



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Auswirkungen von Stickstoff auf die Baumverjüngung in einem temperaten
Bergwald auf Basis von bodenchemischen Daten und Ellenberg-Zeigerwerten

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag. rer. nat)

Verfasserin / Verfasser:	Gisela Pröll
Matrikel-Nummer:	0204823
Studienrichtung /Studienzweig (lt. Studienblatt):	Biologie/Ökologie
Betreuerin / Betreuer:	Privat.- Doz. Mag. Dr. Stefan Dullinger

Wien, im

September 2009



Danksagung

Besten Dank an Stefan Dullinger und Thomas Dirnböck für die unersetzbar gute Betreuung vom Anfang bis zum Ende meiner Diplomarbeit.

Mit tatkräftiger Unterstützung von Katharina Diwold und Doris Pargfrieder konnten die umfangreichen Daten, ebenfalls im Rahmen ihrer Diplomarbeiten, erhoben und analysiert werden.

Dank an Bastian Niedrée für seine Unterstützung bei der Beprobung, Analyse und Auswertungen der bodenchemischen Daten.

Vielen Dank auch an das Team des ‚Departments für Chemische Ökologie und Ökosystemforschung‘ der Universität Wien, das uns bei den chemischen Analysen der Bodenproben assistiert hat.

Mein Dank gilt auch den UBA-Mitarbeitern, die bei der Bodenprobenentnahme am Zöbelboden beteiligt waren: Johannes Peterseil, Maria-Theresia Grabner und Johannes Kobler.

Dank an meine Familie, die mir das Studium ermöglicht und mich stets begleitet hat, und an David Paternoster für seine private Unterstützung in jeder Hinsicht.

Inhaltsverzeichnis

Deckblatt 1	I
Deckblatt 2	III
Danksagung	V
Inhaltsverzeichnis	VII
<hr/>	
Teil 1 – Überblick der Arbeit (deutscher Teil)	1
Einleitung	1
Material und Methoden	3
Ergebnisse	5
Diskussion	7
Bildquellen	10
Tabellenverzeichnis	10
Abbildungsverzeichnis	10
<hr/>	
Teil 2 – Puplicationsmanuskript	12
Abstract	12
Introduction	13
Methods	14
Study area	14
Data collection	15
Statistical analysis.....	18
Results	19
Correlation of measured and Ellenberg’s indicator values.....	19
Recruitment.....	20
Survival.....	20
Growth	21
Discussion	22
Correlations among measured variables and indicator values.....	22
Comparison of measured variables and indicator values for predicting vital rates	23
Effects of nitrogen on tree recruitment	24
Vital rates	25
Acknowledgements	26
References	26

Anhang	31
Tables and Figures	31
Zusammenfassung	37
Curriculum vitae.....	38

Einleitung

Emissionen von Stickstoff haben seit der Mitte des 19. Jahrhunderts enorm zugenommen und daraus folgende drastische Auswirkungen auf Ökosysteme wurden bereits vielfach gezeigt (Erisman & De Vries 2000; Fenn et al. 1998; Flückiger & Braun 1998).

Erhöhte Stickstoffeinträge verändern zunächst die Nährstoffverhältnisse im Boden und folglich das Konkurrenzgefüge der Arten in einem Ökosystem (Brunet et al. 1998; Diekmann et al. 1999, Van Dobben et al. 1999; Gilliam 2006; Hülber et al. 2008, Seidling & Fischer 2008). Vor allem auf stickstoffärmeren Böden kommt es zu einer Verdrängung von auf Nährstoffarmut spezialisierten Arten durch nitrophile Arten, die durch Eutrophierung wiederum begünstigt sind (Ellenberg 1986; Diekmann & Dupré 1997; Bobbink et al. 1998).

Im Gegensatz zu jenen nährstoffärmeren, meist sauren Böden, konnten auf kalkreichen Standorten Veränderungen in der Artenzusammensetzung durch Eutrophierung teils nur schwach oder nicht bestätigt werden (Zukrigl et al. 1993). Die Ursache dafür liegt vermutlich in der generell hohen N-Retentionskapazität (Mellert and Bernhardt-Römermann 2005) und Pufferkapazität von Waldökosystemen gegenüber Luftschadstoffen (Diekmann & Dupré 1997; Falkengren-Grerup & Diekmann 2003).

Tatsächlich wird die Baumregeneration neben der Stickstoffverfügbarkeit durch ein Zusammenspiel mehrerer abiotischer Faktoren wie Niederschlag, Lichtgenuss, Untergrundgestein, Temperatur und anderen Nährstoffen als Stickstoff sowie abiotischen und biotischen Störungen erheblich beeinflusst oder sogar bestimmt.

Um den Einfluss von verschiedenen abiotischen Faktoren beziehungsweise der Eutrophierung auf die Waldbodenvegetation abschätzen zu können, werden historische und aktuelle Vegetationsaufnahmen mit gemessenen Bodenwerten verglichen. Für den Fall, dass keine vergleichbaren Bodendaten für vorhandene Vegetationsaufnahmen vorliegen, zieht man traditionell artspezifische Indikatorwerte (cf. Diekmann 2003) heran und berechnet mittlere Zeigerwerte für jede Vegetationsaufnahme auf Basis von Präsenz/Absenz Daten oder Häufigkeitsschätzungen der Arten.

Indikatorwerte haben viele Vorteile gegenüber Messdaten: Sie agieren als Bioindikatoren und reflektieren die komplexen Wechselwirkungen der Vegetation mit den standörtlich vorherrschenden abiotischen Verhältnissen, die aus einzelnen Messungen nicht erkennbar sind (Dierschke 1994; Wagner et al. 2007). Weiters lassen Zeigerwerte die über einen Zeitraum vorherrschenden Umweltverhältnisse erkennen, unabhängig von den Umweltbedingungen am Tag der Beprobung (Diekmann 2003; Käfer & Witte 2004; Wagner et al. 2007). Ferner gestalten sich die Messungen von bodenchemischen Daten meist viel

aufwändiger (Diekmann 2003; Wagner et al. 2007) und kostenintensiver (Diekmann 2003) als die von Vegetationsdaten.

Dennoch gibt es auch einige Kritikpunkte in Bezug auf die Anwendung von Ellenbergs Zeigerwerten: Sie beruhen auf dem ökologischen Optimum der Arten und geben die ökologische Amplitude nicht wieder (Dierschke 1994; Diekmann 2003; Wamelink et al. 2005). Das stellt vor allem bei der Berechnung von mittleren Zeigerwerten auf Basis von Präsenz/Absenzdaten ein Problem dar (Dierschke 1994). Fehler bei den Zeigerwert-Berechnungen können sich auch ergeben, weil die Vegetation verspätet auf äußere Umweltbedingungen reagiert (Dierschke 1994; Wagner et al. 2007, Diekmann & Dupré 1997). Das Zeigerwertsystem impliziert außerdem eine gewisse Subjektivität, da sich die Werte auf Beurteilungen von Experten und nicht auf Messdaten beziehen (Diekmann & Falkengren-Grerup 1998; Diekmann 2003; Wamelink et al. 2005). Unter den Zeigerwerten ist die Stickstoffzahl N überdies schwierig zu interpretieren: N korreliert nämlich mit unterschiedlichen gemessenen Parametern wie Stickstoffmineralisation, C/N Verhältnis, Gesamtstickstoffgehalt im Boden und pH-Wert (Diekmann & Falkengren-Grerup 1998). Die Stickstoffzahl N gibt auch keine Auskunft über die bevorzugte Stickstoffform der jeweiligen Arten.

Um die Interpretation der gemessenen Werte zu untermauern und um das Potential der vielfach angewendeten Zeigerwerte zu bestätigen (Thimonier et al. 1992, Diekmann & Dupré 1997, Zukrigl et al. 1993), untersuchten wir in der vorliegenden Studie den Einfluss abiotischer Faktoren und vor allem von Stickstoff auf die Baumverjüngung der Waldbodenvegetation in einem montanen Kalkbuchenwald der Nordöstlichen Kalkalpen. Unterschiedliche Auswirkungen werden auf der Ebene der verschiedenen Lebenszyklusstadien, nämlich Keimung, Überleben und Wachstum der jeweiligen Baumarten untersucht.

Statistische Auswertungen wurden auf Basis von gemessenen bodenchemischen Parametern und Zeigerwerten durchgeführt. Ziele dieser Arbeit waren (1) signifikante, aber unterschiedliche Effekte der Stickstoffverfügbarkeit auf die verschiedenen Baumarten herauszuarbeiten (2) verschiedene Einnischung hinsichtlich der Arten in Bezug auf die unterschiedlichen Lebenszyklusstadien zu untersuchen und (3) Vergleiche zwischen den beiden Methoden anzustellen.

Material und Methoden

Das Gebiet „Zöbelboden“ erstreckt sich über 90ha im Reichraminger Hintergebirge in Oberösterreich (47°50'30" N, 14°26'30" E) im nördlichen Teil des ‚Nationalpark Kalkalpen‘ und ist Teil des Integrated Monitoring (ICP-IM) in Österreich (www.umweltbundesamt.at/im). Das Gebiet reicht von einem Hochplateau (850-956m ü.A.) über einen steilen Nordhang (30-60°) bis in 550m ü.A. Der Untergrund wird von Hauptdolomit, der zum Teil geringflächig von Plattenkalk überlagert wird, geprägt. Der Boden wird am Plateaubereich durch Braunlehme zum Teil mit Pseudogley, am Hang durch Rendzina charakterisiert.

Die Vegetationsuntersuchungen wurden an zwei Dauerflächen (Intensivplots) des Zöbelbodens durchgeführt. Intensivplot 1 befindet sich auf einem Hochplateau eines Fichtenwirtschaftswaldes, der seit zirka 1910 forstwirtschaftlich nicht mehr genutzt wird (Abb. 1). Intensivplot 2 liegt an einem nord-westlich exponierten Steilhang, der weitgehend von einem naturnahen Buchenmischwald geprägt wird (Abb. 2).



Abb. 1. Intensivplot 1 (IP 1)

(Abb. 3, 4). Für jede dieser Rasterzellen wurden die Pflanzenarten und deren funktionellen Einheiten (Rosetten, Horste, vegetative Triebe,...) sowie die Gesamtdeckung der Krautschicht, aufgenommen. Die Vegetation der Intensivplots wurde im August 2007 mit der gleichen Methode wie in der Erstaufnahme im August 2004 erhoben. Für die vier häufigsten Baumarten, nämlich Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Gewöhnliche Esche (*Fraxinus excelsior*), Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Gewöhnlich-Fichte (*Picea abies*) wurde die Anzahl der Keimlinge notiert, die Gesamthöhe der Jungpflanzen abgemessen (cm) und das

Die Intensivplots sind in 31 (am IP1) beziehungsweise 32 (am IP2) Teilflächen (5x5m) gegliedert, in denen sich jeweils zwei mit diversen Markierungen versehene (0.5x0.5m) Frequenzplots befinden. Die Frequenzplots wurden für die Vegetationsaufnahmen mit Hilfe eines Holzrahmens weiter in 25 Felder (0.1x0.1m)

unterteilt



Abb. 2. Intensivplot 2 (IP2)

Teil 1

Alter mittels Zählen der Knospennarben geschätzt. Die Jungbäume wurden auf Verbißschäden des Haupttriebes untersucht (ja/nein) und die Länge des Haupttriebes von 2006 und 2007 wurde gemessen. Auf Basis dieser Daten leiteten wir die abhängigen Variablen für die anschließenden Regressionsanalysen ab.



Abb. 3. Frequenzplot am IP1



Abb. 4. Frequenzplot am IP2

Als Response für die Keimung wurde die Anzahl der ein bis fünf jährigen Baumkeimlinge, die im Jahre 2007 aufgenommenen wurden, definiert. Die Überlebensrate wurde als das Verhältnis der Anzahl der vier bis neun jährigen Baumkeimlinge des Jahres 2007 zu der Anzahl der ein bis fünf jährigen Baumkeimlingen des Jahres 2004 berechnet. Die Wachstumsrate wurde vom durchschnittlichen Haupttrieblängenzuwachs des Jahres 2006 und 2007 von unverbissenen Baumindividuen abgeleitet.

Im Mai und August 2007 wurde vom mineralischen Oberboden eine Mischprobe entnommen und im Labor des ‚Department für Chemische Ökologie und Ökosystemforschung‘ an der Universität Wien hinsichtlich bodenchemischer Parameter (NH_4^+ , NO_3^- , C/N Verhältnis, Brutto- bzw. Nettomineralisierung und pH-Wert) analysiert. Die Lichtdurchlässigkeit der Baumkronenschicht auf die Waldbodenvegetation wurde für jeden 0.5x0.5m Frequenzplot mittels hemisphärischen Fotos und das Mikrorelief mittels Abständen zwischen Boden und einer auf dem Frequenzrahmen aufliegenden Eisenstange gemessen. Weiteres wurden Schätzungen des Sameneintrages für jeden Frequenzplot mittels der adulten, potentiellen Mutterbäume, die sich in einem Radius von 20m um die IPs befinden, berechnet. Um Vergleiche zwischen den gemessenen Variablen und den Indikatorwerten anzustellen, wurden mittlere Zeigerwerte nach Ellenberg für alle Arten per Frequenzplot auf Basis von Präsenz-Absenzdaten ermittelt.

Ziel der statistischen Auswertungen war, den Effekt der Stickstoffverfügbarkeit auf die Verjüngung der vier häufigsten Baumarten im Gebiet, nämlich Rotbuche (*Fagus sylvatica*), Gewöhnliche Esche (*Fraxinus excelsior*), Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*) und

Teil 1

Gewöhnlich-Fichte (*Picea abies*) zu analysieren und gemessene Werte beziehungsweise deren Modelle mit Ellenberg-Zeigerwerten (- modellen) zu vergleichen.

Die Regressionsmodelle (GLMs) setzten sich aus einem Grundmodell mit den gemessenen abiotischen Faktoren (Strahlung, pH-Wert, Relief bzw. Sameneintrag für Keimung) als Prädiktoren, und einem mit jeweils einem Stickstoffprädiktor (C/N Verhältnis, Ammonium, Nitrat, Brutto- und Nettomineralisierung) erweiterten Modell (mit Annahme einer Poisson-Verteilung für Keimung und identity link für Survival und Wachstum) zusammen. Box-Cox Transformationen wurden im Falle von Daten, bei denen keine Normalverteilung vorlag, angewendet, und nicht lineare Prädiktoren wurden mittels Polynome zweiter Ordnung getestet. Es wurden nur Prädiktoren mit $p < 0.15$ in die Grundmodelle aufgenommen.

Um die eventuelle verbesserte Signifikanz, die durch Hinzunahme eines Stickstoffprädiktors im erweiterten Modell erfolgte, zu bewerten wurden die Deviances mit dem Grundmodell unter Annahme einer Chi-square Verteilung für Keimung und einer F-Verteilung für Survival und Wachstum verglichen. Dieselben Analysen wurden mit Zeigerwerten nach Ellenberg angewendet, wobei bei den Grundmodellen der pH-Wert mit R, die Strahlung mit L und in den erweiterten Modellen die fünf Stickstoffprädiktoren mit Ellenbergs N ersetzt wurden. Alle statistischen Analysen wurden mit R 2.7.2. durchgeführt.

Ergebnisse

Korrelationen der gemessenen Variablen mit den Ellenberg Zeigerwerten

Die gemessenen Werte korrelierten mit den Ellenberg Zeigerwerten im Falle von pH und R, Bruttomineralisierung beziehungsweise Ammonium und N relativ hoch (Tab.1). Im Gegensatz dazu korrelierten Nitrat und Nettomineralisierung schwach und negativ, ebenso das C/N Verhältnis schwach aber positiv mit Ellenbergs N.

	pH~R	Strahlung~L	Gross_min~N	Net_min~N	NH4~N	NO3~N	C/N~N
Keimung	0,71	-0,17	0,74	-0,27	0,57	-0,34	0,28
Survival	0,69	-0,18	0,75	-0,32	0,6	-0,41	0,33
Wachstum	0,74	-0,15	0,78	-0,35	0,56	-0,42	0,38

Tabelle 1. Korrelationskoeffizienten zwischen gemessenen Umweltvariablen und korrespondierenden Ellenberg Zeigerwerten.

Keimung

Bei den Grundmodellen erwies sich der gemessene pH-Wert als guter Indikator für die Keimung der jeweiligen Baumarten mit Ausnahme von Esche. Bei den korrespondierenden Analysen mit den Zeigerwerten nach Ellenberg ließ sich R hingegen nur als guter Prädiktor für die Keimung von *Acer pseudoplatanus* ableiten. Im Gegensatz dazu, konnte sowohl die signifikante Korrelation zwischen der auf die Waldbodenvegetation eintreffenden Strahlung und der Keimung von Buche als auch zwischen Relief und der Keimung von Buche beziehungsweise Esche mittels den Ellenberg-Analysen bestätigt werden. Bei den erweiterten Modellen mit den Stickstoffprädiktoren zeichnete sich Nitrat als konsistenter, jedoch schwach signifikanter Prädiktor für die Keimung der drei Baumarten aus. Die Bruttomineralisierung zeigte überdies einen hochsignifikanten Einfluss auf die Keimung von Berg-Ahorn. Insgesamt korrelierte zumindest ein Stickstoffprädiktor mit der Keimung der untersuchten Baumarten. Im Gegensatz dazu weist Ellenbergs N nur bei der Keimung von *Acer pseudoplatanus* einen signifikanten Einfluss auf.

Survival

Der pH-Wert erwies sich als guter Prädiktor für die Überlebensrate von Esche und Buche, im Vergleich dazu Ellenbergs R nur für Ahorn. In Bezug auf das Relief besteht ein Zusammenhang mit der Überlebensrate von Ahorn, der von den Ellenberg-Analysen bestätigt werden konnte. Im Gegensatz zur Keimung üben die Stickstoffprädiktoren offensichtlich einen geringen Einfluss auf das Überleben von Baumkeimlingen sowohl bei den Analysen mit den gemessenen Parametern als auch mit den Zeigerwerten aus. Nur das C/N Verhältnis weist einen schwach signifikanten Einfluss auf die Keimung von *Fagus sylvatica* aus.

Wachstum

Im Gegensatz zu den Analysen von Keimung und Survival ist der pH-Wert nur für das Wachstum von *Acer pseudoplatanus* von Bedeutung. Dieser schwach signifikante Einfluss wird dennoch von Ellenbergs R bestätigt. In Bezug auf die Strahlung liegt ein schwach signifikanter Zusammenhang mit dem Wachstum von *Fraxinus excelsior* vor. Hinsichtlich der Stickstoffvariablen korreliert zumindest ein Prädiktor mit dem Wachstum der einzelnen Baumarten analog zu den Analysen der Keimung, wobei Ellenbergs N nur bei *Acer pseudoplatanus* einen signifikanten Einfluss ausübt.

Diskussion

Korrelation zwischen gemessenen Variablen und Ellenberg Zeigerwerten

Generell konnte nur eine schwache Korrelation zwischen den gemessenen Stickstoffvariablen und Ellenbergs N mit Ausnahme von Bruttomineralisierung und Ammonium gezeigt werden. Vergleichend schwache Korrelationen zwischen dem Zeigerwert N und Nitrat beziehungsweise Gesamtstickstoff oder Nettomineralisierung wurden bereits wiederholt in der Literatur berichtet (Schaffers & Sýkora 2000; Diekmann 2003; Mellert & Bernhardt-Römermann 2005).

Ein interessantes Ergebnis unserer Analysen war die einerseits positive Korrelation zwischen Zeigerwert N und Bruttomineralisierung und andererseits die negative Korrelation mit der Nettomineralisierung. Dieser Zusammenhang lässt sich anhand der Methodik bei den Analysen der Bodenparameter erklären: Die Messung der Brutto- und der Nettomineralisierung erfolgte unter Ausschluss von Stickstoffaufnahme in Pflanzen, nämlich ohne aktive Wurzeln im gesiebten Boden. Die Nettomineralisierungsraten geben in diesem Fall zwar Aufschluss über die potentiell pflanzenverfügbaren mineralisierten Stickstoffkonzentrationen, aber nicht über die tatsächlichen Mengen, die Pflanzen aufnehmen können (Bengtson et al. 2006). Durch diese versteckten Aufnahmekonzentrationen lässt sich die negative Korrelation zwischen Nettomineralisierung und Zeigerwert N erklären.

Aus der wiederum positiven Korrelation zwischen Bruttomineralisierung und Zeigerwert N lässt sich schließen, dass die Pflanzen immer einen bestimmten Anteil des von den Mikroorganismen mineralisierten Stickstoffs aufnehmen können, auch wenn die Nettomineralisierungsraten niedrig oder negativ sind und Pflanzen generell in Konkurrenz um den mineralisierten Stickstoff den Mikroorganismen unterlegen sind (Bengtson et al. 2006). Tatsächlich wurde die Unabhängigkeit zwischen Brutto- und Nettomineralisierung bereits von Bengtson et al. (2006) aufgezeigt. Vor allem Böden mit hoher mikrobieller Aktivität und hoher Bruttomineralisierung und Immobilisierung weisen niedrige oder negative Nettomineralisierung auf (Bengtsson et al. 2003; Bengtson et al. 2006; Verchot et al. 2001).

Die positive Korrelation von Ellenbergs Zeigerwert N und Ammonium beziehungsweise die negative zu Nitrat, lässt sich möglicherweise durch eine hohe mikrobielle Aktivität von heterotrophen Organismen beziehungsweise hoher Bruttomineralisierungsraten und Immobilisierung erklären. In diesem Fall haben Nitrifizierer, die generell unterlegene Konkurrenten gegenüber heterotrophen Mikroorganismen sind (Bengtson et al. 2006; Bengtsson et al. 2003) weniger Ammonium für die Nitrifizierung zur Verfügung. Die Ursache für die negative Korrelation zwischen Nitrat und Zeigerwert N könnte auch mit einer

Stickstoffsättigung des Bodens zusammenhängen, ebenso die schwache Korrelation zwischen C/N Verhältnis und Zeigerwert N.

Die enge Beziehung zwischen dem gemessenen pH Wert und Zeigerwert R wurde bereits vielfach gezeigt (Ellenberg et al. 1992; Thimonier et al. 1994; Schaffers & Sýkora 2000; Diekmann 2003; Mellert & Bernhardt-Römermann 2005; Seidling & Fischer 2008). Die negativen Korrelationen zwischen Strahlung und Zeigerwert L erlauben aufgrund der geringen Unterschiede in der Einstrahlung keine Aussage. Folglich nehmen wir an, dass die Artenzusammensetzung auf den Monitoringflächen von anderen Parametern als von Licht bestimmt wird.

Vergleich von gemessenen Variablen und Zeigerwerten als Indikator für Vitalitätsraten von Baumarten

Generell war die Übereinstimmung der Modelle mit den Ellenberg Zeigerwerten und den gemessenen Parametern nicht zufriedenstellend. Einerseits lässt sich das auf die schwachen Korrelationen zwischen gemessenen Werten und Zeigerwerten zurückführen, andererseits verbessern hohe Korrelationskoeffizienten das Ergebnis nicht deutlich. Generell konnten wir eine höhere Aussagekraft bei den gemessenen Variablen als bei den Ellenberg Zeigerwerten feststellen. Die Ursache dafür könnte an den kleinen Versuchsflächen liegen (cf. Diekmann & Falkengren-Grerup 1998; Gégout & Krizova 2003; Mellert & Bernhardt-Römermann 2005; Wamelink et al. 2005), die einerseits eine ähnliche Artenzusammensetzung und andererseits ähnliche Umweltbedingungen aufweisen

Effekte der Stickstoffverfügbarkeit auf die verschiedenen Baumarten

Unseren Erwartungen entsprechend, korrelierten jeweils verschiedene Stickstoffprädiktoren mit der Keimung der einzelnen Baumarten.

Anhand unserer Ergebnisse findet die Keimung von *Acer pseudoplatanus* bevorzugt an fruchtbaren Standorten, gekennzeichnet durch eine hohe Bruttomineralisierung und ein enges C/N Verhältnis, statt (cf. Weber-Blaschke et al. 2008). Hohe Nitratkonzentrationen wiederum beeinflussen die Keimung von *Fagus sylvatica* und *Fraxinus excelsior* positiv. Angesichts des Wachstums korrelierten wiederum verschiedene Stickstoffprädiktoren mit den jeweiligen Baumarten, jedoch konnten positive Effekte nur für Berg-Ahorn und Rot-Buche nachgewiesen werden.

Weber-Blaschke et al. (2008) konnten ebenfalls nur bei *Acer pseudoplatanus* einen positiven Zusammenhang zwischen dem Wachstum und den Stickstoffkonzentrationen in den Blättern

Teil 1

feststellen, jedoch nicht bei *Fraxinus excelsior*. Man kann daraus schließen, dass die Baumarten verschiedene Stickstoffprädiiktoren für die Keimung und das Wachstum bevorzugen. Dies ist ausschlaggebend im Zusammenhang mit der Koexistenz der Baumarten, ebenso in Bezug auf das unterschiedliche Ressourcenangebot in einem Waldboden.

Lebenszyklusstadien

Die Einnischung hinsichtlich der Stickstoffprädiiktoren verändert sich im Laufe der verschiedenen Lebenszyklusstadien der jeweiligen Arten nicht zuletzt als Anpassung an bestimmte Umweltgradienten (Nakashizuka 2001, Beckage & Clark 2003).

Die Keimung von *Acer pseudoplatanus* findet bevorzugt an fruchtbaren Standorten, gekennzeichnet durch eine hohe Bruttomineralisierung und einem engen C/N Verhältnis, statt. Das Wachstum von Berg-Ahorn hingegen wird in erster Linie von der Nettomineralisierung und dem Nitratgehalt bestimmt. Die Unabhängigkeit des C/N Verhältnisses in Bezug auf das Wachstum wurde bereits von Jensen et al. (2009) gezeigt. Einen positiven Einfluss auf die Keimung von *Fagus sylvatica* übt Nitrat aus, auf das Wachstum hingegen Ammonium. Die Keimung von *Fraxinus excelsior* wiederum korreliert negativ mit Nitrat und Nettomineralisierung, das Wachstum negativ mit Ammonium. Man kann daraus schließen, dass die Verbreitung von *Fraxinus excelsior* nicht unbedingt von der Stickstoffverfügbarkeit abhängig ist. Hofmeister et al. (2004) bestätigen diese Vermutung, indem sie Lichtverhältnisse und Konkurrenzverhältnisse als eine der ausschlaggebenden Faktoren für die Verbreitung von Gewöhnlich-Esche definieren.

Bildquellen

Deckblatt 2: Intensivplot 2 am Zöbelboden, private Aufnahme im August 2007

Abbildung 1: Intensivplot 1 am Zöbelboden (Plateaustandort), mit freundlicher Genehmigung des Umweltbundesamtes

Abbildung 2: Intensivplot 2 am Zöbelboden (Hangstandort), private Aufnahme im August 2007

Abbildung 3: Frequenzrahmen am IP1, private Aufnahme im August 2007

Abbildung 4: Frequenzrahmen am IP2, private Aufnahme im August 2007

Tabellenverzeichnis

Tabellen aus Teil 1

Tabelle 1: Korrelationen zwischen gemessenen Umweltparametern und Ellenberg Zeigerwerten

Tables aus Teil 2

Table 1: Maximum, median, minimum, mean values and standard deviation of the dependent variables

Table 2: Maximum, median, minimum, mean values and standard deviation of measured environmental variables

Table 3: Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models of recruitment analyses

Table 4: Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models of survival analyses

Table 5: Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models of growth analyses

Table 6: Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models of survival and growth analyses plus species identity as additional predictor

Abbildungsverzeichnis

Abbildungen aus Teil 1

Abbildung 1: Intensivplot 1 am Plateau des Integrated Monitoring Standorts ‚Zöbelboden‘

Abbildung 2: Intensivplot 2 am Hang des Integrated Monitoring Standorts ‚Zöbelboden‘

Abbildung 3: Frequenzrahmen am IP1, Aufnahme­fläche für Vegetation

Teil 1

Abbildung 4: Frequenzrahmen am IP2, Aufnahmefläche für Vegetation

Figures aus Teil 2

Figure 1: Correlation coefficients between unweighted average of Ellenberg's indicator value R and measured soil pH values

Figure 2: Correlation coefficients between unweighted averages of Ellenberg's indicator value N and measured soil nitrogen variables

Nitrogen effects on tree recruitment in a temperate montane forest as analysed by measured variables and Ellenberg indicator values

Pröll, G.¹; Dullinger, S.²; Dirnböck, T.^{3*}, Kaiser T.⁴, Richter, A.⁴

¹*Department of Conservation Biology, Vegetation- and Landscape Ecology, University of Vienna, Rennweg 14, 1030 Vienna;*

²*Department of Conservation Biology, Vegetation- and Landscape Ecology, University of Vienna, Rennweg 14, 1030 Vienna;*

³*Department for Ecosystem Research and Monitoring, Austrian Environment Agency, Spittelauer Lände 5, 1090 Vienna;*

⁴*Department for Chemical Ecology and Ecosystem Research, University of Vienna, Althanstraße 14, 1090 Vienna;*

**corresponding author: Tel: 0043-1-31304-3442, E-mail:*

thomas.dirnboeck@umweltbundesamt.at

Abstract

The UNECE-ICP Integrated Monitoring site ‘Zöbelboden’ situated in the ‘Northern Limestone Alps’ national park in Austria was established to assess the impacts of air pollutants on ecosystems. This study mainly concentrates on the effects of nitrogen availability on recruitment of the four most abundant tree species (*Picea abies* (L.) Karst, *Fagus sylvatica* (L.) Karst, *Fraxinus excelsior* (L.) Karst, *Acer pseudoplatanus* (L.) Karst) on the basis of measured soil variables and indicator values. Top mineral soil was analyzed for pH-value, NH_4^+ , NO_3^- , gross N and net N mineralization and C/N ratio. Additional abiotic site conditions (radiation and relief) were measured and seed input estimates were calculated. Recruitment, survival and growth rates were related to abiotic variables as well as Ellenberg indicator values, respectively, using Generalized Linear Models.

Despite the relatively high correlations of Ellenberg indicator values to at least three of the measured soil variables (gross N mineralization, ammonium and pH value), results of GLMs using measured variables and Ellenberg indicator values were inconsistent in most cases. In general, measured variables captured correlations between gradients in soil characteristics and tree seedling or sapling performance more sensitively than Ellenberg indicator values.

Measured nitrogen variables had a strong impact on the recruitment rates of all four study species and also affected growth rates, whereas survival was largely independent of nitrogen. Apart from this variation among vital rates, the species also differed in their sensitivity to the different variables related to nitrogen in the soil. Partitioning of regeneration niches might hence be a key factor to their co-existence in mixed mountain forests.

Keywords: C/N ratio, gross and net N mineralization, ammonium, nitrate, niche partitioning, microbial activity, calcareous soils.

Introduction

Human emissions of reactive nitrogen (N) to the atmosphere have increased tremendously during the 19th and 20th century. The consequential rise of airborne N deposition may have severe impacts on ecosystem properties and processes (Erisman & De Vries 2000; Fenn et al. 1998; Flückiger & Braun 1998). Inter alia, changing soil nutrient balances may affect the structure and composition of plant communities by altering site suitabilities and competitive hierarchies among plant species (Brunet et al. 1998; Diekmann et al. 1999; Van Dobben et al. 1999; Gilliam 2006; Hülber et al. 2008; Seidling & Fischer 2008). In temperate forest ecosystems, eventual alterations of overstorey species compositions will likely be mediated by differential effects of eutrophication on the regeneration, i.e. the germination, seedling survival and juvenile growth, of individual tree species. Indeed, 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 & Bazzaz 2000; Sefcik et al. 2007), especially those of mid-successional ones (Catovsky & Bazzaz 2002), and it may also change tree seedling growth rates (Walters & Reich 2000; Falkengren-Grerup 1995a; Emmett 1999; Leuschner & Rode 1999; De Vries et al. 2006). However, tree regeneration in mature temperate forests usually depends on a complex array of interacting environmental factors including the light environment, water supply, bed rock material and soil nutrient supply other than N, as well as biotic and abiotic disturbance regimes (Leuschner & Rode 1999; Baier et al. 2007; Hulme 1996; Kupferschmid et al. 2005; Nagamatsu et al. 2002). It may well be that the predominant role of these variables supersedes nitrogen effects on tree regeneration and hence buffers the tree species composition of temperate forests against eutrophication.

Analyses of the response of plant species to environmental gradients are usually based on joint data of plant species occurrences or abundances and measurements of abiotic variables. Alternatively, measured environmental variables may be replaced by indices calculated from plant species composition and species-specific indicator values (cf. Diekmann 2003). The most prominent of these indicator values, namely those of Ellenberg (1992), are frequently advocated for and used in European vegetation science (Diekmann & Dupré 1997; Käfer & Witte 2004)). Indeed, such averaged indicator values have a couple of advantages: they may integrate across several different environmental variables which are not easily measured

individually (Dierschke 1994; Wagner, Kahmen et al. 2007); and they may reflect spatio-temporal variation in longer-term resource supply more reliably than a few selective soil samples taken at a particular date (Diekmann 2003; Käfer & Witte 2004; Wagner, Kahmen et al. 2007). Nevertheless, the use of Ellenberg's indicator values in plant ecology has also been criticized because these indices rest upon expert judgements instead of measurements (Diekmann & Falkengren-Grerup 1998; Diekmann 2003; Wamelink, Goedhart et al. 2005); they just refer to the ecological optimum but disregard the ecological amplitudes of the species (Dierschke 1994; Diekmann 2003; Wamelink, Goedhart et al. 2005); and the calculation of unweighted averages of indicator values derived from presence/absence data neglects plant vitality (Dierschke 1994).

Among Ellenberg's indicator values, the nutrient index N is still considered the most controversial one (Dierschke 1994; Diekmann & Dupré 1997; Diekmann & Falkengren-Grerup 1998). Indeed, Ellenberg's N correlates with different measurable variables, namely N mineralization, C/N ratio, total soil N content, and pH value and is thus difficult to interpret (Diekmann & Falkengren-Grerup 1998). Moreover, plant species appearance and abundance may less be determined by total nitrogen concentrations but rather by the relative availabilities of one or the other anorganic nitrogen ion (either nitrate or ammonium, cf. Dierschke 1994).

In this study, we focus on the effects of abiotic gradients, and particularly of nitrogen, on the recruitment, survival and growth of juveniles of the four predominant tree species in a montane forest of the 'Northern Limestone Alps' in Austria. Analyses are based on both measurements of abiotic variables and unweighted averages of Ellenberg indicator values, allowing direct comparisons of these alternative approaches as recommended by Diekmann (2003). Apart from "classical" parameters describing soil nitrogen we additionally use gross and net nitrogen mineralisation from ^{15}N pool dilution measurements. We expect (1) significant, but differential effects of the used nitrogen parameters on the individual tree species; (2) variation in the response of different vital rates (recruitment, juvenile survival, juvenile growth) to soil nitrogen; (3) at least qualitative agreement among the results of the two different approaches (measured values versus indicator values).

Methods

Study area

The long-term ecosystem monitoring site Zöbelböden (approximately 90 ha) is part of the UN-ECE ICP-IM (United Nations Economic Commission of Europe's International Cooperative Programme on 'Integrated Monitoring of Air Pollution Effects on Ecosystems')

and the Austrian Long-term Ecosystem Research Network (LTER-Austria) (www.umweltbundesamt.at/im). It is situated in the northern part of the National Park 'Northern Limestone Alps', Upper-Austria (47°50'30" N, 14°26'30" E). Mean annual temperature in the area is about 7° C. January is the coldest monthly with an average of -1°C at 900 m a.s.l., August the warmest (15.5°C). Annual precipitation ranges from 1500 to 1800 mm. Snowfall occurs between October and May with a continuous snow cover of about 4 months. Topographically, the monitoring site comprises a plateau (850 m – 956 m a.s.l.) and a steep north facing slope (30°-60°) extending from 850 m down to 550 m a.s.l. Triassic dolomite is the predominant bedrock material, partly interspersed with limestone plate layers. Soils are mainly Chromic Cambisols ("Kalksteinbraunlehm") or Hydromorphic Stagnosols (Pseudogley) on the plateau and Lithic or Rendzic Leptosols (Rendsina) with patches of Chromic Cambisols on the slope (FAO/ISRIC/ISSS 2006). The potential natural vegetation of the plateau, a beech-fir mixed forest, has largely been replaced by Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) after a clear cut at the beginning of the 20th century. The forest on the slope is a near-natural mixed beech (*Fagus sylvatica* (L.) Karst) forest with ash (*Fraxinus excelsior* (L.) Karst), maple (*Acer pseudoplatanus* (L.) Karst) and spruce (*Picea abies*) as most frequent additional tree species. Throughout the Zöbelboden, forest management is restricted to the removal of single trees infested by bark beetles since the establishment of the monitoring site in 1992.

Data collection

Data on tree recruitment were collected on two subareas of the Zöbelboden 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 subareas were divided into 31 (IP1) and 32 (IP2) 5 x 5m fields. Within each of these fields two 50 x 50 cm monitoring plots had been randomly selected and permanently marked by metal poles in 1993.

Vegetation and tree recruitment data

The vegetation of the monitoring plots had first been recorded in August 2004 and was re-recorded, using the same method, in August 2007. Each plot was overlain by a 10 x 10 cm grid. For each grid cell, identity, number of structural units (shoots or rosettes, depending on species) and total cover of all vascular plants was determined.

For seedlings and saplings of trees we additionally measured their height and the length of the terminal shoot increment in 2006 and 2007. In addition, we estimated the age of each sapling

by counting terminal bud scars and noted the occurrence of browsing damages by means of a yes/no scheme.

From these data, we defined, for each plot, the species specific tree recruitment rate as the number of 1 - 5 year old seedlings and saplings recorded in 2007 (cf. Tab. 1). In addition, we calculated the species specific tree sapling survival rates as the ratio of the number of 4 – 9 year old juveniles recorded in 2007 to the number of 1-5 year old seedlings and saplings recorded in 2004. Growth rates of juveniles were defined as the mean terminal shoot increment of the years 2006 and 2007.

Soil variables

Soil samples were collected in August and May 2007. Each sample was pooled from three subsamples (50 cm apart from each other) taken at the corners of each 5 x 5 m field. The August subsamples were shifted 25 cm anticlockwise from the samples in May. Litter was removed and 5 x 5 x 5 cm soil cores from the mineral topsoil were taken. After sieving (2 mm, 5 mm), the soil was kept cool until chemical analysis in the laboratory of the ‘Department of Chemical Ecology and Ecosystem Research at the University of Vienna’.

In the lab, we measured ammonium (NH_4^+) and nitrate (NO_3^-) contents, C/N ratios and pH for the May and August samples (cf. Tab. 2). Gross N mineralization (gross_min) and Net N mineralization respectively were quantified for the August samples only.

Nitrate was measured in CaSO_4 extracts by ion-chromatography (HPLC, Dionex, Vienna, Austria) and conductivity detection after chemical suppression (ASRS ultra, Dionex) using an anion exchange column (AS11, 250mm x 4mm, Dionex) and NaOH gradient elution (2- 40 mM in 8min).

Ammonium content was determined in KCl-extracts with photometric analyses (Tecan-i-Control, Infinite M200). By this method, ammonium is oxidized to chloroamine by sodium dichloroisocyanure acid and subsequently forms a green indophenol in presence of phenolic compounds in an alkaline media (Kandeler & Gerber 1988). Concentrations of the stained NH_4^+ ions in the extracts were measured at a wavelength of 660nm.

The ratio of organic carbon to nitrogen of bulk soil (C/N ratio) was determined by elemental analyzer isotope ratio mass spectrometry (EA-IRMS). Samples were pretreated with 37% hydrochloric acid in order to fumigate inorganic C (carbonate) from the soil. Between 2.5 - 3 mg of finely-ground soil was weighted into tintubes, packed airproof, burnt and analysed by EA-IRMS (DeltaPLUS, Thermo Finnigan, Bremen, Germany). The calibration was done by using organic standards of different concentrations.

Teil 2

The pH-values were measured with Argus Chi Sentron pH - meter with the CaSO₄-extracts. Gross N mineralization rates were determined by using the pool dilution technique: 500µl of ¹⁵NH₄Cl (0.25 mM, 10 atom% ¹⁵N) were applied to 2 x 2 subsamples (2g) of fresh soil, incubated for 4h and 24h (incubation temperature 10°C /15°C) and extracted with 15ml of 2M KCl. For determination of mineralization diffused ammonia to acid traps concentrated ¹⁵N for analysis by continuous-flow isotope ratio mass spectrometry (IRMS) using an elemental analyser coupled to a gas IRMS system (DeltaPLUS, Finnigan MAT, Bremen, Germany). Rates of gross and net N mineralization respectively were calculated according to the following equations:

$$m = ([\text{NH}_4^+]_t - [\text{NH}_4^+]_0) / t * ((\ln(\text{APE}_0 / \text{APE}_t) / \ln([\text{NH}_4^+]_t / [\text{NH}_4^+]_0))$$

Where m is the gross N mineralization, $[\text{NH}_4^+]_t$ is the ammonium pool after time t, $[\text{NH}_4^+]_0$ is the initial ammonium pool, APE (atom percent excess) is $\text{at}\% \text{ }^{15}\text{N}_{\text{sample}} - \text{at}\% \text{ }^{15}\text{N}_{\text{natural abundance}}$

$$n = ([\text{NH}_4^+]_t - [\text{NH}_4^+]_0) / t$$

Where n is the net N mineralization, $[\text{NH}_4^+]_t$ is the NH₄⁺-N pool after time t, $[\text{NH}_4^+]_0$ is the initial NH₄⁺-N pool.

All measured soil variables were spatially interpolated from the sampling points using inverse distance weighting (Philip & Watson 1982; Watson et al. 1985). For this purpose, both subareas were subdivided into a 1 x 1 m grid and the soil variables were interpolated for each cell using a linearly weighted combination of all sampling points within each subarea. We then assigned each monitoring plot the interpolated value of the 1 x 1 m grid cell it was situated in. The mean of the August and May values were used for all further analyses. It has to be mentioned that owing to high small scale variation leading to weak spatial dependencies of the soil parameters more sophisticated geostatistical approaches were not applicable. Consequently, we expect reasonable noise of the interpolated data.

Light conditions and micro-relief

To quantify light conditions on the forest floor hemispherical photographs were taken during cloudy conditions at a height of one metre above each monitoring plot using a Nikon Coolpix 950 camera and a fisheye objective (Nikkor 14 mm) with a gimbal. At IP1 all photos were taken on 2004-08-10, at IP2 on 2007-08-08. Canopy openness (%) and total below canopy radiation (W/m²) were determined using Gap Light Analyzer version 2.0 (GLA 2.0, Simon Fraser University British Columbia).

Micro relief properties were measured for each monitoring plot using an iron rod. The rod was laid across the plot both diagonally and along the middle cross. The distance from the rod

to the surface was measured in the centre and 20 cm outside the plot margins in each direction. Distances measured outside the plot were then subtracted from the one in the centre and these differences were averaged. A positive value of this index suggests a convex, a negative one a concave surface.

Seed input

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 & Shea (2007) and Thompson & Katul (2008). Terminal velocities of the seeds were extracted from the LEDA functional traits data base (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.

Ellenberg indicator values

Averages of Ellenberg indicator values were calculated by the arithmetical mean of indicator values per plot. Therefore the percentage cover of each species in a monitoring plot was transformed to presence/absence data. Indifferent or unknown indicator values were not considered for analyses (cf. Tab. 2).

Statistical analysis

Our analysis was focused on determining the effect of nitrogen availability on the recruitment and seedling/sapling performance of the four most abundant tree species of the study system, namely (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*), maple (*Acer pseudoplatanus*) and spruce

(*Picea abies*). Analyses of recruitment were conducted on the plot level, whereas analyses of survival and growth on the level of individual seedlings and saplings.

For each species and response variable, the analysis started with a basic model (bMO) using measured values of abiotic conditions (radiation, pH and relief) as predictors, together with calculated seed input in case of recruitment. We used Generalized Linear Models (GLMs) with a log-link, assuming a Poisson distribution, for recruitment, and with an identity link, assuming a Gaussian distribution, for growth and survival. Analyses of growth rates were limited to non-browsed seedlings and saplings. Box-Cox transformations (function *boxcox* in the R-package MASS) of response variables were applied to achieve normality if necessary. Non-linear effects were tested by means of second-order polynomials of all predictor variables. Using a combination of forward and backward selection (function *step* in R) predictors not related to the respective response were excluded from bMOs using a threshold of $p < 0.15$.

We then added, in turn, each measured nitrogen variable (NH_4^+ , NO_3^- , C/N ratio, gross_min and net_min) as well as its respective interactions with the predictors remaining in the bMOs to produce a full model (nMO). To evaluate significance of model improvement by including these indicators of nitrogen availability, the difference in the deviances explained by bMOs and nMOs were compared to a Chi-square distribution in case of recruitment, and to an F-distribution in case of growth and survival.

In case of survival and growth, we additionally fitted bMOs and nMOs pooling the response of all four tree species and using species identity as an additional predictor (sbMO and snMO, sibMO and sinMO, respectively; gbMO and gnMO, gibMO and ginMO, respectively).

The same analytical procedure was applied with Ellenberg indicator variables instead of measured predictors replacing pH by Ellenberg's R and radiation by Ellenberg's L in the basic models (ibMO), as well as the nitrogen variables by Ellenberg's N in the full models (inMO). Goodness of fit of all models was calculated by the following equation: $R^2 = 1 - (\text{ResidualDeviance} / \text{NullDeviance})$. R 2.7.2. was used for all statistical analyses.

Results

Correlation of measured variables and Ellenberg's indicator values

Correlations among measured variables and Ellenberg values were close in the case of pH and R as well as gross N mineralization and N (cf. Fig. 1, 2), and somewhat lower for ammonium concentration and N (up to 0.6). C/N ratio, nitrate concentration, and net N mineralization

were much less closely linked to Ellenberg's N ($r < 0.5$ throughout), with the correlation being negative moreover in the case of the first two variables. Surprisingly, there was next to no correlation between measured light availability on the forest floor and Ellenberg's L-values.

Recruitment

All in all, 205 individuals of *Acer pseudoplatanus*, 95 of *Fraxinus excelsior* and 44 of *Fagus sylvatica* were analysed with respect to recruitment (cf. Tab. 1). Norway spruce (*Picea abies*) was excluded from analyses because of the low number of individuals (12).

Among predictors in bMOs, pH was the one with the most consistent impact, significantly affecting all species except *Fraxinus excelsior* (cf. Tab. 3). In contrast, the unweighted Ellenberg R value was significantly correlated to the recruitment patterns of *Acer pseudoplatanus* only. With respect to radiation, results of bMOs and ibMOs were more similar with both measured incoming radiation and Ellenberg's L value being correlated to recruitment of beech only. Relief properties obviously had an influence on ash and beech recruitment as indicated by both bMOs and ibMOs. Seed input, calculated based on functions for primary dispersal, did not affect any species in bMOs and only beech in ibMOs.

Recruitment patterns of all three study species were correlated to at least one of the measured nitrogen variables. In addition, including significant nitrogen variables as additional predictors considerably increased the goodness of fit of nMOs (Tab. 3). Recruitment of maple was strongly positively influenced by high gross N mineralization. All deciduous trees responded to NO_3^- contents and at least two of them to either C/N ratios or net N mineralization rates whereas correlations among the number of recruits and NH_4^+ -concentrations could be detected for none of them. Despite the significant effects of measured nitrogen variables on all three species, Ellenberg's N-value correlated with recruitment patterns of maple only. This lack of consistency among nMOs and inMOs obviously results from comparatively low correlations among Ellenberg values and the measured soil nitrogen variables except for gross N mineralization (Fig. 2).

Survival

A total of 95 individuals of *Acer pseudoplatanus*, 38 of *Fraxinus excelsior* and 16 of *Fagus sylvatica* were taken for survival analyses (cf. Tab. 1). Norway spruce (*Picea abies*) was excluded from analyses of survival because none of the 13 individuals from 2004 had survived until 2007.

As for recruitment, pH was the most influential measured variable in bMOs (Tab. 4). Survival of both *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica* were significantly correlated to soil pH values. However, despite a rather close correlation between pH and Ellenberg's R (0.694***, Fig. 1), results of ibMOs did not match those of bMOs: Using Ellenberg values, models indicate an effect of soil reaction on survival of *Acer pseudoplatanus* only. The latter, highly significant relationship, sharply contrasts with the non-significant effect of measured pH on maple survival.

All other variables in bMOs as well as ibMOs did not affect the survival of none of the study species, with the exception of relief shape which was correlated to survival patterns of *Acer pseudoplatanus* in both types of models.

In contrast to recruitment patterns, nitrogen obviously has a low impact on tree seedling survival. In nMOs only *Fagus sylvatica* showed a significant response to one of the measured variables, namely to C/N ratio (cf. Tab. 4), with the integration of this variable also considerably increasing the model's goodness of fit. In inMOs Ellenberg's N value was uncorrelated to the survival of all three species.

Pooling survival data across species, pH was the one single significant predictor in sbMOs, corroborating the results of the tree-specific analyses (Tab. 6). In snMOs however, model results indicate a marginal effect of ammonium concentration. Using Ellenberg values as predictors for the pooled survival data produced a marginally significant effect of L, whereas N remained uncorrelated to survival patterns despite a relatively close correlation between measured NH_4^+ -values and Ellenberg's N (Fig. 2, 0.598***). With respect to interactions between tree species and nitrogen variables, *Fagus sylvatica* showed a low significant response to C/N ratio.

Growth

All in all, 243 individuals of *Acer pseudoplatanus*, 89 of *Fraxinus excelsior* and 71 of *Fagus sylvatica* were analysed with respect to growth (cf. Tab. 1). Norway spruce was also excluded from the analyses of growth because of the low number of individuals (12 individuals).

Similar to survival, bMOs indicated an only weak relationship between measured variables and the growth of the remaining three tree species (cf. Tab. 5): Maple grew significantly faster with decreasing pH-value, whereas radiation income positively affected the growth of ash seedlings. With ibMOs, results were similar, though not identical: Maple seedling growth was correlated to Ellenberg's R value, but none of the other species showed any response to either R or L.

In contrast to survival, nMOs suggest that nitrogen indeed affects the growth of tree seedlings: net N mineralization and nitrate contents had a positive effect on growth of *Acer pseudoplatanus*, while beech grew faster with increasing and ash with decreasing ammonium concentrations. In inMOs, however, *Acer pseudoplatanus* again is the only species the growth of which is (highly) significantly related to Ellenberg's N value, though with low goodness of fit (Tab. 5). Pooling data across all three analyzed species (gnMOs) corroborated the highly significant effect of nitrogen availability on tree seedling growth, whereas using Ellenberg indicator values with the pooled data (ginMOs) resulted in rather poor models with none of the indicator values being related to growth patterns (cf. Tab. 6). Nitrogen availability obviously has an impact on the growth of *Fraxinus excelsior* as shown in the significant interactions between the tree species and C/N ratio and ammonium, respectively in ginMOs.

Discussion

Correlation among measured variables and Ellenberg's indicator values

In general, measured soil nitrogen variables were rather poorly correlated with Ellenberg's N except for ammonium concentration, and, in particular, gross N mineralization. Low correlations between the N indicator value and either nitrate or total soil nitrogen content, or net nitrogen N mineralization have already been reported (Schaffers & Sýkora 2000; Diekmann 2003; Mellert & Bernhardt-Römermann 2005) and are hence not surprising. What is less evident, at the first sight, is the combined positive correlation of Ellenberg's N with gross N mineralization and the negative one with net N mineralization. In fact, independence of gross and net rates has yet been reported (Bengtson et al. 2006) as a result from plant-microbial interactions. Especially soils with high microbial activity and high gross N mineralization and immobilization rates coincide with low or negative net N mineralization rates (Bengtsson et al. 2003; Bengtson et al. 2006; Verchot et al. 2001). Moreover, the study by Bengtson et al. (2006) demonstrated the close relationship between gross N transformation rates and spatial variation in total abundance and species composition of the understorey vegetation.

The applied experimental method measuring net N mineralization may only reflect the potential concentrations of mineralized N available for plants, but not the actual amount plants are able to take up (Bengtson et al. 2006). These hidden uptake concentrations may be a possible explanation for the negative relationship between net N mineralization and Ellenberg's N. Given the close positive correlation between gross N mineralization and Ellenberg's N, it can be assumed that plants, despite acting as inferior competitors with

heterotrophic microorganisms (Bengtson et al. 2006), are able to take up gross mineralized N even if the net N mineralization is low or negative. Hence, the gross N mineralization rate is important because it gives information about the constant supply of mineralized N. Last but not least, gross N mineralization turned out as a good indicator for plant available nitrogen in contrast to the more often used net N mineralization.

Ammonium concentrations again were positively correlated with Ellenberg's N in contrast to the negatively correlated nitrate. One reason for the negative relationship of nitrate and Ellenberg's N may be that our investigated soil was nitrogen saturated and that small differences in the concentrations of nitrate were negligible at any specific level. Another explanation would be that if we assume high microbial activity of heterotrophic microorganisms and consequently high gross N mineralization rates, nitrifiers would only have limited access to the ammonium pool, also taken into consideration that they generally act as inferior competitors against heterotrophic microorganisms (Bengtson et al. 2006; Bengtsson et al. 2003). The resulting imbalance of ammonium and nitrate concentrations may cause on the one hand the positive and on the other hand the negative relationship to the corresponding indicator value.

The rather low positive correlation between C/N ratio and Ellenberg's N could also be a result of nitrogen saturation in the mineral soil. Small differences in the C/N ratios of the organic layer among different bed rock types as well as of the forest floor among different pH values were discussed by Leuschner et al. (2006). They explained it with the compensation of low mineralization rates in the mineral soil by higher mineralization rates of the organic layer and nitrogen deposition, respectively (cf. Tab. 2).

The close relationship between measured soil pH-values and indicator value R (Fig. 1) has already been reported in earlier studies (Ellenberg et al. 1992; Thimonier et al. 1994; Schaffers & Šýkora 2000; Diekmann 2003; Mellert & Bernhardt-Römermann 2005; Seidling & Fischer 2008). With respect to light, we assume that the overall low variance in measured radiation income makes understorey species composition of the monitoring plots more or less independent of light availability. Hence a correlation with Ellenberg's L was not detectable.

Comparison of measured variables and indicator values for predicting vital rates of trees

Agreement among models fitted with Ellenberg's indicator values, or with measured variables was poor overall. Such disagreement may partly be due to the low correlations among part of the measured variables and Ellenberg's indicator values. However, even where correlations were high, results were not necessarily consistent. For example, the significant response of

two species to measured pH-values in terms of recruitment did not show up in models using Ellenberg's R. Only in some cases, and particularly where effects of either measured variables or indicator values were especially strong, both types of predictors delivered similar results. One such case is the relationship between gross N mineralization and maple recruitment which is corroborated by a similar relationship between Ellenberg's N and maple recruitment. Overall, our results hence suggest that measured variables capture correlations between gradients in soil characteristics and tree seedling or sapling performance more sensitively than Ellenberg's indicator values.

The decreased sensitivity of the indicator value approach for our data might stem, in part, from the rather small sampling area (cf. Diekmann & Falkengren-Grerup 1998; Gégout & Krizova 2003; Mellert & Bernhardt-Römermann 2005; Wamelink et al. 2005), which eventually increases stochastic effects on the species composition and microsites overriding average conditions of a particular plot. On the other hand, soil attributes may vary at quite small resolutions in calcareous mountain forests, and hence the species composition of larger plots may rather obscure the existing small scale differences. It is worthwhile to mention that some extent of variation in our study is certainly due to the spatial interpolation of the measured soil variables.

Effects of nitrogen on tree sapling performance

With respect to nitrogen in particular, the low correlation between Ellenberg's N and measured variables obviously results from the fact that the indicator represents the simultaneous effect of a couple of interacting soil variables (Schaffers & Sýkora 2000; Diekmann 2003; Wagner et al. 2007). It is interesting to see in this context, that the recruitment of our three study species was indeed correlated to different soil nitrogen variables: gross N mineralization and C/N ratio had the strongest impact on *Acer pseudoplatanus*, nitrate on *Fagus sylvatica*, net N mineralization and nitrate, respectively on *Fraxinus excelsior*. These results imply, for example, that recruitment of maple is generally favoured on fertile soils (cf. Weber-Blaschke et al. 2008). High nitrate concentrations, on the other hand, foster the recruitment of beech and ash seedlings. With respect to growth, sensitivities to the various soil nitrogen indicators varied similarly to recruitment: While *Acer pseudoplatanus* is significantly positively affected by nitrate and net N mineralization and *Fagus sylvatica* by ammonium (cf. Gessler et al. 1998), *Fraxinus excelsior* is negatively correlated to ammonium concentrations. Hence, positive influences of nitrogen supply could only be found for maple and beech, but not for ash. Indeed, Weber-Blaschke et al. (2008) also

found positive relationships between foliar N (which in turn was high at sites with high microbial activity) and growth of maple only, but not for ash.

Overall, the recruitment and growth of all four species seems to be sensitive to nitrogen in the soil in some way, although in different ways. This differential sensitivity might be a key factor enabling their co-existence in these mountain forests, the soils of which consist of a mosaic of microhabitats with varying soil properties. Indeed, small-scale variance in resource supply ratios has repeatedly been demonstrated to be an essential for the common occurrence of tree species in forests (Tokeshi 1999; Nakashizuka 2001; Beckage & Clark 2003).

Vital rates

Niche partitioning, or generally strategies which contribute to the coexistence of different species, may change during the life cycle of plants and different vital rates may respond distinctively to environmental gradients (Nakashizuka 2001, Beckage & Clark 2003). Our results clearly demonstrate such variation. In general, recruitment and growth of all species were more sensitive to soil characteristics than survival. In addition, growth and recruitment not necessarily responded to the same soil attributes. *Acer pseudoplatanus* recruitment, for example, is favoured on fertile habitats indicated by high gross N mineralization and low C/N ratios, whereas seedling and sapling growth of this species is fostered by high nitrate concentrations and net N mineralization. Independence of *Acer pseudoplatanus* growth rates from C/N ratios has also been demonstrated by (Jensen et al. 2008), and similar results have been reported for two other species of the genus maple (Finzi et al. 1998). Similarly, with respect to *Fagus sylvatica*, presence of high nitrate concentrations enhances recruitment whereas ammonium favours growth. In case of *Fraxinus excelsior*, recruitment is negatively correlated with nitrate concentrations and net N mineralization as well as growth with ammonium concentrations. These latter results are somewhat contradictory to findings of Weber-Blaschke et al. (2008) which suggest that ash requires soils with high microbial activity and availability of N and P besides high base saturation (Hofmeister et al. 2004). Nevertheless, as shown by Hofmeister et al. (2004) the distribution of ash is not necessarily affected by high availability of N, but mainly by light availability and competitive interactions. Furthermore, in a comparable study a relationship between foliar N and growth of ash could only be found during the cultivation phase but only for maple in the later pole phase (Weber-Blaschke et al. 2008). For recruitment of ash, measuring base saturation may have been important as it 'is a crucial factor for ash and sycamore mainly during the seedling and sapling stage' (Weber-Blaschke et al. 2008).

Acknowledgements

We thank Doris Pargfrieder and Katharina Diwold for the great commitment during field work and data entry. The lab team of the Chemical Ecology and Ecosystem Research of the University of Vienna provided assistance during soil analyses. Karl Hülber supported our data management. We are also grateful to Bastian Niedrée, Johannes Peterseil, Maria-Theresia Grabner and Johannes Kobler for the great team work during data collection and management. The study was financially supported by the Umweltbundesamt GmbH.

References

- 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. *European Journal of Forest Research* 126: 11-22.
- Beckage, B. & Clark, J. S. 2003. Seedling survival and growth of three forest tree species: The role of spatial heterogeneity. *Ecology* 84: 1849-1861.
- Bengtson, 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.
- Bengtsson, G., Bengtson, P. & Månsson, K. F. 2003. Gross nitrogen mineralization-, immobilization- and nitrification rates as a function of soil C/N ratio and microbial activity. *Soil Biology & Biochemistry* 35: 143-154.
- 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.
- Catovsky, S. & Bazzaz, F. A. 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, F. A. 2002. Nitrogen availability influences regeneration of temperate tree species in the understory seedling bank. *Ecological Applications* 12: 1056-1070.
- De Vries, W., Reinds, G. J., 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.
- Diekmann, M. 2003. Species indicator values as an important tool in applied plant ecology - a review. *Basic and Applied Ecology* 4: 493-506.
- Diekmann, M., Brunet, J., Rühling, A. & Falkengren-Grerup, U. 1999. Effects of Nitrogen Deposition: Results of a Temporal-Spatial Analysis of Deciduous Forests in South Sweden. *Plant Biology* 1: 471-481.
- 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.

- Diekmann, M. & Falkengren-Grerup, U. 1998. A new species index for forest vascular plants: development of functional indices based on mineralization rates of various forms of soil nitrogen. *Journal of Ecology* 86: 269-283.
- Dierschke, H. 1994. *Pflanzensoziologie*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Emmett, B. A. 1999. The impact of nitrogen on forest soils and feedbacks on tree growth. *Water, Air, and Soil Pollution* 116: 65-74.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. & Paulißen, D. 1992. *Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa*. 3rd.ed. *Scripta Geobotanica* 18. Verlag Erich Goltze, Göttingen.
- Erismann, J. W. & De Vries, W. 2000. Nitrogen-deposition and effects on European forests. *Environmental Review* 8: 65-93.
- Falkengren-Grerup, U. 1995a. Long-term changes in flora and vegetation in deciduous forests of southern Sweden. *Ecological Bulletin* 44: 215-226.
- FAO/ISRIC/ISSS. 2006. World reference base for soil resources. *World soil resources reports*. FAO. Rome, FAO: 128.
- Fenn, M. E., Poth, M. A., Aber, J. D., Baron, J. S., Bormann, B. T., Johnson, D. W., Lemly, A. D., McNulty, S. G., Ryan, D. F. & Stottlemyer, R. 1998. Nitrogen excess in North American ecosystems: predisposing factors, ecosystem response, and management strategies. *Ecological Applications* 8: 706-733.
- Finzi, A. C., Van Breemen, N. & Canham, C. D. 1998. Canopy tree–soil interactions within temperate forests: Species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological Applications* 8: 440-446.
- 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.
- Gégout, J.-C. & Krizova, E. 2003. Comparison of indicator values of forest understory plant species in Western Carpathians (Slovakia) and Vosges Mountains (France). *Forest Ecology and Management* 182: 1-11.
- Gessler, A., Schneider, S., Von Sengbusch, D., Weber, P., Hanemann, U., Huber, C., Rothe, A., Kreutzer, K. & Rennenberg, H. 1998. Field and laboratory experiments on net uptake of nitrate and ammonium by the roots of spruce (*Picea abies*) and beech (*Fagus sylvatica*) trees. *New Phytologist* 138: 275-285.
- Gilliam, F. S. 2006. Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. *Journal of Ecology* 94: 1176-1191.
- Henry, M., Stevens, H., Bunker, D. E., Schnitzer, S. A. & Carson, W. P. 2004. Establishment limitation reduces species recruitment and species richness as soil resources rise. *Journal of Ecology* 92: 339- 347.

- Hofmeister, J., Mihaljevic, M. & Hosek, J. 2004. The spread of ash (*Fraxinus excelsior*) in some European oak forests: an effect of nitrogen deposition or successional change? *Forest Ecology and Management* 203: 35-47.
- 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, P. E. 1996. Herbivory, plant regeneration, and species coexistence. *Journal of Ecology* 84: 609-615.
- Jensen, J. K., Rasmussen, L. H., Raulund-Rasmussen, K. & Borggaard, O. K. 2008. Influence of soil properties on the growth of sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.) in Denmark. *European Journal of Forest Research* 127: 263-274.
- Käfer, J. & Witte, J.-P. M. 2004. Cover-weighted averaging of indicator values in vegetation analyses. *Journal of Vegetation Science* 15: 647-652.
- Kandeler, E. & Gerber, H. 1988. Short-term assay of soil urease activity using colorimetric 460 determination of ammonium. *Biol. Fertil. Soils* 6: 68-72.
- Katul, G. G., Porporato, A., Nathan, R., Siqueira, M., Soons, M. B., Poggi, D., Horn, H. S. & Levin, S. A. 2005. Mechanistic Analytical Models for Long-Distance Seed Dispersal by Wind. *The American Naturalist* 166: 368-381.
- Kupferschmid, A. D. & 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.
- Kutter, M. & Gratzler, G. 2006. Neue Methoden zur Abschätzung der Samenverbreitungsdistanzen von Waldbäumen am Beispiel der Verbreitung von *Picea abies*, *Abies alba* und *Fagus sylvatica*. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 123: 103-120.
- Leuschner, C. & Rode, M. W. 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.
- Leuschner, C., Meier, I. C. & Hertel, D. 2006. On the niche breadth of *Fagus sylvatica*: soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. *Annals of Forest Science* 63: 355-368.
- Mellert, K. H. & Bernhardt-Römermann, M. 2005. Helfen Ellenberg-Zeigerwerte bei der Abschätzung des Nitrataustragsrisikos in Wäldern? *Waldökologie online* 2: 36-43.
- 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 & Evolution* 16: 205-210.

- Nathan, R., Safriel, U. N. & Noy-Meir, I. 2001. Field validation and sensitivity analysis of a mechanistic model for tree seed dispersal by wind. *Ecology* 82: 374-388.
- Philip, G. M. & Watson, D. F. 1982. A Precise Method for Determining Contoured Surfaces. *Australian Petroleum Exploration Association Journal* 22: 205-212.
- Ribbens, E., Pacala, S. W. & Silander, J. A. 1994. Recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of seedling dispersal. *Ecology* 75: 1794-1806.
- Schaffers, A. P. & Sýkora, K. V. 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science* 11: 225-244.
- Sefcik, L. T., Zak, D. R. & Ellsworth, D. S. 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.
- Seidling, W. & Fischer, R. 2008. Deviances from expected Ellenberg indicator values for nitrogen are related to N throughfall deposition in forests. *Ecological Indicators* 8: 639-646.
- Skarpaas, O. & Shea, K. 2007. Dispersal patterns, dispersal mechanisms, and invasion wave speeds for invasive thistles. *The American Naturalist* 170: 421-430.
- Thimonier, A., Dupouey, J. L., Bost, F. & Becker, M. 1994. Simultaneous eutrophication and acidification of a forest ecosystem in North-East France. *New Phytologist* 126: 533-539.
- 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: 468-479.
- Tokeshi, M. 1999. *Species Coexistence (Ecological and Evolutionary Perspectives)*. Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH, Berlin.
- Van Dobben, H. F., Ter Braak, C. J. F. & Dirkse, G. M. 1999. Undergrowth as a biomonitor for deposition of nitrogen and acidity in pine forest. *Forest Ecology and Management* 114: 83-95.
- Verchot, L. V., Holmes, Z., Mulon, L., Groffmann, P. M. & Lovett, G. M. 2001. Gross vs net rates of N mineralization and nitrification as indicators of functional differences between forest types. *Soil Biology & Biochemistry* 33: 1889-1901.
- Wagner, M., Kahmen, A., Schlumprecht, H., Audorff, V., Perner, J., Buchmann, N. & Weisser, W. W. 2007. Prediction of herbage yield in grassland: How well do Ellenberg N-values perform a comparison with other approaches? *Applied Vegetation Science* 10: 15-24.
- Walters, M. B. & Reich, P. B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81: 1887-1901.

- Wamelink, G. W. W., Goedhart, P. W., Van Dobben, H. F. & Berendse, F. 2005. Plant species as predictors of soil pH: Replacing expert judgement with measurements. *Journal of Vegetation Science* 16: 461-470.
- Watson, D. F. & Philip, G. M. 1985. A Refinement of Inverse Distance Weighted Interpolation. *Geoprocessing* 2: 315-327.
- Weber-Blaschke, G., Heitz, R., Blaschke, M. & C. Ammer, C. 2008. Growth and nutrition of young European ash (*Fraxinus excelsior* L.) and sycamore maple (*Acer pseudoplatanus* L.) on sites with different nutrient and water statuses. *European Journal of Forest Research* 127: 465-479

Tab.1 Maximum, median, minimum, mean values and standard deviation of the dependent variables in case of recruitment (a) the number of 1 - 5 year old seedlings and saplings recorded in 2007; survival (b) the ratio of the number of 4 – 9 year old juveniles recorded in 2007 to the number of 1-5 year old seedlings and saplings recorded in 2004; growth (c) the mean terminal shoot increment of the years 2006 and 2007 seedlings and juveniles of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica*. n is the number of sampled plots for recruitment (a) (with the number of plots with at least one of the species in brackets) and the number of individuals for survival (recorded in 2007) (b) and growth (c).

a)	n	Max	Median	Min	Mean	SD
<i>Fagsylv</i>	106(24)	7	0	0	0,4	1,1
<i>Acepseu</i>	106(84)	10	2	0	1,9	1,8
<i>Fraxexc</i>	106(61)	6	1	0	0,9	1,1
b)						
<i>Fagsylv</i>	16	1	0	0	0,3	0,4
<i>Acepseu</i>	38	1	1	0	0,6	0,4
<i>Fraxexc</i>	95	1	0,5	0	0,4	0,4
c)						
<i>Fagsylv</i>	71	5	1,3	0,2	1,5	1
<i>Acepseu</i>	243	11,5	1,8	0,2	2,2	1,8
<i>Fraxexc</i>	89	8	2	0,3	2,1	1,3

Tab.2 Maximum, median, minimum, mean values and standard deviation of measured environmental variables (a); Micro relief properties were measured for each monitoring plot using an iron rod. A positive value of this index suggests a convex, a negative one a concave surface. Radiation [W/m^2] was measured during cloudy conditions at a height of one metre above each monitoring plot. C/N ratio, NO_3^- [mg/kg], NH_4^+ [mg/kg] and pH are averages for two measurements (May and August 2007). Samples for gross_min and net_min [mg/kg] refer to measurements from August 2007. Each sample was pooled from three subsamples taken at the corners of each 5 x 5 m field of the monitoring plot. Litter was removed and 5 x 5 x 5 cm soil cores from the mineral topsoil were taken. Measurements were spatially extrapolated for each subplot by inverse distance weighting. Maximum, median, minimum, mean values and standard deviation of Ellenberg indicator values b); Unweighted averages of Ellenberg indicator values were calculated by the arithmetical mean of indicator values per plot. Therefore the percentage cover of each species in a monitoring plot was transformed to presence/absence data. Indifferent or unknown indicator values were not considered for analyses.

a)	Max	Median	Min	Mean	SD
Relief	7,3	0,1	-6,3	0	2,5
pH	6,1	5	3,4	5	0,7
Radiation	23,6	16,5	11,6	16,8	2,8
C/N ratio	20,3	14,8	13,1	14,9	1
Gross_min	24,4	6,7	1,3	8	5,3
Net_min	0,7	-2	-12,1	-2,7	2,2
NH_4^+	7	3,4	2,1	3,6	1
NO_3^-	22,2	15	2,2	14,5	4

b)					
R	8,7	7,1	0	6,8	1,3
L	6,7	3,9	1	3,7	1,3
N	7	5,1	2,3	5,1	1,5

Tab.3 Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models relating seed input and relief plus measured abiotic variables (a), or seed input and relief plus Ellenberg's indicator values (b) to the recruitment of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica*. Significance was evaluated by comparing differences in deviance among models including or excluding the respective variable to a chi-square distribution with one degree of freedom. Values in brackets indicate goodness of fit of the respective multiple regression models (bMOs, nMOs, ibMOs, inMOs – see text for explanations) where R^2 is 1-(ResidualDeviance/NullDeviance). Asterisks indicate significance values: ***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05.

a)	Acer	Frax	Fagus	b)	Acer	Frax	Fagus
Seed							2.828* (0.253)
Relief		0.102* (0.073)	-12.140** (0.342)			0.102* (0.073)	-14.492** (0.253)
pH	1.702** (0.091)		12.116*** (0.342)	R	1.120* (0.145)		
Radiation			0.133** (0.342)	L			9.083*** (0.253)
C/N ratio	-5.468** (0.159)		134.680* (0.389)	N	2.610** (0.194)		
Gross_min	88.153*** (0.171)						
Net_min		-4.463* (0.130)	-4.938* (0.374)				
NH ₄ ⁺							
NO ₃ ⁻	-2.544* (0.120)	-2.652* (0.146)	7.955** (0.412)				

Tab.4 Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models relating relief plus measured abiotic variables (a), or relief plus Ellenberg's indicator values (b) to the 3-year survival of seedlings and juveniles of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica*. Significance was evaluated by comparing differences in deviance among models including or excluding the respective variable to an F distribution with the appropriate degrees of freedom. Values in brackets indicate goodness of fit of the respective multiple regression models (bMOs, nMOs, ibMOs, inMOs – see text for explanations) where R^2 is 1-(ResidualDeviance/NullDeviance). Asterisks indicate significance values: ***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05.

Anhang

a)	Acer	Frax	Fagus	b)	Acer	Frax	Fagus
Relief	0.065* (0.119)				0.069** (0.381)		
pH		-0.218* (0.109)	-0.411** (0.262)	R	-1.635*** (0.381)		
Radiation				L			
C/N ratio			1.040* (0.410)	N			
Gross_min							
Net_min							
NH ₄ ⁺							
NO ₃ ⁻							

Tab.5 Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models relating relief plus measured abiotic variables (a), or relief plus Ellenberg's indicator values (b) to the shoot growth of seedlings and juveniles of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica*. Significance was evaluated by comparing differences in deviance among models including or excluding the respective variable to an F distribution with the appropriate degrees of freedom. Values in brackets indicate goodness of fit of the respective multiple regression models (bMOs, nMOs, ibMOs, inMOs – see text for explanations) where R² is 1-(ResidualDeviance/NullDeviance). Asterisks indicate significance values: ***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05.

a)	Acer	Frax	Fagus	b)	Acer	Frax	Fagus
Relief							
pH	-0.182* (0.026)			R	-1.839* (0.034)		
Radiation		-1.783* (0.084)		L			
C/N ratio				N	4.647*** (0.079)		
Gross_min							
Net_min	2.429** (0.062)						
NH ₄ ⁺		-20.390* (0.156)	1.518** (0.096)				
NO ₃ ⁻	3.931** (0.069)						

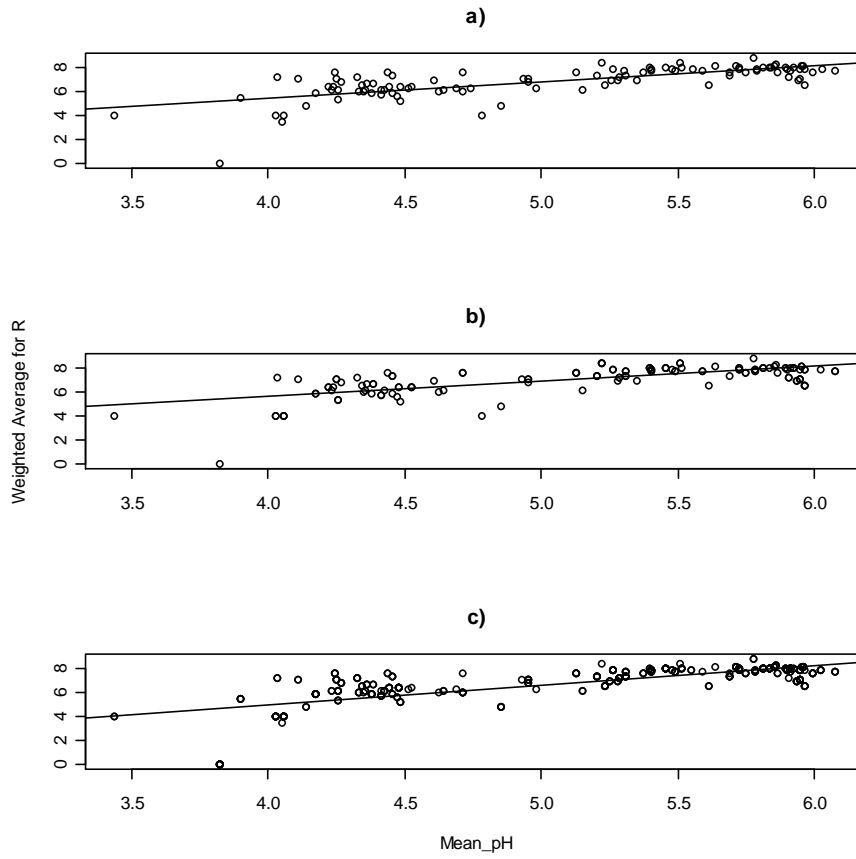
Tab.6 Coefficients of predictor variables obtained from Generalized Linear Models relating relief and species identity plus measured abiotic variables (a), or relief and species identity plus Ellenberg's indicator values (b) to the survival and shoot growth of seedlings and juveniles of *Acer pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior* and *Fagus sylvatica*. Significance was evaluated by comparing differences in deviance among models including or excluding the respective variable to an F distribution with the appropriate degrees of freedom. Values in

Anhang

brackets indicate goodness of fit of the respective multiple regression models (bMOs, nMOs, ibMOs, inMOs – see text for explanations) where R^2 is 1-(ResidualDeviance/NullDeviance). Asterisks indicate significance values: ***P<0.001, **P<0.01, *P<0.05.

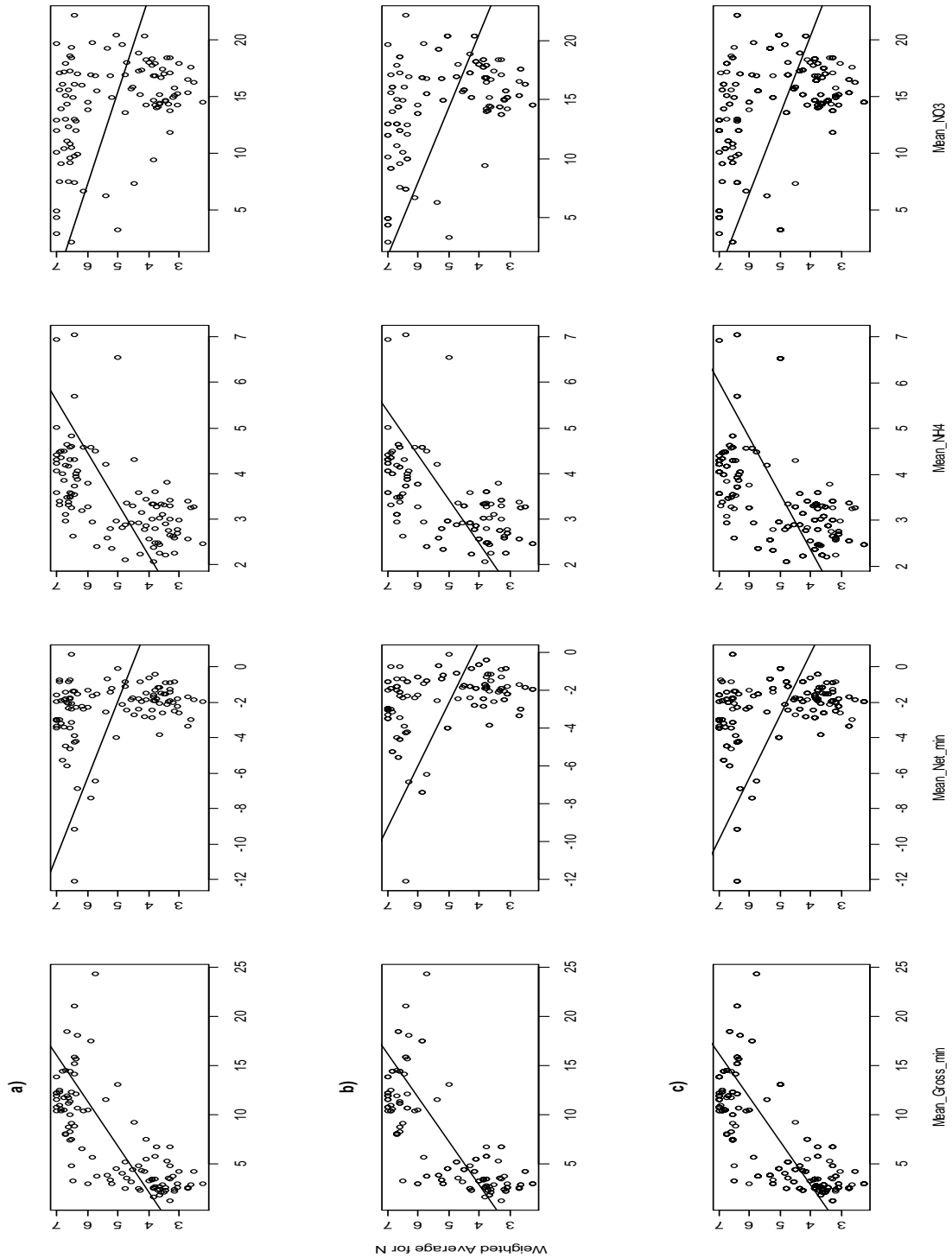
a)	Survival	Growth	b)	Survival	Growth
Relief		1.796* (0.047)		0.952* (0.241)	1.785* (0.043)
pH	-0.213*** (0.239)	-0.116* (0.047)	R	-0.128* (0.241)	
Radiation			L	-0.977* (0.241)	
C/N ratio		-2.119* (0.072)	N		
Gross_min					
Net_min		2.715*** (0.078)			
NH ₄ ⁺	-1.569* (0.282)	1.735* (0.094)			
NO ₃ ⁻					
<i>Acepseu</i>					
<i>Fraxexc</i>	-0.207* (0.239)			-0.223** (0.241)	
<i>Fagsylv</i>	-0.306** (0.239)	-0.283** (0.047)		-0.329** (0.241)	-0.284** (0.043)
C/N ratio: <i>Fraxexc</i>		-0.172* (0.072)			
C/N ratio: <i>Fagsylv</i>	0.298* (0.291)				
NH ₄ ⁺ : <i>Fraxexc</i>		-0.249* (0.094)			

Fig.1 Correlation coefficients between unweighted average of Ellenberg's indicator value R and measured soil pH values in case of recruitment (a) survival (b) and growth (c).



Anhang

Fig.2 Correlation coefficients between unweighted averages of Ellenberg's indicator value N and measured soil nitrogen variables in case of recruitment (a) survival (b) and (c) growth. Gross_min [mg/kg] - gross nitrogen mineralization; Net_min [mg/kg] - net nitrogen mineralization; mean_NH4 [mg/kg] - mean ammonium concentrations; mean_NO3 [mg/kg] - mean nitrate concentrations.



Zusammenfassung

In einer Zusammenarbeit der Universität Wien mit dem Umweltbundesamt wurden im Zuge des Langzeitmonitoring (ICP-IM) Vegetationsveränderungen in Hinblick auf Luftschadstoffe untersucht. Vorrangiges Ziel dieser Arbeit ist, die unterschiedlichen Stickstoffeffekte auf die Baumverjüngung auf Basis von bodenchemischen Daten und Ellenbergs Zeigerwerten zu untersuchen.

Die Erhebungen wurden an zwei Dauerflächen (IPs) an unterschiedlichen Standorten (IP1 am Plateau eines ehemaligen Fichtenforstes und IP2 am Hang eines naturnahen Bergwaldes) durchgeführt. Bodenproben des A-Horizonts wurden auf NH_4^+ , NO_3^- , C/N Verhältnis, Brutto- und Nettomineralisierung und pH-Wert analysiert. Für die Abschätzung der abiotischen Verhältnisse wurden Parameter wie das Mikrorelief und die Strahlungsdurchlässigkeit auf die Waldbodenvegetation gemessen und der Sameneintrag berechnet. Die Effekte der abiotischen und bodenchemischen Faktoren auf die Baumverjüngung von Berg-Ahorn (*Acer pseudoplatanus*), Gewöhnlicher Esche (*Fraxinus excelsior*), Rot-Buche (*Fagus sylvatica*) und Gewöhnlicher Fichte (*Picea abies*) wurden mittels Regressionsanalysen (Generalized Linear Models) getestet. Vergleichsweise wurden Analysen mit den korrespondierenden Zeigerwerten nach Ellenberg durchgeführt.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die Stickstoffverfügbarkeit einen deutlichen Effekt auf die Keimung der verschiedenen Baumarten ausübt. Die Baumarten reagieren differenziert und bevorzugen unterschiedliche Stickstoffquellen als Regenerationsnischen. In Bezug auf das Überleben der Keimlinge konnte nur für eine Baumart ein schwach signifikanter Zusammenhang mit der Stickstoffverfügbarkeit festgestellt werden. Beim Wachstum reagierte wiederum jede Baumart unterschiedlich stark auf eine Stickstoffvariable. In Bezug auf die verschiedenen Lebenszyklusstadien (Keimung, Überleben, Wachstum) erfolgte eine unterschiedliche Einnischung der jeweiligen Baumarten hinsichtlich verschiedener Stickstoffvariablen. Nur für den pH Wert und die Bruttomineralisierung konnte ein enger Zusammenhang zwischen den gemessenen Werten den jeweilig korrespondierenden Zeigerwerten gefunden werden. Unter den verschiedenen Variablen, die den Stickstoffgehalt der Böden beschreiben, scheint daher die Bruttomineralisierung ein besonders guter Indikator für den für Pflanzen tatsächlich verfügbaren Stickstoff zu sein.

Curriculum vitae

Pröll Gisela

Geburtsdatum: 10.06.1984
Geburtsort: Linz, Österreich

Schul- und Berufsbildung

2002 - 2009 Studium der Ökologie, Universität Wien mit Schwerpunkt Naturschutz und Vegetationsökologie
Jänner - Juni 2008 Auslandsaufenthalt Dänemark, University of Århus
1994 - 2002 Europagymnasium Linz – Auhof mit Schwerpunkt in den Naturwissenschaften

Berufliche Erfahrungen

September 2009 Österreichische Naturschutzjugend Haslach, Endbericht zur Interviewreihe zum Thema Jagd und Naturschutz, Bericht über „Ökosystemleistungen im Grenzraum zu Südböhmen“
Juli 2008 ÖNJ Haslach, Qualitative Interviews mit diversen Interessensvertretern zum Thema „Jagd und Naturschutz“
15. Juli - 15. August 2008 Umweltbundesamt GmbH, Wiederholungsaufnahme von 70 Vegetations-Monitoringflächen am IM Standort Zöbelboden
2. Mai – 30. Oktober 2007 E.C.O. Institut für Ökologie GmbH, Biotopkartierung Salzburg
August 2007 ÖNJ Haslach, Qualitative Interviews zum Thema „Jagd und Naturschutz“
1. Juli – 31. Dezember 2007 UBA GmbH, Wiederholungsaufnahme von Dauerflächen am IM Standort Zöbelboden im Zuge der Diplomarbeit
März – Juni 2007 Persönliche Studienassistentin für eine spastisch behinderte Studierende im Fach Zoologie
September 2006 Firma Degner, Garten- und Objektbetreuungsfirma
8. August - 30. September 2005 Amt der Landesregierung OÖ, Cross Compliance Betriebskontrollen in OÖ