

forstarchiv 80, 173-180  
(2009)

DOI 10.237603004112-  
80-173

© M. & H. Schaper  
GmbH

ISSN 0300-4112

Korrespondenzadresse:  
mdiekman@uni-bremen.  
de

Eingegangen:  
07.07.2009

Angenommen:  
13.08.2009

# Die Moosvegetation auf Fichtentotholz nach Windwurf

## Bryophyte vegetation on decaying spruce logs in wind throws

ROLAND WOZNIIEWSKI und MARTIN DIEKMANN

Vegetationsökologie und Naturschutzbiologie, Institut für Ökologie, FB 2, Universität Bremen, Leobener Str., D-28359 Bremen

### Kurzfassung

In der vorliegenden Arbeit wird die Moosvegetation auf Totholz-Stämmen der Fichte (*Picea abies*) entlang eines Zersetzungsgradienten beschrieben. Die Untersuchungen wurden in drei Windwurfflächen der Orkane „Vivian“ und „Wiebke“ aus dem Jahr 1990 im Arnsberger Wald (Sauerland) im Sommer und Herbst 2008 durchgeführt. Die beprobten Flächen befinden sich in der kollinen bis submontanen Höhenstufe zwischen 280 m und 375 m ü. NN.

In insgesamt 523 Plots von 10 cm x 50 cm Größe wurden an Stämmen sämtliche Moosarten sowie Daten zu für die Moosvegetation relevanten Umweltparametern (Stammumfang, Zersetzungsgrad und Feuchte des Holzes, Licht) aufgenommen. Univariate und multivariate statistische Verfahren dienten der Analyse der Verbreitung vor allem der häufigsten vorkommenden Laub- und Lebermoose.

Insgesamt wurden 32 Moostaxa vorgefunden, darunter drei in Nordrhein-Westfalen gefährdete Arten. Die Zahl der Arten in den Probestellen variierte zwischen 0 und 10 und betrug im Mittel 4,4. Die größte Frequenz und höchsten durchschnittlichen Deckungsgrade erreichten *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum* und *Campylopus flexuosus*. Die Zahl der Humusarten und die Gesamtartenzahl waren positiv mit dem Stammumfang und negativ mit der relativen Lichtintensität korreliert. Die Zahl der Totholzarten zeigte ebenfalls einen positiven Zusammenhang mit dem Stammumfang, korrelierte jedoch positiv mit Licht. Die Deckung der Totholzarten, insbesondere die von *Aulacomnium androgynum* und *Dicranum montanum*, war positiv mit einer hohen Einstrahlung korreliert, während sämtliche analysierten Humusarten einen negativen Zusammenhang mit der relativen Lichtstärke aufwiesen. Der Stammumfang hatte einen positiven Einfluss auf die Deckung der Totholzarten.

Die Unterschiede im ökologischen Verhalten der Arten in Bezug auf die Variablen Stammdicke, Zersetzungsgrad, Holzfeuchte und Licht ermöglichen eine Abschätzung des Verlaufs der Sukzession der Arten und Artengemeinschaft. So dominieren zu Beginn der Entwicklung auf den Fichtenstämmen vor allem das typische Waldbodenmoos *P. formosum* und *H. cupressiforme*, während Totholz-Arten wie *A. androgynum* und *Tetraphis pellucida* zu den späteren Besiedlern gehören.

**Schlüsselwörter:** Artenreichtum, DCA, *Picea abies*, Stammumfang, Sukzession, Totholzart, Zersetzungsgrad

### Abstract

We studied the bryophyte vegetation on decaying logs of Norway spruce (*Picea abies*) in three clearings created by the storms "Vivian" and "Wiebke" from year 1990 in the "Arnsberger Wald" area, Nordrhein-Westfalen, Germany. In 2008, 523 plots of 10 cm x 50 cm size were sampled for a complete list of bryophyte species. In addition, environmental variables were recorded, notably log diameter, degree of log decay, degree of wood moisture, and light. The data were analyzed by means of univariate and multivariate statistical methods.

In total, 32 bryophyte taxa were encountered, these included three species endangered in this part of Germany. The number of species per plot ranged from 0 to 10, on average being 4.4. The most frequent and in terms of their mean cover most abundant species were *Hypnum cupressiforme*, *Polytrichum formosum* and *Campylopus flexuosus*. The number of bryophytes typically inhabiting soils and the total number of species were positively related to log diameter and negatively related to the relative light intensity in the plots, whereas the number of log specialists increased both with increasing log diameter and radiation. While the cover of epixylic species, especially that of *Aulacomnium androgynum* and *Dicranum montanum*, was positively related to both log diameter and light intensity, all relatively common soil specialists showed a negative relation to light.

The differences in the ecological responses of species in relation to the variables light, log diameter, degree of log decay and wood moisture enabled us to infer about the succession of bryophyte species and their communities. In general the decaying spruce logs are dominated in the beginning by *P. formosum* and *H. cupressiforme*, whereas specialists for decaying logs such as *A. androgynum* and *Tetraphis pellucida* tend to establish at later phases of succession.

**Key words:** decay rate, DCA, log diameter, *Picea abies*, species richness, succession, wood-inhabiting bryophytes

## Einleitung

Stürme sind in Europa die wichtigsten Impulsgeber für die natürliche Regeneration der Wälder (Fischer et al. 1990, Scherzinger 1996, Fischer 2002). Der vollständige Verbleib der Biomasse unterscheidet den Windwurf aus ökologischer Sicht von anderen Ereignissen wie

beispielsweise Feuer oder auch Kahlschlag. Der Windwurf schafft auf und über dem Waldboden zahlreiche neue Strukturen. Zudem verändern sich schlagartig die Licht- und die Nährstoffverfügbarkeit (Scherzinger 1996, Ulanova 2000, Bouget und Duelli 2004).

Viele bedrohte Tier- und Pflanzenarten sind von Totholz unterschiedlicher Art, Größe und Zersetzungsphase abhängig (Ódor et al. 2006). Der Zersetzungsprozess und die damit verbundene Remine-

ralisierung der Nährstoffe sind im Wesentlichen von xylobionten Käfern (Coleoptera) und Pilzen abhängig (Scherzinger 1996, Honold und Oberwinkler 1999) und variieren je nach den klimatischen und chemischen Gegebenheiten des Standortes. Zerfallendes Holz ist ein temporäres Substrat, das die Arten nur während eines begrenzten Zeitabschnitts besiedeln können, weshalb sie darauf angewiesen sind, immer neue Standorte zu besiedeln, um die Population aufrecht zu erhalten (Rajandu et al. 2009).

Auf Holz lebende Moose (Bryophyta) sind entweder obligatorisch auf dieses Substrat angewiesen (epixyle Arten) oder nutzen es nur fakultativ (epiphyte, terricole und epilithische Arten) (Ódor et al. 2005). Am Abbauprozess des toten Holzes beteiligen sie sich nicht direkt und sind daher als passive Besiedler auf der Zersetzung unterliegenden Substraten zu verstehen (Heilmann-Clausen et al. 2005). Über den gerichteten Zersetzungsprozess findet jedoch ein starker Artenwechsel unter den Moosen wie auch anderen Organismengruppen statt (Söderström 1988, Grove et al. 2002, Ódor et al. 2006).

In den vom atlantischen Klima geprägten europäischen Wäldern sind die epiphytischen und insbesondere die epixylen Arten stark durch das Forst-Management beeinträchtigt. Im temperaten Klima sind Qualität und Quantität des Totholzes für eine reiche epixyle Bryophytengesellschaft nicht geeignet, und die starke Zergliederung der Wälder erschwert die Ausbreitung der Arten. In besonderem Maße ist dies für die epixylen Lebermoose zutreffend, weswegen in Wirtschaftswäldern besonders die opportunistischen Arten in den Vordergrund treten (Ódor et al. 2005). Mehrere Studien (Söderström 1988, Krusys et al. 1999, Ódor und Standovář 2001, Ódor und van Dort 2003, Ódor und van Hees 2004, Ódor et al. 2006) haben gezeigt, dass sich die zunehmende Größe des Totholzes positiv auf die Diversität, insbesondere auf die der seltenen und spezialisierten Moosarten auswirkt. Die Zahl der Moosarten war in einer weiteren Untersuchung (Humphrey et al. 2002) negativ mit der Lichtstärke korreliert. Es ist daher davon auszugehen, dass die mikroklimatischen Veränderungen nach Windwurf einen starken Einfluss auf die Artenzusammensetzung der Moose nehmen, der sich über den weiteren Sukzessionsverlauf erstreckt (Ulanova 2000).

Aus Deutschland ist bisher nur wenig zur Sukzession von Moosen auf Totholz und zu den darauf einwirkenden Umweltfaktoren bekannt. In unserer Untersuchung befassen wir uns mit der Vegetation und Diversität von Moosen auf Totholz in einigen Versuchsflächen ehemaliger Fichtenforste, die durch Windwurf entstanden sind und zu Forschungszwecken sich selbst überlassen wurden, in denen also keine Neupflanzungen, Räumung von Totholz oder anderweitigen forstlichen Maßnahmen erfolgten. Hier werden nur die Ergebnisse präsentiert, die sich auf die liegenden Stämme beziehen, Stubben und Wurzelteller werden nicht behandelt. Die wichtigsten Fragestellungen unserer Untersuchung waren die folgenden:

- Welche Moosarten sind in der Lage, liegende Fichten-Totholzstämme in von Wirtschaftswäldern umgebenen Windwurfflächen zu besiedeln?
- Welche abiotischen Umweltfaktoren nehmen Einfluss auf die Besiedlung der Stämme durch verschiedene Moosarten?
- Gibt es ökologische Unterschiede zwischen typischen Totholzarten und eher auf Humus verbreiteten Moosen?

## Untersuchungsgebiete

Die drei Untersuchungsgebiete liegen in der kollinen bis submontanen Höhenstufe nördlich der Stadt Arnberg im Sauerland und gehören zum Arnberger Wald, der größtenteils FFH-Gebiet darstellt. Die ehemals wirtschaftlich genutzten Flächen gehören dem Land Nordrhein-Westfalen und sind dem Forstbetrieb Staatswald Arnberg zugeordnet. Nach Windwurf durch die Orkane „Vivian“



Abb. 1. Liegender Fichtenstamm in Gebiet 251. Neben Flechtenaufwuchs an den Seiten sind *Polytrichum formosum*, *Campylopus flexuosus* und *Mnium hornum* zu erkennen.

Decaying log of Norway spruce in study area 251. The dominant bryophytes are *Polytrichum formosum*, *Campylopus flexuosus* und *Mnium hornum*; some lichens can be seen on the side of the log.

und „Wiebke“ im Jahre 1990 wurden die ausgewählten Versuchsflächen zum Zwecke der Sukzessionsforschung sich selbst überlassen (Abbildung 1). Die Versuchsfläche 196, hervorgegangen aus einer 86-jährigen *Picea abies*-Pflanzung, liegt bei etwa 51°25' Nord, 8°09' Ost auf 375 m ü. NN und ist etwa 0,5 ha groß. Die Fläche 251 liegt bei etwa 51°26' Nord, 8°07' Ost auf 285 m ü. NN und umfasst 0,4 ha. Es handelt sich hierbei ebenfalls um eine *Picea*-Pflanzung, die zum Zeitpunkt des Windwurfes 102 Jahre alt war. Die Versuchsfläche 476 liegt bei 51°27' Nord, 8°08' Ost auf 280 m ü. NN, hat eine Größe von nur etwa 0,3 ha und geht aus einer 54-jährigen *Picea*-Pflanzung hervor.

Die Untersuchungsflächen sind von großen zusammenhängenden Wirtschaftswäldern umgeben und liegen nur wenige Kilometer voneinander entfernt. Die potenzielle natürliche Waldgesellschaft entspricht in allen Fällen einem Hainsimsen-Buchenwald (*Luzulo-Fagetum*) auf wechselseuchtem Schiefergebirgslehm. Die jährliche Niederschlagssumme liegt bei durchschnittlich 1028 mm, die mittlere Jahrestemperatur bei 8,4 °C und die jährliche Sonnenscheindauer bei im Mittel 1.432 Stunden (1961-1990; <http://www.dwd.de/>).

## Methoden

### Datenaufnahme

Insgesamt wurden 523 Vegetationsaufnahmen (im Folgenden Plots genannt) durchgeführt, 220 in Untersuchungsgebiet 196, 134 in Gebiet 251 und 169 in Gebiet 476. In der Regel wurden pro Stamm neun Plots von 10 cm x 50 cm Größe längs zur Stammbasis angelegt, drei in 50 cm (Mittelpunkt), drei in 200 cm und drei in 600 cm Entfernung zur Basis (Abbildung 2). Je ein Plot lag dabei auf der Oberseite, ein Plot jeweils auf der einen bzw. anderen Außenseite. Die Unterseite wurde auch dann nicht untersucht, wenn diese nicht dem Boden anlag.

Die Bestimmung der Arten erfolgte nach Düll (1997), Dierßen (2001) und Frahm und Frey (2004). Im Gelände nicht eindeutig zu bestimmende Arten wurden gesammelt und später mithilfe von

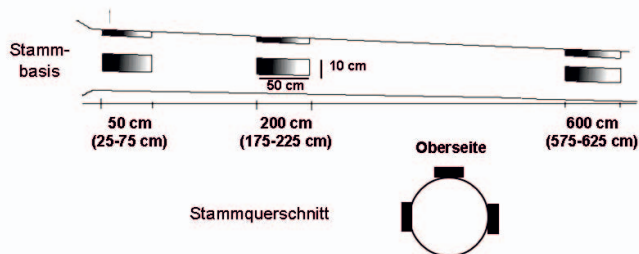


Abb. 2. Anordnung der Aufnahmeflächen auf den Fichtenstämmen.  
Location of study plots on the spruce logs.

Tab. 1. Relative Frequenz (%) und durchschnittliche Deckung (%) der Moosarten (mit Abkürzungen) auf den liegenden Stämmen.

Relative frequency (%) and mean cover (%) of bryophytes (with abbreviations) on the decaying spruce logs.

Art	Abkürzung	Frequenz (%)	Deckung (%)
<i>Hypnum cupressiforme</i>	Hyp cup	66,1	16,8
<i>Polytrichum formosum</i>	Pol for	57,6	15,1
<i>Campylopus flexuosus</i>	Cam fle	41,9	9,6
<i>Sharpiella seligeri</i>	Sha sel	32,8	5,4
<i>Mnium hornum</i>	Mni hor	30,7	6,1
<i>Eurhynchium praelongum</i>	Eur pra	28,2	6,3
<i>Tetraphis pellucida</i>	Tet pel	24,4	5,0
<i>Lophocolea</i> sp.	Lop sp.	21,4	3,0
<i>Aulacomnium androgynum</i>	Aul and	20,3	3,9
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	Pla den	18,6	3,1
<i>Dicranum montanum</i>	Dic mon	17,8	3,4
<i>Lepidozia reptans</i>	Lep rep	15,0	2,8
<i>Plagiothecium undulatum</i>	Pla und	11,6	2,4
<i>Dicranum scoparium</i>	Dic sco	9,3	2,0
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Cep bic	5,5	0,8
<i>Rhytidiadelphus loreus</i>	Rhy lor	5,5	1,7
<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>	Rhy squ	5,1	1,1
<i>Calypogeia muelleriana</i>	Cal mue	4,6	0,8
<i>Pleurozium schreberi</i>	Ple sch	3,4	1,0
<i>Scapania nemorosa</i>	Sca nem	3,0	0,6
<i>Atrichum undulatum</i>	Atr und	2,1	0,4
<i>Plagiomnium affine</i>	Pla aff	2,1	0,5
<i>Dicranum tauricum</i>	Dic tau	1,7	0,3
<i>Pellia epiphylla</i>	Pel epi	1,7	0,3
<i>Sphagnum inundatum</i>	Sph inu	1,5	0,2
<i>Scleropodium purum</i>	Scl pur	1,3	0,2
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	Pti cri	0,8	0,2
<i>Brachythecium rutabulum</i>	Bra rut	0,6	0,1
<i>Thuidium tamariscinum</i>	Thu tam	0,6	0,2
<i>Dicranodontium denudatum</i>	Dic den	0,4	0,1
<i>Campylopus introflexus</i>	Cam int	0,2	0,1
<i>Dicranella heteromalla</i>	Dic het	0,2	0,1

Stereolupe und Mikroskop identifiziert. *Lophocolea bidentata* und *L. heterophylla* konnten dabei in vielen Fällen nicht eindeutig unterschieden werden und wurden daher als *Lophocolea* sp. zusammengefasst. Der Deckungsgrad der Moosarten in den untersuchten Plots wurde angelehnt an die Methode von Braun-Blanquet (1964), auf einer 7-teiligen Skala (1: Deckung unter 1 %, 2: 1-5 %, 3: 6-10 %, 4: 11-25 %, 5: 26-50 %, 6: 51-75 %, 7: 76-100 %) geschätzt. Oben genannte Bestimmungsliteratur diente auch dazu, die vorgefundenen Arten entweder als typische Totholzarten oder als Humusarten zu kategorisieren.

Als Umweltparameter wurde zunächst der Stammumfang jedes Plots gemessen. Anschließend wurde der Zersetzungsgrad festgehalten. Dabei ordneten wir dem untersuchten Abschnitt des Stammes hinsichtlich seiner Zersetzung eine Kategorie von 1 (> 50 % der Borke erhalten, Holz hart) bis 6 (stark verwittert, äußere Form schwer festzulegen) zu. Allen Plots wurde eine Himmelsrichtung als Expositionswert zwischen 1 (Nordwest-Nord) und 4 (Südost-Süd) zugeordnet, die Oberseite entsprach der Kategorie 5. Zusätzlich wurden die Entfernung der Stammunterseite zum Boden sowie der Stammumfang ermittelt. Nach Beendigung der Vegetationsaufnahmen führten wir schließlich innerhalb weniger aufeinander folgender niederschlagsloser Tage vergleichende Messungen der Holzfeuchte und Lichtintensität im Plot durch. Die Holzfeuchte wurde für jeden Plot mit einem Fingertest ermittelt und in eine von vier Kategorien von 1 (Oberfläche trocken, Finger nach Aufdruck trocken) bis 4 (Oberfläche sehr feucht bis nass, Wasser dringt bei Fingerdruck aus dem Holz heraus) eingestuft. Die relative Lichtstärke photosynthetisch aktiver Strahlung wurde bei bedecktem Himmel mittels Doppelmessungen (Quotient aus der Lichtstärke am Stamm und der Lichtstärke auf einer offenen Lichtungsfläche) mithilfe zweier Lichtmessgeräte der Firma LICOR Biosciences ermittelt.

## Datenanalyse

Für die meisten Auswertungen wurden nur die häufiger vorkommenden Totholz- und Humusarten herangezogen. *Lophocolea* sp. wurde dabei nicht berücksichtigt, da es zwei Arten mit zum Teil unterschiedlichen Umweltsprüchen beinhaltet.

Unterschiede in den Artenzahlen und Umweltfaktoren zwischen den drei Untersuchungsgebieten wurden mithilfe einfacher Varianzanalysen (One-way ANOVA) analysiert. *General linear models* dienen der Analyse der Abhängigkeit der Artenzahl von den Umweltfaktoren. Um den Einfluss dieser Faktoren auf die Deckung einzelner Arten zu ermitteln, führten wir multiple lineare Regressionen (*forward-backward stepwise regression*;  $\alpha = 0,05$ ) durch. Zur Darstellung der Differenzierung der Moosvegetation auf den Stämmen wurde eine DCA (*Detrended Correspondence Analysis*)-Ordination durchgeführt. Seltene Arten wurden mit der Funktion *downweighting of rare species* in der Analyse herabgewichtet (Leyer und Wesche 2007). Die aus der indirekten Gradientenanalyse resultierenden Aufnahmewerte wurden dann mit den erhobenen Umweltfaktoren für die Plots korreliert.

Für die statistische Datenanalyse wurden die Programme SPSS (Version 15.0), MINITAB (Version 15.0) und PC-ORD (Version 4.17) verwendet.

## Ergebnisse

Der Gehölzaufwuchs war in allen Untersuchungsgebieten von jungen Birken (*Betula* sp.) und Fichten (*Picea abies*) geprägt. Unter den krautigen Arten traten besonders Süßgräser (u. a. *Calamagrostis epigejos*, *Festuca altissima*, *Poa nemoralis*), andere Grasartige (*Juncus effusus*, *Luzula sylvatica*) und Farne (*Blechnum spicant*, *Dryopteris* sp., *Phe-*

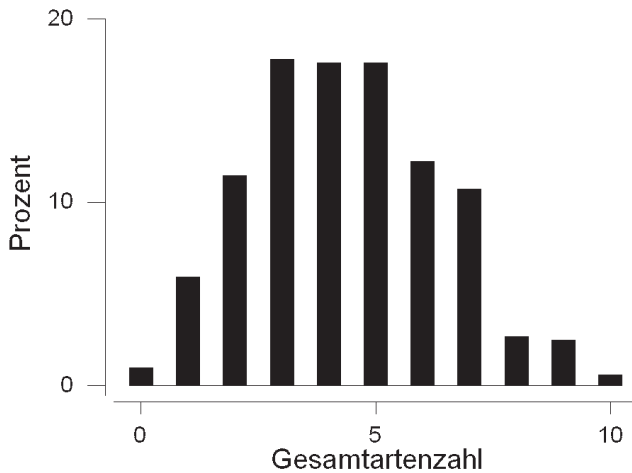


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung der Gesamtartenzahl von Moosen auf den Fichtenstämmen (n = 523).

Frequency distribution of the number of bryophyte species on the spruce logs (n = 523).

*gopteris connectilis*) hervor. Zwergsträucher wie *Vaccinium myrtillus* spielten eine untergeordnete Rolle. Ausgesprochene Waldarten wie *Oxalis acetosella* waren am häufigsten in Gebiet 196 zu finden.

Insgesamt wurden in den drei Untersuchungsgebieten 32 Moostaxa auf liegenden Stämmen angetroffen, wobei *Lophocolea* sp. die beiden Arten *Lophocolea bidentata* und *L. heterophylla* beinhaltet (Tabelle 1). Zu den hauptsächlich auf lebendem und totem Holz vorkommenden Arten werden nach Düll (1997), Dierßen (2001) und Frahm und Frey (2004) *Aulacomnium androgynum*, *Campylopus flexuosus*, *Cephalozia bicuspidata*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Hypnum cupressiforme*, *Lepidozia reptans* und *Tetraphis pellucida* gezählt. Den Humusarten werden *Calyptogeia muelleriana*, *Eurhynchium praelongum*, *Mnium hornum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. undulatum*, *Polytrichum formosum* und *Sharpiella seligeri* zugeordnet. Die höchsten durchschnittlichen Deckungsgrade erreichten *H. cupressiforme* (16,8 %) und *P. formosum* (15,1 %), gefolgt von *C. flexuosus* (9,6 %). Diese Arten zeigten auch die größten relativen Häufigkeiten. Lebermoose spielten eine untergeordnete Rolle, nur *L. reptans* und *Lophocolea* sp. erreichten eine Frequenz von mehr als 10 %. Mit *Dicranodontium denudatum*, *Odontoschisma denudatum* und *Ptilium crista-castrensis* wurden drei gefährdete Moosarten der Roten Liste Nordrhein-Westfalens vorgefunden (Schmidt und Heinrichs 1999).

Die von Totholzarten geprägten, auf relativ stark zersetzten Stämmen vorkommenden Moosbestände können nach von Hübschmann (1986) der Klasse *Lepidozio-Lophocoletea heterophyllae* und dem Verband *Tetraphido-Aulacomnion androgynae* zugeordnet werden. Meist handelt es sich dabei um Ausprägungen des *Lepidozio-Tetraphidetum pellucidiae*, einer schattenliebenden Gesellschaft stark zersetzter Holzkörper mit hohem Rohhumusanteil. Auf den weniger zersetzten Stämmen stehen die Bestände eher epiphytischen Moosgesellschaften an lebender Baumrinde der Klasse *Hypnetea cupressiformis* bzw. dem Verband *Dicrano-Hypnion filiformis* nahe, und viele Aufnahmen lassen sich weder der einen noch der anderen Klasse klar zuordnen. Anklänge finden sich auch an die Erdmoosgesellschaften saurer Rohböden der *Pogonato-Dicranelletea heteromallae*.

Die Anzahl der Arten in den Plots variierte zwischen 0 und 10, die der Totholz- bzw. Humusarten jeweils zwischen 0 und 6 (Abbildung 3). Die durchschnittliche Gesamtartenzahl lag bei 4,4 und war im Untersuchungsgebiet 251 deutlich geringer als in den beiden anderen Gebieten (F = 21,66, p < 0,001). Während die Zahl der Tot-

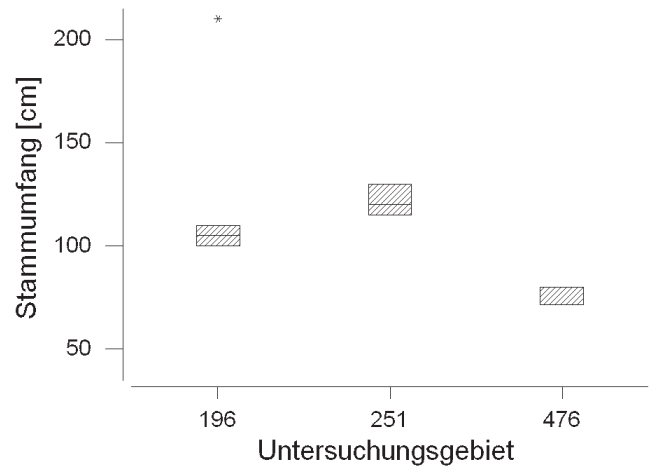
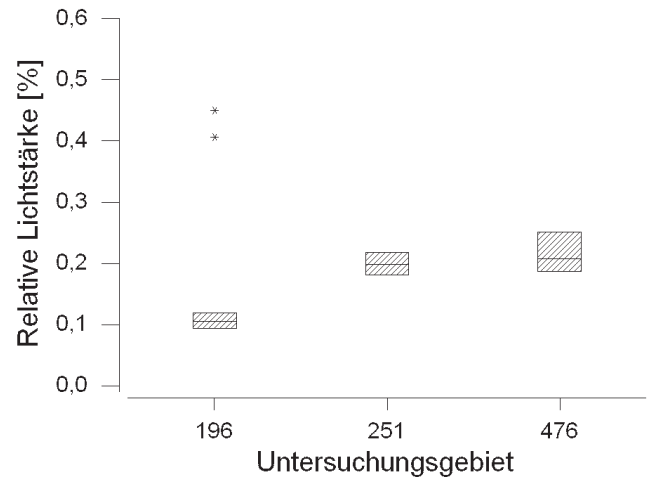


Abb. 4. Unterschiede in der relativen Lichtstärke (oben) und im Stammumfang (unten) der Aufnahmeflächen zwischen den drei Untersuchungsgebieten.

Differences in relative light intensity (upper) and log size (girth) (lower) between the three study areas.

holzarten mit im Mittel 2,0 sich nicht zwischen den Untersuchungsgebieten unterschied (F = 0,94, p = 0,392), waren im Hinblick auf die Humusarten deutliche Unterschiede zwischen den Gebieten zu beobachten (F = 37,73, p < 0,001; 196 > 476 > 251).

Die mittlere relative Lichtstärke betrug 17,8 %, mit deutlichen Unterschieden zwischen den drei Untersuchungsgebieten (F = 56,80, p < 0,001; Abbildung 4). Auch im Stammumfang (Durchschnitt: 102 cm) zeigten sich erhebliche Abweichungen (F = 80,03, p < 0,001; Abbildung 4). Die Gesamtartenzahl war positiv mit dem Stammumfang (GLM: F = 8,65, p = 0,003) und negativ mit der relativen Lichtintensität korreliert (F = 9,64, p = 0,002). Das gleiche Ergebnis zeigte sich auch für die Zahl der Humusarten (F = 5,24, p = 0,022 bzw. F = 46,18, p < 0,001), die darüber hinaus mit zunehmendem Zersetzungsgrad anstieg (F = 6,88, p = 0,009). Der Stammumfang hatte ebenfalls einen positiven Einfluss auf die Zahl der Totholzarten (F = 4,70, p = 0,031), die im Gegensatz zur Zahl der Humusarten auch positiv mit Licht korrelierte (F = 8,81, p = 0,003).

Bei allen für die Analyse berücksichtigten Arten gab es signifikante Zusammenhänge zwischen ihrer Deckung und den Stammparametern, allerdings mit niedrigen bis sehr niedrigen Determinationskoeffizienten (Tabelle 2).

Tab. 2. Einfluss der Stamm-Parameter Umfang, Zersetzungsgrad, Holzfeuchte und Licht auf die Deckung der Moosarten, ermittelt mithilfe multipler linearer Regressionen (forward-backward-Methode,  $\alpha = 0,05$ ). Signifikante Variablen sind mit dem t-Wert und der Richtung der Beziehung (in Klammern, + oder -) wiedergegeben, Variablen ohne Einfluss auf das Vorkommen einer Art sind mit einem „-“ versehen. \*\* -  $p < 0,01$ , \* -  $p < 0,05$ .

Relationship between the cover of bryophyte species and the parameters log diameter, degree of log decay, degree of wood moisture, and light, analyzed with multiple linear regression (forward-backward-method,  $\alpha = 0.05$ ). Significant variables are given with their t-values and the direction of the relationship (in parenthesis, + or -). Variables without an influence on species occurrence are indicated with "-". \*\* -  $p < 0.01$ , \* -  $p < 0.05$ .

	Umfang	Zersetzungsgrad	Holzfeuchte	Licht	R <sup>2</sup> <sub>adj.</sub>
<b>Zahl der Totholzarten</b>	1,99 *	-	-	3,65 **	2,83
<b>Deckung der Totholzarten</b>	-	-	-	3,43 **	2,02
<i>Aulacomnium androgynum</i>	-	-2,94 **	2,42 *	6,52 **	9,37
<i>Campylopus flexuosus</i>	2,19 *	-	-	1,99 *	1,27
<i>Cephalozia bicuspidata</i>	3,47 **	-	-	-2,32 *	2,89
<i>Dicranum montanum</i>	-2,13 *	2,13 *	-	5,26 **	6,51
<i>Dicranum scoparium</i>	-	-	-2,42 *	-	0,92
<i>Hypnum cupressiforme</i>	-6,20 **	-2,73 **	-	-	6,88
<i>Lepidozia reptans</i>	-	-	-	-2,92 **	1,42
<i>Tetraphis pellucida</i>	7,41 **	2,50 *	-	-2,80 **	10,46
<b>Zahl der Humusarten</b>	-	-	-	-8,12 **	11,07
<b>Deckung der Humusarten</b>	-	-	-	-7,60 **	9,80
<i>Calypogeia muelleriana</i>	2,53 *	3,18 **	-	-4,74 **	6,54
<i>Eurhynchium praelongum</i>	-4,42 **	-	2,93 *	-5,78 **	11,06
<i>Mnium hornum</i>	-2,69 **	-	-	-5,92 **	7,14
<i>Plagiothecium denticulatum</i>	-	-	-	-6,65 **	7,65
<i>Plagiothecium undulatum</i>	-	3,73 **	-2,13 *	-5,66 **	8,16
<i>Polytrichum formosum</i>	4,71 **	-2,02 *	-	3,23 **	6,92
<i>Sharpiella seligeri</i>	-	-	-	-4,17 **	3,04
<b>Gesamtartenzahl der Moose</b>	-	-	-	-2,91 **	1,41
<b>Deckung der Flechtenarten</b>	4,84 **	3,67 **	-	5,69 **	10,32
<b>Deckung höherer Pflanzen</b>	3,55 **	-	-	-	2,17

Licht erwies sich als der wichtigste untersuchte Faktor. Während generell die Zahl und die Deckung der Totholzarten und insbesondere die Deckung von *Aulacomnium androgynum* und *Dicranum montanum* positiv mit einer höheren Einstrahlung korreliert waren, ergab sich ein gegenteiliges Muster für *Cephalozia bicuspidata*, *Lepidozia reptans* und *Tetraphis pellucida*. Sämtliche analysierten Humusarten sowie deren Gesamtdeckung und Gesamt-Artenzahl zeigten einen negativen Zusammenhang mit der relativen Lichtstärke.

Die Zahl (nicht jedoch die Deckung) der Totholzarten war schwach positiv mit dem Stammumfang korreliert. Während die Deckung von *C. bicuspidata* und *T. pellucida* ebenfalls mit zunehmendem Umfang des Stammes anstieg, zeigte *Hypnum cupressiforme* ein gegenteiliges Verhalten. Sowohl positive (z. B. *Polytrichum formosum*) als auch negative (*Eurhynchium praelongum*) Korrelationen waren auch unter den Humusarten zu beobachten.

Der Zersetzungsgrad und die Holzfeuchte des Stammes hatten keinen Einfluss auf die Zahl und die Deckung der Totholz- oder Humusarten. Auch einzelne Arten zeigten keine starken, wenn auch in Einzelfällen signifikante Zusammenhänge zu diesen Faktoren.

Die Deckung sowohl der Flechten als auch der Höheren Pflanzen war positiv mit dem Stammumfang korreliert. Der Flechtenbewuchs wurde ebenfalls durch einen höheren Zersetzungsgrad und eine höhere Einstrahlung gefördert.

Die DCA-Ordination der Plots zeigt eine gewisse Differenzierung, aber auch eine starke Überlappung in der Moosvegetation zwischen

den drei Untersuchungsgebieten (Abbildung 5). Die Aufnahmewerte entlang von DCA-Achse 1 waren negativ mit dem Stammumfang und der Distanz des Stammes zur Basis, positiv mit dem Expositionswert korreliert (Tabelle 3). Die Werte für Achse 2 zeigten einen positiven Zusammenhang zur Distanz zur Basis, zum Zersetzungsgrad und zur Holzfeuchte sowie eine negative Korrelation zum Expositionswert. Den deutlich stärksten Einfluss auf die Artenzusammensetzung der Moosvegetation hatte das Licht, das relativ hohe negative Korrelationskoeffizienten zu beiden DCA-Achsen aufwies.

Im Zentrum des DCA-Ordinations-Diagramms waren die Totholzarten *Hypnum cupressiforme* und *Dicranum scoparium* angeordnet (Abbildung 5). Weitere typische Totholz besiedelnde Moose finden sich weit links in der Abbildung, während Arten des Waldbodens und Rohhumus (z. B. *Polytrichum formosum*, *Eurhynchium praelongum* und *Plagiothecium undulatum*) im rechten Teil des Diagramms zu finden sind. Die Positionierung von *Aulacomnium androgynum* und *Dicranum montanum* spiegelt ihre Ansprüche an eine hohe Einstrahlung, einen niedrigen Zersetzungsgrad und eine geringe Holzfeuchte wider. Die im oberen Teil der Abbildung befindlichen Arten *Plagiothecium undulatum* und *Calypogeia muelleriana* dagegen sprechen auf einen hohen Zersetzungsgrad und eine geringe Lichtintensität an. Die im linken oberen Teil des Diagramms angeordneten epixylen Arten *Tetraphis pellucida*, *Lepidozia reptans* und *Cephalozia bicuspidata* gehen vor allem mit einem hohen Zersetzungsgrad, einer niedrigen Exposition und entsprechend niedrigen Lichtwerten einher.

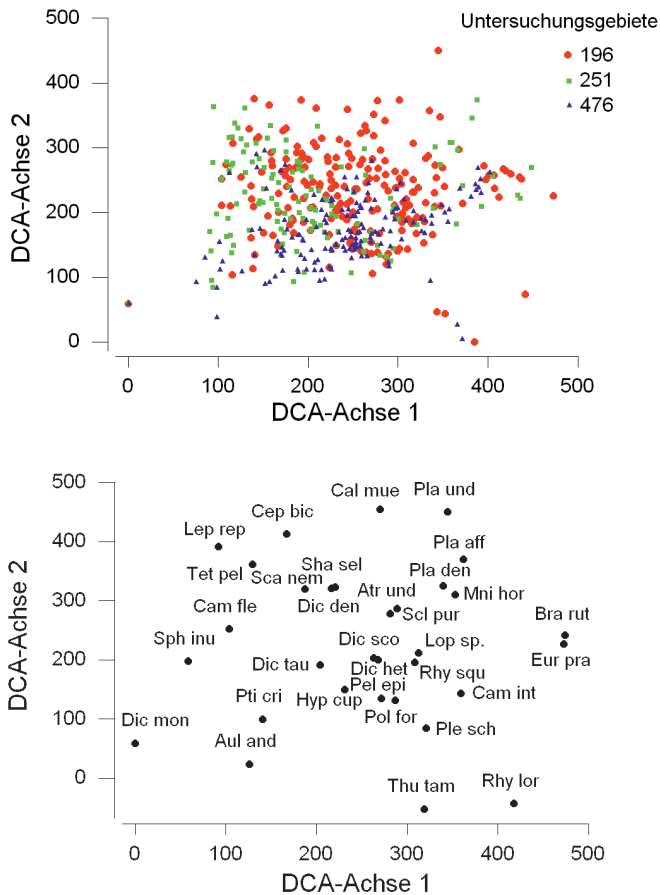


Abb. 5. DCA-Ordination aller Aufnahmen der Stämme der Gebiete 196 (n = 220), 251 (n = 134) und 476 (n = 169), N<sub>total</sub> = 523. Eigenvalues: 1. Achse = 0,430, 2. Achse = 0,344; Gradientenlängen: Achse 1 = 4,737, Achse 2 = 4,493. Streudiagramm der Aufnahmewerte (oben) und Artwerte (unten). Für Abkürzungen der Arten siehe Tabelle 1.  
DCA-Ordination of plots in study areas 196 (n = 220), 251 (n = 134) and 476 (n = 169), N<sub>total</sub> = 523. Eigenvalues: Axis 1 = 0.430, Axis 2 = 0.344; Gradient lengths: Axis 1 = 4.737, Axis 2 = 4.493. (a) diagram of plot scores, (b) diagram of species scores. For species abbreviations, see Table 1.

## Diskussion

### Einfluss von Umweltfaktoren auf die Moosvegetation auf Fichtenstämmen

Der Faktor Licht hat einen entscheidenden Einfluss auf die Anzahl der Moosarten und deren Artenzusammensetzung auf Totholz. Die meisten Arten, sowohl typische Totholz- als auch Humusbesiedler, weisen einen negativen Zusammenhang mit der relativen Lichtintensität auf (*Mnium hornum*, *Plagiothecium denticulatum*, *P. undulatum*, *Sharpiella seligeri*, *Tetraphis pellucida*, *Lepidozia reptans*, *Calypogeia*

*muelleriana*), und dies spiegelt sich auch in der negativen Korrelation zwischen der Gesamt-Artenanzahl und der Lichtstärke wider. Andere Taxa zeigen eine positive Korrelation, wie z. B. *Campylopus flexuosus* und *Dicranum montanum*. Im Falle von *Aulacomnium androgynum* und *Polytrichum formosum* stimmen die Ergebnisse kaum mit den niedrigen Licht-Zeigerwerten (L) nach Düll (1991) von 4 überein. Bei *D. montanum* (L = 6) deckt sich unser Ergebnis mit den Beobachtungen von Hübschmann (1986), dass diese Art an lichter, trockeneren Standorten in den Vordergrund tritt. Eine hier nicht schlüssig zu beantwortende Frage ist, ob der entscheidende Einfluss auf das Vorkommen der Arten wirklich von der unterschiedlichen Strahlungsintensität ausgeht, oder ob nicht andere, mit dem Licht korrelierte Parameter eine ähnlich wichtige oder wichtigere Rolle spielen. Infrage kämen zum Beispiel Temperatur oder Luft- und Holzfeuchte. Für letzteren Faktor ist dies indes unwahrscheinlich, da die gemessene relative Lichtstärke und die abgeschätzte Holzfeuchte nur schwach miteinander korreliert waren (r = 0,103).

Die in ihrer Deckung negativ mit dem Licht korrelierten *L. reptans* und *C. muelleriana* sind wie die meisten Lebermoose an feuchte Umweltbedingungen angepasst, womit sich die Vorliebe für schattige und damit relativ hygrische Standorte erklärt (Humphrey et al. 2002, Ódor et al. 2006, Rajandu et al. 2009). Generell zeigte der Faktor Holzfeuchte nur schwache Beziehungen zur Deckung einzelner Arten und zur Differenzierung der Moosvegetation insgesamt, was aber auch mit der recht subjektiven Abschätzung des Werts der Variablen zusammenhängen kann.

Die Zahl der Totholzarten nahm mit zunehmendem Stammumfang zu, während die Zahl der Humusarten und die Gesamtartenzahl keinen Zusammenhang mit dem Stammumfang aufwiesen. Der starke, generell fördernde Einfluss eines größeren Stammumfangs auf Moose ist wiederholt beschrieben worden (Söderström 1988, Kruys und Jonsson 1999, Kruys et al. 1999, Ódor und Standovář 2001, Humphrey et al. 2002, Ódor und van Hees 2004). Mögliche Gründe für die Bevorzugung dickerer Stämme oder Stammschnitte sind nach Ódor et al. (2006) zum einen die Habitatgröße und die sich daraus ergebende Möglichkeit, Konkurrenzeffekten zu entgehen, zum anderen der langsamere Verwitterungsprozess und damit eine längere Zeitspanne für eine Besiedlung, die höhere Zahl an Mikrohabitaten sowie die geringere Gefahr der Bedeckung durch Laub. Starke Stämme können zudem mehr Feuchtigkeit halten als dünne Stämme und werden weniger schnell von Bodenvegetation überwuchert (Humphrey 2002). In atlantisch geprägten Regionen hat der Stammumfang einen geringeren Einfluss auf die Moosvegetation als in kontinentaleren Gebieten (Ódor et al. 2006).

Unter den Totholzarten waren besonders *Cephalozia bicuspidata* und *Tetraphis pellucida* positiv mit dem Stammumfang korreliert. Sie besiedeln meist die Seitenbereiche der starken Stammschnitte, wo sie sich der Konkurrenz der größeren Arten besser erwehren können. Auch das deckungsstarke Moos *Polytrichum formosum* zeigte dieses Muster und war besonders auf den basisnahen und damit stärksten Stammschnitten zu finden. Es dominierte hier gegenüber *Hypnum cupressiforme* deutlich. Es ist möglich, dass sich *P. formosum* als häufiges Waldbodenmoos auf der Humusaufgabe des Bodens befand, bevor der Windwurf diesen mit dem Wurzelteiler nach oben

Tab. 3. Korrelationen zwischen den Umweltparametern und den DCA-Aufnahmewerten entlang der Ordinationsachsen 1 und 2. Die Tabelle gibt die Korrelationskoeffizienten nach Spearman (r<sub>s</sub>) und Signifikanzniveaus (\*\* - p < 0,01, \* - p < 0,05) wieder.  
Correlations between environmental variables and the sample plot scores along DCA-axes 1 and 2. Spearman coefficients (r<sub>s</sub>) and significance probabilities (\*\* - p < 0.01, \* - p < 0.05) are given.

	Umfang	Distanz zur Basis	Zersetzungsgrad	Holzfeuchte	Exposition	Licht
Achse 1	-0,166 **	-0,104 *	–	–	0,141 **	-0,309 **
Achse 2	–	0,171 **	0,179 **	0,086 *	-0,209 **	-0,421 **

klappte. Danach sammelte sich die Humusaufgabe vermutlich auf der Stammoberseite und überdeckte das epiphytische *H. cupressiforme*, welches von dort auf weiter entfernte, dünnere Stammabschnitte auswich oder diese gänzlich neu besiedelte. *Campylopus flexuosus* war häufig neben *P. formosum* und *H. cupressiforme* zu finden und besiedelte sowohl die Stammoberseite als auch die Seitenbereiche.

Von der schnelleren Zersetzung des Holzes auf den schwächeren Stammabschnitten profitieren besonders Humusarten wie *Eurhynchium praelongum* und *Mnium hornum*. Waldbodenmoose besitzen generell auf den dünnen, sich schnell zersetzenden Stämmen gewisse Vorteile gegenüber den epixylen Arten, weil sie bereits vor Ort sind und die Stämme schnell besiedeln können, sobald der Holzkörper von Pilzen und Bakterien aufgeschlossen wird, wohingegen epixyle Arten zum Teil große Distanzen überwinden müssen und zudem auf bestimmte Zersetzungsstadien angewiesen sind (Dierßen 2001).

### Sukzession auf liegenden Stämmen

Die Unterschiede im ökologischen Verhalten der Arten hinsichtlich Stammdicke, Zersetzungsgrad, Holzfeuchte und Licht ermöglichen eine Abschätzung des Verlaufs der Sukzession der Moosgemeinschaft. Zersetzungsgrad und Holzfeuchte sind positiv miteinander korreliert und spiegeln auf der Substratebene die sich verändernden Komponenten der Zersetzung wider. Diverse Studien belegen, dass über den Zersetzungsprozess eines Holzkörpers ein Artenwechsel auf einem Totholzobjekt stattfindet (Muhle und LeBlanc 1975, Söderström 1988, McAlister 1997, Ódor und van Hees 2004, Heilmann-Clausen et al. 2005). Ódor und van Dort (2003) zeigten, dass der Zersetzungsgrad sogar wichtiger für die Artenzusammensetzung sein kann als die Größe eines Stammes. Die Lichtverhältnisse auf einer Windwurffläche verändern sich zunächst in gerichteter Form: Mit zunehmender Wiederbesiedlung der Freifläche durch Jungbäume steht den Moosen immer weniger Licht zur Verfügung.

*Aulaacomnium androgynum* und *Hypnum cupressiforme* sowie die Humusart *Polytrichum formosum* wiesen eine negative Korrelation zur zunehmenden Zersetzung des Holzkörpers auf, was sie als frühe Besiedler ausweist. Im Falle von *A. androgynum* steht dies im Gegensatz zur Beurteilung der Art durch von Hübschmann (1986) und Dierßen (2001). *H. cupressiforme* hat viele Stämme vermutlich bereits vor den Orkanereignissen (d. h. die lebenden, stehenden Fichten) besiedelt oder etabliert sich auf der noch erhaltenen Rinde (Düll 1997, Schumacher 2000, Dierßen 2001, Frahm und Frey 2004), während *P. formosum* auf den besonders starken Stammabschnitten nahe der Stammbasis unter größerer Beleuchtungsstärke hervortritt. Auch das auf eine geringe Substratfeuchte angewiesene *Dicranum scoparium* kann zu den frühen Besiedlern gezählt werden, während die Totholzarten *D. montanum* und *Tetraphis pellucida* sowie die Rohhumusarten *Calypogeia muelleriana* und *Plagiothecium undulatum* zu den Taxa gehören, die erst im späteren Verlauf der Zersetzung die Fichtenstämme besiedeln. *D. montanum* zeigt ähnlich wie *A. androgynum* hohe Ansprüche an Licht, tritt aber erst im späteren Sukzessionsverlauf stärker auf den Stämmen auf. Mit Verringerung der Lichtintensität besiedelt unter zunehmender Erosion des Substrats auch *T. pellucida* die seitlichen, nahe der Stammbasis gelegenen Plots. Im fortgeschrittenen Zersetzungsverlauf können *Lepidozia reptans* und auf stärkerem Holz *Cephalozia bicuspidata* folgen, später auch *Sharpiella seligeri*, *Plagiothecium denticulatum* und *Mnium hornum*. *Calypogeia muelleriana* und *P. undulatum* (besonders auf den dünnen Stämmen und dem Boden anliegenden Stammbereichen) siedeln sich dann auf noch weiter zersetztem Substrat an, ebenso wie *Eurhynchium praelongum*.

Generell übt der stark erhöhte Lichteinfall nach Windwurf einen deutlichen, sich über den gesamten Sukzessionsverlauf erstreckenden Einfluss auf die Moosgemeinschaft aus. Totholzarten kommen in allen Phasen der Sukzession vor, vermehrt aber in den mittleren

Stadien. Insgesamt erweisen sich die großen liegenden Stämme als wichtiger Komplex für eine hohe Biodiversität der Moose, da diese eine besonders große Holzoberfläche bieten und eine stärkere Habitatheterogenität als lebendes Holz aufweisen. Die im Verlauf der Sukzession sich verändernden Umweltparameter ermöglichen es offensichtlich Moosen, auch auf einem sauren und nährstoffarmen Substrat wie Fichtentotholz in überraschend großer Zahl aufzutreten. Ausgesprochene Totholzbesiedler sehen sich indes mit dem Problem konfrontiert, dass solche Windwurfflächen weit von anderen totholzreichen Waldflächen entfernt liegen und vor allem oder nur von zur Fernausbreitung befähigten Moosarten besiedelt werden können. Weitere Untersuchungen wären notwendig, um zu beurteilen, inwieweit die räumlichen Distanzen zwischen Windwurf- oder generell totholzreichen Flächen Einfluss auf die Artendiversität und den Sukzessionsverlauf von Moosen nehmen.

### Danksagung

Die Verfasser bedanken sich bei Anton Fischer und Markus Bernhardt-Römermann sowie bei einem unbekanntem Gutachter für viele hilfreiche Kommentare zu einer früheren Version des Artikels. Für Hilfe bei der Bestimmung der Moosarten und bei der Erstellung einer Referenzsammlung möchten wir uns bei Monika Koperski bedanken. Ohne das Engagement von Bertram Leder vom Lehr- und Versuchsforstamt Arnsberger Wald würden die Sukzessionsflächen nicht existieren.

### Literatur

- Bouget C., Duelli B. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.* 118, 281-299
- Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensozologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Springer, Wien, New York
- Dierßen K. 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. *Bryophyt. Bibl.* 56, 1-289
- Düll R. 1991. Zeigerwerte von Moosen. In: Ellenberg H. (Hrsg.) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa, *Scripta Geobot.* 18, 1-258
- Düll R. 1997. Exkursionsaschenbuch der Moose. IDH-Verlag für Bryologie und Ökologie, Bad Münstereifel
- Fischer A. 2002. Forstliche Vegetationskunde – Eine Einführung in die Geobotanik. Parey, Hamburg, Berlin
- Fischer A., Abs G., Lenz F. 1990. Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf. Ansätze einer „Urwaldforschung“ in der Bundesrepublik. *Forstwiss. Centralbl.* 109, 309-326
- Frahm J.P., Frey W. 2004. Moosflora. 4. Aufl. UTB, Ulmer, Stuttgart
- Grove S., Meggs J., Goodwin A. 2002. A review of biodiversity conservation issues relating to coarse woody debris management in the wet eucalypt production forests of Tasmania. *Forestry Tasmania*, Hobart, 1-72
- Heilmann-Clausen J., Aude E., Christensen M. 2005. Cryptogam communities on decaying deciduous wood – does tree species diversity matter? *Biodiv. Conserv.* 14, 2061-2078
- Honold A., Oberwinkler F. 1999. Sukzession saprophytischer und parasitischer Pilze im Fichtentotholz von Sturmwurfflächen. Abschlussbericht PAÖ N 97 003, 1-22
- Humphrey J.W., Davey S., Peace A.J., Ferris R., Harding K. 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forests in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biol. Conserv.* 107, 165-180
- Kruys N., Jonsson B.G. 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Can. J. For. Res.* 29, 1295-1299
- Kruys N., Fries C., Jonsson B.G., Lämås T., Ståhl G. 1999. Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29, 178-186
- Leyer I., Wesche K. 2007. Multivariate Statistik in der Ökologie. Springer, Berlin
- McAlister S. 1997. Cryptogam communities on fallen logs in the Duke Forest, North Carolina. *J. Veg. Sci.* 8, 115-124
- Muhle H., LeBlanc F. 1975. Bryophyte and lichen succession on decaying logs. I. Analysis along an evaporational gradient in eastern Canada. *J. Hort. Bot. Labor.* 39, 1-33

- Ódor P., Standovár T. 2001. Richness of bryophyte vegetation in near-natural and managed beech stands: the effects of management-induced differences in dead wood. *Ecol. Bull.* 49, 219-229
- Ódor P., van Dort K. 2003. Dead wood inhabiting bryophyte vegetation in two Slovenian beech forest reserves. *Zbornik Gozdarstva in Lesarstva* 69, 155-169
- Ódor P., van Hees A.F.M. 2004. Preferences of dead wood inhabiting bryophytes to decay phase, log size and habitat types in Hungarian beech forests. *J. Bryol.* 26, 79-95
- Ódor P., van Dort K., Aude E., Heilmann-Clausen J., Christensen M. 2005. Diversity and composition of dead wood inhabiting bryophyte communities in European beech forests. *Bol. Soc. Esp. Briol.* 26-27, 85-102
- Ódor P., Heilmann-Clausen J., Christensen M., Aude E., van Dort K.W., Piltaver A., Siller I., Veerkamp M.T., Walleyn R., Standovár T., van Hees A.F.M., Kosec J., Matočec N., Kraigher H., Grebench T. 2006. Diversity of dead wood inhabiting fungi and bryophytes in semi-natural beech forests in Europe. *Biol. Conserv.* 131, 58-71
- Rajandu E., Kikas K., Paal J. 2009. Bryophytes and decaying wood in *Hepatica* site-type boreo-nemoral *Pinus sylvestris* forests in Southern Estonia. *For. Ecol. Manage.* 257, 994-1003
- Scherzinger W. 1996. Naturschutz im Wald: Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. Ulmer, Stuttgart
- Schmidt C., Heinrichs J. 1999. Rote Liste der gefährdeten Moose (Anthocerochyta et Bryophyta) in Nordrhein-Westfalen. 3. Fassung. Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie 17, 173-224
- Schumacher A. 2000. Die Ökologie der Moose in mitteleuropäischen Buchenwäldern – unter dem Einfluss der Forstwirtschaft. Dissert. Botan. 331, 1-176
- Söderström L. 1988. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed forest stand in northeast Sweden. *Biol. Conserv.* 45, 169-178
- Ulanova N.G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *For. Ecol. Manage.* 135, 155-167
- von Hübschmann A. 1986. Prodrömus der Moosgesellschaften Zentraleuropas. *Bryophyt. Bibl.* 32, 1-413