

Auswirkungen der Erhöhung der Strukturvielfalt auf die funktionelle Zusammensetzung und Vielfalt der Krautschichtgemeinschaften in norddeutschen Buchenwäldern (*Fagus sylvatica* L.)

Effect of enhancing the structural beta-complexity in European beech forests (*Fagus sylvatica* L.) on the functional composition and diversity of understorey plant communities – a whole plant perspective

Luzie Glock

Zusammenfassung

Die Krautschicht von Buchenwäldern ist von großer Bedeutung für die Pflanzendiversität und erfüllt zahlreiche Ökosystemfunktionen. Um die Auswirkungen erhöhter struktureller Beta-Komplexität (Enhanced Structural Beta Complexity, ESBC) zu messen, wurde ein Feldexperiment in Buchenwaldbeständen in Norddeutschland durchgeführt. Verglichen wurden die Effekte von Einzel- und Gruppenbaumentnahmen auf die ober- und unterirdischen funktionellen Merkmalszusammensetzung der Krautschicht. Die ESBC-Behandlungen wirkten sich signifikant auf die multivariate Homogenität und die gemeinschaftsgewichteten Mittelwerte (CWM) der unterirdischen Merkmale aus. Die funktionelle Streuung (FDIs) und funktionelle Vielfalt (FRic) war im Versuchs- höher als im Kontrollgebiet. Die durch Kronenöffnungen bewirkten Verschiebungen der Zusammensetzung der funktionellen Gruppen sollten jedoch waldbaulich berücksichtigt werden.

Buchenwald-Krautschicht, Funktionelle Diversität, Pflanzenfunktionelle Merkmale, Beta-Komplexität, Kronendachöffnung

Abstract

The understorey of beech forests is of great importance for plant diversity and fulfils numerous ecosystem functions. To investigate the effects of enhanced structural beta complexity (ESBC), a field experiment was conducted in beech forest stands in northern Germany. The effects of individual and grouped tree removals on the above- and belowground functional trait composition of the understorey were compared. ESBC-treatments had a significant effect on multivariate homogeneity and community weighted means (CWM) of belowground traits. Functional dispersion (FDIs) and functional richness (FRic) were higher in the experimental area than in the control area. However, shifts in the composition of functional groups caused by crown openings should be taken into account in silviculture.

Beech forest understorey, Functional diversity, Plant functional traits, Beta-complexity, Canopy opening

doi: 10.23766/NiPF.202501.06

Einleitung

Die Krautschicht (< 1m) von Buchenwäldern spielt eine zentrale Rolle für die Pflanzenbiodiversität und erfüllt wesentliche Ökosystemfunktionen (Gilliam, 2007). In bewirtschafteten Wäldern hat der Fokus auf Holzproduktion oft zu gleichaltrigen Beständen mit vereinfachter Struktur geführt, in denen Phasen der späten Sukzession fehlen (Schelhaas et al., 2003). Das Fehlen absterbender Bäume führt zu einem weitgehend geschlossenen Kronendach, was die Lichtverfügbarkeit und Ressourcenvielfalt am Waldboden stark reduziert (Schelhaas et al., 2003). In den letzten Jahrzehnten hat sich der Waldbau jedoch zunehmend von diesen Praktiken entfernt und strebt naturnahe, ungleichaltrige, multifunktionale Waldbestände an, indem natürliche Kronenlücken durch Einzelbaumentnahmen nachgeahmt werden. Dennoch führt auch eine kontinuierliche Bewirtschaftung mit regelmäßiger Einzelbaumentnahme zu einer erhöhten Homogenität auf der Landschaftsebene, da größere Kronenlücken durch alternde Bäume fehlen (Schall et al., 2018). Änderungen der Bewirtschaftung

beeinflussen dabei nicht nur die taxonomische, sondern auch die funktionelle Diversität. Die plötzliche Zunahme der Lichtverfügbarkeit in der Krautschicht, etwa durch Fällungen oder Baumsterben, führt zu schnellen Reaktionen der funktionellen Merkmale der Pflanzen, was die Gemeinschaftszusammensetzung verändert (Blondeel et al., 2020). Pflanzenfunktionelle Merkmale werden als „morpho-physio-phänologische Merkmale“ definiert, die indirekt Wachstum, Fortpflanzung und Überleben eines Individuums beeinflussen (Violle et al., 2007). Studien zur funktionellen Merkmalszusammensetzung von Pflanzengesellschaften zeigen, dass schattentolerante Arten bestimmte Merkmale entwickeln, wie eine erhöhte spezifische Blattfläche zur Steigerung der Photosynthesekapazität oder das Frühblühen vor dem Kronenschluss (Rothstein & Zak, 2001). Merkmalsbasierte Ansätze haben in den letzten Jahrzehnten an Bedeutung gewonnen, jedoch fehlen umfassende Studien zu den zugrundeliegenden Mechanismen, insbesondere der unterirdischen Merkmale in Waldökosystemen (Ma et al., 2018). Nach der Heterogenitäts-Diversitäts-Hypothese entsteht größere Diversität in heterogenen Lebensräumen, da



Nischen komplementär genutzt werden, wodurch Konkurrenz verringert wird (Hutchinson, 1957). In der Krautschicht können sich durch heterogene Lichtverhältnisse Arten mit unterschiedlichen funktionellen Merkmalen an verschiedenen Stellen entlang des Lichtgradienten spezialisieren, was als Nischenpartitionierung bezeichnet wird. Insbesondere Merkmale wie „Blattmasse pro Fläche“ (LMA) und „Spezifische Wurzellänge“ (SRL) sind in Bezug auf Lichtverfügbarkeit und Nährstoffaufnahme relevant (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Während Effekte von Waldbau auf die lokale Artenvielfalt (alpha-Diversität) gut erforscht sind (von Oheimb & Härdtle, 2009; Govaert et al., 2020; Jaeger et al., 2022), gibt es nur wenige Studien, die taxonomische und funktionale Indizes kombinieren. Zudem wurden meist nur oberirdische Merkmale untersucht (Sabatini et al., 2014; De Pauw et al., 2021). Auch Effekte der Heterogenität der Struktur wurden meist nur auf großräumigen Flächen untersucht (Helbach et al., 2022; Jaeger et al., 2022). Umfassendere Studien sind notwendig, die funktionale Struktur und unterirdische Merkmale einbeziehen, um nachhaltige waldbauliche Empfehlungen zu entwickeln (Ma et al., 2018). Im Rahmen des BETA-FOR-Projekts, das die Mechanismen struktureller Komplexität und Multifunktionalität in Buchenwäldern untersucht (Müller et al., 2021), wurden im Jahr 2016 Maßnahmen zur Erhöhung der

strukturellen Beta-Komplexität in bis dahin bewirtschafteten Buchenwäldern durchgeführt. Die Bewirtschaftung wurde danach eingestellt. In dieser Masterarbeit wurden die Auswirkungen von gruppierten und Einzelbaumentnahmen 7 Jahre nach der Manipulation untersucht. Dazu wurden folgende Hypothesen getestet:

- 1) ESBC-Behandlungen beeinflussen die funktionale Gemeinschaftsstruktur der Krautschicht, mit größeren Unterschieden zwischen behandelten Flächen aufgrund erhöhter räumlicher Heterogenität.
- 2) Oberirdische Merkmale haben einen stärkeren Einfluss auf die funktionale Struktur, da Lichtverfügbarkeit diese stärker beeinflusst als unterirdische (Poorter et al., 2019).
- 3) Erhöhte Lichtverfügbarkeit verstärkt Unterschiede der funktionalen Struktur, sodass die gruppierte Baumentnahme einen stärkeren Effekt zeigt (Helbach et al., 2022).

Methodik

Die Versuchsfläche war eine von elf Waldflächen des BETA-FOR-Feldexperiments (Abbildung 1), die sich nahe Mölln in Schleswig-Holstein, 53°35'59" N, 10°31'21" O befindet (Abbildung 2). Die Baumschicht war dominiert von *Fagus sylvatica*, gemischt mit *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* und *Larix decidua*, mit einem Durchschnittsalter von etwa 120 Jahren auf kalkhaltigem Boden.



Abbildung 1: Parzellen am Studienstandort, 2023. Oben: Kronendächer; unten: jew. Krautschicht. 1: Kontrollparzelle; 2: Dezentrale Baumentnahme (DT-Parzelle); 3+4: Aggregierte Baumentnahme (AT-Parzelle). Fotos: C. Dembowski

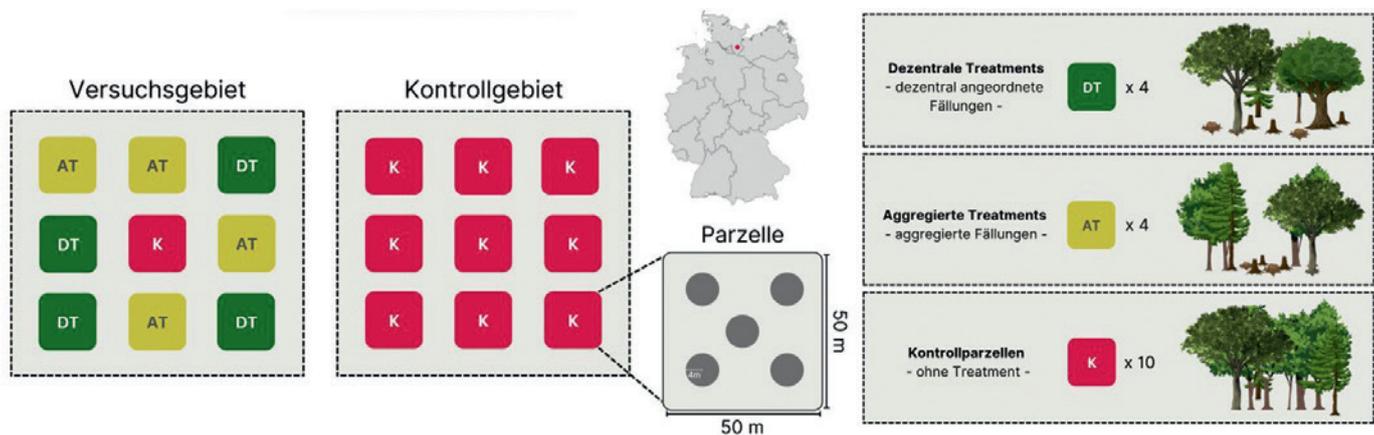


Abbildung 2: Experimenteller Aufbau BETA-FOR-Projekt und Versuchsstandort. Parzellen sind entsprechend der Treatments eingefärbt (AT: Aggregiertes Treatment; DT: Dezentrales Treatment; K: Kontrolle). Bildausschnitt zeigt die Unterparzellen. Grafik: Eigene Darstellung.

Experimenteller Aufbau

Die Krautschicht (< 1 m) von Buchenwäldern spielt eine zentrale Rolle. Es wurden zwei benachbarte Gebiete mit einer Größe von 10-20 ha ausgewählt, in denen je neun 50x50 m große Parzellen mit je fünf kreisförmigen Unterparzellen ausgewiesen wurden (Abbildung 2). Das Versuchsgebiet bestand aus acht Treatment-Parzellen, in denen im Jahr 2016 die ESBC-Behandlungen durchgeführt wurden (Abbildung 2, rechts) und einer unbehandelten Kontrollparzelle (K). Im Versuchsgebiet gab es je vier Parzellen mit aggregierter Baumfällung, bzw. -entnahme (AT) und vier Parzellen mit dezentraler Einzelbaumfällung, bzw. -entnahme (DT). Das Kontrollgebiet bestand aus neun unbehandelten Parzellen, die bis zum Jahr 2016 waldbaulicher Nutzung unterlagen.

In-situ Probenahme

Die funktionellen Merkmale der Pflanzen wurden an allen Gefäßpflanzen in der Krautschicht (inkl. holzige Arten < 1 m) gemessen, da Baumschösslinge für die Verjüngung essenziell sind und die Krautschicht maßgeblich prägen. Die Merkmale wurden an allen Arten gemessen, die insgesamt > 90 % zur standardisierten Krautschichtdeckung pro Parzelle beitrugen, auf Grundlage der Ende Mai 2023 durchgeführten Vegetationsaufnahme. Pro Art und Parzelle wurden 3 gesunde, repräsentative Individuen beprobt und jeweils 3 ober- und 3 unterirdische Merkmale (Abbildung 3) nach den standardisierten Protokollen von Pérez-Harguindeguy et al. (2013) und Freschet et al. (2021) gemessen (n=171).

Laboranalysen

Um die Blattmasse pro Fläche zu bestimmen, wurden die frischen Blätter jedes Individuums mit einem Flachbettscanner gescannt und mit ImageJ analysiert und die getrockneten Blätter anschließend gewogen. Die C/N-Konzentrationen der Blätter wurden mit einem Elementaranalysator (Elementar Vario EL) analysiert. Von den Wurzeln jedes Individuums wurden > 50 cm Feinwurzeln erster und zweiter Ordnung (Abbildung 3) nach dem segmentbasierten Ansatz von Freschet et al. (2021) ausgewählt, gescannt mit RhizoVision Explorer v2.0.3 analysiert, um den mittleren Wurzeldurchmesser und die Wurzellänge zu berech-

nen, sowie nach dem Wiegen der getrockneten Wurzeln, die spezifische Wurzellänge (SRL) und die -gewebedichte (RTD) zu erhalten. Die Lichtverfügbarkeit wurde im August 2023 in der Mitte jeder Unterparzellen in 1 m Höhe mit Hilfe von Hemisphärenfotografie gemessen und mit dem ‚Hemisphären-Tool v1.1‘ der TU Dresden ausgewertet, um den diffusen Standortfaktor zu berechnen, der der Offenheit des Kronendachs entspricht.

Statistische Analyse

Die Messung der ESBC-Effekte auf die sechs Merkmale erfolgte durch die Analyse der Unterschiede im gemeinschaftsgewichteten Mittelwert (CWM), im Variationskoeffizienten (CV), in der funktionellen Vielfalt (FRic), in der funktionellen Streuung (FDis) und in der Homogenität der Varianzen (Betadisper). ANOVAs, bzw. GLMs wurden sowohl auf der Gebietsebene als auch für die beiden Behandlungsstufen (AT und DT) getrennt durchgeführt. Alle statistischen Analysen wurden in R 4.2.1 durchgeführt (The R Core Team, 2022).

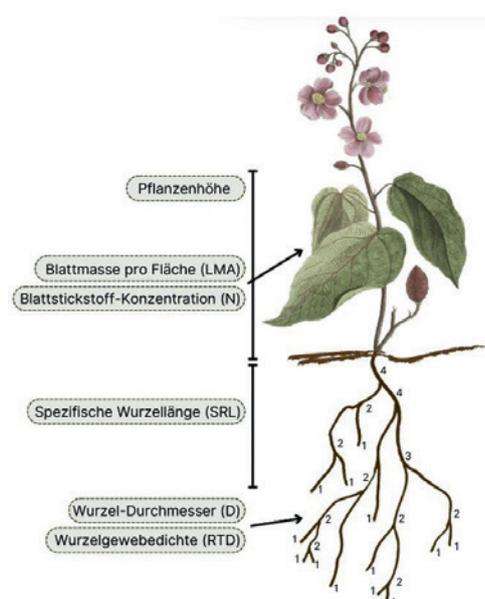


Abbildung 3: Gemessene funktionelle Merkmale. Wurzelsystem mit nummerierter Abzweigungsordnung. Grafik: Eigene Darstellung.



Ergebnisse und Diskussion

Die Ergebnisse haben gezeigt, dass die ESBC-Maßnahmen zur Verbesserung der strukturellen Beta-Komplexität die funktionelle Struktur und strukturelle Zusammensetzung der Parzellen des Versuchsgebiets beeinflusst haben.

1. Hypothese

Insofern konnte die erste Hypothese teilweise bestätigt werden, da Unterschiede zwischen den Parzellen im Versuchsgebiet größer waren als zwischen den Kontrollflächen. Die beiden Gebiete unterschieden sich signifikant im gemeinschaftsgewichteten Mittel (CWM) der „spezifischen Wurzellänge“ (SRL) ($p = 0.047$) und im „Wurzeldurchmesser“ (D) ($p = 0.071$) (Abbildung 4). Im Versuchsgebiet kam es zu einer Zunahme von längeren und dünneren Feinwurzeln, welche es Pflanzen ermöglichen, ein größeres Bodenvolumen pro investierten Kohlenstoff zu erreichen. Der Effekt war hauptsächlich in Parzellen mit erhöhter Lichtverfügbarkeit durch Kronenöffnungen (AT) sichtbar (Abbildung 4). Oberirdisch waren die Effekte kleiner und für kein Merkmal signifikant. Wie zu erwarten, war die „Blattmasse pro Fläche“ (LMA) in den AT-Parzellen höher als in den DT-Parzellen ($p = 0,089$).

Dies bestätigt die durch Lichtverfügbarkeit bedingte Verschiebung von dünneren, größeren Blättern zur Ermöglichung ausreichender Photosynthese hin zu dickeren Blättern mit kleineren Flächen, u.a. zur Verringerung der Verdunstungsrate (Poorter et al., 2019). Der ausbleibende Unterschied der LMA-Werte zwischen DT- und Kontroll-Parzellen erklärt den insgesamt begrenzten Effekt zwischen Versuchs- und Kontrollgebiet (Abbildung 4). Gemessen an der „funktionellen Vielfalt“ (FRic) und „funktionellen Streuung“ (FDis) unterschieden sich die Gebiete nicht signifikant ($p=0.237$; $p=0.160$), beide Indizes waren jedoch im Versuchsgebiet höher (Abbildung 5). Bezieht man die intraspezifische Varianz der Merkmale mit ein, ergaben sich jedoch hochsignifikante Unterschiede in der Varianzstreuung der Individuen zwischen den Gebieten ($p < 0,001$) (Abbildung 6). Erwartungsgemäß waren die Unterschiede innerhalb des Versuchsgebiets deutlich höher als im Kontrollgebiet. Erstaunlicherweise waren die Unterschiede fast genauso hoch zwischen den Treatments ($p = 0,012$). Dahingegen waren sich die DT- und Kontroll-Parzellen sehr ähnlich. Die Unterschiede zwischen den Gebieten ergaben sich also durch den vergrößerten funktionalen Merkmalsraum der AT-Parzellen in Kombination mit den komplementären DT-Parzellen (Abbildung 6).

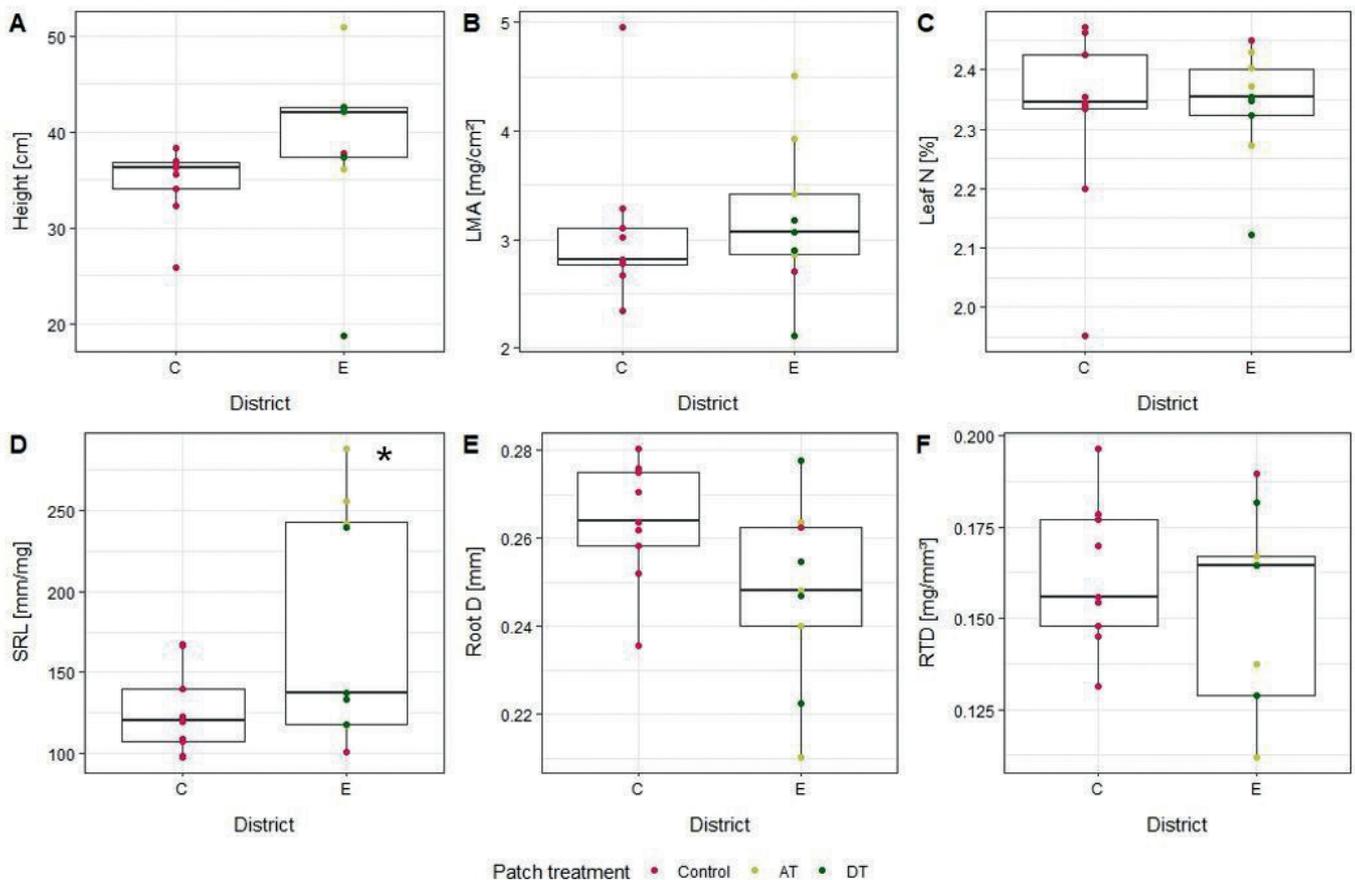


Abbildung 4: Auswirkung des Gebiets (E: Versuch; C: Kontrolle) auf das Gemeinschaftsgewichtete Mittel (CWM) der funktionellen Merkmale A: Pflanzenhöhe; B: LMA; C: Blattstickstoffkonzentration; D: SRL; E: Wurzeldurchmesser; F: RTD. ESBC-Parzellen-Treatments: AT: hellgrün; DT: dunkelgrün; K: rot, (n=18). * indizieren das Signifikanzniveau. Grafik: Eigene Darstellung.

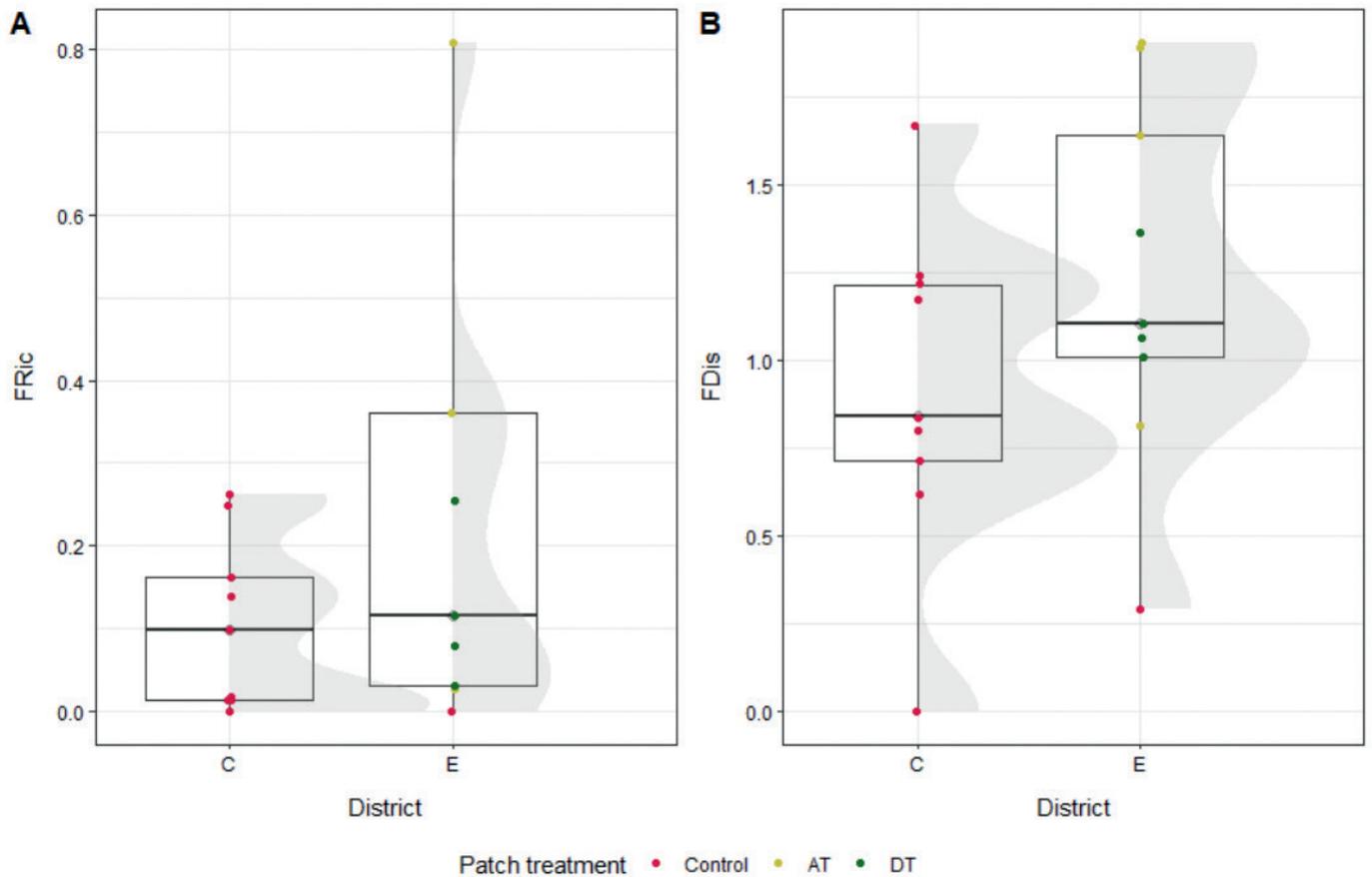


Abbildung 5: Auswirkung des Gebiets (E: Versuch; C: Kontrolle) auf A: Funktionelle Vielfalt (FRic) und B: Funktionale Dispersion (FDis). ESBC-Parzellen-Treatments: AT: hellgrün; DT: dunkelgrün; K: rot, (n=18). Grafik: Eigene Darstellung.

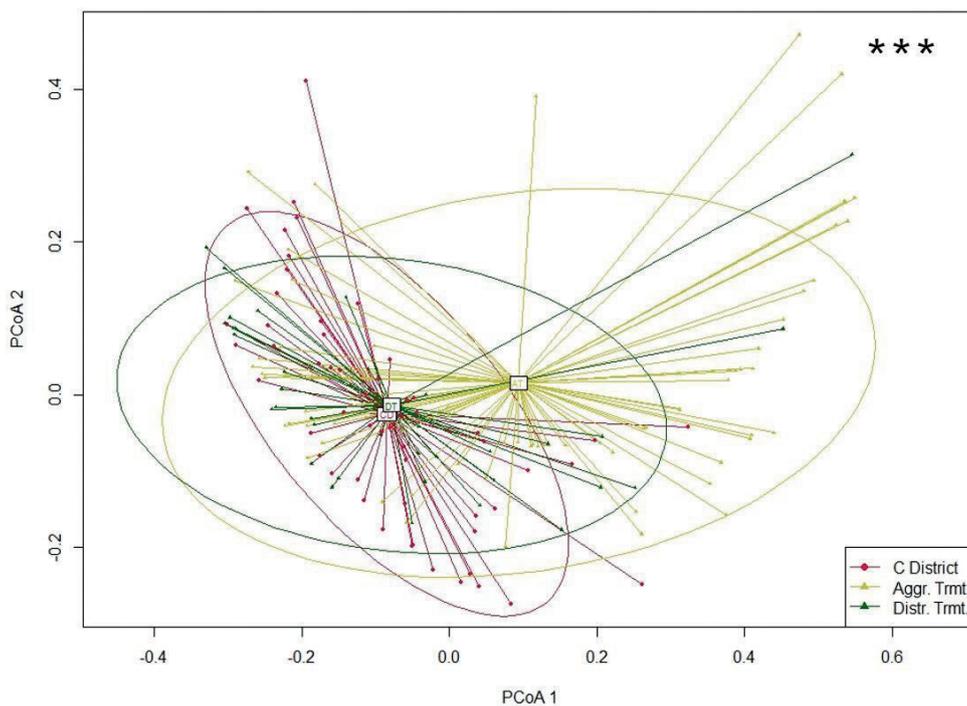


Abbildung 6: PCoA-Diagramm auf der Grundlage von Bray-Curtis-Dissimilaritäten. Die Quadrate zeigen die Zentren der Treatments an, die Stränge die Abstände von jedem Individuum zum Treatment-Zentrum.

ESBC-Treatments:
AT: hellgrün;
DT: dunkelgrün;
K: rot.

* indizieren das Signifikanzniveau.
Grafik: Eigene Darstellung.

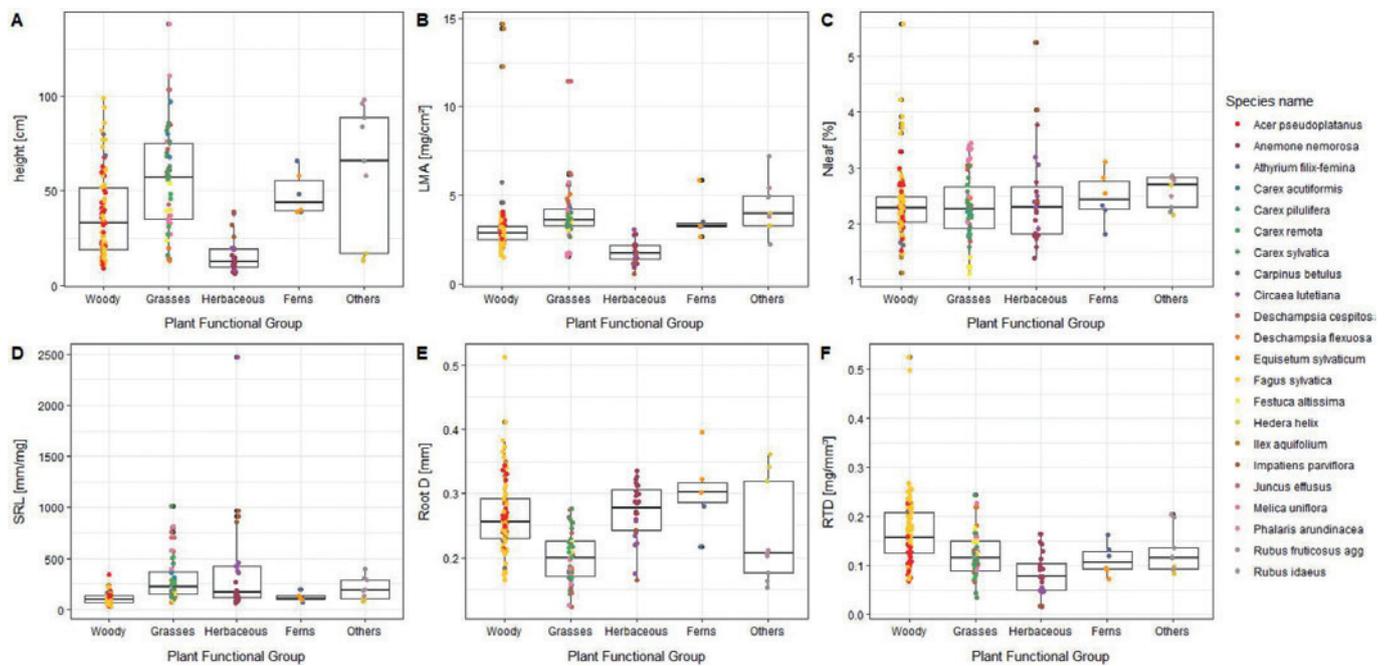


Abbildung 7: Merkmalswerte der Individuen pro funktioneller Pflanzengruppe (Bäume; Gräser; Krautige; Farne; Andere) für A: Pflanzenhöhe; B: LMA; C: Blattstickstoffkonzentration; D: SRL; E: Wurzeldurchmesser; F: RTD. Die Artzugehörigkeit der Individuen wurde farblich gekennzeichnet (n=171). Grafik: Eigene Darstellung.

2. Hypothese

Die zweite Hypothese wurde abgelehnt, da nicht oberirdische, sondern unterirdische Merkmale signifikant zu Unterschieden in der funktionalen Zusammensetzung zwischen den Gebieten beitragen ($p < 0,001$). Der Effekt erklärt sich durch die Verschiebung der dominanten funktionellen Pflanzengruppe (PFG). Während Baumarten (mit dickeren Feinwurzeln und häufiger Mykorrhizaassoziation) die Parzellen mit geringer Lichtverfügbarkeit dominierten, verschob sich das Verhältnis auf Flächen mit mehr Lichtverfügbarkeit hin zu Gräsern und Waldkräutern mit typischen dünneren und längeren Wurzeln (Ma et al., 2018) (Abbildung 7). Die lichtbedingte Verschiebung von schattenangepassten „Waldspezialisten“ hin zu Gräsern und „Waldgeneralisten“ deckt sich mit früheren Ergebnissen (von Oheimb & Härdtle, 2009; De Pauw et al., 2021; Jaeger et al., 2022). Auch wenn sich Buchenwaldspezialisten gut an zwischenzeitliche Störungen anpassen können (von Oheimb & Härdtle, 2009), profitieren sie nicht in dem Maße wie schnell besiedelnde Arten (viele Grasarten oder *Rubus spp.*), welche plötzlich verfügbare Ressourcen schnell und effizient nutzen können. Die schnelle Ausbreitung von *Rubus fruticosus agg.* bei höherer Lichtverfügbarkeit kann so das Artenreichtum durch kompetitiven Ausschluss verringern und *Fagus sylvatica*-Jungpflanzen unter Trockenstress verdrängen (Fotelli et al., 2001; von Oheimb & Härdtle, 2009; Jaeger et al., 2022). Bisherigen Studien folgend würde jedoch die störungsbedingte anfängliche Dominanz lichtbedürftiger Arten enden, sobald die Regenerationsschicht der Baumschösslinge groß genug ist, um diese zu beschatten (Bartels & Chen, 2013). Allerdings ist dieser fehlende Legacy-Effekt nicht in allen Studien konsistent und die

Zeitskalen sind nicht klar. Ob die Gruppenbaumentnahmen mit ihrer Begünstigung von Generalisten Legacy-Effekte geschaffen hat, wie von Jaeger et al. (2022) gefunden, müsste daher in Zukunft kontrolliert werden, um langfristige Auswirkungen der waldbaulichen Bewirtschaftung vorhersagen zu können.

3. Hypothese

Die dritte Hypothese wurde bestätigt, die Lichtheterogenität hat sich von den DT- zu den AT-Treatments vervielfacht. Dies erklärt die stärkere Beeinflussung der funktionellen Vielfalt durch Lichtheterogenität ($p < 0,05$) als durch Lichtverfügbarkeit allein und unterstützt die Heterogenitäts-Diversitäts-Hypothese (Helbach et al., 2022). Durch Lichtheterogenität innerhalb der AT-Flächen sowie zwischen den Parzellen konnten Nischen und Mikrohabitate geschaffen werden, die die zwischenartliche Konkurrenz verringerten und damit die Vielfalt auf Arten- und Funktionsebene gefördert haben.

Implikationen für den Waldbau

Das angemessene Maß an Störungen bei der Holzernte unter Wahrung der taxonomischen und funktionellen Vielfalt wird heftig diskutiert. Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass die Ernte einzelner Bäume nicht ausreicht, um die funktionelle Struktur zu beeinflussen, stattdessen lösen die größeren Störungen durch gruppierte Ernten Unterschiede zwischen den Beständen aus. Angesichts finanzieller und logistischer Vorteile könnte sich auf Gruppenbaumentnahmen konzentriert werden, um die Homogenisierung auf Landschaftsebene zu verringern. Gleichzeitig sollte dies mit der Förderung von Generalisten, sowie negativen Effekten von *Rubus spp.* auf die Buchenverjüngung abgewogen wer-

den. Während die Einzelbaumentnahme schattentolerante Arten erhalten konnte, erzeugt die dadurch bedingte Häufigkeit der Eingriffe eine funktionale Homogenisierung zwischen den Parzellen (beta-Ebene) und folglich auf der Landschaftsebene (Schall et al., 2018). Um die jeweiligen Risiken zu minimieren und eine heterogene funktionale Struktur zu fördern, könnte eine Mischung aus Einzel- und Gruppenentnahmen am besten geeignet sein, da lange Erholungszeiten die langsame Wiederansiedlung der Buchenspezialisten sichern. Die Kronendachöffnungen sollten über verschiedene Jahre verteilt werden, um viele Sukzessionsstadien gleichzeitig zu ermöglichen.

Schlussfolgerungen/Ausblick

Im Rahmen der Masterarbeit wurde gezeigt, dass Kronendachöffnungen durch gruppierte Ernten signifikante Auswirkungen auf die funktionelle Struktur der Buchenwald-Krautschicht hatten. Die unterschiedlichen Auswirkungen auf verschiedene Diversitätsindizes unterstreichen die Notwendigkeit derer komplementärer Verwendung, um ein verzerrtes Bild zu vermeiden. Die unerwartet geringen Auswirkungen auf oberirdische Merkmale unterstreichen die Notwendigkeit der Einbeziehung von unterirdischen Merkmalen in künftige Studien, da sie anders als oft angenommen nicht in gleicher Weise reagieren. Die weitergehenden Studien im BETAFOR-Projekt werden zeigen, ob sich die Ergebnisse auf größeren räumlichen Maßstäben bestätigen, oder standortspezifische Effekte überwiegen. Insbesondere Wechselwirkungen von Bodeneigenschaften und der Totholzstruktur können dann Berücksichtigung finden. Die zeitliche Weiterverfolgung wird dann auch die Legacy-Effekte waldbaulicher Maßnahmen besser einschätzen können.

Danksagung

Ich möchte allen danken, die an der Planung, Initiierung und Betreuung des BETA-FOR-Projekts beteiligt waren und damit diese Masterarbeit erst ermöglicht haben. Insbesondere danke ich Ben Delory für seine großartige methodische Unterstützung und Leidenschaft für Wurzeln sowie Pia Bradler und Andreas Fichtner für ihre Unterstützung, Betreuung und wertvollen Gedankenanstöße. Großer Dank gilt auch meinem Partner.

Quellenverzeichnis

- BARTELS, S. F., & CHEN, H. Y. H. (2013). Interactions between overstorey and understorey vegetation along an overstorey compositional gradient. *Journal of Vegetation Science*, 24(3), 543–552. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01479.x>
- BLONDEEL, H., PERRING, M. P., DE LOMBAERDE, E., DEPAUW, L., LANDUYT, D., GOVAERT, S., MAES, S. L., VANGANSBEKE, P., DE FRENNE, P., & VERHEYEN, K. (2020). Individualistic responses of forest herb traits to environmental change. *Plant Biology*, 22(4), 601–614. <https://doi.org/10.1111/plb.13103>
- DE PAUW, K., MEEUSSEN, C., GOVAERT, S., SANCZUK, P., VANNESTE, T., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BOLLMANN, K., BRUNET, J., CALDERS, K., COUSINS, S. A. O., DIEKMANN, M., HEDWALL, P., IACOPETTI, G., LENOIR, J., LINDMO, S., ORCZEWSKA, A., PONETTE, Q., PLUE, J., SELVI, F., ... DE FRENNE, P. (2021). Taxonomic, phylogenetic and functional diversity of understorey plants respond differently to environmental conditions in European forest edges. *Journal of Ecology*, 109(7), 2629–2648. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13671>
- FOTELLI, M. N., GESSLER, A., PEUKE, A. D., & RENNEBERG, H. (2001). Drought affects the competitive interactions between *Fagus sylvatica* seedlings and an early successional species, *Rubus fruticosus*: Responses of growth, water status and 13C composition. *New Phytologist*, 151(2), 427–435. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00186.x>
- FRESCHET, G. T., PAGÈS, L., IVERSEN, C. M., COMAS, L. H., REWALD, B., ROUMET, C., KLIMEŠOVÁ, J., ZADWORNÝ, M., POORTER, H., POSTMA, J. A., ADAMS, T. S., BAGNIEWSKA-ZADWORNIA, A., BENGOUGH, A. G., BLANCAFLOR, E. B., BRUNNER, I., CORNELISSEN, J. H. C., GARNIER, E., GESSLER, A., HOBBIÉ, S. E., ... McCORMACK, M. L. (2021). A starting guide to root ecology: Strengthening ecological concepts and standardising root classification, sampling, processing and trait measurements. *The New Phytologist*, 232(3), 973–1122. <https://doi.org/10.1111/nph.17572>
- GEORGE, L. O., & BAZZAZ, F. A. (2014). The Herbaceous Layer as a Filter Determining Spatial Pattern in Forest Tree Regeneration. In F. Gilliam (Ed.), *The Herbaceous Layer in Forests of Eastern North America* (pp. 340–355). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199837656.003.0014>
- GILLIAM, F. S. (2007). The Ecological Significance of the Herbaceous Layer in Temperate Forest Ecosystems. *BioScience*, 57(10), 845–858. <https://doi.org/10.1641/B571007>
- GOVAERT, S., MEEUSSEN, C., VANNESTE, T., BOLLMANN, K., BRUNET, J., CALDERS, K., COUSINS, S. A. O., DE PAUW, K., DIEKMANN, M., GRAAE, B. J., HEDWALL, P.-O., IACOPETTI, G., LENOIR, J., LINDMO, S., ORCZEWSKA, A., PONETTE, Q., PLUE, J., SANCZUK, P., SELVI, F., ... DE FRENNE, P. (2024). Trait–micro-environment relationships of forest herb communities across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 33(2), 286–302. <https://doi.org/10.1111/geb.13789>
- HELBACH, J., FREY, J., MESSIER, C., MÖRS DORF, M., & SCHERER LORENZEN, M. (2022). Light heterogeneity affects understory plant species richness in temperate forests supporting the heterogeneity–diversity hypothesis. *Ecology and Evolution*, 12(2), e8534. <https://doi.org/10.1002/ece3.8534>



- HUTCHINSON, G. E. (1957). Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- JAEGER, R., DELAGRANGE, S., AUBIN, I., JOANISSE, G., RAYMOND, P., & RIVEST, D. (2022). Increasing the intensity of regeneration treatments decreased beta diversity of temperate hardwood forest understory 20 years after disturbance. *Annals of Forest Science*, 79(1), 39. <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01152-w>
- MA, Z., GUO, D., XU, X., LU, M., BARDGETT, R. D., EISENSTAT, D. M., McCORMACK, M. L., & HEDIN, L. O. (2018). Evolutionary history resolves global organization of root functional traits. *Nature*, 555(7694), 94–97. <https://doi.org/10.1038/nature25783>
- MÜLLER, J., SCHERER-LORENZEN, M., AMMER, C., EISENHAEUER, N., SEIDEL, D., SCHULDT, B., BIEDERMANN, P., SCHMITT, T., KÜNZER, C., WEGMANN, M., CESARZ, S., PETERS, M., FELDHAAR, H., STEFFAN-DEWENTER, I., CLAASSEN, A., BÄSSLER, C., VON OHEIMB, G., FICHTNER, A., THORN, S., & WEISSER, W. (2021). BETA-FOR: Enhancing the structural diversity between patches for improving multidiversity and multifunctionality in production forests. Proposal for the first phase (2022–2026) of the DFG Research Unit FOR 5375/1. *Fabrikschleichach*. <https://doi.org/10.25972/OPUS-29084>
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N., DÍAZ, S., GARNIER, E., LAVOREL, S., POORTER, H., JAUREGUBERRY, P., BRET-HARTE, M. S., CORNWELL, W. K., CRAINE, J. M., GURVICH, D. E., URCELAY, C., VENEKLAAS, E. J., REICH, P. B., POORTER, L., WRIGHT, I. J., RAY, P., ENRICO, L., PAUSAS, J. G., DE VOS, A. C., ... CORNELISSEN, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- POORTER, H., NIINEMETS, Ü., NTAGKAS, N., SIEBENKÁS, A., MÄENPÄÄ, M., MATSUBARA, S., & PONS, THIJS L. (2019). A meta-analysis of plant responses to light intensity for 70 traits ranging from molecules to whole plant performance. *New Phytologist*, 223(3), 1073–1105. <https://doi.org/10.1111/nph.15754>
- ROTHSTEIN, D. E., & ZAK, D. R. (2001). Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous-forest herbs. *Functional Ecology*, 15(6), 722–731. <https://doi.org/10.1046/j.0269-8463.2001.00584.x>
- SABATINI, F. M., BURTON, J. I., SCHELLER, R. M., AMATANGELO, K. L., & MLADENOFF, D. J. (2014). Functional diversity of ground-layer plant communities in old-growth and managed northern hardwood forests. *Applied Vegetation Science*, 17(3), 398–407. <https://doi.org/10.1111/avsc.12083>
- SCHALL, P., GOSSNER, M. M., HEINRICH, S., FISCHER, M., BOCH, S., PRATI, D., JUNG, K., BAUMGARTNER, V., BLASER, S., BÖHM, S., BUSCOT, F., DANIEL, R., GOLDMANN, K., KAISER, K., KAHL, T., LANGE, M., MÜLLER, J., OVERMANN, J., RENNER, S. C., ... AMMER, C. (2018). The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 267–278. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12950>
- SCHELHAAS, M.-J., NABUURS, G.-J., & SCHUCK, A. (2003). Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology*, 9(11), 1620–1633. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2003.00684.x>
- THE R CORE TEAM. (2022). R: A Language and Environment for Statistical Computing, R version 4.2.1 [Computer software]. <https://www.r-project.org/>
- VIOLLE, C., NAVAS, M., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- VON OHEIMB, G., & HÄRDTLE, W. (2009). Selection harvest in temperate deciduous forests: Impact on herb layer richness and composition. *Biodiversity and Conservation*, 18(2), 271–287. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9475-4>

Kontakt

Luzie Glock, M.Sc.
 Leuphana Universität Lüneburg
 Institut für Ökologie
 Universitätsallee 1
 21335 Lüneburg
 luzie.glock@leuphana.de

