limestone Alps we first evaluated correlations between understorey cover and nitrogen availability, as indicated by soil C/N ratios. Then, recruitment, survival and growth rates of the four major tree species of this system (*Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*) were related to forest floor vegetation density by means of Generalized Linear Models, taking covariates (soil pH value, radiation, microrelief properties) and spatially varied seed input into account. Nitrogen availability is positively related to forest floor vegetation cover, but recruitment and growth of trees did not correlate with understorey density. Survival of two species, however, was fostered by forest floor vegetation, probably due to soil stabilizing effects. Moreover, browsing damage on juvenile trees was significantly reduced by a denser understorey. We conclude that under specific abiotic and biotic conditions, like in harsh environments or under high levels of herbivore pressure, forest floor vegetation may facilitate tree seedlings rather than compete with them. This highlights the complexity of the factors controlling tree recruitment and the difficulty to predict indirect effects of the excess deposition of airborne nitrogen.

*Keywords:* browsing; competition; facilitation; forest understorey; nitrogen deposition

## **Introduction**

Industrialisation and agricultural intensification led to a tremendous increase of reactive nitrogen (N) emissions and consequently excess deposition in ecosystems (Bouman et al. 2002; Erisman et al. 2002; Galloway et al. 2004). The resultant changes in nitrogen availability may disrupt soil nutrient balances, increase emissions of nitrogenous greenhouse gases and enhance nitrate loss to the groundwater (Erisman and De Vries 2000; Fenn et al. 1998; Flückiger and Braun 1998). Rising N deposition might also change the structure and composition of plant communities through eutrophication (Brunet et al. 1998; Falkengren-Grerup 1995a; Gilliam 2006; Hülber et al. 2008; Van Dobben et al. 1999). With respect to the understorey of temperate forest ecosystems, the magnitude and nature of such effects depends strongly on soil characteristics such as the pH-value, nutrient status and water availability (Bobbink et al. 2003). Responses may be particularly pronounced where N is a limiting resource for plant growth (Diekmann and Dupré 1997; Bobbink et al. 1998, 2003), whereas nitrogen rich sites seem to be well buffered against further eutrophication. Limestone areas are usually composed of a varied micro-mosaic of different soil types (Zukrigl et al. 1963; Ellenberg 1986) which is often controlled by a pronounced micro-relief, especially in mountainous areas. These various soil types will presumably vary in their response to N deposition (Diekmann and Dupré 1997). Accordingly, eutrophication can have diverse effects on the understorey of such temperate limestone mountain forests (Hülber et al. 2008).

The impact of eutrophication on tree recruitment in such forests may have a direct and an indirect component.

N-availability may directly affect various performance measures of seedlings. Nitrogen was found to decrease recruitment rates of trees in early successional plant communities (Henry et al. 2004), to affect the seedling survival of several tree species (Catovsky and Bazzaz 2000; Sefcik et al. 2007), especially those of mid-successional trees (Catovsky and Bazzaz 2002), and it may also change tree seedling growth rates (Walters and Reich 2000; Falkengren-Grerup 1995a; Emmett 1999; Leuschner 1999; De Vries et al. 2006).

Indirect effects of N-deposition on tree recruitment may primarily result from changes in the vegetation of the forest floor. As the grass- and herb understorey of temperate forests interacts with tree seedlings, any change in the density or species composition of this understorey may feed back on germination, establishment, growth and survival of tree recruits (e.g. Van Dobben 1999; Beckage and Clark 2003; Ladd et al. 2005). These interactions may involve both competitive and facilitative components, and the indirect impact of eutrophication on

tree recruitment may hence vary from negative over neutral to positive (Paluch 2005; Baier et al. 2007; Bloor et al. 2008).

Successful regeneration of tree seedlings in temperate forests does, however, not only, and not even primarily, depend on N availability (Leuschner et al. 1999). The light environment, water supply, soil nutrient supply other than N and seed bed conditions additionally control tree recruitment in temperate mountain forests (Mayer 1967). Moreover, both abiotic (e.g. due to erosion processes) and biotic (e.g. due to browsing or seed predation) disturbance regimes might affect the fate of tree seeds and seedlings (Baier et al. 2007; Bugmann 2005; Hulme 1996; Kupferschmid and Gill 1992; Nagawatsu et al. 2002). Tree recruitment is hence driven by a complex array of interacting factors and the effect of eutrophication through excess N deposition is thus not easily predictable.

In this study, we use fine-scale vegetation data from a long-term monitoring site in the Northern Limestone Alps of Austria to analyse indirect effects of nitrogen availability on the four dominant tree species in a typical mixed temperate mountain forest ecosystem. We do so by first analysing the relationship between N availability and the density of the forest floor vegetation. Then we correlate this density to recruitment, growth and survival of tree seedlings holding a suite of abiotic site conditions statistically constant. We hypothesize that (1) forest floor vegetation density will be positively correlated to N availability; (2) a denser understorey will competitively reduce establishment of tree seedlings; (3) growth and survival of established seedlings will be affected by forest floor vegetation density, though in a hardly predictable way; (4) denser forest floor vegetation will reduce browsing damage on tree seedlings .

## **Methods**

### *Study area*

The study area is located within the Austrian monitoring site “Zöbelboden” which is part of the UN-ECE International Co-operative Program `Integrated Monitoring of Air Pollution Effects on Ecosystems` and also of the Austrian long-term Ecosystem Research Network (LTER-Austria). The location is situated in the northern part of the national park `Northern Limestone Alps` (N 47°50'30", E 14°26'30") and its altitude ranges from 550 m a.s.l. to 956 m a.s.l. The long-term average annual temperature is 7.2° C. The coldest monthly temperature at 900 m a.s.l. is -1°C (January), the highest is 15.5°C (August). Annual rainfall ranges

from 1500 to 1800 mm. Monthly precipitation ranges from 75 mm (February) to 182 mm (July). Snowfall occurs between October and May with an average duration of snow cover of about 4 months.

The study area comprises a steep (30-70°) north to west facing slope from about 550 to 880 m a.s.l and a flat plateau on the top of the mountain which ranges from 850 m a.s.l to 965 m a.s.l.

Geologically, the area is formed by Norian dolomite which is partly overlain by limestone.

At the plateau a more or less continuous blanket of relict clayey soil material occurs. There, Chromic Cambisols (carbonate brown earth) and Dystric Planosols( pseudogley) are characteristic. Lithic and Rendzic Leptosols (rendsina) dominate with patches of chromic Cambisols in between. Mull and moder humus can be found all over the study area.

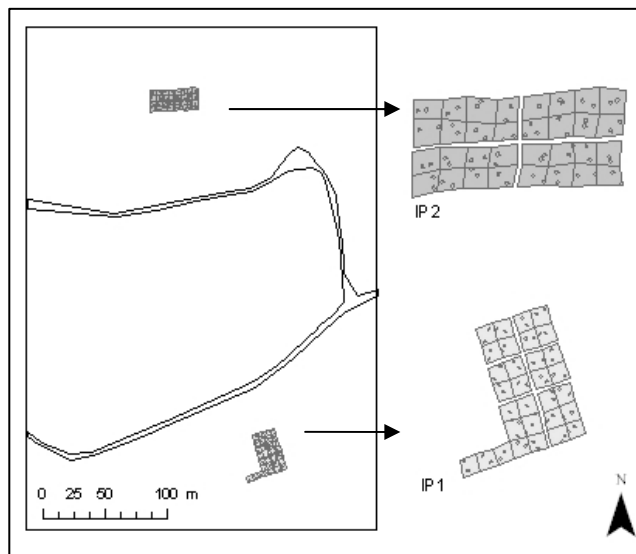
On the plateau *Picea abies* dominates the vegetation because it was planted there after a clear-cut around 1910. The potential natural vegetation is a *Fagus-Abies-Picea-forest* (*Cardamino trifoliata-Fagetum* sensu Willner 2002). *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior* and *Acer pseudoplatanus* occur sporadically.

A mixed mountain forest comprising *Fagus sylvatica*, *Acer pseudoplatanus*, *Picea abies* and *Fraxinus excelsior* (*Adnenostylo glabrae-Fagetum* sensu Willner 2002) covers the slope.

### *Study design*

31 and 32 5 m x 5 m vegetation plots were set up in the year 2003 in two subareas of the monitoring site with condensed field measurement equipment (so called intensive plots, about 0.5 ha in size), namely IP1, on the plateau and IP2, on the slope. The arrangement of plots is given in Fig.1. Within each plot two 0.5 m x 0.5 m subplots were randomly positioned and marked permanently with metal poles.

The vegetation in the subplots had first been recorded in August 2003 using frequency frames which divided the subplots into grids measuring 0.1m x 0.1m. For the purpose of this study, we re-recorded 49 and 57 subplots on the plateau and slope, respectively. The remaining 21 subplots were excluded from the analysis because they had suffered from windbreak events in winter 2006.



**Figure 1** Location and design of the vegetation plots; 31 vegetation plots are located on the subarea, namely intensive plot 1 (IP1), on the plateau area; 32 plots on the subarea, intensive plot 2 (IP2), on the slope; accessible through a forest road; each vegetation plot (5x5m) comprises two subplots (0.5x0.5m) randomly positioned.

### *Vegetation*

On each subplot the total percentage cover of the forest floor vegetation was estimated.

The seedlings of *Fagus sylvatica*, *Picea abies*, *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* were counted and their age, their height and the growth of their terminal shoot in 2006 and 2007 were recorded. Age was determined by counting terminal bud scars. Height and shoot growth were measured using a tape. Moreover, terminal shoot damages due to browsing were noted in a Yes/No scheme.

### *Site variables*

To characterize abiotic site conditions at the subplots we measured soil properties as well as incoming solar radiation and microtopography. As in late-successional forest soil exchange capacity was found to be very limited with low stocks of exchangeable cations (cf. Leuschner and Rode 1999), and phosphorus was stated not to be the limiting key resource nutrient, we used pH- value, which is one of the main differencing factors for species composition and for herb layer density (cf. Leuschner 1999). Concerning nitrogen availability, C/N ratios, a gross measure of nitrogen mineralisation rates, were selected as an indicator.

In order to determine C/N-ratios and pH-values, mixed soil samples (3 samples with 0.5 m distance) were collected in May and August 2007 in the corner of each 5 m x 5 m vegetation plot. The mineral soil (0-5cm below the humus layer) was sampled, dried and sieved < 2 mm. pH values were analysed in CaSO<sub>4</sub> extracts using a pH-meter. Organic carbon and total nitrogen was assed by burning the soil samples (2.5-3 mg) in EA-IRMS (element analyser isotope ratio mass spectrometer, DeltaPLUS, Thermo Finnigan, Bremen, Germany) after they have been grind, homogenized, weighted and decalcified with hydrochloric acid (37%).

The collected soil data represent values of the C/N ratio and pH for each corner of the 5 m x 5 m vegetation plots. To get suitable data for each vegetation subplot a spatial interpolation method, inverse distance weighting (Philip et al. 1982; Watson et al. 1985), was used. The two subareas were transformed into a grid with 1 m x 1 m mesh width and C/N und pH values were extrapolated for each cell. This calculation method generates cell values with the help of a linearly weighted combination of a set of sample points, which are locationally dependent. Interpolated values were the means of the May and August measurements.

Micro-relief properties were assessed for each 0.5 m x 0.5 m subplot using a 1.2 m metal bar. The bar was positioned along the two diagonals and the central cross of each subplot. For each position, the distances between the endpoints, respectively the centre (= subplot centre) of the bar and the ground was measured. Each height measurement at the endpoint was subtracted from the one in the centre. The resulting two difference values were averaged and the mean over all four lines was calculated. A negative value of this index indicated a mould and a positive one a knoll.

Total below canopy radiation [W/m<sup>2</sup>] was measured using hemiphotographs and the Gap Light Analyzer (GLA, Version 2.0, Simon Fraser University British Columbia). The photographs were taken at the centre of each vegetation plot (at 1 m height) during cloudy conditions. At the plateau site all photos were taken on 2004-08-10, at the slope site on 2007-08-08.

Estimates of seed input into each 0.5 x 0.5 m plot were calculated based on maps of all potential source trees on and in a radius of 20 m around the two IPs. In case of *Fagus sylvatica* and *Picea abies* we used the formula of Ribbens et al. (1994), corresponding to a Weibull dispersal kernel, with parameter values empirically calibrated by Kutter & Gratzner (2006) in a nearby mixed mountain forest.

In case of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* the respective parameter values were not available. We instead used the mechanistically based WALD kernel (Katul et al. 2005) for wind dispersal of seeds assuming a horizontal wind speed above the vegetation of 10 m/s and

a logarithmic wind profile within the forest stand (Nathan et al. 2001). Values of the necessary constants were taken from Skarpaas and Shea (2007) and Thompson and Katul (2008). Terminal velocities of the seeds were extracted from the LEDA functional traits data base ([www.leda-traitbase.org](http://www.leda-traitbase.org)). Release height was fixed to 80% of the height of the respective source tree. For each plot we cumulated the probabilities that one single seed released from each potential source tree would end up in the respective plot. This measure is hence not an estimate of the number of seeds landing in each plot, but a relative index of seed input probability.

### *Statistical analysis*

The impact of forest floor vegetation density on regeneration and establishment of the four tree species was evaluated by means of three different performance parameters, namely recruitment rates, survival rates and growth rates. Recruitment and survival data were analysed on the plot level, growth data on the individual level. Recruitment rates were determined as the number of seedlings aged 1 to 5 years on each plot because of the monitoring span of 4 years (2003 to 2007), survival as the number of seedlings 5 to 9 years old. For growth, we used the average two years (2006 and 2007) length increment of the terminal shoot as the respective response variable.

Effects of forest floor vegetation density on these performance parameters were assessed by means of Generalized Linear Models (GLMs). We assumed Poisson distributions and used a log-link function for recruitment and survival data and a normal (Gaussian) distribution (with an identity link) for growth. Where growth data did not conform normality appropriate transformations were applied (*boxcox* function of the R package 'MASS').

Basic regression models were calculated separately for all four tree species and each performance measure. Model formulation started with predictors representing the abiotic conditions at the respective plots, namely the first two axes of a Principal Component Analysis (PCA) of all available abiotic variables (i.e. light, relief, pH-value, C/N-ratio). PCA-axes were used instead of the raw values to avoid problems with highly intercorrelated independent variables (in particular pH and C/N). PCA scores were calculated separately for each regression model, using only the plots contributing to the respective analysis (e.g. only the plots with beech individuals for the analysis of beech growth rates). Models of recruitment additionally included the estimated seed input per plot as a predictor. For growth, the analysis was restricted to individuals with terminal shoots undamaged by browsing in the years 2006

and 2007. We then added the linear term of forest floor vegetation density to these basic models and evaluated an eventual drop in residual deviance by means of chi-square and F-tests for recruitment or survival and growth, respectively.

The relationship between abiotic conditions and forest floor density was evaluated by a GLM (Gaussian) using the two first axes of the PCA of all abiotic variables as predictors and vegetation density, as the summed cover estimates of all 10 x 10 cm cells in the subplot, as the response. Correlations between forest floor density and browsing damage were tested by logistic regression performed separately for the years 2006 and 2007.

We used R 2.6.2 (<http://www.r-project.de>) for all statistical analyses.

## Results

In all PCAs the first axis strongly correlates with the C/N-ratio and the pH-value whereas solar radiation and micro-relief conditions have high loadings on the second axis (Table 3). To reduce the predictor variables (Table 1) in the regression models we used these first two principal axes only (Table 2).

**Table 1** Mean, median, minimum, maximum values and standard deviation of measured environmental variables; Below canopy radiation [W/m<sup>2</sup>] was measured in 1m height under cloudy conditions for each subplot; C/N and pH are averages for two measurements (May and August 2007) taken at 5cm below soil without litter on the corners of each 5x5m plot and spatially extrapolated for each subplot by inverse distance weighting; Positive micro-relief values indicate a knoll, negative values indicate a mould.

	mean	median	maximum	minimum	standard deviation
<b>Below canopy radiation</b>	16.7	16.5	23.6	11.6	2.9
<b>Relief</b>	0.04	0.19	7.25	-5.4	2.43
<b>C/N</b>	14.9	14.8	20.3	13.1	1.1
<b>pH</b>	5.04	5.2	6.1	3.4	0.7

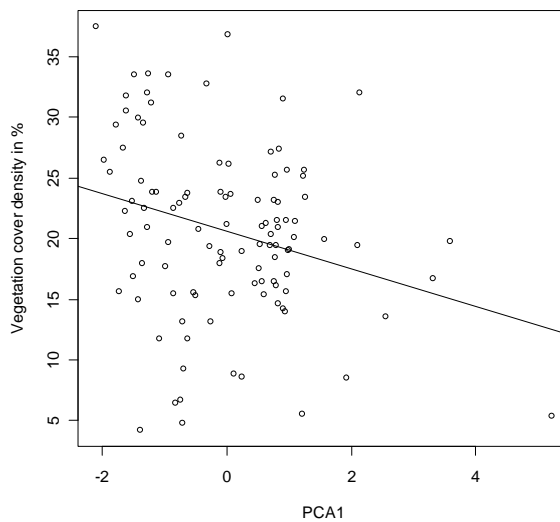


**Table 2** Eigenvalues of all four principal axes for the analyses of forest floor density, recruitment, survival, and growth; and the number of subplots per model. For the analysis of recruitment and survival the same number of subplots was used; the individual based analysis of growth was performed for each species separately. PCAs comprised the environmental variables below canopy radiation, relief, C/N-ratio and pH-value.

Response variable	number of plots or individuals	PCA1	PCA2	PCA3	PCA4
Vegetation cover density	107	1.27	1.04	0.96	0.63
Recruitment/Survival	106	1.27	1.05	0.95	0.63
Growth					
<i>Acer</i>	243	1.03	0.97	1.3	0.55
<i>Fraxinus</i>	89	1.06	0.78	1.4	0.56
<i>Fagus</i>	72	1.13	0.83	1.33	0.52
<i>Picea</i>	12	1.21	0.71	1.34	0.49

*Forest floor vegetation density*

Forest floor vegetation density is highly significantly correlated with the first principal axis (Figure 2). Together with the correlations of abiotic site descriptors and the PCA scores (Table 3), these results suggest a positive effect of low C/N ratios, high pH-values, on groundlayer density.



**Figure 2** Effect of the first PCA axis (with the strongest correlations to C/N-ratio and pH-value, see Tab. 3A) on forest understorey cover density. Estimated regression coefficient: -1.5454 ( $F=-2.911$ ,  $df=2$ ,  $p=0.004$ ).

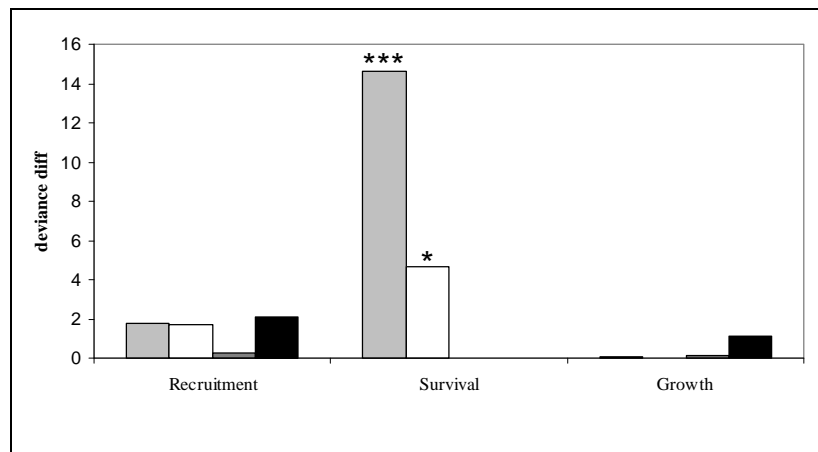
*Recruitment*

Overall, we found 205 *Acer pseudoplatanus*, 95 *Fraxinus excelsior*, 44 *Fagus sylvatica*, and 12 *Picea abies* recruits on our 106 plots.

Regression models for recruit density suggest a varied response of the four species to abiotic site conditions.

The number of *Acer pseudoplatanus* and *Picea abies* seedlings increases with lower values on the first PCA axis indicating a negative effect of nitrogen enrichment and higher pH values (cf. Table 3) on recruitment rates of these two species. In contrast, beech recruits more intensely at higher pH values and lower C/N ratios. Moreover, similar to survival, the recruitment of *Fagus sylvatica* is favoured under higher light levels and at convex sites. The number of ash recruits was uncorrelated to both PCA axes.

Including forest floor vegetation density into the models did not improve model quality for any of the four species. Hence, tree recruitment intensity seems to be generally independent of groundlayer density within this forest ecosystem.



**Figure 3** Differences in the deviance explained by Generalized Linear Models that either include or exclude the cover of the forest floor vegetation as a predictor for the recruitment, survival and growth of seedlings of *Acer pseudoplatanus* (light grey balk), *Fraxinus excelsior* (white balk), *Fagus sylvatica* (dark grey balk), and *Picea abies* (black balk) in a mountain forest of the Northern Limestone Alps in Austria. Significant differences are masked with an asterisk.

### Survival

A total of 143 *Acer pseudoplatanus*, 36 *Fagus sylvatica*, and 55 *Fraxinus excelsior* individuals were used for the analysis of survival data. No individuals of *Picea abies* aged 4 to 9 years were found.

Table 3 represents relationships between the first two PCA axes and the abiotic site descriptors. The C/N- ratio is negatively and the pH-value positively correlated to PCA 1, whereas radiation income increases and the micro-relief shifts to convex along PCA 2. Regression slopes of the two axes (see Tab. 3) hence indicate that ash and beech survival

respond positively to increased nitrogen supply and pH-values. For beech, the slope of PCA 2 suggests an additional positive effect of light availability and an increasingly convex micro-relief.

The Analysis of Deviance results (Tab. 3, Fig. 3) show that forest floor vegetation density enhances survival of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* significantly whereas seedlings of *Fagus sylvatica* do not respond to groundlayer density in terms of survival.

### *Growth*

Growth data were analysed using 243 *Acer pseudoplatanus*, 93 *Fraxinus excelsior*, 71 *Fagus sylvatica*, and 13 *Picea abies* individuals.

In general, abiotic site conditions did not have strong effects on growth rates of tree recruits. *Acer pseudoplatanus* and *Fagus sylvatica* grew marginally faster under higher C/N-ratios and lower pH-values (cf. Table 3) whereas growth of ash and spruce recruits did not respond to any of the studied abiotic gradients.

The inclusion of groundlayer density did not improve any of the four growth models (Table 3, Fig. 3). Like recruitment, seedling growth rates of all four major tree species seem to be uncorrelated with forest floor vegetation density in this system.

### *Browsing damage*

GLMs indicated a slight but significant negative effect of forest floor vegetation cover on browsing damage on the pooled juveniles of all four tree species in both years of observation (year 2006: coefficient: -0.0009, df = 1, p = 0.03; year 2007: coefficient: -0.0019, df = 1, p = 0.01).

**Table 3 A.** Loadings of the environmental variables on the first two principal component axes (PCA1 and PCA2); for the analyses of recruitment, survival, growth and vegetation cover density. The same amount of subplots is used for plot-level analyses of recruitment and survival; whereas growth was analysed at the individual level and hence numbers of subplots differ among species.

**B.** Predictor coefficients of Generalized Linear Models relating the first two principal component axes to recruitment, survival, and growth of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Fagus sylvatica* and *Picea abies*. . =  $p < 0.1$ , \* =  $p < 0.5$ , \*\*  $p < 0.01$ . Coefficients not significantly different from 0 ( $p > 0.1$ ) are not shown.

A. Loadings	Recruitment		Survival		Growth <i>Acer</i>		Growth <i>Fraxinus</i>		Growth <i>Fagus</i>		Growth <i>Picea</i>		Vegetation Cover Density	
	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2	PCA1	PCA2
<b>Radiation</b>	-0.002	0.75	-0.002	0.75	0.13	-0.68	0.42	-0.56	0.1	-0.81	-0.13	-0.71	-0.03	0.79
<b>Relief</b>	-0.18	0.63	-0.18	0.63	0.15	-0.69	0.4	-0.59	0.49	-0.3	0.31	0.63	0.22	0.59
<b>C/N</b>	-0.69	-0.2	-0.69	-0.2	0.68	0.25	0.55	0.49	0.56	0.5	-0.65	0.28	0.69	-0.2
<b>PH</b>	0.7	-0.03	0.7	-0.03	-0.71	-0.03	-0.61	-0.33	-0.66	0.08	0.68	-0.16	-0.7	-0.05
<b>B. Estimates</b>														
<i>Acer</i>	-0.146**				0.089.									
<i>Fraxinus</i>			0.294**											
<i>Fagus</i>	0.384*	0.373*	0.321 .	0.318**					0.079.					
<i>Picea</i>	-0.428 .													

## Discussion

### *Forest floor vegetation density*

Our analyses demonstrate that the density of forest floor vegetation is fostered by low C/N ratios, thus higher N availability for plants, and next-to neutral pH-values. Rising N-availability as a response to excess N deposition has already been demonstrated to have potentially profound effects on forest floor vegetation with increasing herbaceous understorey density as a common (e.g. Brunet et al. 1998; Van Dobben et al. 1999; Leuschner 1999; Gilliam 2006; Bengtson et al. 2006), though not obligatory (e.g. Schleppi et al. 1999) effect. However, the substantial share of unexplained variance points to additional factors responsible for understorey density. Patchy ground layer distribution may result e.g. from small-scale patterns of moisture, temperature and duration of snow cover (Kupferschmid et al. 2005), or from competitive disadvantages of many herbs and grasses where fine roots of trees such as *Fagus sylvatica* effectively acquire water and nutrients from the soil (Leuschner 1999; Schume et al. 2003). Small-scale disturbances such as snow gliding and soil erosion can also result in a patchy pattern of forest floor vegetation.

### *Tree Regeneration*

The investigated tree species have different environmental niches and comprise various life history strategies (Mayer 1976). It is thus not surprising that forest floor vegetation density had a differential impact on recruitment, growth and survival rates of their seedlings. Moreover, within-species differences in performance measures are a common phenomenon in competition experiments (Goldberg et al. 1999) and the balance of facilitation and competition has repeatedly been shown to depend on the life history stages of interacting species (e.g. Nakashizuka 2001; Callaway and Walker; 1997). Nevertheless, the overall effect of ground layer vegetation on the recruitment and performance of tree seedlings in this mountain forest ecosystem was much weaker than assumed. Just mortality of *A. pseudoplatanus* and *F. excelsior* juveniles was associated with understorey density, whereas for all four study species both the number of recruits and the growth rate of their shoots was obviously uncorrelated with the cover of potentially competing herbs and grasses. These results contrast with findings of Baier et al. (2007) and Diaci (2007) who demonstrated negative effects of dense (graminous) groundlayers on the establishment of various tree

seedlings including Norway spruce. In addition, L f et al. (2000) showed a negative relationship between growth of European beech (and oak) seedlings and neighbouring vegetation. In contrast, Bloor et al. (2008) found only marginal effects of above-ground grass competition on the shoot growth of *Fraxinus excelsior*.

We suggest that two main factors may have contributed to our rather unexpected results.

Firstly, as we worked on long-term monitoring sites, belowground biomass, which may have an even stronger competitive effect on tree seedlings (Aerts et al. 1991; Van Auken and Bush 1997; L f et al. 2000; Bloor et al. 2008) than aboveground biomass, could not be accounted for. Because above-ground vegetation does not necessarily have the same accretion of biomass than below-ground vegetation (Shipley and Meziane 2002; Aerts et al. 1991; M ller et al. 2000) the below-ground biomass may have a different competition impact on tree regeneration. The disproportional importance of below-ground competition has recently been shown for *Fraxinus excelsior* seedlings (Bloor et al. 2008).

Secondly, size and biomass of different understorey species varied considerably in our study system and this variation is probably associated with similarly pronounced differences in above- and belowground competitive effects (e.g. Bloor et al. 2008). As a consequence, the vegetation cover of a 50 x 50 cm plot is only a rough indicator of actual competition intensity, given that it might be dominated by a few vigorous grass tussocks as well as by a cluster of small *Oxalis acetosella* ramets. Put it another way, besides understorey cover, groundlayer species composition should be an important determinant of understorey effects on tree seedling performance. Moreover, many of the herbaceous and gramineous forest floor species of this ecosystem reproduce clonally and are hence patchily distributed at a very fine scale. Tree recruitment success should however depend on the ability of seedlings to compete with their immediate neighbourhoods which are usually much smaller than 50 x 50 cm in herbaceous vegetation (e.g. Purves and Law 2002). Taken together, inaccuracies in the representation of effective interaction intensities by estimates of plot cover may have contributed to obscure correlations with tree seedling responses.

However, the positive relationship between maple and ash survival and understorey density suggests that the lack of competitive responses may additionally be due to compensating facilitative effects of forest floor vegetation on tree seedlings. In fact, facilitative effects of herbaceous neighbourhood vegetation on tree seedling establishment has also been found in other forest systems (Ladd and Facelli 2005) and, more frequently, in successional communities (e.g. Chapin et al. 1995; Berkowitz et al. 1995) under harsh environmental conditions. Facilitation among plants is usually mediated by amelioration of such severe

abiotic environments (e.g. Brooker et al. 2008) by the benefactor. In our study system, at least in those plots located at the steep northern slope (IP 2), the stabilization of soils by roots of herbaceous plants probably represents one important such amelioration effect. Indeed, small eroded patches and rock outcrops occur frequently across IP 2 and hamper the establishment of tree seedlings at these micro-sites

### *Browsing damage*

In addition to stabilizing the soil, competitive effects of denser forest floor vegetation may have also been balanced by reducing biotic disturbance intensities, namely herbivore browsing on tree seedlings. A facilitative effect of ground vegetation on young trees by protection against herbivores has repeatedly been reported (e.g. Callaway 1992; Gill 1992; Hester et al. 2000; Kupferschmid et al. 2005; Baraza et al. 2006; Brooker et al. 2006; Gómez-Aparicio 2008). Although many of these studies were conducted in non-forest systems and with shrub species as benefactors, which may have more pronounced protective effects than herbs and grasses (Harmer 2001), our results indicate that dense herbaceous understorey vegetation may indeed impede browsing on juvenile trees.

### *Conclusion*

Taken together our results indicate that nitrogen availability increases forest floor vegetation density and, in doing so, exerts an overall positive indirect effect on the regeneration of at least a part of the major tree species of this temperate mixed mountain forest ecosystem. Nevertheless, such indirect positive effects should not be generalized as plant-plant interactions usually involve both negative and positive components and the balance among them probably depends, among other factors, on the harshness of the abiotic environment or on herbivory intensities (e.g. Bertness and Callaway 1994; Brooker et al. 2008). Under different environmental conditions, the effect of understorey vegetation density on tree seedlings may hence turn to a mainly competitive one, as demonstrated by comparable studies in other forest ecosystems, and indirect effects of rising N-levels on tree regeneration may then rather be negative. Our results thus highlight the complexity of factors controlling forest regeneration in temperate deciduous forests. Consequences of nitrogen enrichment on tree recruitment hence remain difficult to predict.

## Acknowledgements

We would like to thank Doris Pargfrieder and Gisela Pröll for the great teamwork in the field and data management, which was supported by Karl Hülber too. Andreas Richter and the lab team of the Chemical Ecology and Ecosystem Research of the University of Vienna guided us patiently through all chemical analyses. Bastian Niedree supported us in the field, in the lab and in the analysis. We are grateful to Johannes Peterseil, Maria-Theresia Grabner for their help and to the Umweltbundesamt for financial support.

## References

- Aerts R, Boot RGA, Van der Aart PJM (1991) The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia* 87:551-559
- Baier R, Meyer J, Göttlein, A (2007) Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Journal of Forest Research* 126: 11-22
- Baraza E, Zamora R, Hódar JA (2006) Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: neighbours matter. *OIKOS* 113: 148-156
- Beckage B, Clark JS (2003) Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861
- Bengston P, Falkengren-Grerup U, Bengtsson G (2006) Spatial distributions of plants and gross N transformation rates in a forest soil. *Journal of Ecology* 94: 754-764
- Berkowitz AR, Canham CD, Kelly VR (1995) Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1156-1168
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 191-193
- Bloor JMG, Leadley PW, Barthes L (2008) Response of *Fraxinus excelsior* seedlings to grass-induced above- and below-ground competition. *Plant Ecology* 194: 293-304
- Bobbink R, Hornung M, Roelofs J (1998) The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86: 717-738
- Bobbink R, Ashmore M, Braun S, Flückinger W, Van den Wyngaert IJJ (2003) Empirical nitrogen critical loads for natural and semi-natural ecosystems: 2002 update. In: Achermann, B. & Bobbink, R. (eds.) Empirical critical loads for nitrogen. Swiss Agency for the Environment, Forests and Landscape, Expert Workshop Proceedings, Bern, CH
- Bouwman AF, Van Vuuren DP, Derwent RG, Posch M (2002) A global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. *Water Air and Soil Pollution* 141: 349-382
- Brooker RW, Maestre TF, Callaway RM (2008) Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96: 18-34
- Brooker RW, Scott D, Palmer SCF, Swaine E (2006) Transient facilitative effects of heather on Scots pine along a grazing disturbance gradient in Scottish moorland. *Journal of Ecology* 94: 637-645
- Brunet J, Diekmann M, Falkengren-Grerup U (1998) Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in south Swedish oak forests. *Environmental Pollution* 102: 35-40



- Callaway RM (1992) Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73: 2118-2128
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965
- Catovsky S, Bazzaz FA (2000) The role of resource interactions and seedling regeneration in maintaining a positive feedback in hemlock stands. *Journal of Ecology* 88: 100-112
- Catovsky S, Bazzaz FA (2002) Nitrogen availability influences regeneration of temperate tree species in the understory seedling bank. *Ecological Applications* 12:1056-1070
- Chapin FS, III, Walker LR, Fastie CL, Sharman LC (1994) Mechanisms of primary succession following deglaciation at Glacier Bay, Alaska. *Ecological Monographs* 64: 149-175
- De Vries W, Reinds GJ, Gundersen P, Sterba H (2006) The impact of nitrogen deposition on carbon sequestration in European forests and forest soils. *Global Change Biology* 12: 1151-1173
- Diaci J (2002) Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 161: 27-38
- Diekmann M, Dupré C (1997) Acidification and eutrophication of deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis. *Journal of Vegetation Science* 8: 855-864
- Ellenberg H (1986) *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 4th. ed. Ulmer, Stuttgart, DE
- Emmett BA (1999) The impact of nitrogen on forest soils and feedbacks on tree growth. *Water, Air, and Soil Pollution* 116: 65-74
- Erismann JW, De Vries W (2000) Nitrogen-deposition and effects on European forests. *Environmental Review* 8: 65-93
- Erismann JW, Grennfelt P, Sutton M (2002) The European perspective on nitrogen emission and deposition. *Environment International* 29: 311-325
- Falkengren-Grerup U (1995a) Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletions* 44: 215-226
- Fenn ME, Poth MA, Aber JD, Baron JS, Bormann BT, Johnson DW, Lemly AD, McNulty SG, Ryan DF, Stottlemeyer R (1998) Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem response, and management strategies. *Ecological Applications* 8: 706-733
- Flückiger W, Braun S (1998) Nitrogen deposition in Swiss forests and its possible relevance for leaf nutrient status, parasite attacks and soil acidification. *Environmental Pollution* 102: 69-76
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DO, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vörösmarty CJ (2004) Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70: 153-226
- Gill RMA (1992) Review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry* 65: 363-288
- Gilliam, F 2006 Response of the herbaceous layer of forest ecosystems excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 94: 1176-1191
- Goldberg DE, Rajaniemi T, Gurevitch J, Stewart-Oaten A (1999) Empirical approaches to quantifying interaction intensity: competition and facilitation along productivity gradients. *Ecology* 80: 1118-1131
- Gómez-Aparicio L, Zamora R, Casto J, Hódar JA (2008) Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores? *Journal of Vegetation Science* 19: 161-172

- Harmer R (2001) The effect of plant competition and simulated summer browsing by deer on tree regeneration. *Journal of Applied Ecology* 38: 1094-1103
- Henry M, Stevens H, Bunker DE, Schnitzer SA, Carson WP (2004) Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology* 92: 339- 347
- Hester AJ, Edenius L, Buttenschon RM, Kuiters AT (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73: 381-391
- Hülber K, Dirnböck T, Kleinbauer I, Willner W, Dullinger S, Karrer G & Mirtl M, (2008) Long-term impacts of nitrogen and sulphur deposition on forest floor vegetation in the Northern limestone Alps, Austria. *Applied Vegetation Science* 11:395–404
- Hulme PE (1996) Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615
- Kupferschmid A, Bugmann H (2005) Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management* 205:251-265
- Ladd BM, Facelli JM (2005) Effects of competition, resource availability and invertebrates on tree seedling establishment. *Journal of Ecology* 93: 968-977
- Leuschner C (1999) Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. *Ber D Reinh Tüxen-Ges* 11: 109-131
- Leuschner C, Rode MW (1999) The role of plant resources in forest succession: changes in radiation, water and nutrient fluxes, and plant productivity over a 300-yr-long chronosequence in NW-Germany. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 103-147
- Löf M (2000) Establishment and growth in seedlings of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur*: influence of interference from herbaceous vegetation. *Can J For Res* 30: 855–864
- Maier H (1976) Gebirgswaldbau, Schutzwaldpflege- Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. Semper bonis Verlag, ISBN 3-4437-30217-5
- Müller I, Schmid B, Weiner J (2000) The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 115-127
- Nagamatsu D, Seiwa K, Sakai A (2002) Seedling establishment of deciduous trees in various topographic positions. *Journal of Vegetation Science* 13:35-44
- Nakashizuka T (2001) Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 205-210
- Paluch JG (2005) The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *Forest Ecology and Management* 205: 283-298
- Philip GM, Watson DF (1982) A Precise Method for Determining Contoured Surfaces. *Australian Petroleum Exploration Association Journal* 22: 205-212
- Purves DW, Law R (2002) Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology* 90: 121-129
- Sefcik LT, Zak DR, Ellsworth DS (2007) Seedling survival in a northern temperate forest understory is increased by elevated atmospheric carbon dioxide and atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology* 13:132-146
- Skarpaas O, Shea K (2007) Dispersal patterns, dispersal mechanisms, and invasion wave speeds for invasive thistles. *The American Naturalist* 170:421-430

- Schleppi P, Muller N, Edward PJ, Bucher JB (1999) Three Years of Increased Nitrogen Deposition Do not Affect the Vegetation of a Montane Forest Ecosystem. *Phyton* 39: 197-204
- Schume H, Jost G, Katzensteiner K (2003) Spatio-temporal analysis of the soil water content in a mixed Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.)-European beech (*Fagus sylvatica* L.) stand. *Geoderma* 112: 273-287
- Shipley B, Meziane D (2002) The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* 16: 326-331
- Thompson S, Katul G (2008) Plant Propagation Fronts and Wind Dispersal: An Analytical Model to Upscale from Seconds to Decades Using Superstatistics. *The American Naturalist* 171 4:468-479
- Van Auken OW, Bush JK (1997) Growth of *Prosopis glandulosa* in response to changes in aboveground and belowground interference. *Ecology*, 78: 1222–1229
- Van Dobben HF, Ter Braak CJF, Dirkse GM (1999) Undergrowth as a biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *Forest Ecology and Management* 114: 83-95
- Walters MB, Reich PB (2000) Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81: 2287- 1901
- Watson DF, Philip GM (1985) A Refinement of Inverse Distance Weighted Interpolation. *Geoprocessing* 2:315-327
- Willner W (2002) Syntaxonomische Revision der südmitteleuropäischen Buchenwälder. *Phytocoenologia* 32: 337-453
- Zukrigl K, Eckhart G, Nather J (1963) Standortkundliche und waldbauliche Untersuchungen in Urwaldresten der niederösterreichischen Kalkalpen. *Mitteilungen der Forstlichen Bundesversuchsanstalt* 62, Agrarverlag, Wien, AT



## Diwold Katharina

---

Geburtsdatum: 21.02.1983  
Geburtsort: Wien, Österreich

### AUSBILDUNG

---

Oktober 2001- März 2009 **Biologiestudium** an der **Universität Wien, Wien**

Studienzweig: Ökologie

Vertiefungsfach: Naturschutz und Vegetationsökologie

Diplomarbeitsthema: Indirekter Einfluss der Stickstoffverfügbarkeit auf die Baumverjüngung in den Nördlichen Kalkalpen

Oktober 2004- Juli 2005 **Auslandsaufenthalt** an der **Georg- August Universität Göttingen, Deutschland**

1993 – 2001 **Neusprachliches Gymnasium** (BG18 Kloostergasse); **Wien**

Wien, März 2009