

# **Sycamore maple wooded pastures in the Northern Alps:**

## **Biodiversity, conservation and cultural history**

**Inauguraldissertation  
der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Bern**

**vorgelegt von**

**Thomas Kiebacher**

**von Brixen (Italien)**

**Leiter der Arbeit:**

**Prof. Dr. Christoph Scheidegger**

**Dr. Ariel Bergamini**

**PD Dr. Matthias Bürgi**

**WSL Swiss Federal Research Institute, Birmensdorf**



# **Sycamore maple wooded pastures in the Northern Alps:**

## **Biodiversity, conservation and cultural history**

**Inauguraldissertation  
der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Universität Bern**

**vorgelegt von**

**Thomas Kiebacher**

**von Brixen (Italien)**

**Leiter der Arbeit:**

**Prof. Dr. Christoph Scheidegger**

**Dr. Ariel Bergamini**

**PD Dr. Matthias Bürgi**

**WSL Swiss Federal Research Institute, Birmensdorf**

**Von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät angenommen.**

**Bern, 13. September 2016**

**Der Dekan:  
Prof. Dr. Gilberto Colangelo**





*Meinen Eltern,  
Frieda und Rudolf*



# Contents

Abstract .....	9
Introduction.....	11
Context and aims.....	13
The study system: Sycamore maple wooded pastures.....	13
Biodiversity.....	15
Conservation .....	17
Cultural history .....	20
References.....	22
Chapter 1 .....	33
Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures	
Chapter 2 .....	79
Epiphyte species richness in a sylvo-pastoral system: Contrasting effects of connectivity, tree structure and environmental conditions on bryophytes and lichens	
Chapter 3 .....	127
Solitary trees increase the diversity of vascular plants and bryophytes on pastures	
Chapter 4 .....	167
Die Kulturgeschichte der Bergahornweiden (The cultural history of sycamore maple wooded pastures)	
Chapter 5 .....	231
Knowledge transfer and sensitisation activities	
Conclusions and outlook .....	245
Acknowledgements .....	247
Erklärung .....	251
Curriculum vitae .....	253



## Abstract

Sycamore maple wooded pastures are a traditional land management system in the montane region of the northern European Alps. So far they have hardly been recognized as a distinct cultural landscape and they have been neglected from biodiversity research and from a conservation perspective. At six sites along the main area of occurrence of sycamore maple wooded pastures in the montane region of the northern Alps I assessed (1) the biodiversity of epiphytic bryophytes and lichens on the sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) trees; (2) the effects of a range of variables on species richness of these organisms considering various functional subgroups; (3) driving factors for the occurrence of three focal species of major conservation concern (*Tayloria rudolphiana*, *Orthotrichum rogeri*, *Lobaria pulmonaria*); (4) the effects of the trees on the ground vegetation (vascular plants and bryophytes); and, (5) the cultural and historical background of the system, i.e. its spatial and structural evolution, management practices, usage of the trees, and how sycamore maple wooded pastures are perceived and appraised by the local communities.

Sycamore maple wooded pastures were found to be characterized by an outstandingly high biodiversity, including many red-listed species. A total number of 899 species on the trees and pastures surveyed were found. On a single tree up to 60 bryophyte or 67 lichen species may occur. Bryophytes and lichens as well as their functional subgroups were differently and sometimes contrastingly affected by tree parameters, environmental variables and connectivity measures. Most strikingly, connectivity to neighbouring trees was crucial for lichens but not for bryophytes. However, the occurrence of the bryophyte species *T. rudolphiana* was also found to depend on connectivity at small spatial scales whereas the lichen *L. pulmonaria* did not. In contrast to most other species the pioneer bryophyte species *O. rogeri* was more frequent on younger trees. The ground vegetation was also very species rich with up to 60 bryophyte species and 74 vascular plant species per plot (30 m<sup>2</sup>). The sycamore maple trees had a strong positive effect on alpha- and beta-diversity of the ground vegetation, even on intensively managed pastures. Within the last 100 years the area occupied by sycamore maple wooded pastures generally decreased and at many sites young trees are scarce today. In historical times the main function of the trees was to provide shelter for grazing animals and the leaves were economically important as they were used as litter. Although nowadays the sycamore maple trees lost most of their economic importance, farmers and local communities generally still have a positive attitude towards them.

Sycamore maple wooded pastures are a unique sylvo-pastoral ecosystem where the trees are keystone structures for biodiversity because they foster high species richness at small spatial scales. For the conservation of high overall species richness and of threatened species it is crucial to sustain a wide range of tree sizes and ages in sufficient densities. Specific conservation policies need to be established for a sustainable long-term preservation of sycamore maple wooded pastures. These policies may consist in creating financial incentives for the plantation of trees and the process of creating public awareness, which has successfully been initiated in the course of this PhD project, should be advanced.



## Introduction

### Context and aims

In the course of the Neolithic revolution which started about 12'500 years ago (Barker 2009) man's impact on nature drastically changed (Simmons 2011). Before, man as a hunter and gatherer, similar to animals, merely reduced the abundance of species which served his uses (Marsh 1864, Foley et al. 2013) and extirpated probably some large mammals at the end of the Pleistocene (e.g. Alroy 2001). Then, the shift to the systematic production of food in settled agriculture considerably disturbed the natural (without human influence) turnover of species, i.e. natural rate of extinction and emergence of new species. The transition to settled agriculture drastically reduced and even extirpated some species but also promoted the evolution of new taxa (Marsh 1864, Goudie 2013), which was driven primarily by the creation of new habitats and the destruction of natural ones (Goudie 2013).

The invention of agricultural practises allowed a strong expansion of the human population (Gupta 2004). Nowadays in large areas of the world's land surface, like for example in central Europe, hardly any patch of land can be found which is not directly influenced by human activities (Ellenberg and Leuschner 1996). Compared to the natural state, man-made habitats host different assemblages of species and the species richness of these communities can be either strongly reduced or increased (Bazzaz 1983) depending on a range of factors of which management intensity (e.g. in terms of nutrient input) is among the most important (Klimek et al. 2007). Man-made sylvo-pastoral systems, for instance, are among the most species-rich habitats in Europe (Kull and Zobel 1991, Beaufoy 1998, Sammul et al. 2008, Miklín and Čížek 2014). The high species richness of these systems can be explained by a generally low management intensity in combination with disturbances of intermediate frequency and intensity (see Huston 1979, 1994) by the grazing animals and a high structural heterogeneity at small spatial scales leading to high small scale variations in microclimate (Manning et al. 2006, Lindborg et al. 2008, Buttler et al. 2009, Luick 2009, Bergmeier et al. 2010, Hartel et al. 2013, Oldén et al. 2016).

Sylvo-pastoral systems comprise various types of pastoral woodlands which differ in climate, stand structure, tree density, tree species composition and land-use types (Bergmeier et al. 2010). Some pastoral woodland types, like the Fennoscandian wooded pastures (Annex I Code of the EU habitat directive: 9070; Council of the European Commission 1992) or the Iberian Dehesas (6310) are quite well studied and recognised by conservation policies, whereas others received little attention up to now (Bergmeier et al. 2010). Sycamore maple wooded pastures are a traditional land management system of the European Alps but so far they have widely been ignored from biodiversity research as well as from a conservation perspective.

The objective of my PhD thesis was to have an in-depth look at this unique system: to reveal the organisms it hosts, to study their ecology as well as the relations between species richness and environmental conditions, and, to explore the cultural background and the spatial and structural evolution of the system. Furthermore, the study shall draw public- and conservation authorities' attention to this valuable ecosystem that had hitherto been neglected. The specific aims of the study are:

- To examine the species richness of bryophytes, lichens and vascular plants in sycamore maple wooded pastures.
- To test which factors affect the diversity of different taxonomical and functional groups within the system in order to provide basic knowledge for their conservation.
- To test which factors need to be considered for an effective conservation of three priority species of conservation concern, i.e. the bryophytes *Tayloria rudolphiana* and *Orthotrichum rogeri* and the lichen *Lobaria pulmonaria*.
- To shed light on the cultural history, on the spatial and structural changes of the system and on its valuation by local communities.
- To build public awareness of the high conservation value of sycamore maple wooded pastures as biodiversity hotspot, as traditional management system with a high cultural value and as habitat of rare and threatened species.

This thesis is an interdisciplinary study. It combines biodiversity research and conservation biology with cultural history. The results of the cultural history assessment provided important information for the studies on biodiversity and its conservation. The scientific publications on biodiversity and conservation (Chapters 1-3) are the backbone of this thesis. The section on cultural history will be published as part of a book in the 'Bristol-Schriftenreihe'. It is therefore written in German but supplemented with an English abstract (Chapter 4). Chapter 5 provides a documentation of sensitisation activities and products for the transfer of knowledge resulting from the project that were initiated with the aim to create public awareness and acceptance.



### The study system: Sycamore maple wooded pastures

Sycamore maple wooded pastures are a traditional land management system in the montane region of the northern European Alps. These man-made habitats have a parkland-like structure where the scattered sycamore maple trees (*Acer pseudoplatanus*) form impressive elements of the landscape (Fig. 1).



**Fig. 1.** Sycamore maple wooded pasture at the site Reichenbachtal (Bern, Switzerland).

Following Bergmeier et al. (2010) sycamore maple wooded pastures can be assigned to the montane nemoral old-growth wood pastures. The sycamore maple trees provide shelter for the grazing animals and in former times they were used for different purposes (Fig. 2). Nowadays, however, they have lost most of their economic importance and sycamore maple wooded pastures are threatened by ongoing land-use changes such as abandonment which leads to forest ingrowth or management intensification (Munk 2007). Many of the trees in sycamore maple wooded pastures are very old: tree ages of more than 600 years were reported (Munk 2007). Hence this sylvo-pastoral system may exist since hundreds of years, but little is known about its origin, its spatial and structural evolution and its importance for the local communities over time.

## INTRODUCTION

The sycamore maple trees are usually densely covered with bryophytes and lichens (Fig. 3) and they host rare and threatened species like for example the moss *Tayloria rudolphiana* (Garov.) Bruch & Schimp. (Splachnaceae, Bryophyta). Most of the few records of this high priority species (Council of the European Commission 1992) are from sycamore maple wooded pastures (Grims 1999, Weddeling et al. 2005, Hofmann et al. 2006, Offner 2015). So far, however, knowledge about species richness and composition of the bryophyte and lichen communities on sycamore maple wooded pastures is scarce.



**Fig. 2.** Objects made of sycamore maple wood: **(A)** Bowl for the fermentation of bread dough (Salzburg, Austria). **(B)** Horn sledge (Bern, Switzerland).

The natural vegetation on sycamore maple wooded pastures in the montane region of the northern Alps would mainly consist of mixed coniferous forest: spruce (*Picea abies*) and fir (*Abies alba*) intermixed with sycamore maple and European beech (*Fagus sylvatica*; Munk 2007, Huber 2009). Naturally open stands of sycamore maple occur on gravel soils on steep, instable slopes (Ulmo-aceretum Issler 1926) or in small patches along mountain streams, both characterized by periodical gravel depositions (Moor 1975, Kutschera and Lichtenegger 2002). *Acer pseudoplatanus* tolerates such events much better than other tree species such as *Picea abies* or *Fagus sylvatica* and it can persist on gravel soils providing only a thin organic topsoil (Czell et al. 1966, Moor 1975, Munk 2007). Sycamore maple trees have the capacity to form adventitious roots and they withstand gravel depositions of more than 1 m (Sprenger 2003). Such naturally open stands of sycamore maple may host similar epiphyte communities and they may be the original habitat of the communities developed on the trees in sycamore maple wooded pastures. In contrast, the ground vegetation of such natural stands is very different from the ground vegetation in sycamore maple wooded pastures (Moor 1975).





**Fig. 3.** Dense bryophyte and lichen cover on sycamore maple trees at Glemmtal (Salzburg, Austria).

## Biodiversity

Biodiversity - the short-form for biological diversity - can be defined as the variety of life on earth (Bibby et al. 1992, Gaston 1996). Biodiversity can be described at different hierarchical levels (Dobson 1996, Groom et al. 2006), ranging from the diversity of alleles to the diversity of landscapes (Dobson 1996, Diaz et al. 2006, Groom et al. 2006); e.g. genetic (neutral and adaptive)- , population-, species-, -community or ecosystem diversity (Crandall et al. 2000, Diaz et al. 2006, Holderegger et al. 2006). Furthermore at each of these levels the diversity can be concentrated into functional entities (e.g. Geist 2011). Most often in biodiversity research the species level is considered which is probably the most intuitive level to quantify biodiversity and this study concentrates on this level.

Species richness can be considered as a proxy of diversity of species where species richness is simply the total number of species in a defined space at a given time (e.g. Abe et al. 1997). The processes underlying species richness observed within a certain spatial unit are complex. Many factors such as water availability, productivity of the system, climate, environmental heterogeneity, disturbance regimes, area, habitat continuity, functional connectivity between populations, biotic interactions as well as historical processes such as fragmentation-, geological- and climatic history and phylogenetic niche conservatism were found to be important drivers of species richness (Löbel et al. 2006, Field et al. 2009, Stein et al. 2014). Moreover these factors frequently interact with each other and their effect and importance vary among taxonomic groups and among spatial scales (Field et al. 2009).

Nowadays biodiversity is in serious decline and this decline is mainly caused by the resource demands of the growing human population (Sala *et al.* 2000; Gaston 2005). Species extinction, however, is a natural process of evolution and also occurs without human activity (Darwin 1859, Raup 1994). Since the beginning of industrialisation, however, biodiversity loss has accelerated massively (Steffen et al. 2015). Today species are becoming extinct at a

rate which is estimated to be 100-1000 higher than the natural extinction rate (Rockström et al. 2009). At present it is estimated that more than 100 species per million species are driven to extinction per year (Rockström et al. 2009).

The Convention on Biological Diversity (United Nations 1992) which was opened for signature at the UN Earth Summit in Rio de Janeiro in 1992 and which entered into force 1993 created a broad awareness of this 'biodiversity crisis', i.e. that we are actually facing a man-made mass extinction (the 6<sup>th</sup> mass extinction; Leakey 1995; Dirzo & Raven 2003).

Soon after the 1992 Earth Summit in Rio de Janeiro the focus of research changed from documenting the decline of biodiversity to study how biodiversity loss might impact the dynamics and functioning of ecosystems and the supply of goods and services (Cardinale et al. 2012). Biodiversity was found to be positively related to ecosystem functioning, productivity and stability (Chapin et al. 2000, Hooper et al. 2005, Diaz et al. 2006, Cardinale et al. 2012, Sala et al. 2012). Biodiversity is nowadays widely accepted to form the base of human well-being and biodiversity conservation is high up on the agendas of policy makers (Groom et al. 2006, Cardinale et al. 2012). Land-use changes that are currently affecting sycamore maple wooded pastures (Schröck et al. 2013) were identified to be among the major threats to biodiversity (Sala et al. 2000, Diaz et al. 2006) and management intensification is one of the main drivers of biodiversity loss in agricultural systems (Tasser and Tappeiner 2002, Mooney et al. 2005, Niedrist et al. 2009). This is especially alarming, because biodiversity in agricultural system is a key component for their long-term sustainability (Scherr and McNeely 2008, Jackson et al. 2009).

Sycamore maple wooded pastures have been supposed to be very species-rich, especially in epiphytic bryophytes and lichens (Geiger 1901; personal communication Heike Hofmann, Norbert Schnyder). Epiphytic bryophytes and lichens play an important role in a wide range of ecosystems since they affect ecological processes (Sillett and Antoine 2004, Bartels and Chen 2012, Ellis 2012) such as water and nutrient cycles, the canopy microclimate, the food web and thus the diversity of other groups of organisms such as slugs, insects or spiders (Sollins et al. 1980, Knops et al. 1991, 1996, Antoine 2004, Sillett and Antoine 2004, Flaherty et al. 2010, Bartels and Chen 2012, Ellis 2012). Whereas in the tropics vascular plants substantially contribute to the diversity and abundance of epiphytes (Barthlott et al. 2001, Kreft et al. 2004, Küper et al. 2004), in temperate and boreal climate zones poikilohydric bryophytes and lichens are the most diverse and dominant groups of organisms of the epiphyte vegetation (Bartels and Chen 2012, Ellis 2012, Dittrich et al. 2013).

The species richness of epiphytic bryophytes and lichens has been shown to be affected by tree and stand characteristics (Fritz et al. 2009, Nascimbene et al. 2009, Király et al. 2013, Ódor et al. 2013), climate (Sillett and Antoine 2004, Heylen et al. 2005, Hylander et al. 2005, Marini et al. 2011, Aragón et al. 2012), as well as habitat continuity, patch size and connectivity (Sillett et al. 1995, Löbel et al. 2009, Johansson et al. 2012, Bradshaw et al. 2015). However, most of these studies were performed in forest ecosystems. In semi-open habitats, like sycamore maple wooded pastures, where trees represent habitat islands for epiphytes the relationship between species richness and environmental factors might be

different. Furthermore, compared to trees in closed stands, free-standing trees are subjected to very different environmental conditions (Barkman 1958, Rose 1992). Especially light, temperature and humidity vary more strongly and differently along the vertical gradient of the tree and from the outer to the inner crown (Barkman 1958, Sillett et al. 1995).

In temperate zones biodiversity assessments of epiphytes are usually performed on the lower two meters of tree stems, and crowns, although they typically comprise the vast majority of the surface area of trees (Sillett and Antoine 2004), are not considered (Boch et al. 2013). The few studies which considered tree crowns showed that a large portion of species is overlooked if only stems are sampled (Fritz 2009, Boch et al. 2013, Marmor et al. 2013). In my thesis I focused on the species richness of epiphytic bryophytes and lichens at the tree level. To obtain a nearly complete species list per tree I applied tree climbing techniques to sample the whole tree.

Sycamore maple wooded pastures have also a high potential to have a species rich ground vegetation (vascular plants and bryophytes). So far, however, hardly anything is known about their species richness and composition. Other sylvo-pastoral systems were found to host an extremely high vascular plant species richness (Beaufoy 1998, Luick 2009, Garbarino and Bergmeier 2014) and it has been shown that the diversity of the ground vegetation is strongly influenced by tree densities and management intensity (Aavik et al. 2008, Sagar et al. 2008, Chételat et al. 2013, Hartel et al. 2013, Gavazov et al. 2014). This study focused on the effect of single trees and on the relationship of this effect to management intensity considering vascular plants and bryophytes. Ground bryophytes constitute a considerable part of species richness on pastures and in forests (Zechmeister et al. 2003, Barbier et al. 2008, Ewald 2008, Kiebacher 2013) but on wooded pastures they have rarely been considered (Takala et al. 2014) and it is indicated that they respond differently to management intensification than vascular plants (Ingerpuu et al. 1998).

## **Conservation**

Identification of utilitarian values of biodiversity to sustain the well-being of human society provided the way to the broad acceptance that protecting biodiversity is important and needed (Groom et al. 2006, Rands et al. 2010) and in consequence promoted the multidisciplinary concept of conservation biology. Conservation biology is the scientific study of biodiversity with the specific aim to protect it (Soulé and Wilcox 1980, Soulé 1985), i.e., to identify which factors are relevant for a high species richness of a system or for the survival of an endangered species in order to develop concrete conservation measures.

Conservation activities at the species level tend to prioritize rare and endangered species which is important to prevent the extinction of these species (Gaston and Fuller 2007). However, because of limited resources and the marginal or even lacking knowledge of distribution, rarity and threat level of many species this strategy is impracticable over a large



set of species (Simberloff 1998). Hence alternative concepts have been established which aim to retain in the long term more biodiversity with a comparable effort. These concepts consist in either protecting whole ecosystems or in protecting specific species which are not necessarily rare but which are related to biodiversity and/or the occurrence of other species; i.e. keystone species, umbrella species, flagship species and indicator species (Mills et al. 1993, Simberloff 1998, Andelman and Fagan 2000, Gaston and Fuller 2007).

This study focuses on three species of conservation concern, two bryophytes *Tayloria rudolphiana* (Garov.) Bruch & Schimp. (Splachnaceae) and *Orthotrichum rogeri* Brid. (Orthotrichaceae) and one lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Lobariaceae). All three species are listed in the Berne Convention (Annex I: strictly protected flora species. Council of Europe 1979) and the two bryophytes are also listed in the FFH- directive of the European Union (Annex II: animal and plant species of community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation; European Commission 2007).

*Lobaria pulmonaria* (Fig. 4) is considered a flagship species in Europe (Nascimbene et al. 2009, Scheidegger and Werth 2009). Its impressive foliose thalli often exceed 30 cm in diameter (Smith et al. 2009). The species is known from Europe, Asia, North America and Africa (Smith et al. 2009). Its populations are declining in many parts of the world (Wirth et al. 1996, Zoller et al. 1999, Scheidegger et al. 2002) which has been attributed to industrial forestry (Gu et al. 2001, Campbell and Fredeen 2004) and air pollution (Gilbert 1986, Sigal and Johnston 1986, Muir and Shirazi 1996). *Lobaria pulmonaria* has been recognized for its indicative value for predicting lichen species richness (Campbell and Fredeen 2004, Nascimbene et al. 2007).



**Fig. 4. (A)** *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. on the stem of a sycamore maple tree at the site Reichenbachtal (Bern, Switzerland). **(B)** *Lobaria pulmonaria* associated with *Tayloria rudolphiana* and *Leucodon sciuroides*.

*Tayloria rudolphiana* (Fig. 5) is a worldwide rare species listed in the global IUCN Red List (Tan et al. 2000). It is only known from the montane region of the northern European Alps and from a few sites in Yunnan province of China (Koponen 1992). This species is thought to be mainly threatened by habitat decline (Tan et al. 2000, Weddeling et al. 2005). In Europe *T. rudolphiana* nearly exclusively grows on old sycamore maple trees and most of the records are from sycamore maple wooded pastures (Limpricht 1895, Grims 1999, Weddeling et al. 2005, Hofmann et al. 2006, Offner 2015). *Tayloria rudolphiana* is an autoicous species which regularly produces sporophytes. The rather small spores (9-13  $\mu\text{m}$  in diameter) are sticky due to their adhesive surface and form small spore clumps (Fig. 5; Limpricht 1895, Martinez and Price 2011). Wind dispersal seems thus unlikely and it has been shown for other *Tayloria* species that insects like flies may play a role in spore dispersal (Jofre et al. 2011). *Tayloria rudolphiana* is likely an umbrella species, i.e. specific conservation measures for this species will most likely also benefit other bryophytes and lichens of sycamore maple wooded pastures.



**Fig. 5. (A)** Tuft of *Tayloria rudolphiana* (Garov.) Bruch & Schimp. growing intermixed with *Hypnum cupressiforme* Hedw. on the branch of a sycamore maple tree at the site Grosser Ahornhoden (Tirol, Austria). **(B)** Ripe capsule of *T. rudolphiana* with spores clumped together because of their sticky surface.

*Orthotrichum rogeri* (Fig. 6) is a minute moss species known from Europe and a single locality in Asia (NE Anatolia; Lara and Garilleti 2014). The species is considered to be very rare throughout its area of occurrence (Weddeling et al. 2005). Air pollution and forestry practices have been mentioned as main causes of its rarity (Raeymaekers 1990). However, recent findings indicate that *O. rogeri* is more frequent than previously suspected (Lüth 2010, Eckstein 2011, Kiebacher 2014, Eckstein et al. 2015).





**Fig. 6 (A).** Tuft of *Orthotrichum rogeri* Brid. Photo: M. Lüth. **(B)** Detail view of *O. rogeri* with ripe capsules at sporulation. Photo: J. Eckstein.

### Cultural history

Current ecological processes are strongly influenced by conditions in the past (Foster et al. 2003, Snäll et al. 2004, Maurer et al. 2006, Gimmi et al. 2008). Hence, to understand the characteristics and dynamics of man-made habitats like sycamore maple wooded pastures, it is crucial to have information about the cultural history of the land-use system, i.e. the management practises, the human activities in general and the spatial and structural evolution (Gimmi et al. 2008, Bürgi et al. 2013). Knowledge about the spatial and temporal distribution of the ecosystem is especially important to understand the species occurring in the system and their distribution within the system (Maurer et al. 2006). For example habitat characteristics and connectivity in the past often better explain the observed distribution pattern of a species or a (functional) group of species than the present conditions (Snäll et al. 2004, Löbel et al. 2009). For an effective long-term conservation of an ecosystem, however, also public acceptance is required. Thus, it is important to know how the system is perceived by the society (Russell et al. 2015, Tschardt et al. 2015).

To study the cultural history of sycamore maple wooded pastures and their perception by the local communities, I chose to use the oral history approach, which consists in collecting historical information by using audio recordings of planned interviews with time witnesses (Niethammer 1980, Yow 2015). This method is extensively used in humanities and social sciences since the 1940ties (Yow 2015). More recently oral history is also applied in historical ecology because it was found to be a good method to evaluate the impact of human activities on ecosystems (Maurer et al. 2006, Gimmi and Bürgi 2007, Gimmi et al. 2008, Bürgi et al. 2013).



Furthermore, regarding the structural and spatial evolution of wooded pastures oral history interviews can provide important information that is difficult to obtain from other sources. For example the comparison of topographical maps from different times can provide good information on changes in forest cover (Loran et al. 2016), but scattered trees on open areas are frequently not signed on historical maps (e.g. the 'Siegfried-map' in Switzerland; Swisstopo 2016).

Specific human activities likely to have influenced the ecosystem dynamics of sycamore maple wooded pastures comprise the management of the pastures including grazing intensity and dynamics, fertilization and the variety of grazing animals, as well as planting and maintenance of the trees, the various usages of the trees including pollarding and the collection of epiphytic bryophytes and lichens growing on the trees (Stebler 1903, Küchli 1987, Machatschek 2002, 2007, Gimmi et al. 2008, Stuber and Bürgi 2011).

## References

- Aavik, T., Ü. Jõgar, J. Liira, I. Tulva, and M. Zobel. 2008. Plant diversity in a calcareous wooded meadow - The significance of management continuity. *Journal of Vegetation Science* 19:475–484.
- Abe, T., S. A. Levin, and M. Higashi. 1997. *Biodiversity: an ecological perspective*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Alroy, J. 2001. A multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science* 292:1893–1896.
- Andelman, S. J., and W. F. Fagan. 2000. Umbrellas and flagships: efficient conservation surrogates or expensive mistakes? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97:5954–5959.
- Antoine, M. E. 2004. An ecophysiological approach to quantifying nitrogen fixation by *Lobaria oregana*. *Bryologist* 107:82–87.
- Aragón, G., I. Martínez, and A. García. 2012. Loss of epiphytic diversity along a latitudinal gradient in southern Europe. *Science of The Total Environment* 426:188–195.
- Barbier, S., F. Gosselin, and P. Balandier. 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest ecology and management* 254:1–15.
- Barker, G. 2009. *The Agricultural Revolution in Prehistory: why did foragers become farmers?* Oxford University Press, Oxford.
- Barkman, J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum & Comp. NV, Assen.
- Bartels, S. F., and H. Y. H. Chen. 2012. Mechanisms Regulating Epiphytic Plant Diversity. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31:391–400.
- Barthlott, W., V. Schmit-neuerburg, J. Nieder, and S. Engwald. 2001. Diversity and abundance of vascular epiphytes : a comparison of secondary vegetation and primary montane rain forest in the Venezuelan Andes. *Statistica*:145–156.
- Bazzaz, F. A. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. Pages 259–275 in M. Godron and A. Mooney Harold, editors. *Disturbance and ecosystems: components of response*. Ecological studies; vol.44. Springer, Berlin.
- Beaufoy, G. 1998. The EU Habitats Directive in Spain: can it contribute effectively to the conservation of extensive agro-ecosystems? *Journal of Applied Ecology* 35:974–978.
- Bergmeier, E., J. Petermann, and E. Schröder. 2010. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: Diversity, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation* 19:2995–3014.
- Bibby, C. J., N. J. Crosby, M. J. Heath, M. F. Imboden, C. Johnson, T. H. Long, A. J. Stattersfield, and S. J. AJ Thirgood. 1992. *Putting biodiversity on the map: priority areas for global conservation*. International Council for Bird Preservation, Cambridge.
- Boch, S., J. Müller, D. Prati, S. Blaser, and M. Fischer. 2013. Up in the tree - The overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns. *PLoS ONE* 8:1–8.
- Bradshaw, R. H. W., C. S. Jones, S. J. Edwards, and G. E. Hannon. 2015. Forest continuity and conservation value in Western Europe. *The Holocene* 25:194–202.
- Bürgi, M., U. Gimmi, and M. Stuber. 2013. Assessing traditional knowledge on forest uses to understand forest ecosystem dynamics. *Forest Ecology and Management* 289:115–122.

- Buttler, A., F. Kohler, and F. Gillet. 2009. The Swiss mountain wooded pastures: patterns and processes. Pages 377–396 in A. Rigueiro-Rodríguez, J. McAdam, and M. R. Mosquera-Losada, editors. *Agroforestry in Europe. Current Status and Future Prospects*. Springer.
- Campbell, J., and A. L. Fredeen. 2004. *Lobaria pulmonaria* abundance as an indicator of macrolichen diversity in Interior Cedar-Hemlock forests of east-central British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 82:970–982.
- Cardinale, B. J., J. E. Duffy, A. Gonzalez, D. U. Hooper, C. Perrings, P. Venail, A. Narwani, G. M. Mace, D. Tilman, D. A. Wardle, and A. P. Kinzig. 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67.
- Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, and S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–42.
- Chételat, J., M. Kalbermatten, K. S. M. Lannas, T. Spiegelberger, J.-B. Wettstein, F. Gillet, A. Peringer, and A. Buttler. 2013. A contextual analysis of land-use and vegetation changes in two wooded pastures in the Swiss Jura Mountains. *Ecology and Society, Resilience Alliance* 18:1–39.
- Council of Europe. 1979. Bern Convention - The Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats. Strasbourg.
- Council of the European Commission. 1992. Council directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Communities. Series L* 206:7–49.
- Crandall, K. A., O. R. R. Bininda-Emonds, G. M. Mace, and R. K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15:290–295.
- Czell, A., H. M. Schiechl, S. Stauder, and R. Stern. 1966. Erhaltung des Naturschutzgebietes“ Großer Ahornboden” durch technische und biologische Maßnahmen. *Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere*. 31:33–56.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, London.
- Diaz, S., J. Fargione, F. S. Chapin, and D. Tilman. 2006. Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* 4:1300–1305.
- Dirzo, R., and P. H. Raven. 2003. Global state of biodiversity and loss. *Annual Review of Environment and Resources* 28:137–167.
- Dittrich, S., M. Hauck, D. Schweigatz, I. Dörfler, R. Hühne, C. Bade, M. Jacob, and C. Leuschner. 2013. Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte vegetation of a Central European mountain spruce forest. *Flora* 208:238–246.
- Dobson, A. P. 1996. *Conservation and biodiversity*. WH Freeman and Co.
- Eckstein, J. 2011. *Orthotrichum rogeri* Brid. (Bryophyta ) neu in Sachsen-Anhalt. *Mitteilungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt* 16:23–25.
- Eckstein, J., M. Preussing, H. Thiel, J. Eckstein, M. Preussing, and H. Thiel. 2015. Ergänzungen zur Moosflora Niedersachsens und Hessens. *Herzogia* 28:9–27.
- Ellenberg, H., and C. Leuschner. 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Ulmer, Stuttgart.
- Ellis, C. J. 2012. Lichen epiphyte diversity: A species, community and trait-based review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14:131–152.
- European Commission. 2007. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora - consolidated version 01/01/2007. <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CONSLEG:1992L0043:20070101:EN:PDF>.

## INTRODUCTION

- Ewald, J. 2008. Plant species richness in mountain forests of the Bavarian Alps. *Plant Biosystems* 142:594–603.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho, J. F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, and J. R. G. Turner. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: A meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36:132–147.
- Flaherty, E. a, M. Ben-david, and W. P. Smith. 2010. Diet and food availability : implications for foraging and dispersal of Prince of Wales northern flying squirrels across managed landscapes Diet and food availability : implications for foraging and dispersal of Prince of Wales northern flying squirrels a. *Journal of Mammalogy* 91:79–91.
- Foley, S. F., D. Gronenborn, M. O. Andreae, J. W. Kadereit, J. Esper, D. Scholz, U. Pöschl, D. E. Jacob, B. R. Schöne, R. Schreg, A. Vött, D. Jordan, J. Lelieveld, C. G. Weller, K. W. Alt, S. Gaudzinski-Windheuser, K. C. Bruhn, H. Tost, F. Sirocko, and P. J. Crutzen. 2013. The Palaeoanthropocene - The beginnings of anthropogenic environmental change. *Anthropocene* 3:83–88.
- Foster, D., F. Swanson, J. Aber, I. Burke, N. Brokaw, D. Tilman, and A. Knapp. 2003. The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *BioScience* 53:77–88.
- Fritz, Ö. 2009. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation* 18:289–304.
- Fritz, Ö., M. Niklasson, and M. Churski. 2009. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12:93–106.
- Garbarino, M., and E. Bergmeier. 2014. Plant and vegetation diversity in European wood-pastures. Pages 113–131 *in* T. Hartel and T. Plieninger, editors. *European wood-pastures in transition: a social-ecological approach*. Routledge, New York.
- Gaston, K. 1996. *Biodiversity*. Blackwell, Oxford.
- Gaston, K. J. 2005. Biodiversity and extinction: species and people. *Progress in Physical Geography* 29:239–247.
- Gaston, K. J., and R. a. Fuller. 2007. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread. *Progress in Physical Geography* 31:213–225.
- Gavazov, K., T. Spiegelberger, and A. Buttler. 2014. Transplantation of subalpine wood-pasture turfs along a natural climatic gradient reveals lower resistance of unwooded pastures to climate change compared to wooded ones. *Oecologia* 174:1425–1435.
- Geiger, E. 1901. *Das Bergell: Forstbotanische Monographie*. J. Casanova, Chur.
- Geist, J. 2011. Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecological Indicators* 11:1507–1516.
- Gilbert, O. L. 1986. Field evidence for an acid rain effect on lichens. *Environmental Pollution* 40:227–231.
- Gimmi, U., and M. Bürgi. 2007. Using oral history and forest management plans to reconstruct traditional non-timber forest uses in the Swiss Rhone Valley (Valais) since the late nineteenth century. *Environment and History* 13:211–246.
- Gimmi, U., M. Bürgi, and M. Stuber. 2008. Reconstructing anthropogenic disturbance regimes in forest ecosystems: A case study from the Swiss Rhone valley. *Ecosystems* 11:113–124.
- Goudie, A. S. 2013. *The human impact on the natural environment: past, present, and future*. John Wiley & Sons, West Sussex.
- Grims, F. 1999. Die Laubmoose Österreichs, *Catalogus Florae Austriae II, Bryophyten (Moose) 1, Musci (Laubmoose)*. *Biosystematics and Ecology* 15. Österreichische Akademie der

Wissenschaften, Vienna.

- Groom, M. J., G. K. Meffe, and C. R. Carroll. 2006. Principles of conservation biology. Sinauer Associates Sunderland.
- Gu, W. D., M. Kuusinen, T. Konttinen, and I. Hanski. 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography* 24:139–150.
- Gupta, A. K. 2004. Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *Current Science* 87:54–59.
- Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulation in dynamic landscapes.
- Hartel, T., I. Dorresteyn, C. Klein, O. Máthé, C. I. Moga, K. Öllerer, M. Roellig, H. von Wehrden, and J. Fischer. 2013. Wood-pastures in a traditional rural region of Eastern Europe: Characteristics, management and status. *Biological Conservation* 166:267–275.
- Heylen, O., M. Hermy, and E. Schrevels. 2005. Determinants of cryptogamic epiphyte diversity in a river valley (Flanders). *Biological Conservation* 126:371–382.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Hofmann, H., N. Müller, and N. Schnyder. 2006. Merkblätter Artenschutz - Moose. Durch die Natur- und Heimatschutzverordnung schweizweit geschützte Moose (NHV, Anhang 2). [http://www.nism.uzh.ch/Naturschutz/Artenschutz\\_Moose\\_D.pdf](http://www.nism.uzh.ch/Naturschutz/Artenschutz_Moose_D.pdf).
- Holderegger, R., U. Kamm, and F. Gugerli. 2006. Adaptive vs. neutral genetic diversity: Implications for landscape genetics. *Landscape Ecology* 21:797–807.
- Hooper, D. U., F. S. Chapin, J. J. Ewel, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer, and D. A. Wardle. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological monographs* 75:3–35.
- Huber, I. 2009. Auswirkungen der Bewirtschaftung auf den Nährstoff- und Wasserhaushalt des Ahornbestandes im LSG ``Grosser Ahornboden``. Leopold-Franzens Universität Innsbruck.
- Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113:81–101.
- Huston, M. A. 1994. Biological diversity: the coexistence of species. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hylander, K., M. Dynesius, B. G. Jonsson, and C. Nilsson. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecological Applications* 15:674–688.
- Ingerpuu, N., K. Kull, and K. Vellak. 1998. Bryophyte vegetation in a wooded meadow: Relationships with phanerogam diversity and responses to fertilisation. *Plant Ecology* 134:163–171.
- Jackson, L. E., T. Rosenstock, M. Thomas, J. Wright, and A. Symstad. 2009. Managed ecosystems: biodiversity and ecosystem functions in landscapes modified by human use. Pages 178–194 in S. Naeem, D. E. Bunker, A. Hector, M. Loreau, and C. Perrings, editors. Biodiversity, ecosystem functioning, and human wellbeing. Oxford University Press, Oxford.
- Jofre, J., B. Goffinet, P. Marino, R. A. Raguso, S. S. Nihei, F. Massardo, and R. Rozzi. 2011. First evidence of insect attraction by a southern hemisphere Splachnaceae: The case of *Tayloria dubyi* Broth. in the reserve biosphere Cape Horn, Chile. *Nova Hedwigia* 92:317–326.
- Johansson, V., T. Ranius, and T. Snäll. 2012. Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93:235–241.

## INTRODUCTION

- Kiebacher, T. 2013. The effects of land-use abandonment on bryophyte and vascular plant vegetation of mountain grasslands. A case study from the Stubai Valley, Tyrol, Austria. *Sauteria* 20:243–264.
- Kiebacher, T. 2014. Anmerkungen zum Vorkommen einiger *Orthotrichum*-Arten (Musci) in Südtirol: Neu- und Wiederfunde. *Gredleriana* 14:127–136.
- Király, I., J. Nascimbene, F. Tinya, and P. Ódor. 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22:209–223.
- Klimek, S., A. R. gen. Kemmermann, M. Hofmann, and J. Isselstein. 2007. Plant species richness and composition in managed grasslands: The relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation* 134:559–570.
- Knops, J. M. H. H., T. H. Nash III, and W. H. Schlesinger. 1996. The influence of epiphytic lichens on the nutrient cycling of a blue oak woodland. *Ecological Monographs* 66:75–82.
- Knops, J. M. H., T. H. Nash III, V. L. Boucher, and W. H. Schlesinger. 1991. Mineral Cycling and Epiphytic Lichens: Implications at the Ecosystem Level. *The Lichenologist* 23:309–321.
- Koponen, A. 1992. European-Asiatic connections in *Tayloria* (Splachnaceae, Musci). *Bryobrothera* 1:57–62.
- Kreft, H., N. Koster, W. Kuper, J. Nieder, and W. Barthlott. 2004. Diversity and biogeography of vascular epiphytes in Western Amazonia, Yasuni, Ecuador. *Journal of Biogeography* 31:1463–1476.
- Küchli, C. 1987. Auf den Eichen wachsen die besten Schinken: Zehn intime Baumporträts. Verlag Im Waldgut, Frauenfeld.
- Kull, K., and M. Zobel. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science* 2:715–718.
- Kumar, L., A. K. Skidmore, and E. Knowles. 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science* 11:475–497.
- Küper, W., H. Kreft, J. Nieder, N. Köster, and W. Barthlott. 2004. Large-scale diversity patterns of vascular epiphytes in Neotropical montane rain forests. *Journal of Biogeography* 31:1477–1487.
- Kutschera, L., and E. Lichtenegger. 2002. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher*. Stocker, Graz.
- Lara, F., and R. Garilleti. 2014. 5. *Orthotrichum* Hedw. Pages 50–135 in J. Guerra, M. J. Cano, and M. Brugués, editors. *Flora Briofítica Ibérica, Volumen 5*. Sociedad Espanola de Briologia, Universidad de Murcia, Murcia.
- Leakey, R. E. 1995. *The sixth extinction: patterns of life and the future of humankind*. Doubleday, New York.
- Limpricht, K. G. 1895. *Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz*. II. Abteilung: Bryineae. Eduard Kummer, Leipzig.
- Lindborg, R., J. Bengtsson, Å. Berg, S. A. O. Cousins, O. Eriksson, T. Gustafsson, K. P. Hasund, L. Lenoir, A. Pihlgren, E. Sjödin, and M. Stenseke. 2008. A landscape perspective on conservation of semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 125:213–222.
- Löbel, S., T. Snäll, and H. Rydin. 2006. Metapopulation processes in epiphytes inferred from patterns of regional distribution and local abundance in fragmented forest landscapes. *Journal of Ecology* 94:856–868.
- Löbel, S., T. Snäll, and H. Rydin. 2009. Mating system, reproduction mode and diaspore size affect

- metacommunity diversity. *Journal of Ecology* 97:176–185.
- Loran, C., C. Ginzler, and M. Bürgi. 2016. Evaluating forest transition based on a multi-scale approach: forest area dynamics in Switzerland 1850–2000. *Regional Environmental Change*:1–12.
- Luick, R. 2009. Wood pastures in Germany. Pages 359–376 in A. Rigueiro-Rodriguez, J. McAdam, and M.-R. Mosquera-Losada, editors. *Agroforestry in Europe*. Springer.
- Lüth, M. 2010. Ökologie und Vergesellschaftung von *Orthotrichum rogeri*. *Herzogia* 23:121–149.
- Machatschek, M. 2002. Laubgeschichten: Gebrauchswissen einer alten Baumwirtschaft, Speise- und Futterlaubkultur. Böhlau, Wien.
- Machatschek, M. 2007. Nahrhafte Landschaft. Ampfer, Kümmel, Wildspargel, Rapunzelgemüse, Speiselaub und andere wiederentdeckte Nutz- und Heilpflanzen. 3. unveränd. Aufl. Böhlau, Wien.
- Manning, A. D., J. Fischer, and D. B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311–321.
- Marini, L., J. Nascimbene, and P. L. Nimis. 2011. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: Photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment* 409:4381–4386.
- Marmor, L., T. Törra, L. Saag, E. Leppik, and T. Randlane. 2013. Lichens on *Picea abies* and *Pinus sylvestris* – from tree bottom to the top. *The Lichenologist* 45:51–63.
- Marsh, G. P. 1864. *Man and nature; or physical geography as modified by human action*. Charles Scribner, New York.
- Martinez, K., and M. Price. 2011. Brood cells in the rare, epiphytic moss *Tayloria rudolphiana* (Garov.) Bruch et Schimp. (Splachnaceae). *Cryptogamie, Bryologie* 32:3–12.
- Maurer, K., A. Weyand, M. Fischer, and J. Stöcklin. 2006. Old cultural traditions, in addition to land use and topography, are shaping plant diversity of grasslands in the Alps. *Biological Conservation* 130:438–446.
- Miklín, J., and L. Čížek. 2014. Erasing a European biodiversity hot-spot: open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, succession, and logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation* 22:35–41.
- Mills, L. S., M. E. Soulé, and D. F. Doak. 1993. The Keystone-Species concept in ecology and conservation, Management and policy must explicitly consider the complexity of interactions in natural systems. *BioScience* Vol. 43, N:219–224.
- Moilanen, A., and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measure in spatial ecology. *Ecology* 83:1131–1145.
- Mooney, H., A. Cropper, and W. Reid. 2005. Confronting the human dilemma: How can ecosystems provide sustainable services to benefit society? *Nature* 434:561–562.
- Moor, M. 1975. Der Ulmen-Ahornwald (Ulmo-Aceretum Issler 1926). *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 85:187–203.
- Muir, P. S., and A. M. Shirazi. 1996. Effects of formaldehyde-enriched mists on *Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco and *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. *Environmental Pollution* 94:227–234.
- Munk, K. 2007. Studie zu den potentiellen Auswirkungen der Bewirtschaftung auf den Ahornbestand im Landschaftsschutzgebiet "Großer Ahornboden". Leopold-Franzens Universität Innsbruck, Institut für Ökologie, Innsbruck.
- Nascimbene, J., L. Marini, and P. L. Nimis. 2007. Influence of forest management on epiphytic lichens

- in a temperate beech forest of northern Italy. *Forest Ecology and Management* 247:43–47.
- Nascimbene, J., L. Marini, and P. L. Nimis. 2009. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18:1509–1522.
- Niedrist, G., E. Tasser, C. Lüth, J. Dalla Via, and U. Tappeiner. 2009. Plant diversity declines with recent land use changes in European Alps. *Plant Ecology* 202:195–210.
- Niethammer, L. 1980. *Lebenserfahrung und Kollektives Gedächtnis. Die Praxis Der "Oral History."* Syndikat, Frankfurt am Main.
- Ódor, P., I. Király, F. Tinya, F. Bortignon, and J. Nascimbene. 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306:256–265.
- Offner, K. 2015. Neue Nachweise des Laubmooses *Tayloria rudolphiana* im Ammergebirge. *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben* 119:37–42.
- Oldén, A., K. J. Raatikainen, K. Tervonen, and P. Halme. 2016. Grazing and soil pH are biodiversity drivers of vascular plants and bryophytes in boreal wood-pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 222:171–184.
- Raeymaekers, G. 1990. Lower plants: mosses and liverworts. Pages 21–52 *Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. Revision of Appendix I. Non vascular plants.* Strasbourg.
- Rands, M. R. W., W. M. Adams, L. Bennun, S. H. M. Butchart, A. Clements, D. Coomes, A. Entwistle, I. Hodge, V. Kapos, J. P. W. Scharlemann, W. J. Sutherland, and B. Vira. 2010. Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science (New York, N.Y.)* 329:1298–1303.
- Raup, D. M. 1994. The role of extinction in evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:6758–6763.
- Rockström, J., W. Steffen, K. Noone, Å. Persson, F. S. Chapin, E. F. Lambin, T. M. Lenton, M. Scheffer, C. Folke, H. J. Schellnhuber, and I. Revolutions. 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461:472–475.
- Rose, F. 1992. Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. Pages 211–233 *in* J. W. Bates and A. M. Farmer, editors. *Bryophytes and lichens in a changing environment.* Clarendon Press, Oxford.
- Russell, J. C., J. G. Innes, P. H. Brown, and A. E. Byrom. 2015. Predator-free New Zealand: Conservation country. *BioScience* 65:520–525.
- Sagar, R., A. Singh, and J. S. Singh. 2008. Differential effect of woody plant canopies on species composition and diversity of ground vegetation: a case study. *Tropical Ecology* 49:189–197.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, and O. E. Sala. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770–1774.
- Sala, O. E., L. A. Meyerson, and C. Parmesan. 2012. *Biodiversity change and human health: from ecosystem services to spread of disease.* Island Press.
- Sammul, M., K. Kattai, K. Lanno, V. Meltsov, M. Otsus, L. Nõuakas, D. Kukk, M. Mesipuu, S. Kana, and T. Kukk. 2008. Wooded meadows of Estonia: Conservation efforts for a traditional habitat. *Agricultural and Food Science* 17:413–429.
- Scheidegger, C., P. Clerc, M. Dietrich, M. Frei, U. Groner, C. Keller, I. Roth, S. Stofer, and M. Vust. 2002. Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. WSL, CJB,



BUWAL, Bern.

- Scheidegger, C., and S. Werth. 2009. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biology Reviews* 23:55–66.
- Scherr, S. J., and J. A. McNeely. 2008. Biodiversity conservation and agricultural sustainability: towards a new paradigm of “ecoagriculture” landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363:477–494.
- Schröck, C., H. Köckinger, G. Amann, and H. Zechmeister. 2013. Rote Liste gefährdeter Moose Vorarlbergs. *inatura-Erlebnis Naturschau, Dornbirn*.
- Sigal, L. L., and J. W. Johnston. 1986. Effects of acidic rain and ozone on nitrogen fixation and photosynthesis in the lichen *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. *Environmental and Experimental Botany* 26:59–64.
- Sillett, S. C., and M. E. Antoine. 2004. Lichens and bryophytes in forest canopies. Pages 151–174 in M. D. Lowman and H. B. Rinker, editors. *Forest Canopies*. 2nd ed. Elsevier Academic Press, New York.
- Sillett, S. C., S. R. Gradstein, and D. Griffin. 1995. Bryophyte diversity of *Ficus* tree crowns from cloud forest and pasture in Costa Rica. *The Bryologist* 98:251–260.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: Is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83:247–257.
- Simmons, A. H. 2011. *The Neolithic revolution in the Near East: transforming the human landscape*. University of Arizona Press.
- Smith, C. W., A. Aptroot, B. J. Coppins, A. Fletcher, O. L. Gilbert, P. W. James, and P. A. Wolseley. 2009. *The lichens of Britain and Ireland*. British Lichen Society, London.
- Snäll, T., A. Hagstrom, J. Rudolphi, and H. Rydin. 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27:757–766.
- Sollins, P., C. C. Grier, F. M. Mccorison, K. Cromack, R. Fogel, R. L. Fredriksen, and R. Fogel. 1980. The Internal Element Cycles of an Old-Growth Douglas-Fir Ecosystem in Western Oregon. *Ecological Monographs* 50:261–285.
- Soulé, M. E. 1985. What is Conservation Biology? A new synthetic discipline addresses the dynamics and problems of perturbed species, communities, and ecosystems. *Bioscience* 35:727–734.
- Soulé, M. E., and B. A. Wilcox. 1980. *Conservation biology. An evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Sprenger, D. 2003. Managementplan Landschaftsschutzgebiet “Großer Ahornboden” im Alpenpark Karwendel. Amt der Tiroler Landesregierung, Abteilung Umweltschutz, Innsbruck.
- Stebler, F. G. 1903. *Alp-und Weidewirtschaft. Ein Handbuch für Viehzüchter und Alpwirte*. Parey, Berlin.
- Steffen, W., W. Broadgate, L. Deutsch, O. Gaffney, and C. Ludwig. 2015. The trajectory of the Anthropocene: The Great Acceleration. *The Anthropocene Review* 2:81–98.
- Stein, A., K. Gerstner, and H. Kreft. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17:866–880.
- Stuber, M., and M. Bürgi. 2011. *Hüeterbueb und Heitisträhl. Traditionelle Formen der Waldnutzung in der Schweiz 1800 bis 2000*. Bristol-Stiftung, Haupt, Bern, Stuttgart, Wien.
- Swisstopo. 2016. Siegfriedkarte Erstausgabe. <https://map.geo.admin.ch>.

## INTRODUCTION

- Takala, T., T. Tahvanainen, and J. Kouki. 2014. Grazing promotes bryophyte species richness in semi-natural grasslands. *Annales Botanici Fennici* 51:148–160.
- Tan, B., P. E. Geissler, T. Hallingbäck, and L. Söderström. 2000. The 2000 IUCN world red list of bryophytes. Pages 77–90 in T. Hallinbäck and N. G. Hodgetts, editors. *Mosses, Liverworts and Hornworts. Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes*. IUCN in collaboration with the Swedish Threatened Species Unit, 2000, Gland, Cambridge.
- Tasser, E., and U. Tappeiner. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. *Applied Vegetation Science* 5:173–184.
- Tscharntke, T., J. C. Milder, G. Schroth, Y. Clough, F. Declerck, A. Waldron, R. Rice, and J. Ghazoul. 2015. Conserving biodiversity through certification of tropical agroforestry crops at local and landscape scales. *Conservation Letters* 8:14–23.
- United Nations. 1992. Convention on biological diversity. Rio de Janeiro. <http://www.cbd.int/doc/legal/cbd-en.pdf>.
- Weddeling, K., G. Ludwig, and M. Hachtel. 2005. Die Moose (Bryophyta, Marchantiophyta, Anthoceroophyta) der FFH-Richtlinie. Pages 207–329 in B. Petersen, G. Ellwanger, G. Biewald, P. Boye, U. Hauke, G. Ludwig, P. Pretschner, E. Schröder, and A. Ssymank, editors. *Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland. Band 1: Pflanzen und Wirbellose*. Landwirtschaftsverlag, Münster.
- Wirth, V., H. Schöller, P. Scholz, G. Ernst, T. Feuerer, A. Gnüchtel, M. Hauck, P. Jacobsen, V. John, and B. Litterski. 1996. Rote Liste der Flechten (Lichenes) der Bundesrepublik Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 28:307–368.
- Yow, V. R. 2015. *Recording oral history: A guide for the humanities and social sciences*. Rowman & Littlefield, Lanham, Boulder, New York, London.
- Zechmeister, H. G., A. Tribsch, D. Moser, J. Peterseil, and T. Wrba. 2003. Biodiversity “hot spots” for bryophytes in landscapes dominated by agriculture in Austria. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 94:159–167.
- Zimmermann, N. E., and D. W. Roberts. 2001. Final report of the MLP climate and biophysical mapping project. [https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp\\_report.pdf](https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp_report.pdf).
- Zoller, S., F. Lutzoni, and C. Scheidegger. 1999. Genetic variation within and among populations of the threatened lichen *Lobaria pulmonaria* in Switzerland and implications for its conservation. *Molecular Ecology* 8:2049–2059.





# Chapter 1

## **Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures**

Thomas Kiebacher, Christine Keller, Christoph Scheidegger & Ariel Bergamini

*Published: 2016 - Biodiversity and Conservation 25(9): 1605-1624*



## Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures

Thomas Kiebacher<sup>1\*</sup>, Christine Keller<sup>1</sup>, Christoph Scheidegger<sup>1</sup> & Ariel Bergamini<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

\* Corresponding author: thomas.kiebacher@wsl.ch.; phone: +41 447 39 2566; fax: +41 44 7392 215

### Abstract

Tree crowns typically cover the vast majority of the surface area of trees, but they are rarely considered in diversity surveys of epiphytic bryophytes and lichens, especially in temperate Europe. Usually only stems are sampled. We assessed the number of bryophyte and lichen species on stems and in crowns of 80 solitary sycamore maple trees (*Acer pseudoplatanus*) at six sites in wooded pastures in the northern Alps. The total number of species detected per tree ranged from 13 to 60 for bryophytes, from 25 to 67 for lichens, and from 42 to 104 for bryophytes and lichens considered together. At the tree level, 29% of bryophyte and 61% of lichen species were recorded only in the crown. Considering all sampled trees together, only 4% of bryophyte, compared to 34% of lichen species, were never recorded on the stem. Five out of 10 red-listed bryophyte species and 29 out of 39 red-listed lichen species were more frequent in crowns. The species richness detected per tree was unexpectedly high, whereas the proportion of exclusive crown species was similar to studies from forest trees. For bryophytes, in contrast to lichens, sampling several stems can give a good estimation of the species present at a site. However, frequency estimates may be highly biased for lichens and bryophytes if crowns are not considered. Our study demonstrates that tree crowns need to be considered in research on these taxa, especially in biodiversity surveys and in conservation tasks involving lichens and to a lesser degree also bryophytes.

**Keywords** *Acer pseudoplatanus* · Alps · Biodiversity · Epiphytes · Red-listed species · *Tayloria rudolphiana*

## Introduction

Trees are very important habitats for epiphytic bryophytes and lichens. Species richness on single trees can be extremely high, especially in the tropics where up to 110 bryophyte (Romanski et al. 2011) or 173 lichen (Aptroot 1997) species on a single tree may be found. Epiphytic bryophytes and lichens are a diverse group of species in temperate areas as well (see Barkman 1958), and they contribute strongly to the species richness of regions with many specialist species confined to trees, such as many *Orthotrichum* or *Usnea* species.

The assessment of the diversity of epiphytic bryophytes and lichens faces several problems: trees have a complex three-dimensional architecture that is difficult to access, and microclimatic conditions vary greatly within a tree depending on the exact position (e.g. stem, inner crown, outer crown) and the surrounding vegetation (Barkman 1958; Barker and Pinard 2001), making it extremely laborious to sample all microhabitats.

A frequently used sampling method in diversity assessments of epiphytic bryophytes and lichens is to survey only the stems of individual trees. Stems are sampled either by using predefined plots (e.g. Rasmussen 1975; Scheidegger et al. 2002a; Löhmus et al. 2006; Jüriado et al. 2009; Paltto et al. 2011) or by studying the whole stem up to a certain height (often 2 m; e.g. Friedel et al. 2006; Lie et al. 2009; Buckley 2011; Caruso et al. 2015; Whitelaw and Burton 2015). Tree crowns, which comprise the vast majority of the surface area of trees (Sillett and Antoine 2004), are rarely considered, especially in temperate Europe (Sillett and Antoine 2004; Boch et al. 2013a).

Tree crowns often host a considerable number of species that are overlooked when only the stems are sampled (Fritz 2009; Boch et al. 2013a; Marmor et al. 2013). Furthermore, surveying only the lower part of the stem can underestimate the number of red-listed species (Fritz 2009). Ignoring the crown might thus lead to biased species richness and frequency estimations of crown specialists. So far tree crowns have been investigated in forests (e.g. Hale 1952; Fritz 2009; Boch et al. 2013a; Marmor et al. 2013) but not on solitary trees which are exposed to different environmental conditions (Barkman 1958), and may thus be very different from forest trees with respect to the importance of the crown for the occurrence of epiphytic species.

Epiphytic species on trees exhibit distinct patterns of vertical distribution (Hale 1952, 1965; Yarranton 1972; Kenkel and Bradfield 1986; Coote et al. 2008). From the base of a forest tree to its crown, light intensity, wind and evaporation increase considerably, while temperature variations are largest at the base of the trunk and at the top of the crown (Barkman 1958). Environmental conditions in crowns of solitary trees are very similar to those of forest trees, but conditions at the base of solitary trees are quite different, with high maximum temperatures and severe drought (Barkman 1958). Old trees, either in forests or growing solitarily, are important for the conservation of epiphytic bryophytes and lichens, and they



are a key habitat for many red-listed species (Wirth 1987; Rose 1991; Vanderpoorten et al. 2004; Ranius et al. 2008; Fritz et al. 2009a).

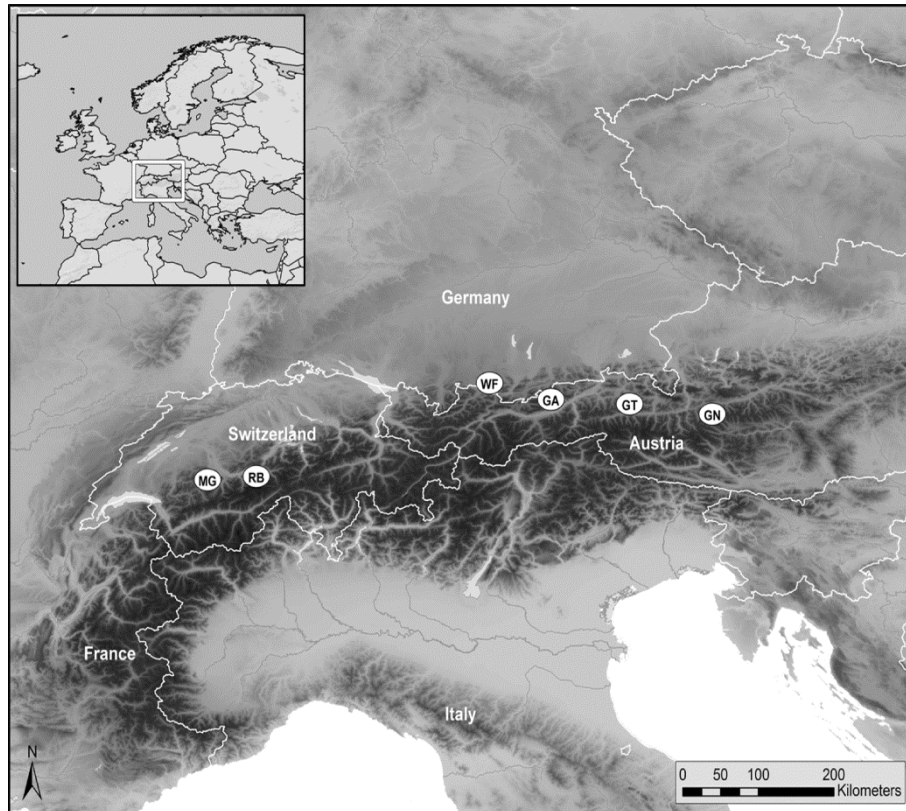
Here, we focus on sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) in wooded pastures, a traditional land management system in the montane region of the northern Alps. These pastures represent a parkland-like landscape timbered with scattered sycamore maple trees (Fig. S1 and S2 in Online Resource 1). Many of these trees are old and densely covered with bryophytes and lichens. Despite their obvious abundance in epiphytic lichen and bryophyte biomass, the diversity of epiphytic species on these trees has never been thoroughly studied. In particular, we are not aware of any study where the trees were climbed in order to assess the species in the crowns.

The objectives of this study were to i) measure the overall diversity of bryophytes and lichens on trees in temperate climates, ii) examine which portion of these species is overlooked if only stems are sampled, iii) assess the relationship between the diversity on the stem and the additional diversity in the crown and iv) evaluate the importance of tree crowns as a habitat for red-listed species.

## Methods

### Study sites

The study sites are located in the northern Alps where typical sycamore maple wooded pastures occur. Six sites were selected along the east-west axis of the Alps (Fig. 1, Table S1 in Online Resource 1). Each site is comprised of one valley with abundant sycamore maple wooded pastures. All sites are part of the Atlantic climate region and are characterized by a temperate mountain climate, with precipitation ranging from 956 to 1563 mm per year (Baumgartner et al. 1983, see Table S1 in Online Resource 1). Three of the sites, Reichenbachtal (RB), Grosser Ahornboden (GA) and Gnadenalm (GN), were chosen because the rare and threatened bryophyte species *Tayloria rudolphiana* was recently recorded there.



**Fig. 1.** Location of the six study sites in the northern Alps. RB Reichenbachtal (Bern, CHE), MG Meniggrund (Bern, CHE), GA Grosser Ahornboden (Tyrol, AUT), WF Wanker Fleck (Bavaria, DEU), GN Gnadental (Salzburg, AUT), GT Glemmtal (Salzburg, AUT). USGS EROS Data Center; ESRI: ArcWorld Supplement and Data Solutions, B.V.

### Tree selection

For the selection of trees, all sycamore maple wooded pastures within each valley, starting from an elevation of 1000 m a.s.l. up to the upper limit of their occurrence at ca. 1700 m a.s.l., were considered. In each valley, the sycamore maple trees in the pastures were digitized using recent (2009 - 2012) colour infrared images. Sycamore maple trees are easily distinguished from coniferous trees on these images but not from other deciduous trees. However, other deciduous trees were rare at the studied sites. The Wanker Fleck (WF) site was an exception, and a considerable number of beech trees were present there. To select trees for field sampling, we applied a stratified random sampling procedure to the digitized trees in order to capture the ecological variability of each site. Three factors were used for the stratification: annual global potential shortwave radiation (srady; algorithm following Kumar et al. (1997)), distance to the next river, and number of neighbouring trees. We defined two levels within each of the three stratification factors, leading to a total of 8 different factor combinations ( $2 \times 2 \times 2$ ). Each of the digitized trees was assigned to one of these factor combinations. For the radiation factor, we set a threshold value reflecting radiation at a flat point approximately in the centre of each site but avoiding parts where the surrounding mountains exhibited a considerable impact on the value. This threshold value ranged between 14700 and 16700  $\text{kJ m}^{-1}\text{day}^{-1}$ . Radiation generally has a positive effect on

the diversity of epiphytic bryophytes and lichens (Löbel et al. 2006; Buckley 2011) and also has a strong effect on air humidity (Yang and Koike 2002). The factor “distance to the next river” was chosen to account for different levels of air humidity. Sites close to rivers are characterized by high air humidity (e.g. Stewart and Mallik 2006), which promotes the diversity of epiphytic bryophytes and lichens (Heylen et al. 2005; Hylander et al. 2005). We choose a threshold value of 50 m distance to the next river to group the trees into two classes. The factor “number of neighbouring trees” was used to account for different levels of connectivity, a crucial factor for the diversity of epiphytic bryophytes and lichens (e.g. Sillett et al. 1995; Löbel et al. 2009; Johansson et al. 2012). When the distance between the centres of the crowns of two neighbouring trees was less than 20 m, the trees were considered part of the same stand. We grouped the stands into small (less than four trees) and large stands (four or more trees). Since we aimed at a representative selection of trees per site we sampled only one tree per selected stand.

We then randomly selected two trees from each factor combination, leading to a total of 16 trees per site. However, at GA, WF, GN and Glemmtal (GT), only 12 trees were selected because not all factor combinations were present. In total, 80 trees were examined. Only trees with a minimum diameter at breast height (DBH; sampled at 1.3 m height) of 36 cm were considered. Trees that did not comply with the stipulated specifications (not a sycamore maple or DBH < 36 cm) were replaced by the nearest tree of the same factor combination. In the field, we measured the DBH, the total height and the height of the lowest big branch of each sampled tree. Tree size and DBH is frequently not closely related to tree age (Boudreault et al. 2000; Dittrich et al. 2013). Therefore, we used other proxies based on their phenology (“phenological age”) to classify the trees into young and mature trees. Trees with smooth stem bark and with a regular branching pattern were defined as young trees, and trees with cracked bark and an irregular branching pattern (caused by the loss of some of the branches) were defined as mature trees. Most of the tree crowns were distinctly higher than wide and we thus approximated the crown volume as the height of the crown (total height - height of the lowest big branch) × projected crown area (derived from orthophotos). The DBH of the sampled trees varied between 36.3 and 167.8 cm ( $77.4 \pm 29.5$ , mean  $\pm$  SD), their height ranged from 8.9 to 25.0 m ( $16.8 \pm 3.9$ ) and the volume of the crown ranged from 122 to 6044 m<sup>3</sup> ( $1622 \pm 1189$ ).

### Sampling

Field work was carried out between April and September of 2012 and 2013. On each tree, a total of 13 plots were sampled. Two plots were located on the stem and 11 in the crown. The locations of the two stem plots were predefined: the first plot included the whole circumference of the stem from the ground up to 0.5 m, including major roots if they were above the soil surface. The top of the second plot was located at the base of the lowest big branch and the plot extended 0.75 m downwards along the stem, again including the whole circumference of the stem. The two plots did not overlap on any sampled tree. On average,

the lowest big branch was at a height of 2.6 m ( $\pm 1.2$  SD). Frequently, the lower part of the trunk (around 1 m height) was affected by mechanical disturbance from cattle, which led to almost bare bark and only a few bryophytes and lichens. In most cases, all species present on the stem were included in these two plots. The plots in the crown were semi-selectively placed in four different microhabitats: two rectangular plots were placed in the major crutches of the tree. The size of these plots varied according to the anatomy of the crutch. Three plots were placed on the largest branches available (including the stem within the crown), three on branches with an intermediate thickness, and three on thin branches in the outer crown. The length of all branch plots was 0.6 m and for each plot the whole circumference of the branch was examined. The diameter of the largest branches ranged from 9.5 to 73.2 cm ( $26.6 \pm 10.8$ , mean  $\pm$  SD), that of intermediate branches ranged from 3.8 to 19.1 cm ( $8.3 \pm 2.6$ ), and that of the thin branches ranged from 1.4 to 4.1 cm ( $2.7 \pm 0.5$ ). To assess these latter plots, thin branches were cut using a 6 m long telescopic tree pruner. To assess the other plots, which were inaccessible from the ground, tree climbing techniques were applied. Within each plot, the presence of all bryophyte species was recorded. Bryophyte species that could not be identified in the field, as well as all lichen species, were collected and examined in the lab. The main focus of the study was on the diversity of bryophytes, with the objective of maximizing the number of bryophyte species recorded for each tree. The sampling strategy was as follows: first, the two stem plots were surveyed. Then, the tree was climbed and plots were placed in the four microhabitats in the crown so that additional bryophyte species were represented in the plots. If no additional bryophyte species could be found in one of the crown microhabitats, we tried to cover the structural and ecological variability of the corresponding microhabitat with the remaining plots. Dead parts of the tree were excluded from sampling.

By applying this sampling method, we aimed to obtain a list of bryophyte species per tree that was as complete as possible. Preliminary tests and field observations showed that we most likely formed a nearly complete list of bryophyte species per tree. Because we focused on the bryophytes to locate the plots in the tree crown, lichens were most likely not as completely sampled as bryophytes. However, since the two stem plots were chosen at predefined places, i.e. without any preference for species occurrences, lichen and bryophyte species richness on the stems allows an unbiased comparison of the diversity of the two groups. Moreover, we estimated how many additional species were found in the crown. For lichens, this probably represents a lower bound estimate.

### Nomenclature and definition of species groups

The nomenclature for bryophytes followed Hill et al. (2006) and Söderström et al. (2002, 2007). The nomenclature for lichens followed Clerc and Truong (2012) and, for species not included in that publication, Wirth et al. (2013) and Saag et al. (2009). Species belonging to taxonomically difficult species groups were treated as aggregates (see Table S2 in Online Resource 1).

Species were classified into two groups: epiphytes, i.e. species that preferably grow on the bark of living trees or shrubs in the study area, and non-epiphytes which in fact are facultative epiphytes that usually prefer other substrates. Classifications were based on Clauzade et al. (1985), Frahm and Frey (1992), Nebel and Philippi (2000, 2001, 2005), Ignatova and Ignatov (2011) and Wirth et al. (2013) and on our field experience from the study region.

Red-listed species were defined as species with a Red List status of critically endangered (CR), endangered (EN) or vulnerable (VU) (IUCN 2001) according to Schnyder et al. (2004) for bryophytes and Scheidegger et al. (2002b) for lichens. Species which are not listed in these publications remained unclassified and were not treated as red-listed species. We chose to use only the Swiss Red Lists because they were the only ones available that both applied the new IUCN criteria (IUCN 2001). Furthermore, the Alps make up a large part of Switzerland's area. Switzerland's bryophyte and lichen flora is thus expected to be representative for the study region.

### Analyses

Data were analysed using R, version 3.1.3 (R Core Team 2015). The analyses were performed with two datasets: the full dataset including all species and a reduced dataset including only the epiphytes. To test the efficiency of the sampling design and to estimate the extent to which it covered the total species richness of the two groups, we calculated species accumulation curves. For each tree, we calculated 50 accumulation curves by randomly adding the 11 crown plots to the two stem plots. To evaluate how completely we sampled lichen and bryophyte species richness, we calculated then mean accumulation curves.

The proportion of species recorded on the stems and only in the crowns were analysed at the tree level, the site level and the regional level (all 80 trees from all sites). To calculate species richness at the site level, we merged the records from the 12 trees per site. For RB and Meniggrund (MG), sites where we examined 16 trees, we took the mean value of 50 random selections of 12 trees without replacement. We further calculated species accumulation curves by randomly adding trees considering all plots on the trees, the stem plots only and the crown plots only. For each accumulation curve, we used 200 random permutations of the trees. The comparison of these accumulation curves between bryophytes and lichens and between all species and epiphytes provided an indication of the importance of sampling the crown to obtain a reasonable estimate of the species richness of these groups on the trees. To test for differences in the number of bryophyte and lichen species on the stem we used a paired-sample t-test (two-tailed).

To analyse the relationship between the number of species recorded only in the crowns and the number of species on the stems, we applied linear mixed effects models (LMER, Bates et al. 2015) with study site as a random intercept factor. The number of species on the stem and a set of tree parameters and environmental variables were considered as fixed factors. As tree parameters we chose DBH, log-transformed volume of the crown, and phenological

age. As environmental variables we chose altitude a.s.l., mean annual precipitation, sradyy and log-transformed distance to the next river. All predictors, except phenological age, were continuous. Mean annual precipitation was derived from a 100 m grid interpolated with the algorithm following Zimmermann and Roberts (2001) from the 1950-2000 means of the WorldClim data (Hijmans et al. 2005). For the sampled trees, altitude a.s.l. ranged from 1048 to 1529 m, mean annual precipitation from 965 to 1563 mm, sradyy from 9964 to 22360  $\text{kJ m}^{-2} \text{day}^{-1}$  and distance to the next river from 2 to 3330 m.

We tested for collinearities between all predictors and found that altitude and mean annual precipitation were highly correlated (Spearman's  $\rho > 0.7$ ). We chose to exclude mean annual precipitation from the analyses because we had precise measurements of altitude but only extrapolated values for precipitation. Although our field experience and the selection of the plots allowed us to sample a nearly complete bryophyte species list per tree, we are aware that the lichen species list might have remained incomplete. Therefore, for lichens we also included the log-transformed area sampled in the crown as a fixed factor in the model. Furthermore, we included all two-way interactions between the number of species on the stem and each of the other predictors in the models. After fitting these initial models, we applied the 'step' function of the 'lmerTest' package in R (Kuznetsova et al. 2015). This function performs automatic backward elimination of non-significant effects (we retained the random factor site and used  $p \geq 0.05$  for fixed factors). The  $p$ -values were calculated from  $F$  statistics based on Sattethwaite's approximation of degrees of freedom (Kuznetsova et al. 2015). The final models were evaluated with  $t$ -statistics based equally on Sattethwaite's approximation for denominator degrees of freedom for the fixed factors and with likelihood ratio test  $CHI^2$  statistics for the random factor site (Kuznetsova et al. 2015). Visual inspection of residual plots did not reveal any obvious deviation from homoscedasticity or normality and Cook's distances revealed no outliers.

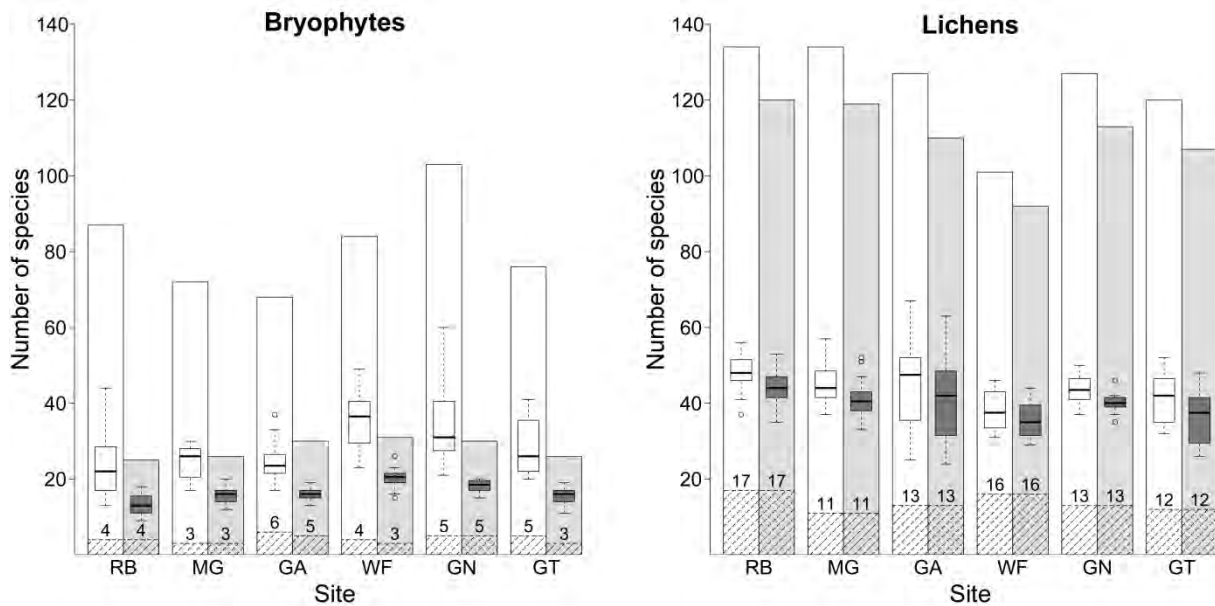
The crown preference of species (i.e. whether the species was more frequent in crowns) was calculated as the number of trees where the species was recorded in the crown divided by the total number of trees where the species was found. The significance of this proportion was tested with Fisher's exact test.

## Results

### Total number of species

In total we recorded 388 species, including 161 bryophytes and 227 lichens. Forty bryophyte species and 199 lichen species were epiphytes. Ten bryophyte species (7 were epiphytes) and 39 lichen species (all were epiphytes) were red-listed species (see complete species list in Table S3 in Online Resource 1).

The number of bryophyte species per tree ranged from 13 to 60 ( $28.2 \pm 8.7$ , mean  $\pm$  SD) and that of epiphytes ranged from 9 to 26 ( $16.3 \pm 3.2$ ). The number of lichen species per tree ranged from 25 to 67 ( $43.9 \pm 7.3$ ) and that of epiphytes ranged from 24 to 63 ( $34.0 \pm 6.9$ ; Fig. 2). Considering bryophytes and lichens together, the number of species per tree ranged from 42 to 104 ( $72.0 \pm 10.8$ ).

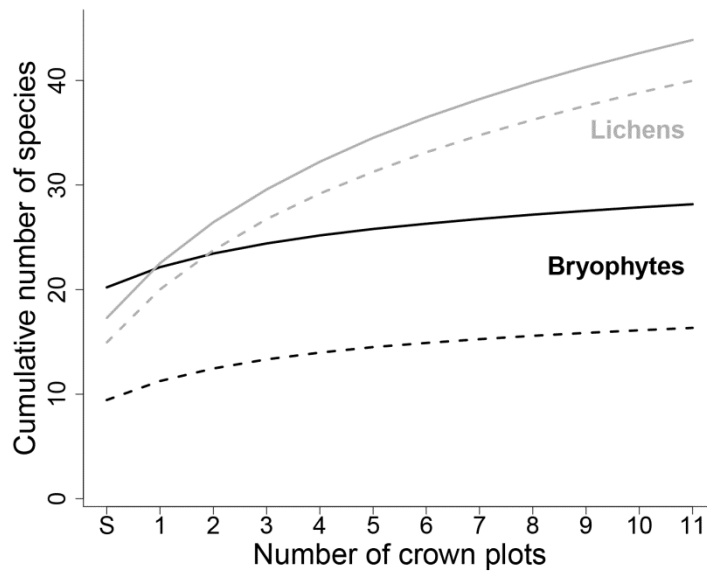


**Fig. 2.** Bryophyte and lichen species richness per site and tree. Bars indicate species numbers per site while boxplots indicate species numbers per tree within sites. White: all species, grey: only epiphytes; dashed bars with numbers: number of red-listed species. RB Reichenbachtal (Bern, CHE), MG Meniggrund (Bern, CHE), GA Grosser Ahornboden (Tyrol, AUT), WF Wanker Fleck (Bavaria, DEU), GN Gnadenalm (Salzburg, AUT), GT Glemmtal (Salzburg, AUT).

The number of red-listed bryophyte species per tree ranged from zero to four species per tree ( $1.5 \pm 0.9$ ; for epiphytes:  $1.4 \pm 0.9$ ). The number of red-listed lichen species ranged from zero to seven species per tree ( $2.5 \pm 1.7$ , all were epiphytes; Fig. 2).

The mean accumulation curves per tree were different for bryophytes and lichens. While the curves clearly flattened for bryophytes, indicating that bryophyte sampling was close to complete, this was much less the case for lichens (Fig. 3). The addition of the 11<sup>th</sup> (=last) crown plot increased the number of bryophyte species by 0.30 (epiphytes by 0.23), whereas it increased the number of lichen species by 1.23 (epiphytes by 1.13).

Interestingly, the two stem plots combined included more bryophyte than lichen species ( $p = 0.031$ ). However, when only epiphytes were considered, lichens had a higher species richness on the stems than bryophytes ( $p < 0.000$ ). Thus, the contribution of non-epiphytes to the diversity on the trees was higher for bryophytes than for lichens. For both bryophytes and lichens, the proportion of epiphytes increased by adding crown plots to the two stem plots (Fig. 3).

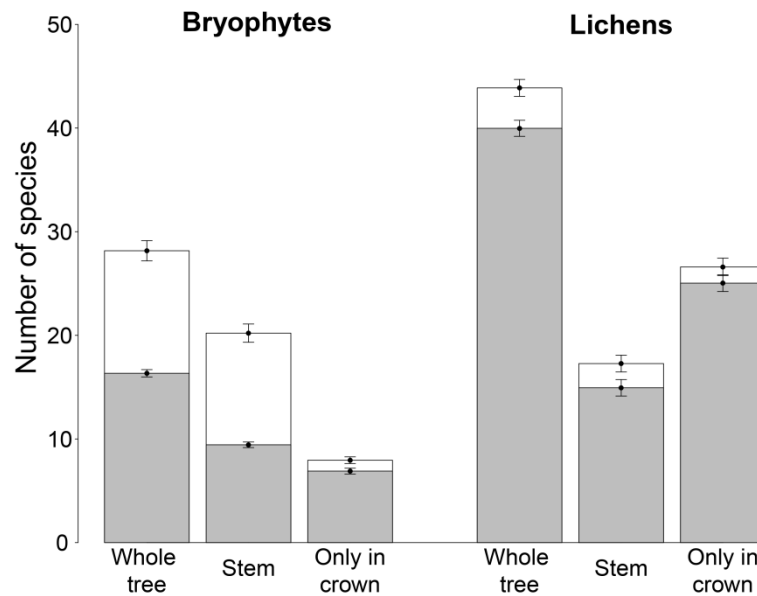


**Fig. 3.** Species accumulation curves for bryophytes and lichens in relation to the number of crown plots. The curves represent the mean of 80 curves (one for each tree). The curves for each tree were calculated as the mean of 50 accumulation curves, which were derived by randomly adding the 11 crown plots to the two stem plots. Solid lines: all species, dashed lines: only epiphytes; S: number of species on the stem.

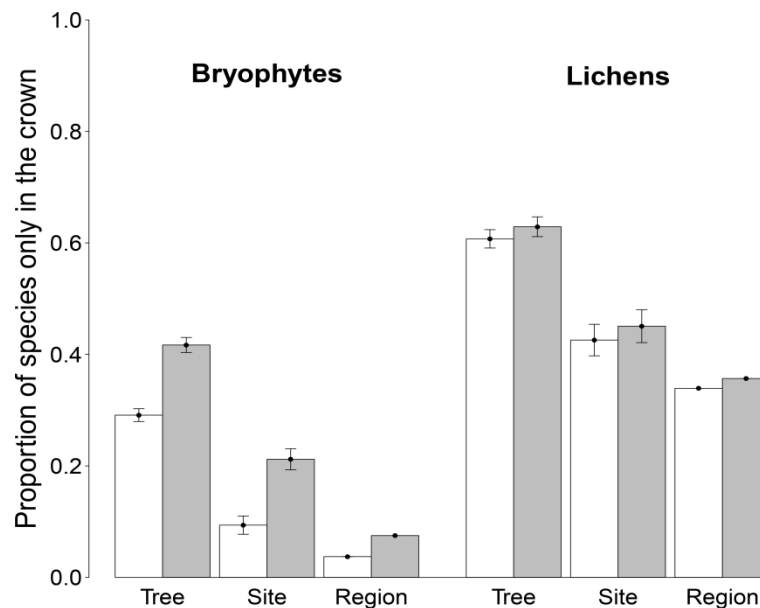
### Additional diversity in the crown

At the tree level, an average of 20.2 bryophyte and 17.3 lichen species were recorded on the stem compared to 28.2 and 43.9 species on the whole tree. The tree crown thus contributed a large number of species, more pronounced so for the lichens. The same was true when considering the epiphytes only (Fig. 4, see Table S4 in Online Resource 1 for numbers of epiphytes only). At the tree level, the bryophyte species recorded only in the crown accounted on average for 29.1% of the bryophyte diversity of the whole tree (Fig. 5, see Table S4 in Online Resource 1 for numbers of epiphytes only). For lichens, this percentage was much higher (60.7%). At the site level, the difference between bryophytes and lichens was even more pronounced (9.3% vs. 42.4%) and at the regional scale where all 80 trees were considered together, only 3.7% of the bryophyte species but still 33.9% of the lichen species were never recorded on the stems. The cumulative species numbers in the different sections of the trees revealed considerable differences between bryophytes and lichens (Fig. S3 and S4 in Online Resource 1). For bryophytes, the number of species recorded only in crowns decreased with an increasing number of sampled trees. The continuous increase in the total species number was mainly caused by non-epiphytes recorded on the stems. For lichens, the number of species recorded only in crowns increased with an increasing number of sampled trees. The continuous increase of the total species number was therefore mainly caused by epiphytes.





**Fig. 4.** The number (mean  $\pm$  SE) of bryophyte and lichen species found on the whole tree surface and on the stem, and the number of species recorded only in the crown. White: all species, grey: only epiphytes.



**Fig. 5.** Proportion (mean  $\pm$  SE) of bryophyte and lichen species recorded only in tree crowns at three spatial levels: (a) tree, (b) site (12 trees), and (c) region (all 80 trees from all sites). White: all species, grey: only epiphytes.

#### Relationship between additional diversity in the crown and diversity on the stem

Number of bryophyte species recorded only in the crown was negatively related to the species recorded on the stem and decreased by 0.24 species with each additional stem

species (Table 1, Fig. S5 in Online Resource 1). Phenological age was the most important variable (highest  $t$ -value). The number of species recorded only in the crown was higher on phenologically old than on young trees and decreased at higher altitudes.

The number of lichen species recorded only in the crown decreased by 0.52 with an increase of one species recorded on the stem (Table 1, Fig. S5 in Online Resource 1). This effect was highly significant and was the most important of the three fixed factors retained in the final model. Furthermore, the number of species recorded only in the crown was negatively related to DBH but was higher on phenologically old trees compared to young trees.

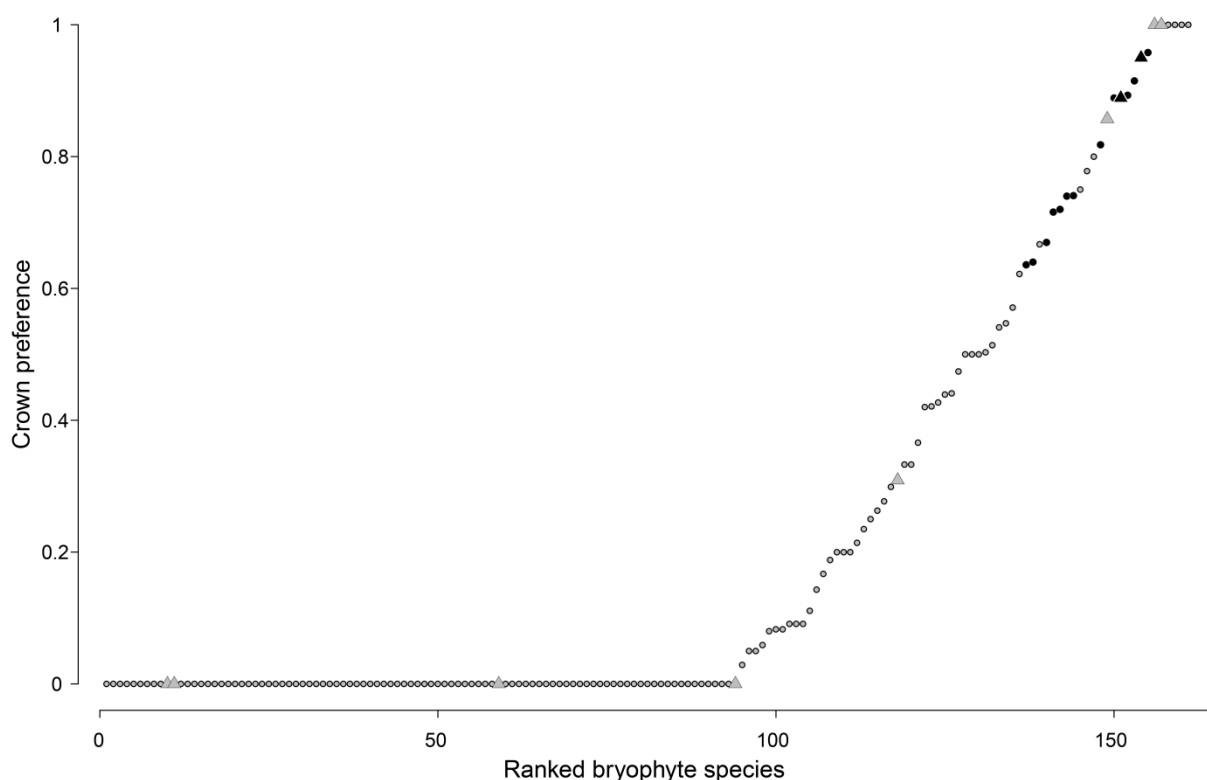
**Table 1.** Results of the linear mixed effects model analyses for the number of bryophyte and lichen species recorded only in the tree crown. All fixed factors are continuous variables, except phenological age (two-level factor, young vs. mature trees). Tests on the random factor site were performed with  $CHI^2$  statistics and corresponding  $p$  values were derived by means of likelihood ratio tests. Fixed factors were tested with  $t$  statistics based on Satterthwaite approximation for denominator degrees of freedom (df). #  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

<b>Bryophyte species recorded only in the tree crown</b>						
<b>Random factor:</b>	<b>Variance</b>	<b>SD</b>	<b>CHI df</b>	<b><math>CHI^2</math></b>	<b><math>p</math></b>	
Site	0.783	0.885	1	3.833	0.050	#
(Residual)	3.926	1.981				
<b>Fixed factors:</b>	<b>Estimate</b>	<b>SE</b>	<b>df</b>	<b><math>t</math></b>	<b><math>p</math></b>	
(Intercept)	15.600	3.719	47.1	4.194	0.000	***
No. species on stem	-0.245	0.112	66.1	-2.192	0.032	*
Phenological age (mature)	2.108	0.610	75.9	3.457	0.001	***
Altitude [km a.s.l.]	-6.312	2.668	32.4	-2.366	0.024	*
<b>Lichen species recorded only in the tree crown</b>						
<b>Random factor:</b>	<b>Variance</b>	<b>SD</b>	<b>CHI df</b>	<b><math>CHI^2</math></b>	<b><math>p</math></b>	
Site	6.691	2.587	1	7.058	0.008	**
(Residual)	28.343	5.324				
<b>Fixed factors:</b>	<b>Estimate</b>	<b>SE</b>	<b>df</b>	<b><math>t</math></b>	<b><math>p</math></b>	
(Intercept)	35.087	2.781	58.1	12.618	0.000	***
No. species on stem	-0.522	0.094	74.8	-5.584	0.000	***
DBH [m]	-9.199	2.450	75.6	-3.754	0.000	***
Phenological age (mature)	5.680	1.862	74.2	3.051	0.003	**

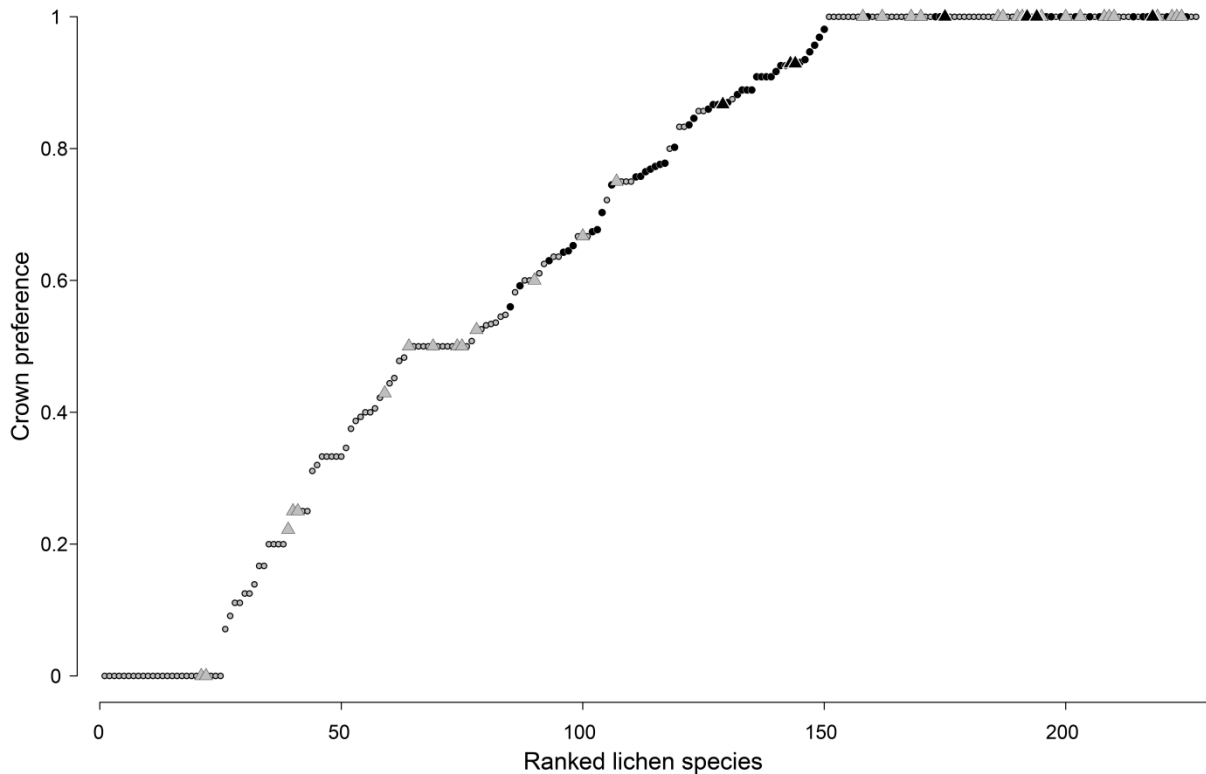
### Crown preference and red-listed species

Most bryophytes (98 out of 161 species) were recorded only on stems (Fig. 6). Thirty-one species were observed more often in crowns and 14 species were significantly more frequent in crowns than on the stems (Fisher's exact test,  $p < 0.05$ ). Five out of 10 red-listed species were more frequent in crowns, and this difference was significant for the two species *Ulota coarctata* and *Orthotrichum rogeri*. The threatened moss *Tayloria rudolphiana* was recorded six times in the crown and just once on the stem.

In contrast to the bryophytes, only 36 out of 227 lichen species were recorded only on stems (Fig. 7). One hundred fifty-one species were observed more often in crowns, and 62 species were significantly more frequent in crowns than on the stems. Twenty-nine out of 39 red-listed species were more frequent in crowns, and this difference was significant for the seven species *Buellia erubescens*, *Hypogymnia vittata*, *Nephromopsis laureri*, *Ochrolechia pallescens*, *O. szatalaensis*, *Pachyphiale fagicola* and *Thelenella modesta*.



**Fig. 6.** Crown preference of bryophyte species on 80 sycamore maple trees. The crown preference was calculated as the number of trees where the species was recorded in the crown divided by the total number of trees where the species was found. Black symbols indicate species that were significantly ( $p < 0.05$ ) more frequent in tree crowns. Triangles indicate species with Red List status CR, EN or VU and dots indicate species with status NT, LC or NE.



**Fig. 7.** Crown preference of lichen species on 80 sycamore maple trees. The crown preference was calculated as the number of trees where the species was recorded in the crown divided by the total number of trees where the species was found. Black symbols indicate species that were significantly ( $p < 0.05$ ) more frequent in tree crowns. Triangles indicate species with Red List status CR, EN or VU and dots indicate species with status NT, LC or NE.

## Discussion

### Total number of species

With a mean of 72 species (28 bryophytes + 44 lichens) per tree the number of bryophytes and lichens was larger than expected. This large number was particularly astonishing since we optimized the sampling strategy only for bryophytes and not for lichens. Species numbers reported here for lichens are thus lower-bound estimates. Comparable studies of whole trees in similar climates are scarce. Boch et al. (2013a) surveyed beech, spruce and pine trees in managed forests of temperate Europe. They similarly applied an extensive sampling design and found a mean of 6.0 bryophyte and 11.2 lichen species per tree. In other studies, more species were found per tree but the numbers still did not reach the lichen and bryophyte species richness reported here. For example, in a study of various tree species in a boreal forest in Wisconsin (United States), Hale (1952) found a maximum of 12 bryophyte (on elm and sugar maple) and 33 lichen (on red maple) species per tree. In a study conducted in an Estonian boreal forest, Marmor et al. (2013) found a mean of 41 and 34

lichen species on spruce and pine trees, respectively. Fritz (2009) studied European beech trees in a forest in southern Sweden and recorded between 14 and 55 species per tree, considering bryophytes and lichens together. In other climate zones, such as the tropics and subtropics, far more species per tree can be found (e.g. Sillett et al. 1995; Aptroot 1997; Romanski et al. 2011). The following factors most likely contributed to the high species numbers revealed by our study: a) the sampling was extensive, with plots in all available microhabitats; b) many of the trees we surveyed were old trees, which are known to be rich in epiphytic species (Vanderpoorten et al. 2004; Ranius et al. 2008; Fritz et al. 2009a); c) the humid environment, which is known to promote the diversity of epiphytes (Heylen et al. 2005; Hylander et al. 2005) and which, in the case of bryophytes, allows many species that otherwise prefer different substrates (e.g. soil or rocks) to grow as epiphytes (Van Reenen and Gradstein 1983, pers. obs.); d) in the study region the intensity of atmospheric pollutants, which caused a strong decline in epiphytic species richness in large parts of Europe, was never strong (e.g. Herzig 1991; ApSimon et al. 1994; Mylona 1996; Frahm 1998; van Herk 2001) and e) light levels around solitary trees are higher than the ones around forest trees. The positive effect of light on epiphyte species richness has been reported in several studies (e.g. Barkman 1958; Löbel et al. 2006; Ellis 2012).

### Additional diversity in the crown

At the tree level, a large proportion of species was recorded exclusively in the crown. This was especially true for lichens, for which more than 60% of the species were confined to the crown when considering a single tree. Similarly, Boch et al. (2013a) found that the proportion of species found exclusively in the crown was markedly higher for lichens than for bryophytes. Further, in a study of the vertical distribution of lichens on coniferous trees, Marmor et al. (2013) found that more than 60% of lichen species were confined to the tree crown. In contrast, in a study of eight crustose lichen species on oak trees in Sweden, Johansson et al. (2010) found that the detection probability was high when only the lowest 2 m were surveyed. However, the species that they considered (e.g. *Calicium viride*) typically prefer the fissured bark of old trees and are thus more likely to be adequately sampled on the lower parts of tree stems.

When only epiphytes were considered in our study, the proportion of bryophyte species recorded only in crowns was markedly higher compared to the total species numbers (29.1% vs. 41.7%). This increase is linked to the fact that, on average, almost half of the bryophyte species on a tree were non-epiphytes recorded mainly at the tree base (e.g. ground dwelling species such as *Plagiomnium rostratum* and *Thuidium assimile*). These species thus masked the vertical distribution pattern of the epiphytes. Similarly, Fritz (2009) reported that ground dwelling bryophyte species contributed substantially to the diversity at tree heights of 0-2 m.

Increasing the number of sampled trees rapidly reduced the proportion of bryophyte species recorded only in the crowns. In contrast, more than 30% of the lichen species were found exclusively in the crowns when all 80 trees were considered together, and the accumulation

curve of these exclusive crown species continued to ascend. These results are in agreement with those of Boch et al. (2013a), who found very similar numbers. The main reason for these findings is the general distribution pattern of bryophytes and lichens on trees. Usually, bryophytes are more abundant in the lower parts whereas lichens are more abundant in the upper parts of trees (e.g. Jarman and Kantvilas 1995; McCune et al. 1997; Milne and Louwhoff 1999; Hilmo et al. 2013). Lichens are generally better adapted to the rather extreme climate of the outer crown (high light levels and thus higher temperatures and correspondingly faster drying). Most epiphytic lichens are light-demanding species, and their desiccation tolerance and poikilohydric strategy enable them to cope with the very dry conditions that occur frequently in the outer crown (Barkman 1958; Kranner et al. 2008).

For bryophytes the different sampling strategies applied on the stem (predefined plots) and in the crown (mostly selective plots) might have biased our results towards crown habitats. However, we are confident that this bias is very small because we observed that in most cases all species present on the stem were included in the two stem plots. Moreover, due to the restricted accessibility of some parts of the crown, single bryophyte species might also have been missed there, e.g. on thin branches of the outer crown.

#### Relationship between additional diversity in the crown and diversity on the stem

A negative relationship between the number of additional crown species and the number of species on the stem was found for bryophytes and for lichens. The additional diversity in the crown was also influenced by tree parameters and environmental variables. The negative relationship between the number of species on the stem and the additional crown species may be explained by species that usually occur in the crowns but can also exist on the stem if conditions are suitable there. The occurrence of these species on the stem may be driven by environmental conditions and microhabitat availability on the stem. For example, Barkman (1958) reported vertical shifts in epiphyte vegetation zones and in the presence of single species that were caused by altered environmental conditions. The negative relationship detected between DBH and the number of additional lichen species may be caused by a species-area relationship. Generally, the available bark area on the stem is by far smaller than the bark area in the crown (Sillett and Antoine 2004), which may limit the number of generalist species (= species able to grow on the stems and in the crowns) on the stem. If there is more area available on the stem, more generalist species may be found there. In contrast, Boch et al. (2013a) found a positive relationship between DBH and the number of additional crown species. However, they studied forest trees where species diversity on the stem may be limited by low light levels (Barkman 1958; Löbel et al. 2006; Ellis 2012). Moreover, the relations between environmental variables, number of stem species and the additional crown species might differ among regions and tree species. At the moment, it seems difficult to compare the results of different diversity assessments and to generalize the results. Clearly, more studies including different forest types and tree species are needed.

However, our findings indicate that the diversity detected on the stem does not necessarily reflect the total diversity on the tree. Consequently, diversity assessments performed only on stems cannot be transferred to the tree level, even when many stems of a site are investigated. Similarly, in a study conducted on Norway spruce in Estonia, the diversity of lichens on the lower 2 m was not significantly correlated with the total diversity of the trees (Marmor et al. 2013). In contrast, the same study revealed a strong positive relationship between the diversity of lichens in the lower 2 m and the total diversity on pine trees, but this may be partly due to the non-independence of the two variables and should be interpreted with caution.

### Crown preference and red-listed species

Most lichen species on the trees studied here were epiphytes and were more frequent in the crowns than on the stems. In contrast, most bryophyte species were non-epiphytes and recorded predominantly on the stems. The much higher specialization of lichens to tree crowns than of bryophytes is a well-known phenomenon (e.g. Hale, 1965; McCune et al., 1997; Milne and Louwhoff, 1999; Coote et al., 2008; Fritz, 2009) explained by the vertical changes in microclimate and the differing ecological requirements of bryophytes and lichens (Barkman 1958; Coote et al. 2008; Fritz 2009). The tree base is strongly influenced by the environmental conditions of the soil (generally high humidity) and is usually dominated by bryophyte species (Barkman 1958), whereas lichens are more capable of coping with the low and more variable humidity in the crown (Barkman 1958; Pearson 1969). However, the occurrence of lichen species on stems is strongly influenced by tree age: a large number of lichen species (e.g. *Buellia erubescens*, *Lecanora pulicaris*) are early colonizers of stems of young trees. With an increasing stem diameter and a continuous change in bark structure and chemistry, this initial lichen community gradually moves upwards on the stem and colonizes branches and twigs. With increasing tree age, more and more bryophytes settle on the stem and on thick branches (Barkman, 1958; Sillett and Antoine, 2004; pers. obs.). The rough and cracked bark on older parts of a tree has a higher water capacity and favours the establishment of a high bryophyte coverage (Barkman 1958; Fritz et al. 2009b; Fritz 2009).

Many red-listed lichen species were recorded only in the crowns. This finding highlights the importance of the crown as lichen habitat and has implications for biodiversity surveys and Red List assessments. It seems possible that at least some crown specialists are considered to be rare because of the biased sampling method that is normally used. If tree crowns are not sampled, it seems likely that frequency estimates of a number of species are biased, which could lead to an underestimation of the number of individuals and eventually to an overestimation of extinction risks. However, it is likely that species considered crown specialists on the trees examined in our study also occur on stems of sycamore maple trees with thinner stems, on other tree species or on the twigs of shrubs. For example, the lichens *Ochrolechia pallescens* (EN) and *Menegazzia terebrata* (VU), which were more frequent in crowns in our study, are usually found on stems where they prefer smooth or only slightly

rough bark (Wirth et al. 2013). On the other hand, the special ecology of the tree crown makes it a distinct habitat that is essential for specialist species (Barkman 1958). Furthermore, the longer time interval available for arrival and establishment might favour the occurrence of rare species in tree crowns of old trees. The lichen *Lobaria amplissima* (EN), for example, is known to grow mainly in the crowns of old trees (Wirth et al. 2013). In addition, the beard lichens *Usnea florida* (EN), *U. glabrescens* (VU) and *U. intermedia* (VU) are typical crown species (Wirth et al. 2013). Also several other studies found a positive relation between tree- or stand-age and the occurrence of red-listed species as well as overall species richness of epiphytic bryophytes and lichens (Peterson and McCune 2001; Fritz et al. 2008; Fritz 2009; Jairus et al. 2009; Nascimbene et al. 2010; Marmor et al. 2011; Boch et al. 2013a; Boch et al. 2013b). E.g. Fritz (2009) studied the vertical distribution of bryophytes and lichens on 16 fallen beech trees and found red-listed lichen species almost exclusively on old trees, with more than half of them exclusively above 2 m.

In general, tree crowns seem to be less important for bryophytes than for lichens because most of the bryophyte species were also found on the stems when all 80 trees were considered. Nevertheless, some species were far more frequent in the crowns, such as the moss *Tayloria rudolphiana* (VU), which preferably grows on large branches in the crown of old sycamore maple trees in areas with high air humidity (Grims 1999; Weddeling et al. 2005; Hofmann et al. 2006) and light demanding pioneers like *Orthotrichum rogeri* (VU). This latter species has relatively high light requirements but also needs some shelter (Lüth 2010). This combination of conditions can be found in the upper part of tree crowns, where this species has frequently been found in recent years (this study, pers. obs., Lüth 2010). Both *T. rudolphiana* and *O. rogeri* are listed in the habitats directive of the European Union (FFH, appendix II) as species of conservation concern (Council of the European Commission 1992), highlighting the high nature conservation value of the studied trees and the importance of considering tree crowns in addition to stems.

## Conclusions

Our findings underline the need to include tree crowns in diversity assessments of bryophytes and lichens. For bryophytes, sampling several stems can give a good estimation of the species present at a particular site. However, frequency estimates may be highly biased for lichens and bryophytes if the crowns are not considered in diversity assessments. Crowns represent key habitats, particularly for light demanding pioneers and for highly specialized, often rare and threatened epiphytes. For such species, tree crowns comprise the major part of the potentially colonizable surface area and should be considered more intensively in future revisions of Red Lists. Moreover, the study emphasizes the high conservation value of old trees for cryptogam diversity.



## Acknowledgements

Major thanks are given to the Bristol Foundation, chaired by Mario Broggi, for providing major funding for this project. Furthermore, we acknowledge the Federal Office for the Environment (FOEN) and the Nature Park Diemtigtal for financial support. Sincere thanks are given to L. Hedenäs, H. Köckinger, N. Schnyder, C. Schubiger and E. Urmi for the revision of ambiguous bryophyte specimens, to H. Hofmann and C. Schröck for providing information about *Tayloria rudolphiana*, to J. Ecker and J. Betsch for their help in the field, to A. Bedolla, K. Ecker, H. and M. Kuchler, M. Meier and S. Stofer for their help with databases, GIS, VegeDaz and French language translations, to H. Sonntag at Nature Park Karwendel, to L. Waser for the calculation of CIR images, and to the Tiris-services of the Tyrol province and the Sagis-services of the Salzburg province for the provision of Geo data.

**Conflict of Interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

## References

- ApSimon HM, Warren RF, Wilson JN (1994) The abatement strategies assessment model-ASAM: Applications to reductions of sulphur dioxide emissions across Europe. *Atmos Environ* 28:649-663. doi: 10.1016/1352-2310(94)90042-6
- Aptroot A (1997) Lichen biodiversity in Papua New Guinea, with report of 173 species on one tree. *Bibliotheca Lichenologica* 68:203-213
- Barker M, Pinard M (2001) Forest canopy research: sampling problems, and some solutions. In: Linsenmair KE, Davis AJ, Fiala B, Speight MR (eds) *Tropical Forest Canopies: Ecology and Management*. Springer Science & Business Media, pp 23-38
- Barkman JJ (1958) Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum & Comp. NV
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8. <http://cran.r-project.org/package=lme4>. Accessed June 2015
- Baumgartner A, Reichel E, Weber G (1983) *Der Wasserhaushalt der Alpen*. Oldenbourg, Munich, Vienna
- Boch S, Müller J, Prati D, Blaser S, Fischer M (2013a) Up in the tree - The overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0084913
- Boch S, Prati D, Hessenmöller D, Schulze ED, Fischer M (2013b) Richness of lichen species, especially of threatened ones, is promoted by management methods furthering stand continuity. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0055461
- Boudreault C, Gauthier S, Bergeron Y (2000) Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Quebec, Canada. *Bryologist* 103:725-738
- Buckley HL (2011) Isolation affects tree-scale epiphytic lichen community structure on New Zealand mountain beech trees. *J Veg Sci* 22:1062-1071. doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01315.x
- Caruso A, Öckinger E, Winqvist C, Ahnström J (2015) Different patterns in species richness and community composition between trees, plants and epiphytic lichens in semi-natural pastures under agri-environment schemes. *Biodivers Conserv* 24:1729-1742. doi: 10.1007/s10531-015-0892-x
- Clauzade G, Roux C, Houmeau JM, Raimbault P (1985) *Likenoj de Okcidenta Europo: ilustrita determinlibro*. Bull Soc Bot Centre-Ouest, nouv sér, num spéc 7:1-893
- Clerc P, Truong C (2012) *Catalogue des lichens de Suisse*. <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/cataloguelichen> [Version 2.0, 11.06.2012]. Accessed 12 Aug 2015
- Coote L, Smith GF, Kelly DL, O'Donoghue S, Dowding P, Iremonger S, Mitchell FJG (2008) Epiphytes of sitka spruce (*Picea sitchensis*) plantations in Ireland and the effects of open spaces. *Biodivers Conserv* 17:953-968. doi: 10.1007/s10531-007-9302-3
- Council of the European Commission (1992) Council directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Off J Eur Communities Ser L* 206:7-49
- Dittrich S, Hauck M, Schweigatz D, Dörfler I, Hühne R, Bade C, Jacob M, Leuschner C. (2013) Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte

- vegetation of a Central European mountain spruce forest. *Flora* 208:238-246
- Ellis CJ (2012) Lichen epiphyte diversity: a species, community and trait-based review. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 14:131-152. doi: 10.1016/j.ppees.2011.10.001
- Frahm JP, Frey W (1992) *Moosflora*, 3th edn. Ulmer, Stuttgart
- Frahm JP (1998) *Moose als Bioindikatoren*. Quelle & Meyer, Wiesbaden
- Friedel A, Oheimb GV, Dengler J, Härdtle W (2006) Species diversity and species composition of epiphytic bryophytes and lichens - a comparison of managed and unmanaged beech forests in NE Germany. *Feddes Repert* 117:172-185. doi: 10.1002/fedr.200511084
- Fritz Ö, Gustafsson L, Larsson K (2008) Does forest continuity matter in conservation? - A study of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests of southern Sweden. *Biol Conserv* 141:655-668. doi: 10.1016/j.biocon.2007.12.006
- Fritz Ö (2009) Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodivers Conserv* 18:289-304. doi: 10.1007/s10531-008-9483-4
- Fritz Ö, Niklasson M, Churski M (2009a) Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Appl Veg Sci* 12:93-106. doi: 10.1111/j.1654-109X.2009.01007.x
- Fritz Ö, Brunet J, Caldiz M (2009b) Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *Bryologist* 112:488-505. doi: 10.1639/0007-2745-112.3.488
- Grims F (1999) *Die Laubmoose Österreichs, Catalogus Florae Austriae II, Bryophyten (Moose) 1, Musci (Laubmoose)*. Österreichische Akademie der Wissenschaften, Vienna
- Hale ME (1952) Vertical distribution of cryptogams in a virgin forest in Wisconsin. *Ecology* 33:398-406
- Hale ME (1965) Vertical distribution of cryptogams in a red maple swamp in Connecticut. *Bryologist* 68:193-197. doi: 10.2307/3241012
- Herzig R, Urech M (1991) Flechten als Bioindikatoren. *Bibliotheca Lichenologica* 43:1-283.
- Heylen O, Hermy M, Schrevens E (2005) Determinants of cryptogamic epiphyte diversity in a river valley (Flanders). *Biol Conserv* 126:371-382. doi: 10.1016/j.biocon.2005.06.014
- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Hill MO, Bell N, Bruggeman-Nannenga M, Bruges M, Cano MJ, Enroth J, Flatberg KI, Frahm JP, Gallego MT, Garilletei R, Guerra J, Hedenas L, Holyoak DT, Ignatov MS, Lara F, Mazimpaka V, Munoz J, Söderström L (2006) An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J Bryol* 28:198-267. doi: 10.1179/174328206X119998
- Hilmo O, Gauslaa Y, Rocha L, Lindmo S, Holien H (2013) Vertical gradients in population characteristics of canopy lichens in boreal rainforests of Norway. *Botany* 91:814-821. doi: 10.1139/cjb-2013-0105
- Hofmann H, Müller N, Schnyder N (2006) *Merkblätter Artenschutz - Moose*. Durch die Natur- und Heimatschutzverordnung schweizweit geschützte Moose (NHV, Anhang 2). [http://www.nism.uzh.ch/Naturschutz/Artenschutz\\_Moose\\_D.pdf](http://www.nism.uzh.ch/Naturschutz/Artenschutz_Moose_D.pdf). Accessed 30 July 2015
- Hylander K, Dynesius M, Jonsson BG, Nilsson C (2005) Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecol Appl* 15:674-688. doi: 10.1890/04-0570

- Ignatova EA, Ignatov MS (2011) The genus *Thamnobryum* (Neckeraceae, Bryophyta) in Russia. *Arctoa* 20:137-151
- IUCN (2001) IUCN Red List Categories and Criteria version 3.1. Gland, Switzerland and Cambridge, UK
- Jairus K, Lõhmus A, Lõhmus P (2009) Lichen acclimatization on retention trees: A conservation physiology lesson. *J Appl Ecol* 46:930-936. doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01672.x
- Jarman SJ, Kantvilas G (1995) Epiphytes on an old huon pine tree (*Lagarostrobos franklinii*) in Tasmanian rainforest. *New Zeal J Bot* 33:65-78. doi: 10.1080/0028825X.1995.10412944
- Johansson V, Ranius T, Snäll T (2012) Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93:235-241. doi: 10.1890/11-0760.1
- Johansson V, Snäll T, Johansson P, Ranius T (2010) Detection probability and abundance estimation of epiphytic lichens based on height-limited surveys. *J Veg Sci* 21:332-341. doi: 10.1111/j.1654-1103.2009.01146.x
- Jüriado I, Liira J, Paal J, Suija A (2009) Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. *Biodivers Conserv* 18:105-125. doi: 10.1007/s10531-008-9460-y
- Kenkel NC, Bradfield GE (1986) Epiphytic vegetation on *Acer macrophyllum*: a multivariate study of species-habitat relationships. *Vegetatio* 68:43-53. doi: 10.1007/BF00031579
- Kranner I, Beckett R, Hochman A, Nash TH (2008) Desiccation-tolerance in lichens: a review. *Bryologist* 111:576-593. doi: 10.1639/0007-2745-111.4.576
- Kumar L, Skidmore AK, Knowles E (1997) Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *Int J Geogr Inf Sci* 11:475-497. doi: 10.1080/136588197242266
- Kuznetsova A, Brockhoff PB, Christensen RHB (2015) lmerTest: Tests for random and fixed effects for linear mixed effect models. R package, version 2.0-29. <http://cran.r-project.org/package=lmerTest>. Accessed June 2015
- Lie MH, Arup U, Grytnes JA, Ohlson M (2009) The importance of host tree age, size and growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodivers Conserv* 18:3579-3596. doi: 10.1007/s10531-009-9661-z
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2009) Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. *J Ecol* 97:176-185. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01459.x
- Löbel S, Snäll T, Rydin H (2006) Species richness patterns and metapopulation processes - evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29:169-182. doi: 10.1111/j.2006.0906-7590.04348.x
- Lõhmus P, Rosenvald R, Lõhmus A (2006) Effectiveness of solitary retention trees for conserving epiphytes: differential short-term responses of bryophytes and lichens. *Can J For Res* 36:1319-1330. doi: 10.1139/x06-032
- Lüth M (2010) Ökologie und Vergesellschaftung von *Orthotrichum rogeri*. *Herzogia* 23:121-149
- Marmor L, Tõrra T, Saag L, Randlane T (2011) Effects of forest continuity and tree age on epiphytic lichen biota in coniferous forests in Estonia. *Ecol Indic* 11:1270-1276. doi: 10.1016/j.ecolind.2011.01.009
- Marmor L, Tõrra T, Saag L, Leppik E, Randlane T (2013) Lichens on *Picea abies* and *Pinus sylvestris* - from tree bottom to the top. *Lichenol* 45:51-63. doi: 10.1017/S0024282912000564

- McCune B, Amsberry KA, Camacho FJ, Clery S, Cole C, Emerson C, Felder G, French P, Greene D, Harris R, Hutten M, Larson B, Lesko M, Majors S, Markwell T, Parker GG, Pendergrass K, Peterson EB, Peterson ET, Platt J, Proctor J, Rambo T, Rosso A, Shaw D, Turner R, Widmer M (1997) Vertical profile of epiphytes in a Pacific Northwest old-growth forest. *Northwest Sci* 71:145-152
- Milne J, Louwhoff S (1999) Vertical distribution of bryophytes and lichens on a myrtle beech, *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. *Hikobia* 13:23-30
- Mylona S (1996) Sulphur dioxide emissions in Europe 1800-1991 and their effect on sulphur concentrations and depositions. *Tellus* 48:662-689. doi: 10.1034/j.1600-0889.1996.t01-2-00005.x
- Nascimbene J, Marini L, Nimis PL (2010) Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in Alpine spruce forests. *For Ecol Manage* 260:603-609. doi: 10.1016/j.foreco.2010.05.016
- Nebel M, Philippi G (2005) *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 3. Ulmer, Stuttgart
- Nebel M, Philippi G (2001) *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 2. Ulmer, Stuttgart
- Nebel M, Philippi G (2000) *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 1. Ulmer, Stuttgart
- Paltto H, Nordberg A, Nordén B, Snäll T (2011) Development of secondary woodland in oak wood pastures reduces the richness of rare epiphytic lichens. *PLoS One* 6:1-8. doi: 10.1371/journal.pone.0024675
- Pearson LC (1969) Influence of temperature and humidity on distribution of lichens in a Minnesota bog. *Ecology* 50:740-746
- Peterson EB, McCune B (2001) Diversity and succession of epiphytic macrolichen communities in low-elevation managed conifer forests in Western Oregon. *J Veg Sci* 12:511-524. doi: 10.2307/3237003
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. <http://www.r-project.org/>. Accessed June 2015
- Ranius T, Johansson P, Berg N, Niklasson M (2008) The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *J Veg Sci* 19:653-662. doi: 10.3170/2008-8-18433
- Rasmussen L (1975) The bryophytic epiphyte vegetation in the forest, Slotved Skov, northern Jutland. *Linbergia* 3:15-38
- Romanski J, Pharo EJ, Kirkpatrick JB (2011) Epiphytic bryophytes and habitat variation in montane rainforest, Peru. *Bryologist* 114:720-731. doi: 10.1639/0007-2745-114.4.720
- Rose F (1991) The importance of old trees, including pollards, for lichen and bryophyte epiphytes. In: Read HJ (ed) *Pollard and veteran tree management*. Corporation of London, London, pp 28-29
- Saag L, Saag A, Randlane T (2009) World survey of the genus *Lepraria* (Stereocaulaceae, lichenized Ascomycota). *Lichenol* 41:25-60
- Scheidegger C, Groner U, Keller C, Stofer S (2002a) Biodiversity assessment tools - lichens. In: Nimis PL, Scheidegger C, Wolseley PA (eds) *Monitoring with lichens - monitoring lichens*. Springer, pp 359-365
- Scheidegger C, Clerc P, Dietrich M, Frei M, Groner U, Keller C, Roth I, Stofer S, Vust M (2002b) Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. WSL, CJB, BUWAL,

Bern

- Schnyder N, Bergamini A, Hofmann H, Müller N, Schubiger-Bossard C, Urmi E (2004) Rote Liste der gefährdeten Moose der Schweiz. BUWAL-Reihe: Vollzug Umwelt. BUWAL, FUB & NISM
- Sillett SC, Antoine ME (2004) Lichens and bryophytes in forest canopies. In: Lowman MD, Rinker HB (eds) *Forest Canopies*, 2nd ed. Elsevier Academic Press, New York, pp 151-174
- Sillett SC, Gradstein SR, Griffin D (1995) Bryophyte diversity of *Ficus* tree crowns from cloud forest and pasture in Costa Rica. *Bryol* 98:251-260
- Söderström L, Urmi E, Váňa J (2002) Distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia. *Lindbergia* 27:3-47
- Söderström L, Urmi E, Váňa J (2007) The distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia - update 1-427. *Cryptogam Bryol* 28:299-350
- Stewart KJ, Mallik AU (2006) Bryophyte responses to microclimatic edge effects across riparian buffers. *Ecol Appl* 16:1474-1486. doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[1474:BRTMEE]2.0.CO;2
- Van Herk CM (2001) Bark pH and susceptibility to toxic air pollutants as independent causes of changes in epiphytic lichen composition in space and time. *Lichenologist* 33:419-441. doi: 10.1006/lich.2001.0337
- Van Reenen GBA, Gradstein SR (1983) Studies on Colombian cryptogams XX. *Acta Bot Neerl* 32:163-175
- Vanderpoorten A, Engels P, Sotiaux A (2004) Trends in diversity and abundance of obligate epiphytic bryophytes in a highly managed landscape. *Ecography* 27:567-576. doi: 10.1111/j.0906-7590.2004.03890.x
- Weddeling K, Ludwig G, Hachtel M (2005) Die Moose (Bryophyta, Marchantiophyta, Anthocerophyta) der FFH-Richtlinie. In: Petersen B, Ellwanger G, Biewald G, et al. (eds) *Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland*. Band 1: Pflanzen und Wirbellose, Schriftenr. Landwirtschaftsverlag, Münster, pp 207-329
- Whitelaw M, Burton MAS (2015) Diversity and distribution of epiphytic bryophytes on Bramley's Seedling trees in East of England apple orchards. *Glob Ecol Conserv* 4:380-387. doi: 10.1016/j.gecco.2015.07.014
- Wirth V (1987) *Die Flechten Baden-Württembergs*. Ulmer, Stuttgart
- Wirth V, Hauck M, Schultz M, De Bruyn U (2013) *Die Flechten Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart
- Yang K, Koike T (2002) Estimating surface solar radiation from upper-air humidity. *Sol Energy* 72:177-186. doi: 10.1016/S0038-092X(01)00084-6
- Yarranton GA (1972) Distribution and succession of epiphytic lichens on black spruce near Cochrane, Ontario. *Bryologist* 75:462-480
- Zimmermann NE, Roberts DW (2001) Final report of the MLP climate and biophysical mapping project. [https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp\\_report.pdf](https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp_report.pdf). Accessed 12 June 2015

## **ELECTRONIC SUPPLEMENTARY MATERIAL**

Biodiversity and Conservation

### **Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures**

Thomas Kiebacher, Christine Keller, Christoph Scheidegger & Ariel Bergamini

Corresponding author:

Thomas Kiebacher

Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL

Zürcherstrasse 111

CH-8903 Birmensdorf

Switzerland

thomas.kiebacher@wsl.ch

### **Online Resource 1**



**Fig. S1.** Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) wooded pasture at the site Reichenbachtal (RB), Bern, Switzerland.





**Fig. S2.** Sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) wooded pasture at the site Grosser Ahornboden (GA), Tyrol, Austria

**Table S1.** Location of the six study sites, area of the surveyed sycamore wooded pastures, number of sampled trees, altitudinal range, mean annual precipitation, annual global potential shortwave radiation (sradyy; algorithm following Kumar et al. (1997)) and distance to the next river of the sampled trees. Mean annual precipitation was derived from a 100 m grid interpolated with the algorithm following Zimmermann and Roberts (2001) from the 1950-2000 means of the WorldClim data (Hijmans et al. 2005).

Code, Site	Location	Area [km <sup>2</sup> ]	No. of trees	Altitudinal range [m a.s.l.]	Precipitation [mm]	sradyy [kJ m <sup>-1</sup> day <sup>-1</sup> ]	Distance to river [m]
<b>RB,</b> Reichenbachtal	Schattenhalb and Grindelwald, Bern, Switzerland	2.91	16	1295 - 1529	1440 - 1563	13752 - 18421	10 - 582
<b>MG,</b> Meniggrund	Diemtigen, Bern, Switzerland	1.69	16	1261 - 1444	1303 - 1443	14436 - 22358	2 - 287
<b>GA,</b> Grosser Ahornboden	Vomp, Tyrol, Austria	1.97	12	1119 - 1228	956 - 970	12968 - 15127	161 - 3330
<b>WF,</b> Wanker Fleck	Halblech, Bavaria, Germany	0.43	12	1128 - 1155	1055 - 1064	14086 - 18904	15 - 367
<b>GN,</b> Gnadenalm	Untertauern, Salzburg, Austria	1.02	12	1048 - 1439	1393 - 1418	12268 - 19884	8 - 553
<b>GT,</b> Glemmtal	Saalbach-Hinterglemm, Salzburg, Austria	0.26	12	1181 - 1394	1088 - 1135	9964 - 18877	18 - 363

## References

- Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol* 25:1965-1978. doi: 10.1002/joc.1276
- Kumar L, Skidmore AK, Knowles E (1997) Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *Int J Geogr Inf Sci* 11:475-497. doi: 10.1080/136588197242266
- Zimmermann NE, Roberts DW (2001) Final report of the MLP climate and biophysical mapping project. [https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp\\_report.pdf](https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp_report.pdf). Accessed 12 June 2015

**Table S2.** Definitions of species aggregates (bryophytes and lichens) used in this study.

Aggregate	Reference
<b>Bryophytes</b>	
<i>Bryum caespiticium</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Bryum algovicum</i> Müll.Hal., <i>B. archangelicum</i> Bruch & Schimp., <i>B. caespiticium</i> Hedw., <i>B. creberrimum</i> Taylor, <i>B. intermedium</i> (Brid.) Blandow, <i>B. longisetum</i> Schwägr., <i>B. pallescens</i> Schwägr. and <i>B. salinum</i> Limpr.
<i>Campylium stellatum</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Campylium protensum</i> (Brid.) Kindb. and <i>C. stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O.Jensen
<i>Fissidens bryoides</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Plagiomnium affine</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Radula complanata</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Radula complanata</i> (L.) Dumort. and <i>R. lindenbergiana</i> C.Hartm.
<i>Schistidium apocarpum</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Syntrichia ruralis</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<b>Lichens</b>	
<i>Bacidia arnoldiana</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Bacidia arnoldiana</i> Körb. and <i>B. delicata</i> (Leight.) Coppins
<i>Candelariella efflorescens</i> aggr.	Westberg and Clerc (2012)
<i>Collema nigrescens</i> aggr.	Scheidegger et al. (2002)

## References

- Meier MK, Urmi E, Schnyder N, Bergamini A, Hofmann H (2013) Checkliste der Schweizer Moose. [http://www.nism.uzh.ch/download/checkliste/Checkliste\\_CH\\_Moose\\_2013.pdf](http://www.nism.uzh.ch/download/checkliste/Checkliste_CH_Moose_2013.pdf). Accessed 12 May 2015
- Scheidegger C, Clerc P, Dietrich M, Frei M, Groner U, Keller C, Roth I, Stofer S, Vust M (2002) Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. WSL, CJB, BUWAL, Bern
- Westberg M, Clerc P (2012) Five species of *Candelaria* and *Candelariella* (Ascomycota, Candelariales) new to Switzerland. MycoKeys 3:1-12

**Table S3.** Bryophyte and lichen species recorded on 80 sycamore trees at six sites in the northern Alps. E = Epiphyte, Cr = species with crown preference, \* significant crown preference (Fisher's exact test,  $p < 0.05$ ), RL = red-list status according to Schnyder et al. (2004) and Scheidegger et al. (2002) (CR critically endangered, EN endangered, VU vulnerable, NT near threatened, LC least concern, DD data deficiency, NE not evaluated, NE\* not evaluated because not listed), in bold: red-listed species (CR, EN or VU), Freq. = frequency on 80 trees.

Bryophytes			RL	Freq.
		<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M.Fleisch.	LC	2
		<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	NE	32
E		<i>Amblystegium subtile</i> (Hedw.) Schimp.	LC	17
		<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener	LC	1
		<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor	LC	3
E	Cr	* <i>Antitrichia curtispindula</i> (Hedw.) Brid.	NE	33
		<i>Apometzgeria pubescens</i> (Schrank) Kuwah.	LC	1
		<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	LC	3
		<i>Barbilophozia barbata</i> (Schreb.) Loeske	LC	15
		<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske	LC	1
		<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.	LC	4
		<i>Bartramia halleriana</i> Hedw.	LC	1
		<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	LC	22
		<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Schimp.	LC	2
		<b><i>Brachythecium campestre</i> (Müll.Hal.) Schimp.</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
		<b><i>Brachythecium geheebii</i> Milde</b>	<b>CR</b>	<b>3</b>
		<i>Brachythecium glareosum</i> (Spruce) Schimp.	LC	13
		<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp.	LC	24
		<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	17
		<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Schimp., nom. cons.	LC	25
		<i>Brachythecium tommasinii</i> (Boulay) Ignatov & Huttunen	LC	2
		<i>Bryoerythrophyllum ferruginascens</i> (Stirt.) Giacom.	LC	2
		<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C.Chen	LC	11
		<i>Bryum caespiticium</i> aggr.	NE*	2
		<i>Bryum capillare</i> Hedw.	LC	1
		<i>Bryum elegans</i> Nees	NE*	1
E		<i>Bryum moravicum</i> Podp.	LC	74
		<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	LC	1
		<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	LC	1
		<i>Calypogeia azurea</i> Stotler & Crotz	LC	1
		<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i> (Brid.) R.S.Chopra	LC	2
		<i>Campylium stellatum</i> aggr.	LC	2
		<i>Cephalozia spec.</i> (Dumort.) Dumort.	NE*	1
		<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Hoffm.) Dumort.	LC	1
		<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	LC	9
		<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	LC	22
		<i>Conocephalum salebrosum</i> Szweyk. & al.	NE*	1
		<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	LC	1
		<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	LC	5
		<i>Dichodontium pellucidum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	1
		<i>Dicranella varia</i> (Hedw.) Schimp.	LC	1
	Cr	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	LC	29
		<i>Didymodon cf. ferrugineus</i> (Besch.) M.O.Hill	NE*	1

		<i>Ditrichum gracile</i> (Mitt.) Kuntze	NE*	1
		<i>Entodon concinnus</i> (De Not.) Paris	LC	7
		<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J.Kop.	LC	2
		<i>Fissidens bryoides</i> aggr.	NE*	1
		<i>Fissidens dubius</i> P.Beauv.	LC	1
		<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	NE	6
E	Cr	* <i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.	LC	66
E	Cr	<i>Frullania tamarisci</i> (L.) Dumort.	NT	6
	Cr	<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P.Beauv.	LC	3
		<i>Homalothecium philippeanum</i> (Spruce) Schimp.	LC	4
		<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	24
		<i>Homomallium incurvatum</i> (Brid.) Loeske	LC	2
		<i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn.	LC	2
		<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i> (Spruce) M.Fleisch.	LC	5
		<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	LC	12
E	Cr	* <i>Hypnum andoi</i> A.J.E.Sm.	LC	8
	Cr	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	LC	67
		<i>Isopterygiopsis muelleriana</i> (Schimp.) Z.Iwats.	LC	1
		<i>Isopterygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Z.Iwats.	LC	1
E		<i>Isothecium alopecuroides</i> (Dubois) Isov.	LC	10
		<i>Jungermannia spec.</i> L.	NE*	1
		<i>Leiocolea collaris</i> (Nees) Schljakov	LC	1
		<i>Leiocolea heterocolpos</i> (Hartm.) H.Buch	LC	1
E		<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	LC	3
		<i>Lescuraea saxicola</i> (Schimp.) Molendo	LC	1
E	Cr	<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwägr.	LC	80
		<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	LC	2
		<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	LC	4
		<i>Lophocolea minor</i> Nees	LC	3
		<i>Marchantia polymorpha</i> subsp. <i>montivagans</i> Bischl. & Boissel.-Dub.	NE*	1
E		<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	LC	36
E	Cr	<i>Metzgeria violacea</i> (Ach.) Dumort.	LC	6
		<i>Mnium lycopodioides</i> Schwägr.	NT	3
		<i>Mnium marginatum</i> (Dicks.) P.Beauv.	LC	10
		<i>Mnium spinosum</i> (Voit) Schwägr.	LC	58
		<i>Mnium stellare</i> Hedw.	LC	7
		<i>Mnium thomsonii</i> Schimp.	LC	4
E		<i>Neckera complanata</i> (Hedw.) Huebener	LC	4
E	Cr	* <i>Orthotrichum affine</i> Brid.	LC	58
<b>E</b>		<b><i>Orthotrichum alpestre</i> Bruch &amp; Schimp.</b>	<b>EN</b>	<b>41</b>
E	Cr	* <i>Orthotrichum lyellii</i> Hook. & Taylor	LC	24
E		<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	LC	40
E	Cr	* <i>Orthotrichum pallens</i> Brid.	LC	46
E	Cr	<i>Orthotrichum pumilum</i> Sw. ex anon.	NE*	7
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b>* <i>Orthotrichum rogeri</i> Brid.</b>	<b>VU</b>	<b>24</b>
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Orthotrichum scanicum</i> Gronvall</b>	<b>CR</b>	<b>2</b>
E		<i>Orthotrichum schimperi</i> Hammar	NE*	2
E	Cr	* <i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	LC	78
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Orthotrichum stellatum</i> Brid.</b>	<b>CR</b>	<b>1</b>
E	Cr	* <i>Orthotrichum stramineum</i> Brid.	LC	74

## CHAPTER 1

E	Cr	* <i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	LC	80
		<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	LC	14
		<i>Oxystegus tenuirostris</i> (Hook. & Taylor) A.J.E.Sm.	LC	19
E		<i>Paraleucobryum sauteri</i> (Bruch & Schimp.) Loeske	DD	1
		<i>Pellia</i> cf. <i>endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.	NE*	1
		<i>Plagiochila asplenioides</i> (L. emend. Taylor) Dumort.	LC	6
		<b><i>Plagiochila britannica</i> Paton</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
		<i>Plagiochila porelloides</i> (Nees) Lindenb.	LC	34
		<i>Plagiomnium affine</i> aggr.	NE*	25
		<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	LC	25
		<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J.Kop.	LC	19
		<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	LC	12
		<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z.Iwats.	LC	3
		<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	3
E		<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp.	LC	1
		<i>Plagiothecium succulentum</i> (Wilson) Lindb.	LC	1
		<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) H.A.Crum	LC	1
E	Cr	* <i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp.	LC	21
		<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	LC	2
		<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	LC	1
		<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	LC	3
		<i>Pohlia longicolla</i> (Hedw.) Lindb.	LC	1
		<i>Pohlia</i> cf. <i>nutans</i> (Hedw.) Lindb.	NE*	1
		<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	LC	5
		<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	LC	6
		<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	LC	1
		<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	LC	1
E	Cr	<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.	LC	64
		<i>Preissia quadrata</i> (Scop.) Nees	LC	1
		<i>Pseudoleskea incurvata</i> (Hedw.) Loeske	LC	9
	Cr	<i>Pseudoleskeella catenulata</i> (Schrad.) Kindb.	NE	1
E		<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	LC	78
E	Cr	<i>Pterigynandrum filiforme</i> Hedw.	LC	70
	Cr	<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	LC	3
		<i>Ptychodium plicatum</i> (F.Weber & D.Mohr) Schimp.	LC	14
E	Cr	<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	LC	1
	Cr	<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	LC	1
E		<i>Radula complanata</i> aggr.	NE	66
		<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	LC	11
		<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	LC	1
		<i>Rhynchostegium murale</i> (Hedw.) Schimp.	LC	11
		<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	LC	6
		<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.	LC	3
		<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	LC	15
		<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	LC	29
		<i>Scapania aequiloba</i> (Schwägr.) Dumort.	LC	3
		<i>Scapania aspera</i> Bernet & M.Bernet	LC	1
		<i>Schistidium apocarpum</i> aggr.	NE*	8
		<i>Sciuro-Hypnum plumosum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen, nom. cons.	LC	1
		<i>Sciuro-Hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	LC	46

		<i>Sciuro-Hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen	LC	7
		<i>Sciuro-Hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen	LC	3
		<i>Syntrichia ruralis</i> aggr.	NE*	41
E		<i>Syntrichia virescens</i> (De Not.) Ochyra	LC	2
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Tayloria rudolphiana</i> (Garov.) Bruch &amp; Schimp.</b>	<b>VU</b>	<b>6</b>
		<i>Tayloria serrata</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	LC	3
		<i>Thamnobryum neckeroides</i> (Hook.) E.Lawton	NE*	1
		<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A.Jaeger	LC	21
		<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	2
		<i>Tortella bambergeri</i> (Schimp.) Broth.	LC	5
		<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	LC	16
		<i>Tortula subulata</i> Hedw.	LC	1
		<i>Trichodon cylindricus</i> (Hedw.) Schimp.	LC	1
E	Cr	* <i>Ulotia bruchii</i> Brid.	LC	43
<b>E</b>	<b>Cr</b>	* <b><i>Ulotia coarctata</i> (P.Beauv.) Hammar</b>	<b>CR</b>	<b>38</b>
E	Cr	* <i>Ulotia crispa</i> (Hedw.) Brid.	LC	67
E	Cr	<i>Zygodon dentatus</i> (Limpr.) Kartt.	NT	9
<b>E</b>		<b><i>Zygodon rupestris</i> Lorentz</b>	<b>VU</b>	<b>2</b>
<b>Lichens</b>				
<b>E</b>		<b><i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körb.</b>	<b>VU</b>	<b>4</b>
E		<i>Arthonia atra</i> (Pers.) A. Schneid.	LC	1
E		<i>Arthonia didyma</i> Körb.	LC	2
E	Cr	<i>Arthonia punctiformis</i> Ach.	NE*	2
E	Cr	* <i>Arthonia radiata</i> (Pers.) Ach.	LC	40
E	Cr	<i>Arthopyrenia</i> cf. <i>carneobrunneola</i> Coppins	NE*	1
E	Cr	<i>Arthopyrenia</i> cf. <i>salicis</i> A. Massal.	NE*	1
E		<i>Bacidia arceutina</i> (Ach.) Arnold	LC	2
	Cr	<i>Bacidia arnoldiana</i> aggr.	NE*	8
E		<i>Bacidia beckhausii</i> Körb.	NT	1
E		<i>Bacidia rubella</i> (Hoffm.) A. Massal.	LC	22
E	Cr	<i>Bacidia subincompta</i> (Nyl.) Arnold	LC	8
E		<i>Bacidia</i> cf. <i>vermifera</i> (Nyl.) Th. Fr.	NE*	1
	Cr	<i>Bacidia</i> cf. <i>viridifarinosa</i> Coppins & P. James	NE*	1
E	Cr	<i>Biatora chrysantha</i> (Zahlbr.) Printzen	LC	1
E	Cr	<i>Biatora efflorescens</i> (Hedl.) Räsänen	LC	1
E	Cr	<i>Biatora flavopunctata</i> (Tønsberg) Hinter. & Printzen	LC	2
E		<i>Biatora helvola</i> Hellb.	NT	1
E		<i>Biatoridium monasteriense</i> Körb.	LC	8
		<i>Bilimbia sabuletorum</i> (Schreb.) Arnold	LC	8
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Bryoria bicolor</i> (Ehrh.) Brodo &amp; D. Hawksw.</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
E	Cr	* <i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.	NT	20
E	Cr	* <i>Bryoria fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.	LC	17
E	Cr	* <i>Bryoria implexa</i> (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw.	NT	6
<b>E</b>	<b>Cr</b>	* <b><i>Buellia erubescens</i> Arnold</b>	<b>VU</b>	<b>27</b>
E	Cr	* <i>Buellia griseovirens</i> (Sm.) Almb.	LC	52
E		<i>Buellia punctata</i> (Hoffm.) A. Massal.	LC	15
E	Cr	<i>Calicium</i> cf. <i>glaucellum</i> Ach.	NE*	1
E	Cr	<i>Calloposma</i> cf. <i>asserigenum</i> J. Lahm	NE*	1
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Caloplaca alnetorum</i> Giralt &amp; al.</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>

## CHAPTER 1

E		<i>Caloplaca alstrupii</i> Søchting	NE*	1
E		<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr.	LC	27
E	Cr	<i>Caloplaca cerinella</i> (Nyl.) Flagey	NT	1
E		<i>Caloplaca cerinelloides</i> (Erichsen) Poelt	NT	19
		<i>Caloplaca chlorina</i> (Flot.) H. Olivier	LC	26
E	Cr	<i>Caloplaca cf. ferruginea</i> (Huds.) Th. Fr.	NE*	1
E	Cr	<i>Caloplaca herbidella</i> (Hue) H. Magn.	LC	4
E	Cr	<i>Caloplaca hungarica</i> H. Magn.	NE*	2
E	Cr	<i>Caloplaca obscurella</i> (Körb.) Th. Fr. /cf.	NE*	1
E		<i>Candelaria concolor</i> (Dicks.) Stein	LC	11
E	Cr	* <i>Candelariella efflorescens</i> aggr.	NE*	78
E	Cr	* <i>Candelariella reflexa</i> (Nyl.) Lettau	LC	31
		<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	LC	3
E	Cr	<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	LC	66
E	Cr	<i>Catillaria nigroclavata</i> (Nyl.) Schuler	LC	2
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.</b>	<b>EN</b>	<b>1</b>
E	Cr	* <i>Cetrelia olivetorum</i> (Nyl.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	NT	30
E		<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J. R. Laundon	LC	1
		<i>Cladonia chlorophaea</i> (Sommerf.) Spreng.	NE*	27
E	Cr	<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	LC	18
	Cr	<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	LC	26
		<i>Cladonia pocillum</i> (Ach.) Grognot	LC	6
		<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	LC	21
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Collema fasciculare</i> (L.) F. H. Wigg.</b>	<b>EN</b>	<b>3</b>
E		<i>Collema flaccidum</i> (Ach.) Ach.	LC	16
<b>E</b>		<b><i>Collema fragrans</i> (Sm.) Ach.</b>	<b>CR</b>	<b>4</b>
<b>E</b>		<b><i>Collema nigrescens</i> aggr.</b>	<b>VU</b>	<b>6</b>
	Cr	<i>Diploschistes muscorum</i> (Scop.) R. Sant.	LC	2
<b>E</b>		<b><i>Diplotomma alboatrum</i> (Hoffm.) Flot.</b>	<b>EN</b>	<b>1</b>
E	Cr	<i>Evernia divaricata</i> (L.) Ach.	NT	7
E	Cr	* <i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	LC	44
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b><i>Fellhanera subtilis</i> (Vezda) Diederich &amp; Sérus.</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
E		<i>Frutidella pullata</i> (Norman) Schmull	LC	2
E	Cr	<i>Heterodermia cf. japonica</i> (M. Satô) Swinscow & Krog	NE*	1
<b>E</b>		<b><i>Heterodermia speciosa</i> (Wulfen) Trevis.</b>	<b>CR</b>	<b>6</b>
E	Cr	<i>Hypogymnia austerodes</i> (Nyl.) Räsänen	LC	3
E	Cr	* <i>Hypogymnia bitteri</i> (Lyngé) Ahti	LC	12
E	Cr	* <i>Hypogymnia farinacea</i> Zopf	LC	7
E	Cr	* <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	LC	72
E	Cr	* <i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	LC	59
<b>E</b>	<b>Cr</b>	<b>* <i>Hypogymnia vittata</i> (Ach.) Parrique</b>	<b>VU</b>	<b>12</b>
E	Cr	<i>Hypotrachyna afrorevoluta</i> (Krog & Swinscow) Krog & Swinscow	NE*	1
E		<i>Lecania cyrtella</i> (Ach.) Th. Fr.	LC	3
E		<i>Lecania hyalina</i> (Fr.) R. Sant.	NT	2
E	Cr	<i>Lecanora albella</i> (Pers.) Ach.	NT	4
		<i>Lecanora albescens</i> (Hoffm.) Branth & Rostr.	NE*	2
E		<i>Lecanora allophana</i> f. <i>allophana</i> Nyl.	NT	1
E		<i>Lecanora allophana</i> f. <i>sorediata</i> Vain.	NE*	24
E	Cr	* <i>Lecanora argentata</i> (Ach.) Malme	LC	40
E	Cr	<i>Lecanora barkmaniana</i> Aptroot & Herk	LC	3



E	Cr	*	<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	LC	73
E	Cr	*	<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.	LC	76
E	Cr		<i>Lecanora circumborealis</i> Brodo & Vitik.	LC	7
E	Cr		<i>Lecanora expansa</i> Nyl.	LC	1
E			<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.	NE*	5
E	Cr		<i>Lecanora intumescens</i> (Rebent.) Rabenh.	NT	6
E			<i>Lecanora leptyroides</i> (Nyl.) Degel.	NT	4
E	Cr		<i>Lecanora persimilis</i> (Th. Fr.) Nyl.	LC	2
E	Cr	*	<i>Lecanora praesistens</i> Nyl.	NT	17
E	Cr	*	<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.	LC	28
E			<i>Lecanora strobilina</i> (Spreng.) Kieff.	NE*	1
E	Cr		<i>Lecanora subcarpineae</i> Szatala	NT	3
E	Cr		<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	LC	4
E	Cr		<i>Lecanora umbrina</i> (Ach.) A. Massal.	NE*	8
E	Cr		<i>Lecidea</i> cf. <i>albohyalina</i> (Nyl.) Th.Fr.	NE*	1
E	Cr		<i>Lecidea nylanderii</i> (Anzi) Th. Fr.	LC	1
E	Cr	*	<i>Lecidella elaeochroma</i> var. <i>elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	LC	33
E			<i>Lecidella flavosorediata</i> (Vezda) Hertel & Leuckert	LC	4
	Cr		<i>Lepraria coriensis</i> (Hue) Sipman	NE*	1
E			<i>Lepraria eburnea</i> J. R. Laundon	LC	1
E			<i>Lepraria elobata</i> Tønsberg	LC	6
E			<i>Lepraria lobificans</i> Nyl.	LC	24
			<i>Lepraria membranacea</i> (Dicks.) Vain.	NE*	1
E	Cr	*	<i>Lepraria rigidula</i> (B. de Lesd.) Tønsberg	LC	65
E			<i>Lepraria vouauxii</i> (Hue) R. C. Harris	LC	3
			<i>Leptogium lichenoides</i> (L.) Zahlbr.	LC	11
E			<i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.	NT	57
E	Cr		<b><i>Leptogium teretiusculum</i> (Wallr.) Arnold</b>	EN	1
E	Cr		<b><i>Lobaria amplissima</i> (Scop.) Forssell</b>	EN	1
E	Cr		<b><i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.</b>	VU	31
E	Cr		<i>Loxospora elatina</i> (Ach.) A. Massal.	LC	4
E	Cr	*	<i>Melanelixia glabra</i> (Schaer.) O. Blanco & al.	NT	62
E	Cr	*	<i>Melanelixia glabrata</i> (Lamy) Sandler & Arup	LC	64
E			<i>Melanelixia subargentifera</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	LC	6
E	Cr	*	<i>Melanelixia subaurifera</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	LC	20
E	Cr		<i>Melanohalea elegantula</i> (Zahlbr.) O. Blanco & al.	NT	1
E	Cr	*	<i>Melanohalea exasperata</i> (De Not.) O. Blanco & al.	NT	52
E	Cr	*	<i>Melanohalea exasperatula</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	LC	78
E	Cr		<b><i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) A. Massal.</b>	VU	2
E	Cr		<i>Micarea prasina</i> s.lat.	LC	8
E	Cr	*	<i>Mycobilimbia epixanthoides</i> (Nyl.) Hafellner & Türk	LC	11
E			<i>Mycobilimbia tetramera</i> (De Not.) Hafellner & Türk	NE*	4
E	Cr		<b><i>Mycoblastus affinis</i> (Schaer.) T. Schauer</b>	VU	1
E			<i>Nephroma bellum</i> (Spreng.) Tuck.	NT	1
E			<i>Nephroma parile</i> (Ach.) Ach.	NT	15
E			<b><i>Nephroma resupinatum</i> (L.) Ach.</b>	VU	7
E	Cr	*	<b><i>Nephromopsis laureri</i> (Kremp.) Kurok.</b>	VU	8
E	Cr		<i>Normandina pulchella</i> (Borrer) Nyl.	LC	8
E	Cr		<i>Ochrolechia alboflavescens</i> (Wulfen) Zahlbr.	LC	11
E	Cr		<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold	LC	5

## CHAPTER 1

E	Cr	<i>Ochrolechia arborea</i> (Kreyer) Almb.	NT	7
E	Cr	* <b><i>Ochrolechia pallescens</i> (L.) A. Massal.</b>	EN	13
E	Cr	* <b><i>Ochrolechia szatalaensis</i> Versegby</b>	VU	14
E	Cr	<i>Ochrolechia</i> cf. <i>turneri</i> (Sm.) Hasselrot	NE*	2
E		<i>Opegrapha rufescens</i> Pers.	LC	5
E		<i>Opegrapha varia</i> Pers.	NE*	9
E		<i>Oxneria huculica</i> S.Y. Kondr	NE*	11
E	Cr	* <b><i>Pachyphiale fagicola</i> (Hepp) Zwackh</b>	VU	7
E	Cr	<b><i>Pannaria conoplea</i> (Ach.) Bory</b>	EN	2
E	Cr	* <i>Parmelia ernstiae</i> Feuerer & A. Thell	NE*	7
E	Cr	* <i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.	NE*	17
E	Cr	* <i>Parmelia serrana</i> A. Crespo, M.C. Molina & D. Hawksw.	NE*	30
E	Cr	<i>Parmelia submontana</i> Hale	LC	2
E	Cr	* <i>Parmelia sulcata</i> Taylor	LC	80
E		<i>Parmeliella triptophylla</i> (Ach.) Müll. Arg.	NT	5
E	Cr	* <i>Parmelina carporrhizans</i> (Taylor) Poelt & Vezda	NE*	11
E	Cr	* <i>Parmelina pastillifera</i> (Harm.) Hale	NT	20
E	Cr	* <i>Parmelina quercina</i> (Willd.) Hale	NE*	8
E	Cr	* <i>Parmelina tiliacea</i> (Hoffm.) Hale	LC	20
E	Cr	<b><i>Parmotrema arnoldii</i> (Du Rietz) Hale</b>	VU	2
		<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	LC	5
E	Cr	<i>Peltigera collina</i> (Ach.) Schrad.	NT	53
		<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J. R. Laundon	LC	4
		<i>Peltigera elisabethae</i> Gyeln.	LC	2
		<i>Peltigera horizontalis</i> (Huds.) Baumg.	NT	2
	Cr	<i>Peltigera membranacea</i> (Ach.) Nyl.	NT	1
		<i>Peltigera polydactylon</i> (Neck.) Hoffm.	LC	4
		<i>Peltigera praetextata</i> (Sommerf.) Zopf	LC	32
E	Cr	<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner	LC	38
E	Cr	* <i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.	LC	14
E		<b><i>Pertusaria coccodes</i> (Ach.) Nyl.</b>	VU	4
E		<b><i>Pertusaria coronata</i> (Ach.) Th. Fr.</b>	VU	6
E	Cr	* <i>Pertusaria leioplaca</i> DC.	LC	6
E	Cr	<b><i>Pertusaria multipuncta</i> (Turner) Nyl.</b>	EN	1
E	Cr	<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg	NT	1
E	Cr	<i>Phaeophyscia endophoenicea</i> (Harm.) Moberg	LC	48
E		<i>Phaeophyscia hirsuta</i> (Mereschk.) Essl.	NT	8
E		<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg	LC	34
E	Cr	* <i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.	LC	68
E	Cr	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier	LC	59
E	Cr	* <i>Physcia aipolia</i> (Humb.) Fűrnr.	LC	30
		<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Fűrnr.	NE*	1
		<i>Physcia dubia</i> (Hoffm.) Lettau	NE*	13
E	Cr	* <i>Physcia stellaris</i> (L.) Nyl.	LC	63
E	Cr	* <i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC.	LC	70
E	Cr	* <i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	LC	64
E		<i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt	NT	8
E		<i>Physconia grisea</i> (Lam.) Poelt	NT	5
E	Cr	<i>Physconia perisidiosa</i> (Erichsen) Moberg	NT	39
		<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James	LC	4

		<i>Placynthiella uliginosa</i> (Schrad.) Coppins & P. Jam	LC	1
E	Cr	* <i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	LC	36
E		<i>Porina aenea</i> (Wallr.) Zahlbr.	LC	1
E	Cr	* <i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf	LC	67
E	Cr	<i>Punctelia subrudecta</i> (Nyl.) Krog	NE*	1
E	Cr	* <i>Ramalina calicaris</i> (L.) Fr.	NE*	7
E	Cr	* <i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	LC	32
E	Cr	<b><i>Ramalina fastigiata</i> (Pers.) Ach.</b>	<b>VU</b>	<b>2</b>
E	Cr	* <i>Ramalina fraxinea</i> (L.) Ach.	NT	32
E		<b><i>Ramalina obtusata</i> (Arnold) Bitter</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
E	Cr	<b><i>Ramalina panizzei</i> De Not.</b>	<b>EN</b>	<b>2</b>
E		<i>Ramalina pollinaria</i> (Westr.) Ach.	NT	12
E	Cr	<b><i>Ramalina roesleri</i> (Schaer.) Hue</b>	<b>EN</b>	<b>1</b>
E		<b><i>Ramalina thrausta</i> (Ach.) Nyl.</b>	<b>EN</b>	<b>1</b>
	Cr	<i>Rinodina archaea</i> (Ach.) Arnold	LC	1
E	Cr	* <i>Rinodina capensis</i> Hampe	NT	25
E	Cr	<b><i>Rinodina conradii</i> Körb.</b>	<b>VU</b>	<b>4</b>
E	Cr	<i>Rinodina cf. degeliana</i> Coppins	NE*	1
E	Cr	<i>Rinodina exigua</i> (Ach.) Gray	NT	3
E	Cr	<i>Rinodina griseosoralifera</i> Coppins	NT	43
E	Cr	<i>Rinodina septentrionalis</i> Malme	LC	2
E	Cr	* <i>Rinodina sophodes</i> (Ach.) A. Massal.	NT	13
E	Cr	<b><i>Sclerophora pallida</i> (Pers.) Y. J. Yao &amp; Spooner</b>	<b>VU</b>	<b>3</b>
E	Cr	<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Stenh.) Vezda	LC	1
E	Cr	* <i>Scoliciosporum sarothamni</i> (Vain.) Vezda	LC	8
	Cr	* <i>Scoliciosporum umbrinum</i> (Ach.) Arnold	LC	26
E		<i>Strigula stigmatella</i> (Ach.) R. C. Harris	LC	2
E	Cr	* <b><i>Thelenella modesta</i> (Nyl.) Nyl.</b>	<b>CR</b>	<b>6</b>
E	Cr	<b><i>Trapelia corticola</i> Coppins &amp; P. James</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
		<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James	LC	2
E	Cr	<i>Tuckermanopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale	LC	1
E	Cr	* <i>Usnea barbata</i> (L.) F. H. Wigg.	NE*	19
E	Cr	<i>Usnea cavernosa</i> Tuck.	NT	5
E	Cr	* <i>Usnea dasypoga</i> (Ach.) Nyl.	NT	51
E	Cr	<b><i>Usnea florida</i> (L.) F. H. Wigg.</b>	<b>EN</b>	<b>5</b>
E	Cr	<b><i>Usnea glabrescens</i> var. <i>fulvorea</i> Räsänen</b>	<b>VU</b>	<b>1</b>
E	Cr	<b><i>Usnea intermedia</i> (A. Massal.) Jatta</b>	<b>VU</b>	<b>5</b>
E	Cr	* <i>Usnea lapponica</i> Vain.	LC	26
E	Cr	* <i>Usnea subfloridana</i> Stirt.	LC	19
E	Cr	* <i>Usnea substerilis</i> Motyka	LC	13
E	Cr	<i>Violella fucata</i> (Stirt.) T. Sprib.	LC	1
E		<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J.	LC	1
E	Cr	<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th. Fr.	LC	42
E		<i>Xanthoria fulva</i> (Hoffm.) Poelt & Petut.	NT	34
E	Cr	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	LC	17
E	Cr	<i>Xanthoria polycarpa</i> (Hoffm.) Rieber	LC	3
E	Cr	<i>Xanthoria ulophyllodes</i> Räsänen	NT	3

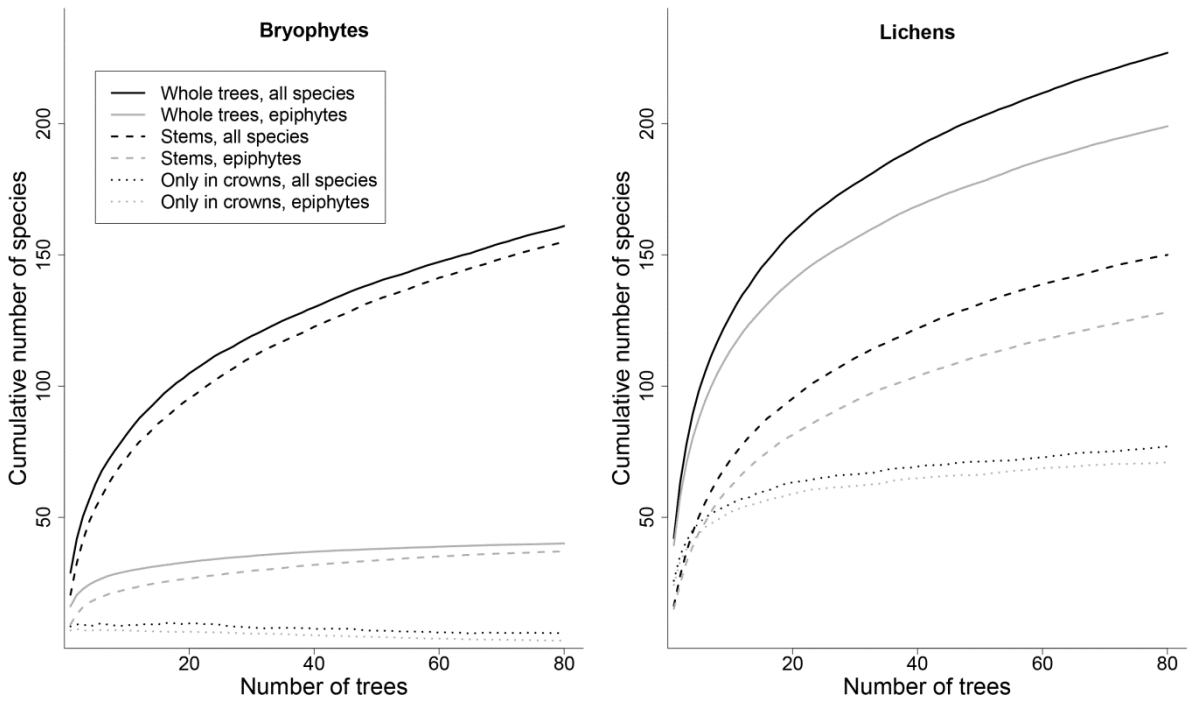
## References

Scheidegger C, Clerc P, Dietrich M, Frei M, Groner U, Keller C, Roth I, Stofer S, Vust M (2002) Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. WSL, CJB, BUWAL, Bern

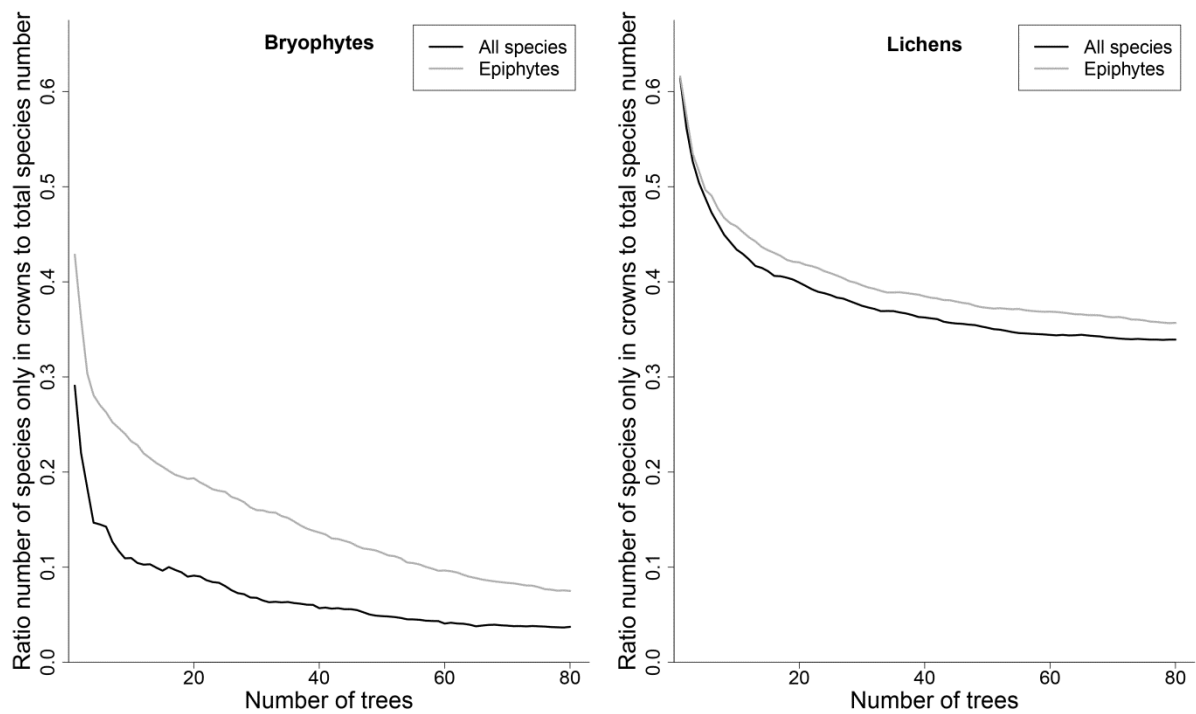
Schnyder N, Bergamini A, Hofmann H, Müller N, Schubiger-Bossard C, Urmi E (2004) Rote Liste der gefährdeten Moose der Schweiz. BUWAL-Reihe: Vollzug Umwelt. BUWAL, FUB & NISM

**Table S4.** Bryophyte and lichen species recorded on 80 sycamore trees at six sites in the northern Alps. Mean number of species recorded per tree: on the stem, on the whole tree and only in the crown, and proportions of species recorded only in tree crowns at three spatial levels: tree, site (12 trees), and region (all 80 trees from all sites).

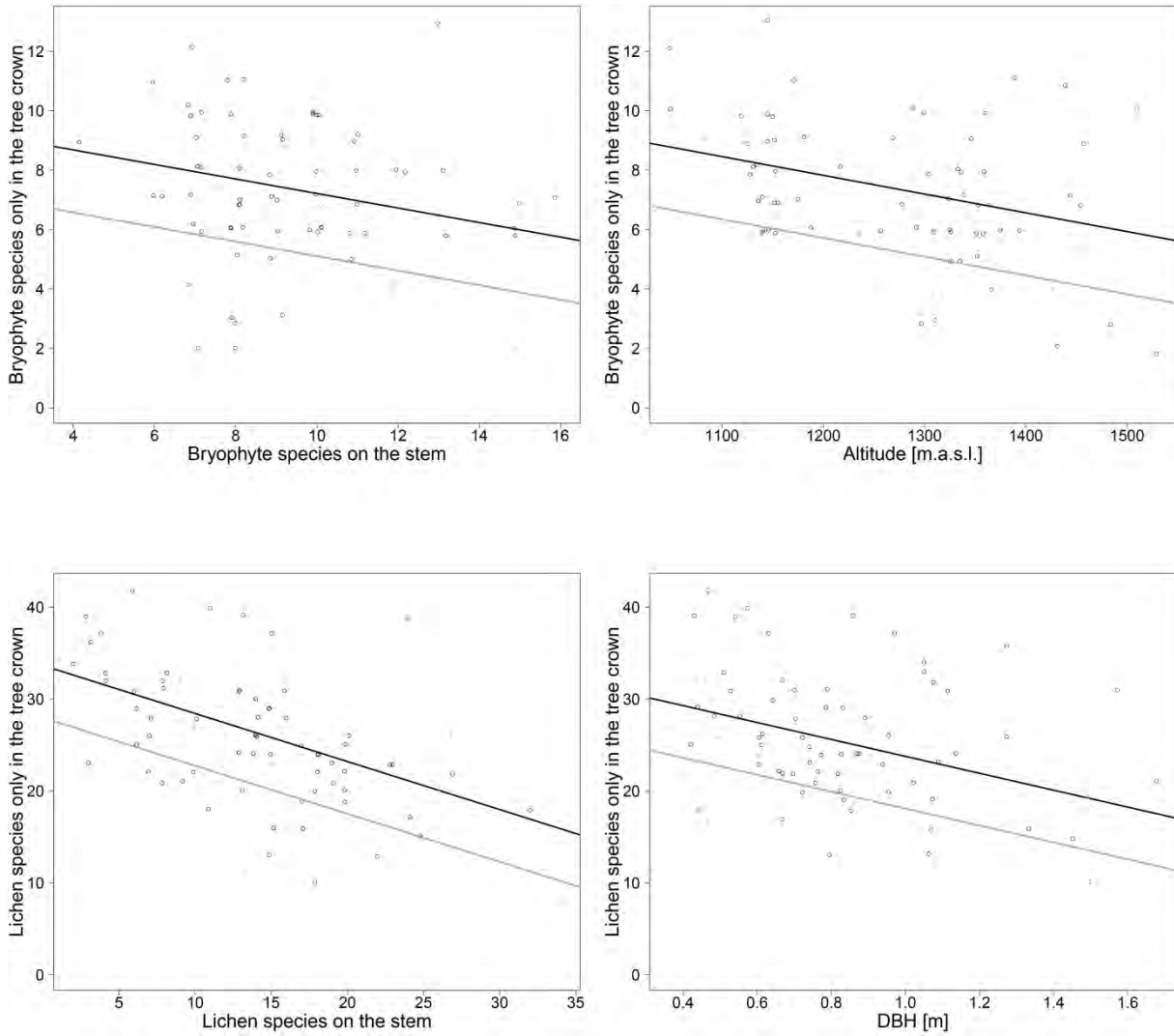
	Number of species (mean $\pm$ SD) per tree			Proportion of species found only in the crowns		
	Stem	Whole tree	Only in crown	Tree	Site	Region
<b>All species</b>						
<b>Bryophytes</b>	20.2 $\pm$ 7.8	28.2 $\pm$ 8.7	8.0 $\pm$ 2.9	29.1 %	9.3 %	3.7 %
<b>Lichens</b>	17.3 $\pm$ 7.2	43.9 $\pm$ 7.3	26.6 $\pm$ 7.6	60.7 %	42.4 %	33.9 %
<b>Epiphytes</b>						
<b>Bryophytes</b>	9.4 $\pm$ 2.4	16.3 $\pm$ 3.2	6.9 $\pm$ 2.5	41.7 %	21.4 %	7.5 %
<b>Lichens</b>	14.9 $\pm$ 7.1	40.0 $\pm$ 6.9	25.0 $\pm$ 7.2	62.9 %	44.9 %	35.7 %



**Fig. S3.** Cumulative number of bryophyte and lichen species recorded on the whole tree surface and on the stem and the number of species recorded only in the crown in relation to the number of sampled trees. Curves represent the mean of 200 iterations of consecutive random additions of trees without replacement.



**Fig. S4.** The number of bryophyte and lichen species recorded only in tree crowns relative to the total number of species recorded on the trees in relation to the number of sampled trees. Curves represent the mean of 200 iterations of consecutive random addition of trees without replacement. The analysis was performed on two datasets: the full dataset including all species recorded on the trees and a reduced dataset including only epiphytes.



**Fig. S5.** Results of the linear mixed model analyses (Table 1). Effect size for the effect of the number of bryophyte species on the stem and altitude on the number of bryophyte species recorded only in the tree crown (panels in top row), and for the effect of the number of lichen species on the stem and diameter at breast height (DBH) on the number of lichen species recorded only in the tree crown (panels in lower row). Points and regression lines in black display the results for phenologically mature trees; points and regression lines in grey display the results for phenologically young trees.







# Chapter 2

**Epiphyte species richness in a sylvo-pastoral system: Contrasting effects of connectivity, tree structure and environmental conditions on bryophytes and lichens**

Thomas Kiebacher, Christine Keller, Christoph Scheidegger & Ariel Bergamini

*Submitted manuscript: Ecology*



## Epiphyte species richness in a sylvo-pastoral system: Contrasting effects of connectivity, tree structure and environmental conditions on bryophytes and lichens

Thomas Kiebacher<sup>1\*</sup>, Christine Keller<sup>1</sup>, Christoph Scheidegger<sup>1</sup> & Ariel Bergamini<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

\* Corresponding author: thomas.kiebacher@wsl.ch.; phone: +41 447 39 2566; fax: +41 44 7392 215

### Abstract

Sylvo-pastoral systems are species-rich man-made ecosystems that are currently often severely threatened by land-use changes. The trees in these systems represent important habitat islands for epiphytic cryptogams. In this study, we focused on sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) wooded pastures in the northern European Alps and the species richness of epiphytic bryophytes and lichens in these systems. We assessed the effects of a range of variables (tree parameters, environmental variables and connectivity measures) on the species richness of epiphytic bryophytes and lichens and various subgroups (based on diaspore size, habitat preference and red list status) as well as on the occurrence of two specific bryophyte species (*Tayloria rudolphiana*, *Orthotrichum rogeri*) and one lichen species (*Lobaria pulmonaria*) of major conservation concern. Bryophytes and lichens, as well as their subgroups, were differently and sometimes contrastingly affected by the variables considered: tree diameter at breast height had hardly any effect on the bryophytes but negatively affected species richness of many lichen groups; tree phenological age positively affected the number of red-listed lichen species but not red-listed bryophyte species; connectivity to neighbouring trees was crucial for lichens but not for bryophytes. This last result indicates that local dispersal is important for lichens, whereas long distance dispersal seems to be more important for colonisation by bryophytes. However, the occurrence of the high-priority bryophyte species *T. rudolphiana* was also found to depend on connectivity at small spatial scales. *Orthotrichum rogeri* was more frequent on young trees and *L. pulmonaria* was more frequent on trees with thin stems and large crowns. Our results show that different conservation measures need to be taken depending on the taxonomic and functional species group or the individual species that is addressed. In practice, for the conservation of a high overall species richness in sylvo-pastoral systems, it is crucial to sustain not only old and large trees but rather a wide range of tree sizes and ages.

**Key-words** *Acer pseudoplatanus* · Alps · biodiversity · conservation · diaspore size · dispersal strategy · *Lobaria pulmonaria* · *Orthotrichum rogeri* · red-listed species · *Tayloria rudolphiana* · wooded pastures

## Introduction

Sylvo-pastoral systems are man-made habitats of great value for nature conservation (Harding and Rose 1986, Council of the European Commission 1992, Beaufoy 1998, Sammul et al. 2008, Bugalho et al. 2011, Hartel and Plieninger 2014, Oldén et al. 2016). These semi-natural systems were traditionally managed for centuries, but nowadays they are experiencing a serious decline (Rose 1992, Zobel et al. 1994, Ingerpuu et al. 1998, Sammul et al. 2008, Buttler et al. 2009, Luick 2009, Hartel et al. 2013). Sylvo-pastoral systems are characterized by recurrent disturbances by grazing animals and high structural heterogeneity. Consequently, they host a high species richness (Manning et al. 2006, Lindborg et al. 2008, Buttler et al. 2009, Luick 2009, Bergmeier et al. 2010, Hartel et al. 2013, Oldén et al. 2016). In Europe, they are among the most species-rich ecosystems (Kull and Zobel 1991, Beaufoy 1998, Sammul et al. 2008, Miklín and Čížek 2014).

Sylvo-pastoral systems comprise a gradient from forest-like to almost completely open landscapes with only scattered trees (Rigueiro-Rodriguez et al. 2009, Bergmeier et al. 2010). The trees in these systems represent habitat islands for epiphytes, such as bryophytes and lichens (see Appendix S1: Fig. S1), and at low tree densities isolation may lead to poor representation of dispersal-limited species. Furthermore, compared to trees in closed stands, free-standing trees are subjected to decidedly different environmental conditions (Barkman 1958, Rose 1992). For example, light levels, temperature and evaporation are much higher at the stem base and in most parts of the outer crown of free-standing trees than of forest trees, while conditions in the inner crown differ less (Barkman 1958, Sillett et al. 1995).

Bryophytes and lichens belong to entirely different taxonomic groups. Nonetheless, they are similar in size and share ecophysiological properties like poikilohydry and possess similar nutrient and water uptake mechanisms (Nash 1996, Goffinet and Shaw 2009), and consequently they often occur in similar ecological niches (During 1992, Zotz and Bader 2009). Epiphytic bryophyte and lichen species richness are thus also influenced similarly by environmental factors: the species richness of both groups increases with increasing tree size, age and stem diameter (e.g. Boudreault et al. 2000, Fritz et al. 2009b, Lie et al. 2009, Ódor et al. 2013), and higher humidity levels usually favour species-rich bryophyte and lichen communities (Heylen et al. 2005, Hylander et al. 2005, Aragón et al. 2012). Furthermore, habitat fragmentation negatively affects the species richness of both species groups (Sillett et al. 1995, Baldwin and Bradfield 2007, Löbel et al. 2009, Johansson et al. 2012).

In this study, we focused on sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) wooded pastures, a traditional land management system in the montane region of the northern Alps. These pastures are dominated by old sycamore maple trees, which are usually found in low spatial densities. The sycamore maple trees on these pastures are rich in bryophyte and lichen species (Kiebacher et al. 2016) and host a number of rare species, among them some species

of European conservation concern (Council of Europe 1979, European Commission 2007). In particular, the bryophytes *Tayloria rudolphiana* (Splachnaceae) and *Orthotrichum rogeri* (Orthotrichaceae) and the lichen *Lobaria pulmonaria* (Lobariaceae) are strictly protected species of community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation. The worldwide rare *T. rudolphiana* (listed in the IUCN Red List; Tan et al. 2000) is only known to occur in the northern European Alps and in a few sites in the Yunnan province of China (Koponen 1992). In Europe, it occurs nearly exclusively on sycamore maple trees and most records are from sycamore maple wooded pastures (Grims 1999, Weddeling et al. 2005, Hofmann et al. 2006, Offner 2015). *Orthotrichum rogeri* is a minute moss known to occur in Europe and in a single locality in Asia (Lara and Garilleti 2014). The species is extremely rare throughout its area of occurrence (Weddeling et al. 2005). The lichen *L. pulmonaria* has a palearctic distribution and is a flagship species in nature conservation (Nascimbene et al. 2009, Scheidegger and Werth 2009).

Like other sylvo-pastoral systems, sycamore maple wooded pastures are severely threatened by ongoing land-use changes such as abandonment as well as management intensification (Munk 2007, Rigueiro-Rodriguez et al. 2009, Bergmeier et al. 2010, Paltto et al. 2011). Both processes are presumed to decrease epiphytic species richness: management intensification tends to lead to a decrease in tree densities and thus to larger distances between trees, whereas abandonment may lead to forest ingrowth and to changes in the typical environmental conditions experienced by solitary trees. There is thus an urgent need for deeper knowledge on the drivers of species richness in sycamore maple wooded pastures. We studied total species richness of epiphytic bryophytes and lichens on sycamore maple trees, including occurrences within the crown, and we considered species richness of several subgroups expected to depend on different drivers. We assessed obligate epiphytes and facultative epiphytes, species with small diaspores and species with large diaspores, and red-listed species and non-red-listed species. Furthermore, we included a detailed investigation of the three focal species *Tayloria rudolphiana*, *Orthotrichum rogeri* and *Lobaria pulmonaria*.

We were especially interested in answering the following questions: i) Which factors out of a set of tree characteristics, environmental variables and connectivity measures are crucial for the overall species richness of epiphytic bryophytes and lichens occurring on trees in an open sylvo-pastoral system? ii) Do species that differ in habitat preference (obligate vs. facultative epiphytes), diaspore size (large vs. small) or different red-list status (threatened vs. non-threatened) respond differently to these factors? iii) Which factors need to be considered for effective conservation of *Tayloria rudolphiana*, *Orthotrichum rogeri* and *Lobaria pulmonaria*?

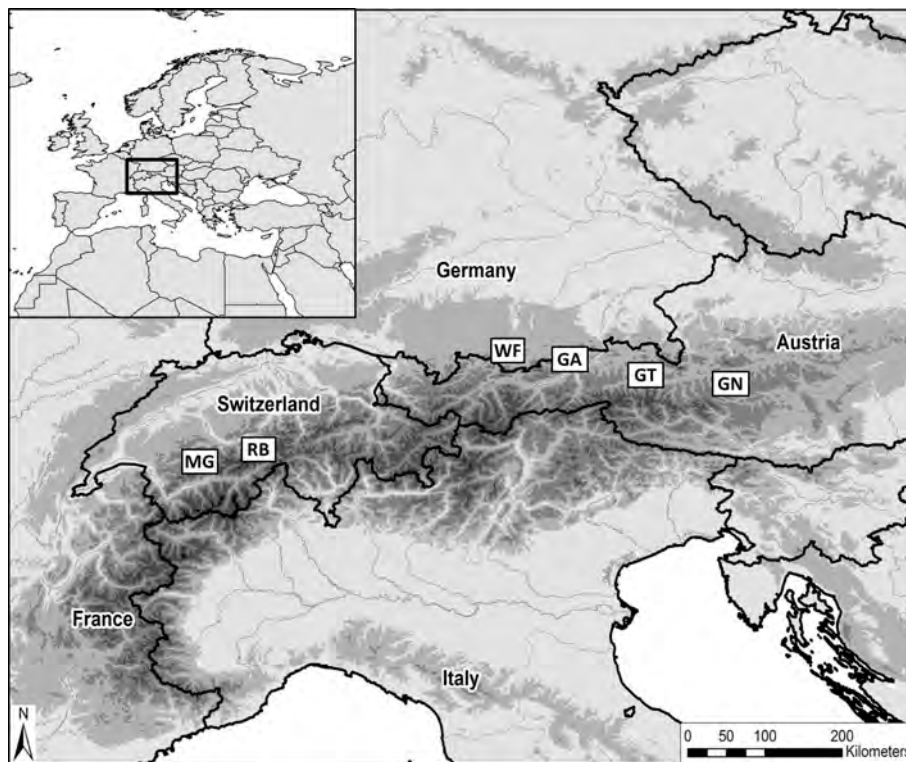
To answer these questions, we applied tree climbing techniques to estimate the total bryophyte and lichen species richness on the trees. These techniques are rarely applied in Europe (Boch et al. 2013), and there is considerable bias with respect to the intensity with which the different vertical zones of trees have been studied: typically, only the trunks of trees, up to a height of two meters or even less, are sampled (e.g. Scheidegger et al. 2002b, Bergamini et al. 2005). However, Kiebacher et al. (2016) showed that, on average, 60% of

lichen species and 30% of bryophyte species are overlooked in the study system if only stems are sampled. Furthermore, they showed that species richness assessments performed on stems cannot be transferred to the whole tree level. Studies where entire trees were sampled mainly only investigated a single or a few trees (Boch et al. 2013) and environmental variables such as climate and connectivity were not considered (e.g. Hale 1952, 1965, Yarranton 1972, Aptroot 1997, Milne and Louwhoff 1999, Romanski et al. 2011).

## Methods

### Study sites

Six study sites were selected along the east-west axis of the northern European Alps (Fig. 1, Appendix S1: Table S1). Within each site, we considered all sycamore maple wooded pastures from approx. 1000 m a.s.l. up to its upper altitudinal boundary at approx. 1700 m a.s.l. The sites are characterized by a temperate mountain climate with high precipitation (Baumgartner et al. 1983). Three of the sites, Reichenbachtal (RB), Grosser Ahornboden (GA) and Gnadental (GN), were chosen because of the occurrence of the focal bryophyte species *Tayloria rudolphiana*.



**Fig. 1.** Location of the six study sites in the northern European Alps. RB Reichenbachtal (Bern, CHE), MG Meniggrund (Bern, CHE), GA Grosser Ahornboden (Tyrol, AUT), WF Wanker Fleck (Bavaria, DEU), GN Gnadental (Salzburg, AUT), GT Glemmtal (Salzburg, AUT). USGS EROS Data Center; ESRI: ArcWorld Supplement and Data Solutions, B.V.



### Tree selection

For each site, all sycamore maple trees in pastures were marked digitally on aerial images. In order to capture the ecological variability of each site, we applied a stratified random sampling design to select trees for field sampling. A three-by-two factorial design was used for the stratification, in which the three factors were 1) annual global potential shortwave radiation (algorithm following Kumar et al. 1997), to account for different levels of radiation; 2) distance to nearest river, to account for different levels of humidity; and 3) stand size, to account for different levels of connectivity. To avoid spatial aggregation of the sampled trees, only one tree per stand was selected. At each site, interviews with local farmers ("time witnesses", the youngest born in 1933) revealed that the density and distribution of the sycamore maple trees on the pastures had not changed considerably since the 1960's, thus historic connectivity approximates recent connectivity. Eighty trees were selected for field sampling by applying the stratified random selection, leading to 12 to 16 trees selected per site. Further details about the selection procedure are provided in Kiebacher et al. (2016). At GA, GN and RB, we additionally sampled 3-4 trees on which the focal species *T. rudolphiana* was found. Within these sites, *T. rudolphiana* occurs clustered in spatially segregated populations. We randomly selected one tree per population. Hence, these additionally selected trees were not spatially aggregated. In total, 90 trees were examined (80 due to the stratification and 10 additional trees with *T. rudolphiana*). Only trees with a minimum diameter at breast height (DBH; measured at 1.3 m height) of 36 cm were considered. For each sampled tree, we measured the DBH, the total height and the height of the lower edge of the crown (defined as the height of the lowest branch). Tree size and DBH are frequently not closely related to tree age (Boudreault et al. 2000, Dittrich et al. 2013). Therefore, we used other proxies based on tree phenology ("phenological age") to classify the trees into young, mature and ancient trees. Trees with smooth stem bark and with a regular branching pattern were defined as young trees, trees with cracked bark and an irregular branching pattern were defined as mature trees and, trees with an especially old appearance (markedly gnarled, large DBH of at least 80 cm, irregular branching pattern and cracked bark far up the tree) were classified as ancient trees. We roughly estimated the volume of the crown as the height of the crown multiplied by the projected crown area. The DBH of the sampled trees ranged from 36 to 168 cm ( $78.5 \pm 29.1$ , mean  $\pm$  SD), tree height ranged from 9 to 25 m ( $16.9 \pm 4.0$ ), and crown volume ranged from 122 to 6044 m<sup>3</sup> ( $1689 \pm 1219$ ). Within a radius of 50 m to each sampled tree, we recorded the DBH of all neighbouring trees with DBH  $\geq$  36 cm.

### Sampling

Field work was carried out between April and September of 2012 and 2013. We recorded the presence of bryophyte and lichen species in a total of 13 plots per tree. Species that could not be identified in the field were collected and examined in the lab. The plots were

selectively placed on different microhabitats of the tree (Table 1, Appendix S1: Fig. S2). The sampled area per tree ranged from 3.5 to 13.3 m<sup>2</sup> ( $6.5 \pm 2.2$ , mean  $\pm$  SD).

**Table 1.** Sampling design applied to record the bryophyte and lichen species richness on sycamore maple trees. All bryophyte and lichen species occurring within each plot were assessed. For an example of the placement of the plots, see Appendix S1: Fig. S2.

Microhabitat	Plot placement	Plot size, shape	No. plots
<b>Tree base</b>	On the stem, from ground level up to a height of 0.5 m (including major roots above the soil surface)	truncated cone-shaped, height 0.5 m	1
<b>Stem below the crown</b>	On the stem, with the top of the plot at the lowest branch and extending 0.75 m downwards	Cylindrical, height 0.75 m	1
<b>Crutches</b>	In the major crutches	Rectangular, size varying according to anatomy of the crutch	2
<b>Largest branches</b>	On the largest branches or on the stem within the crown	Cylindrical, length 0.6 m	3
<b>Medium-sized branches</b>	On branches of intermediate thickness	Cylindrical, length 0.6 m	3
<b>Thin branches</b>	On thin branches (up to 5 cm in diameter) in the outer crown	Cylindrical, length 0.6 m	3

Tree climbing techniques were applied to assess plots on the tree more than 2 m above ground. To sample the outer crown, thin branches were cut by using a 6 m long telescopic tree pruner. The sampling strategy was chosen with the objective of maximizing the number of bryophyte species recorded for each tree. First, the tree base and the stem below the crown were surveyed. We then placed the plots in the microhabitats within the crown so that additional bryophyte species were represented in these plots. If no additional bryophyte species was found, we tried to cover the structural and ecological variability of the corresponding microhabitat with the remaining plots. This latter criterion was also used to select the thin branches that were cut. By applying this sampling method, we could record almost all bryophyte species and most of the lichen species present on the trees (Kiebacher et al. 2016). Further details about the study sites and the sampling procedure are provided in Kiebacher et al. (2016).

### Nomenclature

The nomenclature for bryophytes followed Hill et al. (2006) and Söderström et al. (2002, 2007). The nomenclature for lichens followed Clerc and Truong (2012) and, for species not included in that publication, Wirth et al. (2013) and Saag et al. (2009). Some closely related species that are difficult to identify were treated as aggregates, as defined by Kiebacher et al. (2016).

### Definition of species groups

We classified species into obligate epiphytes ('epiphytes'), i.e. species that preferably grow on the bark of living trees and shrubs in the study area, and facultative epiphytes ('non-epiphytes'), i.e. species that usually prefer other substrates. These classifications were based on Clauzade et al. (1985), Frahm and Frey (1992), Nebel and Philippi (2000, 2001, 2005), Ignatova and Ignatov (2011), Wirth et al. (2013) as well as on our own field experience from the study region. Two taxa remained unclassified. One of them was a species aggregate comprising epiphytes and non-epiphytes and one species was not classified because of uncertain identification (Appendix S1: Table S2). Red-listed species were defined as species with red-list status critically endangered (CR), endangered (EN) or vulnerable (VU) according to Schnyder et al. (2004) for bryophytes and Scheidegger et al. (2002a) for lichens. To classify bryophytes and lichens into species with small and large diaspores, we used a threshold of 50  $\mu\text{m}$ . Most of the surveyed bryophyte and lichen species had spores smaller than 50  $\mu\text{m}$ , whereas their vegetative propagation units (e.g. deciduous branches or isidia) are usually larger (see Budel and Scheidegger 1996, Smith 2004). Thus, species with small diaspores mainly comprise species that regularly reproduce sexually, and species with large diaspores mainly comprise species which are dispersed by vegetative propagules and which rarely produce sporophytes or apothecia. Four taxa remained unclassified because of uncertain identification (Appendix S1: Table S2).

### Analyses

Data were analysed using R, version 3.2.1 (R Core Team 2015). To relate the species richness of bryophytes and lichens to a range of explanatory variables, we constructed generalized linear mixed effects models (GLMM; Bolker et al. 2009) using the "lme4" package in R (Bates et al. 2015). We specified a Poisson error structure and a log-link function. To analyse the occurrence of the three focal species, we used GLMM's with a binomial error structure and a logit-link function.

As random effects, we considered study site and a two-level factor that specified whether a tree was randomly selected or one of the additionally selected trees (with occurrences of *T. rudolphiana*). The latter factor was nested within site. For the *T. rudolphiana* model, we did not consider this factor and used 'site' as the only random intercept effect. As fixed effects, we considered a set of tree parameters, environmental variables and connectivity measures. In total, this initial predictor set consisted of 15 variables (Appendix S1: Table S3). The initial predictor set was tested for collinearities among predictors and a threshold value of  $|\text{Spearman's } \rho| > 0.7$  was chosen to exclude highly correlated predictors (see correlation table in Appendix S1: Table S4). The final predictor set is given in Table 2. To increase the comparability of the parameter estimates (Schielzeth 2010), all numeric predictors were standardized to a mean of 0 and a standard deviation of 0.5 (Gelman 2008).

**Table 2.** Final predictor set considered as fixed effects for the GLMM analyses. A log transformation was applied to distance to river and a square root transformation was applied to Pot.habitat50m and No.trees200m (detailed descriptions of all predictor variables are provided in the table).

Predictor	Description	Range	Mean $\pm$ SD	Unit
Tree characteristics				
<b>DBH</b>	Tree diameter at breast height (1.3 m)	36 – 168	78.5 $\pm$ 29.1	cm
<b>Crown volume</b>	Volume of the crown	122 - 6044	1689 $\pm$ 1219	m <sup>3</sup>
<b>Phenological age</b>	Three-level factor: 1 young, 2 mature, 3 ancient	1: 16.7%, 2: 71.1%, 3: 12.2%		
Environmental variables				
<b>Altitude</b>	Altitude above sea level	1048 - 1529	1276 $\pm$ 115	m
<b>Distance to river</b>	Minimum Euclidian distance to nearest river	2 – 3330	424 $\pm$ 695	m
<b>Radiation</b>	Annual global potential shortwave radiation (algorithm following Kumar <i>et al.</i> 1997)	9964 - 22358	15736 $\pm$ 2256	kJ m <sup>-2</sup> day <sup>-1</sup>
Connectivity measures				
<b>Pot.habitat50m</b>	Potential habitat amount within a radius of 50 m: $\sum \text{DBH}_i^{0.6}$ of trees within a radius of 50 m (sensu Moilanen & Nieminen 2002; they used $\sum \text{Area}_i^{0.3}$ ; because DBH is linear we used 0.6 instead of 0.3 as the exponent)	0 – 540	67.1 $\pm$ 93.2	cm <sup>0.6</sup>
<b>No.trees200m</b>	Number of neighbouring trees within a radius of 200 m	0 – 281	44.0 $\pm$ 56.3	count

Initially we also included all possible two-way interactions between the variables within the three predictor sets. We ultimately excluded them, however, because they either did not or only marginally improved model fits (in terms of AICc and R<sup>2</sup> for GLMMs (Nakagawa and Schielzeth 2013)). The full final models, containing all the selected predictors (Table 2), were checked for overdispersion by using the function "dispersion\_glmer" implemented in the R-package "blmecco" (Korner-Nievergelt *et al.* 2015). If necessary (dispersion > 1.4), we accounted for overdispersion by adding the observational level as a random intercept effect to the model (Korner-Nievergelt *et al.* 2015). However, overdispersion was rare and adding the specified random term successfully reduced dispersion (see Appendix S1: Table S5).

Model simplification and model selection were performed using a multi-model inference framework (Burnham and Anderson 2002). Using the "MuMIn" package (Barton 2015), we generated all sub models including all possible combinations of the predictors and ranked them by AICc. Following Grueber *et al.* (2011), we retained all models which had a  $\Delta$  AICc < 2 relative to the best model. We applied model averaging to this candidate model set to produce conditional averaged parameter estimates and relative variable importance (RVI) estimates for each predictor (Burnham and Anderson 2002, Giam and Olden 2016). We also tried thresholds of  $\Delta$  AICc < 4 and < 7 for the candidate model set, as recommended by Anderson (2007) and Burnham *et al.* (2011). For most of the response variables, this resulted in the inclusion of all the predictors. Using these larger thresholds, many predictors with low RVI and non-significant effects ( $p > 0.05$ ) were included. Thus, we decided to use the  $\Delta$  AICc

< 2 threshold. To visualize the effect size of selected predictors, we drew effect plots by holding other predictors constant at their mean, setting phenological age at the level of mature trees, and adding the intercept estimate for the population mean (the average intercept across all sites as returned by the model output) to the fitted values.

## Results

### Species richness

In total, we recorded 176 bryophyte and 232 lichen species on the 90 trees (Table 3, see complete species list in Appendix S1: Table S2). Most of the lichen species (202) were epiphytes, whereas most of the bryophyte species (135) were non-epiphytes. Ten bryophyte species (7 of which were epiphytes) and 41 lichen species (all of which were epiphytes) were red-listed species. For bryophytes, the number of species with large diaspores and the number of species with small diaspores were nearly identical, whereas 84% of the lichen species had small diaspores (Table 3).

The total number of species per tree ranged from 42 to 108 with a mean of  $73.0 \pm 11.4$  (SD). The number of bryophyte species per tree ranged from 13 to 60 ( $28.8 \pm 9.1$ ) and that of lichen species ranged from 25 to 67 ( $44.2 \pm 7.1$ ). The values for the subgroups are given in Table 3.

*Tayloria rudolphiana* was recorded on 16 of the 90 sampled trees (six on randomly selected trees). At MG, WF and GT, the species could not be found. *Lobaria pulmonaria* was present on 39 of the sampled trees, and the site MG was the only site where *L. pulmonaria* was not recorded on the sampled trees (but the species was observed on neighbouring trees). *Orthotrichum rogeri* was recorded at all sites on a total of 26 trees.

**Table 3.** Total number of species, as well as the minimum, maximum, mean and standard deviation of species numbers, per tree of bryophytes and lichens on 90 sycamore maple trees.

Species group	Bryophytes + Lichens					Bryophytes					Lichens				
	Total	Min	Max	Mean	SD	Total	Min	Max	Mean	SD	Total	Min	Max	Mean	SD
All species	408	42	108	73.02	11.45	176	13	60	28.84	9.13	232	25	67	44.18	7.10
Red-listed	51	1	9	4.18	1.88	10	0	4	1.60	0.95	41	0	7	2.58	1.75
Not red-listed	357	38	102	68.84	10.77	166	13	57	27.24	8.78	191	25	61	41.60	6.44
Small diaspores	279	34	74	55.40	7.48	85	8	32	18.07	5.12	194	21	57	37.33	6.18
Large diaspores	125	8	34	17.11	5.96	87	4	26	10.71	4.72	38	2	12	6.40	2.63
Non-epiphytes	163	2	44	15.18	8.48	135	1	40	12.00	7.56	28	0	9	3.18	1.95
Epiphytes	243	40	78	56.61	6.91	41	9	26	16.49	3.08	202	24	63	40.12	6.69
- Red-listed	48	1	9	4.12	1.87	7	0	4	1.54	0.95	41	0	7	2.58	1.75
- Not red-listed	195	36	71	52.49	6.31	34	9	24	14.94	2.71	161	24	57	37.54	6.04
- Small diaspores	201	31	66	45.83	6.31	27	4	16	10.53	2.24	174	20	55	35.30	6.08
- Large diaspores	42	4	16	10.76	2.42	14	3	10	5.96	1.53	28	1	9	4.80	1.91

### Drivers of epiphyte species richness

Variables from all three predictor groups (tree characteristics, environmental variables and connectivity measures) affected epiphyte species richness, and major differences were found between bryophytes and lichens (Table 4, Appendix S1: Table S5).

### Tree parameters

Diameter at breast height did not significantly affect the species richness of bryophytes but affected the species richness of many of the lichen groups (Table 4, Fig. 2). Interestingly, opposing trends were found for the effect of DBH on lichen epiphytes and non-epiphytes. Epiphytes and especially red-list species were more diverse on trees with a small DBH and non-epiphytes were more diverse on trees with a large DBH. The crown volume was not significantly related to lichen species richness, but it had a positive effect on total bryophyte species richness and on bryophytes with small diaspores. For bryophytes as well as for lichens, older phenological age of the trees had a significant positive effect on the species richness of non-epiphytes and of species with large diaspores but had no clear effect on the species richness of epiphytes and of species with small diaspores. Furthermore, the species richness of red-listed lichen species (all of which were epiphytes) was significantly higher on ancient trees compared to young trees and tended to be higher on mature trees.

### Environment

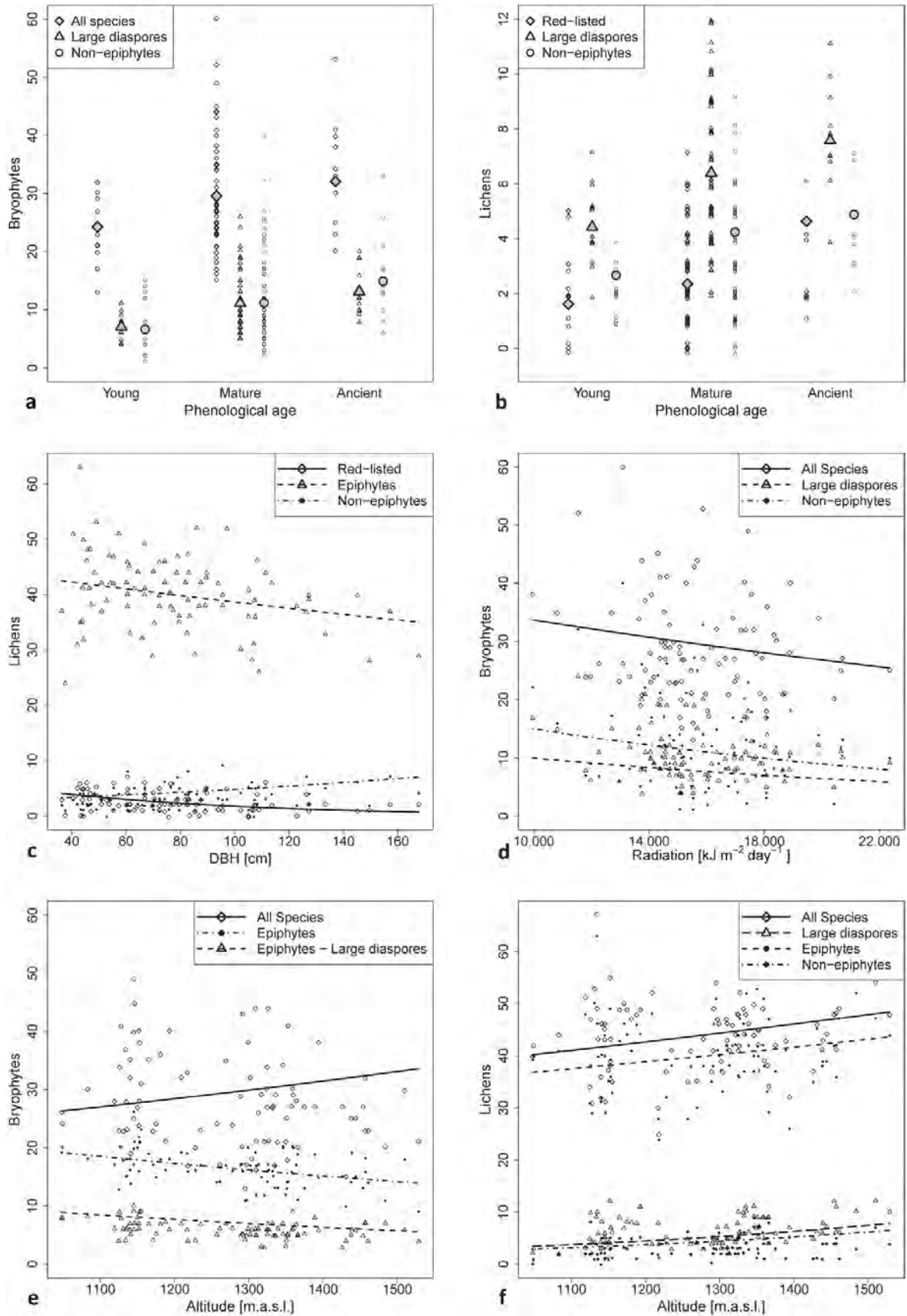
The species richness of all bryophytes as well as that of all lichens was higher at higher altitudes (Table 4, Fig. 2). However, for bryophytes this effect was only marginally significant ( $p < 0.1$ ). For lichens, the effect was mainly assigned to the small subgroup of species with large diaspores. For lichen species with small diaspores, which comprised a major part of the species set (Table 3), no altitudinal pattern was detected. Considering only the epiphytes, opposing altitudinal trends were detected for bryophytes and lichens. Lichen-epiphytes were more diverse at high altitudes, whereas bryophyte-epiphytes were more diverse at low altitudes. Larger distances to the nearest river positively influenced the species richness of red-listed bryophyte species and non-epiphyte-lichens. The distance to the nearest river also had opposing effects on the species richness of lichens with contrasting dispersal strategies. Lichen species with large diaspores were more diverse at larger distances, whereas species with small diaspores tended to be more diverse near rivers. Radiation only affected the species richness of bryophytes. The species richness of all bryophyte species and of bryophytes with large diaspores was significantly reduced at higher levels of radiation (Table 4, Fig. 2).

## Connectivity

No effect of the connectivity measures was found for the species richness of bryophytes or that of any bryophyte subgroup. In contrast, for lichens, the number of trees within a radius of 200 m was significantly positively related to the species richness of all species and to that of all subgroups, with non-epiphytes as the only exception (Table 4, Fig. 3). For total lichen species richness, as well as for most of the lichen subgroups, connectivity was the most important of all predictors.

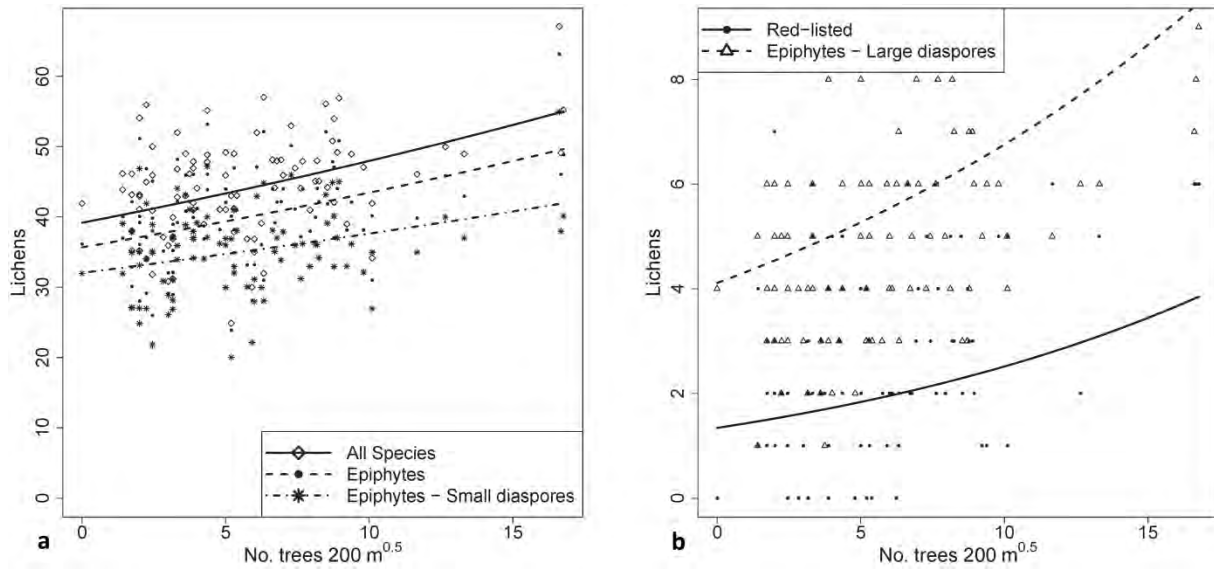
**Table 4.** Results of the GLMM analyses. Standardized coefficient estimates, level of significance (in bold:  $p < 0.1$ ) and relative variable importance (RVI) after conditional model averaging are shown for the effects of tree characteristics, environmental variables and connectivity measures on the species richness of epiphytic bryophytes and lichens. Note that all red-listed lichens were epiphytes. DBH: diameter at breast height; Phen.age: phenological age (1 = young trees, 2 = mature trees, 3 = ancient trees; the first level of this factor was used as the baseline for effects of phenological age); Pot.habitat50m: potential habitat amount within a radius of 50 m, No.trees200m: number of trees within a radius of 200 m. Complete results including unconditional standard errors, 95% confidence intervals and  $p$ -values for each coefficient estimate are provided in Appendix S1: Table S5. ns: not significant ( $p > 0.1$ ), #  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

	Tree characteristics						Environment			Connectivity							
	DBH		Crown volume		Phen.age2	Phen.age3	Altitude		Distance to river		Radiation		Pot.habitat50m		No.trees200m		
	Estimate	RVI	Estimate	RVI	Estimate	Estimate	RVI	Estimate	RVI	Estimate	RVI	Estimate	RVI	Estimate	RVI		
<b>Bryophytes</b>																	
All species			<b>0.10 *</b>	<b>0.81</b>	<b>0.20 **</b>	<b>0.28 **</b>	<b>1.00</b>	<b>0.12 #</b>	<b>0.72</b>	-0.05 ns	0.17	<b>-0.10 *</b>	<b>1.00</b>				
Red-listed	0.24 ns	0.37	0.13 ns	0.15						<b>0.43 *</b>	<b>0.82</b>			-0.23 ns	0.28	-0.24 ns	0.29
Not red-listed			<b>0.09 #</b>	<b>0.74</b>	<b>0.22 ***</b>	<b>0.31 ***</b>	<b>1.00</b>	0.09 ns	0.41	-0.06 ns	0.23	<b>-0.11 *</b>	<b>1.00</b>			-0.04 ns	0.09
Small diaspores	0.06 ns	0.30		<b>0.14 *</b>	<b>1.00</b>					-0.03 ns	0.12					-0.12 ns	0.60
Large diaspores			0.06 ns	0.16	<b>0.45 ***</b>	<b>0.62 ***</b>	<b>1.00</b>	0.12 ns	0.24	-0.09 ns	0.21	<b>-0.20 **</b>	<b>1.00</b>				
Non-epiphytes					<b>0.52 **</b>	<b>0.81 ***</b>	<b>1.00</b>	0.28 ns	0.46	-0.12 ns	0.20	<b>-0.23 #</b>	<b>0.77</b>	-0.14 ns	0.10		
Epiphytes	0.07 ns	0.20	0.07 ns	0.19				<b>-0.15 *</b>	<b>0.86</b>	0.04 ns	0.10					-0.05 ns	0.11
- Red-listed	0.22 ns	0.22	0.14 ns	0.09				0.13 ns	0.08	<b>0.45 *</b>	<b>0.83</b>			-0.21 ns	0.13	-0.25 ns	0.18
- Not red-listed	0.06 ns	0.21	0.07 ns	0.24				<b>-0.18 **</b>	<b>1.00</b>							-0.04 ns	0.16
- Small diaspores			0.04 ns	0.15				-0.12 ns	0.27	0.08 ns	0.20						
- Large diaspores	<b>0.15 #</b>	<b>0.37</b>	0.12 ns	0.09	<b>0.27 *</b>	<b>0.32 #</b>	<b>0.35</b>	<b>-0.23 *</b>	<b>1.00</b>	-0.08 ns	0.14	0.09 ns	0.14			-0.09 ns	0.21
<b>Lichens</b>																	
All species	-0.05 ns	0.41	-0.04 ns	0.31				<b>0.10 *</b>	<b>0.52</b>	-0.04 ns	0.20	-0.03 ns	0.06			<b>0.14 ***</b>	<b>1.00</b>
Red-listed	<b>-0.76 ***</b>	<b>1.00</b>			<b>0.38 #</b>	<b>1.05 **</b>	<b>1.00</b>	-0.12 ns	0.26			-0.10 ns	0.13	-0.28 ns	0.40	<b>0.44 *</b>	<b>1.00</b>
Not red-listed	-0.05 ns	0.17	-0.05 ns	0.15				<b>0.10 **</b>	<b>0.78</b>	-0.04 ns	0.17	-0.02 ns	0.08	0.04 ns	0.09	<b>0.11 **</b>	<b>1.00</b>
Small diaspores	<b>-0.07 #</b>	<b>0.65</b>	-0.06 ns	0.36						<b>-0.08 #</b>	<b>0.79</b>					<b>0.11 *</b>	<b>1.00</b>
Large diaspores	-0.13 ns	0.35			<b>0.37 *</b>	<b>0.54 **</b>	<b>1.00</b>	<b>0.39 ***</b>	<b>1.00</b>	<b>0.23 *</b>	<b>1.00</b>					<b>0.27 **</b>	<b>1.00</b>
Non-epiphytes	<b>0.33 *</b>	<b>0.74</b>	-0.17 ns	0.16	<b>0.46 *</b>	<b>0.60 *</b>	<b>0.33</b>	<b>0.38 *</b>	<b>0.95</b>	<b>0.29 *</b>	<b>0.71</b>	-0.15 ns	0.23			0.17 ns	0.13
Epiphytes	<b>-0.09 *</b>	<b>1.00</b>						<b>0.08 *</b>	<b>0.49</b>	-0.05 ns	0.39					<b>0.14 ***</b>	<b>1.00</b>
- Red-listed	<b>-0.76 ***</b>	<b>1.00</b>			<b>0.38 #</b>	<b>1.05 **</b>	<b>1.00</b>	-0.12 ns	0.26			-0.10 ns	0.13	-0.28 ns	0.40	<b>0.44 *</b>	<b>1.00</b>
- Not red-listed	<b>-0.06 #</b>	<b>0.81</b>						<b>0.10 **</b>	<b>0.55</b>	-0.05 ns	0.34			0.06 ns	0.18	<b>0.11 *</b>	<b>0.91</b>
- Small diaspores	<b>-0.09 *</b>	<b>1.00</b>								<b>-0.08 #</b>	<b>0.65</b>					<b>0.11 *</b>	<b>1.00</b>
- Large diaspores	<b>-0.24 #</b>	<b>0.31</b>			<b>0.30 #</b>	<b>0.48 #</b>	<b>0.52</b>	<b>0.31 **</b>	<b>1.00</b>	0.17 ns	0.51					<b>0.35 ***</b>	<b>1.00</b>



**Fig. 2.** Effect plots for significant ( $p < 0.05$ , significance levels according to GLMM analyses (Table 4)) and marginally significant ( $p < 0.1$ ) relationships between phenological age (a-b), DBH (c), radiation (d) and altitude (e-f) and species richness of bryophytes and lichens. Regression lines represent the estimated values for the population mean.





**Fig. 3.** Effect plots for significant ( $p < 0.05$ , significance levels according to GLMM analyses (Table 4)) relationships between the number of trees within a radius of 200 m (No. Trees 200 m) and the species richness of lichens (a-b). Regression lines represent the estimated values for the population mean.

### Drivers of the occurrence of the focal species

*Tayloria rudolphiana* was found to be more frequent at high altitudes (Table 5). Larger amounts of potential habitat area within a radius of 50 m favoured the occurrence of this species and high radiation values had a negative effect. *Orthotrichum rogeri* was more frequent on young trees. Significant effects on the occurrence of *L. pulmonaria* were detected only for tree parameters. The species was more frequent on trees with small DBH's and on trees with large crowns.

**Table 5.** Results of the GLMM analyses for the three species of special conservation concern. Standardized coefficient estimates, level of significance (in bold:  $p < 0.1$ ) and relative variable importance (RVI) after conditional model averaging are shown for the effects of tree characteristics, environmental variables and connectivity measures on the occurrence of the three focal species *Tayloria rudolphiana*, *Orthotrichum rogeri* and *Lobaria pulmonaria*. DBH: diameter at breast height; Phen.age: phenological age (1 = young trees, 2 = mature trees, 3 = ancient trees; the first level of this factor was used as the baseline for effects of phenological age); Pot.habitat50m: potential habitat amount within a radius of 50 m, No.trees200m: number of trees within a radius of 200 m. Complete results including unconditional standard errors, 95% confidence intervals and  $p$ -values for each coefficient estimate are provided in Appendix S1: Table S6. ns: not significant ( $p > 0.1$ ), #  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

Species	Tree characteristics						Environment			Connectivity	
	DBH	Crown volume	Phen.age2	Phen.age3	Altitude	Distance to river	Radiation	Pot.habitat50m	No.trees200m		
	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI	Estimate RVI		
<i>T. rudolphiana</i>	2.18 # 0.55	0.99 ns 0.15	19.2 ns	20.8 ns 0.64	2.90 * 1.00	-1.21 ns 0.12	-2.13 # 1.00	2.41 * 1.00			
<i>O. rogeri</i>	1.23 ns 0.21	1.16 ns 0.33	-2.72 **	-2.79 # 1.00		1.51 # 0.69	0.92 ns 0.37				
<i>L. pulmonaria</i>	-3.54 ** 1.00	2.47 * 1.00	21.4 ns	21.7 ns 1.00		0.85 ns 0.21	-0.61 ns 0.17		0.92 ns 0.20		

## Discussion

The high species numbers observed emphasize the particular importance of sycamore maple wooded pastures for nature conservation. One hundred and seventy bryophyte and 231 lichen species were present on a total of 90 sycamore maple trees.

In a much more extensive study in Gotland (Sweden) and Estonia where a total of 1148 trees belonging to 15 species were examined, a similar number of lichen species were found (Thor et al. 2010), highlighting the extraordinary species richness of sycamore maple wooded meadows. The outstanding species richness found in sycamore maple wooded pastures may be explained by their humid environment, the fact that many of the sampled trees were old or even ancient, the extensive 'whole-tree' sampling design, and, compared to large parts of Europe, a low impact of atmospheric pollutants at the end of the 20th century in the study region (Kiebacher et al. 2016).

Despite great similarities in a number of important traits (e.g. size, poikilohydry, small diaspores), the species richness of bryophytes and lichens as well as that of the subgroups (epiphytes / non-epiphytes, red listed / not red-listed species, species with small / large diaspores) was affected differently by the predictors. Most interestingly, connectivity of trees had different effects on lichens and bryophytes. While it was crucial for the species richness of lichens (except for non-epiphytes), it did not affect bryophyte species richness. Similarly, tree DBH was important for lichens but not for bryophytes, and radiation negatively affected the species richness of bryophytes but did not affect the species richness of lichens.

### Tree parameters

Measures of tree size such as DBH and tree height are known to be important variables for the species richness of epiphytic bryophytes and lichens (Boudreault et al. 2000, Löbel et al. 2006, Bergamini et al. 2007, Ranius et al. 2008, Nascimbene et al. 2009, Thor et al. 2010, Buckley 2011, Scheidegger and Stofer 2015). Although DBH is frequently used as a proxy for tree age, these two variables are frequently not closely related (Boudreault et al. 2000, Nascimbene et al. 2009). Hence, we estimated tree age using a combination of phenological characteristics that we expected to be more strongly related to tree age than DBH. Our results indicate that it is crucial to distinguish between (phenological) tree age and size-related variables, such as DBH or crown volume, because they can show opposing effects on species richness. The generally weak effect of crown volume, and for bryophytes also of DBH, compared to the strong effect of phenological age for both groups indicates that tree age is more important than tree size in supporting high species richness. Surprisingly, DBH was negatively related to the species richness of red-listed lichens and epiphyte-lichens. It seems likely that bark characteristics that depend on DBH are responsible for this relationship. Independent of age, trees with smaller diameters usually have fewer bark fissures and the rate of scaling is lower in slowly growing trees (Barkman 1958). Bark fissures

and loose bark have previously been found to negatively affect lichen species richness (Barkman 1958, Löbel et al. 2006). Additionally, bark fissures favour the establishment of a moss cover (Barkman 1958, Fritz 2009, Király et al. 2013). Thus, on thick-stemmed trees with cracked bark, competing bryophytes might contribute to lower lichen species richness. Non-epiphyte-lichens like *Cladonia* or *Peltigera* species are mostly confined to the tree base of old trees, where they grow on or in between bryophytes (Smith et al. 2009, Wirth et al. 2013; our own personal observations). For reasons of structural stability, the base of thick-stemmed trees is wide, and the potential habitat area for these species is therefore larger. Additionally, thick-stemmed trees are usually more structured and offer different microhabitats suitable for non-epiphytes, e.g. large crutches where humus can accumulate. The high species richness of bryophyte and lichen species with large diaspores on phenologically old trees might be explained by their lower dispersal capacity (Hedenås et al. 2003, Löbel et al. 2009). The significantly higher number of red-listed lichens on ancient compared to young trees underlines the high conservation value of old-growth trees (Rose 1991, Fritz 2009, Lindenmayer et al. 2014)

### Environment

Interestingly, opposing altitudinal trends were observed for bryophyte and lichen epiphytes. The species richness of epiphyte-bryophytes decreased with increasing altitude, whereas that of lichen-epiphytes increased. Similar results were found on oak trees along an altitudinal gradient in the Mediterranean: the epiphyte species richness of lichens increased and that of bryophytes decreased with altitude (Loppi et al. 1999). It is difficult to evaluate the underlying ecological processes of these altitudinal patterns of bryophyte and lichen species richness because altitude is a complex factor related to a number of ecological gradients, e.g. decreasing temperature, increasing precipitation or increasing nitrogen deposition (Lovett and Kinsman 1990, Körner 2003, Sundqvist et al. 2013). The strong positive effect of altitude on the species richness of lichens with large diaspores, however, could possibly be related to increased wind speeds at higher altitudes (Price et al. 2013), which might favour the dispersal of large diaspores.

Sites close to rivers have often been found to host a large number of epiphytic bryophyte and lichen species, and this effect has been attributed to high levels of humidity (McCune et al. 2002, Heylen et al. 2005, Hylander et al. 2005, Lidén and Hilmo 2005). We could not confirm such a relationship. Our study sites are generally characterized by high levels of humidity (Baumgartner et al. 1983). Thus, for most species humidity might not be a limiting factor within sites.

Lichens are generally better adapted to higher light levels than bryophytes and, as a consequence, to rapidly changing water relations (Barkman 1958, Pearson 1969, Yang and Koike 2002). This could explain why a significant effect of radiation was only found for bryophytes in our study. However, epiphyte-bryophytes were unaffected by radiation, indicating that this specialized group of species is well adapted to high levels of radiation and

that this adaptation is necessary to survive in the extreme environment on trees (Barkman 1958). Non-epiphyte-bryophytes were negatively affected by radiation, which is not surprising since many of these non-epiphytes, such as *Brachythecium rutabulum* and *Hylocomium splendens*, usually occur in more shaded habitats (e.g. on the forest floor; Nebel and Philippi 2001, Smith 2004).

### Connectivity

Increasing connectivity usually has a positive effect on species richness of epiphytes or on the occurrence of single epiphytic species (Sillett et al. 1995, Boudreault et al. 2000, Snäll et al. 2003, 2004, Löbel et al. 2009, Johansson et al. 2012). In our study, connectivity of trees exhibited the strongest effect of all predictors on the species richness of all lichen species and of epiphyte-lichens but did not significantly affect species richness of any bryophyte group. The studies mentioned above found clear relationships between connectivity measures and the species richness of bryophytes. For example, Boudreault et al. (2000) found that distances between burnt and unburnt stands of *Populus tremuloides* significantly affected the species richness of epiphytic bryophytes. While the lack of a relationship with connectivity measures may be expected for non-epiphytes and for species with small diaspores, which can easily disperse over long distances (Hylander 2009, Sundberg 2013), it is more surprising for species with large diaspores. In contrast to other studies (e.g. Boudreault et al. 2000, Löbel et al. 2009), we sampled only rather large trees with a minimum diameter of 36 cm and only few of the sampled trees were phenologically young. Thus, the trees surveyed in our study were most likely considerably older than in other studies, and the time for establishment of epiphytic species was longer. This might partly explain the lack of a relationship between connectivity and the species richness of bryophytes. In our study, the strong effect of phenological age and the lack of an effect of connectivity measures on the species richness of bryophyte species with large diaspores indicate that long-distance dispersal occurs even for this group of species and that establishment is possible if there is enough time available. Further studies should be conducted in order to assess if these long-distance dispersal events are mediated by the large vegetative propagules or by the rarely produced spores of predominantly asexual species.

Most of the lichen species found on the studied sycamore maple trees reproduce generatively, i.e. the diaspores are rather small and dispersal limitation is thus not necessarily expected. Indeed, long distance dispersal capacity of lichens (i.e. of the small ascospores of the fungal symbiont) is high (Kristinsson 1972, Werth et al. 2006b, Gjerde et al. 2015), but establishment is generally limited by the availability of the photobiont (Werth et al. 2006a, Buckley 2011, Burgess-Jones 2013). The fungal symbiont is usually highly selective for the algal symbiont (Yahr et al. 2004, Honegger 2008, Buckley et al. 2014), especially in temperate regions (Burgess-Jones 2013). However, rather little is known about the availability of the photobiont and the dynamics of re-lichenization following generative

reproduction in lichens (Scheidegger and Werth 2009). Hence, the strong effect of connectivity on lichen species richness observed here might be due to dispersal limitations of the photobionts (see Dal Grande et al. 2012).

### Drivers of the occurrence of the focal species

The environmental factors detected to be important for the occurrence of *T. rudolphiana* confirm what is known from many floras (Limpricht 1895, Mönkemeyer 1927, Weddeling et al. 2005, Meinunger and Schröder 2007): the probability of occurrence of the species increases with altitude, and it preferably occurs on north-exposed slopes at sites characterized by high air humidity (Limpricht 1895, Mönkemeyer 1927, Weddeling et al. 2005, Meinunger and Schröder 2007). Most importantly for the long-term conservation of the species, however, is the positive effect of connectivity: as more trees are found within 50 m of a focal tree, the probability that *T. rudolphiana* occurs increases. Conservation measures for this species should thus focus on increasing the number of trees in environmentally suitable places. Long distance dispersal of the spores of *T. rudolphiana* by wind is most likely hindered by their adhesive surface, which leads to clumping of the spores (Koponen 1977, Martinez and Price 2011). How *T. rudolphiana* is dispersed is still not entirely clear. *Tayloria dubyi*, a southern-hemisphere species, was found to be dispersed by flies (Jofre et al. 2011). During field work for our study, no indication of insect mediated dispersal of *T. rudolphiana* was observed. Furthermore, it is also possible that recruitment from spores is hindered and a rare event and that dispersal and establishment from fragments is more important.

The occurrence of *L. pulmonaria* was only affected by tree parameters. *Lobaria pulmonaria* is a widespread species and occurs in a wide range of ecological conditions (Scheidegger 1995, Nascimbene et al. 2010, Wirth et al. 2013). The ecological conditions of our study sites fall largely into the ecological niche of this species, and therefore no effect of the environmental variables on probability of occurrence was found. Earlier studies demonstrated clear evidence of dispersal limitation of *L. pulmonaria* (Scheidegger 1995, Gu et al. 2001, Walser et al. 2001). However, Werth et al. (2006a) found that vegetative propagules of *L. pulmonaria* are also dispersed over larger distances and that establishment limitations at the stand level probably constrain the occurrence of the species. This is in line with our results, in that no connectivity effect was detected for *L. pulmonaria*. The rather unexpected negative effect of DBH on the occurrence probability of *L. pulmonaria* might be related to slower rates of bark scaling on thinner (but equally old) trees (Barkman 1958). *Lobaria pulmonaria* is a late successional species and thus depends on microhabitat continuity (Gustafsson et al. 1992).

According to the classification of During (1992), *Orthotrichum rogeri* is a long-lived shuttle species and a weak competitor (Lüth 2010). In agreement with this, in our study the species was more frequent on younger trees where a large part of the bark is bare. This result also indicates that it is insufficient to consider only old trees (as done by Rosso et al. 2000, Fritz et

al. 2009a, Scheidegger and Werth 2009) when addressing conservation measures for endangered epiphyte species.

### Conclusions

The species richness of epiphytic bryophytes and lichens with contrasting diaspore sizes, and habitat preferences and different red-list statuses is generally influenced by different tree parameters and by different environmental variables. Tree characteristics related to size and age are usually positively related to species richness and the occurrence of red-listed species. However, for some groups of species and for single species, including threatened ones such as *Orthotrichum rogeri*, young or small trees are more important. Thus, for the conservation of a high overall species richness and of threatened species in sylvo-pastoral systems, it is crucial to sustain a wide range of tree sizes and ages. Furthermore, our results show that the local abundance of potential diaspore sources (within distances of hundreds of meters) is important for high lichen species richness in sycamore maple wooded pastures. The same was found for the high-priority bryophyte species *Tayloria rudolphiana*. Generally, however, colonization by bryophyte species did not depend on tree connectivity (even for species with large diaspores), and epiphytic bryophyte species richness seems to be maintained by (probably rare) long distance dispersal events. The high epiphyte species richness and the high number of red-listed species found in sycamore maple wooded pastures highlight the outstanding conservation value of these sylvo-pastoral ecosystems. We suggest that specific conservation policies should be established for sycamore maple wooded pastures.

### Acknowledgements

Sincere thanks are given to B.-G. Jonsson for his valuable comments on the manuscript, to L. Hedenäs, H. Köckinger, N. Schnyder, C. Schubiger and E. Urmi for the revision of ambiguous bryophyte specimens, to H. Hofmann and C. Schröck for providing information about *Tayloria rudolphiana*, to J. Ecker and J. Betsch for their help in the field, to H. Sonntag at Nature Park Karwendel for support at GA, to L. Waser for the calculation of CIR images, and to the Tiris-services of the Tyrol province and the Sagis-services of the Salzburg province for the provision of Geo data. We thank the Bristol Foundation for providing major funding for this project. Furthermore, we acknowledge the Federal Office for the Environment (FOEN) and the Nature Park Diemtigtal for financial support.

## References

- Anderson, D. R. 2007. Model based inference in the life sciences: a primer on evidence. Springer, New York.
- Aptroot, A. 1997. Lichen biodiversity in Papua New Guinea, with report of 173 species on one tree. *Bibliotheca Lichenologica* 68:203–213.
- Aragón, G., I. Martínez, and A. García. 2012. Loss of epiphytic diversity along a latitudinal gradient in southern Europe. *Science of The Total Environment* 426:188–195.
- Baldwin, L. K., and G. E. Bradfield. 2007. Bryophyte responses to fragmentation in temperate coastal rainforests: A functional group approach. *Biological Conservation* 136:408–422.
- Barkman, J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe. Van Gorcum & Comp. NV, Assen.
- Barton, K. 2015. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.1. <http://cran.r-project.org/package=MuMIn>.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, and S. Walker. 2015. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8. <http://cran.r-project.org/package=lme4>.
- Baumgartner, A., E. Reichel, and G. Weber. 1983. *Der Wasserhaushalt der Alpen*. Oldenbourg, Munich, Vienna.
- Beaufoy, G. 1998. The EU Habitats Directive in Spain: can it contribute effectively to the conservation of extensive agro-ecosystems? *Journal of Applied Ecology* 35:974–978.
- Bergamini, A., C. Scheidegger, S. Stofer, P. Carvalho, S. Davey, M. Dietrich, F. Dubs, E. Farkas, U. R. S. Groner, and K. Kärkkäinen. 2005. Performance of macrolichens and lichen genera as indicators of lichen species richness and composition. *Conservation Biology* 19:1051–1062.
- Bergamini, A., S. Stofer, J. Bolliger, and C. Scheidegger. 2007. Evaluating macrolichens and environmental variables as predictors of the diversity of epiphytic microlichens. *The Lichenologist* 39:475–489.
- Bergmeier, E., J. Petermann, and E. Schröder. 2010. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: Diversity, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation* 19:2995–3014.
- Boch, S., J. Müller, D. Prati, S. Blaser, and M. Fischer. 2013. Up in the tree - The overlooked richness of bryophytes and lichens in tree crowns. *PLoS ONE* 8:1–8.
- Bolker, B. M., M. E. Brooks, C. J. Clark, S. W. Geange, J. R. Poulsen, M. H. H. Stevens, and J.-S. S. White. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 24:127–135.
- Boudreault, C., S. Gauthier, and Y. Bergeron. 2000. Epiphytic lichens and bryophytes on *Populus tremuloides* along a chronosequence in the southwestern boreal forest of Quebec, Canada. *Bryologist* 103:725–738.
- Buckley, H. L. 2011. Isolation affects tree-scale epiphytic lichen community structure on New Zealand mountain beech trees. *Journal of Vegetation Science* 22:1062–1071.
- Buckley, H. L., A. Rafat, J. D. Ridden, R. H. Cruickshank, H. J. Ridgway, and A. M. Paterson. 2014. Phylogenetic congruence of lichenised fungi and algae is affected by spatial scale and taxonomic

- diversity. *PeerJ* 2:e573.
- Budel, B., and C. Scheidegger. 1996. Thallus morphology and anatomy. Pages 37–64 in T. H. Nash, editor. *Lichen biology*. Third edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bugalho, M. N., M. C. Caldeira, J. S. Pereira, J. Aronson, and J. G. Pausas. 2011. Mediterranean cork oak savannas require human use to sustain biodiversity and ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9:278–286.
- Burgess-Jones, T. C. 2013. Population genetics and photobiont selectivity in Antarctic lichens. The University of Waikato.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson, and K. P. Huyvaert. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:23–35.
- Buttler, A., F. Kohler, and F. Gillet. 2009. The Swiss mountain wooded pastures: patterns and processes. Pages 377–396 in A. Rigueiro-Rodríguez, J. McAdam, and M. R. Mosquera-Losada, editors. *Agroforestry in Europe. Current Status and Future Prospects*. Springer.
- Clauzade, G., C. Roux, J. M. Houmeau, and P. Raimbault. 1985. Likenoj de Okcidenta Europo: ilustrita determinlibro. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouv. sér., num. spéc.* 7:1–893.
- Clerc, P., and C. Truong. 2012. *Catalogue des lichens de Suisse*. <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/cataloguelichen> [Version 2.0, 11.06.2012].
- Council of Europe. 1979. *Bern Convention - The Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats*. Strasbourg.
- Council of the European Commission. 1992. Council directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Communities. Series L* 206:7–49.
- Dal Grande, F., I. Widmer, H. H. Wagner, and C. Scheidegger. 2012. Vertical and horizontal photobiont transmission within populations of a lichen symbiosis. *Molecular Ecology* 21:3159–3172.
- Dittrich, S., M. Hauck, D. Schweigatz, I. Dörfler, R. Hühne, C. Bade, M. Jacob, and C. Leuschner. 2013. Separating forest continuity from tree age effects on plant diversity in the ground and epiphyte vegetation of a Central European mountain spruce forest. *Flora* 208:238–246.
- During, H. J. 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. Pages 1–31 in J. W. Bates and A. M. Farmer, editors. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford.
- European Commission. 2007. Council Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora - consolidated version 01/01/2007. <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=CONSLEG:1992L0043:20070101:EN:PDF>.
- Frahm, J. P., and W. Frey. 1992. *Moosflora*. 3th edition. Ulmer, Stuttgart.
- Fritz, Ö. 2009. Vertical distribution of epiphytic bryophytes and lichens emphasizes the importance of old beeches in conservation. *Biodiversity and Conservation* 18:289–304.
- Fritz, Ö., J. Brunet, and M. Caldiz. 2009a. Interacting effects of tree characteristics on the occurrence of rare epiphytes in a Swedish beech forest area. *The Bryologist* 112:488–505.



- Fritz, Ö., M. Niklasson, and M. Churski. 2009b. Tree age is a key factor for the conservation of epiphytic lichens and bryophytes in beech forests. *Applied Vegetation Science* 12:93–106.
- Gelman, A. 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Statistics in medicine* 27:2865–2873.
- Giam, X., and J. D. Olden. 2016. Quantifying variable importance in a multimodel inference framework. *Methods in Ecology and Evolution* 7:388–397.
- Gjerde, I., H. H. Blom, E. Heegaard, and M. Saetersdal. 2015. Lichen colonization patterns show minor effects of dispersal distance at landscape scale. *Ecography* 38:939–948.
- Goffinet, B., and J. Shaw. 2009. *Bryophyte biology*. (B. Goffinet and J. Shaw, Eds.). 2. edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Grims, F. 1999. Die Laubmoose Österreichs, *Catalogus Florae Austriae II, Bryophyten (Moose) 1, Musci (Laubmoose)*. *Biosystematics and Ecology* 15. Österreichische Akademie der Wissenschaften, Vienna.
- Grueber, C. E., S. Nakagawa, R. J. Laws, and I. G. Jamieson. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24:699–711.
- Gu, W. D., M. Kuusinen, T. Konttinen, and I. Hanski. 2001. Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography* 24:139–150.
- Gustafsson, L., A. Fiskesjö, T. Ingelög, B. Pettersson, and G. Thor. 1992. Factors of importance to some lichen species of deciduous broad-leaved woods in southern Sweden. *Lichenologist* 24:255–266.
- Hale, M. E. 1952. Vertical distribution of cryptogams in a virgin forest in Wisconsin. *Ecology* 33:398–406.
- Hale, M. E. 1965. Vertical distribution of cryptogams in a red maple swamp in Connecticut. *The Bryologist* 68:193–197.
- Harding, P. T., and F. Rose. 1986. *Pasture-woodlands in lowland Britain: A review of their importance for wildlife conservation*. Institute of terrestrial ecology, Huntingdon.
- Hartel, T., I. Dorresteijn, C. Klein, O. Máthé, C. I. Moga, K. Öllerer, M. Roellig, H. von Wehrden, and J. Fischer. 2013. Wood-pastures in a traditional rural region of Eastern Europe: Characteristics, management and status. *Biological Conservation* 166:267–275.
- Hartel, T., and T. Plieninger, editors. 2014. *European wood-pastures in transition: A social-ecological approach*. Routledge, New York.
- Hedenås, H., V. O. Bolyukh, and B. G. Jonsson. 2003. Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. *Journal of Vegetation Science* 14:233–242.
- Heylen, O., M. Hermy, and E. Schrevens. 2005. Determinants of cryptogamic epiphyte diversity in a river valley (Flanders). *Biological Conservation* 126:371–382.
- Hill, M. O., N. Bell, M. Bruggeman-Nannenga, M. Brugges, M. J. Cano, J. Enroth, K. I. Flatberg, J. P. Frahm, M. T. Gallego, R. Garilleti, J. Guerra, L. Hedenas, D. T. Holyoak, M. S. Ignatov, F. Lara, V. Mazimpaka, J. Munoz, and L. Söderström. 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *Journal of Bryology* 28:198–267.
- Hofmann, H., N. Müller, and N. Schnyder. 2006. *Merkblätter Artenschutz - Moose*. Durch die Natur- und Heimatschutzverordnung schweizweit geschützte Moose (NHV, Anhang 2). [http://www.nism.uzh.ch/Naturschutz/Artenschutz\\_Moose\\_D.pdf](http://www.nism.uzh.ch/Naturschutz/Artenschutz_Moose_D.pdf).

- Honegger, R. 2008. Morphogenesis. Pages 69–93 in T. H. Nash, editor. Lichen biology. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hylander, K. 2009. No increase in colonization rate of boreal bryophytes close to propagule sources. *Ecology* 90:160–169.
- Hylander, K., M. Dynesius, B. G. Jonsson, and C. Nilsson. 2005. Substrate form determines the fate of bryophytes in riparian buffer strips. *Ecological Applications* 15:674–688.
- Ignatova, E. A., and M. S. Ignatov. 2011. The genus *Thamnobryum* (Neckeraceae, Bryophyta) in Russia. *Arctoa* 20:137–151.
- Ingerpuu, N., K. Kull, and K. Vellak. 1998. Bryophyte vegetation in a wooded meadow: Relationships with phanerogam diversity and responses to fertilisation. *Plant Ecology* 134:163–171.
- Jofre, J., B. Goffinet, P. Marino, R. A. Raguso, S. S. Nihei, F. Massardo, and R. Rozzi. 2011. First evidence of insect attraction by a southern hemisphere Splachnaceae: The case of *Tayloria dubyi* Broth. in the reserve biosphere Cape Horn, Chile. *Nova Hedwigia* 92:317–326.
- Johansson, V., T. Ranius, and T. Snäll. 2012. Epiphyte metapopulation dynamics are explained by species traits, connectivity, and patch dynamics. *Ecology* 93:235–241.
- Kiebacher, T., C. Keller, C. Scheidegger, and A. Bergamini. 2016. Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures. *Biodiversity & Conservation* 25:1605–1624.
- Király, I., J. Nascimbene, F. Tinya, and P. Ódor. 2013. Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 22:209–223.
- Koponen, A. 1977. The peristome and spores in Splachnaceae and their evolutionary and systematic significance. *Bryophytorum Bibliotheca* 13:535–567.
- Koponen, A. 1992. European-Asiatic connections in *Tayloria* (Splachnaceae, Musci). *Bryobrothera* 1:57–62.
- Körner, C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Korner-Nievergelt, F., T. Roth, S. von Felten, J. Guélat, B. Almasi, and P. Korner-Nievergelt. 2015. Bayesian data analysis in ecology using linear models with R, BUGS, and Stan. Elsevier, London.
- Kristinsson, H. 1972. Studies on lichen colonization in Surtsey 1970. *Surtsey Res. Progr. Rep* 5:77.
- Kull, K., and M. Zobel. 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science* 2:715–718.
- Kumar, L., A. K. Skidmore, and E. Knowles. 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science* 11:475–497.
- Lara, F., and R. Garilleti. 2014. 5. *Orthotrichum* Hedw. Pages 50–135 in J. Guerra, M. J. Cano, and M. Brugués, editors. *Flora Briofítica Ibérica, Volumen 5*. Sociedad Española de Briología, Universidad de Murcia, Murcia.
- Lidén, M., and O. Hilmo. 2005. Population characteristics of the suboceanic lichen *Platismatia norvegica* in core and fringe habitats: Relations to macroclimate, substrate, and proximity to streams. *Bryologist* 108:506–517.
- Lie, M. H., U. Arup, J. A. Grytnes, and M. Ohlson. 2009. The importance of host tree age, size and

- growth rate as determinants of epiphytic lichen diversity in boreal spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18:3579–3596.
- Limpricht, K. G. 1895. Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. II. Abteilung: Bryineae. Eduard Kummer, Leipzig.
- Lindborg, R., J. Bengtsson, Å. Berg, S. A. O. Cousins, O. Eriksson, T. Gustafsson, K. P. Hasund, L. Lenoir, A. Pihlgren, E. Sjödin, and M. Stenseke. 2008. A landscape perspective on conservation of semi-natural grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 125:213–222.
- Lindenmayer, D. B., W. F. Laurance, J. F. Franklin, G. E. Likens, S. C. Banks, W. Blanchard, P. Gibbons, K. Ikin, D. Blair, L. Mcburney, A. D. Manning, and J. A. R. Stein. 2014. New policies for old trees: Averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conservation Letters* 7:61–69.
- Löbel, S., T. Snäll, and H. Rydin. 2006. Species richness patterns and metapopulation processes - Evidence from epiphyte communities in boreo-nemoral forests. *Ecography* 29:169–182.
- Löbel, S., T. Snäll, and H. Rydin. 2009. Mating system, reproduction mode and diaspore size affect metacommunity diversity. *Journal of Ecology* 97:176–185.
- Loppi, S., I. Bonini, and V. Dedominicis. 1999. Epiphytic lichens and bryophytes of forest ecosystems in Tuscany (Central Italy). *Cryptogamie Mycologie* 20:127–135.
- Lovett, G. M., and J. D. Kinsman. 1990. Atmospheric pollutant deposition to high-elevation ecosystems. *Atmospheric Environment* 24:2767–2786.
- Luick, R. 2009. Wood pastures in Germany. Pages 359–376 in A. Rigueiro-Rodriguez, J. McAdam, and M.-R. Mosquera-Losada, editors. *Agroforestry in Europe*. Springer.
- Lüth, M. 2010. Ökologie und Vergesellschaftung von *Orthotrichum rogeri*. *Herzogia* 23:121–149.
- Manning, A. D., J. Fischer, and D. B. Lindenmayer. 2006. Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biological Conservation* 132:311–321.
- Martinez, K., and M. Price. 2011. Brood cells in the rare, epiphytic moss *Tayloria rudolphiana* (Garov.) Bruch et Schimp. (Splachnaceae). *Cryptogamie, Bryologie* 32:3–12.
- McCune, B., J. Hutchinson, and S. Berryman. 2002. Concentration of rare epiphytic lichens along large streams in a mountainous watershed in Oregon, USA. *Bryologist* 105:439–450.
- Meinunger, L., and W. Schröder. 2007. Verbreitungsatlas der Moose Deutschlands. (O. Dürhammer, Ed.). Regensburgische Botanische Gesellschaft, Regensburg.
- Miklín, J., and L. Čížek. 2014. Erasing a European biodiversity hot-spot: open woodlands, veteran trees and mature forests succumb to forestry intensification, succession, and logging in a UNESCO Biosphere Reserve. *Journal for Nature Conservation* 22:35–41.
- Milne, J., and S. Louwhoff. 1999. Vertical distribution of bryophytes and lichens on a myrtle beech, *Nothofagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. *Hikobia* 13:23–30.
- Moilanen, A., and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measure in spatial ecology. *Ecology* 83:1131–1145.
- Mönkemeyer, W. 1927. Die Laubmoose Europas. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. 4. Erg. Bd. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig.
- Munk, K. 2007. Studie zu den potentiellen Auswirkungen der Bewirtschaftung auf den Ahornbestand im Landschaftsschutzgebiet "Großer Ahornboden". University of Innsbruck, Innsbruck.
- Nakagawa, S., and H. Schielzeth. 2013. A general and simple method for obtaining R<sup>2</sup> from

- generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* 4:133–142.
- Nascimbene, J., G. Brunialti, S. Ravera, L. Frati, and G. Caniglia. 2010. Testing *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. as an indicator of lichen conservation importance of Italian forests. *Ecological Indicators* 10:353–360.
- Nascimbene, J., L. Marini, and P. L. Nimis. 2009. Influence of tree age, tree size and crown structure on lichen communities in mature Alpine spruce forests. *Biodiversity and Conservation* 18:1509–1522.
- Nash, T. H. 1996. *Lichen biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Nebel, M., and G. Philippi. 2000. *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 1. Ulmer, Stuttgart.
- Nebel, M., and G. Philippi. 2001. *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 2. Ulmer, Stuttgart.
- Nebel, M., and G. Philippi. 2005. *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 3. Ulmer, Stuttgart.
- Ódor, P., I. Király, F. Tinya, F. Bortignon, and J. Nascimbene. 2013. Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *Forest Ecology and Management* 306:256–265.
- Offner, K. 2015. Neue Nachweise des Laubmooses *Tayloria rudolphiana* im Ammergebirge. *Berichte des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben* 119:37–42.
- Oldén, A., K. J. Raatikainen, K. Tervonen, and P. Halme. 2016. Grazing and soil pH are biodiversity drivers of vascular plants and bryophytes in boreal wood-pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 222:171–184.
- Paltto, H., A. Nordberg, B. Nordén, and T. Snäll. 2011. Development of secondary woodland in oak wood pastures reduces the richness of rare epiphytic lichens. *PLoS ONE* 6:1–8.
- Pearson, L. C. 1969. Influence of temperature and humidity on distribution of lichens in a Minnesota bog. *Ecology* 50:740–746.
- Price, M. F., A. C. Byers, D. A. Friend, T. Kohler, and L. W. Price, editors. 2013. *Mountain geography: physical and human dimensions*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.
- R Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/>.
- Ranius, T., P. Johansson, N. Berg, and M. Niklasson. 2008. The influence of tree age and microhabitat quality on the occurrence of crustose lichens associated with old oaks. *Journal of Vegetation Science* 19:653–662.
- Rigueiro-Rodriguez, A., J. McAdam, and M.-R. Mosquera-Losada, editors. 2009. *Agroforestry in Europe. Current Status and Future Prospects*. Springer.
- Romanski, J., E. J. Pharo, and J. B. Kirkpatrick. 2011. Epiphytic bryophytes and habitat variation in montane rainforest, Peru. *The Bryologist* 114:720–731.
- Rose, F. 1991. The importance of old trees, including pollards, for lichen and bryophyte epiphytes. Pages 28–29 in H. J. Read, editor. *Pollard and veteran tree management*. Corporation of London, London.
- Rose, F. 1992. Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. Pages 211–233 in J. W. Bates and A. M. Farmer, editors. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford.
- Rosso, A. L., B. McCune, and T. R. Rambo. 2000. Ecology and conservation of a rare, old-growth-

- associated canopy lichen in a silvicultural landscape. *The Bryologist* 103:117–127.
- Saag, L., A. Saag, and T. Randlane. 2009. World survey of the genus *Lepraria* (Stereocaulaceae, lichenized Ascomycota). *The Lichenologist* 41:25–60.
- Sammul, M., K. Kattai, K. Lanno, V. Meltsov, M. Otsus, L. Nõuakas, D. Kukk, M. Mesipuu, S. Kana, and T. Kukk. 2008. Wooded meadows of Estonia: Conservation efforts for a traditional habitat. *Agricultural and Food Science* 17:413–429.
- Scheidegger, C. 1995. Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population. *The Lichenologist* 27:361–374.
- Scheidegger, C., P. Clerc, M. Dietrich, M. Frei, U. Groner, C. Keller, I. Roth, S. Stofer, and M. Vust. 2002a. Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. WSL, CJB, BUWAL, Bern.
- Scheidegger, C., U. Groner, C. Keller, and S. Stofer. 2002b. Biodiversity assessment tools - lichens. Pages 359–365 in P. L. Nimis, S. Christoph, and P. A. Wolseley, editors. *Monitoring with lichens - monitoring lichens*. Springer.
- Scheidegger, C., and S. Stofer. 2015. Bedeutung alter Wälder für Flechten: Schlüsselstrukturen, Vernetzung, ökologische Kontinuität. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 166:75–82.
- Scheidegger, C., and S. Werth. 2009. Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biology Reviews* 23:55–66.
- Schielzeth, H. 2010. Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution* 1:103–113.
- Schnyder, N., A. Bergamini, H. Hofmann, N. Müller, C. Schubiger-Bossard, and E. Urmi. 2004. Rote Liste der gefährdeten Moose der Schweiz. BUWAL-Reihe: Vollzug Umwelt. BUWAL, FUB & NISM.
- Sillett, S. C., S. R. Gradstein, and D. Griffin. 1995. Bryophyte diversity of *Ficus* tree crowns from cloud forest and pasture in Costa Rica. *The Bryologist* 98:251–260.
- Smith, A. J. E. 2004. *The moss flora of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Smith, C. W., A. Aptroot, B. J. Coppins, A. Fletcher, O. L. Gilbert, P. W. James, and P. A. Wolseley. 2009. *The lichens of Britain and Ireland*. British Lichen Society, London.
- Snäll, T., A. Hagstrom, J. Rudolphi, and H. Rydin. 2004. Distribution pattern of the epiphyte *Neckera pennata* on three spatial scales - importance of past landscape structure, connectivity and local conditions. *Ecography* 27:757–766.
- Snäll, T., P. J. Ribeiro, and H. Rydin. 2003. Spatial occurrence and colonisations in patch-tracking metapopulations : local conditions versus dispersal. *Oikos* 3:566–578.
- Söderström, L., E. Urmi, and J. Váňa. 2002. Distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia. *Lindbergia* 27:3–47.
- Söderström, L., E. Urmi, and J. Váňa. 2007. The distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia - update 1-427. *Cryptogamie, Bryologie* 28:299–350.
- Sundberg, S. 2013. Spore rain in relation to regional sources and beyond. *Ecography* 36:364–373.
- Sundqvist, M. K., N. J. Sanders, and D. A. Wardle. 2013. Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms, and insights for global change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44:261–280.

- Tan, B., P. E. Geissler, T. Hallingbäck, and L. Söderström. 2000. The 2000 IUCN world red list of bryophytes. Pages 77–90 in T. Hallinbäck and N. G. Hodgetts, editors. Mosses, Liverworts and Hornworts. Status Survey and Conservation Action Plan for Bryophytes. IUCN in collaboration with the Swedish Threatened Species Unit, 2000, Gland, Cambridge.
- Thor, G., P. Johansson, and M. T. Jönsson. 2010. Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. *Biodiversity and Conservation* 19:2307–2328.
- Walser, J. C., S. Zoller, U. Büchler, and C. Scheidegger. 2001. Species-specific detection of *Lobaria pulmonaria* (lichenized ascomycete) diaspores in litter samples trapped in snow cover. *Molecular Ecology* 10:2129–2138.
- Weddeling, K., G. Ludwig, and M. Hachtel. 2005. Die Moose (Bryophyta, Marchantiophyta, Anthoceroophyta) der FFH-Richtlinie. Pages 207–329 in B. Petersen, G. Ellwanger, G. Biewald, P. Boye, U. Hauke, G. Ludwig, P. Pretscher, E. Schröder, and A. Ssymank, editors. Das europäische Schutzgebietssystem Natura 2000. Ökologie und Verbreitung von Arten der FFH-Richtlinie in Deutschland. Band 1: Pflanzen und Wirbellose. Landwirtschaftsverlag, Münster.
- Werth, S., H. H. Wagner, F. Gugerli, R. Holderegger, D. Csencsics, J. M. Kalwij, C. Scheidegger, H. Wagner, and M. Jesse. 2006a. Quantifying dispersal and establishment limitation in a population of an epiphytic lichen. *Ecology* 87:2037–2046.
- Werth, S., H. H. Wagner, R. Holderegger, J. M. Kalwij, and C. Scheidegger. 2006b. Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Molecular Ecology* 15:911–921.
- Wirth, V., M. Hauck, M. Schultz, and U. De Bruyn. 2013. Die Flechten Deutschlands. Ulmer, Stuttgart.
- Yahr, R., R. Vilgalys, and P. T. Depriest. 2004. Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens. *Molecular Ecology* 13:3367–3378.
- Yang, K., and T. Koike. 2002. Estimating surface solar radiation from upper-air humidity. *Solar Energy* 72:177–186.
- Yarranton, G. A. 1972. Distribution and succession of epiphytic lichens on black spruce near Cochrane, Ontario. *The Bryologist* 75:462–480.
- Zobel, K., M. Zobel, and E. Rosén. 1994. An experimental test of diversity maintenance mechanisms, by a species removal experiment in a species-rich wooded meadow. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 29:449–457.
- Zotz, G., and M. Y. Bader. 2009. Epiphytic plants in a changing world-global: Change effects on vascular and non-vascular epiphytes. Pages 147–170 in U. Lüttge, W. Beyschlag, B. Büdel, and D. Francis, editors. *Progress in Botany* 70. Springer, Berlin, Heidelberg.

## **Epiphyte species richness in a sylvo-pastoral system: Contrasting effects of connectivity, tree structure and environmental conditions on bryophytes and lichens**

Thomas Kiebacher, Christine Keller, Christoph Scheidegger & Ariel Bergamini

Corresponding author:

Thomas Kiebacher

Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL

Zürcherstrasse 111

CH-8903 Birmensdorf

Switzerland

thomas.kiebacher@wsl.ch

### **Supporting information**

### **Appendix 1**

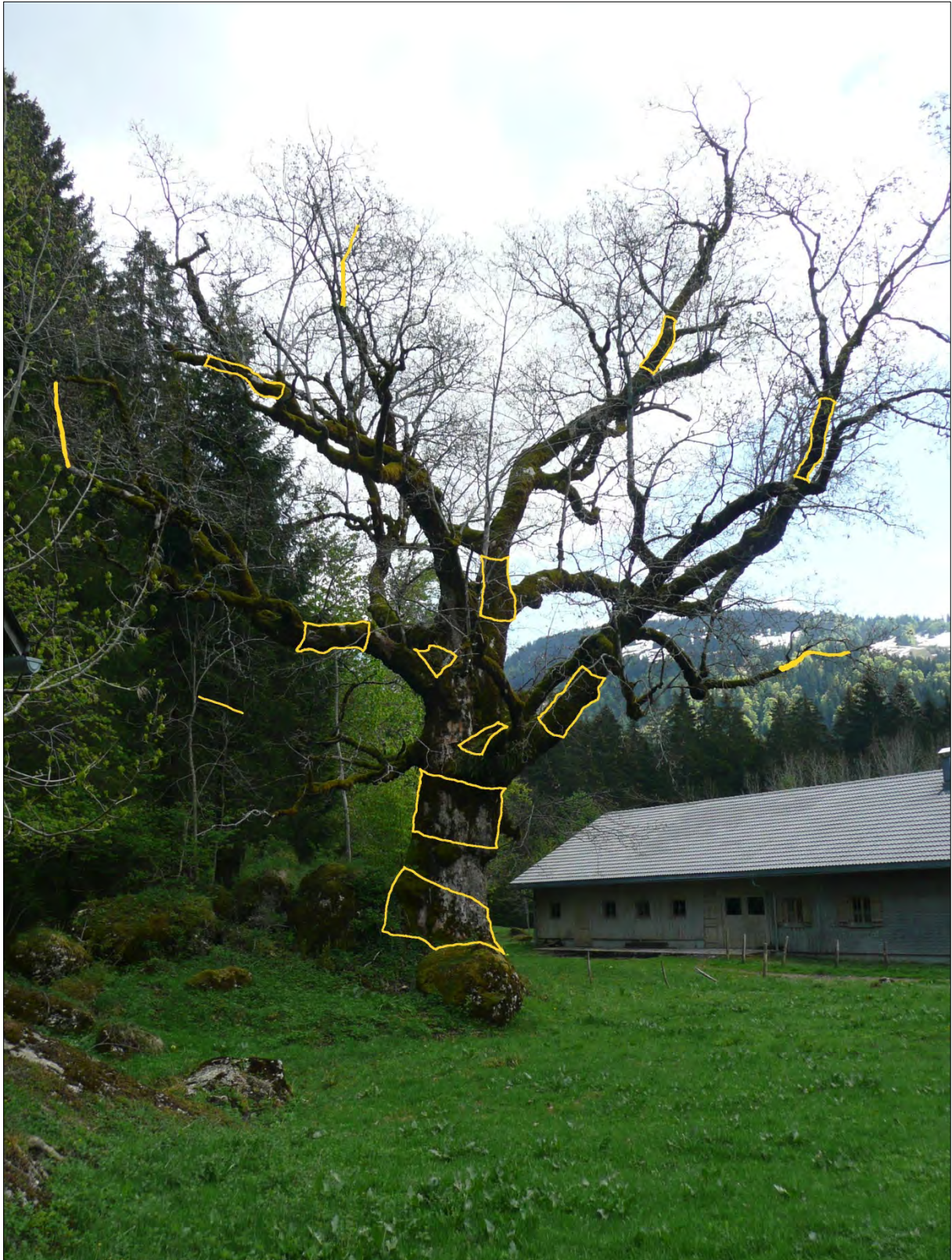


**Fig. S1.** Aerial photo of the study site Grosser Ahornboden (Tyrol, Austria). © G. Haslwanter/Naturpark Karwendel.



**Table S1.** Location of the six study sites, area of the surveyed sycamore maple wooded pastures, number of trees at the sites, number of sampled trees (randomly selected trees + additional trees with occurrence of *Tayloria rudolphiana*) and altitudinal range of the sampled trees.

Code, Site	Location	Area [km <sup>2</sup> ]	No. of trees	No. of sampled trees	Altitudinal range [m a.s.l.]
<b>RB</b> , Reichenbachtal	Schattenhalb and Grindelwald, Bern, Switzerland	2.91	636	16 + 3	1295 - 1529
<b>MG</b> , Meniggrund	Diemtigen, Bern, Switzerland	1.69	606	16	1261 - 1444
<b>GA</b> , Grosser Ahornboden	Vomp, Tyrol, Austria	1.97	1867	12 + 4	1119 - 1228
<b>WF</b> , Wanker Fleck	Halblech, Bavaria, Germany	0.43	143	12	1128 - 1155
<b>GN</b> , Gnadenalm	Untertauern, Salzburg, Austria	1.02	148	12 + 3	1048 - 1439
<b>GT</b> , Glemmtal	Saalbach-Hinterglemm, Salzburg, Austria	0.26	55	12	1181 - 1394



**Fig. S2.** Sampling design applied to record the bryophyte and lichen species richness on sycamore maple trees. A total of 13 plots were placed in the different microhabitats of each focal tree: one plot was placed on the tree base, one on the stem below the crown, two in the major crutches, three on the major branches, three on branches of intermediate thickness, and three on thin branches in the outer crown. Within each plot, all bryophyte and lichen species were assessed.

**Table S2.** Bryophyte and lichen species recorded on 90 sycamore maple trees (*Acer pseudoplatanus*) at six sites in the northern European Alps. Red-list status (RL) according to Schnyder et al. (2004) and Scheidegger et al. (2002): CR critically endangered, EN endangered, VU vulnerable, NT near threatened, LC least concern, DD data deficiency, NE not evaluated. Species not included in Schnyder et al. (2004) or Scheidegger et al. (2002) are listed as NE\*. Red-listed species (CR, EN or VU) are printed in bold. Size of predominant diaspores: l large diaspores, s small diaspores. Habitat preference: E epiphyte, nE non-epiphyte, uc unclassified.

No.	Taxon	RL	Diaspore size	Habitat preference
<b>Bryophytes</b>				
1	<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M.Fleisch.	LC	l	nE
2	<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	NE	s	nE
3	<i>Amblystegium subtile</i> (Hedw.) Schimp.	LC	s	E
4	<i>Anomodon attenuatus</i> (Hedw.) Huebener	LC	l	nE
5	<i>Anomodon longifolius</i> (Brid.) Hartm.	LC	l	nE
6	<i>Anomodon viticulosus</i> (Hedw.) Hook. & Taylor	LC	l	nE
7	<i>Antitrichia curtipendula</i> (Hedw.) Brid.	NE	l	E
8	<i>Apometzgeria pubescens</i> (Schrank) Kuwah.	LC	l	nE
9	<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	LC	s	nE
10	<i>Barbilophozia barbata</i> (Schreb.) Loeske	LC	l	nE
11	<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske	LC	l	nE
12	<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.	LC	s	nE
13	<i>Bartramia halleriana</i> Hedw.	LC	s	nE
14	<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort. subsp. trichophyllum	LC	s	nE
15	<i>Brachythecium velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	LC	s	nE
16	<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Schimp.	LC	l	nE
17	<b><i>Brachythecium campestre</i> (Müll.Hal.) Schimp.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>nE</b>
18	<b><i>Brachythecium geheebii</i> Milde</b>	<b>CR</b>	<b>l</b>	<b>nE</b>
19	<i>Brachythecium glareosum</i> (Spruce) Schimp.	LC	l	nE
20	<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp.	LC	s	nE
21	<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	s	nE
22	<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Schimp., nom. cons.	LC	s	nE
23	<i>Brachythecium tommasinii</i> (Boulay) Ignatov & Huttunen	LC	l	nE
24	<i>Bryoerythrophyllum ferruginascens</i> (Stirt.) Giacom.	LC	l	nE
25	<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C.Chen	LC	s	nE
26	<i>Bryum caespiticium</i> aggr.	NE*	s	nE
27	<i>Bryum capillare</i> Hedw.	LC	s	nE
28	<i>Bryum elegans</i> Nees	NE*	l	nE
29	<i>Bryum moravicum</i> Podp.	LC	l	E
30	<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	LC	l	nE
31	<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	LC	l	nE
32	<i>Calypogeia azurea</i> Stotler & Crotz	LC	l	nE
33	<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i> (Brid.) R.S.Chopra	LC	l	nE
34	<i>Campylium stellatum</i> aggr.	LC	l	nE
35	<i>Cephalozia spec.</i> (Dumort.) Dumort.	NE*	uc	nE
36	<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Hoffm.) Dumort.	LC	s	nE
37	<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	LC	l	nE
38	<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	LC	l	nE
39	<i>Conocephalum salebrosum</i> Szweyk. & al.	NE*	l	nE
40	<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	LC	l	nE
41	<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	LC	l	nE
42	<i>Dichodontium pellucidum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	l	nE
43	<i>Dicranella varia</i> (Hedw.) Schimp.	LC	s	nE
44	<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	LC	s	nE

45	<i>Didymodon cf. fallax</i> (Hedw.) R.H.Zander	NE*	uc	nE
46	<i>Didymodon cf. ferrugineus</i> (Besch.) M.O.Hill	NE*	uc	nE
47	<i>Ditrichum gracile</i> (Mitt.) Kuntze	NE*	l	nE
48	<i>Encalypta streptocarpa</i> Hedw.	LC	l	nE
49	<i>Entodon concinnus</i> (De Not.) Paris	LC	l	nE
50	<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J.Kop.	LC	l	nE
51	<i>Fissidens bryoides</i> aggr.	NE*	s	nE
52	<i>Fissidens dubius</i> P.Beauv.	LC	s	nE
53	<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	NE	s	nE
54	<i>Frullania dilatata</i> (L.) Dumort.	LC	s	E
55	<i>Frullania tamarisci</i> (L.) Dumort.	NT	s	E
56	<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P.Beauv.	LC	s	nE
57	<i>Homalothecium philippeanum</i> (Spruce) Schimp.	LC	l	nE
58	<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	l	nE
59	<i>Homomallium incurvatum</i> (Brid.) Loeske	LC	s	nE
60	<i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn.	LC	s	nE
61	<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i> (Spruce) M.Fleisch.	LC	l	nE
62	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	LC	l	nE
63	<i>Hypnum andoi</i> A.J.E.Sm.	LC	s	E
64	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	LC	s	nE
65	<i>Isopterygiopsis muelleriana</i> (Schimp.) Z.Iwats.	LC	l	nE
66	<i>Isopterygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Z.Iwats.	LC	s	nE
67	<i>Isothecium alopecuroides</i> (Dubois) Isov.	LC	s	E
68	<i>Jungermannia spec.</i> L.	NE*	uc	nE
69	<i>Leiocolea collaris</i> (Nees) Schljakov	LC	l	nE
70	<i>Leiocolea heterocolpos</i> (Hartm.) H.Buch	LC	l	nE
71	<i>Lejeunea cavifolia</i> (Ehrh.) Lindb.	LC	s	E
72	<i>Lescurea saxicola</i> (Schimp.) Molendo	LC	l	nE
73	<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwägr.	LC	l	E
74	<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.	LC	s	nE
75	<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	LC	s	nE
76	<i>Lophocolea minor</i> Nees	LC	l	nE
77	<i>Lophozia excisa</i> (Dicks.) Dumort.	LC	s	nE
78	<i>Marchantia polymorpha</i> subsp. <i>montivagans</i> Bischl. & Boissel.-Dub.	NE*	l	nE
79	<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	LC	l	E
80	<i>Metzgeria violacea</i> (Ach.) Dumort.	LC	l	E
81	<i>Mnium lycopodioides</i> Schwägr.	NT	s	nE
82	<i>Mnium marginatum</i> (Dicks.) P.Beauv.	LC	s	nE
83	<i>Mnium spinosum</i> (Voit) Schwägr.	LC	s	nE
84	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	LC	l	nE
85	<i>Mnium thomsonii</i> Schimp.	LC	s	nE
86	<i>Neckera complanata</i> (Hedw.) Huebener	LC	l	E
87	<i>Orthotrichum affine</i> Brid.	LC	s	E
88	<b><i>Orthotrichum alpestre</i> Bruch &amp; Schimp.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
89	<i>Orthotrichum lyellii</i> Hook. & Taylor	LC	l	E
90	<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	LC	l	E
91	<i>Orthotrichum pallens</i> Brid.	LC	s	E
92	<i>Orthotrichum pumilum</i> Sw. ex anon.	NE*	s	E
93	<b><i>Orthotrichum rogeri</i> Brid.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
94	<b><i>Orthotrichum scanicum</i> Gronvall</b>	<b>CR</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
95	<i>Orthotrichum schimperi</i> Hammar	NE*	s	E
96	<i>Orthotrichum speciosum</i> Nees	LC	s	E
97	<b><i>Orthotrichum stellatum</i> Brid.</b>	<b>CR</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
98	<i>Orthotrichum stramineum</i> Brid.	LC	s	E



99	<i>Orthotrichum striatum</i> Hedw.	LC	s	E
100	<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	LC	l	nE
101	<i>Oxyrrhynchium schleicheri</i> (R.Hedw.) Röhl	LC	l	nE
102	<i>Oxystegus tenuirostris</i> (Hook. & Taylor) A.J.E.Sm.	LC	l	nE
103	<i>Paraleucobryum sauteri</i> (Bruch & Schimp.) Loeske	DD	s	E
104	<i>Pellia</i> cf. <i>endiviifolia</i> (Dicks.) Dumort.	NE*	l	nE
105	<i>Plagiochila asplenioides</i> (L. emend. Taylor) Dumort.	LC	l	nE
106	<b><i>Plagiochila britannica</i> Paton</b>	<b>VU</b>	<b>l</b>	<b>nE</b>
107	<i>Plagiochila porelloides</i> (Nees) Lindenb.	LC	l	nE
108	<i>Plagiomnium affine</i> (Funck) T.J.Kop.	LC	s	nE
109	<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	LC	s	nE
110	<i>Plagiomnium elatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	LC	l	nE
111	<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	LC	s	nE
112	<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J.Kop.	LC	s	nE
113	<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	LC	s	nE
114	<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z.Iwats.	LC	l	nE
115	<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	s	nE
116	<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp.	LC	s	E
117	<i>Plagiothecium succulentum</i> (Wilson) Lindb.	LC	l	nE
118	<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) H.A.Crum	LC	l	nE
119	<i>Platygyrium repens</i> (Brid.) Schimp.	LC	l	E
120	<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	LC	l	nE
121	<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	LC	s	nE
122	<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	LC	l	nE
123	<i>Pohlia longicolla</i> (Hedw.) Lindb.	LC	s	nE
124	<i>Pohlia</i> cf. <i>nutans</i> (Hedw.) Lindb.	NE*	s	nE
125	<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews	LC	l	nE
126	<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	LC	s	nE
127	<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	LC	s	nE
128	<i>Polytrichum commune</i> Hedw.	LC	s	nE
129	<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	LC	s	nE
130	<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.	LC	l	E
131	<i>Preissia quadrata</i> (Scop.) Nees	LC	l	nE
132	<i>Pseudoleskea incurvata</i> (Hedw.) Loeske	LC	l	nE
133	<i>Pseudoleskeella catenulata</i> (Schrad.) Kindb.	NE	l	nE
134	<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	LC	l	E
135	<i>Pterigynandrum filiforme</i> Hedw.	LC	s	E
136	<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	LC	l	nE
137	<i>Ptychodium plicatum</i> (F.Weber & D.Mohr) Schimp.	LC	l	nE
138	<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	LC	s	E
139	<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	LC	l	nE
140	<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	LC	s	E
141	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	LC	s	nE
142	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	LC	l	nE
143	<i>Rhynchostegium murale</i> (Hedw.) Schimp.	LC	s	nE
144	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	LC	l	nE
145	<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.	LC	l	nE
146	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	LC	l	nE
147	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	LC	s	nE
148	<i>Scapania aequiloba</i> (Schwägr.) Dumort.	LC	l	nE
149	<i>Scapania aspera</i> Bernet & M.Bernet	LC	l	nE
150	<i>Scapania scandica</i> (Arnell & H.Buch) Macvicar	LC	l	nE
151	<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	DD	s	nE
152	<i>Schistidium dupretii</i> (Thér.) W.A.Weber	NE*	s	nE

153	<i>Schistidium lancifolium</i> (Kindb.) H.H.Blom	NE*	s	nE
154	<i>Schistidium trichodon</i> var. <i>nutans</i> H.H.Blom	NE*	s	nE
155	<i>Sciuro-Hypnum plumosum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen, nom. cons.	LC	s	nE
156	<i>Sciuro-Hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	LC	s	nE
157	<i>Sciuro-Hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen	LC	s	nE
158	<i>Sciuro-Hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen	LC	s	nE
159	<i>Syntrichia norvegica</i> F.Weber	LC	s	nE
160	<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	LC	s	E
161	<i>Syntrichia virescens</i> (De Not.) Ochyra	LC	l	E
162	<b><i>Tayloria rudolphiana</i> (Garov.) Bruch &amp; Schimp.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
163	<i>Tayloria serrata</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	LC	l	nE
164	<i>Thamnobryum neckeroides</i> (Hook.) E.Lawton	NE*	l	nE
165	<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A.Jaeger	LC	l	nE
166	<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Schimp.	LC	l	nE
167	<i>Tortella bambergeri</i> (Schimp.) Broth.	LC	l	nE
168	<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	LC	l	nE
169	<i>Tortula subulata</i> Hedw.	LC	s	nE
170	<i>Trichodon cylindricus</i> (Hedw.) Schimp.	LC	l	nE
171	<i>Uloa bruchii</i> Brid.	LC	s	E
172	<b><i>Uloa coarctata</i> (P.Beauv.) Hammar</b>	<b>CR</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
173	<i>Uloa crispa</i> (Hedw.) Brid.	LC	s	E
174	<i>Weissia controversa</i> Hedw.	LC	s	nE
175	<i>Zygodon dentatus</i> (Limpr.) Kartt.	NT	l	E
176	<b><i>Zygodon rupestris</i> Lorentz</b>	<b>VU</b>	<b>l</b>	<b>E</b>

## Lichens

1	<i>Agonimia tristicula</i> (Nyl.) Zahlbr.	LC	l	E
2	<b><i>Anaptychia ciliaris</i> (L.) Körb.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
3	<i>Arthonia atra</i> (Pers.) A. Schneid.	LC	s	E
4	<i>Arthonia didyma</i> Körb.	LC	s	E
5	<i>Arthonia punctiformis</i> Ach.	NE*	s	E
6	<i>Arthonia radiata</i> (Pers.) Ach.	LC	s	E
7	<i>Arthopyrenia</i> cf. <i>carneobrunneola</i> Coppins	NE*	s	E
8	<i>Arthopyrenia</i> cf. <i>salicis</i> A. Massal.	NE*	s	E
9	<i>Bacidia arceutina</i> (Ach.) Arnold	LC	l	E
10	<i>Bacidia arnoldiana</i> aggr.	NE*	s	uc
11	<i>Bacidia beckhausii</i> Körb.	NT	l	E
12	<b><i>Bacidia circumspecta</i> (Vain.) Malme</b>	<b>EN</b>	<b>l</b>	<b>E</b>
13	<i>Bacidia rubella</i> (Hoffm.) A. Massal.	LC	l	E
14	<i>Bacidia subincompta</i> (Nyl.) Arnold	LC	l	E
15	<i>Bacidia</i> cf. <i>vermifera</i> (Nyl.) Th. Fr.	NE*	l	E
16	<i>Bacidia</i> cf. <i>viridifarinoso</i> Coppins & P. James	NE*	s	uc
17	<i>Biatora chrysantha</i> (Zahlbr.) Printzen	LC	s	E
18	<i>Biatora efflorescens</i> (Hedl.) Räsänen	LC	s	E
19	<i>Biatora flavopunctata</i> (Tønsberg) Hinter. & Printzen	LC	s	E
20	<i>Biatora helvola</i> Hellb.	NT	s	E
21	<i>Biatoridium monasteriense</i> Körb.	LC	s	E
22	<i>Bilimbia sabuletorum</i> (Schreb.) Arnold	LC	s	nE
23	<b><i>Bryoria bicolor</i> (Ehrh.) Brodo &amp; D. Hawksw.</b>	<b>VU</b>	<b>l</b>	<b>E</b>
24	<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.	NT	l	E
25	<i>Bryoria fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.	LC	l	E
26	<i>Bryoria implexa</i> (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw.	NT	l	E
27	<b><i>Buellia erubescens</i> Arnold</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
28	<i>Buellia griseovirens</i> (Sm.) Almb.	LC	s	E

29	<i>Buellia punctata</i> (Hoffm.) A. Massal.	LC	s	E
30	<i>Calicium</i> cf. <i>glaucellum</i> Ach.	NE*	s	E
31	<i>Callopisma</i> cf. <i>asserigenum</i> J. Lahm	NE*	s	E
32	<b><i>Caloplaca alnetorum</i> Giralt &amp; al.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
33	<i>Caloplaca alstrupii</i> Søchting	NE*	s	E
34	<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr.	LC	s	E
35	<i>Caloplaca cerinella</i> (Nyl.) Flagey	NT	s	E
36	<i>Caloplaca cerinelloides</i> (Erichsen) Poelt	NT	s	E
37	<i>Caloplaca chlorina</i> (Flot.) H. Olivier	LC	s	nE
38	<i>Caloplaca herbidella</i> (Hue) H. Magn.	LC	s	E
39	<i>Caloplaca hungarica</i> H. Magn.	NE*	s	E
40	<i>Caloplaca</i> cf. <i>obscura</i> (Körb.) Th. Fr.	NE*	s	E
41	<i>Candelaria concolor</i> (Dicks.) Stein	LC	l	E
42	<i>Candelariella efflorescens</i> aggr.	NE*	s	E
43	<i>Candelariella reflexa</i> (Nyl.) Lettau	LC	s	E
44	<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	LC	l	nE
45	<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau	LC	l	E
46	<i>Catillaria nigroclavata</i> (Nyl.) Schuler	LC	s	E
47	<b><i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
48	<i>Cetrelia olivetorum</i> (Nyl.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	NT	s	E
49	<i>Chrysothrix candelaris</i> (L.) J. R. Laundon	LC	s	E
50	<i>Cladonia chlorophaea</i> (Sommerf.) Spreng.	NE*	l	nE
51	<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	LC	s	E
52	<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.	LC	s	nE
53	<i>Cladonia pocillum</i> (Ach.) Grognot	LC	l	nE
54	<i>Cladonia pyxidata</i> (L.) Hoffm.	LC	l	nE
55	<b><i>Collema fasciculare</i> (L.) F. H. Wigg.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
56	<i>Collema flaccidum</i> (Ach.) Ach.	LC	l	E
57	<b><i>Collema fragrans</i> (Sm.) Ach.</b>	<b>CR</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
58	<i>Collema</i> cf. <i>ligerinum</i> (Hy) Harm.	NE*	s	E
59	<b><i>Collema nigrescens</i> aggr.</b>	<b>VU</b>	<b>l</b>	<b>E</b>
60	<i>Diploschistes muscorum</i> (Scop.) R. Sant.	LC	l	nE
61	<b><i>Diplotomma alboatrum</i> (Hoffm.) Flot.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
62	<i>Evernia divaricata</i> (L.) Ach.	NT	l	E
63	<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.	LC	s	E
64	<b><i>Fellhanera subtilis</i> (Vezda) Diederich &amp; Sérus.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
65	<i>Frutidella pullata</i> (Norman) Schmull	LC	s	E
66	<i>Heterodermia</i> cf. <i>japonica</i> (M. Satô) Swinscow & Krog	NE*	s	E
67	<b><i>Heterodermia speciosa</i> (Wulfen) Trevis.</b>	<b>CR</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
68	<i>Hypogymnia austerodes</i> (Nyl.) Räsänen	LC	s	E
69	<i>Hypogymnia bitteri</i> (Lyngé) Ahti	LC	s	E
70	<i>Hypogymnia farinacea</i> Zopf	LC	s	E
71	<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	LC	s	E
72	<i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	LC	s	E
73	<b><i>Hypogymnia vittata</i> (Ach.) Parrique</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
74	<i>Hypotrachyna afrorevoluta</i> (Krog & Swinscow) Krog &	NE*	s	E
75	<i>Lecania cyrtella</i> (Ach.) Th. Fr.	LC	s	E
76	<i>Lecania hyalina</i> (Fr.) R. Sant.	NT	s	E
77	<i>Lecanora albella</i> (Pers.) Ach.	NT	s	E
78	<i>Lecanora albescens</i> (Hoffm.) Branth & Rostr.	NE*	s	nE
79	<i>Lecanora allophana</i> f. <i>allophana</i> Nyl.	NT	s	E
80	<i>Lecanora allophana</i> f. <i>sorediata</i> Vain.	NE*	s	E
81	<i>Lecanora argentata</i> (Ach.) Malme	LC	s	E
82	<i>Lecanora barkmaniana</i> Aptroot & Herk	LC	s	E

83	<i>Lecanora carpinea</i> (L.) Vain.	LC	s	E
84	<i>Lecanora chlorotera</i> Nyl.	LC	s	E
85	<i>Lecanora circumborealis</i> Brodo & Vitik.	LC	s	E
86	<i>Lecanora expersa</i> Nyl.	LC	s	E
87	<i>Lecanora hagenii</i> (Ach.) Ach.	NE*	s	E
88	<i>Lecanora intumescens</i> (Rebent.) Rabenh.	NT	s	E
89	<i>Lecanora leptyroides</i> (Nyl.) Degel.	NT	s	E
90	<i>Lecanora persimilis</i> (Th. Fr.) Nyl.	LC	s	E
91	<i>Lecanora praesistens</i> Nyl.	NT	s	E
92	<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.	LC	s	E
93	<i>Lecanora strobilina</i> (Spreng.) Kieff.	NE*	s	E
94	<i>Lecanora subcarpinea</i> Szatala	NT	s	E
95	<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.	LC	s	E
96	<i>Lecanora umbrina</i> (Ach.) A. Massal.	NE*	s	E
97	<i>Lecidea</i> cf. <i>albohyalina</i> (Nyl.) Th. Fr.	NE*	s	E
98	<i>Lecidea nylanderii</i> (Anzi) Th. Fr.	LC	s	E
99	<i>Lecidella elaeochroma</i> var. <i>elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy	LC	s	E
100	<i>Lecidella flavosorediata</i> (Vezda) Hertel & Leuckert	LC	s	E
101	<i>Lepraria coriensis</i> (Hue) Sipman	NE*	s	nE
102	<i>Lepraria eburnea</i> J. R. Laundon	LC	s	E
103	<i>Lepraria elobata</i> Tønsberg	LC	s	E
104	<i>Lepraria lobificans</i> Nyl.	LC	s	E
105	<i>Lepraria membranacea</i> (Dicks.) Vain.	NE*	s	nE
106	<i>Lepraria rigidula</i> (B. de Lesd.) Tønsberg	LC	s	E
107	<i>Lepraria vouauxii</i> (Hue) R. C. Harris	LC	s	E
108	<i>Leptogium lichenoides</i> (L.) Zahlbr.	LC	l	nE
109	<i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.	NT	s	E
110	<b><i>Leptogium teretiusculum</i> (Wallr.) Arnold</b>	EN	l	E
111	<b><i>Lobaria amplissima</i> (Scop.) Forsell</b>	EN	l	E
112	<b><i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.</b>	VU	l	E
113	<i>Loxospora elatina</i> (Ach.) A. Massal.	LC	s	E
114	<i>Melanelixia glabra</i> (Schaer.) O. Blanco & al.	NT	s	E
115	<i>Melanelixia glabratula</i> (Lamy) Sandler & Arup	LC	s	E
116	<i>Melanelixia subargentifera</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	LC	s	E
117	<i>Melanelixia subaurifera</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	LC	s	E
118	<i>Melanohalea elegantula</i> (Zahlbr.) O. Blanco & al.	NT	s	E
119	<i>Melanohalea exasperata</i> (De Not.) O. Blanco & al.	NT	s	E
120	<i>Melanohalea exasperatula</i> (Nyl.) O. Blanco & al.	LC	l	E
121	<b><i>Menegazzia terebrata</i> (Hoffm.) A. Massal.</b>	VU	s	E
122	<i>Micarea prasina</i> s.lat.	LC	s	E
123	<i>Mycobilimbia epixanthoides</i> (Nyl.) Hafellner & Türk	LC	s	E
124	<i>Mycobilimbia tetramera</i> (De Not.) Hafellner & Türk	NE*	s	E
125	<b><i>Mycoblastus affinis</i> (Schaer.) T. Schauer</b>	VU	l	E
126	<i>Nephroma bellum</i> (Spreng.) Tuck.	NT	s	E
127	<i>Nephroma parile</i> (Ach.) Ach.	NT	s	E
128	<b><i>Nephroma resupinatum</i> (L.) Ach.</b>	VU	s	E
129	<b><i>Nephromopsis laureri</i> (Kremp.) Kurok.</b>	VU	s	E
130	<i>Normandina pulchella</i> (Borrer) Nyl.	LC	s	E
131	<i>Ochrolechia alboflavescens</i> (Wulfen) Zahlbr.	LC	s	E
132	<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold	LC	s	E
133	<i>Ochrolechia arborea</i> (Kreyer) Almb.	NT	s	E
134	<b><i>Ochrolechia pallescens</i> (L.) A. Massal.</b>	EN	l	E
135	<b><i>Ochrolechia szatalaensis</i> Verseghy</b>	VU	l	E
136	<i>Ochrolechia</i> cf. <i>turneri</i> (Sm.) Hasselrot	NE*	s	E



137	<i>Opegrapha rufescens</i> Pers.	LC	s	E
138	<i>Opegrapha varia</i> Pers.	NE*	s	E
139	<i>Oxneria huculia</i> S.Y. Kondr	NE*	s	E
140	<b><i>Pachyphiale fagicola</i> (Hepp) Zwackh</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
141	<b><i>Pannaria conoplea</i> (Ach.) Bory</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
142	<i>Parmelia ernstiae</i> Feuerer & A. Thell	NE*	s	E
143	<i>Parmelia saxatilis</i> (L.) Ach.	NE*	s	E
144	<i>Parmelia serrana</i> A. Crespo, M.C. Molina & D. Hawksw.	NE*	s	E
145	<i>Parmelia submontana</i> Hale	LC	s	E
146	<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	LC	s	E
147	<i>Parmeliella triptophylla</i> (Ach.) Müll. Arg.	NT	l	E
148	<i>Parmelina carporrhizans</i> (Taylor) Poelt & Vezda	NE*	s	E
149	<i>Parmelina pastillifera</i> (Harm.) Hale	NT	l	E
150	<i>Parmelina quercina</i> (Willd.) Hale	NE*	s	E
151	<i>Parmelina tiliacea</i> (Hoffm.) Hale	LC	s	E
152	<b><i>Parmotrema arnoldii</i> (Du Rietz) Hale</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
153	<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.	LC	l	nE
154	<i>Peltigera collina</i> (Ach.) Schrad.	NT	s	E
155	<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J. R. Laundon	LC	s	nE
156	<i>Peltigera elisabethae</i> Gyeln.	LC	s	nE
157	<i>Peltigera horizontalis</i> (Huds.) Baumg.	NT	s	nE
158	<i>Peltigera membranacea</i> (Ach.) Nyl.	NT	l	nE
159	<i>Peltigera polydactylon</i> (Neck.) Hoffm.	LC	l	nE
160	<i>Peltigera praetextata</i> (Sommerf.) Zopf	LC	l	nE
161	<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner	LC	s	E
162	<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.	LC	s	E
163	<b><i>Pertusaria coccodes</i> (Ach.) Nyl.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
164	<b><i>Pertusaria coronata</i> (Ach.) Th. Fr.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
165	<b><i>Pertusaria hemisphaerica</i> (Flörke) Erichsen</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
166	<i>Pertusaria leioplaca</i> DC.	LC	l	E
167	<b><i>Pertusaria multipuncta</i> (Turner) Nyl.</b>	<b>EN</b>	<b>l</b>	<b>E</b>
168	<i>Pertusaria pupillaris</i> (Nyl.) Th. Fr.	NT	s	nE
169	<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg	NT	s	E
170	<i>Phaeophyscia endophoenicea</i> (Harm.) Moberg	LC	s	E
171	<i>Phaeophyscia hirsuta</i> (Mereschk.) Essl.	NT	s	E
172	<i>Phaeophyscia orbicularis</i> (Neck.) Moberg	LC	s	E
173	<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.	LC	s	E
174	<i>Physcia adscendens</i> (Fr.) H. Olivier	LC	s	E
175	<i>Physcia aipolia</i> (Humb.) Fürnr.	LC	s	E
176	<i>Physcia caesia</i> (Hoffm.) Fürnr.	NE*	s	nE
177	<i>Physcia dubia</i> (Hoffm.) Lettau	NE*	s	nE
178	<i>Physcia stellaris</i> (L.) Nyl.	LC	s	E
179	<i>Physcia tenella</i> (Scop.) DC.	LC	s	E
180	<i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	LC	s	E
181	<i>Physconia enteroxantha</i> (Nyl.) Poelt	NT	s	E
182	<i>Physconia grisea</i> (Lam.) Poelt	NT	s	E
183	<i>Physconia perisidiosa</i> (Erichsen) Moberg	NT	s	E
184	<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James	LC	s	nE
185	<i>Placynthiella uliginosa</i> (Schrad.) Coppins & P. Jam	LC	s	nE
186	<i>Platismatia glauca</i> (L.) W. L. Culb. & C. F. Culb.	LC	s	E
187	<i>Porina aenea</i> (Wallr.) Zahlbr.	LC	s	E
188	<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf	LC	s	E
189	<i>Punctelia subrudecta</i> (Nyl.) Krog	NE*	s	E
190	<i>Ramalina calicaris</i> (L.) Fr.	NE*	s	E

191	<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.	LC	s	E
192	<b><i>Ramalina fastigiata</i> (Pers.) Ach.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
193	<i>Ramalina fraxinea</i> (L.) Ach.	NT	s	E
194	<b><i>Ramalina obtusata</i> (Arnold) Bitter</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
195	<b><i>Ramalina panizzei</i> De Not.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
196	<i>Ramalina pollinaria</i> (Westr.) Ach.	NT	s	E
197	<b><i>Ramalina roesleri</i> (Schaer.) Hue</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
198	<b><i>Ramalina thrausta</i> (Ach.) Nyl.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
199	<i>Rinodina archaea</i> (Ach.) Arnold	LC	s	nE
200	<i>Rinodina capensis</i> Hampe	NT	s	E
201	<b><i>Rinodina conradii</i> Körb.</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
202	<i>Rinodina</i> cf. <i>degeliana</i> Coppins	NE*	s	E
203	<i>Rinodina exigua</i> (Ach.) Gray	NT	s	E
204	<i>Rinodina griseosoralifera</i> Coppins	NT	s	E
205	<i>Rinodina septentrionalis</i> Malme	LC	s	E
206	<i>Rinodina sophodes</i> (Ach.) A. Massal.	NT	s	E
207	<b><i>Sclerophora pallida</i> (Pers.) Y. J. Yao &amp; Spooner</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
208	<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Stenh.) Vezda	LC	s	E
209	<i>Scoliciosporum sarothamni</i> (Vain.) Vezda	LC	s	E
210	<i>Scoliciosporum umbrinum</i> (Ach.) Arnold	LC	s	nE
211	<i>Strigula stigmatella</i> (Ach.) R. C. Harris	LC	s	E
212	<b><i>Thelenella modesta</i> (Nyl.) Nyl.</b>	<b>CR</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
213	<b><i>Trapelia corticola</i> Coppins &amp; P. James</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
214	<i>Trapeliopsis flexuosa</i> (Fr.) Coppins & P. James	LC	s	nE
215	<i>Trapeliopsis</i> cf. <i>gelatinosa</i> (Flörke) Coppins & P. Jame	NE*	s	nE
216	<i>Tuckermanopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale	LC	s	E
217	<i>Usnea barbata</i> (L.) F. H. Wigg.	NE*	s	E
218	<i>Usnea cavernosa</i> Tuck.	NT	l	E
219	<i>Usnea dasypoga</i> (Ach.) Nyl.	NT	s	E
220	<b><i>Usnea florida</i> (L.) F. H. Wigg.</b>	<b>EN</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
221	<b><i>Usnea glabrescens</i> var. <i>fulvovireagens</i> Räsänen</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
222	<b><i>Usnea intermedia</i> (A. Massal.) Jatta</b>	<b>VU</b>	<b>s</b>	<b>E</b>
223	<i>Usnea lapponica</i> Vain.	LC	s	E
224	<i>Usnea subfloridana</i> Stirt.	LC	s	E
225	<i>Usnea substerilis</i> Motyka	LC	s	E
226	<i>Violella fucata</i> (Stirt.) T. Sprib.	LC	s	E
227	<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M. J.	LC	s	E
228	<i>Xanthoria candelaria</i> (L.) Th. Fr.	LC	s	E
229	<i>Xanthoria fulva</i> (Hoffm.) Poelt & Petut.	NT	s	E
230	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	LC	s	E
231	<i>Xanthoria polycarpa</i> (Hoffm.) Rieber	LC	s	E
232	<i>Xanthoria ulophyllodes</i> Räsänen	NT	s	E

## References

- Scheidegger, C., P. Clerc, M. Dietrich, M. Frei, U. Groner, C. Keller, I. Roth, S. Stofer, and M. Vust. 2002. Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. WSL, CJB, BUWAL, Bern.
- Schnyder, N., A. Bergamini, H. Hofmann, N. Müller, C. Schubiger-Bossard, and E. Urmi. 2004. Rote Liste der gefährdeten Moose der Schweiz. BUWAL-Reihe: Vollzug Umwelt. BUWAL, FUB & NISM.

**Table S3.** Initial predictor set considered as fixed effects for the GLMM analyses.

Predictor	Description	Transformation
Tree characteristics		
<b>DBH</b>	Tree diameter at breast height (1.3 m above ground)	
<b>Tree height</b>	Vertical height of the tree	
<b>Crown volume</b>	Volume of the crown	
<b>Phenological age</b>	Three-level factor: 1 young, 2 mature, 3 ancient	
<b>Sampled area per tree</b>	Sum of the area of the 13 plots	
Environmental variables		
<b>Altitude</b>	Altitude above sea level	
<b>Precipitation</b>	Mean annual precipitation, derived from a 100 m grid interpolated with the algorithm following Zimmermann and Roberts (2001) from the 1950-2000 means of the WorldClim data (Hijmans et al. 2005)	
<b>Distance to river</b>	Minimum Euclidian distance to nearest river	Natural logarithm
<b>Radiation</b>	Annual global potential shortwave radiation (algorithm following Kumar et al. 1997)	
Connectivity measures		
<b>Minimum distance</b>	Projected Euclidian distance (derived from orthophotos) to the nearest sycamore maple tree with DBH $\geq 36$ cm	
<b>No.trees50m</b>	Number of neighbouring trees within a radius of 200 m	Square root
<b>Pot.habitat50m</b>	Potential habitat amount within a radius of 50 m: $\sum \text{DBH}_i^{0.6}$ of trees with DBH $\geq 36$ cm within a radius of 50 m (sensu Moilanen and Nieminen 2002; they used $\sum \text{Area}_i^{0.3}$ ; we used 0.6 instead of 0.3 as the exponent because DBH is linear)	Square root
<b>No.trees200m</b>	Number of neighbouring trees within a radius of 200 m	Square root
<b>Si1</b>	Connectivity index sensu Hanski (1999) with modifications according to Löbel et al. (2009) with $\alpha$ set to 1 and $\gamma$ to 0.3 (Moilanen and Nieminen 2002) for trees with DBH $\geq 36$ cm within a radius of 50 m of the focal tree.	
<b>Si2</b>	Connectivity index sensu Hanski (1999) with modifications according to Löbel et al. (2009) with $\alpha$ set to 1 and $\gamma$ to 0.3 (Moilanen and Nieminen 2002) trees within a radius of 200 m and DBH set to 1.	

## References

- Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulation in dynamic landscapes.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965–1978.
- Kumar, L., A. K. Skidmore, and E. Knowles. 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. *International Journal of Geographical Information Science* 11:475–497.
- Löbel, S., T. Snäll, and H. Rydin. 2009. Mating system, reproduction mode and diaspora size affect metacommunity diversity. *Journal of Ecology* 97:176–185.

## CHAPTER 2

Moilanen, A., and M. Nieminen. 2002. Simple connectivity measure in spatial ecology. *Ecology* 83:1131–1145.

Zimmermann, N. E., and D. W. Roberts. 2001. Final report of the MLP climate and biophysical mapping project. [https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp\\_report.pdf](https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp_report.pdf).

**Table S4.** Correlation table (Spearman's rho) for the initial predictor set considered for the GLMM analyses. In bold:  $|\text{Spearman's rho}| > 0.7$ . Height: tree height, DBH: diameter at breast height, CrVol: crown volume, Area: sampled area, PhAge: phenological age (ordinal scale), Alt: altitude, DistRiv: distance to nearest river, Rad: radiation, Prec: precipitation, MinDist: distance to nearest tree, NoTr50: number of trees within a radius of 50 m (square root transformed), NoTr200: number of trees within a radius of 200 m (square root transformed), PotHab50: potential habitat amount within a radius of 50 m, Si1: modified connectivity index sensu Hanski (1999) for trees within a radius of 50 m, Si2: modified connectivity index sensu Hanski (1999) for trees within a radius of 200 m.

	Height	DBH	CrVol	Area	PhAge	Alt	DistRiv	Rad	Prec	MinDist	NoTr50	NoTr200	PotHab50	Si1
Height														
DBH	0.33													
CrVol	<b>0.74</b>	0.55												
Area	0.38	<b>0.85</b>	0.62											
PhAge	0.35	0.66	0.33	0.60										
Alt	0.04	0.31	0.40	0.41	0.10									
DistRiv	-0.12	-0.05	-0.20	-0.08	0.08	-0.28								
Rad	0.09	0.02	0.17	0.09	-0.08	0.22	-0.16							
Prec	0.02	0.13	0.28	0.23	-0.06	<b>0.76</b>	-0.32	0.29						
MinDist	-0.10	0.31	0.06	0.35	0.11	0.24	-0.09	-0.03	0.18					
NoTr50	0.19	-0.27	0.00	-0.30	-0.07	-0.18	0.11	0.04	-0.20	<b>-0.74</b>				
NoTr200	0.21	-0.19	0.11	-0.24	-0.01	-0.12	0.18	0.11	-0.23	-0.47	0.69			
PotHab50	0.24	-0.21	0.05	-0.24	-0.02	-0.16	0.10	0.06	-0.20	<b>-0.74</b>	<b>0.99</b>	0.69		
Si1	0.19	-0.23	-0.02	-0.28	-0.02	-0.21	0.07	0.04	-0.22	<b>-0.93</b>	<b>0.87</b>	0.58	<b>0.88</b>	
Si2	0.14	-0.33	-0.05	-0.37	-0.12	-0.22	0.10	0.07	-0.20	<b>-0.93</b>	<b>0.89</b>	0.66	<b>0.88</b>	<b>0.96</b>

## References

Hanski, I. 1999. Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulation in dynamic landscapes.

**Table S5.** Results of the GLMM analyses determining effects on the species richness of epiphytic bryophytes and lichens. Random terms of the models are given. For fixed effects (tree characteristics, environmental variables and connectivity measures) standardized coefficient estimates, relative variable importance (RVI), unconditional standard error (SE), z-value, *p*-value and 95% confidence intervals (CI) after conditional model averaging are shown. Ad.trees: additional trees; ol: observational level; M: number of models in the candidate model set ( $\Delta$  AICc < 2) considered for averaging estimates; K: number of predictors in the candidate model set; DBH: diameter at breast height; Phen.age: phenological age (1 = young trees, 2 = mature trees, 3 = ancient trees; the first level of the factor was used as the baseline for effects of phenological age); Pot.habitat50m: potential habitat amount within radius of 50 m; No.trees200m: number of trees within radius of 200 m. #  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

<b>Bryophytes</b>											
Species group	Random term	M	K	Fixed effect	RVI	Estimate	SE	z-value	<i>p</i>	2.5% CI	97.5% CI
<b>All species</b>	(1 Site/Ad.trees)	4	5	Crown volume	0.81	0.096	0.048	1.984	0.047 *	0.001	0.191
				Altitude	0.72	0.116	0.067	1.712	0.087 #	-0.017	0.250
				Phen.age2	1.00	0.199	0.062	3.164	0.002 **	0.076	0.321
				Phen.age3		0.280	0.088	3.146	0.002 **	0.105	0.454
				Radiation	1.00	-0.103	0.045	2.253	0.024 *	-0.192	-0.013
				Distance to river	0.17	-0.052	0.054	0.943	0.346	-0.159	0.056
<b>Red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	12	5	DBH	0.37	0.245	0.178	1.353	0.176	-0.110	0.599
				Distance to river	0.82	0.430	0.213	1.993	0.046 *	0.007	0.853
				No.trees200m	0.29	-0.241	0.200	1.186	0.236	-0.639	0.157
				Pot.habitat50m	0.28	-0.233	0.202	1.141	0.254	-0.634	0.167
				Crown volume	0.15	0.134	0.193	0.684	0.494	-0.250	0.519
<b>Not red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	7	6	Crown volume	0.74	0.090	0.049	1.815	0.069 #	-0.007	0.187
				Phen.age2	1.00	0.218	0.064	3.360	0.001 ***	0.091	0.345
				Phen.age3		0.306	0.091	3.326	0.001 ***	0.126	0.486
				Radiation	1.00	-0.113	0.046	2.414	0.016 *	-0.205	-0.021
				Altitude	0.41	0.094	0.068	1.368	0.171	-0.041	0.230
				Distance to river	0.23	-0.061	0.055	1.097	0.273	-0.170	0.048
				No.trees200m	0.09	-0.044	0.065	0.669	0.504	-0.174	0.085
<b>Small diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	5	4	Crown volume	1.00	0.145	0.061	2.356	0.019 *	0.024	0.265
				No.trees200m	0.60	-0.119	0.073	1.602	0.109	-0.265	0.027
				DBH	0.30	0.062	0.063	0.964	0.335	-0.064	0.188
				Radiation	0.12	-0.032	0.055	0.580	0.562	-0.142	0.077
<b>Large diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	4	5	Phen.age2	1.00	0.454	0.108	4.127	0.000 ***	0.238	0.669
				Phen.age3		0.622	0.137	4.473	0.000 ***	0.350	0.895
				Radiation	1.00	-0.197	0.072	2.711	0.007 **	-0.339	-0.055
				Altitude	0.24	0.124	0.106	1.145	0.252	-0.088	0.335
				Distance to river	0.21	-0.090	0.085	1.048	0.295	-0.260	0.079
				Crown volume	0.16	0.057	0.076	0.737	0.461	-0.094	0.208
<b>Non-epiphytes</b>	(1 Site/Ad.trees) + (1 ol)	7	5	Altitude	0.46	0.276	0.180	1.515	0.130	-0.081	0.634
				Phen.age2	1.00	0.520	0.168	3.059	0.002 **	0.187	0.854
				Phen.age3		0.809	0.221	3.605	0.000 ***	0.369	1.248
				Radiation	0.77	-0.232	0.120	1.910	0.056 #	-0.470	0.006
				Distance to river	0.20	-0.124	0.139	0.876	0.381	-0.400	0.153
				Pot.habitat50m	0.10	-0.143	0.147	0.959	0.338	-0.436	0.150
<b>Epiphytes</b>	(1 Site/Ad.trees)	6	5	Altitude	0.86	-0.154	0.072	2.114	0.035 *	-0.298	-0.011
				DBH	0.20	0.073	0.055	1.303	0.193	-0.037	0.184
				Crown volume	0.19	0.073	0.057	1.269	0.205	-0.040	0.186
				No.trees200m	0.11	-0.048	0.063	0.749	0.454	-0.173	0.077
				Distance to river	0.10	0.038	0.062	0.610	0.542	-0.085	0.162
<b>- Red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	8	6	Distance to river	0.83	0.448	0.201	2.199	0.028 *	0.049	0.848
				No.trees200m	0.18	-0.254	0.177	1.416	0.157	-0.606	0.098
				Pot.habitat50m	0.13	-0.212	0.173	1.203	0.229	-0.556	0.133
				DBH	0.22	0.219	0.174	1.245	0.213	-0.126	0.565
				Crown volume	0.09	0.145	0.188	0.760	0.447	-0.229	0.520
				Altitude	0.08	0.128	0.227	0.555	0.579	-0.324	0.580
<b>- Not red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	4	4	Altitude	1.00	-0.185	0.065	2.794	0.005 **	-0.314	-0.055

			Crown volume	0.24	0.067	0.059	1.125	0.261	-0.050	0.184
			DBH	0.21	0.058	0.058	0.991	0.322	-0.057	0.174
			No.trees200m	0.16	-0.044	0.060	0.713	0.476	-0.164	0.076
<b>- Small diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	4 3								
			Altitude	0.27	-0.119	0.090	1.312	0.189	-0.298	0.059
			Distance to river	0.20	0.076	0.079	0.953	0.340	-0.080	0.232
			Crown volume	0.15	0.043	0.072	0.589	0.556	-0.101	0.187
<b>- Large diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	11 7								
			DBH	0.37	0.151	0.090	1.657	0.098 #	-0.028	0.329
			Altitude	1.00	-0.226	0.095	2.335	0.020 *	-0.415	-0.036
			Phen.age2	0.35	0.268	0.131	2.011	0.044 *	0.007	0.529
			Phen.age3		0.317	0.172	1.821	0.069 #	-0.024	0.659
			Crown volume	0.09	0.120	0.091	1.302	0.193	-0.061	0.300
			No.trees200m	0.21	-0.090	0.092	0.963	0.336	-0.272	0.093
			Radiation	0.14	0.086	0.089	0.945	0.344	-0.092	0.263
			Distance to river	0.14	-0.085	0.092	0.909	0.363	-0.269	0.098
<b>Lichens</b>										
<b>Species group</b>	<b>Random term</b>	<b>M K</b>	<b>Fixed effect</b>	<b>RVI</b>	<b>Estimate</b>	<b>SE</b>	<b>z-value</b>	<b>p</b>	<b>2.5% CI</b>	<b>97.5% CI</b>
<b>All species</b>	(1 Site/Ad.trees)	11 6								
			No.trees200m	1.00	0.141	0.039	3.539	0.000 ***	0.063	0.219
			DBH	0.41	-0.054	0.037	1.449	0.147	-0.127	0.019
			Altitude	0.52	0.089	0.043	2.020	0.043 *	0.003	0.175
			Crown volume	0.31	-0.043	0.038	1.123	0.262	-0.118	0.032
			Distance to river	0.20	-0.039	0.040	0.962	0.336	-0.120	0.041
			Radiation	0.06	-0.026	0.033	0.769	0.442	-0.091	0.040
<b>Red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	5 6								
			DBH	1.00	-0.760	0.213	3.517	0.000 ***	-1.183	-0.336
			Phen.age2	1.00	0.377	0.222	1.673	0.094 #	-0.065	0.818
			Phen.age3		1.054	0.346	3.005	0.003 **	0.366	1.742
			No.trees200m	1.00	0.438	0.174	2.487	0.013 *	0.093	0.783
			Pot.habitat50m	0.40	-0.281	0.194	1.425	0.154	-0.666	0.105
			Altitude	0.26	-0.120	0.138	0.859	0.391	-0.395	0.154
			Radiation	0.13	-0.100	0.138	0.719	0.472	-0.374	0.173
<b>Not red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	8 7								
			Altitude	0.78	0.104	0.037	2.758	0.006 **	0.030	0.177
			No.trees200m	1.00	0.113	0.039	2.891	0.004 **	0.036	0.189
			DBH	0.17	-0.049	0.035	1.384	0.166	-0.119	0.020
			Crown volume	0.15	-0.046	0.035	1.287	0.198	-0.116	0.024
			Pot.habitat50m	0.09	0.041	0.047	0.854	0.393	-0.053	0.136
			Distance to river	0.17	-0.036	0.040	0.872	0.383	-0.116	0.045
			Radiation	0.08	-0.020	0.034	0.575	0.566	-0.086	0.047
<b>Small diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	5 5								
			DBH	0.65	-0.074	0.041	1.776	0.076 #	-0.155	0.008
			Distance to river	0.79	-0.076	0.041	1.850	0.064 #	-0.158	0.005
			No.trees200m	1.00	0.108	0.045	2.363	0.018 *	0.018	0.198
			Crown volume	0.36	-0.058	0.044	1.321	0.187	-0.145	0.028
<b>Large diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	2 5								
			Altitude	1.00	0.394	0.088	4.414	0.000 ***	0.219	0.569
			Distance to river	1.00	0.234	0.095	2.411	0.016 *	0.044	0.423
			Phen.age2	1.00	0.370	0.144	2.538	0.011 *	0.084	0.656
			Phen.age3		0.540	0.198	2.693	0.007 **	0.147	0.933
			No.trees200m	1.00	0.271	0.088	3.038	0.002 **	0.096	0.446
			DBH	0.35	-0.132	0.118	1.103	0.270	-0.366	0.103
<b>Non-epiphytes</b>	(1 Site/Ad.trees)	12 7								
			DBH	0.74	0.334	0.137	2.398	0.017 *	0.061	0.606
			Altitude	0.95	0.383	0.150	2.522	0.012 *	0.085	0.680
			Distance to river	0.71	0.287	0.143	1.977	0.048 *	0.002	0.572
			Phen.age2	0.33	0.462	0.203	2.247	0.025 *	0.059	0.865
			Phen.age3		0.604	0.268	2.222	0.026 *	0.071	1.136
			Radiation	0.23	-0.152	0.120	1.254	0.210	-0.390	0.086
			Crown volume	0.16	-0.170	0.140	1.195	0.232	-0.448	0.109
			No.trees200m	0.13	0.169	0.156	1.069	0.285	-0.141	0.480
<b>Epiphytes</b>	(1 Site/Ad.trees)	4 4								
			DBH	1.00	-0.086	0.038	2.254	0.024 *	-0.161	-0.011
			Altitude	0.49	0.081	0.035	2.260	0.024 *	0.011	0.152
			No.trees200m	1.00	0.137	0.040	3.413	0.001 ***	0.058	0.216
			Distance to river	0.39	-0.046	0.039	1.170	0.242	-0.124	0.031
<b>- Red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	5 6								
			DBH	1.00	-0.760	0.213	3.517	0.000 ***	-1.183	-0.336

CHAPTER 2

	Phen.age2	1.00	0.377	0.222	1.673	0.094 #	-0.065	0.818
	Phen.age3		1.054	0.346	3.005	0.003 **	0.366	1.742
	No.trees200m	1.00	0.438	0.174	2.487	0.013 *	0.093	0.783
	Pot.habitat50m	0.40	-0.281	0.194	1.425	0.154	-0.666	0.105
	Altitude	0.26	-0.120	0.138	0.859	0.391	-0.395	0.154
	Radiation	0.13	-0.100	0.138	0.719	0.472	-0.374	0.173
<b>- Not red-listed</b>	(1 Site/Ad.trees)	8	5					
	DBH	0.81	-0.076	0.039	1.951	0.051 #	-0.153	0.000
	Altitude	0.55	0.099	0.037	2.661	0.008 **	0.026	0.172
	No.trees200m	0.91	0.113	0.044	2.527	0.012 *	0.025	0.201
	Distance to river	0.34	-0.052	0.041	1.264	0.206	-0.133	0.029
	Pot.habitat50m	0.18	0.065	0.052	1.235	0.217	-0.038	0.169
<b>- Small diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	2	3					
	DBH	1.00	-0.090	0.038	2.298	0.022 *	-0.166	-0.013
	Distance to river	0.65	-0.077	0.041	1.870	0.062 #	-0.158	0.004
	No.trees200m	1.00	0.112	0.045	2.430	0.015 *	0.022	0.202
<b>- Large diaspores</b>	(1 Site/Ad.trees)	6	5					
	Altitude	1.00	0.314	0.102	3.026	0.002 **	0.111	0.518
	Distance to river	0.51	0.169	0.108	1.540	0.123	-0.046	0.384
	No.trees200m	1.00	0.346	0.102	3.354	0.001 ***	0.144	0.548
	DBH	0.31	-0.245	0.140	1.727	0.084 #	-0.524	0.033
	Phen.age2	0.52	0.296	0.172	1.704	0.088 #	-0.044	0.636
	Phen.age3		0.479	0.268	1.769	0.077 #	-0.052	1.009



**Table S6.** Results of the GLMM analyses. Random term of the model and for fixed effects standardized coefficient estimates, relative variable importance (RVI), unconditional standard error (SE), z-value, p-value and 95 % confidence intervals (CI) after conditional model averaging are shown for the effects of tree characteristics, environmental variables and connectivity measures on the occurrence of the three focal species *Tayloria rudolphiana*, *Lobaria pulmonaria* and *Orthotrichum rogeri*. Ad.trees additional trees; ol observational level; M number of models in the candidate model set ( $\Delta$  AICc <2) considered for averaging estimates; K number of predictors in the candidate model set; DBH diameter at breast height; Phen.age phenological age, 2 mature trees, 3 ancient trees (baseline = young trees); Pot.habitat50m potential habitat amount within radius of 50 m, No.trees200m number of trees within radius of 200 m; #  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

Species	Random term	M	K	Fixed effect	RVI	Estimate	SE	z-value	p	2.5% CI	97.5% CI
<b><i>T. rudolphiana</i></b>	(1 Site)	5	7	Altitude	1.00	2.901	1.356	2.109	0.035 *	0.205	5.596
				Phen.age2	0.64	19.216	4436.5	0.004	0.997	-8806.5	8844.9
				Phen.age3		20.805	4436.5	0.005	0.996	-8804.9	8846.5
				Pot.habitat50m	1.00	2.406	1.135	2.091	0.037 *	0.151	4.661
				Radiation	1.00	-2.134	1.205	1.745	0.081 #	-4.531	0.263
				DBH	0.55	2.185	1.234	1.750	0.080 #	-0.262	4.632
				Crown volume	0.15	0.986	0.927	1.048	0.295	-0.857	2.829
				Distance to river	0.12	-1.212	1.268	0.942	0.346	-3.733	1.309
<b><i>O. rogeri</i></b>	(1 Site/Ad.trees)	9	7	Distance to river	0.69	1.509	0.843	1.765	0.078 #	-0.167	3.185
				Phen.age2	1.00	-2.719	1.009	2.659	0.008 **	-4.722	-0.715
				Phen.age3		-2.791	1.482	1.861	0.063 #	-5.730	0.149
				Crown volume	0.33	1.160	0.807	1.417	0.156	-0.444	2.765
				DBH	0.21	1.226	0.957	1.263	0.207	-0.677	3.130
				Radiation	0.37	0.920	0.705	1.287	0.198	-0.482	2.322
<b><i>L. pulmonaria</i></b>	(1 Site/Ad.trees)	4	5	DBH	1.00	-3.545	1.269	2.754	0.006 **	-6.068	-1.022
				Crown volume	1.00	2.467	1.069	2.273	0.023 *	0.340	4.594
				Phen.age2	1.00	21.404	530.8	0.040	0.968	-1034.3	1077.1
				Phen.age3		21.721	530.8	0.040	0.968	-1034.0	1077.5
				Distance to river	0.21	0.853	0.874	0.962	0.336	-0.884	2.591
				No.trees200m	0.20	0.921	1.025	0.885	0.376	-1.117	2.959
				Radiation	0.17	-0.612	0.826	0.730	0.465	-2.254	1.031



# Chapter 3

## **Solitary trees increase the diversity of vascular plants and bryophytes on pastures**

Thomas Kiebacher, Christoph Scheidegger & Ariel Bergamini

*Submitted manuscript: Agriculture, Ecosystems and Environment*



## Solitary trees increase the diversity of vascular plants and bryophytes in pastures

Thomas Kiebacher<sup>1\*</sup>, Christoph Scheidegger<sup>1</sup> & Ariel Bergamini<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

\* Corresponding author: thomas.kiebacher@wsl.ch.; phone: +41 447 39 2566; fax: +41 44 7392 215

### Abstract

Wooded pastures are semi-natural ecosystems that are often considered biodiversity hotspots and are valuable for nature conservation. Ongoing land-use changes, such as management intensification, threaten these ecosystems. Several studies have assessed the effect of tree density and cover on plant species richness, but the individual effects of single trees have not been addressed previously. We studied the effects of single sycamore maple trees (*Acer pseudoplatanus*) in sycamore maple wooded meadows on vascular plant and ground bryophyte species richness at six sites in the northern European Alps. In total, we found 346 vascular plant species and 264 bryophyte species. Alpha- and beta-diversity were positively influenced by the trees and positively related to tree size- and tree age-related variables. The positive effect of the trees on the species richness of epigeic bryophytes was reduced at high levels of management intensity, possibly due to severe disturbance by cattle trampling under the trees. However, our data showed that the diversity of the ground vegetation increased when trees were present, even in intensively managed pastures. Our findings highlight the high species richness present in sycamore maple wooded pastures at different spatial scales. Trees in wooded pastures are keystone structures for biodiversity because they enable high species richness at small spatial scales. Conservation policies should particularly emphasize the retention and conservation of large and old trees in such ecosystems.

**Keywords** *Acer pseudoplatanus* · alpha-diversity · beta-diversity · keystone structure · species richness · wooded pastures

## Introduction

Wooded pastures are traditionally managed, low-productivity, semi-natural ecosystems that are valuable for nature conservation (Beaufoy, 1998; Bugalho et al., 2011; Council of the European Commission, 1992; Harding and Rose, 1986; Hartel and Plieninger, 2014; Oldén et al., 2016; Sammul et al., 2008). They are characterized by regular disturbances by browsing animals and high structural heterogeneity, both of which leads to large variations in microclimate and high habitat diversity at small spatial scales (Bergmeier et al., 2010; Buttler et al., 2009; Hartel et al., 2013; Lindborg et al., 2008; Luick, 2009; Manning et al., 2006; Oldén et al., 2016).

Due to this high habitat diversity, species diversity is also high in wooded pastures, and these areas comprise some of the most species-rich ecosystems in Europe (Beaufoy, 1998; Kull and Zobel, 1991; Sammul et al., 2008). The scattered trees are keystone structures for biodiversity (Lindenmayer et al., 2014; Manning et al., 2006; Stagoll et al., 2012). They host a high species richness of epiphytic bryophytes and lichens, insects, birds and bats (Bergmeier et al., 2010; Harding and Rose, 1986; Kiebacher et al., 2016; Luick, 2009; Söderström et al., 2001; Stagoll et al., 2012). Furthermore, the trees also have a positive effect on the diversity of the ground vegetation (Manning et al., 2006). Plant species richness is especially high in wooded pastures (Babai and Molnár, 2014; Bugalho et al., 2011; Gallandat et al., 1995; Garbarino and Bergmeier, 2014; Hartel et al., 2013; Lindborg et al., 2008; Luick, 2009; Oldén et al., 2016), and much of this species richness depends on old trees with a broad canopy (Bergmeier et al., 2010; Zechmeister et al., 2003).

Despite the great value of wooded pastures for nature conservation, large areas of these ecosystems have been lost throughout Europe in the last decades (Buttler et al., 2009; Hartel et al., 2013; Ingerpuu et al., 1998; Luick, 2009; Sammul et al., 2008). The major threats are abandonment, forestation, and management intensification (Beaufoy, 1998; Bergmeier et al., 2010; Chételat et al., 2013; Harding and Rose, 1986; Hartel et al., 2013). These processes usually result in a negative effect on species richness (Beaufoy, 1998; Fontana et al., 2014; Ingerpuu et al., 1998; Kull and Zobel, 1991; Nascimbene et al., 2014).

The effects of tree density or tree cover on vascular plant species richness of the ground vegetation in pastures and meadows has been studied intensively at the stand level (Aavik et al., 2008; Gavazov et al., 2014; Gillet et al., 1999; Sagar et al., 2008). Generally, plant species richness has been found to be highest at intermediate tree densities (Aavik et al., 2008; Gillet et al., 1999; Sagar et al., 2008; but see Gavazov et al., 2014). However, little is known about the effect of single trees on local species richness and how this effect is related to tree characteristics and environmental site conditions. Besides vascular plants and epiphytic bryophytes, ground bryophytes constitute a considerable part of the plant species richness in pastures (Kiebacher, 2013; Zechmeister et al., 2003). However, ground bryophytes in wooded pastures have rarely been considered (Takala et al., 2014). Further, it has been suggested that ground bryophytes in wooded pastures respond differently to management

intensification than vascular plants. E.g. in contrast to vascular plants, bryophyte cover is expected to decrease and bryophyte species richness is expected to increase at higher levels of fertilization (Ingerpuu et al., 1998).

In this study we focused on sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) wooded pastures, a traditional land management system in the northern European Alps. Following the definition of Bergmeier et al. (2010), these pastures belong to the montane nemoral old-growth wood pastures. Many of the trees on these pastures are old and host an exceptionally rich bryophyte and lichen cover (Kiebacher et al., 2016).

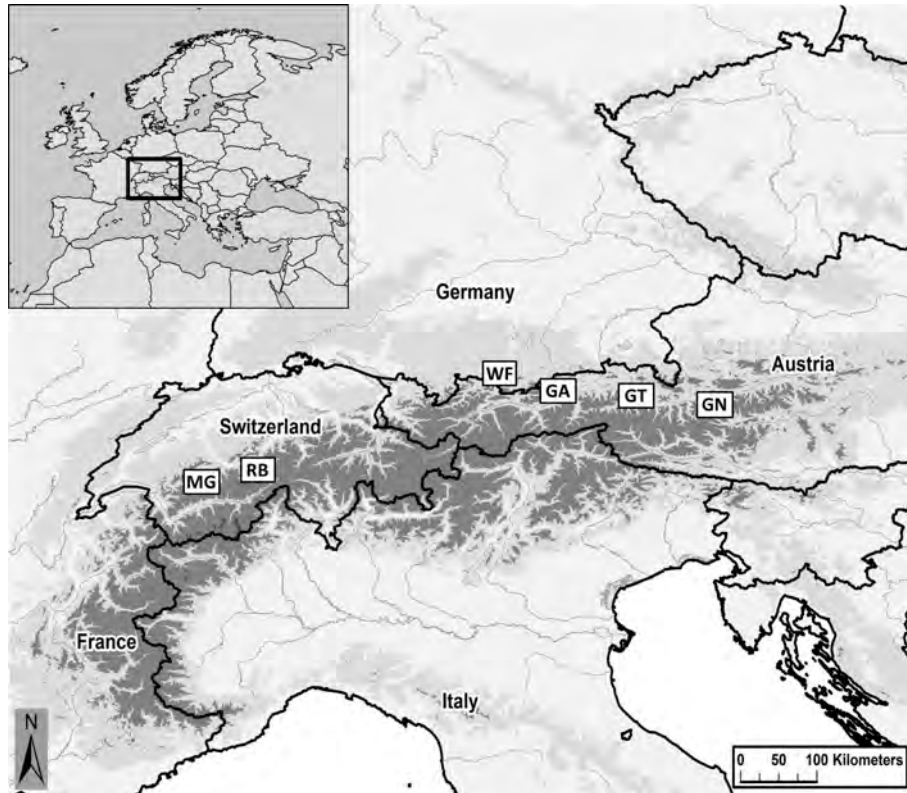
We were particularly interested in effects of single trees on the ground vegetation, which has never been studied simultaneously for bryophytes and vascular plants. To study effects of single trees on the ground vegetation, we considered cover and a set of diversity measures for both bryophytes and vascular plants: alpha-diversity, the proportion of unique species within plots, Sørensen dissimilarity and the nestedness and turnover component of Sørensen dissimilarity according to Baselga (2010). The nestedness component is the dissimilarity caused by differences in species numbers and the turnover component is the dissimilarity caused by species replacement, i.e. real species turnover, which is homologous to the Simpson dissimilarity (Simpson, 1943).

We asked the following questions: 1) How do single trees affect species richness and cover of vascular plants and bryophytes (including a number of taxonomical functional groups)? 2) What is the effect of the trees on the proportion of unique species and beta-diversity? 3) How are the effects of the trees related to management intensity, tree characteristics and environmental conditions?

## Methods

### Study sites

Six study sites were selected along the east-west axis of the European Alps. Two sites are located in Switzerland, one in Germany and three in Austria (Fig. 1, Table A1). All sites are characterized by a temperate mountain climate, with high precipitation (Baumgartner et al., 1983) ranging between 957 and 1563 mm per year (interpolated with the algorithm of Zimmermann and Roberts (2001) from the 1950-2000 means of the WorldClim data (Hijmans et al., 2005)). Each site is comprised of one valley with abundant sycamore maple wooded pastures. All sites are grazed by cattle during the summer season. Grazing pressure is low in unfavourable and remote areas and becomes more intensive in more accessible areas, with up to one livestock unit per ha at the most intensively used areas of the sites. Further information about the study sites is given in Kiebacher et al. (2016).



**Fig. 1.** Location of the six study sites in the northern Alps. RB Reichenbachtal (Bern, CHE), MG Meniggrund (Bern, CHE), GA Grosser Ahornboden (Tyrol, AUT), WF Wanker Fleck (Bavaria, DEU), GN Gnadenalm (Salzburg, AUT), GT Glemmtal (Salzburg, AUT). USGS EROS Data Center; ESRI: ArcWorld Supplement and Data Solutions, B.V.

### Tree selection

The effect of trees on the ground vegetation was assessed for a total of 48 trees (always *Acer pseudoplatanus*). The trees formed a subset of a total of 80 trees that were sampled for a study on epiphytes (Kiebacher et al., 2016). These 80 trees were selected following a stratified random strategy, which was chosen in order to select trees subjected to different ecological conditions (stratification factors radiation, humidity and connectivity with two levels each; see Kiebacher et al., 2016). At each site, two trees were randomly selected from the total of the eight factor combinations (three factors with two levels each), leading to a total of 16 trees per site. At the sites Grosser Ahornboden (GA), Wanker Fleck (WF), Gnadenalm (GN) and Glemmtal (GT), only 12 trees were selected because not all factor combinations were present. For the assessment of the ground vegetation, we randomly selected one of the two trees selected per factor combination, except at the site Reichenbachtal (RB) where all 16 trees were considered (Table A1 in the online Appendix).

### Sampling

To assess the effect of trees on species richness, composition and cover of the ground vegetation, we established a 'triple-paired' sampling design. Three plots were established



(called 'triplets' further on) for each of the 48 trees: one ring-shaped plot was placed under the tree (tree-plot) and two circular plots were placed nearby the tree in the open pasture (pasture-plots). Each plot had an area of 30 m<sup>2</sup>. This sampling strategy allowed us to compare alpha- and beta-diversity patterns (Whittaker, 1960) between tree- and pasture-plots and among pasture-plots. The locations of the two pasture-plots of each triplet were not randomly chosen but were placed within the same management unit. In addition, the topographic, edaphic and environmental conditions (aspect, slope, relief heterogeneity, amount of rock and dead wood) of the pasture-plots were as similar as possible to the conditions in the tree-plot, except for conditions altered by direct or indirect effects of the tree itself (e.g. higher humidity due to shading or increased disturbance due to greater cattle activity). The minimum edge-to-edge distance between all the plots was 10 m, and the two pasture-plots were placed at least 10 m away from the projected edge of the tree crown but not further away than 50 m from the tree stem. If possible, the two pasture-plots were placed along the slope on opposing sides of the tree.

To ensure that the differences between pasture- and tree-plots were caused (directly or indirectly) by the trees and not by some other factor, we measured a range of environmental variables for both plot types. For each plot, we measured aspect, slope and relief heterogeneity and we estimated the relative cover of two microhabitat parameters known to be important for bryophytes (e.g. Goffinet and Shaw, 2009): rock cover (rock fragments > 20 cm in diameter; see Blume et al., 2009) and dead wood cover (wood in a state of decay with a minimum thickness of 7 cm; see Kaufmann et al., 2005; Oehmichen, 2007). Relief heterogeneity was measured using a four-point ordinal scale (1 = soil surface flat or almost flat, 2 = slightly rugged surface, elevational differences < 25 cm; 3 = rugged surface, elevational differences up to 50 cm; 4 = highly rugged surface, some elevational differences > 50 cm). We used exact Wilcoxon-Pratt signed-rank tests (Pratt, 1959) implemented in the R-package "coin" (Hothorn et al., 2008, 2006) to test for effects of pasture- and tree-plots on these variables. Dead wood cover was the only variable for which a significant ( $p < 0.05$ ) difference was detected. However, dead wood occurred in only 18 of the tree-plots and in only 10 of the pasture-plots, with a mean cover of 0.48 % in tree-plots and 0.09 % in pasture-plots. It is thus unlikely that these small differences in the amount of dead wood affected our results.

We estimated the cover of the total ground vegetation, all vascular plants, all bryophytes and the following taxonomical-functional subgroups: graminoids (Poaceae, Cyperaceae and Juncaceae), herbs (all non-graminoid vascular species), mosses, acrocarpous mosses, pleurocarpous mosses and liverworts. We further estimated the cover of bare ground. For each plot, we recorded all vascular plant species and bryophyte species growing on soil, rock and dead wood. Epiphytic bryophytes fallen from the tree and not established in the ground vegetation were not recorded because they are not part of the ground vegetation. Bryophyte species that could not be identified in the field were collected and examined in the lab. Field work was carried out between June and September of 2012 and 2013.

The nomenclature for vascular plants followed Lauber and Wagner (2012). The nomenclature for bryophytes followed Hill et al. (2006) and Söderström et al. (2002, 2007). Bryophyte species belonging to taxonomically difficult species groups were treated as aggregates (see Table A2). Bryophyte species were classified into epigeic, non-epigeic, epilithic, epiphytic and epixylic species according to their prevalent habitat preference in the study region. Non-epigeic species included epilithic, epiphytic and epixylic species. Classifications were based on Frahm and Frey (1992), Nebel and Philippi (2000, 2001, 2005), and Ignatova and Ignatov (2011), as well as on our field experience from the study region.

### Analyses

All statistical analyses were run with R version 3.2.3 (R Core Team, 2015). We tested for differences between pasture- and tree-plots in the following variables: cover of vascular plants, bryophytes and their various taxonomic subgroups; cover ratio of vascular plants/bryophytes, graminoids/herbs, liverworts/mosses and acrocarpous/pleurocarpous mosses; cover of bare ground; mean indicator values of vascular plants for temperature, light, humidity, reaction, nutrients, mowing tolerance (MT) according to Landolt (2010); and a range of different diversity measures for vascular plants and bryophytes and their subgroups. For all of these variables, we used exact Wilcoxon-Pratt signed-rank tests (Pratt, 1959) implemented in the R-package "coin" (Hothorn et al., 2008, 2006). We considered species richness within plots; the proportion of unique species per plot (number of species found in only one of the plots of a triplet / total number of species in the triplet); and beta-diversity measured as Sørensen dissimilarity (Koleff et al., 2003; Sørensen, 1948), split into a turnover component (Simpson dissimilarity; Lennon et al., 2001; Simpson, 1943) and a nestedness component (Baselga, 2010). The latter three indices were calculated using the "betapart" package in R (Baselga et al., 2015). For comparisons of the various cover and species richness measures between tree-plots and pasture-plots, we used average values for the two pasture-plots. For the analyses of beta-diversity and its nestedness and turnover components, we compared each pasture-plot to the tree-plot of each triplet and averaged the values obtained.

To assess if the contribution of trees to the diversity of the pastures was related to management intensity of the pastures, we modelled the proportion of unique species in tree-plots and the Sørensen dissimilarity among tree- and pasture-plots as a function of management intensity and a set of covariates of tree characteristics and environmental variables. Management intensity was quantified using two relevant indicator values of vascular plants: the mean values for nutrients and mowing tolerance (Landolt, 2010; Strebel and Bühler, 2015). The indicator value for mowing tolerance (MT) combines plant tolerance of damage from mowing with tolerance of damage from grazing and trampling (Landolt, 2010). Mowing tolerance is classified on an ordinal scale, with values ranging from one to five. Species that usually do not occur in meadows and which are generally intolerant of mowing or grazing are classified as ' - ' (Landolt, 2010). We included these last species in our analyses and assigned them a value of zero for MT. The mean indicator values for nutrients

and MT were highly correlated (Spearman's  $\rho > 0.7$ ), and we thus only considered MT in final analyses. We aimed to assess the effect of the management intensity of each management unit as a whole and therefore used the average MT of the two pasture-plots. We excluded the tree-plot because cattle activity is often increased near trees because trees are used as shelter by the grazing animals (Kohler et al., 2006; Popp and Scheibe, 2013; personal observation). Hence, tree-plots are not representative of the management intensity of the management unit as a whole. As covariates, we considered diameter at breast height (DBH) and projected crown cover of the tree, relief heterogeneity, annual global potential shortwave radiation (algorithm following Kumar et al., 1997), altitude, mean annual precipitation (derived from a 100 m grid interpolated with the algorithm following Zimmermann and Roberts, 2001; from the 1950-2000 means of the WorldClim data; Hijmans et al., 2005), and aspect (degrees from North). We tested for collinearities and excluded precipitation, which was highly correlated (Spearman's  $\rho > 0.7$ ) with altitude, and aspect, which was highly correlated with radiation. All predictors were standardized to a mean of 0 and a standard deviation of 0.5 (Gelman, 2008). We then constructed generalized linear mixed effects models (GLMM; Bolker et al., 2009) using the "glmmADMB" package in R (Fournier et al., 2012; Skaug et al., 2015). We specified a beta error structure and a logit-link function and included site as a random intercept effect in the models. Mowing tolerance, the quadratic term of MT, the covariates and all two way interactions between MT and the covariates were included as fixed effects. Model simplification and selection were performed using a multi-model inference framework (Burnham and Anderson, 2002). Using the "MuMIn" package (Barton, 2015), we generated all sub models including all possible combinations of the predictors and ranked them by AICc. Following Grueber et al. (2011), we retained all models where  $\Delta$  AICc to the best model was  $< 2$ . On this candidate model set, we applied model averaging to produce conditional averaged parameter estimates (Burnham and Anderson, 2002). A significant effect of the interaction between MT and relief heterogeneity was detected for one of the response variables. We thus further analysed this relationship by splitting the data at the mean of the range of the relief heterogeneity values (2.5), which resulted in 26 observations of pastures with low and 22 with high relief heterogeneity. These two datasets were analysed separately by constructing GLMM's as specified above except with MT as the only fixed effect in the models.

## Results

### Total number of species

In total, 346 vascular plant species and 264 bryophyte species were recorded (see complete species list in Table A3). Of the bryophytes, 169 species were epigeic, 76 were epilithic, 18 were epiphytic and 11 were epixylic. Three species remained unclassified because of uncertain identification.

### Cover and indicator values

In the tree-plots, the cover of the total vegetation, of vascular plants and of pleurocarpous mosses was significantly ( $p < 0.05$ ) reduced and the cover of bare ground and liverworts was significantly increased compared to values in pasture-plots (Table 1).

**Table 1.** Results of exact Wilcoxon-Pratt signed-rank tests for differences in cover, cover ratio and indicator values of vascular plants of the ground vegetation under trees (T) and in open pasture (P). Medians ( $\tilde{X}$ ), Z-values (positive values indicate greater values in tree-plots and negative values indicate greater values in pasture-plots) and level of significance (in bold:  $p < 0.05$ ) are shown. #  $p < 0.1$ , \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

Cover [%]	$\tilde{X}_T$	$\tilde{X}_P$	Z	p
Vegetation total	90.0	96.5	-3.23	<b>0.001</b> ***
Vascular plants	85.0	95.0	-3.18	<b>0.001</b> **
Graminoids	40.0	45.0	-1.89	0.058 #
Herbs	42.5	50.0	-0.85	0.402
Bryophytes	15.0	19.0	-1.37	0.173
Mosses	15.0	19.0	-1.48	0.141
Acrocarpous mosses	2.0	2.0	1.93	0.053 #
Pleurocarpous mosses	10.0	16.0	-2.60	<b>0.009</b> **
Liverworts	0.10	0.05	2.25	<b>0.024</b> *
Bare ground	6.5	2.0	3.50	<b>0.000</b> ***
<b>Cover ratio</b>				
Vascular plants/Bryophytes	5.12	5.44	1.19	0.239
Graminoids/Herbs	1.00	1.00	-0.72	0.477
Liverworts/Mosses	0.013	0.002	3.63	<b>0.000</b> ***
Acrocarpous/Pleurocarpous	0.35	0.13	3.21	<b>0.001</b> ***
<b>Indicator value</b>				
Temperature	2.89	2.91	-0.04	0.972
Light	3.27	3.51	-5.88	<b>0.000</b> ***
Humidity	3.19	3.06	3.99	<b>0.000</b> ***
Reaction	3.11	3.12	1.95	0.051 #
Nutrients	3.39	3.01	5.70	<b>0.000</b> ***
Mowing tolerance (MT)	2.64	2.88	-3.19	<b>0.001</b> **

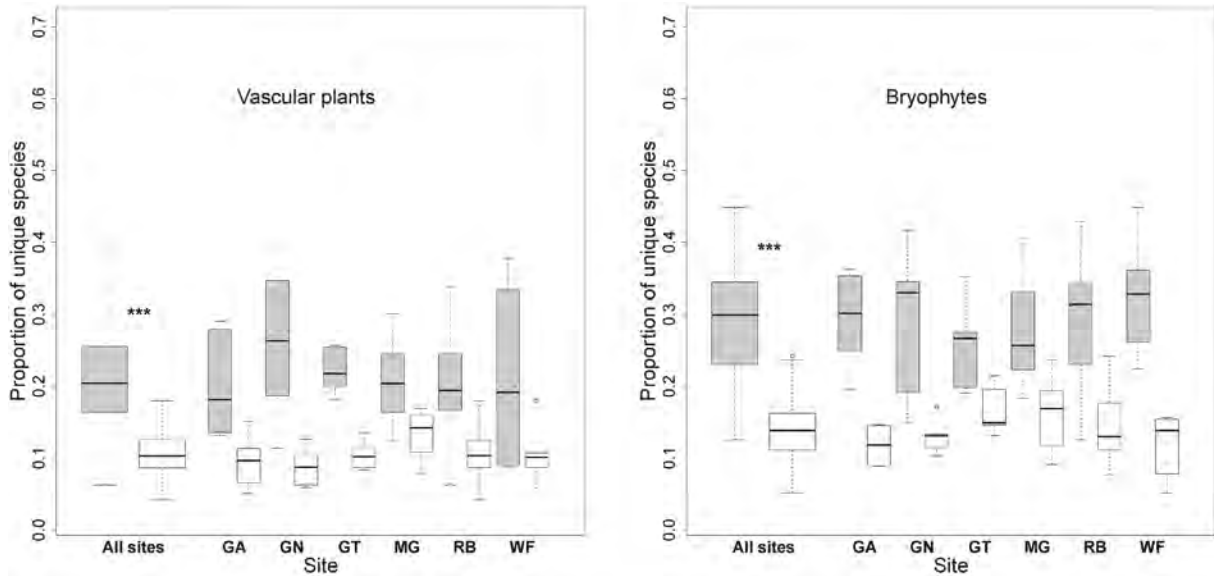
The cover ratio of liverworts/mosses and acrocarpous/pleurocarpous mosses was higher under the trees. Marginally significant ( $p < 0.1$ ) differences were found for the cover of graminoids, which was reduced, and for the cover of acrocarpous mosses, which was increased under the trees. The indicator values for humidity, reaction and nutrients were greater and the values for light and MT were lower in tree-plots compared to pasture-plots (Table 1).

### Alpha-diversity and unique species

A median of 39.5 vascular plant species and 27.0 bryophyte species was found in tree-plots compared to 40.0 and 23 species in pasture-plots (Table 2, see Table A4). The median proportion of unique species per plot (i.e. species which were not observed in the other two plots of a triplet) was 0.20 for vascular plants and 0.30 for bryophytes in tree-plots, compared to 0.10 and 0.14 in pasture-plots (for absolute numbers, see Table A4). Considering vascular plants and bryophytes together, a maximum of 122 species was detected in one of the tree plots. The maximum number of vascular plant species per plot was 74 (in a tree-plot), and a maximum of 60 bryophyte species was found in one of the pasture-plots (see Table A4). Wilcoxon-Pratt signed-rank tests revealed that, for all species groups considered except vascular plants and epigeic bryophytes, alpha-diversity was significantly ( $p < 0.05$ ) higher under the trees than in the open pasture (Table 2). The proportion of unique species in tree-plots was significantly higher for all species groups compared to that in the pasture-plots (Table 2, Fig. 2) and the opposite trend was never observed. For vascular plants, the proportion of unique species in tree-plots was approximately twice as high as that in pasture-plots. For bryophytes, this difference was even more pronounced (Fig. 2).

**Table 2.** Results of exact Wilcoxon-Pratt signed-rank tests for differences in alpha-diversity and the proportion of unique species between tree-plots (T) and pasture-plots (P). Medians ( $\tilde{x}$ ), Z-values, levels of significance ( $p$ ) and number of observations (N).

	Alpha-diversity					Proportion of unique species				
	$\tilde{x}_T$	$\tilde{x}_P$	Z	$p$	N	$\tilde{x}_T$	$\tilde{x}_P$	Z	$p$	N
<b>All species</b>	66.50	63.00	2.26	<b>0.023</b>	96	0.24	0.12	5.99	<b>0.000</b>	96
<b>Vascular plants</b>	39.50	40.00	0.13	0.897	96	0.20	0.10	5.47	<b>0.000</b>	96
<b>Bryophytes</b>	27.00	23.25	4.16	<b>0.000</b>	96	0.30	0.14	5.77	<b>0.000</b>	96
<b>Epigeic</b>	16.00	17.75	0.63	0.533	96	0.25	0.14	3.55	<b>0.000</b>	96
<b>Non-epigeic</b>	10.00	5.00	5.80	<b>0.000</b>	96	0.43	0.12	5.85	<b>0.000</b>	92
<b>Epilithic</b>	6.00	4.25	4.54	<b>0.000</b>	96	0.25	0.14	4.28	<b>0.000</b>	90
<b>Epiphytic</b>	2.00	0.00	5.80	<b>0.000</b>	96	1.00	0.00	5.62	<b>0.000</b>	82
<b>Epixylic</b>	1.00	0.00	3.71	<b>0.000</b>	96	0.50	0.00	3.58	<b>0.000</b>	56



**Fig. 2.** Proportion of unique species in tree-plots (grey boxes) and in pasture-plots (white boxes). Levels of significance (exact Wilcoxon-Pratt signed-rank tests; \*\*\*  $p < 0.001$ ) are only shown for all sites considered together. For site abbreviations, see Fig. 1.

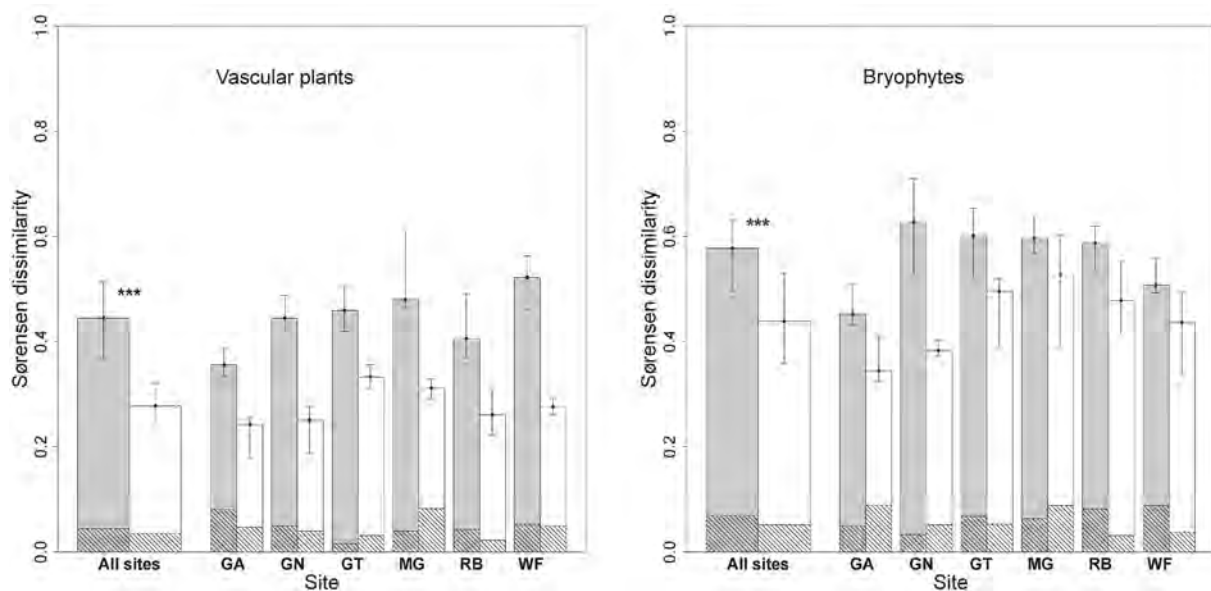
**Table 3.** Results of exact Wilcoxon-Pratt signed-rank tests for differences in beta-diversity (Sørensen dissimilarity, Simpson dissimilarity and the nestedness component of Sørensen dissimilarity) among tree-plots (T) and pasture-plots (P) and among pasture-plots. Medians ( $\tilde{x}$ ), Z-values, levels of significance ( $p$ ) and number of observations (N).

	Sørensen					Simpson					Nestedness				
	$\tilde{x}_{T,P}$	$\tilde{x}_{P,P}$	Z	$p$	N	$\tilde{x}_{T,P}$	$\tilde{x}_{P,P}$	Z	$p$	N	$\tilde{x}_{T,P}$	$\tilde{x}_{P,P}$	Z	$p$	N
All species	0.49	0.33	5.77	<b>0.000</b>	96	0.44	0.29	5.56	<b>0.000</b>	96	0.05	0.04	2.21	<b>0.026</b>	96
Vascular plants	0.44	0.28	5.60	<b>0.000</b>	96	0.39	0.23	5.44	<b>0.000</b>	96	0.04	0.04	0.73	0.473	96
Bryophytes	0.58	0.44	5.29	<b>0.000</b>	96	0.49	0.37	4.39	<b>0.000</b>	96	0.07	0.05	0.77	0.448	96
Epigeic	0.53	0.42	5.23	<b>0.000</b>	96	0.46	0.33	4.29	<b>0.000</b>	96	0.07	0.07	-0.61	0.545	96
Non-epigeic	0.68	0.53	0.86	0.399	84	0.38	0.35	0.06	0.956	68	0.14	0.08	1.91	0.057	68
Epilithic	0.58	0.50	-0.53	0.601	80	0.36	0.35	0.17	0.869	68	0.08	0.05	0.08	0.943	68
Epiphytic	1.00	1.00	-1.81	0.071	36	0.00	0.00	0.16	1.000	10	0.32	0.33	0.40	0.813	10
Epixylic	1.00	1.00	-0.74	0.484	26	0.42	0.00	1.47	0.250	8	0.05	0.20	-0.93	0.500	8

### Beta-diversity

Beta-diversity among tree- and pasture-plots was markedly higher than that among pasture-plots, and the opposite trend was not observed in any of the six study sites (Fig. 3, Table 2). The Sørensen dissimilarity among tree- and pasture-plots was significantly ( $p < 0.05$ ) higher than among pasture-plots for vascular plants, bryophytes and epigeic bryophytes. This difference was mainly due to differences in Simpson dissimilarity, i.e. the turnover component of beta-diversity. A significant difference in the nestedness component was only

detected when vascular plants and bryophytes were considered together. The nestedness of pasture-plots in tree-plots was higher than the nestedness among pasture-plots.



**Fig. 3.** Beta-diversity among tree- and pasture-plots (grey bars) and among pasture-plots (white bars). Levels of significance (exact Wilcoxon-Pratt signed-rank test; \*\*\*  $p < 0.001$ ) are only shown for all sites considered together. The entire bars represent the median Sørensen dissimilarity with interquartile ranges indicated. The un-dashed part of the bars represents the Simpson dissimilarity (i.e. the turnover component) and the dashed part is the nestedness component of the Sørensen dissimilarity. For site abbreviations, see Fig. 1.

### Management intensity, tree characteristics and environment

For epigeic bryophytes only, a significant effect of management intensity on the proportion of unique species in tree-plots was found (Table 4). Generally, management intensity significantly decreased the proportion of unique epigeic bryophytes. However, we also found a significant effect of the interaction between management intensity and relief heterogeneity. Further analyses of this effect revealed that the negative effect of management intensity on the proportion of unique epigeic bryophytes was significant ( $p < 0.05$ ) only if relief heterogeneity was low. For vascular plants, radiation had a positive effect on the proportion of unique species in tree-plots (Table 4).

Sørensen dissimilarity among pasture- and tree-plots was not affected by management intensity but by some other variables (Table 4): positive effects on Sørensen dissimilarity were found for tree crown cover for vascular plants and epigeic bryophytes, for altitude for all bryophytes and epigeic bryophytes, and for tree DBH for all bryophytes.

**Table 4.** Results of the GLMM analyses. Standardized coefficient estimates, unconditional standard errors (SE), z-values and levels of significance (in bold:  $p < 0.05$ ) after conditional model averaging are shown for the effects of management intensity in terms of mowing tolerance (MT) of vascular plants, tree characteristics and environmental variables on the proportion of unique species in tree-plots and on the Sørensen dissimilarity among tree- and pasture-plots. DBH diameter at breast height; Heterog relief heterogeneity.

Proportion of unique species					Sørensen dissimilarity				
<b>Vascular plants</b>	Estimate	SE	z	$p$		Estimate	SE	z	$p$
(Intercept)	-1.32	0.06	20.78	0.000	(Intercept)	-0.16	0.07	2.24	0.025
MT	0.12	0.12	0.91	0.363	Crown cover	0.32	0.12	2.52	<b>0.012</b>
DBH	0.14	0.12	1.17	0.241	Heterog	0.12	0.12	0.94	0.346
Heterog	-0.13	0.13	1.02	0.307	Radiation	0.09	0.12	0.717	0.474
Radiation	0.35	0.13	2.70	<b>0.007</b>					
<b>Bryophytes</b>	Estimate	SE	z	$p$		Estimate	SE	z	$p$
(Intercept)	-0.85	0.08	10.15	0.000	(Intercept)	0.27	0.06	4.11	0.000
MT <sup>2</sup>	-0.37	0.24	1.47	0.140	MT	0.10	0.11	0.90	0.367
DBH	-0.08	0.11	0.77	0.442	MT <sup>2</sup>	0.24	0.22	1.07	0.284
Crown cover	-0.16	0.11	1.40	0.162	Altitude	0.24	0.10	2.25	<b>0.025</b>
Radiation	0.14	0.11	1.29	0.198	DBH	0.26	0.10	2.43	<b>0.015</b>
					Heterog	-0.16	0.10	1.50	0.135
<b>Epigeic bryophytes</b>	Estimate	SE	z	$p$		Estimate	SE	z	$p$
(Intercept)	-1.05	0.17	5.99	0.000	(Intercept)	0.21	0.09	2.27	0.023
MT	-0.73	0.29	2.42	<b>0.016</b>	MT	0.16	0.11	1.38	0.168
MT <sup>2</sup>	-0.96	0.71	1.30	0.192	Altitude	0.32	0.15	2.13	<b>0.033</b>
DBH	-0.51	0.29	1.71	0.088	Crown cover	0.29	0.12	2.39	<b>0.017</b>
Crown cover	-0.37	0.30	1.19	0.235					
Heterog	0.54	0.30	1.76	0.078					
DBH:MT	-0.89	0.64	1.36	0.173					
Heterog:MT	2.00	0.62	3.13	<b>0.002</b>					



## Discussion

### Total number of species

The total number of species detected (610 species) was unexpectedly large. We also compiled an overall species list for sycamore maple wooded pastures by combining the species reported here with the epiphytic species recorded on 80 randomly selected trees (Kiebacher et al., 2016) and 10 additionally sampled trees that were deliberately (not randomly) selected because they hosted *Tayloria rudolphiana*, a bryophyte species of major conservation concern (Kiebacher et al., submitted). The total species list contains 899 species: 53 vascular plants (7 of which were only recorded on the trees), 314 bryophytes and 232 lichens. From each of the three countries, around 1100 bryophyte species are known to exist, and most of these species occur in all three countries (Köckinger et al., 2016; Meier et al., 2013; Meinunger and Schröder, 2007). Thus, in the northern Alps, sycamore maple wooded pastures host one fourth of the regional bryophyte flora and around 10 % of the European bryophyte flora (see Hill et al., 2006; Söderström et al., 2007, 2002). The number of lichens represent around 10 to 15 % of the regional flora (see Clerc and Truong, 2012; Hafellner and Türk, 2001; Wirth et al., 2013) and the total number of vascular plant species comprises approximately 8 % (see Aeschimann et al., 2004).

We furthermore combined the species detected in the tree-plot with the species observed on the tree (Kiebacher et al., 2016) and found a mean of 135.9 species (46.9 bryophytes, 44.2 vascular plants, 44.9 lichens) per tree with a maximum of 180 species (see Table A5). Tree felling would therefore reduce this local species richness by, on average, more than half (a loss of 70.8 species). Hence, species richness is outstandingly high at small spatial scales when trees are present on these pastures.

The species richness of bryophytes in the ground vegetation was high. Bryophyte species accounted for more than 35 % of the total species richness per ground plot and up to 60 species were found per 30 m<sup>2</sup>. The most likely reasons for large numbers of ground bryophyte species are: i) the high small scale heterogeneity together with moderate disturbance dynamics in these low-productivity systems; these characteristics are typical for wooded pastures and they generally enhance species richness (Bergmeier et al., 2010; Oldén et al., 2016); ii) the sampling sites are located in humid valleys of the northern Alps, which widely coincide with the range of occurrence of typical sycamore maple wooded pastures (see Hegi, 1975); high precipitation is known to support high bryophyte species richness (e.g. Zechmeister et al., 2003); and iii) we sampled substrates that are important for bryophytes (soil, rocks and deadwood), and these three substrates usually host different species (e.g. Bates, 2009).

The numbers presented here represent a lower bound estimate of the species richness in sycamore maple wooded pastures. The total area examined in the tree- and pasture-plots corresponds to a quadrat with a side length of only 66 m, and the studied sycamore maple wooded pastures are all within an altitudinal band of 500 m. Total species richness of

vascular plants, bryophytes and lichens of sycamore maple wooded pastures of the northern Alps is thus likely to greatly exceed 1000 species. In sycamore wooded pastures, vascular plants, bryophytes and lichens contribute to the total species richness in similar proportions; hence, cryptogam species richness in wooded pastures can be extremely high and should be examined in other wooded pastures.

### Vegetation cover and indicator values

The results of the analysis of the indicator values are in line with results from previous studies: under trees, humidity is increased and light intensity is decreased compared to in open areas (Einarsson and Milberg, 1999; Georgi and Zafiriadis, 2006). Additionally, nutrient levels in pastures are increased under trees due to greater dung deposition by the grazing animals (e.g. Peterson and Gerrish, 1996; Treydte et al., 2010). The slightly higher reaction values in tree-plots are most likely linked to a positive effect of dung deposition, and thus fertilization, on soil pH (Radulov et al., 2011). Surprisingly, the mean indicator value for mowing tolerance was significantly lower under the trees compared to in the open pastures. More intense and more frequent cattle activity in the vicinity of trees (Kohler et al., 2006; Popp and Scheibe, 2013; personal observations at the study sites) may result in higher values for mowing tolerance under the trees. We suggest that the observed effect is caused by a number of species with low values for mowing tolerance that occur at safe microsites at the tree base and between large exposed roots. For example, *Stellaria nemorum*, *Viola biflora* and *Geranium robertianum* were frequently recorded in tree-plots but only rarely in pasture-plots.

Total and vascular plant vegetation cover decreased and bare ground increased under the trees. This was most likely caused by a combined effect of more disturbance and decreased light intensity under the trees. Cattle trampling was previously found to be greater in the vicinity of trees in wooded pastures (Kohler et al., 2006; Popp and Scheibe, 2013; personal observations at the study sites), and lower light conditions are known to have a negative effect on vegetation cover (Tasser and Tappeiner, 2002). Reduced light levels under the trees may also explain the higher humidity levels found there, which in turn may explain the increased cover of liverworts and the increased liverwort/moss-ratio in tree-plots. Liverworts generally have higher humidity requirements than mosses (Awasthi, 2005), and the increased contribution of liverworts to overall bryophyte abundance with increased humidity is a well-known pattern (Reenen and Gradstein, 1983; Wolf, 1993). Furthermore, five out of the 11 epixylic species were liverworts (Table A3). Thus, the cover of liverworts under the trees was most likely also supported by greater habitat availability. Further, the more frequent disturbances under the trees may have contributed to greater cover of liverworts. Many of the liverworts found in this study are not competitive colonist species (e.g. *Calypogeia* spp., *Pellia* ssp.; see Dierßen, 2001; During, 1979) and are adapted to transient environments.

Similar to the liverworts, the cover of acrocarpous mosses and the ratio acrocarpous/pleurocarpous mosses was higher under trees, which is most likely related to the contrasting life strategies of these two groups: most acrocarpous mosses are short-lived colonist and pioneer species, whereas most pleurocarpous mosses are long-lived species more sensitive to disturbances (Dierßen, 2001; Frahm, 2001).

### Alpha-diversity, unique species, beta-diversity

Individual sycamore maple trees were found to have a strong positive effect on the diversity of the ground vegetation in pastures. Partitioning of beta-diversity (Sørensen index) showed that increased beta-diversity among tree- and pasture-plots is caused by species turnover. For all species groups considered, significantly more unique species occurred in tree-plots than in pasture-plots. These effects are probably due to altered and more variable environmental conditions in the vicinity of trees (e.g. Bergmeier et al., 2010; Hartel et al., 2013). Alpha-diversity of vascular plants and epigeic bryophytes, however, were similar under trees and in the open pasture. For vascular plants, this might be explained by the effect of lower light levels and more intense and more frequent disturbance under the trees (Georgi and Zafiriadis, 2006; Kohler et al., 2006; Manning et al., 2006; Popp and Scheibe, 2013). These two factors are known to have a negative effect on vascular plant species richness (Einarsson and Milberg, 1999; Olf and Ritchie, 1998; Tasser and Tappeiner, 2002) hence, they might have counterbalanced the positive effect of more variable environmental conditions under the trees. Likewise, for epigeic bryophytes, intensive cattle trampling (e.g. Kohler et al., 2006) might counteract the positive effect of the increased microclimatic variability (see Leutner et al., 2012), whereas epilithic and epixylic species are most likely less affected by trampling. However, the increase in tree-plots observed for the species richness of epixylic species is most likely largely caused by the greater substrate availability; in tree-plots, the amount of dead wood was significantly greater than in pasture-plots. Under the trees, the environmental conditions are less severe (higher humidity and lower radiation) than in the open pasture. They are thus more favourable to epiphytic species, which usually grow in sheltered conditions on stems or within tree crowns (Barkman, 1958). Additionally, high diaspore (spores as well as asexual propagules or gametophytic fragments) deposition densities near the trees most likely favours the establishment of these species in the ground vegetation (Lönnell et al., 2014).

Non-epigeic species (epilithic, epiphytic and epixylic species) were not present in all plots. Thus, for the analyses of beta-diversity of these groups of species the number of observations was critically low especially for epiphytic- and epixylic species. These results should thus be interpreted cautiously. It is very likely that an effect of the trees on beta-diversity of these groups could not be detected only because of the low number of observations.

### Management intensity, tree characteristics and environment

A significant effect of management intensity was only detected for the proportion of unique epigeic bryophyte species in tree-plots, which decreased at higher intensities, i.e. at high management intensities the contribution of a tree to the total number of epigeic bryophyte species in a triplet decreased. This effect of management intensity could be a consequence of severe disturbance through cattle trampling under trees (Fig. A1). Low-impact and infrequent but regular disturbance can have positive effects on epigeic bryophyte species richness, but strong and more frequent disturbance events can drastically reduce the number of species (Zechmeister and Moser, 2001). In our study, the negative effect of management intensity was significant only for pastures with a low relief heterogeneity, indicating that high relief heterogeneity provides safe sites for epigeic bryophytes, also in the case of intensive grazing.

In line with our expectation that much of the diversity depends on the presence of old and large trees (see Bergmeier et al., 2010; Zechmeister et al., 2003), size- and age-related tree characteristics such as DBH and crown cover had a positive effect on the proportion of unique species in the ground vegetation and thus on the total number of species in a triplet. This result is especially important for recommendations of practical conservation measures in wooded pastures: The larger a tree is, the more unique species are found below the tree and the larger the tree's contribution is to the total species richness of a pasture.

The positive effect of radiation and crown cover on beta-diversity among pasture and tree-plots and thus on the total vascular plant species richness of a triplet suggests that, for this group of species, the light gradients provided by the trees are more important than other factors. It seems that the relationship between vascular plant species richness and tree cover follows an optimum curve, with high tree densities negatively affecting vascular plant species richness (Aavik et al., 2008; Oldén et al., 2016).

## **Conclusions**

Species richness of sycamore maple wooded pastures can be extremely high. It was previously determined that the number of epiphytic bryophyte and lichen species on the sycamore maple trees is outstandingly high (Kiebacher et al., 2016). Here, we could additionally show that the ground vegetation (vascular plants and bryophytes) is also rich in species. The sycamore trees are keystone structures: they are crucial for epiphytic cryptogams and they increase the diversity of the ground vegetation. Therefore, they provide high species richness at small spatial scales. Strong emphasis should therefore be placed on the conservation and rejuvenation of these trees. Generally, tree retention is ecologically worthwhile, including in intensively managed pastures, and it is most effective to retain and promote old and big trees in order to conserve a high species richness. Hence,

on a wooded pasture tree regeneration should be initiated at an early stage so that old and big trees are continuously present.

## **Acknowledgements**

Sincere thanks are given to B.-G. Jonsson for his valuable comments on the manuscript, to L. Hedenäs, H. Köckinger, N. Schnyder, C. Schubiger and E. Urmi for the revision of ambiguous bryophyte specimens, to J. Ecker for her help in the field, to H. Sonntag at Nature Park Karwendel for support at GA, to L. Waser for the processing of CIR images, and to the Tiris-services of the Tyrol province and the Sagis-services of the Salzburg province for the provision of Geo data. We thank the Bristol Foundation for providing major funding for this project. Furthermore, we acknowledge the Federal Office for the Environment (FOEN) and the Nature Park Diemtigtal for financial support.

## References

- Aavik, T., Jögar, Ü., Liira, J., Tulva, I., Zobel, M., 2008. Plant diversity in a calcareous wooded meadow - The significance of management continuity. *J. Veg. Sci.* 19, 475–484. doi:10.3170/2008-8-18380
- Aeschimann, D., Lauber, K., Moser, D.M., Theurillat, J.-P., 2004. *Flora alpina: ein Atlas sämtlicher 4500 Gefäßpflanzen der Alpen*. Haupt, Bern.
- Awasthi, D.K., 2005. *Cryptogams: Algae, Bryophyta and Pteridophyta*. Krishna Prakashan Media, New Delhi.
- Babai, D., Molnár, Z., 2014. Small-scale traditional management of highly species-rich grasslands in the Carpathians. *Agric. Ecosyst. Environ.* 182, 123–130. doi:10.1016/j.agee.2013.08.018
- Barkman, J.J., 1958. *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes, including a taxonomic survey and description of their vegetation units in Europe*. Van Gorcum & Comp. NV, Assen.
- Barton, K., 2015. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.15.1. [WWW Document]. URL <http://cran.r-project.org/package=MuMIn> (accessed 2.7.16).
- Baselga, A., 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 19, 134–143. doi:10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S., Bortoli, J. De, Leprieux, F., 2015. betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R Packag. Version 1.3.
- Bates, J.W., 2009. Mineral nutrition and substratum ecology, in: Goffinet, B., Shaw, J. (Eds.), *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, pp. 299–356.
- Baumgartner, A., Reichel, E., Weber, G., 1983. *Der Wasserhaushalt der Alpen*. Oldenbourg, Munich, Vienna.
- Beaufoy, G., 1998. The EU Habitats Directive in Spain: can it contribute effectively to the conservation of extensive agro-ecosystems? *J. Appl. Ecol.* 35, 974–978. doi:10.1111/j.1365-2664.1998.tb00017.x
- Bergmeier, E., Petermann, J., Schröder, E., 2010. Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: Diversity, threats and conservation. *Biodivers. Conserv.* 19, 2995–3014. doi:10.1007/s10531-010-9872-3
- Blume, H.-P., Brümmer, G.W., Horn, R., Kandeler, E., Kögel-Knabner, I., Kretzschmar, R., Stahr, K., Wilke, B.-M., 2010. *Scheffer/Schachtschabel: Lehrbuch der Bodenkunde*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Bolker, B.M., Brooks, M.E., Clark, C.J., Geange, S.W., Poulsen, J.R., Stevens, M.H.H., White, J.-S.S., 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24, 127–135. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008
- Bugalho, M.N., Caldeira, M.C., Pereira, J.S., Aronson, J., Pausas, J.G., 2011. Mediterranean cork oak savannas require human use to sustain biodiversity and ecosystem services. *Front. Ecol. Environ.* 9, 278–286. doi:10.1890/100084
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, New York.
- Buttler, A., Kohler, F., Gillet, F., 2009. The Swiss mountain wooded pastures: patterns and processes,

- in: Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R. (Eds.), *Agroforestry in Europe. Current Status and Future Prospects*. Springer, pp. 377–396.
- Chételat, J., Kalbermatten, M., Lannas, K.S.M., Spiegelberger, T., Wettstein, J.-B., Gillet, F., Peringer, A., Buttler, A., 2013. A contextual analysis of land-use and vegetation changes in two wooded pastures in the Swiss Jura Mountains. *Ecol. Soc. Resil. Alliance* 18, 1–39. doi:10.5751/es-05287-180139
- Clauzade, G., Roux, C., Houmeau, J.M., Raimbault, P., 1985. Likenoj de Okcidenta Europo: ilustrita determinlibro. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, nouv. sér., num. spéc.* 7, 1–893.
- Clerc, P., Truong, C., 2012. *Catalogue des lichens de Suisse* [WWW Document]. URL <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/cataloguelichen> [Version 2.0, 11.06.2012] (accessed 8.12.15).
- Council of the European Commission, 1992. Council directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Off. J. Eur. Communities. Ser. L* 206, 7–49.
- Dierßen, K., 2001. Distribution, ecological amplitude and phytosociological-characterization of European bryophytes, *Bryophytorum Bibliotheca*. J. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- During, H.J., 1979. Life strategies of bryophytes : A preliminary review. *Lindbergia* 5, 2–18.
- Einarsson, A., Milberg, P., 1999. Species richness and distribution in relation to light in wooded meadows and pastures in southern Sweden. *Ann. Bot. Fenn.* 36, 99–107.
- Fontana, V., Radtke, A., Walde, J., Tasser, E., Wilhalm, T., Zerbe, S., Tappeiner, U., 2014. What plant traits tell us: Consequences of land-use change of a traditional agro-forest system on biodiversity and ecosystem service provision. *Agric. Ecosyst. Environ.* 186, 44–53. doi:10.1016/j.agee.2014.01.006
- Fournier, D.A., Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N., Nielsen, A., Sibert, J., 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optim. Methods Softw.* 27, 233–249. doi:10.1080/10556788.2011.597854
- Frahm, J.-P., 2001. *Biologie der Moose*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin.
- Frahm, J.P., Frey, W., 1992. *Moosflora*, 3th ed. Ulmer, Stuttgart.
- Gallandat, J.-D.D., Gillet, F., Havelicek, E., Perrenoud, A., Havlicek, E., Perrenoud, A., 1995. *Typologie et systématique phytoécologiques des pâturages boisés du Jura suisse*. Laboratoire d'écologie végétale, Université de Neuchâtel, Neuchâtel.
- Garbarino, M., Bergmeier, E., 2014. Plant and vegetation diversity in European wood-pastures, in: Hartel, T., Plieninger, T. (Eds.), *European Wood-Pastures in Transition: A Social-Ecological Approach*. Routledge, New York, pp. 113–131.
- Gavazov, K., Spiegelberger, T., Buttler, A., 2014. Transplantation of subalpine wood-pasture turfs along a natural climatic gradient reveals lower resistance of unwooded pastures to climate change compared to wooded ones. *Oecologia* 174, 1425–1435. doi:10.1007/s00442-013-2839-9
- Gelman, A., 2008. Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Stat. Med.* 27, 2865–2873. doi:10.1002/sim
- Georgi, N.J., Zafiriadis, K., 2006. The impact of park trees on microclimate in urban areas. *Urban Ecosyst.* 9, 195–209. doi:10.1007/s11252-006-8590-9
- Gillet, F., Murisier, B., Buttler, A., Gallandat, J.-D.D., Gobat, J.-M.M., 1999. Influence of tree cover on

- the diversity of herbaceous communities in subalpine wooded pastures. *Appl. Soil Ecol.* 2, 47–54. doi:10.2307/1478880
- Goffinet, B., Shaw, J., 2009. *Bryophyte biology*, 2. ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gruerber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J., Jamieson, I.G., 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: Challenges and solutions. *J. Evol. Biol.* 24, 699–711. doi:10.1111/j.1420-9101.2010.02210.x
- Hafellner, J., Türk, R., 2001. Die lichenisierten Pilze Österreichs: eine Checkliste der bisher nachgewiesenen Arten mit Verbreitungsangaben. *Stapfia* 76, 1–167.
- Harding, P.T., Rose, F., 1986. Pasture-woodlands in lowland Britain: A review of their importance for wildlife conservation. Institute of terrestrial ecology, Huntingdon.
- Hartel, T., Dorresteijn, I., Klein, C., Máthé, O., Moga, C.I., Öllerer, K., Roellig, M., von Wehrden, H., Fischer, J., 2013. Wood-pastures in a traditional rural region of Eastern Europe: Characteristics, management and status. *Biol. Conserv.* 166, 267–275. doi:10.1016/j.biocon.2013.06.020
- Hartel, T., Plieninger, T. (Eds.), 2014. *European wood-pastures in transition: A social-ecological approach*. Routledge, New York.
- Hegi, G., 1975. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Band V, Teil 1, 2. ed. Lehmann, München.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 25, 1965–1978. doi:10.1002/joc.1276
- Hill, M.O., Bell, N., Bruggeman-Nannenga, M., Brugges, M., Cano, M.J., Enroth, J., Flatberg, K.I., Frahm, J.P., Gallego, M.T., Garilleti, R., Guerra, J., Hedenas, L., Holyoak, D.T., Ignatov, M.S., Lara, F., Mazimpaka, V., Munoz, J., Söderström, L., 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia. *J. Bryol.* 28, 198–267. doi:10.1179/174328206X119998
- Hothorn, T., Hornik, K., van de Wiel, M. a, Zeileis, A., 2006. A Lego system for conditional inference. *Am. Stat.* 60, 257–263. doi:10.1198/000313006X118430
- Hothorn, T., Hornik, K., van de Wiel, M., Zeileis, A., 2008. Implementing a class of permutation tests: The coin package. *J. Stat. Softw.* 28, 1–23. doi:10.18637/jss.v028.i08
- Ignatova, E.A., Ignatov, M.S., 2011. The genus *Thamnobryum* (Neckeraceae, Bryophyta) in Russia. *Arctoa* 20, 137–151.
- Ingerpuu, N., Kull, K., Vellak, K., 1998. Bryophyte vegetation in a wooded meadow: Relationships with phanerogam diversity and responses to fertilisation. *Plant Ecol.* 134, 163–171. doi:10.1023/A:1009742316740
- Kaufmann, E., Keller, M., Meile, R., Lanz, A., Schwyzer, A., Stierlin, R., Strobel, T., Ulmer, U., Brändli, U., Duc, P., 2005. Schweizerisches Landesforstinventar. Anleitung für die Feldaufnahmen der Erhebung 2004–2007. Eidg. Forschungsanstalt WSL, Birmensdorf.
- Kiebacher, T., 2013. The effects of land-use abandonment on bryophyte and vascular plant vegetation of mountain grasslands. A case study from the Stubai Valley, Tyrol, Austria. *Sauteria* 20, 243–264.
- Kiebacher, T., Keller, C., Scheidegger, C., Bergamini, A., 2016. Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures. *Biodivers. Conserv.* 25, 1605–1624. doi:10.1007/s10531-016-1144-4
- Köckinger, H., Schröck, C., Zechmeister, H., 2016. Checkliste der Moose Österreichs [WWW Document]. URL <http://131.130.59.133/projekte/moose/> (accessed 4.6.16).



- Kohler, F., Gillet, F., Reust, S., Wagner, H.H., Gadallah, F., Gobat, J.M., Buttler, A., 2006. Spatial and seasonal patterns of cattle habitat use in a mountain wooded pasture. *Landsc. Ecol.* 21, 281–295. doi:10.1007/s10980-005-0144-7
- Koleff, P., Gaston, K.J., Lennon, J.J., 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *J. Anim. Ecol.* 72, 367–382. doi:10.1046/j.1365-2656.2003.00710.x
- Kull, K., Zobel, M., 1991. High species richness in an Estonian wooded meadow. *J. Veg. Sci.* 2, 715–718. doi:10.2307/3236182
- Landolt, E., 2010. *Flora indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen*. Haupt, Bern.
- Lauber, K., Wagner, G., 2012. *Flora Helvetica*, 5. ed. Haupt, Bern.
- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D., Gaston, K.J., 2001. The geographical structure of British bird distributions: Diversity, spatial turnover and scale. *J. Anim. Ecol.* 70, 966–979. doi:10.1046/j.0021-8790.2001.00563.x
- Leutner, B.F., Steinbauer, M.J., Müller, C.M., Früh, A.J., Irl, S., Jentsch, A., Beierkuhnlein, C., 2012. Mosses like it rough-growth form specific responses of mosses, herbaceous and woody plants to micro-relief heterogeneity. *Diversity* 4, 59–73. doi:10.3390/d4010059
- Lindborg, R., Bengtsson, J., Berg, Å., Cousins, S.A.O., Eriksson, O., Gustafsson, T., Hasund, K.P., Lenoir, L., Pihlgren, A., Sjödin, E., Stenseke, M., 2008. A landscape perspective on conservation of semi-natural grasslands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 125, 213–222. doi:10.1016/j.agee.2008.01.006
- Lindenmayer, D.B., Laurance, W.F., Franklin, J.F., Likens, G.E., Banks, S.C., Blanchard, W., Gibbons, P., Ikin, K., Blair, D., Mccburney, L., Manning, A.D., Stein, J.A.R., 2014. New policies for old trees: Averting a global crisis in a keystone ecological structure. *Conserv. Lett.* 7, 61–69. doi:10.1111/conl.12013
- Lönnell, N., Jonsson, B.G., Hylander, K., 2014. Production of diaspores at the landscape level regulates local colonization: An experiment with a spore-dispersed moss. *Ecography (Cop.)* 37, 591–598. doi:10.1111/j.1600-0587.2013.00530.x
- Luick, R., 2009. Wood pastures in Germany, in: Rigueiro-Rodriguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.-R. (Eds.), *Agroforestry in Europe*. Springer, pp. 359–376.
- Manning, A.D., Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2006. Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biol. Conserv.* 132, 311–321. doi:10.1016/j.biocon.2006.04.023
- Meier, M.K., Urmi, E., Schnyder, N., Bergamini, A., Hofmann, H., 2013. Checkliste der Schweizer Moose [WWW Document]. URL [http://www.nism.uzh.ch/download/checkliste/Checkliste\\_CH\\_Moose\\_2013.pdf](http://www.nism.uzh.ch/download/checkliste/Checkliste_CH_Moose_2013.pdf) (accessed 1.16.16).
- Meinunger, L., Schröder, W., 2007. *Verbreitungsatlas der Moose Deutschlands*. Regensburgische Botanische Gesellschaft, Regensburg.
- Nascimbene, J., Fontana, V., Spitale, D., 2014. A multi-taxon approach reveals the effect of management intensity on biodiversity in Alpine larch grasslands. *Sci. Total Environ.* 487, 110–116. doi:10.1016/j.scitotenv.2014.04.013
- Nebel, M., Philippi, G., 2005. *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 3. Ulmer, Stuttgart.
- Nebel, M., Philippi, G., 2001. *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 2. Ulmer, Stuttgart.
- Nebel, M., Philippi, G., 2000. *Die Moose Baden-Württembergs*. Bd 1. Ulmer, Stuttgart.

- Oehmichen, K., 2007. Erfassung der Totholzmasse - Zusammenstellung von Verfahrensansätzen und Bewertung ihrer Eignung für massenstatistische Erhebungen. Inst. für Waldökologie und Waldinventuren, Eberswalde.
- Oldén, A., Raatikainen, K.J., Tervonen, K., Halme, P., 2016. Grazing and soil pH are biodiversity drivers of vascular plants and bryophytes in boreal wood-pastures. *Agric. Ecosyst. Environ.* 222, 171–184. doi:10.1016/j.agee.2016.02.018
- Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* 13, 261–265. doi:10.1016/S0169-5347(98)01364-0
- Peterson, P.R., Gerrish, J.R., 1996. Grazing systems and spatial distribution of nutrients in pastures: Livestock management considerations, in: Joost, R.E., Roberts, C.A. (Eds.), *Nutrient Cycling in Forage Systems Symposium. When Livestock Are Good for the Environment, Proc. Conf., Vol. 1*, Columbia. Potash and Phosphate Inst. and Foundation for Agronomic Research, Manhattan, KS, pp. 203–212.
- Popp, A., Scheibe, K., 2013. The importance of groves for cattle in semi-open pastures. *Agriculture* 3, 147–156. doi:10.3390/agriculture3010147
- Pratt, J.W., 1959. Remarks on zeros and ties in the Wilcoxon signed rank procedures. *J. Am. Stat. Assoc.* 54, 655–667.
- R Core Team, 2015. R: a language and environment for statistical computing [WWW Document]. URL <http://www.r-project.org/> (accessed 1.1.15).
- Radulov, I., Berbecea, A., Sala, F., Crista, F., Lato, A., 2011. Mineral fertilization influence on soil pH, cationic exchange capacity and nutrient content. *Res. J. Agric. Sci.* 43, 160–166.
- Reenen, G.B.A., Gradstein, S.R., 1983. A transect analysis of the bryophyte vegetation along an altitudinal gradient on the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Bot. Neerl.* 32, 163–165.
- Sagar, R., Singh, A., Singh, J.S., 2008. Differential effect of woody plant canopies on species composition and diversity of ground vegetation: a case study. *Trop. Ecol.* 49, 189–197.
- Sammul, M., Kattai, K., Lanno, K., Meltsov, V., Otsus, M., Nõuakas, L., Kukk, D., Mesipuu, M., Kana, S., Kukk, T., 2008. Wooded meadows of Estonia: Conservation efforts for a traditional habitat. *Agric. Food Sci.* 17, 413–429. doi:10.2137/145960608787235513
- Simpson, G.G., 1943. Mammals and the nature of continents. *Am. J. Sci.* 241, 1–31.
- Skaug, H., Fournier, D., Bolker, B., Magnusson, A., Nielsen, A., 2015. Linear mixed models using AD model builder. *R Packag. version 0.8.3.2*.
- Söderström, B., Svensson, B., Vessby, K., Glimskär, A., 2001. Plants, insects and birds in semi-natural pastures in relation to local habitat and landscape factors. *Biodivers. Conserv.* 10, 1839–1863. doi:10.1023/A:1013153427422
- Söderström, L., Urmi, E., Váňa, J., 2007. The distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia - update 1-427. *Cryptogam. Bryol.* 28, 299–350.
- Söderström, L., Urmi, E., Váňa, J., 2002. Distribution of Hepaticae and Anthocerotae in Europe and Macaronesia. *Lindbergia* 27, 3–47.
- Sørensen, T., 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyzes of the vegetation on Danish commons. *Biol. Skr.* 5, 1–34.

- Stagoll, K., Lindenmayer, D.B., Knight, E., Fischer, J., Manning, A.D., 2012. Large trees are keystone structures in urban parks. *Conserv. Lett.* 5, 115–122. doi:10.1111/j.1755-263X.2011.00216.x
- Strebel, N., Bühler, C., 2015. Recent shifts in plant species suggest opposing land-use changes in alpine pastures. *Alp. Bot.* 125, 1–9. doi:10.1007/s00035-015-0145-3
- Takala, T., Kouki, J., Tahvanainen, T., 2014. Bryophytes and their microhabitats in coniferous forest pastures: should they be considered in the pasture management? *Biodivers. Conserv.* 23, 3127–3142. doi:10.1007/s10531-014-0769-4
- Tasser, E., Tappeiner, U., 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. *Appl. Veg. Sci.* 5, 173–184. doi:10.1111/j.1654-109X.2002.tb00547.x
- Treydte, A.C., Riginos, C., Jeltsch, F., 2010. Enhanced use of beneath-canopy vegetation by grazing ungulates in African savannahs. *J. Arid Environ.* 74, 1597–1603. doi:10.1016/j.jaridenv.2010.07.003
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30, 279–338.
- Wirth, V., Hauck, M., Schultz, M., De Bruyn, U., 2013. *Die Flechten Deutschlands*. Ulmer, Stuttgart.
- Wolf, J., 1993. Diversity patterns and biomass of epiphytic bryophytes and lichens along an altitudinal gradient in the northern Andes. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 80, 928–960. doi:10.2307/2399938
- Zechmeister, H.G., Moser, D., 2001. The influence of agricultural land-use intensity on bryophyte species richness. *Biodivers. Conserv.* 10, 1609–1625. doi:10.1023/a:1012008828522
- Zechmeister, H.G., Tribsch, A., Moser, D., Peterseil, J., Wrbka, T., 2003. Biodiversity “hot spots” for bryophytes in landscapes dominated by agriculture in Austria. *Agric. Ecosyst. Environ.* 94, 159–167. doi:10.1016/S0167-8809(02)00028-2
- Zimmermann, N.E., Roberts, D.W., 2001. Final report of the MLP climate and biophysical mapping project [WWW Document]. URL [https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp\\_report.pdf](https://www.wsl.ch/staff/niklaus.zimmermann/mlp/mlp_report.pdf) (accessed 8.12.15).

## **Solitary trees increase the diversity of vascular plants and bryophytes in pastures**

Thomas Kiebacher, Christoph Scheidegger & Ariel Bergamini

### Corresponding author:

Thomas Kiebacher

Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL

Zürcherstrasse 111

CH-8903 Birmensdorf

Switzerland

thomas.kiebacher@wsl.ch

## **Online Appendix**

**Table A1.** Location of each of the six study sites, area of each surveyed sycamore maple wooded pasture, number of sampled trees and altitudinal range of the plot-triplets.

<b>Code, Site</b>	<b>Location</b>	<b>Area [km<sup>2</sup>]</b>	<b>No. of plot - triplets</b>	<b>Altitudinal range [m a.s.l.]</b>
<b>RB</b> , Reichenbachtal	Schattenhalb and Grindelwald, Bern, Switzerland	2.91	16	1295 - 1529
<b>MG</b> , Meniggrund	Diemtigen, Bern, Switzerland	1.69	8	1324 - 1389
<b>GA</b> , Grosser Ahornboden	Vomp, Tyrol, Austria	1.97	6	1119 – 1218
<b>WF</b> , Wanker Fleck	Halblech, Bavaria, Germany	0.43	6	1136 – 1155
<b>GN</b> , Gnadental	Untertauern, Salzburg, Austria	1.02	6	1049 – 1439
<b>GT</b> , Glemmtal	Saalbach-Hinterglemm, Salzburg, Austria	0.26	6	1181 – 1394

**Table A2.** Definitions of species aggregates (bryophytes and lichens) used in this study.

Aggregate	Reference
<b>Vascular plants</b>	
<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	Welten & Sutter (1982)
<i>Campanula rotundifolia</i> aggr.	Fischer & Gottschlich (2005)
<b>Bryophytes</b>	
<i>Anomobryum concinnatum</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Bryum caespiticium</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Bryum algovicum</i> Müll.Hal., <i>B. archangelicum</i> Bruch & Schimp., <i>B. caespiticium</i> Hedw., <i>B. creberrimum</i> Taylor, <i>B. intermedium</i> (Brid.) Blandow, <i>B. longisetum</i> Schwägr., <i>B. pallescens</i> Schwägr. and <i>B. salinum</i> Limpr.
<i>Bryum capillare</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Bryum subapiculatum</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Calypogeia muelleriana</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Campylium stellatum</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Campylium protensum</i> (Brid.) Kindb. and <i>C. stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O.Jensen
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Conocephalum conicum</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Fissidens bryoides</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Hypnum cupressiforme</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Pellia epiphylla</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Plagiochila asplenioides</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Plagiomnium affine</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Racomitrium canescens</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Racomitrium heterostichum</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Radula complanata</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Radula complanata</i> (L.) Dumort. and <i>R. lindenbergiana</i> C.Hartm.
<i>Schistidium apocarpum</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Syntrichia ruralis</i> aggr.	Meier et al. (2013)
<i>Tayloria serrata</i> aggr.	Unpublished aggregate including <i>Tayloria serrata</i> (Hedw.) Bruch & Schimp. and <i>T. tenuis</i> (Dicks.) Schimp.

## References

- Fischer MA, Gottschlich G (2005) Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. Land Oberösterreich, OÖ Landesmuseen
- Meier MK, Urmi E, Schnyder N, Bergamini A, Hofmann H (2013) Checkliste der Schweizer Moose. [http://www.nism.uzh.ch/download/checkliste/Checkliste\\_CH\\_Moose\\_2013.pdf](http://www.nism.uzh.ch/download/checkliste/Checkliste_CH_Moose_2013.pdf).
- Welten M, Sutter HCR (1982) Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. Springer

**Table A3.** Complete species list. Vascular plant species and bryophyte species recorded in sycamore maple wooded pastures at six sites in the northern Alps. Eg epigeic; ep epiphytic; ex epixylic; el epilithic; uc unclassified.

Vascular plants	
<i>Acer pseudoplatanus</i> L.	<i>Cardamine hirsuta</i> L.
<i>Achillea millefolium</i> aggr.	<i>Cardamine pentaphyllos</i> (L.) Crantz
<i>Acinos alpinus</i> (L.) Moench	<i>Cardamine pratensis</i> L.
<i>Aconitum napellus</i> aggr. sensu K. Lauber & G. Wagner	<i>Carduus defloratus</i> L. s.l.
<i>Aconitum variegatum</i> L. s.l.	<i>Carduus nutans</i> L. s.l.
<i>Adenostyles alliariae</i> (Gouan) A. Kern.	<i>Carex capillaris</i> L.
<i>Adoxa moschatellina</i> L.	<i>Carex caryophyllea</i> Latourr.
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	<i>Carex davalliana</i> Sm.
<i>Agrostis capillaris</i> L.	<i>Carex echinata</i> Murray
<i>Ajuga reptans</i> L.	<i>Carex cf. ericetorum</i> Pollich
<i>Alchemilla alpina</i> aggr. sensu K. Lauber & G. Wagner	<i>Carex ferruginea</i> Scop.
<i>Alchemilla vulgaris</i> aggr.	<i>Carex flacca</i> Schreb.
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	<i>Carex flava</i> L.
<i>Antennaria cf. dioica</i> (L.) Gaertn.	<i>Carex hirta</i> L.
<i>Anthoxanthum alpinum</i> Á. & D. Löve	<i>Carex leporina</i> L.
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	<i>Carex montana</i> L.
<i>Anthriscus sylvestris</i> (L.) Hoffm.	<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard
<i>Anthyllis vulneraria</i> L. s.l.	<i>Carex ornithopoda</i> Willd.
<i>Aposeris foetida</i> (L.) Less.	<i>Carex pallescens</i> L.
<i>Aquilegia atrata</i> W. D. J. Koch	<i>Carex panicea</i> L.
<i>Arabis alpina</i> L. s.str.	<i>Carex paniculata</i> L.
<i>Arabis bellidifolia</i> subsp. <i>stellulata</i> (Bertol.) Greuter & Burdet	<i>Carex pilulifera</i> L.
<i>Arabis ciliata</i> Clairv.	<i>Carex sempervirens</i> Vill.
<i>Arabis hirsuta</i> (L.) Scop.	<i>Carex spicata</i> Huds.
<i>Arnica montana</i> L.	<i>Carex sylvatica</i> Huds.
<i>Asplenium trichomanes</i> L.	<i>Carlina acaulis</i> L. s.str.
<i>Aster bellidiastrum</i> (L.) Scop.	<i>Carlina acaulis</i> subsp. <i>caulescens</i> (Lam.) Schübl. & G. Martens
<i>Astragalus alpinus</i> L.	<i>Carum carvi</i> L.
<i>Astrantia major</i> L.	<i>Centaurea jacea</i> L. s.l.
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	<i>Centaurea jacea</i> L. s.str.
<i>Avena sativa</i> L. s.l.	<i>Centaurea montana</i> L.
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	<i>Centaurea pseudophrygia</i> C. A. Mey.
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	<i>Cerastium arvense</i> L. s.l.
<i>Bellis perennis</i> L.	<i>Cerastium fontanum</i> subsp. <i>vulgare</i> (Hartm.) Greuter & Burdet
<i>Blechnum spicant</i> (L.) Roth	<i>Chaerophyllum hirsutum</i> L.
<i>Blysmus compressus</i> (L.) Link	<i>Chaerophyllum villarsii</i> W. D. J. Koch
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	<i>Chrysosplenium alternifolium</i> L.
<i>Briza media</i> L.	<i>Cirsium acaule</i> Scop.
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	<i>Cirsium arvense</i> (L.) Scop.
<i>Caltha palustris</i> L.	<i>Cirsium erisithales</i> (Jacq.) Scop.
<i>Campanula barbata</i> L.	<i>Cirsium oleraceum</i> (L.) Scop.
<i>Campanula cochlearifolia</i> Lam.	<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.
<i>Campanula rhomboidalis</i> L.	<i>Clinopodium vulgare</i> L.
<i>Campanula rotundifolia</i> aggr.	<i>Coeloglossum viride</i> (L.) Hartm.
<i>Campanula rotundifolia</i> L.	<i>Crepis aurea</i> (L.) Cass.
<i>Campanula scheuchzeri</i> Vill.	<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench
<i>Campanula trachelium</i> L.	<i>Crepis pyrenaica</i> (L.) Greuter
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medik.	<i>Crocus albiflorus</i> Kit.
<i>Cardamine amara</i> L. s.l.	<i>Cynosurus cristatus</i> L.
	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.

*Dactylis glomerata* L.  
*Dactylorhiza maculata* aggr.  
*Danthonia decumbens* (L.) DC.  
*Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv.  
*Digitalis grandiflora* Mill.  
*Dryopteris filix-mas* (L.) Schott  
*Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.  
*Elymus repens* (L.) Gould  
*Epilobium alpestre* (Jacq.) Krock.  
*Epilobium alsinifolium* Vill.  
*Epilobium angustifolium* L.  
*Epilobium montanum* L.  
*Equisetum arvense* L.  
*Equisetum palustre* L.  
*Euphorbia dulcis* L.  
*Euphorbia stricta* L.  
*Euphrasia picta* Wimm. s.str.  
*Euphrasia rostkoviana* Hayne s.l.  
*Festuca altissima* All.  
*Festuca gigantea* (L.) Vill.  
*Festuca* cf. *halleri* aggr.  
*Festuca pratensis* Huds. s.l.  
*Festuca rubra* aggr.  
*Fragaria vesca* L.  
*Gagea lutea* (L.) Ker Gawl.  
*Galeopsis tetrahit* L.  
*Galium album* Mill.  
*Galium anisophyllum* Vill.  
*Galium mollugo* aggr.  
*Galium odoratum* (L.) Scop.  
*Galium palustre* L.  
*Galium* cf. *pumilum* Murray  
*Galium rotundifolium* L.  
*Galium uliginosum* L.  
*Gentiana acaulis* L.  
*Gentiana asclepiadea* L.  
*Gentiana aspera* Hegetschw.  
*Gentiana lutea* L.  
*Gentiana verna* L.  
*Geranium robertianum* L. s.str.  
*Geranium sylvaticum* L.  
*Geum rivale* L.  
*Geum urbanum* L.  
*Glechoma hederacea* L. s.str.  
*Glyceria notata* Chevall.  
*Gnaphalium sylvaticum* L.  
*Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br.  
*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman  
*Gymnocarpium robertianum* (Hoffm.) Newman  
*Helianthemum nummularium* (L.) Mill. s.l.  
*Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.  
*Heracleum sphondylium* L. s.l.  
*Hieracium lactucella* Wallr.  
*Hieracium murorum* L.  
*Hieracium pilosella* L.

*Hieracium prenanthoides* Vill.  
*Hieracium staticifolium* All.  
*Hippocrepis comosa* L.  
*Homogyne alpina* (L.) Cass.  
*Huperzia selago* (L.) Schrank & Mart.  
*Hypericum maculatum* Crantz s.str.  
*Hypochaeris radicata* L.  
*Juncus alpinoarticulatus* Chaix  
*Juncus bufonius* L.  
*Juncus compressus* Jacq.  
*Juncus effusus* L.  
*Juncus filiformis* L.  
*Juncus tenuis* Willd.  
*Juniperus communis* subsp. *alpina* Celak.  
*Knautia arvensis* (L.) Coult.  
*Knautia dipsacifolia* Kreutzer s.l.  
*Lamium galeobdolon* subsp. *montanum* (Pers.) Hayek  
*Lamium maculatum* (L.) L.  
*Lamium purpureum* L.  
*Laserpitium latifolium* L.  
*Lathyrus pratensis* L.  
*Leontodon autumnalis* L.  
*Leontodon hispidus* L. s.l.  
*Leucanthemum adustum* (W. D. J. Koch) Gremlí  
*Leucanthemum praecox* (Horvatic) Horvatic  
*Leucanthemum vulgare* aggr. auct. helv.  
*Leucanthemum vulgare* Lam.  
*Linum catharticum* L.  
*Listera ovata* (L.) R. Br.  
*Lolium perenne* L.  
*Lotus corniculatus* L. s.str.  
*Lupinus polyphyllus* Lindl.  
*Luzula campestris* (L.) DC.  
*Luzula luzulina* (Vill.) Dalla Torre & Sarnth.  
*Luzula luzuloides* (Lam.) Dandy & Wilmott s.str.  
*Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej.  
*Luzula sudetica* (Willd.) Schult.  
*Luzula sylvatica* (Huds.) Gaudin  
*Lycopodium clavatum* L. s.l.  
*Lysimachia nemorum* L.  
*Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt  
*Medicago lupulina* L.  
*Melampyrum sylvaticum* L.  
*Mentha arvensis* L.  
*Mentha longifolia* (L.) Huds.  
*Mercurialis perennis* L.  
*Moehringia muscosa* L.  
*Moehringia trinervia* (L.) Clairv.  
*Molinia caerulea* (L.) Moench  
*Mycelis muralis* (L.) Dumort.  
*Myosotis scorpioides* L.  
*Myosotis sylvatica* Hoffm.  
*Nardus stricta* L.  
*Oreopteris limbosperma* (All.) Holub  
*Origanum vulgare* L.



<i>Orobanche gracilis</i> Sm.	<i>Ranunculus nemorosus</i> aggr.
<i>Oxalis acetosella</i> L.	<i>Ranunculus repens</i> L.
<i>Paris quadrifolia</i> L.	<i>Ranunculus tuberosus</i> Lapeyr.
<i>Parnassia palustris</i> L.	<i>Ranunculus villarsii</i> DC.
<i>Petasites albus</i> (L.) Gaertn.	<i>Rhamnus alpina</i> L.
<i>Petasites hybridus</i> (L.) P. Gaertn. & al.	<i>Rhinanthus alectorolophus</i> (Scop.) Pollich
<i>Peucedanum ostruthium</i> (L.) W. D. J. Koch	<i>Rhinanthus glacialis</i> Personnat
<i>Phleum alpinum</i> L. nom. confusum	<i>Rosa glauca</i> Pourr.
<i>Phleum hirsutum</i> Honck.	<i>Rosa pendulina</i> L.
<i>Phleum pratense</i> L.	<i>Rubus idaeus</i> L.
<i>Phleum rhaeticum</i> (Humphries) Rauschert	<i>Rumex acetosa</i> L.
<i>Phyteuma betonicifolium</i> Vill.	<i>Rumex acetosella</i> L. s.str.
<i>Phyteuma orbiculare</i> L.	<i>Rumex alpestris</i> Jacq.
<i>Phyteuma spicatum</i> L.	<i>Rumex alpinus</i> L.
<i>Picea abies</i> (L.) H. Karst.	<i>Rumex obtusifolius</i> L.
<i>Pimpinella major</i> (L.) Huds.	<i>Sagina procumbens</i> L.
<i>Pimpinella saxifraga</i> L.	<i>Sagina saginoides</i> (L.) H. Karst.
<i>Pinguicula spec.</i>	<i>Salix appendiculata</i> Vill.
<i>Plantago alpina</i> L.	<i>Salix caprea</i> L.
<i>Plantago atrata</i> Hoppe s.str.	<i>Sambucus nigra</i> L.
<i>Plantago lanceolata</i> L.	<i>Sambucus racemosa</i> L.
<i>Plantago major</i> L. s.str.	<i>Sanguisorba minor</i> Scop. s.str.
<i>Plantago media</i> L.	<i>Sanicula europaea</i> L.
<i>Poa alpina</i> L.	<i>Saxifraga cuneifolia</i> L.
<i>Poa annua</i> L.	<i>Saxifraga rotundifolia</i> L.
<i>Poa nemoralis</i> L.	<i>Scabiosa lucida</i> Vill.
<i>Poa pratensis</i> L.	<i>Sedum annuum</i> L.
<i>Poa supina</i> Schrad.	<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Schrank & Mart.
<i>Poa trivialis</i> L. s.str.	<i>Senecio alpinus</i> (L.) Scop.
<i>Polygala alpestris</i> Rchb.	<i>Senecio ovatus</i> (P. Gaertn. & al.) Willd.
<i>Polygala amarella</i> Crantz	<i>Senecio paludosus</i> L.
<i>Polygala chamaebuxus</i> L.	<i>Sesleria caerulea</i> (L.) Ard.
<i>Polygala vulgaris</i> L. s.str.	<i>Silene dioica</i> (L.) Clairv.
<i>Polygonatum verticillatum</i> (L.) All.	<i>Silene flos-cuculi</i> (L.) Clairv.
<i>Polygonum aviculare</i> aggr.	<i>Silene nutans</i> L. s.str.
<i>Polygonum bistorta</i> L.	<i>Silene vulgaris</i> (Moench) Garcke s.str.
<i>Polygonum viviparum</i> L.	<i>Soldanella alpina</i> L.
<i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth	<i>Solidago virgaurea</i> L. s.str.
<i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth	<i>Sorbus aria</i> (L.) Crantz
<i>Potentilla anserina</i> L.	<i>Sorbus aucuparia</i> L.
<i>Potentilla aurea</i> L.	<i>Stachys alpina</i> L.
<i>Potentilla crantzii</i> (Crantz) Fritsch	<i>Stachys sylvatica</i> L.
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rausch.	<i>Stellaria alsine</i> Grimm
<i>Potentilla reptans</i> L.	<i>Stellaria graminea</i> L.
<i>Prenanthes purpurea</i> L.	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.
<i>Primula elatior</i> (L.) L. s.str.	<i>Stellaria nemorum</i> L. s.str.
<i>Primula veris</i> L. s.str.	<i>Taraxacum officinale</i> aggr.
<i>Prunella vulgaris</i> L.	<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.
<i>Pseudorchis albida</i> (L.) Á. & D. Löve	<i>Thesium alpinum</i> L.
<i>Ranunculus aconitifolius</i> L.	<i>Thymus praecox</i> subsp. <i>polytrichus</i> (Borbás) Jalas
<i>Ranunculus acris</i> L. s.str.	<i>Thymus pulegioides</i> L. s.str.
<i>Ranunculus alpestris</i> L.	<i>Tragopogon pratensis</i> subsp. <i>orientalis</i> (L.) Celak.
<i>Ranunculus lanuginosus</i> L.	<i>Trichophorum cespitosum</i> (L.) Hartm.
<i>Ranunculus montanus</i> aggr.	<i>Trifolium badium</i> Schreb.
<i>Ranunculus montanus</i> Willd.	<i>Trifolium medium</i> L.

<i>Trifolium montanum</i> L.	
<i>Trifolium pratense</i> L. s.str.	
<i>Trifolium repens</i> L. s.l.	
<i>Triglochin palustris</i> L.	
<i>Trisetum flavescens</i> (L.) P. Beauv.	
<i>Trollius europaeus</i> L.	
<i>Tussilago farfara</i> L.	
<i>Urtica dioica</i> L.	
<i>Urtica urens</i> L.	
<i>Vaccinium gaultherioides</i> Bigelow	
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	
<i>Valeriana dioica</i> L.	
<i>Valeriana officinalis</i> aggr.	
<i>Veratrum album</i> L. s.l.	
<i>Veratrum album</i> L. s.str.	
<i>Veronica beccabunga</i> L.	
<i>Veronica chamaedrys</i> L.	
<i>Veronica filiformis</i> Sm.	
<i>Veronica montana</i> L.	
<i>Veronica officinalis</i> L.	
<i>Veronica serpyllifolia</i> L. s.str.	
<i>Veronica urticifolia</i> Jacq.	
<i>Vicia cracca</i> L. s.str.	
<i>Vicia sepium</i> L.	
<i>Viola biflora</i> L.	
<i>Viola canina</i> L. s.str.	
<i>Viola hirta</i> L.	
<i>Viola palustris</i> L.	
<i>Viola reichenbachiana</i> Boreau	
<i>Viola riviniana</i> Rchb.	
<i>Willemetia stipitata</i> (Jacq.) Dalla Torre	
<b>Bryophytes</b>	<b>Habitat</b>
<i>Abietinella abietina</i> (Hedw.) M.Fleisch.	eg
<i>Amblystegium confervoides</i> (Brid.) Schimp.	el
<i>Amblystegium serpens</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Amblystegium subtile</i> (Hedw.) Schimp.	ep
<i>Andreaea rupestris</i> Hedw.	el
<i>Anoetangium aestivum</i> (Hedw.) Mitt.	el
<i>Anomobryum concinnatum</i> aggr.	el
<i>Anomobryum julaceum</i> (G.Gaertn. & al.) Schimp.	el
<i>Anomodon rugelii</i> (Müll.Hal.) Keissl.	el
<i>Antitrichia curtispindula</i> (Hedw.) Brid.	ep
<i>Atrichum undulatum</i> (Hedw.) P.Beauv.	eg
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.	eg
<i>Barbilophozia barbata</i> (Schreb.) Loeske	eg
<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske	eg
<i>Barbula convoluta</i> Hedw.	eg
<i>Barbula unguiculata</i> Hedw.	eg
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (L.) Dumort. subsp. <i>trichophyllum</i>	ex
<i>Blindia acuta</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	el
<i>Brachytheciastrum velutinum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	eg

<i>Brachythecium albicans</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Brachythecium campestre</i> (Müll.Hal.) Schimp.	eg
<i>Brachythecium geheebii</i> Milde	el
<i>Brachythecium glareosum</i> (Spruce) Schimp.	eg
<i>Brachythecium mildeanum</i> (Schimp.) Schimp.	eg
<i>Brachythecium rivulare</i> Schimp.	eg
<i>Brachythecium rutabulum</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Brachythecium salebrosum</i> (F.Weber & D.Mohr) Schimp.	eg
<i>Brachythecium tommasinii</i> (Boulay) Ignatov & Huttunen	el
<i>Bryoerythrophyllum ferruginascens</i> (Stirt.) Giacom.	eg
<i>Bryoerythrophyllum recurvirostrum</i> (Hedw.) P.C.Chen	eg
<i>Bryum archangelicum</i> Bruch & Schimp.	eg
<i>Bryum argenteum</i> Hedw.	eg
<i>Bryum caespiticium</i> aggr.	eg
<i>Bryum caespiticium</i> Hedw.	eg
<i>Bryum capillare</i> aggr.	uc
<i>Bryum capillare</i> Hedw.	eg
<i>Bryum creberrimum</i> Taylor	eg
<i>Bryum dichotomum</i> Hedw.	eg
<i>Bryum elegans</i> Nees	el
<i>Bryum klinggraeffii</i> Schimp.	eg
<i>Bryum moravicum</i> Podp.	ep
<i>Bryum cf. pallens</i> Sw. ex anon.	eg
<i>Bryum pseudotriquetrum</i> (Hedw.) G.Gaertn. & al.	eg
<i>Bryum cf. radiculosum</i> Brid.	eg
<i>Bryum riparium</i> I.Hagen	eg
<i>Bryum rubens</i> Mitt.	eg
<i>Bryum subapiculatum</i> aggr.	eg
<i>Bryum violaceum</i> Crundw. & Nyholm	eg
<i>Bryum weigeli</i> Spreng.	eg
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske	eg
<i>Calliergonella lindbergii</i> (Mitt.) Hedenäs	eg
<i>Calypogeia azurea</i> Stotler & Crotz	eg
<i>Calypogeia fissa</i> (L.) Raddi	eg
<i>Calypogeia muelleriana</i> (Schiffn.) Müll.Frib.	eg
<i>Calypogeia muelleriana</i> aggr.	eg
<i>Calypogeia neesiana</i> (C.Massal. & Carestia) Müll.Frib.	eg
<i>Campyliadelphus chrysophyllus</i> (Brid.) R.S.Chopra	eg
<i>Campylium protensum</i> (Brid.) Kindb.	eg
<i>Campylium stellatum</i> (Hedw.) Lange & C.E.O.Jensen	eg
<i>Campylium stellatum</i> aggr.	eg
<i>Campylophyllum calcareum</i> (Crundw. & Nyholm) Hedenäs	eg
<i>Campylophyllum halleri</i> (Hedw.) M.Fleisch.	el
<i>Campylopus subulatus</i> Milde	eg
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort.	eg
<i>Cephaloziella divaricata</i> (Sm.) Schiffn.	eg

<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.	eg	<i>Gymnomitrium concinnatum</i> (Lightf.) Corda	el
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Hoffm.) Dumort.	eg	<i>Gymnostomum calcareum</i> Nees & Hornsch.	el
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> (L.) Corda	eg	<i>Hedwigia ciliata</i> (Hedw.) P.Beauv.	el
<i>Chiloscyphus polyanthos</i> aggr.	eg	<i>Homalothecium lutescens</i> (Hedw.) H.Rob.	eg
<i>Cirriphyllum piliferum</i> (Hedw.) Grout	eg	<i>Homalothecium philippeanum</i> (Spruce) Schimp.	el
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	eg	<i>Homalothecium sericeum</i> (Hedw.) Schimp.	el
<i>Conocephalum conicum</i> (L.) Dumort.	eg	<i>Homomallium incurvatum</i> (Brid.) Loeske	el
<i>Conocephalum conicum</i> aggr.	eg	<i>Hygroamblystegium varium</i> (Hedw.) Mönk.	eg
<i>Conocephalum salebrosum</i> Szweyk. & al.	eg	<i>Hygrohypnum luridum</i> (Hedw.) Jenn.	el
<i>Cratoneuron filicinum</i> (Hedw.) Spruce	eg	<i>Hylocomiastrum pyrenaicum</i> (Spruce) M.Fleisch.	eg
<i>Ctenidium molluscum</i> (Hedw.) Mitt.	el	<i>Hylocomiastrum umbratum</i> (Hedw.) M.Fleisch.	eg
<i>Dichodontium palustre</i> (Dicks.) M.Stech	eg	<i>Hylocomium splendens</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Dichodontium pellucidum</i> (Hedw.) Schimp.	el	cf. <i>Hymenostylium spec.</i> Brid.	uc
<i>Dicranella heteromalla</i> (Hedw.) Schimp.	eg	<i>Hypnum cupressiforme</i> aggr.	uc
<i>Dicranella schreberiana</i> (Hedw.) Dixon	eg	<i>Hypnum cupressiforme</i> Hedw.	eg
<i>Dicranella staphylina</i> H.Whitehouse	eg	<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>resupinatum</i> (Taylor) Schimp.	el
<i>Dicranella varia</i> (Hedw.) Schimp.	eg	<i>Hypnum recurvatum</i> (Lindb. & Arnell) Kindb.	el
<i>Dicranoweisia crispula</i> (Hedw.) Milde	el	<i>Hypnum sauteri</i> Schimp.	el
<i>Dicranum</i> cf. <i>fuscescens</i> Sm.	uc	<i>Hypnum vaucheri</i> Lesq.	el
<i>Dicranum montanum</i> Hedw.	ex	<i>Isopterygiopsis muelleriana</i> (Schimp.) Z.Iwats.	eg
<i>Dicranum polysetum</i> Sw. ex anon.	eg	<i>Isopterygiopsis pulchella</i> (Hedw.) Z.Iwats.	eg
<i>Dicranum scoparium</i> Hedw.	eg	<i>Isothecium alopecuroides</i> (Dubois) Isov.	ep
<i>Dicranum spadiceum</i> J.E.Zetterst.	eg	<i>Jungermannia atrovirens</i> Dumort.	el
<i>Didymodon fallax</i> (Hedw.) R.H.Zander	eg	<i>Jungermannia gracillima</i> Sm.	eg
<i>Didymodon ferrugineus</i> (Besch.) M.O.Hill	eg	<i>Leiocollea collaris</i> (Nees) Schljakov	eg
<i>Didymodon rigidulus</i> Hedw.	el	<i>Leiocollea heterocolpos</i> (Hartm.) H.Buch	eg
<i>Distichum capillaceum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	eg	<i>Lepidozia reptans</i> (L.) Dumort.	ex
<i>Ditrichum flexicaule</i> (Schwägr.) Hampe	eg	<i>Lescurea saxicola</i> (Schimp.) Molendo	el
<i>Ditrichum heteromallum</i> (Hedw.) E.Britton	eg	<i>Leucodon sciuroides</i> (Hedw.) Schwägr.	ep
<i>Ditrichum pusillum</i> (Hedw.) Hampe	eg	<i>Lophocollea bidentata</i> (L.) Dumort.	eg
<i>Drepanocladus aduncus</i> (Hedw.) Warnst.	eg	<i>Lophocollea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.	ex
<i>Encalypta streptocarpa</i> Hedw.	el	<i>Lophocollea minor</i> Nees	eg
<i>Encalypta vulgaris</i> Hedw.	eg	<i>Lophozia obtusa</i> (Lindb.) A.Evans	eg
<i>Entodon concinnus</i> (De Not.) Paris	eg	<i>Lophozia ventricosa</i> (Dicks.) Dumort.	eg
<i>Ephemerum minutissimum</i> Lindb.	eg	<i>Marchantia polymorpha</i> L.	eg
<i>Eurhynchium angustirete</i> (Broth.) T.J.Kop.	eg	<i>Marchantia polymorpha</i> subsp. <i>montivagans</i> Bischl. & Boissel.-Dub.	eg
<i>Fissidens adianthoides</i> Hedw.	eg	<i>Metzgeria furcata</i> (L.) Dumort.	ep
<i>Fissidens bryoides</i> aggr.	uc	<i>Mnium lycopodioides</i> Schwägr.	eg
<i>Fissidens bryoides</i> Hedw.	eg	<i>Mnium marginatum</i> (Dicks.) P.Beauv.	eg
<i>Fissidens crispus</i> Mont.	eg	<i>Mnium spinosum</i> (Voit) Schwägr.	eg
<i>Fissidens dubius</i> P.Beauv.	el	<i>Mnium stellare</i> Hedw.	eg
<i>Fissidens exilis</i> Hedw.	eg	<i>Mnium thomsonii</i> Schimp.	eg
<i>Fissidens gracilifolius</i> Brugg.-Nann. & Nyholm	el	<i>Orthotrichum alpestre</i> Bruch & Schimp.	ep
<i>Fissidens gymnanthus</i> Buse	ex	<i>Orthotrichum anomalum</i> Hedw.	el
<i>Fissidens taxifolius</i> Hedw.	eg	<i>Orthotrichum obtusifolium</i> Brid.	ep
<i>Fissidens viridulus</i> (Sw. ex anon.) Wahlenb.	eg	<i>Orthotrichum rupestre</i> Schwägr.	el
<i>Fossombronia</i> cf. <i>pusilla</i> (L.) Nees	eg	<i>Oxyrrhynchium hians</i> (Hedw.) Loeske	eg
<i>Grimmia alpestris</i> (F.Weber & D.Mohr) Schleich.	el	<i>Oxystegus tenuirostris</i> (Hook. & Taylor) A.J.E.Sm.	eg
<i>Grimmia elatior</i> Bals.-Criv. & De Not.	el	<i>Palustriella commutata</i> (Hedw.) Ochyra	eg
<i>Grimmia elongata</i> Kaulf.	el	<i>Palustriella decipiens</i> (De Not.) Ochyra	eg
<i>Grimmia hartmanii</i> Schimp.	el	<i>Paraleucobryum longifolium</i> (Hedw.) Loeske	el
<i>Grimmia longirostris</i> Hook.	el	<i>Paraleucobryum sauteri</i> (Bruch & Schimp.) Loeske	ep
<i>Grimmia muehlenbeckii</i> Schimp.	el	<i>Pedinophyllum interruptum</i> (Nees) Kaal.	eg
<i>Grimmia reflexidens</i> Müll.Hal.	el		

<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda	eg	<i>Racomitrium aciculare</i> (Hedw.) Brid.	el
<i>Pellia epiphylla</i> aggr.	eg	<i>Racomitrium affine</i> (F.Weber & D.Mohr) Lindb.	el
<i>Pellia neesiana</i> (Gottsche) Limpr.	eg	<i>Racomitrium canescens</i> (Hedw.) Brid.	eg
<i>Phascum cuspidatum</i> Hedw.	eg	<i>Racomitrium canescens</i> aggr.	eg
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.	eg	<i>Racomitrium elongatum</i> Frisvoll	eg
<i>Philonotis tomentella</i> Molendo	eg	<i>Racomitrium ericoides</i> (Brid.) Brid.	eg
<i>Physcomitrium pyriforme</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	eg	<i>Racomitrium fasciculare</i> (Hedw.) Brid.	el
<i>Plagiochila asplenioides</i> aggr.	eg	<i>Racomitrium heterostichum</i> aggr.	el
<i>Plagiochila porelloides</i> (Nees) Lindenb.	el	<i>Racomitrium macounii</i> subsp. <i>alpinum</i> (E.Lawton) Frisvoll	el
<i>Plagiomnium affine</i> (Funck) T.J.Kop.	eg	<i>Racomitrium microcarpon</i> (Hedw.) Brid.	el
<i>Plagiomnium affine</i> aggr.	eg	<i>Racomitrium sudeticum</i> (Funck) Bruch & Schimp.	el
<i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	ex	<i>Radula complanata</i> (L.) Dumort.	ep
<i>Plagiomnium elatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	eg	<i>Radula complanata</i> aggr.	uc
<i>Plagiomnium ellipticum</i> (Brid.) T.J.Kop.	eg	<i>Radula lindenbergiana</i> C.Hartm.	el
<i>Plagiomnium medium</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.	eg	<i>Rhizomnium punctatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	ex
<i>Plagiomnium rostratum</i> (Schrad.) T.J.Kop.	eg	<i>Rhodobryum roseum</i> (Hedw.) Limpr.	eg
<i>Plagiomnium undulatum</i> (Hedw.) T.J.Kop.	eg	<i>Rhynchostegiella tenella</i> (Dicks.) Limpr.	el
<i>Plagiothecium cavifolium</i> (Brid.) Z.Iwats.	eg	<i>Rhynchostegium murale</i> (Hedw.) Schimp.	el
<i>Plagiothecium curvifolium</i> Limpr.	eg	<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (Hedw.) Warnst.	eg
<i>Plagiothecium denticulatum</i> (Hedw.) Schimp.	ex	<i>Rhytidiadelphus squarrosus</i> (Hedw.) Warnst.	eg
<i>Plagiothecium laetum</i> Schimp.	ep	<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i> (Lindb.) T.J.Kop.	eg
<i>Platydictya jungermannioides</i> (Brid.) H.A.Crum	el	<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i> (Hedw.) Warnst.	eg
<i>Pleuridium subulatum</i> (Hedw.) Rabenh.	eg	<i>Rhytidium rugosum</i> (Hedw.) Kindb.	eg
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	eg	<i>Riccardia palmata</i> (Hedw.) Carruth.	ex
<i>Pogonatum urnigerum</i> (Hedw.) P.Beauv.	eg	<i>Riccia sorocarpa</i> Bisch.	eg
<i>Pohlia camptotrachela</i> (Renauld & Cardot) Broth.	eg	<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske	eg
<i>Pohlia cruda</i> (Hedw.) Lindb.	eg	<i>Scapania aequiloba</i> (Schwägr.) Dumort.	el
<i>Pohlia drummondii</i> (Müll.Hal.) A.L.Andrews	eg	<i>Scapania cf. curta</i> (Mart.) Dumort.	uc
<i>Pohlia elongata</i> Hedw.	eg	<i>Scapania irrigua</i> (Nees) Nees	eg
<i>Pohlia flexuosa</i> Hook.	eg	<i>Schistidium apocarpum</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	el
<i>Pohlia longicolla</i> (Hedw.) Lindb.	eg	<i>Schistidium apocarpum</i> aggr.	el
<i>Pohlia lutescens</i> (Limpr.) H.Lindb.	eg	<i>Schistidium crassipilum</i> H.H.Blom	el
<i>Pohlia melanodon</i> (Brid.) A.J.Shaw	eg	<i>Schistidium dupretii</i> (Thér.) W.A.Weber	el
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.	eg	<i>Schistidium elegantulum</i> H.H.Blom	el
<i>Pohlia wahlenbergii</i> (F.Weber & D.Mohr) A.L.Andrews	eg	<i>Schistidium lancifolium</i> (Kindb.) H.H.Blom	el
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	eg	<i>Schistidium papillosum</i> Culm.	el
<i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L.Sm.	eg	<i>Schistidium pruinosum</i> (Schimp.) G.Roth	el
<i>Polytrichum juniperinum</i> Hedw.	eg	<i>Schistidium pulchrum</i> H.H.Blom	el
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	eg	<i>Schistidium robustum</i> (Nees & Hornsch.) H.H.Blom	el
<i>Porella platyphylla</i> (L.) Pfeiff.	ep	<i>Schistidium trichodon</i> (Brid.) Poelt	el
<i>Preissia quadrata</i> (Scop.) Nees	eg	<i>Schistidium trichodon</i> var. <i>nutans</i> H.H.Blom	el
<i>Pseudoleskea incurvata</i> (Hedw.) Loeske	el	<i>Sciuro-Hypnum populeum</i> (Hedw.) Ignatov & Huttunen	el
<i>Pseudoleskeella catenulata</i> (Schrad.) Kindb.	el	<i>Sciuro-Hypnum reflexum</i> (Starke) Ignatov & Huttunen	eg
<i>Pseudoleskeella nervosa</i> (Brid.) Nyholm	ep	<i>Sciuro-Hypnum starkei</i> (Brid.) Ignatov & Huttunen	eg
<i>Pseudotaxiphyllum cf. elegans</i> (Brid.) Z.Iwats.	eg	<i>Seligeria pusilla</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	el
<i>Pterigynandrum filiforme</i> Hedw.	ep	<i>Seligeria recurvata</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	el
<i>Ptilidium ciliare</i> (L.) Hampe	eg	<i>Syntrichia norvegica</i> F.Weber	el
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (Weber) Vain.	ex	<i>Syntrichia ruralis</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr	ep
<i>Ptilium crista-castrensis</i> (Hedw.) De Not.	eg	<i>Syntrichia ruralis</i> aggr.	uc
<i>Ptychodium plicatum</i> (F.Weber & D.Mohr) Schimp.	el		
<i>Pylaisia polyantha</i> (Hedw.) Schimp.	ep		

<i>Syntrichia virescens</i> (De Not.) Ochyra	ep
<i>Tayloria rudolphiana</i> (Garov.) Bruch & Schimp.	ep
<i>Tayloria serrata</i> (Hedw.) Bruch & Schimp.	eg
<i>Tayloria serrata</i> aggr.	eg
<i>Tetraphis pellucida</i> Hedw.	ex
<i>Thamnobryum neckeroides</i> (Hook.) E.Lawton	el
<i>Thuidium assimile</i> (Mitt.) A.Jaeger	eg
<i>Thuidium delicatulum</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Thuidium recognitum</i> (Hedw.) Lindb.	eg
<i>Thuidium tamariscinum</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Tortella bambergieri</i> (Schimp.) Broth.	el
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	el
<i>Tortula hoppeana</i> (Schultz) Ochyra	eg
<i>Tortula subulata</i> Hedw.	eg
<i>Tortula truncata</i> (Hedw.) Mitt.	eg
<i>Trichodon cylindricus</i> (Hedw.) Schimp.	eg
<i>Trichostomum brachydontium</i> Bruch	el
<i>Trichostomum crispulum</i> Bruch	el
<i>Tritomaria quinquedentata</i> (Huds.) H.Buch	el
<i>Weissia controversa</i> Hedw.	eg
<i>Weissia rostellata</i> (Brid.) Lindb.	eg
<i>Weissia squarrosa</i> (Nees & Hornsch.) Müll.Hal.	eg
<i>Weissia wimmeriana</i> (Sendtn.) Bruch & Schimp.	eg

**Table A4.** Species richness (alpha-diversity) and number of unique species found in 48 tree-plots (T) and 96 pasture-plots (P) in sycamore maple wooded pastures. Minima (Min), maxima (Max) and medians ( $\tilde{x}$ ).

	Alpha-diversity						Number of unique species					
	Min <sub>T</sub>	Max <sub>T</sub>	$\tilde{x}_T$	Min <sub>P</sub>	Max <sub>P</sub>	$\tilde{x}_P$	Min <sub>T</sub>	Max <sub>T</sub>	$\tilde{x}_T$	Min <sub>P</sub>	Max <sub>P</sub>	$\tilde{x}_P$
<b>All species</b>	19	122	<b>66.50</b>	24	116	<b>63.00</b>	8	49	<b>27.00</b>	3	32	<b>14.00</b>
<b>Vascular plants</b>	17	74	<b>39.50</b>	19	70	<b>40.00</b>	3	28	<b>14.50</b>	1	20	<b>6.25</b>
<b>Bryophytes</b>	2	48	<b>27.00</b>	5	60	<b>23.25</b>	1	25	<b>13.00</b>	0	18	<b>6.50</b>
<b>Epigeic</b>	1	35	<b>16.00</b>	3	38	<b>17.75</b>	0	14	<b>7.00</b>	0	13	<b>4.25</b>
<b>Non-epigeic</b>	0	25	<b>10.00</b>	0	20	<b>5.00</b>	0	13	<b>5.00</b>	0	8	<b>1.50</b>
<b>Epilithic</b>	0	16	<b>6.00</b>	0	17	<b>4.25</b>	0	11	<b>3.00</b>	0	7	<b>1.00</b>
<b>Epiphytic</b>	0	8	<b>2.00</b>	0	5	<b>0.00</b>	0	6	<b>1.50</b>	0	1	<b>0.00</b>
<b>Epixylic</b>	0	4	<b>1.00</b>	0	4	<b>0.00</b>	0	4	<b>0.00</b>	0	4	<b>0.00</b>

**Table A5.** Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in sycamore maple wooded pastures at small spatial scales. The number of species recorded on 48 trees and in ring-shaped ground plots, each 30 m<sup>2</sup> in area, located under the trees are listed. Mean, standard deviation (SD), minimum and maximum are shown.

	<b>Mean</b>	<b>SD</b>	<b>Min</b>	<b>Max</b>
<b>Vascular plants</b>	44.17	12.59	21	76
<b>Bryophytes</b>	46.88	11.86	17	77
<b>Lichens</b>	44.88	7.78	25	67
<b>Total</b>	135.92	22.82	84	180



**Fig. A1.** Severe disturbance by cattle trampling under a sycamore maple tree in an intensively managed pasture at the site Reichenbachtal (BE, Bern, Switzerland).







# Chapter 4

## **Die Kulturgeschichte der Bergahornweiden (The cultural history of sycamore maple wooded pastures)**

Thomas Kiebacher, Ariel Bergamini, Christoph Scheidegger & Matthias Bürgi

*Will be published as a chapter in:*

Bergahornweiden im Alpenraum:  
Biodiversität, Kulturgeschichte und Rudolphis Trompetenmoos  
Bristol-Schriftenreihe, Haupt



## Die Kulturgeschichte der Bergahornweiden

Thomas Kiebacher<sup>1\*</sup>, Ariel Bergamini<sup>1</sup>, Christoph Scheidegger<sup>1</sup> & Matthias Bürgi<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

\* Corresponding author: thomas.kiebacher@wsl.ch.; phone: +41 447 39 2566; fax: +41 44 7392 215

### English summary: The cultural history of sycamore maple wooded pastures

Sycamore maple wooded pastures are a traditional agricultural system of the Alps, but so far they were not recognised as a distinct land management type. Their distribution as well as their historical and cultural evolution was widely unknown.

To evaluate the actual status of this sylvo-pastoral system in relation to its historical importance and its spatial and structural evolution, the following questions were addressed: 1) Where do sycamore maple wooded pastures occur in the Alps and in adjacent regions? 2) How did they originate, how were they maintained and what was their spatial and structural evolution in the last 100 years? 3) Are there regional differences in management of the pastures and particularly in the use of the trees (past and present)? 4) How do people perceive and appreciate the sycamore maple trees on the pastures (past and present)?

At first it was necessary to assess the geographical distribution and occurrence of sycamore maple wooded pastures. This was accomplished by conducting a literature review, making requests at local authorities (e.g. forestry departments) and by posting calls for advises on web pages of nature organisations. The results of this preliminary study formed the basis for the selection of the study sites and the further examinations. Eventually, six study sites were selected, spread over the area of occurrence of sycamore maple wooded pastures in the Alps. Each site comprised a valley with abundant sycamore maple wooded pastures. Three sites were located in Austria, one in Germany and two in Switzerland. To answer the questions 2-4 listed above, oral history interviews were performed and further information was derived from literature research. In total 22 time witnesses such as farmers and other people familiar with the agricultural practices of the region were interviewed (2-6 persons per site).

#### Distribution

The evaluation of the information provided by about 100 sources (books, persons, institutions) revealed that in the Alps sycamore maple wooded pastures are mostly limited

to montane regions of the northern Alps (Austria, France and Switzerland). This restricted distribution is most likely related to the humid conditions in this region which are very favourable to sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) (Hegi 1975). Outside the Alps, some sites where sycamore maple wooded pastures occur were reported from the Jura Mountains (France and Switzerland) and from the Auvergne province (France).

#### Origin, maintenance and spatial and structural evolution

Regarding the origin and the maintenance of the trees on the pastures no clear result was obtained. Only few time witnesses reported trees to be planted and protected from the grazing animals while trees were young. Most of the time witnesses only speculated about the origin of the trees and the statements were frequently ambiguous or contradictory among persons even for the same site. However, it seems that within approximately the last 100 years hardly any specific maintenance practises were applied to the trees (except at the site Grosser Ahornboden) and that regeneration of trees occurred mostly spontaneously. Here further research is needed, e.g. by conducting a more detailed literature research including local archives. The site Grosser Ahornboden (Tirol, Austria) is a special case: This site is protected since 1928 and since 1962 young trees are planted there for conservation purposes (Czell et al. 1966, Sonntag and Straubinger 2014).

Within the last 100 years the area occupied with sycamore maple wooded pastures generally decreased or remained constant. In Austria and Germany, the abandonment of wood pasture and the separation of agricultural and forestry land-uses, which took place between 1960 and 1970, lead to structural and compositional changes (see Kirby and Watkins 2015). On patches declared as pasture, coniferous trees which grew intermixed within the sycamore stands were cut, and patches which were declared forest developed into mixed forest stands. In Switzerland this process took place much earlier, i.e. at the beginning of the 20<sup>th</sup> century (the correspondent declaration dates back to 1874; Mayer et al. 2004), hence the time witnesses could not report on how it affected the sycamore maple wooded pastures in Switzerland. Recently in the European Union restoration of abandoned mountain pastures, has been promoted by the payment of subsidies for the maintenance and conservation of mountain pasture areas (European Commission 2013). Coniferous trees which colonize abandoned mountain pastures areas are cut while deciduous trees are usually retained. Hence, although sycamore maple wooded pastures were not explicitly addressed, they were positively affected by these policies.

#### Management and the use of the trees

Generally, management intensity (especially fertilisation) increased over the last 100 years. Locally, however, at unfavourable or hardly accessible sites it decreased. The number of grazing animals remained more or less constant at most of the sites but the variety of animals markedly decreased. Today, sycamore maple wooded pastures are nearly exclusively grazed by cattle. The major changes in management took place in the 1960s and 1970s with the mechanisation of agricultural practices and the building of roads.

As reported from all sites, the main function of the sycamore maple trees was to provide shelter for grazing animals. The main use of the trees was to collect the leaves and to use them as litter in the stables. At the sites in Switzerland this practice was economically important and controlled by strong regulations. At the sites in Austria and Germany it was less important. There, the gathering of sycamore maple leaves was mainly performed on pastures in the valleys near the permanent settlements but only rarely on more remote mountain pastures. Apart from the use as litter, some time witnesses reported that the leaves were also used for fodder, for bedding and for medical applications. The wood of the trees was used for many different purposes, including fire wood. Some tools however, were predominately made out of sycamore maple wood: e.g. table tops and cooking accessories; because of the fine-pored texture of the wood (consecutively it is more hygienic). All time witnesses in Switzerland reported that horn sledges were exclusively made out of sycamore maple wood, because of its elastic properties. In contrast at the sites in Austria and Germany also ash (*Fraxinus excelsior*) was used for this purpose.

Further benefits of the trees which were only mentioned by a few time witnesses comprise the nourishment for bees, the production of maple syrup, the use of epiphytic bryophytes and lichens growing on the trees as fertilizer on the fields and the use of the bark as food in times of food scarcity.

#### Perception and appreciation

Regarding the perception of the trees there were strong differences among persons but not among sites. Although nowadays the sycamore maple trees on the pastures lost most of their economic importance, they are in general still considered as something positive, mainly, because they constitute an integral ('always been there') and aesthetic element of the landscape. However, hardly any deeper mystical importance was associated to the trees. The appreciation of the sycamore maple trees tended to decrease over the last decades. This seems to be related to the loss of the economic value of the trees and to the profit-oriented thinking in intensive agriculture. However, more recently also a revalorisation can be observed. The impressive trees gain more and more importance as touristic attractions and in religious and esoteric circles a mystical meaning is given to them.

## 1. Einleitung

### 1.1. Bergahornweiden - eine alte Kulturlandschaft

Bergahornweiden sind eine alte, vom Menschen geschaffene Kulturlandschaft. Über Jahrhunderte wurden diese mit Bergahornen (*Acer pseudoplatanus*) bestockten, parkähnlichen Weideflächen auf traditionelle Weise bewirtschaftet. Die Grünlandflächen dienten als Weideland, die Bergahorne dienten dem Vieh als Schutz- und Schirmbäume und das Holz und das Laub der Bäume wurden in vielfältiger Weise genutzt. Durch den Strukturreichtum und die periodischen Störungen durch das Weidevieh weisen Bergahornweiden eine hohe Variabilität an mikroklimatischen Bedingungen auf. Dadurch entsteht kleinräumig eine hohe Vielfalt von Lebensräumen die eine unerwartet hohe Biodiversität beherbergt, und sich durch das Vorkommen vieler gefährdeter und geschützter Arten auszeichnet. So ist etwa das Rudolphis Trompetenmoos (*Tayloria rudolphiana*) eine sehr seltene Moosart die fast ausschliesslich auf alten Bergahornen vorkommt. und die meisten Nachweise dieser streng geschützten Art stammen von Bergahornweiden.

Die Verbreitung der Bergahornweiden beschränkt sich weitgehend auf die Nordalpen, wo der Bergahorn optimale klimatische Bedingungen vorfindet. Ausgedehnte Bergahornweiden sind auf wenige Gebiete, beschränkt. So gibt es zum Beispiel im Berner Oberland (Schweiz) mancherorts noch ausgedehnte Bestände. Vielfach sind die Bergahornweiden aber nur kleinflächig und in enger mosaikartiger Verzahnung mit offenen Grünlandflächen und Waldbeständen vorhanden (Abb. 1). Bergahornweiden sind durch den Nutzungswandel in der Landwirtschaft bedroht und werden zunehmend seltener. Einerseits werden bei der Intensivierung der Bewirtschaftung die Bäume gefällt, andererseits werden unzugängliche oder ertragsarme Bestände aufgelassen und verwalden. Während andere vom Mensch im Rahmen traditioneller Bewirtschaftung geschaffene Habitate heute in Europa gut geschützt sind und eine breite gesellschaftliche Akzeptanz erfahren (so zum Beispiel die artenreichen Magerwiesen und Flachmoore) wurden Bergahornweiden bisher kaum als eigenständige Kulturlandschaft wahrgenommen. Erst in jüngerer Zeit gibt es, auch angestossen durch die vorliegende Arbeit, vermehrte Bemühungen diesen einzigartigen, und landschaftsprägenden Lebensraum zu erhalten (siehe Chapter 5).

### 1.2. Forschungsstand

Sowohl in der Gesellschaft als auch in der Forschung wurden Bergahornweiden bislang kaum als eigenständig historische Kulturlandschaft wahrgenommen und anerkannt. Deshalb waren sogar ihre Vorkommen und ihre Verbreitung bislang nicht bekannt. Sowohl aus kulturhistorischer Sicht als auch in Bezug auf ihre Ökologie und Biodiversität wurden Bergahornweiden bisher kaum untersucht. Es sind nur wenige, entweder lokal begrenzte, oder mit Bergahornweiden in Beziehung stehende, aber nicht direkt auf sie ausgerichtete,



Studien bekannt. So untersuchte zum Beispiel Fintan Greter (1936) die Moosflora auf Bergahornbäumen im oberen Engelbergstal (Obwalden, Nidwalden und Uri, Schweiz).



**Abb. 1.** Bergahornweide am Meniggrund im Diemtigtal (Bern, Schweiz) in mosaikartiger Verzahnung mit offenen Fichtenbeständen.

Eine Sonderstellung bezüglich öffentlicher Wahrnehmung und Forschungsstand nehmen die Bergahornweiden am Grosse Ahornboden in Tirol (Österreich) ein. Die landschaftliche Einzigartigkeit dieses Bestandes wurde schon früh erkannt. Bereits 1927 wurde diese Fläche zum Naturdenkmal erklärt und dadurch unter Schutz gestellt (Sprenger 2003). In Folge wurden am Grossen Ahornboden einige Studien durchgeführt (Czell et al. 1966; Munk 2007; Huber 2009). Dabei wurden vor allem die Böden inklusive Nährstoff- und Wasserhaushalt, die Bodenvegetation, das Alter der Bäume sowie mögliche Ursachen des fortschreitenden Absterben der Bergahorne, das dort beobachtet wurde, untersucht. Eine eindeutige Erklärung für das Ahornsterben konnte nicht gefunden werden, es fanden sich aber Hinweise, dass die erhöhte Bodenverdichtung durch das im Vergleich zu früher schwerere Weidevieh eine Rolle spielen könnte (Munk 2007).

Über die Nutzungsweise und die wirtschaftliche Bedeutung der Bergahornweiden liegen keine umfassenden überregionalen Studien vor. Dagegen gibt es zahlreiche Arbeiten die die allgemeine Nutzung des Bergahorns behandeln (zum Beispiel Küchli 1987; Machatschek 2002, 2007; Fleischhauer 2004).

### **1.3. Zielsetzung**

Das Ziel der Untersuchungen war es, anhand einer ersten Grundlagenerhebung, die Verbreitung der Bergahornweiden im Alpenraum sowie die kulturhistorischen Hintergründe ihrer Entstehung und ihrer räumlichen und strukturellen Entwicklung zu beleuchten. Dafür wurden die folgenden Forschungsfragen anhand einer repräsentativen Auswahl an Bergahornweiden erörtert:

- Wie verbreitet sind Bergahornweiden in den Alpen und kommen sie auch in angrenzenden Gebieten ausserhalb der Alpen vor?
- Wie sind Bergahornweiden entstanden und wie wurden sie gepflegt?
- Wie haben sich die Bergahornweiden im letzten Jahrhundert räumlich entwickelt? Ist eine Zunahme oder Abnahme der Bestände zu verzeichnen?
- Wie wurden die Bergahornweiden früher und wie werden sie heute genutzt? Gibt es regionale Unterschiede in der Nutzungsform und der wirtschaftlichen Bedeutung der Bergahorne?
- Wie werden Bergahornweiden von der Bevölkerung wahrgenommen und ist eine Änderung in der Wertschätzung zu verzeichnen?

## **2. Die Verbreitung der Bergahornweiden in den Alpen und in angrenzenden Gebieten (Vorstudie)**

### **2.1. Die Recherche**

Als Grundlage für alle weiteren Erhebungen musste zunächst abgeklärt werden wo in den Alpen Bergahornweiden vorkommen. Dazu wurden drei Methoden angewandt: eine Literaturrecherche, Anfragen bei Behörden und Institutionen und Aufrufe zur Meldung von Bergahornweiden auf Internetseiten.

In der Literaturrecherche wurden verschiedenste Werke mit Bezug zum Alpenraum und zur weiteren Umgebung konsultiert. Es wurde floristische Literatur (Christ 1879; Geiger 1901; Greter 1936; Hegi 1975; Aregger 1985; Bonnier 1990), Bücher zur Biologie und Nutzung des Bergahorns (Küchli 1987; Egli & Wingeier 2004; Machatschek 2007) und verschiedene populärwissenschaftliche Werke (Kühn et al. 2002) auf Anmerkungen bezüglich des Vorkommens auf Weideflächen durchsucht. Insgesamt wurden ca. 30 Quellen durchsucht und in 10 davon (die oben zitierten) fanden sich nützliche Hinweise.

Basierend auf den Ergebnissen der Literaturrecherche wurde bei lokalen Behörden und Institutionen angefragt, wo im entsprechenden Gebiet Bergahornweiden vorkommen. Gebiete in denen aufgrund der Literaturangaben kaum Bestände zu erwarten waren wurden berücksichtigt aber weniger intensiv bearbeitet. Konkret wurden zunächst übergeordnete, regionale Institutionen kontaktiert und wenn diese keine Angaben zum Vorkommen von Bergahornweiden machen konnten wurde nicht weiter bei lokalen Institutionen der entsprechenden Region angefragt. Dagegen wurden in vielversprechenden Gebieten in einem dichteren Netz auch lokale Behörden kontaktiert. Die Anfragen richteten sich an Forstämter, Umweltbehörden, Almbeauftragte und Forschungseinrichtungen in Deutschland, Österreich, Italien und der Schweiz. Etwa 30 Institutionen lieferten Angaben zum Vorkommen von Bergahornweiden.

Des Weiteren wurden Aufrufe im Internet auf Homepages und in den Newslettern verschiedener Institutionen (naturschutz.ch, alpforum.ch, wsl.ch) gestartet. Die mehr als 50 Rückmeldungen auf diese Aufrufe lieferten zusätzliche Informationen zur Verbreitung der Bergahornweiden.

In Summe (Literatur, Anfragen bei Behörden, Meldungen von Privatpersonen) wurden mehr als 100 Quellen konsultiert und etwa 80 davon lieferten konkrete Informationen zu Lokalitäten an denen Bergahornweiden vorhanden sind.

### **2.2. Ergebnisse**

Bergahornweiden kommen vor allem in der montanen Höhenstufe der Nordalpen vor, wo der Bergahorn in kühl-feuchtem Klima ideale Lebensbedingungen vorfindet. Im restlichen



Alpenraum kommt der Bergahorn zwar vor, Bestände auf offenen Weideflächen sind aber nur sehr vereinzelt und kleinflächig anzutreffen (z.B. im Aostatal). Dagegen sind in den Nordalpen typische und mancherorts auch grossflächige Bestände vorhanden. Die Ost-West Verbreitung der Bergahornweiden in den Alpen umfasst beinahe den gesamten Alpenbogen und reicht von Niederösterreich (z.B. noch in der Gebirgskette südlich von St. Pölten) bis nach Obersavoyen (z.B. in den Gemeinden Côte d'Arbroz und Morzine). In diesen Gebieten werden Bergahornweiden aber zunehmend seltener. Die grössten und typischsten Bestände finden sich im zentralen Bereich der Nordalpen, vom Kanton Fribourg bis Salzburg.

Ein Hotspot für Bergahornweiden ist zweifelsohne das Berner Oberland. Hier sind Bergahornweiden besonders häufig anzutreffen und es sind ausgedehnte Bestände mit teils uralten Bäumen vorhanden, so zum Beispiel im Diemtigtal, im Grindelwald, im Reichenbachtal (Abb. 2), auf der Axalp oder bei Beatenberg. Weitere Gebiete in denen noch ausgedehnte und typische Bestände vorhanden sind, sind der Kanton Glarus, das Prättigau (Graubünden), das Karwendelgebirge und die Kitzbühler Alpen in Nordtirol sowie die Bezirke Pinzgau und Pongau in Salzburg.



**Abb. 2.** Bergahornweide am Rufenen im Reichenbachtal (Bern, Schweiz).

In den Deutschen Nordalpen sind weitgehend eher nur kleine Bergahornbestände auf Weideflächen anzutreffen, so etwa im Nationalpark Berchtesgaden oder im Bereich Garmisch-Partenkirchen. Ein grösserer Bestand mit alten Bäumen findet sich in den Allgäuer Hochalpen, im Bereich der Schwarzenberghütte bei Hinterstein und ein weiterer am Wanker Fleck bei Halblech im Ammergebirge.

Der grösste und wohl auch der beeindruckteste Bergahornbestand befindet sich am Grossen Ahornboden im Karwendelgebirge (Abb. 3). Auf einer Fläche von 240 ha stehen dort über 2400 Bergahorne (Czell et al. 1966; Sonntag & Straubinger 2014).



**Abb. 3.** Luftaufnahme des Grossen Ahornbodens im Karwendelgebirge (Tirol, Österreich). © Hecke, ECO.

In den Alpen kommen Bergahornweiden in sehr unterschiedlichen Ausprägungen vor. Meist weisen die Bestände eine starke Heterogenität auf. Die Baumdichten sind meist unregelmässig und oft sind die Flächen in fließenden Übergängen mosaikartig mit offene Weideflächen und Waldbereichen verzahnt. Mancherorts, vor allem in höheren Lagen, mischen sich manchmal Fichten in die Bestände. Dagegen sind Mischbestände mit anderen

Laubholzarten eher selten. Als Begleitbaumart kommt dabei vor allem die Buche, seltener die Bergulme, die Grauerle oder der Spitzahorn und in Tallagen auch die Esche vor.

Ausserhalb der Alpen wurden uns Bergahornweiden aus der Auvergne in Frankreich (zum Beispiel nördlich des Pic Mary) und aus dem Jura (Frankreich und Schweiz) gemeldet. Im Jura sind vor allem im Chassaral typische Bestände mit alten Bäumen vorhanden.

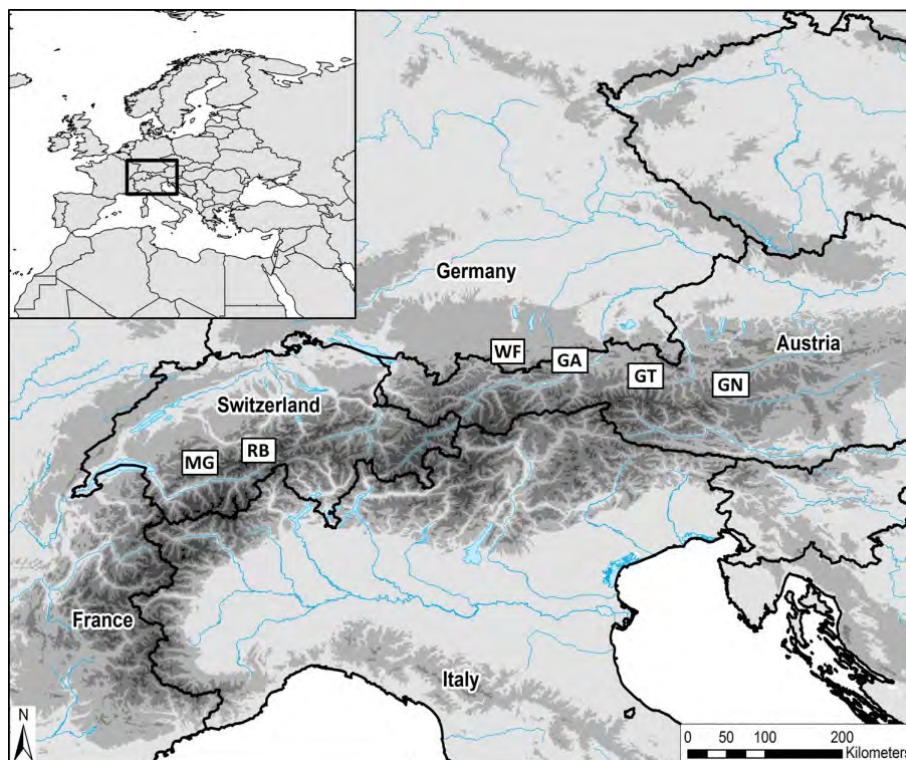
Die vollständigen Ergebnisse der Recherche, d.h. alle Lokalitäten von denen uns Bergahornweiden gemeldet wurden, finden sich in Anhang C.



### 3. Untersuchungsmethoden

#### 3.1. Untersuchungsgebiete

Basierend auf die Ergebnisse der Vorstudie wurde entlang der Ost-West Verbreitung der Bergahornweiden in den Nordalpen sechs Untersuchungsgebiete ausgewählt (Abb. 4, Tab. 1). Jedes Untersuchungsgebiet umfasst eine Talschaft oder ein Gebiet in dem mehrere Bergahornbestände auf Weiden vorkommen. Zwei Untersuchungsflächen liegen in der Schweiz eine in Deutschland und drei in Österreich. Die Besitzverhältnisse sind von Gebiet zu Gebiet unterschiedlich. In der Schweiz sind die (Bergahorn-) Weideflächen im Diemtigtal teils in Privatbesitz teils sind es Allmenden und im Reichenbachtal sind sie teils privat und teils im Besitz von Alpengenossenschaften (Gemeinschaftsalpen). Die Bergahornweiden am Wanker Fleck im Allgäu und am Grossen Ahornboden in Tirol befindet sich jeweils im Besitz einer einzigen Genossenschaft, am Wanker Fleck der Waldkörperschaft Buching-Trauchgau und am Grossen Ahornboden der Agrargemeinschaft Eng-Alm. Im Glemmtal in Salzburg sind die meisten Weideflächen im Privatbesitz, es gibt aber auch einzelne Genossenschaften. In der Gemeinde Untertauern in Salzburg sind die Bergahornweiden in den Sömmerungsgebieten vorwiegend im Besitz von Alpengenossenschaften (die Agrargemeinschaften Vordergnadenalm und Hintergnadenalm), im Talbereich dagegen meist in Privatbesitz.



**Abb. 4.** Geographische Lage der sechs Untersuchungsgebiete in den Nordalpen. Die Abkürzungen werden in Tab. 1 erklärt. USGS EROS Data Center; ESRI: ArcWorld Supplement and Data Solutions, B.V.

### 3.2. Datenerhebung

Um die regional Kulturgeschichte, also den Werdegang und die Bedeutung der Bergahornweiden, sowie die historischen sozialen und ökonomischen Hintergründe ihrer Entwicklung zu untersuchen, wurde die Oral-History Methode gewählt. Sie besteht darin die persönlichen Erfahrungen von Personen (sogenannte Zeitzeugen) als historische Quelle zu nutzen (Niethammer 1980). Dieser Ansatz hat sich in jüngster Zeit für die Rekonstruktion der Nutzungsgeschichte von Waldökosystemen bewährt (Stuber & Bürgi 2011; Bürgi et al. 2013). Dazu wurden in den sechs Untersuchungsgebieten Interviews mit geeigneten Personen, sogenannten Zeitzeugen, durchgeführt. Die Auswahl der Zeitzeugen beruhte auf folgende Kriterien:

- Möglichst hohes Alter
- Bezug zu Bergahornweiden: Alptätigkeit oder aus anderen Gründen ortskundig
- Ausgeglichenes Verhältnis der Geschlechter
- Mindestens drei Zeitzeugen pro Untersuchungsgebiet

Die Mindestzahl von drei Personen wurde an fünf der sechs Untersuchungsgebieten erreicht (Tab. 1). Die Ausnahme war der Grosse Ahornboden, hier konnten nur zwei geeignete und zu einem Gespräch bereite Personen ausfindig gemacht werden. Insgesamt wurden 24 Personen interviewt. Im Anhang A sind diese Personen aufgelistet, mit Angabe des Geburtsjahres und ihrem Bezug zu Bergahornweiden. Die Nummern im Anhang A beziehen sich auf die Zitierung im Text (zum Beispiel Z5 = Jakob Werren). Nur vier der Zeitzeugen waren Frauen. Ausschlaggebend für das unausgeglichene Geschlechterverhältnis war vor allem das in der Generation noch stark verankerte, patriarchal geprägte Rollenbild von Mann und Frau. Es war schwierig Frauen für ein Gespräch zu gewinnen, meist verwiesen sie auf ihre Männer oder Söhne. Wenn sie bei einem Gespräch dabei waren hielten sie sich meist im Hintergrund und konnten oft nur auf direkte Anfrage hin eingebunden werden.

**Tab. 1.** Anzahl der Zeitzeugen pro Untersuchungsgebiet und Zeitspanne der Geburtsjahre der Zeitzeugen

Untersuchungsgebiet	Anzahl Zeitzeugen	Zeitspanne Geburtsjahr
<b>MG</b> Meniggrund, Diemtigtal, Bern, Schweiz	5	1925-1949
<b>RB</b> Reichenbachtal und Gadmental, Haslital, Bern, Schweiz	6	1927-1956
<b>WF</b> Wanker Fleck, Halblech, Allgäu, Bayern, Deutschland	4	1926-1939
<b>GA</b> Grosse Ahornboden, Vomp, Tirol, Österreich	2	1927-1949
<b>GT</b> Glemmtal, Pinzgau, Salzburg, Österreich	3	1933-1943
<b>GN</b> Gnadenalm und Untertauern, Pongau, Salzburg, Österreich	4	1927-1951



Die Interviews wurden im Zeitraum 2013 bis 2014 durchgeführt. Als Grundlage diente ein detaillierter Fragenkatalog (Anhang B). Die Gespräche wurden aufgezeichnet und bei der Auswertung selektiv transkribiert. Die Angaben zu den einzelnen Forschungsfragen wurden dabei sinngemäss notiert und besonders prägnante Aussagen wurden wörtlich niedergeschrieben. Die Ergebnisse der Interviews wurden mit Angaben aus der Literatur erweitert und verglichen.

## 4. Die Entstehung der Bergahornweiden

Wann und wie Bergahornweiden genau entstanden sind ist unklar. Schon seit Beginn der Nutztierhaltung in der Jungsteinzeit wurden Wälder als Weide genutzt (Ellenberg & Leuschner 1996; Rigueiro-Rodriguez et al. 2009). In Mitteleuropa vollzog sich der Wechsel von der altsteinzeitlichen Subsistenzwirtschaft (Jäger und Sammler) zur bäuerlichen Wirtschaftsweise zu Beginn des 6. Jahrtausends vor Christus (Kapfer 2010). Das früheste landwirtschaftliche Nutzungssystem in Mitteleuropa war dabei vermutlich die Feldwaldwirtschaft (Lüning et al. 1997). Dabei wurden durch Brandrodung gewonnene Ackerflächen über mehrere Jahre bebaut bis die Erträge nachliessen. Dann wurde die Ackerfläche der Wiederbewaldung überlassen und eine neue Waldfläche gerodet. Die Hauptnutzung des Waldes war die Weidewirtschaft (Ellenberg & Leuschner 1996). Mit zunehmender Nutztierhaltung entstand aus der Feldwaldwirtschaft die unregelmäßige Feldgraswirtschaft (Kapfer 2010). Dabei wurden die brachliegenden Äcker als Weideflächen genutzt. Die Beweidung war räumlich und zeitlich nicht begrenzt und so entstanden wohl vor allem in den Randbereichen von angrenzenden Waldbeständen offene Weidewälder. Das Vieh weidete beinahe ganzjährig und als Winterfutter für die kurze Periode der Überwinterung in Ställen dienten überwiegend belaubte Zweige, die von Bäumen und Sträuchern abgehauen und zu Laub-Heu getrocknet wurden (Haas & Rasmussen 1993). Bei den Rodungen wurden in der Umgebung der Besiedlungen oft Bäume stengelgelassen um den Bedarf an Blättern für die Versorgung der Weidetiere zu decken (Rigueiro-Rodriguez et al. 2009). Wahrscheinlich wurden also selektiv Laubbäume stengelgelassen um den Futterbedarf zu decken. In Gebieten wo der Bergahorn in den Mischwäldern vorkommt könnten so die ersten Bergahornweiden entstanden sein. In den natürlichen Waldgesellschaften der montanen Stufe der Nordalpen, dem Hauptverbreitungsgebiet der Bergahornweiden, ist der Bergahorn ein steter Begleiter (Mucina et al. 1993; Frey & Löss 2014). Diese Waldgesellschaften umfassen Buchen-Tannen-Fichten-Bergmischwälder (insbesondere das Aposerido-Fagetum), Bergahorn-Buchenmischwälder (Aceri-Fagetum) und Fichten-Tannenwälder (Kilian et al. 1994; Frey & Löss 2014). Als Laubholzart ist also vor allem die Buche vertreten, aber offene, mit Buchen bestockte Weideflächen sind im Gegensatz zu Bergahornweiden nur selten anzutreffen. Möglicherweise wurde der Bergahorn selektiv gefördert, da der Bergahorn für die Gewinnung von Laub-Heu sehr gut geeignet ist, wohingegen die Blätter der Buche aufgrund des minderen Nährwerts und der dicken Blätter nur selten dafür verwendet wurden (Honcamp 1921; Haas & Rasmussen 1993; Ellenberg & Leuschner 1996). Ausserdem zersetzt sich das Laub der Buche viel langsamer als das des Bergahorns. Es hemmt dadurch die Bodenvegetation und vermindert den Ertrag der Weide. Auch wird die starke Naturverjüngung der Buche im Gegensatz zur Verjüngung des Bergahorns vom Vieh schlechter in Schach gehalten, sodass mit Buchen bestockte Weiden zur Verbuschung neigen (persönliche Mitteilung Franz Legner, ehemaliger Alminspektor Tirol). In den höheren Lagen der Nordalpen ist der Bergahorn allerdings von Natur aus häufiger als die Buche (Roloff et al. 2010).

Die meisten Zeitzeugen wussten auf die Frage nach der Herkunft der Bergahorne auf den Weiden keine klare Antwort. Lediglich vom Reichenbachtal und vom Grossen Ahornboden gibt es Hinweise auf den Ursprung der heutigen Bestände. Mündlichen Überlieferungen [Z9-11] zufolge stammen die ältesten Bäume im Reichenbachtal noch aus der Zeit vor der Reformation im Kanton Bern (1528) und gehen auf den Einfluss des Klosters Interlaken zurück, welches im Reichenbachtal Alprechte besass. Aus jener Zeit stammt angeblich auch die Bergahorn-Allee am Rufenen, die in Teilen bis heute erhalten geblieben ist (Abb. 5). Der Rufenen ist ein Weidebereich der Alp Grindel im Reichenbachtal der seit jeher als Weideflächen für das Jungvieh genutzt wird. Entlang des ehemaligen Weges stehen dort zwei eindruckliche Reihen von Bergahornbäumen.



**Abb. 5.** Die Bergahornallee am Rufenen. Die noch erhaltenen Bäume der beiden Baumreihen gehen vermutlich auf das Kloster Interlaken zurück welches in der Zeit vor der Reformation im Reichenbachtal Alprechte besaß. Der Weg verlief seinerzeit etwas oberhalb des heutigen Weges. Breite des Ausschnitts: 1 km. Swissimage© 2016 swisstopo (DV 033594).

Am Großen Ahornboden in Tirol ist im 30-jährigen Krieg (1618-1648) eine Auftriebspause dokumentiert, in der sich vermutlich ein Großteil des heutigen Ahornbestandes verjüngte (Munk 2007). Altersuntersuchungen haben ergeben, dass tatsächlich ein Teil der Bäume am Grossen Ahornboden aus dieser Zeit stammt. Vierzig Prozent der untersuchten Bäume waren aber auch wesentlich älter (400-600 Jahre), es gab also schon vor dem 30-jährigen Krieg einen beträchtlichen Ahornbestand am Grossen Ahornboden (Munk 2007).

Mündlichen Überlieferungen zufolge sind die Bergahorne auf den Alpweiden mancherorts auch zu Pestzeiten aufgekommen als die Almen nicht bestoßen wurden (Küchli 1987). Küchli

(1987) nimmt ausserdem an, dass die Sennen die Ahorne geschont und manchmal auch absichtlich gepflanzt haben. In der vorliegenden Studie konnten wir keine klaren Hinweise auf solche Praktiken finden.

#### 4.1. Pflege der Bestände im letzten Jahrhundert

Im Erinnerungszeitraum der Zeitzeugen scheint es in keinem der sechs Untersuchungsgebiete gezielte Pflegemassnahmen gegeben zu haben, um die Bergahornbestände für ihren landwirtschaftlichen Nutzen zu erhalten. Nur in Ausnahmefällen wurden Bäume gepflanzt. Am Meniggrund wurden zum Beispiel manchmal an den Parzellengrenzen Bäume gepflanzt [Z2, Z8]. Auch spontan aufkommende Bäume wurden nicht speziell vor Wild- und Viehverbiss geschützt. Einige Zeitzeugen vermuteten zwar, dass Bäume manchmal eingezäunt wurden, bestätigen konnte das aber keiner aus persönlicher Erfahrung. Die meisten Zeitzeugen vertraten die Meinung, dass die Bäume auf den Weiden spontan aufkamen und dann stehengelassen wurden.

Es ist erstaunlich, dass es scheinbar keine geregelten Pflegemassnahmen gab, obgleich die Bergahorne mancherorts eine wichtige wirtschaftliche Bedeutung hatten. Möglicherweise waren die bestehenden Bestände ausreichend, um den entsprechenden Ressourcenbedarf zu decken. Ausserdem kann der Bergahorn sehr alt werden, Bäume mussten also oft erst nach Jahrhunderten ersetzt werden. Da der Bergahorn eine schnellwüchsige Pionierart ist (Roloff et al. 2010), konnte ein junger Baum einen alten, abgestorbenen auch schnell ersetzen.

Es fällt auf, dass auf den Weiden Bergahorne vielfach an bestimmten Strukturen vorkommen: an Steinhaufen, bei Felsen, an Böschungen, am Rand von Bachläufen oder entlang der Zäunungen an den Parzellengrenzen. Diese Strukturen bieten einen gewissen Schutz vor dem Verbiss des Weideviehs und des Wildes, wodurch an solchen Stellen die Ahorne sehr wahrscheinlich tatsächlich oft spontan aufgekommen sind (Abb. 6). Auf offener Weide ist ein Aufkommen bei intensiver Beweidung eher unwahrscheinlich [Z10], weil die Keimlinge vom Vieh sehr gern gefressen werden [Z6-7, Z24]. Es ist durchaus plausibel, dass in Zeiten in denen die Alpen nicht bestossen wurden oder weniger Weidevieh aufgetrieben wurde, vermehrt Bergahorne aufgekommen sind und, dass diese dann, im Gegensatz zu anderen Baumarten, stehengelassen wurden. Auf den Alpweiden war und ist das Schwenden eine wichtige Pflegemassnahme, um die Verbuschung und Verwaldung der Flächen zu unterbinden (Wilckens 1874). Beim Schwenden werden, mehr oder weniger regelmässig, auf den Weiden aufkommende Gehölze entfernt; insbesondere die Fichte, die vom Vieh nicht gern gefressen wird und deshalb vermehrt aufkommt [Z6, Z8-9]. Dagegen besteht beim Bergahorn keine Gefahr der Verwaldung [Z8, Z18]. Das Schwenden wurde auch auf den untersuchten Bergahornweiden angewandt, ausser am Wanker Fleck [Z14]. Mehrere Zeitzeugen berichteten, dass dabei einzelne Bergahorne bewusst stehengelassen wurden [Z8, Z20-21].



**Abb. 6.** Bergahorne am Rand von Felsen und Steinhaufen am Meniggrund im Diemtigtal.



## 5. Die Entwicklung der Bestände in den letzten 100 Jahren, aktueller Zustand

Die räumliche Ausdehnung der Bergahornweiden hat im letzten Jahrhundert abgenommen, oder ist mancherorts auch konstant geblieben. Bergahornweiden erleiden damit das gleiche Schicksal und sind denselben Bedrohungen ausgesetzt wie auch andere extensiv genutzte Alpweiden (Tappeiner et al. 2003). Einerseits werden ertragsarme oder schwer zugängliche Flächen aufgelassen und verwalden [Z2, Z4, Z6, Z18-19, Z22-24]. Andererseits führen Intensivierungen zu einem fortlaufenden Verlust der Bergahorne. Alte Bäume werden gefällt oder sterben ab und werden nicht ersetzt, und junge Bäume können auf den intensiv bewirtschafteten Flächen nicht aufkommen [Z5, Z8, Z10-11, Z18-19]. Auf der Gnadenalm und am Wanker Fleck ist die Anzahl der Bergahorne auf den Weiden etwa gleichgeblieben [Z13-15, Z21-22, Z24]. In den Schweizer Untersuchungsgebieten ist eine geringe Abnahme der Bestände zu verzeichnen [Z8, Z10-11, Z1, Z5]. Im hinteren Glemmtal ist ein deutlicher Rückgang zu verzeichnen [Z18-19], dort gab es zum Beispiel auf der Stefflalm einen grösseren Bestand von etwa 30 mächtigen und alten Bäumen, von denen heute nur mehr einige wenige erhalten geblieben sind (Abb. 7).



**Abb. 7.** Die letzten Überlebenden. Reste eines ehemals ausgedehnten Bergahornbestandes von etwa 30 Bäumen auf der Stefflalm im Glemmtal.

Der Grosse Ahornboden wird mit einer Grossvieheinheit pro Hektar heute viel intensiver bewirtschaftet als früher. Bis in die Zeit des 2. Weltkrieges gab es weniger Weidevieh und zudem werden heute andere, schwerere Kuhrasen gehalten [Z16-17]. Ausserdem kommt es

durch Zufütterung von Kraftfutter zu einem zusätzlichen Nährstoffeintrag. Schon in den 1960er Jahren wurde am Grossen Ahornboden ein vermehrtes Ahornsterben festgestellt (Czell et al. 1966), welches in einer Studie der Universität Innsbruck (Munk 2007) auf die erhöhte Bodenverdichtung durch die intensivere Beweidung zurückgeführt wurde. Trotzdem ist der Bestand ungefähr konstant geblieben. Im Gegensatz zu den anderen fünf Untersuchungsflächen spielte für die Entwicklung des Ahornbestandes am Grossen Ahornboden in den letzten 100 Jahren nämlich der Naturschutz eine wesentliche Rolle. Bereits im Jahre 1928 wurde der Grosse Ahornboden unter Schutz gestellt (Sonntag & Straubinger 2014) und 1962 wurden erstmals junge Bäume gepflanzt um den Ahornbestand zu erhalten (Czell et al. 1966). Heute wird der Ahornbestand und der Zustand der Bäume am Grossen Ahornboden genau beobachtet und durch regelmässige Pflanzungen werden abgestorbene Bäume ersetzt, mit dem Ziel die Anzahl der Bäume konstant zu halten (Sprenger 2003).

In Österreich und Deutschland führte die Wald-Weide-Trennung, welche vor allem im Zeitraum 1960-1975 umgesetzt wurde, zu Änderungen in der Flächenverteilung und in der Baumarten-Zusammensetzung der Bestände [Z13-17] (Lang 1999; Munk 2007; Kirby & Watkins 2015). Vorher waren Wald und Weide oft nicht voneinander getrennt und so gab es vielerorts halboffene Übergangsbereiche zwischen Wald und Weide, die häufig Mischbestände aus Bergahornen und vor allem Fichten (und zum Teil auch anderen Baumarten) aufwiesen. In Folge der Wald-Weide-Trennung entwickelten sich solche Bestände, die als Wald deklarierte wurden, zu geschlossenen Mischwäldern, wohingegen als Weide deklarierte Bestände freigestellt wurden. Dabei wurden meist nur die Nadelgehölze entfernt, Laubholz dagegen stehengelassen [Z14-17]. Es gingen also einerseits Flächen verloren, und andererseits wurden neue Bergahornweiden (zum Teil mit einer Beimengung anderen Laubholzarten) geschaffen. Für den Grossen Ahornboden und den Wanker Fleck lässt sich diese Entwicklung gut anhand alter Luftbilder und Karten verfolgen (Abb. 8-10).



**Abb. 8.** Auswirkungen der Wald-Weide-Trennung im nördlichen Bereich des Grossen Ahornbodens. Die schwarz umrandete Fläche wurde als Weide deklariert und von einem lichten Mischwald zu einer Bergahornweide umgewandelt. Auf der weiss umrandeten, als Wald deklarierten Fläche, hat sich der ehemals offene Mischbestand zu einem dichten Wald entwickelt. Die Aufnahme links stammt aus dem Jahr 1953, die Aufnahme rechts aus dem Jahr 2013. Breite des Ausschnitts: 1.27 km. © Amt der Tiroler Landesregierung - tiris.

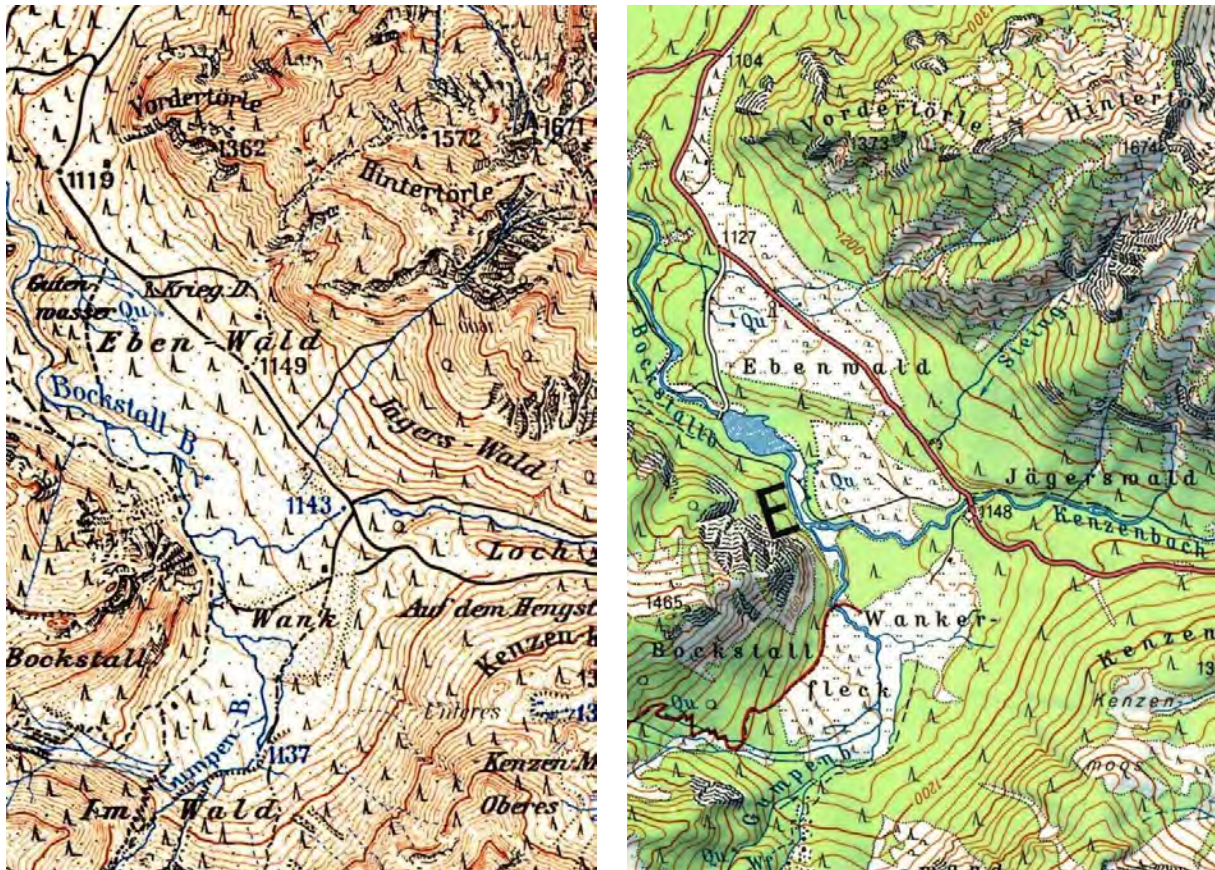


**Abb. 9.** Blick auf eine im Zuge der Wald-Weide Trennung neu entstandene Bergahornweide am Grossen Ahornboden (dies ist die schwarz umrandete Fläche in Abb. 8). Die verhältnismässig schmale und hoch ansetzende Krone der Bäume lässt noch auf ihren ehemaligen Stand im lichten Mischwald schliessen.

In der Schweiz wurde die Wald-Weide-Trennung bereits 1874 im ersten eidgenössischen Waldgesetz gesetzlich verankert und dann vor allem zu Beginn des 20. Jahrhunderts umgesetzt (Mayer et al. 2004). Deshalb konnten die Zeitzeugen in der Schweiz keine Auskunft darüber geben wie sich die Wald-Weide-Trennung in der Schweiz auf die Bergahornbestände ausgewirkt hatte. Hinweise auf die Bestandesentwicklung können hier die Interpretation alter Karten liefern. So zeigt der Vergleich der historischen Siegfriedkarte (1878-79) mit dem aktuellen Orthofoto für den Meniggrund nur geringe Unterschiede im Anteil und der räumlichen Verteilung der Waldbestände. Dagegen sind für das Reichenbachtal (Siegfriedkarte aus den Jahren 1870-74) deutliche Unterschiede ersichtlich (Abb. 11). Ähnlich wie am Grossen Ahornboden gibt es Bereiche, die im letzten Jahrhundert noch Offenland waren und heute bewaldet sind und andere, die in der Siegfriedkarte als Wald aufscheinen und heute mit Bergahornen bestockte Weideflächen sind. Der prozentuale Anteil an Wald- und Weidefläche ist in etwa gleichgeblieben. Leider ist aus der Siegfriedkarte nicht ersichtlich, welche Offenflächen mit Bergahornen bestockt waren. Es



kann also nur eine Änderung in der räumlichen Anordnung, nicht aber keine Zunahme oder Abnahme der Bergahornweiden festgestellt werden.



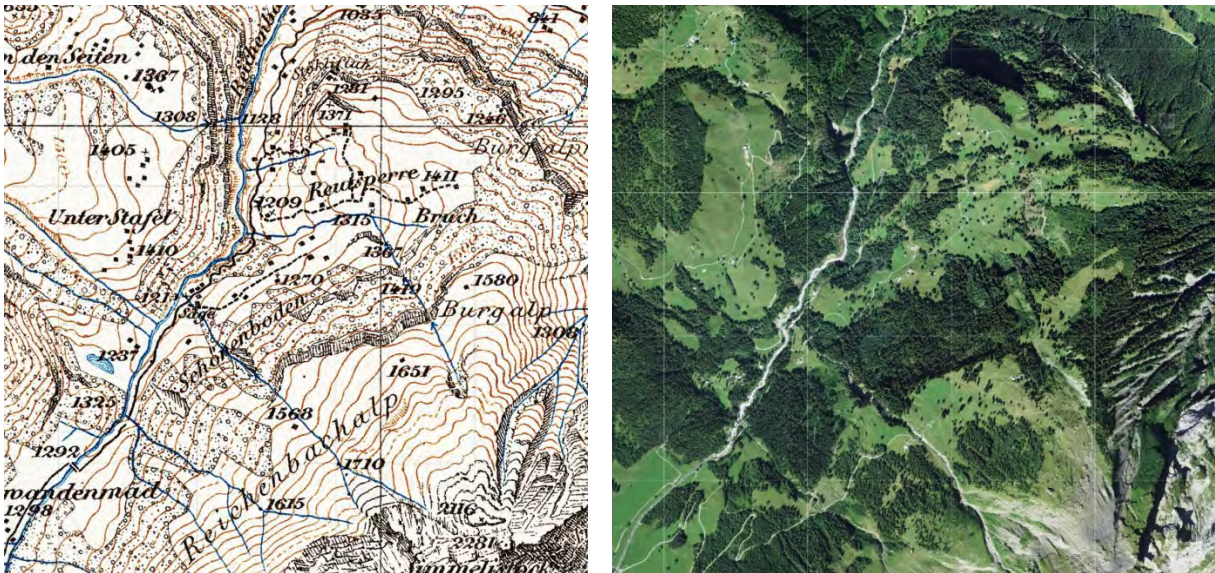
**Abb. 10.** Bestandesentwicklung am Wanker: Topographische Karte aus dem Jahr 1959 (links) und 1972 (rechts). Vor der Wald-Weidetrennung in den 1960er Jahren war nur der Wanker Fleck im engeren Sinne (im unteren Bereich der Karte) offen. Durch die Rodung der Nadelgehölze im ehemals lichten Mischwald ist auf den Weideflächen heute ein lockerer Laubholzbestand ausgebebildet. Dieser besteht vor allem aus Bergahornen, im nördlichen (oberen) Bereich kommen auch einige Buchen vor. Breite des Ausschnitts: 1.6 km. © Daten: Bayerische Vermessungsverwaltung.

In der Europäischen Union gibt es seit etwa 10 Jahren einen Trend zur Sanierung aufgelassener Alpweiden, von dem auch Bergahornweiden betroffen sind. Aufgrund von Förderbeiträgen für die Pflege der Alpweiden werden verbuschte und verwaldete Flächen wieder vermehrt freigestellt, wobei meist nur das Nadelholz gerodet wird, Laubgehölze aber meist stehen bleiben [Z20, Z22, Z24] (European Commission 2013), so beispielsweise bei der Saalalm im Glemmtal [Z20].

Die für die Untersuchungsgebiete festgestellten Bestandesentwicklungen treffen auch auf weitere Gebiete zu. So gibt es zum Beispiel bei der Gosausee-Alm im Natura 2000 Gebiet



Dachstein in Oberösterreich eine sehr eindrückliche Bergahornweide die aufgelassen wurde und verwaldete. Im Jahr 2006 wurden auf dieser Fläche die Fichten entfernt und die Beweidung wurde wieder aufgenommen (persönliche Mitteilung S. Ellmauer, ehem. Alminspektor von Oberösterreich).



**Abb. 11.** Entwicklung der Wald- und Offenlandbestände im vorderen Reichenbachtal. Topographische Karte ('Siegfriedkarte') aus den Jahren 1870-75 und Orthofoto aus dem Jahre 2015. Breite des Ausschnitts: 2.7 km. Siegfriedatlas© 2016 swisstopo (JA100118); swissimage© 2016 swisstopo (DV 033594).

Der aktuelle Zustand der Bestände ist von Untersuchungsgebiet zu Untersuchungsgebiet sehr unterschiedlich. Im Reichenbachtal, am Meniggrund und am Grossen Ahornboden gibt es auch relativ junge Bäume. Dagegen ist am Wanker Fleck und im Glemmtal und zum Teil auch auf der Gnadenalm eine Überalterung der Bestände zu beobachten. Eine fehlende Verjüngung der Bestände konnte auch im Lecknertal (Bregenzer Wald) und im Grossen Walsertal in Vorarlberg beobachtet werden. Nach Ferdinand Arnold (1828-1901) gab es auf den Alpweiden des Grossen Walsertals in der Mitte des 19. Jahrhunderts noch ausgedehnte Bergahornbestände die heute weitgehend verschwunden sind (Schröck et al. 2013).

## 6. Bewirtschaftung der Grünlandflächen

Das Hausrind war und ist das mit Abstand häufigste Weidetier auf den Bergahornweiden. Während die Bergahornweiden heute fast ausschliesslich mit Rindern beweidet werden, war vor 50 Jahren die Vielfalt an Weidetieren noch grösser. Ein steter Begleiter waren Schweine, die seinerzeit gemeinsam mit den Rindern frei auf den Weideflächen ästen [Z1, Z5, Z7-8, Z16, Z21]. Die Schweine wurden gehalten um die bei der Käseproduktion anfallende Molke zu verwerten. Dabei kam bis zu ein Schwein auf zwei Kühe [Z7]. Eine Ausnahme ist der Wanker Fleck, diese Alp wurde im Erinnerungszeitraum der Zeitzeugen immer nur mit Jungvieh beweidet und so gab es keine Molke und man hielt keine Schweine [Z13-14]. Die Gründe für den Rückgang der Schweinehaltung auf den Alpen sind vielfältig und unterscheiden sich zwischen den Untersuchungsgebieten und zum Teil auch zwischen Alpen eines Untersuchungsgebietes. Seit den 1960er Jahren wurde es immer teurer Arbeitskräfte auf den Alpen zu beschäftigen und so wurde in vielen Gebieten nur mehr Jungvieh auf die Sömmerungsweiden gebracht [Z20, Z21]. Damit fehlte dann auch die Molke für die Schweine. Die Alpweiden im Reichenbachtal werden nach wie vor mit Milchvieh bewirtschaftet und die Milch wird vor Ort zu Käse verarbeitet. Bis zum in Kraft treten der neuen Tierschutzverordnung 2008 (Schweizerische Bundesrat 2008) gab es dort noch viele Schweine. So hielt man zum Beispiel auf der Alp Grindel, die eine Fläche von etwa 300 ha hat, verteilt auf drei Bewirtschaftungsstufen 30-40 Schweine [Z8]. Mit der Tierschutzverordnung wurde das Anbringen von Rüsselringen bei Schweinen verboten. Das Ringen verhindert, dass die Schweine wühlen und die Weide schädigen. Ohne die Ringe konnten die Schweine deshalb nicht mehr frei auf der Weide gehalten werden. Ein weiterer Grund für den Rückgang der Schweinehaltung auf den Alpen ist die geringe Rentabilität [Z5, Z8, Z17]. Strengere Vorschriften für die Haltung, unter anderem braucht es wegen des Verbots des Ringens Ställe oder Abzäunungen, treiben die Kosten in die Höhe [Z1, Z5]. Am grossen Ahornboden, wo ebenfalls noch Milch- und Käsewirtschaft betrieben wird, zerstörte eine Lawine den Bau eines für 100 Schweine geplanten Schweinestalles [Z17]. Die Molke wird dort nunmehr abtransportiert und zu einem seit einigen Jahren sehr beliebten Molke-Getränk verarbeitet. Früher wurden die Schweine gleich wie die Kühe in langen Fussmärschen auf die Alpweiden und wieder zurückgetrieben. Darüber berichtete Gottfried Danler folgendes: *Ich habe im Jahre 44 noch 6 Schweine von der Eng (Eng Alm am Grosser Ahornboden) bis nach Fiecht (Ortsteil der Gemeinde Vomp im Inntal) getrieben. In der Nacht gestartet und in der Nacht angekommen. [...] Dort sind noch die Flieger, die Bomber geflogen [...] ich habe ein Sausen gehört und dann sind sie hinter dem Felsen hinunter, die Bomben, Richtung Fiecht, und ich mit die Foken (Schweine) auf dem Weg dorthin. Aber damals war man schon etwas daran gewöhnt. [...]*

Neben Schweinen wurden auf den Alpen oft auch noch Ziegen, Pferde (als Arbeitstiere) und zum Teil auch Schafe gehalten. Heute sind diese Nutztiere auf den Alpweiden nur mehr selten anzutreffen. Der Rückgang verlief mehr oder weniger kontinuierlich seit den 1960er

Jahren, wobei einerseits die Wirtschaftlichkeit und andererseits, insbesondere für die Pferdehaltung, die Mechanisierung in der Landwirtschaft eine wichtige Rolle spielten.

In der Beweidungsintensität gab es dagegen im Allgemeinen meist nur verhältnismässig geringe Änderungen. Auf den meisten Alpen ist der Viehbesatz in den letzten 70 Jahren mehr oder weniger konstant geblieben. Dies liegt nicht zuletzt daran, dass es über lange Zeit einen hohen Bedarf gab die Heimweiden zu entlasten und andererseits, dass die maximalen Bestossungsdichten durch die Alpverordnungen streng geregelt waren und vielfach immer noch sind [Z1-24].

Im Schweizerischen Reichenbachtal ist in den letzten 10 Jahren ein leichter Rückgang im Viehbesatz der Bergahornweiden zu verzeichnen [Z8, Z10-11]. Als Gründe für den Rückgang werden der tiefe Milchpreis und die Umstellung einiger Bauern auf die Fleischproduktion genannt, das Mastvieh bleibt auf den Heimhöfen und wird nicht in die Sömmerungsgebiete gebracht [Z8]. Am Wanker Fleck kam es im Zuge der Halblech-Sanierung in den 1960er Jahren zu einer Reduktion des Viehbesatzes [Z13, Z15]. Durch die Sanierung wurden die Grünlandflächen im Tal trockengelegt und dadurch aufgewertet und so konnte mehr Vieh auf den Heimweiden gehalten werden. Am intensiv bewirtschafteten Grossen Ahornboden gab es seit 1970 eine Zunahme im Viehbesatz (Munk 2007) [Z16]. Die derzeitige Bestossungsdichte wird dort durch die Obergrenze für das Auszahlen von Almförderungen bestimmt.

## 6.1. Düngung

Die Düngung der Bergahornweiden hat zugenommen, wobei die grössten Änderungen in den 1960er und 1970er Jahren mit dem Bau von Zufahrtsstrassen und der Mechanisierung in der Landwirtschaft einhergingen. *Davor wurde mit Ross und Wagen gedüngt und der Mist von Hand verteilt* [Z9] (Munk 2007). Dort wo man auch mit zweirädrigen Karren nicht mehr fahren konnte, wurde der Mist in Holzkisten mit grossen, von einem Pferd gezogenen Hornschlitten transportiert [Z8, Z10]. Heute werden mit Miststreuer, Druckfass und Gülleschlauch (Abb. 12) auch entlegen Bereiche, wo früher nicht oder nur wenig gedüngt wurde, erreicht [Z8]. Durch Zufütterung von Kraftfutter und Heu und durch Anlieferung von Stroh für die Ställe kommt es zu einem Nährstoffeintrag [Z9, Z16-17, Z20] (Munk 2007) und zum Teil kam in der 2. Hälfte der 20. Jahrhunderts auch Kunstdünger zum Einsatz [Z2, Z6, Z14-15]. Der Grosse Ahornboden etwa wurde zwischen 1960 und 1990 intensiv mit Kunstdünger gedüngt. Dabei wurden bis zu 125 kg Superphosphat pro Jahr und Hektar ausgebracht (Munk 2007). Am Wanker Fleck ist auch heute noch Kunstdünger im Einsatz [Z14-15].





**Abb. 12.** Düngung der Alpweiden im Reichenbachtal mit Kleinfahrzeug und Gülleschlauch. Aufnahme aus dem Jahr 2012.

## 6.2. Gibt es auch Bergahornmäder?

In den Sömmerungsgebieten wurden mit Bergahornen bestockte Grünlandflächen fast ausschliesslich als Weide genutzt. Manchmal wurden kleinere, an die Bestände angrenzende Bereiche gemäht, um etwas Notnahrung für unvorhergesehen Wintereinbrüche zu haben [Z6, Z16-17, Z20]. In tieferen Lagen sind freistehende Bergahorne durchaus auch auf Mähwiesen anzutreffen, so etwa am Meniggrund. Im Gegensatz zu den anderen Untersuchungsgebieten wird der Meniggrund von einigen Bauern das ganze Jahr über bewohnt und der Talboden wird intensiv bewirtschaftet. Dort werden einige Grünlandflächen zweimal gemäht und im Herbst noch beweidet. Vor etwa 30 Jahren wurden dagegen meist nur einmal gemäht und dann beweidet [Z4]. Der grösste Teil der Bergahorne am Meniggrund steht aber auf extensiv genutztem Weideland das nie gemäht wird, an den Hängen und auf Flächen mit vielen Steinen und Blöcken (Abb. 13).

In der Gemeinde Untertauern wurden die meisten Bergahornbestände im Talbereich bis in die 1960er Jahre noch gemäht, heute werden diese Flächen dagegen fast ausschliesslich beweidet [Z22, Z24] (Abb. 14).





**Abb. 13.** Bewirtschaftungsweise und Bergahornbestände im Meniggrund. Die Flächen im Talgrund werden gemäht und weisen nur einzelne Bergahorne auf. Die blockreichen Hangbereiche werden dagegen ausschliesslich beweidet und sind dichter mit Bergahornen bestockt.



**Abb. 14.** Bergahornweiden im Talbereich wie hier in Untertauern an den Grenzen intensiver Mähwiesen wurden etwa bis in die 1960er Jahre noch gemäht.

## 7. Die Nutzung der Bäume

*Ich weiss nicht ob das zutrifft aber mir hat ein alter Senne gesagt, die wirken auf das Vieh beruhigend, darum hat man sie gelassen [Z7].*

Der Bergahorn wurde in sehr vielfältiger Weise genutzt. Dabei gab es grosse regionale Unterschiede sowohl in der Nutzungsform als auch in der wirtschaftlichen Bedeutung der Bäume. Im Berner Oberland und in Salzburg war vor allem die Laubnutzung bedeutend, wobei das Laub meist als Einstreu für die Ställe diente. Die grösste wirtschaftliche Bedeutung hatten die Bergahorne im Berner Oberland. Hier wurde das Bergahornlaub auch auf den Alpweiden genutzt und ins Tal gebracht. Dagegen beschränkte sich in Salzburg die Nutzung des Laubes weitgehend auf die Talbereiche. In Halblech im Allgäu und am Grossen Ahornboden in Tirol hatte die Nutzung der Bergahorne im Erinnerungszeitraum der Zeitzeugen nur eine geringe Bedeutung.

Die wesentliche Funktion der Bergahorne auf den Weiden, die von den Zeitzeugen aller Untersuchungsgebiete aufgegriffen wurde, ist ihre Schutzfunktion für das Vieh. Die Weidetiere nutzen die Bäume sowohl als Unterstand bei Regen und Gewittern [Z4, Z6, Z9, Z13, Z17, Z18, Z22, Z24] als auch als Schattenspender [Z7, Z14, Z16]. Als Unterstand bei Unwettern sind Fichten und Tannen zwar besser geeignet, weil sie den Regen besser abhalten [Z4, Z6], aber der Bergahorn *nimmt nicht so viel [Weide] weg wie die Fichtn* [Z21] und neigt nicht dazu sich auszubreiten und die Weiden zu verbuschen [Z8, Z18].

### 7.1. Das Laub

Das begehrteste Produkt der Bergahorne war das Laub. Es wurde für verschiedenste Zwecke genutzt und war wirtschaftlich so bedeutend, dass es mancherorts strenge Regulierungen für seine Nutzung gab.

#### 7.1.1. Laubstreue

Der wichtigste Verwendungszweck im letzten Jahrhundert war der Einsatz als Streumaterial in den Ställen. Dazu wurde das Bergahornlaub im Herbst nach Laubfall zusammengereicht und in Sacktüchern, Netzen, oder in speziellen Körben abtransportiert. Im Berner Oberland werden die Netze, die zum Transport des Ahornlaubs verwendet wurden *Seiltücher* [Z2, Z9] oder auch *Blechen* [Z9] genannt. Bei den Körben handelt es sich um grosse, geflochtene, trichterförmige und mit Tragriemen versehene Körbe, die im Berner Oberland *Streu-* oder *Laubhütten* genannt werden und speziell für das Einbringen des Laubes verwendet wurden [Z2] (Brockmann-Jerosch 1931; Stuber & Bürgi 2002). Im Glemmtal wurden diese Laubkörbe aus Weidenzweigen gefertigt und in den Scheunen gab es eigene Boxen (*Kaos*) für die Lagerung der Laubstreue [Z20].

Am Wanker Fleck und am Grossen Ahornboden wurde das Bergahornlaub nicht als Streumaterial genutzt [Z13-17]. Die Laubstreunutzung war in diesen Gebieten auf die Dauersiedlungsräume im Talbereich beschränkt. Dort wurde aber vor Allem Buchenlaub genutzt [Z14-16] oder man verwendete Aststreue (auch Schneitelstreue, im Pinzgau *Tagsach*, im Allgäu *Toos* genannt), die aus den abgeschlagenen kleineren Zweigen von Nadelbäumen, insbesondere Fichten bestand [Z12-14] (Stuber & Bürgi 2002). Bergahornlaub wurde nur vereinzelt genutzt, wenn zum Beispiel ein Baum gerade in Nähe der Wirtschaftsgebäude stand [Z14-15]. In der Umgebung von Halblech wurde vor allem die Streu von Riedwiesen als Einstreu verwendet [Z12-15]. In der Gemeinde Halblech und in der gesamten Region Allgäu gibt es zahlreiche Feuchtgebiete die einer ausgedehnten Streugewinnung unterlagen [Z12-15] (Quinger et al. 1995), womit genügend anderes Streumaterial zur Verfügung stand.

In den Untersuchungsgebieten im Berner Oberland und in Salzburg gab es dagegen eine ausgeprägte Nutzung des Bergahornlaubs als Streumaterial. Dabei war das Bergahornlaub oft beliebter und hatte einen höheren Wert als das Laub anderer Baumarten [Z2, Z10-11, Z19, Z22, Z24], da es sich im Vergleich zur Buchenlaub oder Fichtenstreue rascher zersetzt und eine guten Mist ergibt [Z2, Z10-11, Z19]. Zum Teil galt aber auch der Mist mit Fichtenstreue oder Buchenlaub als der bessere Dünger [Z13, Z20]. Welches Beimaterial für die Verwendung des Mistes als Dünger günstig ist, hängt stark von der jeweiligen Beschaffenheit des zu düngenden Bodens und der Bebauung ab. So ist für lehmige, im Ackerbau betriebene Böden wie sie im Inntal (Fontana et al. 1983-1985) und in der Gegend von Halblech (Endriss 1961) im Allgäu vorherrschten, strukturreiches und schwerer zersetzbares Material günstiger. Es wird in die Böden eingearbeitet und lockert sie (Kasthofer 1822, 1828; Stuber & Bürgi 2011). Dagegen war Mist mit Buchenlaub für die Düngung der Dauerwiesen, die im Berner Oberland vorherrschten, schlechter geeignet weil er lange liegen blieb und die folgende Heuernte verunreinigte (Kasthofer 1828). Deshalb wurde Buchenlaub im Berner Oberland vor der Verwendung oft 1-2 Jahre eingelagert, weil es dann leichter zersetzbar war [Z11] (Kasthofer 1828). Zudem hat Bergahornlaub im Vergleich zu Buchenlaub einen viel höheren Stickstoffgehalt und erhöht so den Düngeeffekt des Mistes (Honcamp 1921). Schon 1828 schrieb Karl Kasthofer: *Selbst ohne Beymischung von thierischem Mist machen die Blätter den Rasen fruchtbar*. Dass auch die Blätter alleine ein guter Dünger sind, scheint wenigstens teilweise im Volkswissen verankert gewesen zu sein - einem Tiroler Bauern war sie bekannt [Z17].

Die grösste wirtschaftliche Bedeutung hatte das Bergahornlaub im Berner Oberland. Einhergehend mit der grossflächigen Trockenlegung der Streuwiesen im 19. Jahrhundert kam es dort zu einer *Streunoth* (Stebler 1888). Getreideanbau war zudem aufgrund der Föhnlagen und der hohen Niederschläge im Berner Oberland nur bedingt möglich [Z6-7] und so war auch Stroh kaum verfügbar (Schild 1866; Miaskowski 1879; Kiebacher & Hofmann 2015). Über den Ertrag und den monetären Wert den ein einziger Bergahorn im Berner Oberland haben konnte, schrieb Kasthofer (1822): *Ein alter Ahorn mag im Herbst wohl*



*anderthalb Zentner Blätter zur Streue liefern, die gern acht Batzen der Zentner bezahlt wird.* Auch im 20. Jahrhundert hatte das Bergahornlaub noch einen hohen Wert. Insbesondere zur Zeit des 2. Weltkrieges als man kein Stroh kaufen konnte, *da wurde alles Laub, auch Buchenlaub, zusammengereicht* [Z11].

Die Nutzung des Bergahornlaubes war streng geregelt. So wurde zum Beispiel auf den Alpen Breitenboden und Grindel im Reichenbachtal jährlich jeder einzelne Bergahorn an die Bauern im Tal versteigert. Der Meistbietende hatte dann das Recht, das Laub des entsprechenden Baumes zu nutzen. Die Versteigerung erfolgte im Frühjahr durch den Alpvorstand und der Preis von 1-2 Franken der pro Baum bezahlt wurde, war eine Nebeneinnahme für die Alpgenossenschaften [Z7-9]. Auch der Zeitpunkt ab dem das Laub zusammengereicht werden durfte, war durch die jeweilige Alpverordnung geregelt [Z9]. Solche Praktiken gab es auch in anderen Tälern des Berner Oberlandes. Im Gadmental wurde die Nutzung der einzelnen Bergahorne auf der Alp Birchlauri noch in den 1960er Jahren an der Versammlung der Alpgenossenschaft versteigert [Z7]. Die Bergahornstreue war neben dem Holzverkauf aus dem Waldbesitz eine wichtige Einnahmequelle für die Alpgenossenschaft [Z7]. Die Bauern, die die Laubnutzung der Bäume ersteigerten, verwendeten die Streue für den Eigengebrauch, d.h. sie wurde nicht weiter verkauft [Z4, Z7, Z9]. Die Laubstreue die auf den Alpweiden gesammelt wurde, wurde entweder bis zu den Vorsassen [Z7, Z10-11], oder auch bis ganz ins Tal gebracht [Z4, Z8-9]. Der Transport geschah mit Ross und Wagen und später kamen auch kleine Motormäher zum Einsatz [Z7]. Teilweise wurde das Laub auch in die leeren Ställe eingelagert und im Winter mit Hornschlitten zu Tal gebracht [Z4]. Auf den Vorsassen wurde das Vieh zu Winterbeginn in den Ställen gehalten, deshalb gab es dort Bedarf für Streumaterial. Auf den eigentlichen Alpweiden (den auf die Vorsassen folgenden Bewirtschaftungsstufen) wurde dagegen kaum Streue benötigt, weil das Vieh meist ganztägig auf der Weide war [Z6, Z10-11] (Stebler 1903). Die Regulierungen für die Streunutzung waren von Alp zu Alp sehr unterschiedlich. So war etwa auf der Alp Grindel im Reichenbachtal die Abfuhr der Streue verboten (Versammlung der Alpgenossen von Grindel 1953). Da diese Bestimmung im gleiche Artikel genannt wird in dem die Düngung geregelt wird und in dem auch die Abfuhr des Mistes untersagt wird, ging es dabei vermutlich darum, die Böden auf der Alp nicht zu verarmen. In der neuen Version des Reglements von 1998 wurde diese Regulierung aufgehoben [Z8]. Auch auf manch anderer Gemeinde- und Genossenschaftsalp der Schweiz war die Abfuhr der Streue verboten (Stebler 1903).

Im Diemtigtal wurde auf den Allmenden die Laubstreue entsprechend den Almendanteilen aufgeteilt [Z5]. Die Nutzung der Bäume auf Privatgrund oblag dem Besitzer. Wollte ein anderer die Streu auf Privatgrund nutzen, so musste er einen Teil der Streu an den Besitzer abgeben. In Flüheschwand und Zwischenflüh (Bäuerten im Diemtigtal) lag dieser Anteil in den 1960er Jahren bei 2/3. Nachdem sich die Bewirtschafter ob dieses hohen Anteils gewehrt hatten, mussten sie, etwa um das Jahr 1970, nur mehr die Hälfte der gesammelten Laubstreue an die Grundbesitzer abgeben [Z4].

In Salzburg beschränkte sich im Pinzgau und im Pongau die Nutzung des Bergahornlaubes im 20. Jahrhundert weitgehend auf die permanent besiedelten Talbereiche und sie hatte bei weitem nicht eine so hohe wirtschaftliche Bedeutung wie im Berner Oberland [Z18-24]. Nur ein Zeitzeuge berichtete, dass auf einer Alp im hinteren Glemmtal die Laubstreue einiger weniger Bäume zusammengerechnet wurde um eine kleine Mahdfläche, die sich dort befand zu säubern. Das Laub wurde vor Ort eingelagert und verwendet und nicht ins Tal transportiert [Z20]. Ähnlich wie im Berner Oberland war das Vieh in den Sömmerungsgebieten im Glemmtal und in Untertauern meist ganztägig auf der Weide und so gab es auf den Alpen selbst kaum Bedarf; lediglich für die Jungtiere wurde manchmal etwas Streu benötigt [Z18, Z23]. Im Tal verwendete man neben dem (bevorzugten) Bergahornlaub auch Buchenlaub [Z19], Restheu von den Alpen [Z18], Aststreue [Z20, Z23] und Sägespäne [Z21]. Es gab in den beiden Untersuchungsgebieten in Salzburg laut Zeitzeugenberichten keine speziellen Regulierungen für die Nutzung des Bergahornlaubes, wohingegen es für die Nutzung der Aststreue im Staatswald spezielle Streunutzungsrechte [Z 24] gab. Die Nutzung der Bergahornstreu oblag dem jeweiligen Grundbesitzer. Mit dem Bergahornlaub wurde auch kein Handel betrieben, die Bauern nutzten es jeweils für ihren Eigenbedarf [Z19]. Es war in der Region im Gegensatz zum Berner Oberland genügend Streumaterial verfügbar, sodass hier die Nutzung der Bergahorne nicht von so grosser Bedeutung war.

Manchmal wurde sowohl im Berner Oberland als auch in Salzburg auf Flächen die gemäht wurden, das Bergahornlaub auch mehr deshalb zusammengerechnet, damit im Frühjahr das Gras besser wächst [Z2, Z5, Z18; Z20-21]. Das kann zum Beispiel im Diemtigtal noch heute beobachtet werden (Abb. 15). Dieses Laub wurde dann auch als Einstreu genutzt oder in seltenen Fällen einfach nur verbrannt [Z5].

### **7.1.2. Das Ende der Laubstreunutzung**

Sowohl in Salzburg als auch im Berner Oberland ging das Ende der Laubstreunutzung einher mit der Verfügbarkeit von günstigem Stroh, beginnend in den frühen 1960er Jahren [Z2, Z4, Z6-9, Z19, Z21, Z22, Z24]. Die Aufgabe der Laubnutzung erfolgte nicht abrupt, sondern sukzessive. So wurde zum Beispiel auf den Alpweiden im Reichenbachtal das Laub noch bis in die 1990er Jahre genutzt, aber seit den 1960ern wurde es nicht mehr ins Tal gebracht [Z8-9]. Ende der 1970er Jahre hatte die Laubstreunutzung ihre wirtschaftliche Bedeutung dann weitgehend verloren [Z4, Z6, Z8, Z21]. Vereinzelt wird aber, zum Teil rein traditionsbedingt oder aus Liebhaberei, sowohl im Berner Oberland als auch in Salzburg, auch heute noch Bergahornlaub gesammelt und als Einstreu genutzt [Z2, Z21].



**Abb. 15.** Bergahorne am Rande der Bewirtschaftungseinheiten im Meniggrund. Auf den gemähten Bereichen im Vordergrund des Bildes wurde das Bergahornlaub zusammengereicht, auf den Weideflächen im Hintergrund wurde es liegen gelassen. Aufnahme aus dem Jahr 2012.

### 7.1.3. Bergahornlaub als Futter

Auf den Bergahornweiden wurde das Bergahornlaub im 20. Jahrhundert kaum als Futterquelle genutzt. Nur einzelne Zeitzeugen konnten sich, zum Teil nur aus Erzählungen ihrer Vorfahren, an eine derartige Nutzung erinnern. Dies erscheint erstaunlich, denn der Nährwert des Bergahornlaubes ist ausgesprochen hoch. Es besitzt unter den heimischen Gehölzarten nach dem Laub des Schwarzen und des Roten Holunders den höchsten Eiweissgehalt und ist diesbezüglich auch der Esche, welche im Alpenraum sehr häufig als Futterlieferant genutzt wurde, weit überlegen (Honcamp 1921; Küchli 1987). Wohl spielte aber die Nutzung des Bergahornlaubes als Futterquelle in früheren Zeiten eine grössere Rolle (Kasthofer 1828). Die Schneitelwirtschaft im Allgemeinen lässt sich im Alpenraum bis in das 5. Jahrtausend v. Chr. zurückverfolgen (Haas 2002; Johann et al. 2014) und in manchen Gebieten, z.B. im Wallis oder in Tirol war sie auch noch im 20. Jahrhundert verbreitet [Z6, Z11] (Fliri 1999; Machatschek 2002). Ein Bauer aus dem Diemtigtal berichtete, dass man die grünen Blätter mit einem Rechen von den Ahornbäumen geholt und den Ziegen verfüttert habe [Z5]. Im Haslital gab es bis ca. 1960 eine Schneitelwirtschaft, in den Tieflagen wurden

Eschen und in den höheren Lagen Bergahorne geschneitelt und als Dürrfutter verwendet. Die übrigbleibenden Astbündel wurden als Brennholz genutzt [Z6]. In Salzburg und auch in Halblech konnte sich keiner der Zeitzeugen an eine Nutzung des Bergahornlaubes als Futter erinnern. Für Salzburg gibt es allerdings einen Hinweis aus der Literatur: Machatschek (2002) fand im Rauristal 1997 noch 'aktuell' geschneitelte Ahorne. Im Rauristal zeugt noch die Wuchsform der Bergahorne von dieser Schneitelwirtschaft. Zum Trocknen wurden die abgeschnittenen Äste direkt unter den Bäumen liegengelassen. Das Laub wurde als Futter für Ziegen und Schafe verwendet (persönliche Mitteilung Anton Mühltaler, Waldgemeinschaft Bucheben, Rauris).

Am Grossen Ahornboden in Tirol konnte sich ein Zeitzeuge aus den Erzählungen seiner Vorfahren an eine Futternutzung des Bergahornlaubes erinnern. Diese Nutzung ist geschichtlich belegt (Hägele 1968). Im Jahr 1854 wurden die Grenzen zwischen dem Grundbesitz der Agrargemeinschaft Eng-Alm, welche die Weideflächen den Grossen Ahornboden bewirtschaftete, und den Reichsforsten (Staatswald), welche Eigentümer der umliegenden Wälder waren, neu vermarktet und dabei die Nutzung der Ahornbäume auf den Weiden wie folgt geregelt:

*Was den am Engerboden stehenden Ahornbestand anbelangt, wird folgendes Übereinkommen geschlossen bzw. erneuert: a) Sämtliche den Bestand bildende Ahornbäume bleiben Eigentum des Forstärars b) Letzteres ist berechtigt jedes Jahr durchschnittlich den 100. Teil zur beliebigen Verfügung abzutreiben und für jeden gefälltten Stamm einen neuen anzupflanzen. Nadelholz bleibt hierbei ganz ausgeschlossen; die Berechtigung erstreckt sich nur auf Ahorne. Den Alpbesitzern bleibt die Benützung dieser Ahorne nach bisheriger Gepflogenheit als Schirmbäume und zur Futterlaubgewinnung ungeschmälert, wobei die Benützung nach Möglichkeit ohne Verstümmelung des Baumes sondern durch Abstreifen des Laubes zur Herbstzeit oder durch Aufbrechen derselben Platz greifen soll [..]*

(Agrarakte Nr. 131 vom 02.04.1854; Hägele 1968)

Auch heute noch befinden sich die Ahornbäume auf den Weideflächen der Agrargemeinschaft Eng-Alm im Besitz des staatlichen Forstbetriebs, den Österreichischen Bundesforsten und der Agrargemeinschaft obliegt weiterhin das Recht Streu für den Alpbedarf zu beziehen (Hägele 1968; Sonntag & Straubinger 2014).

#### **7.1.4. Bettlaub**

Neben der weit verbreiteten Streunutzung wurde im Berner Oberland das Bergahornlaub auch als Bettlaub verwendet. Als noch keine Matratzen verfügbar oder nicht erschwinglich waren, schlief man auf mit verschiedenen Füllmaterialien gefüllten Säcken. Als Füllmaterial kam dabei neben Stroh und der Streue der Riedwiesen auch Laubstreue zum Einsatz [Z7, Z23-24] (Machatschek 2002; Roth & Bürgi 2006). Verschiedenste Bäume kamen als Laublieferten zum Einsatz, im Verbreitungsgebiet der Buche wurde hauptsächlich Buchenlaub verwendet (Stuber & Bürgi 2002; Roth & Bürgi 2006). Daneben wurde auch das Laub von Eiche, Ahorn, Walnuss, Birn- und Apfelbaum verwendet (Roth & Bürgi 2006). Im

Berner Oberland, wo es ausgedehnte Bergahornbestände gibt, wurde häufig Bergahornlaub verwendet [Z2, Z5-7]. Dies einerseits, weil es verfügbar war [Z6], zudem bot es gegenüber dem Buchenlaub aber auch gewisse Vorteile: es war weicher und es zerbröselte nicht so schnell [Z7]. Einjährige Buchenstreu war zu hart und zweijährige Buchenstreu und auch Eschenstreu zerbröselten sofort zu Pulver [Z7]. Etwa alle 6 Monate musste der *Laubsack*, so nannte man die laubgefüllte Schlafunterlage im Berner Oberland, neu befüllt werden [Z2, Z7]. Wenn kein Bergahornlaub verfügbar war, wurde auch Hasellaub und Wurmfarne, die ebenfalls gut geeignet waren, oder *Lische* (die Streu der Riedwiesen) verwendet [Z7]. Stroh war zwar auch ein geeignetes Füllmaterial, aber es war im Berner Oberland kaum verfügbar. Getreide gedeiht dort schlecht und es wurde dort manchmal nur angebaut, um etwas Stroh für die Betten zu haben [Z6-7]. Als Füllmaterial für Bettdecken war Bergahornlaub weniger geeignet. Man verwendete sogenannte Heudecken, gefüllt mit *Aemd*, dem Heu eines späten Schnittes, welches besonders weich war [Z7]. Das Ende der mit Bergahornblättern gefüllten *Laubsäcke* im Berner Oberland ist in den 1940er bis 1950er Jahren anzusiedeln [Z6-7].

Für Deutschland und Österreich ergaben die Oral-History Interviews keine Hinweise auf eine Verwendung des Bergahornlaubes als Bettlaub. Im Allgäu und in Salzburg wurden Strohsäcke als Schlafunterlage verwendet [Z14, 23-24].

#### 7.1.5. Bergahornlaub als Lagermaterial

Im Berner Oberland fand das Bergahornlaub auch als Lagermaterial für Gemüse eine Anwendung. Man verwendete die Blätter im Keller zur Lagerung von Karotten, die dadurch lange haltbar waren (persönliche Mitteilung s.n.). In Frankreich werden kleine Ziegenkäse-Laibchen in Bergahornblätter gewickelt (Motel 1995), ähnlich wie es in Südosteuropa mit Weinblättern gemacht wird.

## 7.2. Das Holz

*Eins hat er, der Ahorn: wenn du Brennholz machst, kriagt ma a warme Stubn* [Z18].

Das wertvolle Holz des Bergahorns wurde und wird in vielfältigster Weise genutzt und dafür wurden auch die Bergahorne auf den Weiden verwendet. Eine gezielte Holznutzung der Bergahornweiden im forstlichen Sinne gab es in den Untersuchungsgebieten im 20. Jahrhundert aber nicht [Z1-24]. Es gibt allerdings klare Hinweise, dass es wenigstens mancherorts in früheren Zeiten eine solche Nutzung gab. So war etwa am Grossen Ahornboden die forstliche Nutzung des Ahornbestandes streng geregelt. In einer Nutzungsvereinbarung aus dem Jahre 1854 wurde festgelegt, dass jedes Jahr maximal jeder hundertste Baum zur Holznutzung gefällt werden durfte und für jeden gefällten Baum musste ein junger gesetzt werden (Hägele 1968; siehe wörtliches Zitat der Vereinbarung unter 7.1.3). Ausserdem wurde für die Holzentnahme die Anwendung des geregelten Plenterhiebes festgelegt um eine nachhaltige und langfristige Nutzung zu gewährleisten (Hägele 1968). Die Plenterwirtschaft (von Blender = Lichtnehmer) ist eine forstliche

Betriebsart die darauf anstrebt auf einer Fläche alle Grössenklassen in einem ausgewogenen Verhältnis zu erhalten (Schütz 2001). Sowohl das Zeughaus, als auch die Hoftischlerei in Innsbruck hatten großes Interesse an dem schönen Ahornholz aus dem Ristal wo sich auch der Grosse Ahornboden befindet (Hägele 1968). Einen Hinweis auf eine gezielte Holznutzung auf den Bergahornweiden in der Schweiz liefert Stebler (1903): *Im Sernftal (Glarus) gibt es ganze Ahornwäldchen, deren Besitzrecht dreifach geteilt ist, dem einen gehört das Laub, einem zweiten das Holz und einem dritten die Weide*. Die Bergahorne wurden dort also auch speziell für die Holzgewinnung genutzt.

Die Oral-History Interviews ergaben, dass auf den untersuchten Bergahornweiden die Holznutzung der Bergahorne im 20. Jahrhundert nur mehr eine geringe Bedeutung hatte. Nur manchmal wurden, wenn es sich um besonders schön gewachsene Bäume handelte, einzelne Bergahorne auf den Weiden für die Holznutzung gefällt [Z24]. Meist wurden jedoch lediglich herabgefallene Äste und abgestorbene Bäume als Brennholz verwendet [Z8-9, Z14, Z18, Z23]. Das Bergahornholz hat einen hohen Heizwert und war deshalb als Brennholz sehr beliebt [Z18, Z23-24]. Die Aufbereitung ist aber ausgesprochen mühsam: Bergahornholz lässt sich schlecht spalten und die Bearbeitung ist wesentlich aufwendiger als bei Nadelholz oder auch bei der Buche, die als Laubgehölz einen ähnlich hohen Heizwert besitzt wie der Bergahorn [Z15-17, Z21]. So kam es vor, dass, sofern genügend anderes Brennmaterial vorhanden war, abgestorbene Bergahorne auf den Weiden auch einfach nur stehengelassen wurden [Z15-17]. Oft hatten die Bauern Holznutzungsrechte in den angrenzenden Wäldern und der Brennholzbedarf wurde daraus gedeckt [Z15-17, Z23-24]. In Gebieten in denen die Buche nicht mehr oder nur mehr vereinzelt vorkommt, wie etwa in der Gemeinde Untertauern (am Rande der Zentralalpen hat die Buche dort ihre Verbreitungsgrenze) war Bergahornholz oft das einzige in ausreichender Menge vorhandene Holz mit hohem Heizwert. Es war deshalb als Brennholz besonders wichtig, etwa zum Heizen der Kachelöfen [Z21, Z24].

Das Bergahornholz war ein gefragtes Möbelholz und man verwendete es für die Herstellung von verschiedenen Gebrauchsgegenständen. Für manche Anwendungen wurde das Bergahornholz einfach verwendet, weil es verfügbar war [Z6-7, Z18], aber es gab auch einige Dinge die aufgrund der speziellen Eigenschaften des Holzes bevorzugt oder ausschliesslich aus Bergahornholz gefertigt wurden. So wurden aufgrund der guten elastischen Eigenschaften im Berner Oberland Hornschlitten ausschliesslich aus Bergahornholz gefertigt (Abb. 16) [Z1-2, Z4-7, Z10-11]. Dabei wurden für die geschwungenen Kufen der Schlitten säbelwüchsige Ahorne von Hanglagen verwendet [Z6-7]. In den Untersuchungsgebieten in Deutschland und Österreich wurden Hornschlitten dagegen meist aus Eschenholz gefertigt, welches ebenfalls gute elastische Eigenschaften aufweist. Teilweise wurde aber auch Bergahornholz verwendet, insbesondere für die Kufen [Z18].





**Abb. 16.** Hornschlitten aus Bergahornholz. Im Berner Oberland wurden solche Schlitten ausschliesslich aus Bergahornholz gefertigt.

Als Möbelholz war Bergahornholz vor allem für Tischplatten sehr beliebt. Dies wurde mit Ausnahme des Wanker Flecks von allen Untersuchungsgebieten berichtet [Z4, Z7, Z10-11, Z18-21, Z24]. Grund dafür ist die schöne Maserung, die Härte und vor allem die Feinporigkeit des Holzes [Z7, Z11, Z21, Z24]. Es ist dadurch hygienischer als etwa Eschenholz das sehr grosse Poren aufweist (Bosshard 1982; Laudert 2004). Aus demselben Grund wurden viele Küchengeräte wie Schüsseln, Teller, Kochlöffel und verschiedene Gefässe bevorzugt aus Bergahornholz gefertigt (Abb. 17) [Z4, Z7, Z]. Diese Nutzungsform hat eine lange Geschichte, denn schon in der Jungsteinzeit vor ca. 8000 Jahren nutzten Ackerbauern das Bergahornholz zur Herstellung von Gefässen (Laudert 2004). Eine spezielle Anwendung fand das Bergahornholz für die Herstellung von Geräten wie Milchschaufeln und Schöpfkellen für die Käseproduktion (Abb. 17) [Z6-7, Z8, Z10, Z15, Z23]. Diese wurden im Berner Oberland fast ausschliesslich aus Bergahornholz hergestellt [Z7, Z10]. Auch heute noch werden diese Geräte von den Drechslern im Berner Oberland produziert und sie sind auch heute noch auf den Alpen des Reichenbachtals für die Käseproduktion im Einsatz [Z7, Z10].

Bergahornholz wird auch als Klangholz für Musikinstrumente verwendet, zum Beispiel für den Geigenbau, und wurde von Instrumentenbauern auch aus den Untersuchungsgebieten im Berner Oberland und im Allgäu bezogen [Z6-7, Z9, Z13, Z15].

Durch die geringe Sprödigkeit ist der Bergahorn ein gutes Schnitzholz [Z6-7, Z10] (Stebler 1903). Im Berner Oberland wurde es deshalb für die Herstellung der oft kunstvoll gestalteten *Stabellen* (eine Art Stuhl) verwendet [Z7, Z11].

Des Weiteren verwendete man Bergahornholz im Diemtigtal für die Herstellung von *Mistschorrern* (Gerät zum Wegschaben des Mistes im Stall) [Z1, Z4] und im Glemmtal für die von Pferden gezogenen Heuwägen [Z18]. Nach Stebler (1903), der um die

Jahrhundertwende umfangreiche Studien zur Land- und Forstwirtschaft in der Schweiz durchführte, wurde Bergahornholz auch bevorzugt für Küferarbeiten verwendet.



**Abb. 17.** Holzgefäß (links) und Schöpfkelle für die Käseproduktion (rechts), Berner Oberland.

Die Zeitzeugen nannten noch zahlreiche weitere Anwendungen des Bergahornholzes, so etwa für Hocker [Z4], Schneeschaufeln [Z4], Blumenkübel [Z4], Pfosten [Z21], und für die Bachverbauung [Z16]. Als Rarität seien hier noch die *Hornjöchli* (Hornführer) genannt. Sie wurden (und werden) den Kälbern aufgesetzt damit die Hörner in die gewünschte Stellung wachsen und wurden im Berner Oberland unter anderem auch aus Bergahornholz gefertigt (persönliche Mitteilung, Heinz Lerch, Naturpark Diemtigtal).

### 7.3. Weitere Nutzungsformen

#### 7.3.1. Volksmedizin

Als Heilmittel hatte der Bergahorn in den Untersuchungsgebieten lediglich eine geringe Bedeutung. Nur ein Zeitzeuge berichtete, dass man Bergahornblätter zum Auflegen verwendet hätte, für welches Leiden, daran mochte er sich nicht mehr erinnern [Z11]. Hildegard von Bingen beschrieb den Bergahorn als 'kalt und trocken', die Blätter wurden als kühlendes Mittel auf krankhaft erhitzte Stellen, Schwellungen und Insektenstiche aufgelegt (Laudert 2004; Wauer 2009).

Ein Zeitzeuge berichtete, man habe im Allgäu Isländisch Moos von den Bäumen gesammelt. Daraus hätte man Tee zubereitet und zum Beispiel bei Keuchhusten angewandt [Z15]. Isländisch Moos ist eine Flechtenart mit dem wissenschaftlichen Namen *Cetraria islandica*. Diese Flechte wird sowohl in der Volks- als auch in der Schulmedizin als Heilmittel bei Atemwegserkrankungen verwendet, kommt aber nicht auf Bergahornen vor. Vermutlich liegt eine Verwechslung mit der Echten Lungenflechte (*Lobaria pulmonaria*) vor. Die Echte



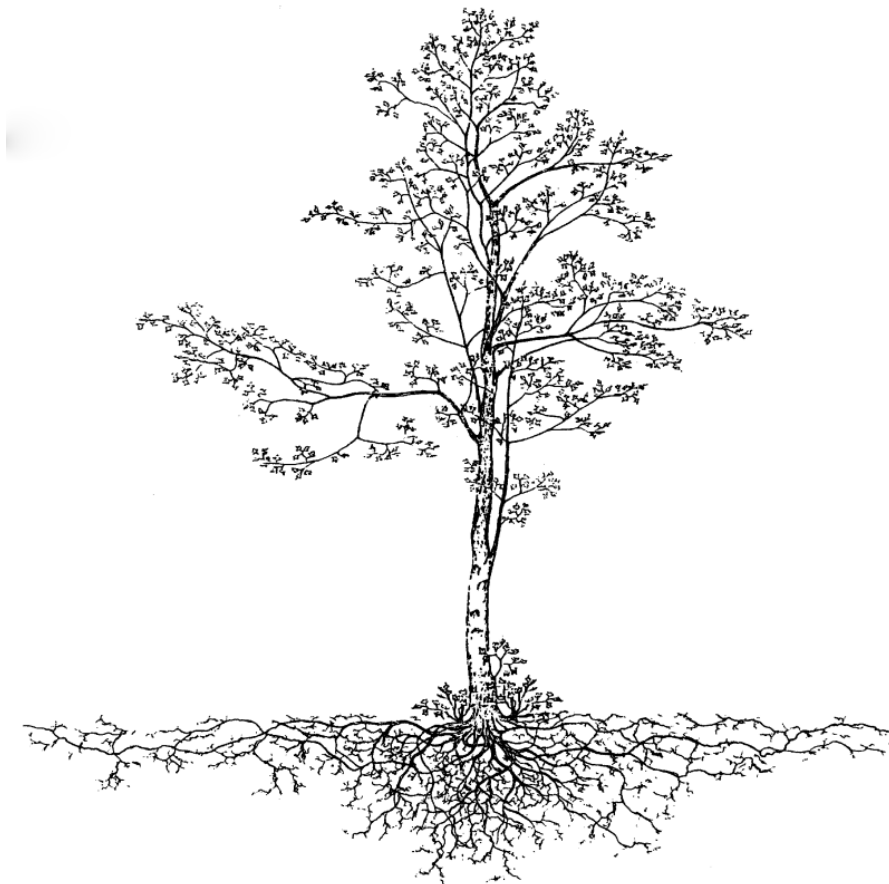
Lungenflechte ist als Epiphyt auf verschiedenen Baumarten weit verbreitet und kommt im Allgäu an Bergahornstämmen vor. Sie ist in der Volksmedizin als Heilmittel für Atemwegserkrankungen bekannt (Bock 1595). Auch im Berner Oberland wurde die Echte Lungenflechte manchmal als Heilmittel verwendet [Z6].

### 7.3.2. Bienennahrung

Der Bergahorn ist im Frühling, wenn er blüht eine gute Bienennahrung [Z7, Z24]. Das war im Untersuchungsgebiet Untertauern zwar allgemein bekannt [Z24], es gab aber diesbezüglich keine gezielte Nutzung. In den anderen Untersuchungsgebieten war den Zeitzeugen dies vorteilhafte Eigenschaft des Bergahorns nicht bekannt.

### 7.3.3. Bodenbefestigung

Der Bergahorn wurde in den Nordalpen gezielt zur Hangstabilisierung genutzt [Z6, Z21]. Grund ist sein ausgedehntes Wurzelsystem (Kasthofer 1828; Küchli 1987; Machatschek 2002): Der Bergahorn hat eine gute Tiefenbewurzelung, aber auch ein weit reichendes Horizontalwurzelsystem (Abb. 18) (Kutschera & Lichtenegger 2002).



**Abb. 18.** Wurzelsystem des Bergahorns. Der Bergahorn bildet sowohl Tiefenwurzeln als auch ausgedehnte Horizontalwurzeln aus. Aus Haselwanter and Kutschera (2000) © Amt der Tiroler Landesregierung.

Zudem sind die Wurzeln stark hin und her gekrümmt und bei Übererdung können sich am Stamm sprossbürtige Wurzeln ausbilden (Kutschera & Lichtenegger 2002). Durch diese Eigenschaften ist der Bergahorn ein ausgezeichneter Bodenbefestiger und kann auch Schutt- und Geröllstandorte besiedeln (Haselwanter & Kutschera 2000; Munk 2007). Er erträgt dabei Überschotterungen von bis zu zwei Metern [Z17]. Durch den hohen Stickstoffgehalt der Blätter ist er ausserdem ein guter Bodenbildner (Pirc 1994) und wurde deshalb speziell für die Befestigung von Geröllhalden verwendet [Z6].

#### 7.3.4. Bergahorne vor Gebäuden

Auffallend oft stehen Bergahorne bei Gebäuden, sowohl vor den Wirtschaftsgebäuden der Alpweiden (Abb. 19) als auch in tieferen Lagen bei Bauernhöfen und in der Nähe der Scheunen.



**Abb. 19.** Bergahorne in der Nähe der Wirtschaftsgebäude auf der Gschwantenmad im Reichenbachtal.

Dies hatte sowohl ästhetische Gründe, denn der Bergahorn war als Hof-, Grenz- und Dorfbaum sehr beliebt [Z2] (Pirc 1994; Machatschek 2002; Wauer 2009), als auch praktische.

Bei der Streunutzung war es bequem, wenn die Bergahorne nahe an der Scheune standen in der das Laub gelagert wurde [Z6, Z10, Z20]. Ausserdem fungierten die Bergahorne vor den Gebäuden als Schattenspender für Mensch und Tier [Z7-8]. Im Reichenbachtal stehen Bergahorne oft vor den Käsespeichern und sorgen durch ihre Schattenwirkung für etwas kühlere und feuchtere Bedingungen. Dies kommt der Lagerung des Käses zugute, da dieser so nicht zu trocken wird [Z9-10]. Manchmal wurden Bergahorne speziell in der Nähe der Gebäude gepflanzt um als Blitzableiter zu dienen [Z5]. Diese Schutzfunktion der Bergahorne ist auch aus dem Kanton Luzern bekannt (Aregger 1985).

### 7.3.5. Epiphytische Moose und Flechten als Dünger

Im Reichenbachtal hat man Moose und Flechten, welche oft in dichten Matten die Stämme und Äste der Bergahorne bedecken als Dünger genutzt [Z10-11]. Dieser Dünger war allerdings nur ein Nebenprodukt. Man nahm an, dass die Moose und Flechten Schmarotzer seien und den Bäumen schadeten. Sie wurden von der Rinde abgeschabt damit die Bäume *atmen können und voll wachsen können und voller Laub sind das man nutzen kann* [Z10]. Das *Putzen* der Bäume wie diese Pflegemassnahme genannt wurde, wurde meist im Frühling durchgeführt und das abgeschabte Material kam als Dünger zum Einsatz. Man *putzte* in der Regel nur die günstigsten Bäume, zum Beispiel die an den Fahrwegen wo man das Laub mit geringem Aufwand nutzen konnte. Im Reichenbachtal wurden Bergahorne bis in die 1950er Jahre geputzt [Z11]. Die Praktik des Putzens, die auch bei Obstbäumen angewandt wurde [Z11], beruht allerdings auf einem Irrtum. Epiphytische Moose und Flechten entnehmen den Bäumen keine Nährstoffe. Sie nutzen den Baum lediglich als Unterlage und stellen abgesehen von der mechanischen Belastung meist keine Beeinträchtigung dar.

### 7.3.6. Ahornsirup

*Alt-Wälder sind's! die Eiche starret mächtig,  
Und eigensinnig zackt sich Ast an Ast;  
Der Ahorn mild, von süßem Saft trüchtig,  
Steigt rein empor und spielt mit seiner Last.*

*Und mütterlich im stillen Schattenkreise  
Quillt laue Milch bereit für Kind und Lamm;  
Obst ist nicht weit, der Eben reife Speise,  
Und Honig trieft vom ausgehöhlten Stamm.*

Johann Wolfgang von Goethe, 1832 (Faust. Der Tragödie zweiter Teil)

Ähnlich wie der Zuckerahorn (*Acer saccharum*), der in Nordamerika kommerziell für die Herstellung von Ahornsirup verwendet wird (Godman et al. 1990), hat auch der Bergahorn einen zuckerhaltigen Saft. In Deutschland war die Gewinnung des Ahornsafte schon im Mittelalter verbreitet (Lagoni 2009) und sie war auch im Alpenraum bekannt (Kasthofer

1828; Correvon 1906). Aus der Formulierung von Kasthofer (1828) lässt sich allerdings ableiten das dieses Wissen im 19. Jahrhundert kein Allgemeinwissen darstellte:

*Kaum werdet ihr, liebe Landleute, glauben, daß in dem Safte des Bergahorns und noch mehr in dem Safte der Lenne (Sitzahorn, Acer platanoides), Zucker, und zwar ein guter süßer Zucker enthalten sey? Und doch ist das ganz gewiß, und eben so gewiß, daß aus diesem Saft Essig und Branntwein erhalten werden kann.*

Vereinzelt aber hat sich das Wissen um den süssen Saft der Bergahorne in der Bevölkerung bewahrt. Ein Zeitzeuge erinnerte sich, dass man noch in den 1940er Jahren im Gadmental im Frühling Bergahornsaft gewonnen und eingedickt als Brotaufstrich verwendet habe [Z7]. Ebenso lieferte ein Zeitzeuge aus dem Pinzgau in Salzburg ein Hinweis auf die Nutzung des Ahornsafte [Z20].

Seine grösste Bedeutung als Zuckerlieferant erlangte der Bergahorn in Europa, als zu Beginn des 19. Jahrhunderts die Versorgung mit Rohrzucker aus den Kolonien durch die Kontinentalsperre Napoleons unterbrochen wurde (Küchli 1987; Lagoni 2009). Ebenso wurde er in den Notzeiten des Ersten Weltkrieges wieder vermehrt als Zuckerquelle genutzt (Küchli 1987). Ein Bergahornbaum liefert pro Tag etwa 10-20 Liter Ahornsaft und für ein Kilogramm Zucker sind etwa 80-100 Liter davon nötig (Küchli 1987; Lagoni 2009).

### 7.3.7. Der Bergahorn als Nahrungsquelle

Als Nahrungsmittel wurde der Bergahorn im 20. Jahrhundert sehr selten verwendet, obschon sich aus den süssen Blüten ein leckerer Salat zubereiten lässt [Z6]. Ausserdem kann aus den Blättern eine Art Sauerkraut hergestellt werden, die jungen Blätter und Triebe können frisch in Salaten oder gekocht in Gemüsegerichten genossen werden, die getrockneten Blätter können als Würzmittel und Teekraut dienen und die Samen können zu Kochgemüse verarbeitet werden (Fleischhauer 2004; Machatschek 2007; Roloff et al. 2010). Abgesehen von der Verwendung der Blüten in Salaten konnten diese Nutzungsformen für die Untersuchungsgebiete anhand der Oral-History Interviews aber nicht bestätigt werden. Sehr wahrscheinlich hatte die Verwendung des Bergahorns als Nahrungsquelle in Notzeiten eine grössere Bedeutung. Karl Kasthofer (1828) beschreibt, dass die geriebene Rinde junger Bergahorne eine gute Viehleckung ergibt und ein Gedicht von Adolf Vögtlin (1861 – 1947) birgt einen Hinweis, dass Ahornrinde auch von Menschen als Nahrungsquelle genutzt wurde:

*Sie sitzen traut beim Mittagmal;  
Da klirrt's im Flure wie von Stahl.  
Die Tür geht auf. Herein ein Kühner  
Im Todesschritt: 's ist der Fardüner.  
Und wie sein Stahl, so klirrt sein Hohn:  
"He, schmeckt's dem Herrn und Ingesinde  
Bei Wassermilch und Ahornrinde?  
Wohl fad? Na, seht, ich würz es schon  
Und will beim Eid kein Korn davon! –*

*Da, nehmt die Spucke! – Sei es den:  
“In Ehren stehn, oder untergehn!”*

Diese Zeilen stammen aus dem Gedicht "Johann Chaldar", das auf dem gleichnamigen Heldenepos aus Graubünden basiert. Für den Verzehr wurde die innere Rinde des Bergahorns im Frühjahr geerntet und getrocknet und gemahlen dem Mehl beigemischt (Fleischhauer 2004). Zum Teil wurden auch getrocknete und gemahlene Ahornblätter als Mehl-Streckmittel verwendet (Fleischhauer 2004).

## 8. Wahrnehmung und Wertschätzung, Mystik und Legenden

*Sobald er (der Bergahorn) auftritt, ändert sich der ästhetische Eindruck der Landschaft und gewinnt einen Reichtum, eine laubige Fülle, eine Plastik des Baumschlags, die uns selbst die Abwesenheit der Kastanie nicht mehr vermessen lässt. (Christ 1879)*

Im Allgemeinen wurden die Bergahorne auf den Weiden in den letzten 80 Jahren von den Zeitzeugen und von der Bevölkerung in allen Untersuchungsgebieten als etwas Positives wahrgenommen (**Box 1**). Es gab dabei aber grosse individuelle Differenzen. Während viele der Zeitzeugen eine emotionale Bindung zu den Ahornen empfanden, standen ihnen einige neutral und einige wenige auch negativ gegenüber. Dabei gab es einerseits eine Tendenz dahingehend, dass die Bäume in den Gebieten, in denen sie in der Vergangenheit eine grössere wirtschaftliche Bedeutung hatten, auch mehr wertgeschätzt wurden und andererseits, dass mit dem Verlust der wirtschaftlichen Bedeutung auch die Wertschätzung in der Bevölkerung weniger gegeben war. So waren zum Beispiel in Halblech die Fichte und die Buche wirtschaftlich bedeutender als der Bergahorn und so wurde dem Bergahorn meist keine grosse Beachtung geschenkt. Die negativen Urteile standen vielfach mit dem im Vergleich zu einer Weidefläche ohne Bäume zusätzlichen Bewirtschaftungsaufwand und dem negativen Effekt der Bäume auf die Weidequalität in Verbindung [Z17, Z9, Z13].

### Box 1. Ausgewählte Zitate der Zeitzeugen befragt nach ihrer Wertschätzung für den Bergahorn

*Das ganze Jahr hindurch sehr schön sind die alleinstehenden Ahöre weil ob mit Laub, ohne Laub oder mit Schnee, es ist geng (immer) eine sehr schöne Form. [Z2]*

*Jeder Bam [Bergahorn] isch zuviel, weil die Weid drunter null isch. [Z17]*

*Wenn sie [die Bergahorne] nicht da wären, sie würden einem fehlen. [Z2]*

*De Forbe im Herbst de is super. [Z21]*

*Der Ahorn isch a Typ der lebt auf 1200 Meter oben und der will oanfach sei Ruha hoben. Mit dem hot er seine Härte gekriegt. [Z17]*

*Und jeder (Bergahorn-) Baum ist eine Besonderheit. [Z2]*

*Irgendwie, im Innersten, ein spezielles Ding war der Bergahorn immer. Aus meiner Sicht gesehen und so wie ich das übernommen habe von den älteren Generationen. [Z9]*



Die Wertschätzung für die Bergahorne beruht nicht zuletzt auf ihrem ästhetischen Wert. *Der Bergahorn verschönert durch seine majestätische Gestalt die Landschaft* schrieb Friedrich Stebler (1903), und in den Untersuchungsgebieten wurden die Bergahorne auf den Weiden oft auch deshalb stehen gelassen, weil sie schön sind [Z8, Z14-15, Z19-20, Z22, Z24]. Eine tiefere mystische Bedeutung wurde dem Bergahorn im Allgemeinen aber nicht beigemessen [Z1-24] (Laudert 2004). Im Lötschental im Wallis allerdings, wurden oben in jedem Stall Zweige des Bergahorns aufgehängt [Z11]. Möglicherweise hängt dieser Brauch in Zusammenhang mit der beruhigenden Wirkung auf das Vieh die dem Bergahorn beigemessen wurde [Z7].

Neuerdings, seit etwa 20 Jahren, erfährt der Bergahorn eine Aufwertung [Z6, Z9]. Als schönes Landschaftselement gewinnt er für Tourismus und Naherholung zunehmend an Wertschätzung. Im Naturpark Diemtigtal werden Rundreisen zu den 'Bergahorn-Baumriesen' organisiert (Tourismus & Naturpark Diemtigtal 2016) und im Reichenbachtal wurde ein Bergahorn – Naturerlebnisspfad eingerichtet (Kiebacher & Hofmann 2015). Alte und mächtige Bäume gelten als Sinnbild für Standhaftigkeit und Sicherheit und werden des Öfters in Reklamen verwendet. So auch in einer Kampagne der Bank Credit Suisse (Werbewoche 2012). Grosse und besonders beeindruckende Bergahornbäume werden auch als 'Kraftbäume' mystifiziert und ihnen werden positive Wirkungen auf den Menschen beigemessen (Bacher PrePress AG 2016). Im Reichenbachtal werden im Schatten der mächtigen Bergahorne Berggottesdienste und Taufen abgehalten (Walser 2015).

Erwähnt sei an dieser Stelle noch eine interessante Legende um den Bergahorn, die ein Zeitzeuge aus dem Gadmental zu berichten wusste [Z7]:

*Wenn einer eine böse Frau hatte ging er zum Kapuziner und dann hat er gesagt du musst ihr, aber sie darf's nicht merken, ein Schamhaar abschneiden und in eine kleine Flasche ein Kirschenstein hinein und ein wenig Roggenmehl und Zapfen drauf und dann hat er Ort und Stunde gesagt, dann musst du einen Ahorn knapp über der Wurzel ein Loch anbohren bis ins Mark und mit einem Stäckli das Fläschli hineinschieben, Zapfen drauf und die wird friedlich.*

## Literatur

- Aregger, J., 1985. *Flora des Kantons Luzern*. Luzern: Naturforschende Gesellschaft Luzern, Raeber.
- Bacher PrePress AG, 2016. Kraftbaum. <http://www.heiligkreuz-entlebuch.ch/tourismuserholungsport/kraftbaum/> [Zugriff am 18.07.2016].
- Bock, H. 1595. Kreutterbuch, : darin unterscheidt Nammen und Würckung der Kreutter, Stauden, Hecken und Bäumen, mit jhren Früchten, so in teutschen Landen wachsen, auch derselben eigentlicher und wolgegründter Gebrauch inn der Artzney, fleissig dargeben, : item von den vier Elementen, zarnen und wilden Thieren, auch Vöglen und Fischen, Milch, Käss, Butter, Honig, Wachs, Zucker, Saltz, Brot, Wein. Strassburg: Josias Rihel.
- Bonnier, G.E.M., 1990. *La grande flore en couleurs de Gaston Bonnier: France, Suisse, Belgique et pays voisins*. Paris: Editions Belin.
- Bosshard, H.H., 1982. *Holzkunde. Band 1: Mikroskopie und Makroskopie des Holzes. 2. überarbeitete Auflage*. Basel: Springer.
- Brockmann-Jerosch, H., 1931. *Schweizer Volksleben. 2. Band*. Erlenbach, Zürich: E. Rentsch.
- Bürgi, M., Gimmi, U. & Stuber, M., 2013. Assessing traditional knowledge on forest uses to understand forest ecosystem dynamics. *Forest Ecology and Management*, 289: 115–122.
- Christ, H., 1879. *Das Pflanzenleben der Schweiz*. Zürich: F. Schulthess.
- Correvon, H., 1906. *Nos Arbres*. Paris: Geneva.
- Czell, A., Schiechtl, H. M., Stauder, S. & Stern, R., 1966. Erhaltung des Naturschutzgebietes "Großer Ahornboden" durch technische und biologische Maßnahmen. *Jahrbuch des Vereins zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere.*, 31: 33–56.
- Egli, B. & Wingeier, B., 2004. *Acer pseudoplatanus* (Bergahorn). <http://www.gehoelze.ch/Bergahorn.pdf> [Zugriff am 16.06.2016].
- Ellenberg, H. & Leuschner, C., 1996. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen*. Stuttgart: Ulmer.
- Endriss, G., 1961. Die Separation im Allgäu. Die von dem Gebiet der Reichsabtei Kempten ausgehende Vereinödungsbewegung. *Geografiska Annaler*, 43(1/2): 46–56.
- European Commission, 2013. Commission Regulation (EU) No 1408/2013 of 18 December 2013 on the application of Articles 107 and 108 of the Treaty on the Functioning of the European Union to de minimis aid in the agriculture sector. *Official Journal of the European Union. Series L*, 352: 9–17.
- Fleischhauer, S.G., 2004. *Enzyklopädie der essbaren Wildpflanzen Mitteleuropas: 1500 Pflanzen Mitteleuropas*. Aarau: AT-Verlag.
- Fliri, F., 1999. *Baumkirchen: Heimatkunde eines Dorfes in Tirol*. Baumkirchen: F. Fliri.
- Fontana, J. (Hrsg), 1983-1985. *Geschichte des Landes Tirol. 4 Bände in 5 Teilen*. Bozen, Innsbruck: Athesia, Tyrolia.
- Frey, W. & Lössch, R., 2014. *Geobotanik: Pflanze und Vegetation in Raum und Zeit*, 3. Auflage. Berlin, Heidelberg: Springer.
- Geiger, E., 1901. *Das Bergell: Forstbotanische Monographie*. Chur: J. Casanova.



- Godman, R.M., Yawney, H.W. & Tubbs, C.H., 1990. *Acer saccharum* Marsh. sugar maple. In R. M. Burns & B. H. Honkala (Hrsg). *Silvics of North America. Volume 2, Hardwoods*. Washington: US Dept. of Agriculture, Forest Service, pp. 78–91.
- v. Goethe, J.W., 1832. *Faust. Der Tragödie zweiter Teil*. Stuttgart: Cotta.
- Greter, P.F., 1936. *Die Laubmoose des oberen Engelbergertales*. Engelberg: Stiftsdruckerei Engelberg.
- Haas, J.-N. & Rasmussen, P., 1993. Zur Geschichte der Schneitel- und Laubfutterwirtschaft in der Schweiz - eine alte Landwirtschaftspraxis kurz vor dem Aussterben. *Dissertationes Botanicae*, 196: 469–489.
- Haas, N.J., 2002. 6000 years of tree pollarding and leaf-hay foddering of livestock in the Alpine area. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen*, 3(4): 231–240.
- Hägele, E., 1968. *Die Almen der Hinterriss: eine rechtsgeschichtliche Untersuchung*. Innsbruck: Wirtschafts- und sozialwissenschaftlicher Arbeitskreis.
- Haselwanter, G. & Kutschera, L., 2000. *Der Berg-Ahorn im Karwendel. Band 3: Wurzelstudien im Landschaftsschutzgebiet Grosser Ahornboden*. Innsbruck: Amt der Tiroler Landesregierung, Abteilung Umweltschutz.
- Hegi, G., 1975. *Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band V, Teil 1, 2. Auflage*. München: Lehmann.
- Honcamp, F., 1921. *Fütterungslehre und Futtermittelkunde*. Stuttgart: Ulmer.
- Huber, I., 2009. *Auswirkungen der Bewirtschaftung auf den Nährstoff- und Wasserhaushalt des Ahornbestandes im LSG "Grosser Ahornboden"*. Leopold-Franzens Universität Innsbruck.
- Johann, E., Latorre, J.G. & Klemm, S., 2014. *Kostbarkeiten im Wald. Kultur und Geschichte*. Wien: Österreichischer Forstverein.
- Kapfer, A., 2010. Beitrag zur Geschichte des Grünlands Mitteleuropas. *Naturschutz und Landschaftsplanung*, 42(5): 133–140.
- Kasthofer, K., 1822. *Bemerkungen auf einer Alpen-Reise über den Susten, Gotthard, Bernardin, und über die Oberalp, Furka und Grimsel*. Aarau: HR Sauerländer.
- Kasthofer, K., 1828. *Der Lehrer im Walde. Ein Lesebuch für schweizerische Landschulen, Landleute und Gemeindevorwalter, welche über die Waldungen zu gebieten haben. 1. Teil*. Bern: Jenni.
- Kiebacher, T. & Hofmann, H., 2015. *Bergahornweg Schwarzwaldalp - Rosenloui*. Naters: UNESCO-Welterbe Schweizer Alpen Jungfrau-Aletsch.
- Kilian, W., Müller, F. & Starlinger, F., 1994. Die forstlichen Wuchsgebiete Österreichs. Eine Naturraumgliederung nach waldökologischen Gesichtspunkten. *Forstliche Bundesversuchsanstalt-Berichte*, 82: 1–60.
- Kirby, K. & Watkins, C., 2015. *Europe's changing woods and forests: From wildwood to managed landscapes*. Wallingford, Boston: CABI.
- Küchli, C., 1987. *Auf den Eichen wachsen die besten Schinken: Zehn intime Baumporträts*. Frauenfeld: Verlag Im Waldgut.
- Kühn, S., Ullrich, B. & Kühn, U., 2002. *Deutschlands alte Bäume*. München: BLV.
- Kutschera, L. & Lichtenegger, E., 2002. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Waldbäume und Sträucher*. Graz: Stocker.
- Lagoni, N., 2009. Ahorne (*Acer*) – die "Zuckerbäume". *LWF Wissen*, 62: 62–64.

- Lang, X., 1999. *Jubiläums-Festschrift: 130 Jahre Waldkörperschaft Buching-Trauchgau*. Halblech: Waldkörperschaft Buching-Trauchgau.
- Laudert, D., 2004. *Mythos Baum: Geschichte-Brauchtum - 40 Baumporträts*. München: BLV.
- Lüning, J., Jockenhövel, A., Bender, H. & Capelle, T., 1997. *Deutsche Agrargeschichte: Vor- und Frühgeschichte*. Stuttgart: Ulmer.
- Machatschek, M., 2002. *Laubgeschichten: Gebrauchswissen einer alten Baumwirtschaft, Speise- und Futterlaubkultur*. Wien: Böhlau.
- Machatschek, M., 2007. *Nahrhafte Landschaft. Ampfer, Kümmel, Wildspargel, Rapunzelgemüse, Speiselaub und andere wiederentdeckte Nutz- und Heilpflanzen*, 3. Auflage. Wien: Böhlau.
- Mayer, A.C., Stöckli, V., Gotsch, N., Konold, W. & Kreuzer, M., 2004. Waldweide im Alpenraum. Neubewertung einer traditionellen Mehrfachnutzung. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 155(2): 38–44.
- Miaskowski, A., 1879. *Die schweizerische Allmend in ihrer geschichtlichen Entwicklung vom XIII. Jahrhundert bis zur Gegenwart*. Leipzig: Duncker & Humblot.
- Motel, G., 1995. *L'érable*, Arles: Actes Sud.
- Mucina, L., Grabherr, G. & Wallnöfer, S., 1993. *Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil III: Wälder und Gebüsche*. Jena: Gustav Fisher.
- Munk, K., 2007. *Studie zu den potentiellen Auswirkungen der Bewirtschaftung auf den Ahornbestand im Landschaftsschutzgebiet "Großer Ahornboden"*. Innsbruck: Leopold-Franzens Universität Innsbruck, Institut für Ökologie.  
[http://www.karwendel.org/wpcontent/uploads/Tappeiner\\_Stickstoffstudie.pdf](http://www.karwendel.org/wpcontent/uploads/Tappeiner_Stickstoffstudie.pdf).
- Niethammer, L., 1980. *Lebenserfahrung und Kollektives Gedächtnis. Die Praxis der "Oral History"*. Frankfurt am Main: Syndikat.
- Pirc, H., 1994. *Ahorne*. Stuttgart: Ulmer.
- Quinger, B., Schwab, U., Ringler, A., Bräu, M., Strohwasser, R. & Weber, J., 1995. *Lebensraumtyp Streuwiesen - Landschaftspflegekonzept Bayern, Band II.9*. München: Bayerische Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen & Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege.
- Rigueiro-Rodriguez, A., McAdam, J. & Mosquera-Losada, M.-R. (Hrsg.), 2009. *Agroforestry in Europe. Current Status and Future Prospects*. Springer.
- Roloff, A., Weisgerber, H., Lang, U. & Stimm, B., 2010. *Bäume Mitteleuropas. Von Aspe bis Zirbelkiefer*. Weinheim: Wiley-VCH.
- Roth, L. & Bürgi, M., 2006. Bettlaubsammeln als Streunutzung im St. Galler Rheintal. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 157(8): 348–356.
- Schild, J., 1866. *Der Mist in den Alpen und Hochgebirgsthälern der Schweiz: ein offenes Wort an die schweizer Alpenbewegung*. Bern: Fischer.
- Schröck, C., Köckinger, H., Amann, G. & Zechmeister, H., 2013. *Rote Liste gefährdeter Moose Vorarlbergs*. Dornbirn: inatura-Erlebnis Naturschau.
- Schütz, J.P., 2001. *Der Plenterwald und weitere Formen strukturierter und gemischter Wälder*. Berlin: Parey.
- Schweizerische Bundesrat, 2008. Tierschutzverordnung (TSchV) vom 23. April 2008.

- <https://www.admin.ch/opc/de/classified-compilation/20080796/index.html> [Zugriff am 11.07.2016].
- Sonntag, H. & Straubinger, F., 2014. *Großer Ahornboden: Eine Landschaft erzählt ihre Geschichte*. Wattens: Berenkamp.
- Sprenger, D., 2003. *Managementplan Landschaftsschutzgebiet "Großer Ahornboden" im Alpenpark Karwendel*. Innsbruck: Amt der Tiroler Landesregierung, Abteilung Umweltschutz.
- Stebler, F.G., 1903. *Alp-und Weidewirtschaft. Ein Handbuch für Viehzüchter und Alpwirte*. Berlin: Parey.
- Stebler, F.G., 1888. *Die Streueultur in der Schweiz*. Wien: Verlag der k.k. Landwirtschafts-Gesellschaft.
- Stuber, M. & Bürgi, M., 2002. Agrarische Waldnutzungen in der Schweiz 1800 – 1950. Nadel- und Laubstreue. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen*, 153(10): 397– 410.
- Stuber, M. & Bürgi, M., 2011. *Hüterbueb und Heitisträhl. Traditionelle Formen der Waldnutzung in der Schweiz 1800 bis 2000*. Bern, Stuttgart, Wien: Bristol-Stiftung, Haupt.
- Tappeiner, U., Tappeiner, G., Hilbert, A. & Mattanovich, E., 2003. *The EU Agricultural Policy and the Environment. Evaluation of the Alpine Region*. Berlin, Wien: Blackwell.
- Tourismus & Naturpark Diemtigtal, 2016. Baumreise zu Baumriesen. <http://www.diemtigtal.ch/index.php?page=3355> [Zugriff am 18.07.2016].
- Versammlung der Alpgenossen von Grindel, 1953. *Reglement der Alpgenossenschaft Grindel*. Meiringen: Alpgenossenschaft Grindel.
- Walser, M., 2015. Berggottesdienste. *reformiert*, 2015(6): 17.
- Wauer, A., 2009. Der Bergahorn in Volksglaube und Geschichte. *LWF Wissen*, 62: 66–70.
- Werbewoche, 2012. Euro RSCG gestaltet neue Printkampagne für Credit Suisse. <http://www.werbewoche.ch/euro-rscg-gestaltet-neue-printkampagne-fuer-credit-suisse> [Zugriff am 18.07.2016].
- Wilckens, M., 1874. *Die Alpenwirthschaft der Schweiz, des Algäus und der westösterreichischen Alpenländer*. Wien: Braumüller.

## Anhang A. Zeitzeugen

Die interviewten Personen geordnet nach den sechs Untersuchungsflächen.

### Meniggrund, Diemtigtal, Berner Oberland, Schweiz

Z1



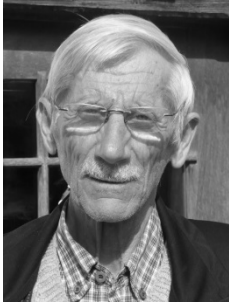
**Ida Knutti**

3756 Zwischenflühe

Geb. 1927

Aufgewachsen im Diemtigtal, Bäuerin, langjährige Alptätigkeit am Meniggrund

Z2



**Hans Stucki**

3754 Diemtigen

Geb. 1932

Lehrer und Historiker in Diemtigen, aufgewachsen als Bauernsohn in Diemtigen, als Junge Alptätigkeit am Niesen

Z3



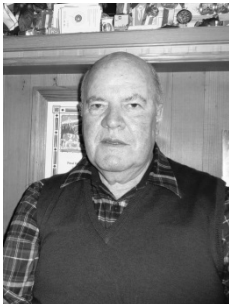
**Margrit Werren**

3756 Zwischenflüh (Eyeried)

Geb. 1938

Bäuerin im Diemtigtal

Z4



**Jakob Werren**

3756 Zwischenflüh (Eyeried)

Geb. 1949

Bauer, aufgewachsen am elterlichen Hof im Diemtigtal den er später übernommen hat. Der Gasenboden am Meniggrund ist seit über 90 Jahren in Familienpacht.

Z5



**Christian 'Bodenchrigl' Wiedmer**

3756 Zwischenflühe

Geb. 1925

Bauer im Diemtigtal

### Reichenbachtal und Gadmental, Haslital, Berner Oberland, Schweiz

Z6



**Emil Feuz**

3857 Unterbach, Meiringen

Geb. 1947

Bergführer und Hüttenwart im Gadmen- und Reichenbachtal, aufgewachsen in Gsteigwiler bei Interlaken

Z7



**Fred Jaggi**

3863 Gadmen

Geb. 1937

Schreiner, aufgewachsen als Bauernsohn in Gadmen, als Junge Alptätigkeit, Alpansektär der Alpengenossenschaft Birchlai (Gadmen)

Z8



**Hans Kohler-Egger**

3860 Hausen, Meiringen

Geb. 1947

Bauer, aufgewachsen in Meiringen, langjährige Alptätigkeit auf der Alp Gindel im Reichenbachtal

Z9



**Franz Winterberger**

3860 Willingen, Meiringen

Geb. 1956

Bauer, aufgewachsen in Meiringen, langjährige Alptätigkeit, Präsident der Alpengenossenschaft Breitenboden (Reichenbachtal)

Z10



**Karl 'Kari' Zumbrunn**

3857 Unterheid, Meiringen

Geb. 1952

Senn und Bahnbediensteter, aufgewachsen als Bauernsohn in Meiringen, langjährige Alptätigkeit auf der Alp Breitenboden im Reichenbachtal

Z11

**Karl-Michel Zumbrunn**

3857 Unterbach, Meiringen

Geb. 1927

Bauer in Unterbach

**Wankerfleck, Halblech, Allgäu, Bayer, Deutschland**

Z12



**Edeltraud Straubinger**

87642 Halblech

Geb. 1930

Bäuerin in Halblech

Z13



**Erich Straubinger**

87642 Halblech

Geb. 1929

Bauer, aufgewachsen in Halblech, Teilhaber der Waldkörperschaft Buching-Trauchgau

Z14



**Thomas Straubinger**

87642 Halblech

Geb. 1926

Bauer, aufgewachsen in Halblech, Alptätigkeit als Hirte, Teilhaber der Waldkörperschaft Buching-Trauchgau

Z15



**Franz Stumpf**

87642 Halblech

Geb. 1939

Bauer, aufgewachsen in Halblech, langjähriger Vorstand der Waldkörperschaft Buching-Trauchgau

**Grosser Ahornboden, Vomp, Tirol, Österreich**

Z16



**Gottfried (Friedl) Danler**

6135 Stans

Geb. 1927

Bauer, aufgewachsen in Schwaz, langjährige Alptätigkeit am Grossen Ahornboden

Z17



**Hermann Steinlechner**

6134 Vomp

Geb. 1949

Bauer, aufgewachsen in Vomp, langjährige Alptätigkeit auf der Moar Hütte am Grossen Ahornboden

**Glemmtal, Saalbach-Hinterglemm, Pinzgau, Salzburg, Österreich**

Z18



**Johann Hasenauer**

5754 Saalbach-Hinterglemm

Geb. 1933

Bauer und Alp-Wirt auf der Lindlingalm im hinteren Glemmtal, aufgewachsen in Hinterglemm

Z19

**Anonym**

Geb. 1943

Bauer in Maishofen

Z20



**Gottfried Wartbichler**

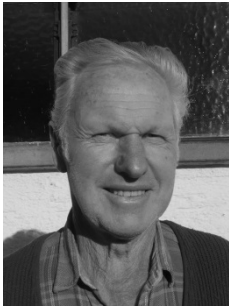
5751 Maishofen

Geb. 1943

Bauer und Alp-Wirt auf der Saalalm im hinteren Glemmtal

**Gnadenalm und Untertauern, Pongau, Salzburg, Österreich**

Z21



**Wilhelm Buchsteiner**

5550 Radstadt

Geb. 1941

Bauer, aufgewachsen am Hubergut in Radstadt, langjähriger Obmann der Agrargemeinschaft Hintergnadenalm

Z22



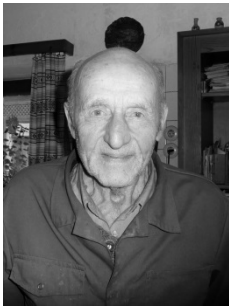
**Elisabeth Holleis**

5561 Untertauern

Geb. 1951

Bäuerin in Untertauern, aufgewachsen in der Steiermark

Z23



**Peter Huber**

5550 Radstadt

Geb. 1927

Bauer, aufgewachsen in Radstadt, langjährige Alptätigkeit auf der Gnadenalm

Z24



**Manfred Lengdorfer**

5561 Untertauern

Geb. 1944

Forstbediensteter in Salzburg, aufgewachsen am Forellenhof in Untertauern



## Anhang B. Fragenkatalog

Fragenkatalog der die thematische Grundlage für die Befragung der Zeitzeugen bildete.

### 1. Zur Person

Name

Geburtsjahr

Kurzer Lebenslauf und Familiengeschichte, Bezug zu Bergahornweiden

Bitte um ein Portrait-Foto

### 2. Entwicklung (Ausdehnung) der Bestände

#### a) Entwicklung der Bergahornbestände in der Talschaft im Laufe des Lebens des Zeitzeugen

Gab es früher mehr oder weniger Bäume auf den Weideflächen als heute?

Wann hat sich das geändert?

Warum hat sich das geändert?

Gibt es Flächen im Tal auf denen die Beweidung eingestellt wurde und die jetzt verbuscht bzw. verwaldet sind?

Gibt es Flächen die neu erschlossen wurden?

Wo im Tal gab es diese Änderungen?

#### b) Entwicklung der Bestände in früheren Zeiten

Was wissen Sie über die Entwicklung der Bestände aus Erzählungen von Vorfahren?

Haben diese Vorfahren vielleicht etwas erzählt, dass es mit den Bergahornen früher hier ganz anders ausgesehen hat?

### 3. Pflege der Bestände

#### a) Hat man die Bergahorne auf den Weideflächen angepflanzt?

Oder wurden aufkommende Jungbäume lediglich gefördert und vor dem Vieh geschützt?

Wurden die Bäume an bestimmten Stellen der Weideflächen gepflanzt, gefördert oder stengelassen?

#### b) Wurden Bäume auch entfernt und gefällt? Aus welchem Grund?

#### c) Was hat man mit den anderen Baumarten gemacht? Warum wurden gerade die Bergahorne stengelassen?

### 4. Nutzung des Grünlandes

#### a) Art der Bewirtschaftung

Wie wurden die Grünlandflächen im Tal früher (zu Beginn Ihrer Tätigkeit/Erinnerung) bewirtschaftet?

Welche Bereiche wurden auch gemäht? Wie oft wurden diese Flächen gemäht?

Wurden sie im Frühjahr oder im Herbst zusätzlich noch beweidet?

Hat sich diese Nutzungsform im Laufe Ihrer Tätigkeit geändert? Wann wurde sie geändert?

Warum wurde sie geändert?

#### b) Weidevieh

Heute wird fast nur mehr mit Rindern beweidet, war das früher anders? Hat sich die Art des Weideviehs laufend verändert oder hat sich dieser Wandel in bestimmten Zeitabschnitten abgespielt?

Welche Auswirkungen hatten diese Änderungen auf die Weideflächen und auf die Bergahorne?

Gab es wesentliche Änderungen im Viehbesatz? Wann und warum wurde der Besatz vergrößert/verkleinert? Wurde durch Düngung eine Intensivierung erst ermöglicht?

Hat sich der anteilmässige Besatz mit Milchkühen/Galtvieh verändert?

c) Düngung

Heute werden die Bereiche XY ja durch Ausbringen von Jauche gedüngt, wie wurden die Flächen früher gedüngt? Welche Bereiche wurden gedüngt?

Hat sich Art und Intensität der Düngung im Laufe Ihrer Tätigkeit verändert?

Wann haben sie sich verändert? Warum wurde sie sich geändert?

Werden Bereiche die früher gedüngt wurden heute nicht mehr gedüngt oder umgekehrt?

## 5. Nutzung der Bergahorne

a) Einleitung

Warum überhaupt hat man die Bergahorne stehen gelassen, sie vermindern ja die Qualität der Weide?

b) Nutzung des Laubes

Wurde das Laub genutzt?

Wie wurde das Laub geerntet (Schneiteln/Abstreifen der Blätter/Zusammenrechnen)?

Wenn geschneitelt wurde, was geschah mit den Zweigen?

Wie oft und zu welchem Zeitpunkt im Jahr wurde diese Ernteform vollzogen?

Wozu wurde das Laub verwendet (Einstreuen, Bettenlaub, Düngung, Futter)?

Warum wurde gerade das Laub der Bergahorne dafür verwendet?

Welche Vorteile bot es im Vergleich zum Laub anderer Bäume?

Welche Auswirkungen hatte die Laubnutzung auf die Vitalität und Wuchsform der Bergahorne, ist die Art der Nutzung heute noch erkenntlich, woran?

Wurde das Laub auch verkauft?

Zu welchem Preis wurde es verkauft?

War dies eine wesentliche Einnahmequelle?

c) Nutzung des Holzes

Wurde das Holz der Ahorne genutzt?

Wurden nur überalterte und mangelhafte Bäume gefällt oder gab es eine gezielte Holznutzung?

Wofür wurde das Holz verwendet (Brennholz, Gebrauchsgegenstände, Schnitzholz, Küferarbeiten, Schlittenbau, Geräte für Käseproduktion....)?

War das Holz für die genannte Anwendung im Vergleich zum Holz anderer Arten besonders gut geeignet?

Wurde das Holz auch verkauft? An wen wurde es verkauft, wofür?

Wurde es insbesondere an bestimmte Handwerker verkauft die darauf angewiesen waren?

Zu welchem Preis wurde es verkauft?

Entsprach dies im Vergleich zum Holz anderer Baumarten einem hohen Wert?

War der Verkauf des Holzes eine wichtige Einnahmequelle?

d) Weitere Nutzungsformen

Abgesehen von Holz und Laub, welchen Nutzen brachten die Bergahorne sonst noch?

Gab es medizinische Anwendungen des Bergahorns?

Hat man Ahornsirup gewonnen, wenn ja auf welche Weise und wie wurde er verwendet?

Wurden die Früchte genutzt?

Wurden Flechten oder Moose die auf den Ahornen wachsen gesammelt?

Wozu wurden sie verwendet?

Wer war der/diejenige im Dorf die das gemacht hat?

e) Andere Funktionen

Waren die Bergahorne auch wichtig für das Weidevieh?

Brachten die Bäume einen zusätzlichen Nutzen als Bienenweide, Bodenbefestigung, Blitzableiter?

## 6. Besitz- und Nutzungsrechte, Organisation

a) Besitzrechte

Sind die Weideflächen im Tal Gemeinschaftsalpen?

Wem gehören sie? Wer verwaltet sie? Von wem werden sie genutzt?

Welche Flächen sind in Privatbesitz?

Haben sich diese Besitzverhältnisse im Laufe Ihrer Tätigkeit geändert? Wann und warum?

b) Nutzungsrechte

Wie war die Nutzung der Weideflächen geregelt?

Wurden die Regulierungen im Laufe ihrer Tätigkeit abgeändert? Wann und warum?

War auch die Nutzung der Bergahorne geregelt?

Wie sahen diese Regulierungen aus?

## 7. Bergahornbäume in unmittelbarer Nähe zu den Gebäuden

Oft stehen die Bergahorne in der Umgebung der Hütten, warum hat man sie gerade dort stehengelassen?

Hatten die Bäume dabei eine spezielle Funktion (z.B. Blitzableiter)?

Wurden sie anders behandelt und gepflegt als die Bäume auf offener Weide?

Wurden sie bewusst angepflanzt?

Verband man mit den Bäumen vor dem Haus eine positive (mystische) Wirkung?

## 8. Wahrnehmung, Wertschätzung, mystische Bedeutung

Wie stand es mit der Wertschätzung der Bergahorne allgemein, galten die Bäume als etwas Gutes, Wertvolles oder waren sie einfach da und fanden wenig Beachtung?

Hat man Teile des Baumes für mystische oder dekorative Zwecke verwendet?

Hat sich Wahrnehmung und Wertschätzung der Bäume im Laufe der Zeit verändert?

Wie sieht es damit heute aus?

Kennen sie Sagen und Legenden zum Bergahorn?

Was bedeutet der Bergahorn für Sie?

## Anhang C. Vorkommen von Bergahornweiden

Ergebnis der Recherche zur Verbreitung des Bergahorns in den Alpen und in angrenzenden Gebieten. List der Lokalitäten (mit Anmerkungen in kursiv) an denen Bergahornweiden vorhanden sind (Stand 2012).

<b>Deutschland</b>	
Bayern	Allgäuer Hochalpen, Hinterstein, Schwarzenberghütte <i>Ausgedehnter Bestand auf einer Fläche bei der Hütte</i>
Bayern	Alpen im Landkreis Miesbach <i>Zum Teil sehr markante Einzelbäume auf den Weiden und im Grenzbereich zu Waldbeständen, selten ausgeprägte Bestände</i>
Bayern	Ammergebirge, Halblech, Ebenwald-Wanker Fleck <i>Grosse, alte, teils hohle Bergahorne auf Weidefläche, stellenweise auch einzelne Buchen</i>
Bayern	Ammergebirge, Trauchgauer Rossstall <i>Ca. 30 stattliche Bäume auf Weidefläche</i>
Bayern	Bad Tölz, Brandelalm im Raum Mittenwald (Höhenlage ab 1.000 m) <i>Einzelnen Bergahornen auf den Weideflächen</i>
Bayern	Bad Tölz, Schronbachalm im Raum Fall (Höhenlage ab ca. 800m) <i>Einzelnen Bergahornen und Baumgruppen auf den Weideflächen</i>
Bayern	Berchtesgaden, Talkessel von Ramsau <i>Die meisten und größten Bergahorn-Weideflächen in den Bayerischen Alpen gibt es im Raum Berchtesgaden, vor allem im Talkessel der Ramsau</i>
Bayern	Bereich Garmisch-Partenkirchen: Esterbergalm, Stepbergalm, Enning Alm, Schachen (Wettersteingebirge), Bäckenaln <i>Bergahorne kommen eher nur vereinzelt auf Weideflächen vor, oft zusammen mit Fichte.</i>
Bayern	Garmisch-Partenkirchen, oberhalb von Wamberg, ca. 1 km W der Elmauer Alm
Bayern	Landkreis Miesbach, Bayrischzell, Heubergalm (südlich Geitau) <i>Schöner Bergahornbestand Bestand (gemischt mit Fichten) auf 800 m Höhe</i>
Bayern	Nationalpark Berchtesgaden: Gotzentalm, Bindalm, Schapbach, Salet und Obersee (Richtung Fischunkel), Klausbachhaus, Herrenrönt, Wimbachgries/Wimbachschloss, Königstalalm, Regenalm, Wasseralm <i>Auf den genannten Almgebieten kommen alte Bergahorne oft als Einzelbäume vor</i>
<b>Frankreich</b>	
Auvergne-Rhône-Alpes	Auvergne, zum Beispiel nördlich des Puy Mary <i>Bergahorne auf Weiden</i>
Auvergne-Rhône-Alpes	Departement Haute Savoie. Gemeinde Côte d'Arbroz <i>In der Gemeinde eine Alpe mit freistehenden Bergahornen</i>
Auvergne-Rhône-Alpes	Departement Haute Savoie. Gemeinde Morzine <i>Einige grosse Bergahorne auf Weideflächen</i>
Auvergne-Rhône-Alpes	Departement L'Ain, Jura, bei der Chalet des Platieres bei Colombier de Gex <i>Grosser Einzelbaum</i>
<b>Italien</b>	
Aosta	Aostatal <i>Bergahorne nicht selten auf Weiden</i>

Österreich	
Niederösterreich	Auf Nieder- und Mittelweiden in der Gebirgskette südlich von St. Pölten, vermehrt im Bereich zwischen Scheibbs bis ca. 20 km östlich von Lilienfeld vor. Ein schöner Bestand mit sehr alten Bäumen: Kuchelbergbauernalm (= Kalte Kuchel, NO des Tirolerkogels) (1300m). Auch im Bereich zwischen Tirolerkogel und der Alm gibt es Bergahorne auf der Weide, im Gebiet Kampalpe gibt es vereinzelt Bergahorne.
Oberösterreich	Bergahornweiden kommen im Süden des Bundeslandes in den Alpen vor: Salzkammergut, Totes Gebirge, Nationalpark Kalkalpen, Almregion Eisenwurzen.
Oberösterreich	Feichtaualm (Sengsengebirge, NP Kalkalpen) 1360 m
Oberösterreich	Hintere Gosausee-Alm (Gemeinde Gosau, im Natura 2000 Gebiet Dachstein)
Salzburg	Bergahorn ist weit verbreitet sowohl an den Nutzungsgrenzen als auch als Schirmbaum in offenen Weideflächen. Besonders finden sich diese Bestände in der Nördlichen Grauwackenzone, im Pinzgau und wohl auch im Pongau. In den Niederen Tauern durch das kontinentale Klima eher wenig
Salzburg	Lungau, Katastralgemeinde Wald, N Zederhaus am Ausgang des Tauerntunnels, Grundstück Nr. 64 <i>'Bergahornhain' mit z.T. sehr alten Bäumen</i>
Salzburg	Pinzgau und Pongau: Südabhang des Buchberges bei Eschenau und Goldegg. <i>Bergahorn aber auch andere Baumarten. Bei Eschenau eine 30-40 ha grosse Fläche mit schönem Bergahornbestand</i>
Salzburg	Pinzgau, bei Bucheben, z.B. Radleitenalm und Stadlleit'n Alm <i>Einzelne Bäume auf den Weiden</i>
Salzburg	Pinzgau, Dienten am Hochkönig
Salzburg	Pinzgau, Fuschertal
Salzburg	Pinzgau, Glemmtal (Saalbach-Hinterglemm) <i>Bergahorne in Tallagen an den Nutzungsgrenzen und im Sömmerungsgebiet auf den Weiden</i>
Salzburg	Pinzgau, Heutal und Raurisertal mit Seidlwinkltal <i>Im Heutal beträchtlicher Buchenanteil, im Rauristal dagegen fast nur Bergahorn (einzelne Spitzahorne) viele Hutweiden</i>
Salzburg	Pinzgau, Hollersbachtal
Salzburg	Pinzgau, oberes Salzachtal
Salzburg	Pinzgau, Saalfelden, Maria Alm
Salzburg	Pongau, Gasteinertal, die Standorte verteilen sich auf die gesamte Tallänge wobei eine Konzentration in Bad Hofgastein festzustellen ist <i>Bergahorn entweder als Weide Randbäume oder als Bäume auf der Weide stocken. Teilweise sind die Bergahorne mit Eschen, Erlen oder auch Birken gemischt</i>
Salzburg	Pongau, Gemeinde Flachau, Marbachalm
Salzburg	Pongau, Gemeinde Untertauern, Gnadenalm
Salzburg	Pongau, Gemeinde Untertauern, von Radstadt kommend ab der Gemeindegrenze <i>Zahlreiche, zum Teil uralte Bergahorne auf Grünland</i>
Salzburg	Pongau, Wolfbachtal <i>Einzelne Bäume auf den Weiden</i>
Salzburg	Tennengau, Gemeinde Sankt Kolomann, Seewald und Trattberg <i>Eher Einzelbäume auf Weiden keine ausgedehnten Bestände</i>
Steiermark	Liezen, Blaa-Alm (im Norden von Bad Aussee nahe der Grenze zu Oberösterreich) <i>Eine Niederalm (890 m), etwa 30 Bergahorne. Die Fläche wird umgangssprachlich 'Kleiner Ahornboden' genannt</i>
Steiermark	Liezen, Wildalpen, am Hochschwab, 'Revier Gschöder'
Tirol	Gemeinde Hopfgarten im Brixental, Kurzer Grund, Hohegg und Kelchsau <i>2 Almen mit vielen Bergahornen</i>
Tirol	Gemeinde Westerndorf, Foisching Alm, Windau – Ahornau <i>Alm mit vielen Bergahornen</i>
Tirol	Karwendel, Bächental im Bereich Baumgarten

Tirol	Karwendel, Falzthurntal: Pertisau-Gramaialm <i>Vielorts Einzelbäume und Baumgruppen auf den Weideflächen</i>
Tirol	Karwendel, Hinterrautal - Kasten Alm
Tirol	Karwendel, Hinterriss, Grosser Ahornboden <i>Ausgedehnter Bergahornbestand mit über 2000 Bäumen</i>
Tirol	Karwendel, Hinterriss, Kleiner Ahornboden (Johannistal) <i>Weidefläche mit teils alten und mächtigen Bergahornen</i>
Tirol	Karwendel, Hinterriss, Laliderertal <i>Einzelbäume und Baumgruppen auf den Weideflächen</i>
Tirol	Karwendel, Hinterriss, Rohntal
Tirol	Kitzbühel, ca. 150m NNW Gasthof Waldwirt S Jochberg <i>Wenige Bäume</i>
Tirol	Umgebung von Kössen
Tirol	Umgebung von Plansee und Heiterwanger See <i>Einzelbäume und Baumgruppen auf Grünland</i>
Vorarlberg	Grosses Walsertal <i>Bergahorne im Talbereich und auf den Alpweiden</i>
Vorarlberg	Lecknertal: Ohlisgschwendalpe und bei der ca. 300m OSO davon gelegenen Alphütte, weiters bei der Schwarzenberger-Plattealpe, Juliansplattealpe, Leckenholzalpe und Ochsenlageralpe <i>Bestände mit mehreren alten Bäumen</i>
<b>Schweiz</b>	
Bern	Axalp bei Brienz <i>Grösseres Gebiet mit zahlreichen, z.T. sehr grossen und alten Bergahornen</i>
Bern	Beatenberg <i>Zahlreiche Bergahorne: Einzelbäume auf Weiden und Baumreihen die Weiden abgrenzen</i>
Bern	Bei Lenk
Bern	Berner Oberland Ost: zwischen Grindelwald und Bussalp
Bern	Gebiet Meiringen-Hasliberg; zwischen der Bergstation Mäglisalp und Reuti <i>Imposanten Bergahorne als Einzelbäume und in Gruppen</i>
Bern	Gemeinde Därstetten, oberhalb des Weilers Nidfluh beim Alpunterstafel "Gruebi" <i>Ein riesiger etwa 30 m hoher zweistämmiger Ahorn</i>
Bern	Gemeinde Erlenbach, Weiler Balzenberg <i>Alleen von ziemlich alten Bäumen</i>
Bern	Gemeinde, Brienzwiler, Brääch
Bern	Gental <i>Schöne Bergahornbestände</i>
Bern	Grindelwald <i>Vielorts grosse Einzelbäume und Baumgruppen</i>
Bern	Haslital, Halgenfluh <i>Vorsass mit Bergahornen auf 1400 m Höhe</i>
Bern	Jura, Chasseral, St-Imier, Savagnière, Métairie des Planes <i>Sehr schöne alte Bergahornbestände, auch schon am Weg zur Métairie</i>
Bern	Lütschental, Sengg, Buechimaad, Halgenfluh, Aellschliechtli
Bern	Naturpark Diemtigtal, an vielen Orten, vor allem im Raum Meniggrund, Flüeschwand, im Raum Schwenden, Grimmialp, Senggiweid sowie vielerorts an der nordwestlichen Seite der Niesenkette <i>Zahlreiche alte Einzelbäume und Baumgruppen</i>
Bern	Oberhalb Beatenberg <i>Sehr schöne Bergahornbestände</i>
Bern	Reichenbachtal, Alp Breitenboden und Grindel <i>Zahlreiche Bergahornen als Einzelbäume und in Beständen</i>
Bern	Reichenbachtal, Hohbalm, Ruötsperrli, Bidem <i>Vorsassen mit zahlreichen Bergahornen als Einzelbäume und in Beständen</i>

Bern	Thun Richtung Entlebuch, Weidelandschaft südlich von Innereriz <i>Beeindruckende Bergahorne, oft in der Nähe von Höfen oder Scheunen</i>
Bern	Von Tschingelsee Richtung Golderli und Umgebung von Golderli <i>Mehrere Einzelbäume, auch Gruppen</i>
Bern	Waldabteilung Frutigen-Obersimmental/Saanen <i>Viele alte Bergahorne am Waldrand oder auf offenem Land</i>
Bern	Wengen und weitere Umgebung <i>Sehr schöne, alte Bergahorn-Einzelbäume und Baumgruppen</i>
Bern	Zweisimmen, Fermeltal <i>Zahlreiche Bergahorne auf Grünlandflächen (Weiden und Wiesen) als Einzelbäume und in grösseren Gruppen</i>
Bern	Zwischen Nidfluh und Weissenburgberg <i>Zahlreiche Bergahorne auf beiden Talseiten zwischen dem Talboden auf 700 m und fast bis zur Waldgrenze</i>
Fribourg	Alp Tsuatsaux oberhalb Neirivue/Albeuve im Gruyère auf ca. 1400 m Höhe <i>Einige sehr schöne alte Bergahorne</i>
Fribourg	Am Vanil Noir
Fribourg	Bonaudon d'en Bas, Haut-Intyamon <i>Alpe mit mehreren freistehenden Bergahornen</i>
Fribourg	Breccaschlund, 'Mittlere' Marbach-Brecca (ca. 100 Höhenmeter oberhalb der Alpe Marbach-Brecca) <i>Mehre schöne Bergahornbestände und Solitärgehölze in den Weiden an der Sonnseite</i>
Fribourg	Gemeinde Haut-Intyamon, Bonaudon d'en Bas <i>Schöne Bergahornbestände</i>
Glarus	Klöntal. Westende des Sees, Richisau Richtung Pragelpass <i>Mehrere alte Einzelbäume und Baumgruppen auf Weideflächen</i>
Glarus	Oberseetal, Rücken des Näfelerbergs <i>Mehrere Bergahorne auf Weideflächen</i>
Glarus	Schwändital, Alpe Rossweid <i>Mehrere Bergahorne auf Weideflächen</i>
Glarus	Schwändital, z.B. bei Steinberg <i>Mehrere Bergahorne auf Weideflächen</i>
Glarus	Vorder Richisau <i>Grosser Bestand: ca. 50 z.T. sehr alte Bäume auf Weide</i>
Glarus	Weissenberg, NE von Matt, Weiden, Hüsli <i>Ausgedehntes Weidegebiet mit Bergahornbeständen und Einzelbäumen, vorwiegenden südexponiert</i>
Graubünden	Gemeinde Sumvitg, Im hinteren Val Sumvitg <i>Mehrere sehr schöne alte Bergahorne</i>
Graubünden	Gemeinde Sumvitg, Muletg da Cauras <i>Zwei Einzelbäume auf Weide, wohl weitere im Gebiet</i>
Graubünden	Klosters, Monbiel
Graubünden	Klosters, Umgebung von Klosters <i>Mehrere alte Einzelbäume und Baumgruppen am Talgrund und in der Umgebung</i>
Graubünden	Prättigau <i>Bergahorne meistens als Einzelbäume oder in hainartigen Baumgruppen</i>
Graubünden	Prättigau bei Seewis <i>Mehrere Bergahorne auf Grünland</i>
Graubünden	Südtäler von Graubünden <i>Bergahorne meistens als Einzelbäume oder in hainartigen Baumgruppen</i>
Graubünden	Surselva <i>Bergahorne meistens als Einzelbäume oder hainartige Baumgruppen</i>
Graubünden	Vorderprättigau, Hinter-Valzeina, Clavadätsch <i>Vier riesige Aorne auf Weide, weitere kleinere in der Umgebung</i>
Jura	Circa 2 km WSW Les Enfers <i>Einzelbaum</i>

CHAPTER 4

Luzern	Bei Sörenberg, Gondel-Seilbahn zur Rossweid <i>Einzelne Bergahorne</i>
Luzern	Entlebuch Richtung Thun
Neuchâtel	An verschiedenen Lokalitäten im Jura <i>Zahlreiche Einzelbäume und Baumgruppen</i>
Obwalden	Gemeinde Giswil, Alp Iwi
Obwalden	Gemeinde Kerns, Gebiet Sädel
Sankt Gallen	Bei Amden: zwischen Amden und Arvenbühl vor allem gegen das Naturfreudehaus Tscherwald hin; an der Staldenstrasse von der Haltestelle Sell aus Richtung Gulmen, kurz vor der Abzweigung der Vorderbergstrasse <i>Schöne, sehr imposante Einzelbäume</i>
Sankt Gallen	Flumserberge
Sankt Gallen	Toggenburg, Gemeinde Hemberg, Bächli Richtung Alp Barenegg <i>Einzelbäume</i>
Sankt Gallen	Weisstannental, NW Weisstannen, Ringgaberg <i>Alte Bergahorne in montaner Höhenstufe am Rand von Mähwiesen und Weiden</i>
Schwyz	Seebodenalp, Küssnacht am Rigi, im Gebiet Schluchegg <i>Ein ausserordentlich grosser Bergahorn</i>
Solothurn	Jura, Herbetswil, Vorderer Brandberg <i>Halboffene Weiden mit vielen Einzelbäumen, z.T. auch Bergahorn</i>
Uri	Silenen im Tal und an Chilcherbergen <i>Im Tal bei Brand nahe Vogelholz auf 600 m ein riesiger Einzelbaum und am 'Chilcherberg' auf ca. 1100 mehrere Bergahorne auf Weiden zusammen mit Buchen</i>
Vaud	Troisième arrondissement des forêts (Leysin, Ormont-Dessous; Yverne, Corbeyrier; Plaine du Rhône; Place de tir de l'Hongrin; Les Diablerets) <i>Vielerorts Bergahorne auf Alpweiden (früher gab es noch mehr), besonders in der Gemeinde Veytaux, Preise au Maidzo</i>
Vaud	An vielen Lokalitäten im Kanton <i>Einzelbäume und Baumgruppen auf Weiden</i>
Vaud	Jura, Vallée de Joux <i>Bergahorne auf vor allem auf den hochgelegenen Weiden</i>
Vaud	Plans-sur-Bex <i>Alte Bergahorne bei den Alphütten und auf den Wiesen und Weiden</i>
Wallis	Gemeinde Evolène, Les Hauderes <i>Schafweide mit einzelnen Bergahornen</i>







# Chapter 5

## **Knowledge transfer and sensitisation activities**

Thomas Kiebacher

*Various articles published in different media (listed below)*



## Knowledge transfer and sensitisation activities

Thomas Kiebacher<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf. E-mail: thomas.kiebacher@wsl.ch.; phone: +41 447 39 2566; fax: +41 44 7392 215

### Introduction

For efficient nature conservation, public awareness and support is essential (Russell et al. 2015, Tscharntke et al. 2015). Hence, one of the aims of this study was to draw attention to the so far poorly recognised sycamore maple wooded pastures and to promote their public valuation. The first step to achieve this goal was to inform the local authorities such as environmental departments or park administrations about the project. These institutions are usually in contact with farmers as well as with local media. Generally, they were very interested in the project and they supported the studies. The dialogue with the local authorities was intensified during fieldwork and in collaboration with them press releases were set up and submitted to local media. Furthermore, there was a first-hand transfer of knowledge to farmers. The contact with the farmers was also necessary to obtain permissions for conducting the fieldwork and to find time witnesses. The contact was initiated either directly or mediated by the local authorities. Initially some of the farmers were sceptical, but in general the dialogue with them was positive. The farmers were especially curious to hear about the high species richness present on their trees and about the former usages and economic importance of the sycamore maple trees. The collaboration with local authorities was constructive and resulted in a number of initiatives and sensitisation activities which are shortly described in the following.

## Educational trail at the site Reichenbachtal

At the site Reichenbachtal (Bern, Switzerland) an educational trail was designed and realized. The trail has a length of 4.5 kilometres and comprises eight stations which highlight different aspects of sycamore maple wooded pastures: biology and distribution of sycamore maple, the use of the trees, a presentation of an ancient sycamore alley, sycamore maple trees as habitat for bryophytes, lichens and vascular plants, *Polyporus squamosus* (a fungus which colonizes the deadwood of sycamore maple), farming practices on mountain pastures, *Lobaria pulmonaria* and *Tayloria rudolphiana*. The trail was realized in collaboration with the UNESCO World Heritage Swiss Alps Jungfrau-Aletsch as part of a conservation project for sycamore maple wooded pastures and especially for *Tayloria rudolphiana*. The description of the trail is provided on a web page and can be retrieved at <http://www.myswissalps.ch/trail/489>. A flyer of the trail (Appendix 1) is available at local institutions like tourist offices and hotels, and can be downloaded ([https://www.jungfrau-aletsch.ch/fileadmin/webdav/homepage\\_dokumente/Projekte/BERGAHRONweg\\_A5web.pdf](https://www.jungfrau-aletsch.ch/fileadmin/webdav/homepage_dokumente/Projekte/BERGAHRONweg_A5web.pdf)).

**Kiebacher, T. & Hofmann, H. (2015):** BERGAHRONweg Schwarzwaldalp - Rosenloui. UNESCO-Welterbe Schweizer Alpen Jungfrau-Aletsch. Naters.

## Chapters in popular science book

Based on the results of the study two chapters, one about sycamore maple trees as habitat of epiphytic bryophytes and lichens and one about *Tayloria rudolphiana* were included in a popular science book about the Grosser Ahornboden, i.e. one of the study sites.

**Sonntag, H. & Straubinger, F. (2014):** Großer Ahornboden. Eine Landschaft erzählt ihre Geschichte. Berenkamp. pp. 151 (eigene Beiträge auf den Seiten 58-60 und 68).

## Conservation projects

Inspired by the study and the field work at Meniggrund (Diemtigen, Bern, Switzerland) the Regional Nature Park Diemtigtal initiated a conservation project. So far this project is planned to run for five years (2014-2019) and it is endowed with CHF 98'000. The aim of the study is the long term conservation of sycamore maple wooded pastures in the Diemtigtal valley and comprises inter alia the planting of young sycamore maple trees (see [http://www.diemtigtal.ch/media/archive1/ParkInfo/2015/ParkInfo\\_17\\_Fruehling15\\_finale.p](http://www.diemtigtal.ch/media/archive1/ParkInfo/2015/ParkInfo_17_Fruehling15_finale.p)

df). Furthermore, the Nature Park Diemtigtal also financially supported the study presented here.

In the course of the study so far unknown populations of *Tayloria rudolphiana* were discovered. The data were transferred to the local authorities and provide important basic information for the ongoing declaration of Natura 2000 sites (see Council of the European Commission 1992) in Austria.

## Newspaper articles

**Huovinen, C. (2015):** Sycamore groves – tracing a traditional cultural landscape. *Diagonal* 2/2015, pp. inside of cover, 22.

**Kiebacher, T. (2016):** Hotspot Bergahorn. *Umwelt* 2/2016, p. 39.

**Press release Alpenpark Karwendel (2013, July 27):** Tiroler Moos-Fund lässt Forscher jubeln. *Tiroler Tageszeitung*, 69. Jahrgang, 206-SZ, p. 33.

**Press release Unesco World Heritage Swiss Alps Jungfrau-Aletsch & Stüdle, B. (2014, August 27):** Gesucht: Rudolphi Trompetenmoos. *Berner Oberländer*, p. 5.

**Redaktion Jungfrau Zeitung (2015, August 26):** Lehrreicher und vielfältiger Spaziergang. *Jungfrau Zeitung*. Retrieved from <http://www.jungfrauzeitung.ch/artikel/print/138326/>

**Sonntag, H. (2014, April):** Das Rudolphi Trompetenmoos - eine weltweit seltene Moosart am Ahornboden. *Karwendel Magazin* 15, p. 17.

## References

- Russell, J. C., J. G. Innes, P. H. Brown, and A. E. Byrom. 2015. Predator-free New Zealand: Conservation country. *BioScience* 65:520–525.
- Tscharntke, T., J. C. Milder, G. Schroth, Y. Clough, F. Declerck, A. Waldron, R. Rice, and J. Ghazoul. 2015. Conserving biodiversity through certification of tropical agroforestry crops at local and landscape scales. *Conservation Letters* 8:14–23.



**Appendix 1** Flyer of the sycamore maple educational trail developed at Reichenbachtal (Bern, Switzerland).

Start: Schwarzwaldalp (Bushaltestelle)  
 Ziel: Rosenlauri (Bushaltestelle)  
 Distanz: 4.5 km, nach der Brochhütte ca. 300 m unbefestigter Weg (•••)  
 Dauer: 1 h 30 min (reine Gehzeit)  
 Hinweis: Der Bergahorn-Weg ist **nicht ausgeschildert!** Der Weg verläuft hauptsächlich entlang den offiziellen Wanderwegrouten.

**BERGAHORNweg**  
 Schwarzwaldalp - Rosenlauri

UNESCO World Heritage  
 Swiss Alps Jungfrau-Aletsch





### Arten- und Lebensraumförderung im Welterbe

Das UNESCO-Welterbe Schweizer Alpen Jungfrau-Aletsch setzt sich für die langfristige Erhaltung und Förderung von Bergahornweiden in ihrer Funktion als ästhetisches Landschaftselement und als wertvollen Lebensraum einer Vielzahl von Tieren, Pflanzen und Pilzen ein. Darunter auch das seltene und streng geschützte Rudolphis Trompetenmoos. Im Rahmen eines Artenförderungsprojekts wurde 2014 in Zusammenarbeit mit den Biologen Thomas Kiebacher und Heike Hofmann eine Bestandsaufnahme dieser Moosart im Welterbe-Gebiet erstellt. 2015 folgte eine Bergahorn-Pflanzaktion mit Bewirtschaftern im Berner Oberland sowie die Erarbeitung des Bergahorn-Weges im Reichenbachtal.

#### Autoren

Thomas Kiebacher, Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL  
Heike Hofmann, Forschungsstelle für Umweltbeobachtung FUB

#### Bildrechte

Thomas Kiebacher: Titel, Einleitung, Posten 1, 3, 4, 5, 6, 8A | Heike Hofmann: Posten 7, 8 | Jan Eckstein: Posten 8B | natura-welten.ch: Posten 2 | Bundesamt für Landestopografie: Posten 3 Bild unten

#### Herausgeber

UNESCO-Welterbe Schweizer Alpen Jungfrau-Aletsch, Managementzentrum, Kehrstrasse 12, 3904 Naters, [www.jungfrau-aletsch.ch](http://www.jungfrau-aletsch.ch), [www.mySwissalps.ch](http://www.mySwissalps.ch)  
Texte und Bilder sind urheberrechtlich geschützt.

#### Mit Unterstützung von

PostAuto Schweiz AG; Schweizer Reisekasse (Reka) Genossenschaft;  
Die Mobilfahrräder Versicherung und Vorsorge; Jungfrauabahn; Grimselwelt

### Der BERGAHORNweg im Reichenbachtal

Bergahornweiden sind alte, vom Menschen geschaffene Kulturlandschaften. Über Jahrhunderte wurden diese landschaftsprägenden Lebensräume traditionell bewirtschaftet. Neben den Grünlandflächen wurden auch die Bergahorne in vielfältiger Weise von Mensch und Tier genutzt. Die Weiden kommen vor allem in den Nordalpen vor, wo der Baum in kühl-feuchtem Klima optimale Lebensbedingungen vorfindet. Durch den Nutzungswandel in der Landwirtschaft (Intensivierung einerseits, Auflassung und Verwaldung andererseits) werden sie allerdings zunehmend seltener.

Hier im Reichenbachtal sind jedoch einzigartige Bestände in typischer Ausprägung erhalten geblieben. Über 600 vielfach uralte und knorrige Bäume stehen auf den Alpweiden des Tals. Mehr über die faszinierenden Bäume, ihre Lebensgemeinschaften und -geschichten erfahren und entdecken Sie auf dem Bergahorn-Weg.

In dieser Broschüre finden Sie zu acht ausgewählten Standorten interessante Erläuterungen über die Besonderheiten der Bergahornweiden sowie eine detaillierte Lagebeschreibung. Wir wünschen Ihnen einen kurzweiligen Spaziergang durch diese einzigartige Landschaft. Zum Schluss erwartet Sie eine ganz besondere Begegnung!

**Start:** Schwarzwaldalp (Bushaltestelle)

**Ziel:** Rosenloui (Bushaltestelle)

**Distanz:** 4.5 km, nach der Brochhütte ca. 300 m unbefestigter Weg

**Dauer:** 1 h 30 min (reine Gehzeit)

**Hinweis:** Der Bergahorn-Weg ist **nicht ausgeschildert!** Der Weg verläuft hauptsächlich entlang den offiziellen Wanderwegrouuten.



### Der Bergahorn

1

Kurz nach der Abzweigung von der Strasse hat man einen guten Blick auf den dicht mit Ahornen bestockten Sonnenhang im Bereich der Brochhütte. Dieser Hang trägt die Flurbezeichnung «Ahoren», ein Hinweis darauf, dass dieser eindrückliche Bergahorn-Bestand schon seit alters her vorhanden ist.

Der Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) ist von den vier einheimischen Ahorn-Arten die häufigste. Er bevorzugt höhere Lagen und ist v.a. im Jura, dem östlichen Mittelland und den Nordalpen anzutreffen. In Europa kommt er südlich bis in die Gebirge Siziliens vor, fehlt jedoch im Norden. Der Bergahorn kann ein stattliches Alter von über 600 Jahren erreichen. Prachtexemplare werden bis zu 40 m hoch und können einen Stammdurchmesser von 2 m aufweisen. Im Alter von 20 bis 30 Jahren blüht er das erste Mal. Die Blüten produzieren Nektar und werden von Insekten (u.a. Bienen) bestäubt, die diesen sammeln. Im Gegensatz zu den Früchten, die mit Hilfe des biologischen «Helikopters» vom Wind verbreitet werden, sieht man die unauffällig gelbgrün gefärbten Blüten selten, denn sie sitzen hoch oben im Baum.

Früher wurde der Bergahorn wegen seinem lustigen Schattenwurf und seinem hellen Holz zu den «heiteren» Bäumen gezählt, die gegen alles Ungemach schützen. So versuchte man mit diesem Baum böse Geister, Hexen, Maulwürfe oder Blitzschläge von Haus, Hof und Feld fernzuhalten. Heute hat der Bergahorn diese Bedeutung verloren. Die spezielle Ausstrahlung von Ruhe und Sicherheit ist dem Baumriesen jedoch geblieben.

### Die vielfältige Nutzung des Bergahorns

2

Nach der Kurve steigt der Weg mitten durch die Bergahornweiden der Alp Breitenboden, allmählich Richtung Brochhütte an.

Bergahorne haben wertvolles, vielseitig verwendbares Holz. Abgesehen von der Nutzung als Brennholz ist es für die Herstellung von Instrumenten, Möbeln und beim Innenausbau sehr gefragt. Auch Hornschlitten wurden, aufgrund der Elastizität des Holzes, oft daraus hergestellt. Daneben verarbeiten es Drechsler, Schnitzer und Bildhauer zu Gebrauchsgegenständen und Kunstwerken.

Wirtschaftlich bedeutend war im Reichenbachtal vor allem das Laub der Bäume. Da durch die Föhnlage der Getreideanbau im Tal nur sehr beschränkt möglich war, gab es kaum Stroh als Einstreu für die Stallungen. Als Ersatz diente das Laub der Bergahorne. Im Herbst sind die intensiv goldgelb belaubten Bäume eine Augenweide in der Landschaft. Ihr Laub wurde zusammengereicht und ins Tal gebracht. Die Nutzung des Laubes war durch die jeweilige Alpverordnung streng geregelt. Auf der Alp Breitenboden wurde das Nutzungsrecht für jeden einzelnen Baum jährlich versteigert. Abgesehen von der Hauptnutzung als Streue fand das Bergahornlaub auch als «Bettenlaub» in Schlafsäcken und Matratzen Verwendung. Ab den 1960er Jahren verlor, mit der zunehmenden Verfügbarkeit von Stroh, die Laubnutzung zunehmend an Bedeutung. Vom Mittelalter bis zum Ersten Weltkrieg spielte der Bergahorn in Europa auch eine Rolle als Zuckerlieferant. Die Stämme wurden angebohrt und aus dem gewonnenen Saft Sirup hergestellt.





### Die Bergahorn-Allee am Rufenen

**3** Hinter der Brochhütte gehen Sie auf dem unbefestigten Weg den Hang hinunter, bis Sie auf den Wanderweg treffen. Diesem folgen sie nach links, in nordöstlicher Richtung. Gleich nachdem Sie den Wald hinter sich gelassen haben, sehen Sie nun vor sich das Gebiet Rufenen. Diese Flächen werden als Weiden für das Jungvieh genutzt und gehören zur Alp Grindel.

Die Herkunft der Bergahornbäume auf den Weideflächen ist vielerorts unklar. Oft wurden die Bäume nicht aktiv gepflanzt oder bewusst vor dem Vieh geschützt. Mündlichen Überlieferungen zufolge stammen die ältesten Bäume im Reichenbachtal noch aus der Zeit vor der Reformation im Kanton Bern (1528). Sie gehen auf den Einfluss des Klosters Interlaken zurück, welches im Reichenbachtal Alprechte besass. Aus jener Zeit stammt angeblich auch die Bergahorn-Allee am Rufenen, die in Teilen bis heute erhalten geblieben ist. Der von Bäumen gesäumte Weg verlief seinerzeit etwas oberhalb des heutigen Wanderweges. In Laufrichtung sehen Sie linkerhand oberhalb des jetzigen Weges den Beginn der unteren der beiden Baumreihen. Besonders deutlich und eindrucklich ist die Ahorn-Allee aus der Vogelperspektive zu erkennen.



### Der Bergahorn als vielfältiger Lebensraum

**4** Der Bergahorn mit dem gelben Wanderwegweiser, direkt oberhalb des Weges, ist der nächste Standort.

Betrachten Sie die Rinde dieses Baumes etwas genauer. Ein Grossteil der Fläche ist dicht mit Moosen und Flechten bewachsen. Für diese Organismen stellen Bergahorne wichtige Lebensräume dar. Der Baum dient dabei lediglich als Träger und wird von den Moosen und Flechten nicht geschädigt.

Wissenschaftliche Studien über die Biodiversität von Bergahornweiden haben gezeigt, dass bis zu 60 verschiedene Moos- und 67 Flechtenarten auf einem einzigen Baum vorkommen können! Darunter zahlreiche seltene und gefährdete Arten. Ein Grossteil davon ist jedoch erst in der Baumkrone anzutreffen und somit nur für gute Kletterer sichtbar. Die Weideflächen unter den Bäumen beherbergen ebenfalls eine hohe Biodiversität. Auf den ersten Blick kaum erkennbar, finden in den Lücken zwischen Gräsern und Kräutern zahlreiche Moose ihren Lebensraum. Insgesamt konnten dort 264 Moosarten nachgewiesen werden, was rund einem Viertel aller in der Schweiz bekannten Arten entspricht!

**Moose** sind vor etwa 460 – 480 Mio. Jahren aus Grünalgen entstanden und haben als erste Pflanzen das Land erobert. In der Schweiz kommen rund 1'100 Moosarten vor.

**Flechten** sind keine einheitlichen Organismen sondern Lebensgemeinschaften (Symbiosen) aus Pilz und Alge. Schweizweit kommen 1'800 Arten vor.

Moose und Flechten weisen aussergewöhnliche Fähigkeiten auf und können unter extremen Lebensbedingungen wachsen.





### Innen hohl aber noch lange vital

5

Ist Ihnen schon aufgefallen, dass viele der alten Bergahorne einen hohlen Stamm aufweisen? Am Bergahorn, der etwa 30 m unterhalb des Wanderweges am Rand des Grabens steht, kann man dieses Phänomen aus nächster Nähe beobachten.

Die Ursache für die hohlen Stämme ist ein spezieller Pilz, der Schuppige Porling (*Polyporus squamosus*). Dieser Pilz befällt das tote Kernholz der Bäume und baut es ab. Die lebenden Teile des Baumes werden in der Regel nicht befallen, sodass die Bäume – abgesehen vom Stabilitätsverlust – keinen direkten Schaden nehmen. Die ansehnlichen Fruchtkörper des Schuppigen Porlings können einen Durchmesser von 60 cm erreichen. Meist werden sie im Frühsommer (Mai bis Juni) gebildet. Im jungen Zustand ist der Schuppige Porling essbar, sein kulinarischer Wert wird aber als eher gering eingestuft.

Im hohlen Stamme dieses Baumes wächst ein junger Bergahorn heran. Der Jungwuchs wird gerne von Wild und Weidevieh gefressen. Meist überlebt der Bergahorn den Verbiss, jedoch kann aus dem unterbrochenen Höhenwachstum ein Konkurrenznachteil gegenüber kaum verbissenen Baumarten, wie z.B. der Fichte folgen. Vielleicht wird dieser junge Bergahorn seinen von Alter, Wind und Wetter gezeichneten Beschützer eines Tages ersetzen.

### Die Alpwirtschaft im Reichenbachtal

6

Nachdem Sie das Gebiet Rufenen durchquert und entlang des Schiissbachs talwärts gewandert sind, erreichen Sie die Gschwantenmad. Die Besonderheit dieser Ahornweide ist, dass sich hier drei Spitzahorne in den Bestand gemischt haben. Wer findet sie?

Die Weideflächen der Gschwantenmad gehören ebenfalls zur Alp Grindel, die wie die Alp Breitenboden eine Gemeinschaftsalp ist. Die Alpwirtschaft beruht auf einer jahrhundertealten Tradition. Während die Grünlandflächen im Tal im Sommer für die Heuproduktion genutzt werden, weidet das Vieh auf den Alpweiden.

Die Alp Grindel ist in drei Bewirtschaftungsstufen (Stafel) organisiert. Der unterste Stafel ist die Gschwantenmad, deren Wirtschaftsgebäude Sie vor sich sehen. Zu Beginn der Alpsaison im Juni befindet sich das Vieh hier. Danach kommt es auf den mittleren Stafel (Mettlen und Chrüeren) und im Hochsommer schliesslich auf den obersten Stafel (Grindelfeld). Beim Alpabzug wird zunächst wieder der mittlere Stafel und zuletzt, von Ende August bis September, der unterste Stafel beweidet. Die Milch wird wie früher vor Ort zu Käse verarbeitet. Im Herbst wird der Käse bei der traditionellen «Chästeilet» unter den Bauern, entsprechend ihrem Viehanteil, aufgeteilt und ins Tal gebracht.

Wer höflich anklopft darf bei der Hütte der «Bäuert-Meiringen» (siehe roter Kreis auf der Karte) einen Blick in den Käsekessel werfen. Der Senn Hans Kohler-Egger zeigt Ihnen gerne seine «Schluckellen» aus Bergahornholz, die er für die Käseproduktion verwendet.





### Die Echte Lungenflechte

**7** Direkt an der Strasse und in der Nähe der Bushaltestelle Hotel Rosenloui, steht ein Bergahorn mit besonderem Bewuchs. Wenn man den schmalen Wanderweg einige Schritte bergwärts geht, entdeckt man vielleicht bereits am Boden lappenartige Gebilde mit lockerer Netzstruktur.

Mit Sicherheit sieht man diese zerschlitzten Lappen, die mehrere Dezimeter im Durchmesser erreichen können, am Stamm und an den Ästen des Bergahorns. Es handelt sich um die Echte Lungenflechte (*Lobaria pulmonaria*). Im trockenen Zustand ist sie eher unscheinbar bräunlich-grün gefärbt, während sie feucht auffällig grün leuchtet.

Ihr Name beruht auf ihrer Ähnlichkeit mit der Form der menschlichen Lunge. Gemäss der Signaturenlehre hat dies auch dazu geführt, dass die Flechte – damals wie heute – als Heilmittel gegen Lungenkrankheiten und bei Atemwegsbeschwerden verwendet wird. Die Lungenflechte selber reagiert äusserst empfindlich auf Luftverschmutzung. Ihr Vorkommen zeigt daher eine ausgezeichnete Luftqualität an. Im Reichenbachtal findet sie gute Bedingungen und kommt ziemlich oft vor. In der Schweiz ist sie besonders in den Nordalpen und dem Jura häufiger anzutreffen, wo sie bevorzugt an alten Bergahornen und Buchen in luftfeuchten Lagen wächst. Die Vorkommen sind allerdings durch Luftverschmutzung und forstliche Eingriffe gefährdet. Deshalb ist die Art europaweit streng geschützt. Sie darf weder gesammelt noch anderweitig beschädigt werden.

### Das Rudolphis Trompetenmoos

**8** Am selben Baum bläst es mit Tuten und Trompeten vom Ast, der über dem Weg wächst.

Dort oben sitzt das Rudolphis Trompetenmoos (*Tayloria rudolphiana*). Von unten fallen besonders die orangen Stiele der Sporenkapseln auf, die senkrecht nach oben gerichtet sind. Die Kapseln selber erinnern an kleine Trompeten und gaben der Gattung ihren Namen. In ihnen werden jährlich Millionen von Sporen gebildet, die der Fortpflanzung dienen. Diese Sporen weisen als Besonderheit eine etwas klebrige Oberfläche auf und haften aneinander. Dies könnte gemäss Forschern ein Hinweis dafür sein, dass die Sporen nicht durch den Wind – wie bei Moosen üblich – sondern durch Insekten verbreitet werden. Zudem gibt es Anzeichen darauf, dass an der Kapsel spezielle Duftstoffe gebildet werden, die Fliegen anlocken.

Das Rudolphis Trompetenmoos wächst fast ausschliesslich auf alten Bergahornen in luftfeuchten Lagen der montanen und subalpinen Stufe. Aufgrund ihrer engen ökologischen Ansprüche ist diese Moosart eine echte Rarität. Sie kommt nur in den Nordalpen (AT, DE, CH) und an wenigen Stellen in China vor. Die Moosart ist ebenfalls streng geschützt und wurde im Reichenbachtal an mehreren Bäumen entdeckt – jedoch weitaus seltener als die Echte Lungenflechte.

Das **Eichhörnchenschwanz-Moos** (*Leucodon sciuroides*, Bild A) ist die häufigste Moosart auf den Bergahornen im Reichenbachtal. Meist sind der Stamm und die dickeren Äste dicht mit dieser Moosart bedeckt.

Das **Grosssporige Goldhaarmoos** (*Orthotrichum rogeri*, Bild B) ist eine geschützte Moosart die typischerweise erst im oberen Kronenbereich auftritt.







## Conclusions and outlook

Sycamore maple wooded pastures are a distinct traditional land management system in the montane region of the northern European Alps. In historical times the sycamore maple trees on these pastures were used for many different purposes. Overall, their main function was to provide shelter for grazing animals and the leaves were economically important, as they were primarily used as litter. Their origin and how sycamore maple wooded pastures were maintained over time, seems to vary among regions, but this issue could only superficially be resolved by means of oral history interviews. Eventually this could be clarified with an in-depth literature research including local archives.

Sycamore maple wooded pastures are characterized by an outstanding biodiversity. The species richness of epiphytic bryophytes and lichens on the trees is very high (up to 108 species on one tree) and includes many rare and threatened species. Furthermore, the trees also increase the species richness of vascular plants and bryophytes in the ground vegetation. They thus provide a high species richness at small spatial scales. It seems likely that solitary sycamore maple trees are key habitats also for other organisms such as insects. Further studies should include such groups of species and - from a scientific point of view as well as from a conservation perspective - these studies should also focus on how the different groups interact with each other and on how these interactions are related to tree characteristics.

For a sustainable long-term preservation of sycamore maple wooded pastures, specific conservation policies should be established, because so far this unique sylvo-pastoral system has widely been ignored in nature conservation. These new policies should build on the following findings of this study:

- (1) For the conservation of high epiphyte species richness and of threatened epiphytic species it is crucial to sustain a wide range of tree sizes and ages.
- (2) Trees need to be functionally connected to each other, i.e. they have to occur in a certain minimum density to facilitate dispersal of bryophytes and, in particular, lichens.
- (3) To sustain a diverse ground vegetation, it is most effective to retain and promote old and big trees.
- (4) Tree retention is ecologically worthwhile also in intensively managed pastures. But if relief heterogeneity is low, the positive effect of trees on the diversity of the ground vegetation declines with increasing management intensity.

The next step is to draft concrete recommendations for the long term conservation of sycamore maple wooded pastures. These recommendations must include that tree regeneration should be initiated at an early stage so that old and big trees are continuously present. To effectively implement these conservation measures governments should introduce financial incentives for the plantation of trees. Where necessary, additional

## CONCLUSIONS AND OUTLOOK

studies should be performed to, e.g., detect critical thresholds of management intensity or tree densities. Furthermore, the process of creating public awareness, which has successfully been initiated by various activities resulting from this project, needs to be maintained and advanced.

## Acknowledgements

*What are you going to do without passion?*

First and foremost, I would like to thank **Ariel Bergamini**, my main supervisor, for all the support during the last years! I appreciate that he gave me the opportunity to implement my own ideas in this PhD project and that he gave me the liberty and supported me in realizing all the small side projects. I learned a lot by performing these projects and I consider them as an integral part of my education. They gave me a lot of motivation and that was important. Sharing my enthusiasm for bryophytes with Ariel, spending time together in the field and discussing ecological questions was always a pleasure.

Second, I want to thank **Christoph Scheidegger**, he had the leadership of the PhD project and he was my co-supervisor. I was impressed by his scientific experience and I could benefit much from that.

**Matthias Bürgi** supervised the cultural history part of the PhD. I thank him for introducing me with his professionalism and his uncomplicated manner into this fascinating, for me so far unknown area of science.

Major thanks are given to **Christine Keller** for teaching me lichen species, for determining more than 10'000 lichen samples, and for all her help and support.

Furthermore, I warmly thank **Heike Hofmann**. She provided essential information about *Tayloria rudolphiana* and together we developed the sycamore maple educational trail at Reichenbachtal. The collaboration with her was always pleasant and constructive.

I sincerely thank:

**Lars Hedenäs** with **Irene Bisang** who helped me with the determination of pleurocarpous mosses and who hosted me at the herbarium in Stockholm

**Norbert Schnyder**, **Heribert Köckinger**, **Edi Urmi**, **Michael Lüth** and **Cécile Schubiger** for revisions of critical bryophyte samples and for their instructive comments on bryophyte species

I warmly thank **Klaus Ecker** for his help with GIS and the instructive and interesting discussion about statistical methods, and, most of all for his friendship and to lend me his ear whenever I needed it

**Christian Schröck**, he provided information about records of *Tayloria rudolphiana* in Austria

**Silvia Stofer** and **Markus Meier** for their friendly help with species lists and databases

**Beatrice Senn** for determining the epiphytic fungi on sycamore maple

**Meinrad** and **Helene Küchler** and **Ueli Graf** for their help with Vegetaz

**Angéline Bedolla** for her help with translations into French

**Julia Ecker** and **Jeanette Betsch** for their help in the field

My office mate **Frank Breiner** for the interesting discussions and for his help with R

## ACKNOWLEDGEMENTS

**Selina Gosteli** for doing an excellent job in analysing the oral history interviews in her Bachelor thesis

**Hermann Sonntag** from Nature Park Karwendel for support at the site Grosser Ahornboden

**Lars Waser** for the calculation of CIR images

**Manfred Hotter** for his friendly support during my early works on bryophytes; thereby he motivated me to do this PhD.

**Gerhard Buzas** for being my first bryophyte teacher and for the pleasant discussions and joined excursions

The Bristol Foundation with **Mario Broggi** for the main founding of this project and the Federal Office for the Environment FOEN, the Regional Nature Park Diemtigtal with **Heinz Lerch** and the Swiss Association of Bryology and Lichenology (BRYOLICH) for financial support.

The **Tiris**-services of the Tyrol province and the **Sagis**-services of the Salzburg province for the provision of Geo data

**All the people** who provided information about the occurrence of sycamore pastures and all farmers, foresters and authorities who provided helpful information and who facilitated the surveys; without them this thesis would not have been possible.

Finally, I want thank my family, my parents **Frieda** and **Rudi** and my sisters **Maria**, **Judith** and **Gaby** for their hearty support. I am grateful to my parents for that as I was a child we spend so much time in nature. That is where my passion for nature originated.

And I thank all my friends who supported me in the last years and who were there when I needed them: **Andreas**, **Bruno**, **George**, **Anna**, **Motze**.

And, **Senta**





# Erklärung

gemäss Art. 28 Abs. 2 RSL 05

**Name, Vorname:** Kiebacher Thomas

**Matrikelnummer:** 11-132-909

**Studiengang:** Ecology and Evolution

Bachelor

Master

Dissertation

**Titel der Arbeit:** Sycamore maple wooded pastures in the Northern Alps. Biodiversity, conservation and cultural history

**Leiter der Arbeit:** Prof. Dr. Christoph Scheidegger

Ich erkläre hiermit, dass ich diese Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen benutzt habe. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäss aus Quellen entnommen wurden, habe ich als solche gekennzeichnet. Mir ist bekannt, dass andernfalls der Senat gemäss Artikel 36 Absatz 1 Buchstabe o des Gesetzes vom 5. September 1996 über die Universität zum Entzug des auf Grund dieser Arbeit verliehenen Titels berechtigt ist.

Zürich, 17. August 2016

.....  
*Ort/Datum*

.....  
*Unterschrift*





## Curriculum vitae

**Name:** Thomas Kiebacher  
**Birth:** 06 April 1979 in Brixen, Italy  
**Nationality:** Italian

### Qualification

1993-1998 Scientific high school J. Ph. Fallmerayer in Brixen (BZ), Italy  
2000-2006 Study of Biology at the Leopold Franzens University of Innsbruck (T), Austria; Major in Botany. Master thesis at National University of Córdoba, Argentina and University of Innsbruck: 'Intra- and interspecific changes in plant functional traits in pairs of functionally related species along an altitudinal gradient in Central Argentina'  
2011-2016 PhD Programme at Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf (ZH), Switzerland in Ecology and Evolution (University of Bern)

### Employment

2003-2005 Project collaborator at the Museum of Nature South Tyrol, Bozen (BZ), Italy  
2004-2011 Project collaborator at the Institute of Botany, University of Innsbruck, Austria  
2006-2011 Freelance biologist  
2011 Scientific staff at the herbarium of the Tyrolean State Museum Ferdinandeum, Innsbruck (T), Austria  
Since 2016 Scientific assistant at Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL, Birmensdorf (ZH), Switzerland

### Publications

**Kiebacher, T. & Lüth, M. (2016):** *Orthotrichum dentatum* T.Kiebacher & Lüth sp. nov. (Orthotrichaceae). Journal of Bryology. doi: 10.1080/03736687.2016.1186858.

**Kiebacher, T., Keller, C., Scheidegger, C. & Bergamini, A. (2016):** Hidden crown jewels: The role of tree crowns for bryophyte and lichen species richness in sycamore maple wooded pastures. Biodiversity and Conservation 25(9): 1605-1624.

**Kiebacher, T. (2016):** *Schistidium sordidum* I.Hagen. – In: Ellis, L.T. et al.: New national and regional bryophyte records, 46. Journal of Bryology 38(1): 47-63.

**Bergamini, A., Schnyder, N., Hofmann, H. & Kiebacher, T. (2016):** Beiträge zur bryofloristischen Erforschung der Schweiz - Folge 11. Meylania 57: 5-14.

**Kiebacher, T. & Mair, P. (2015):** Nachtrag zum Tag der Artenvielfalt 2012 in Ridnaun (Gemeinde Ratschings, Südtirol, Italien): Liste der nachgewiesenen Moosarten (Bryophyta). Gredleriana 15: 117-120.

**Kiebacher, T. & Mair, P. (2015):** Nachtrag zum Tag der Artenvielfalt 2011 im Münstertal. Liste der in der Gemeinde Taufers i. M. (Südtirol, Italien) nachgewiesenen Moosarten (Bryophyta). Gredleriana 15: 113-116.

**Mair, P., Kiebacher, T. & Spitale, D. (2015):** Moose (Bryophyta). – In: Schatz, H. & Wilhalm, T.: Tag der Artenvielfalt 2014 in St. Felix (Gemeinde Unsere Liebe Frau im Walde – St. Felix, Südtirol, Italien). Gredleriana 15: 133-192.

**Kiebacher, T. & Hofmann, H. (2015):** BERGAHORNweg Schwarzwaldalp - Rosenlaui. UNESCO-Welterbe Schweizer Alpen Jungfrau-Aletsch. Naters.

**Kiebacher, T. (2015):** *Orthotrichum hispanicum* F.Lara, Garilleti & Mazimpaka. – In: Ellis, L.T. et al.: New national and regional bryophyte records, 43. Journal of Bryology 37(2): 128-147.

**Kiebacher, T. & Köckinger, H. (2015):** Ein weiterer Fund von *Schistidium sordidum* I.Hagen in der Schweiz: Anmerkungen zu Taxonomie und Verbreitung der Art. Meylania 55: 12-15.

**Bergamini, A., Schnyder, N., Lüth, M., Hofmann, H., Holderegger, R., Kiebacher, T. & Müller, N. (2015):** Beiträge zur bryofloristischen Erforschung der Schweiz - Folge 10. Meylania 55: 16-29.

**Kiebacher, T. (2014):** *Orthotrichum acuminatum* H.Philib. – In: Ellis, L.T. et al.: New national and regional bryophyte records, 41. Journal of Bryology 36(4): 306-324.

**Kiebacher, T. (2014):** Anmerkungen zum Vorkommen einiger *Orthotrichum*-Arten (Musci) in Südtirol: Neu- und Wiederfunde. Gredleriana 14: 127-136.

**Bergamini, A., Müller, N., Hofmann, H., Kiebacher, T., Kurt, C. & Schnyder, N. (2014):** Beiträge zur bryofloristischen Erforschung der Schweiz - Folge 9. Meylania 52: 25-35.

**Kiebacher, T. (2013):** The effects of abandonment on bryophyte and vascular plant communities of mountain grasslands. A case study from the Stubai Valley, Tyrol, Austria. Sauteria 20: 243-264.

**Erschbamer, B., Kiebacher, T., Mallaun, M. & Unterluggauer, P. (2009):** Short-term signals of climate change along an altitudinal gradient in the South Alps. Plant Ecology 202(1): 79-89.

**Kiebacher, T. (2008):** Plant Functional Traits along altitudinal Gradients: New Insights from the Córdoba Mountains (Argentina). VDM Verlag, Saarbrücken.

**Marcante, S., Kiebacher, T. & Erschbamer, B. (2007):** Reproductive responses of glacier foreland species to climate change. Colloques Phytosociologiques 29.

