

Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald. Veränderungen in einem Großtransekt 1981–2011

Constancy and dynamics in a species-rich calcareous beech forest. Changes within a large transect 1981–2011

Hartmut Dierschke

*Abt. Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften,
Georg-August-Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, D-37073 Göttingen, Germany
E-Mail: hdiersc@gwdg.de*

Zusammenfassung

Auf dem Plateau des Göttinger Waldes wurden 1980 12 ha eines artenreichen, heute etwa 145 Jahre alten, submontanen Kalkbuchenwaldes (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) für ein Ökosystemforschungsprojekt eingezäunt. In diesem Bereich wurde ein großer Transekt (GT) von 2,81 ha mit 281 10x10m-Quadraten als Dauerfläche zur Untersuchung der natürlichen Vegetationsentwicklung ausgewählt. Von 1981 bis 2011 wurden alle 10 Jahre Flora und Vegetation sehr detailliert in allen Quadraten erfasst (Schichtung, Deckungsgradschätzung aller Arten in %, Vegetationskartierung). Die Ergebnisse werden in Tabellen der Krautschicht, in quantitativen Verteilungskarten einzelner Arten und in Vegetationskarten dargestellt. – Schon in den ersten 10 Jahren hatte sich teilweise eine Strauchschicht, vorwiegend aus jungen Bäumen, entwickelt. Auch in der Krautschicht gab es deutliche Veränderungen. Eine Frequenztafel aller 83 gefundenen Arten (Tab. 1) zeigt zahlreiche Pflanzen (33) mit Abnahmetendenz, dazu einen Grundstock konstanter Arten. Deutlich zugenommen haben nur *Allium ursinum*, *Cardamine bulbifera*, *Dryopteris carthusiana*, *Hedera helix* und *Neottia nidus-avis*. Für die Vegetationskartierung wurden verschiedene Einheiten nach Dominanz oder Mischung einzelner Arten benutzt, mit den Schlüsselarten *Aconitum lycoctonum*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* und *Mercurialis perennis*. – Insgesamt war lange Zeit der Antagonismus von *Allium* (deutliche Zunahme) und *Mercurialis* (starke Abnahme) besonders auffällig. So hat sich auch der *Allium ursinum*-Dominanztyp über 30 Jahre stark ausgedehnt. Während sich kleinflächig in den Quadraten (Mikroskala) deutliche Veränderungen der Artenzusammensetzung zeigten, war im gesamten Bestand (Mesoskala) teilweise auch floristische Konstanz zu erkennen. – In der Diskussion werden mögliche Ursachen für die festgestellten Veränderungen erörtert. Neben lokalen Wirkungen wie Einzäunung oder der Konkurrenzkraft von *Allium ursinum* lassen sich im Literaturvergleich großräumig wirksame Faktoren erkennen. Seit langem vollzieht sich vor allem in forstlich wenig oder gar nicht beeinflussten Laubwäldern eine Verdichtung des Kronendaches mit Ausbildung eines stärker schattig-luftfeuchten Mikroklimas. Seit einigen Jahrzehnten können stärkere Stickstoffeinträge für nährstoffliebende Arten wirksam sein. In den letzten 20 Jahren lassen sich zunehmend Auswirkungen einer Klimaerwärmung erkennen, z. B. eine Verlängerung der Vegetationsperiode. Als neues Phänomen wird das Eschentriebsterben durch Pilzbefall beschrieben.

Abstract

On the plateau of the Göttingen Forest, an area of 12 ha of a ca. 145-yr- old species-rich submontane calciphytic beech forest (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) was fenced for an ecosystem research project in 1980. Within this area a large transect (GT) of 2.81 ha with 281 10x10 m quadrats has been laid out as a permanent plot to study natural dynamics. From 1981 to 2011 every 10 years flora and vegetation have been recorded in detail (vertical structure, estimate of cover degree of all species in %, vegetation mapping). The results over the three decades are presented in tables of herb layer composition, as well as quantitative distribution maps of selected species and vegetation maps. Already within the first decade a shrub layer mainly of young trees has developed in parts of the transect. Some changes in the herb layer were observed. A frequency table with all 83 species found within 30 years (Table 1) shows many plants (33) with decreasing tendency besides a stock of constant species. *Allium ursinum*, *Cardamine bulbifera*, *Dryopteris carthusiana*, *Hedera helix*, and *Neottia nidus-avis* were the only species showing a pronounced increase. Different types of single species dominance or mixture were mapped out, with the key species *Aconitum lycoctonum*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, and *Mercurialis perennis*. – For a long time the antagonism of *Allium* (distinct increase) and *Mercurialis* (strong decrease) was particularly striking, resulting in a strong increase of the *Allium ursinum* dominance type within the three decades. While on the microscale of quadrats a pronounced change of the floristic composition could be recognized, on the mesoscale of the total stand floristic constancy could also be found. – The discussion reviews possible causes and interpretations for the ascertained changes. Apart from local causes such as fencing and competitive power of *Allium ursinum*, comparison with the literature yields some more global trends. For a long time deciduous forests with no or negligible silvicultural treatment have undergone increasing canopy closure, leading to a shadier and more humid microclimate. Since some decades nutrient-demanding species may have benefitted from nitrogen deposition. Within the last two decades increasing effects of global warming such as a prolonged growing season have been observed. As a new phenomenon the dieback of ash by fungal attack has been described.

Keywords: biodiversity, climate change, eutrophication, floristic composition, forest management, fungal disease, game browsing, permanent plot, vegetation structure

1. Einleitung

Eines der auffälligsten Merkmale der Vegetation sind dynamische Vorgänge wie Fluktuation und Sukzession. Mit der Einrichtung von Dauerbeobachtungsflächen erhielt ihre Erforschung eine exakte Arbeitsgrundlage (s. DIERSCHKE 1994, FISCHER 1999). Aber erst in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts gewann die Syndynamik als eigene Forschungsrichtung rasch an wissenschaftlicher und praktischer Bedeutung. Dauerflächenforschung in Wäldern blieb dabei zunächst eher unbedeutend, nicht zuletzt deshalb, weil hier über kurze Zeit kaum interessante Ergebnisse zu erwarten waren. So enthielt die Übersicht von Dauerflächen in Mitteleuropa bei BÖTTCHER (1975) nur sehr wenige Waldflächen. Eine Umfrage im Arbeitskreis Vegetationsdynamik der Reinhold-Tüxen-Gesellschaft (KLOTZ 1996) ergab bereits 3841 Dauerflächen in Deutschland und Nachbarländern, davon etwa 20 % in Wäldern (s. auch FISCHER 1997, 1999). Bis heute haben sich diese Relationen vermutlich zugunsten der Wälder verbessert, vor allem durch die Einrichtung zahlreicher Naturwaldreservate (NWR) seit den 1970er Jahre in allen deutschen Bundesländern (s. WOLF & BOHN 1991, BÜCKING 1997). Inzwischen sind in Deutschland über 800 NWR ausgewiesen (WOLF & STRIEPEN 2007). Hierzu gehören auch die Bannwälder, die in Baden-Württemberg bereits seit 1911 eingerichtet wurden (BÜCKING 1989a). Allerdings sind die Methoden der Dauerflächenforschung und entsprechend auch die Ergebnisse sehr unterschiedlich, obwohl hierfür bereits von W. SCHMIDT (1974) Vorschläge gemacht wurden.

Vergleiche der Waldvegetation von Dauerflächen über lange Zeiträume sind bis heute sehr selten. Aus alten nordischen Nadelwäldern finden sich z. B. Daten bei ENGELMARK et al. (1998: 46 Jahre) oder NYGAARD & ØLDEGAARD (1999: 56 Jahre), bei Laubwäldern aus dem Białowieża-Nationalpark (BERNADSKI et al. 1998: 56 Jahre). In Deutschland stammen die ältesten Daten wohl aus Bannwäldern in Baden-Württemberg (BÜCKING 1984: 43 Jahre, BÜCKING et al. 1988: 64 Jahre). Eine 48jährige Dauerfläche wird auch aus Hessen beschrieben (GREGOR & SEIDLING 1999). Über neuere NWR gibt es ebenfalls erste Einzelergebnisse (z. B. WOLF 1996: 19 Jahre), bereits eine Zusammenfassung aus 30 Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen bei HEINRICHS et al. (2011: bis 17 Jahre).

Mit der aktuellen Biodiversitätsforschung wurde der Mangel an Langzeituntersuchungen in Wäldern (und anderswo) erneut sichtbar. Als Ausweg dienten in letzter Zeit zunehmend „Quasi-Dauerflächen“ (FISCHER 1999) zum Nachweis langfristiger Veränderungen, indem alte, gut dokumentierte Vegetationsaufnahmen auf etwa gleicher Fläche wiederholt und entsprechende Aufnahmepaare verglichen wurden. Als Beispiele aus Laubwäldern Mitteleuropas seien genannt: WILMANN & BOGENRIEDER (1986: 40 Jahre), RÖDER et al. (1996: 40 Jahre), WALTHER (1997: 35 Jahre), AHRNS & HOFMANN (1998: 32 Jahre), WALTHER & GRUNDMANN (2001: bis 49 Jahre), BÜCKING & KOPPISCH (2005: 33 Jahre), NAAF & WULF (2011: 22 Jahre), HEINRICHS et al. (2012b: bis 55 Jahre), VERSTRAETEN et al. (2013: 53 Jahre).

Relativ rasch lassen sich interessante Ergebnisse zur Walddynamik auf Dauerflächen in gestörten Beständen erzielen, wie verschiedene Arbeiten der letzten Jahrzehnte zeigen. Stürme wie Vivian und Wiebke (1990), Lothar (1999) oder auch mehr lokale Sturmereignisse können natürliche Experimente zur regenerativen Sukzession einleiten. So wurden 1990 in Baden-Württemberg eigene Bannwälder hierfür eingerichtet (MÄRKL & EGLSEER 2001: 6 Jahre). Richtungweisend sind Dauertransekte durch Windwurfbereiche von 1983 im Bayerischen Wald (FISCHER et al. 1990, 2002, FISCHER & FISCHER 2009: 15 bzw. 25 Jahre). Weiter genannt seien Ergebnisse aus südniedersächsischen Buchenwäldern (KOMPA & SCHMIDT 2003, 2005: je vier Jahre; SCHMIDT & HEINRICHS 2012: 13 Jahre). Auch die Regeneration nach Eisbruch wurde untersucht (HEINRICHS et al. 2012a: 23 Jahre). Hier lassen sich auch experimentelle Störungen nennen, z. B. zur Lücken-(Gap-)Dynamik (W. SCHMIDT 1997: 7 Jahre). – Weitere Gelegenheiten für Sukzessionsstudien nach massiven Störungen sind Auswirkungen von Waldbränden (W. SCHMIDT & WICHMANN 2000: 20 Jahre) oder von Kahlschlägen (DIERSCHKE 1988: 17 Jahre, GREGOR & SEIDLING 1997: 50 Jahre). – Ein weites Feld der Nutzung von Dauerflächen bietet sich schließlich beim Biomonitoring von Umweltveränderungen (s. THOMAS et al. 1995), oft mit oben genannten Flächen verbunden (z. B. BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2009: 18 Jahre).

So gibt es heute eine Vielzahl von Ansätzen zur Dauerflächenforschung in Wäldern, ohne dass der beklagte Mangel an Ergebnissen (FISCHER 1997) behoben wäre. Gemessen am Lebensalter der Bäume und ihrer Waldbestände über Jahrhunderte sind die erfassten Zeitreihen oder Einzelvergleiche bisher ohnehin nur recht kurzzeitige Einblicke in das vielfältige Geschehen der Walddynamik. In vielen Fällen ist deshalb die Einschätzung, ob es sich um gerichtete Sukzession oder nur um Fluktuation handelt, (noch) kaum möglich (s. auch FISCHER 1999).

Dies gilt auch für den in dieser Arbeit vorgeführten Großtransekt (GT) quer durch verschiedene Ausbildungen eines Kalkbuchenwaldes. Mit einer Länge von 390 m und einer Breite von 80 m, mit 281 zusammenhängend-flächendeckenden 10x10 m-Quadraten, dürfte er der größte derartige Dauertransekt sein. Mit 30 Jahren und vier Aufnahmedurchgängen

hält er sich im bisher üblichen Zeitrahmen. Im Gegensatz zu den sonst meist locker bis weit verteilten Einzelflächen ermöglicht dieser Transekt neben der vollständigen floristischen Erfassung auch die Sichtbarmachung der horizontalen Feinstruktur und deren Veränderungen sowie des räumlichen Verhaltens einzelner Arten. Ähnlich zusammenhängend aufgenommene und dargestellte gerasterte Dauerflächen gibt es bisher nur wenig. Gefunden wurden Beispiele bei W. SCHMIDT et al. (1991: 75 10x10 m-Felder), W. SCHMIDT (1997: 213 5x5 m-Felder in zwei Flächen) und BERNHARDT-RÖMERMANN et al. (2009: 125 10x10 m-Felder). Für die Zukunft können die teilweise in 10x10 oder 20x20 m flächendeckend gerasterten Kernflächen von NWR weitere interessante Ergebnisse liefern. Bisher gibt es aber nur zusammengefasste Auswertungen ohne kleinräumigen Bezug im Einzelnen (z. B. FISCHER et al. 2009: 6 Kernflächen mit je 16 10x10 m-Feldern; HEINRICHS et al. 2012a: 2 Kernflächen mit je neun 20x20m-Feldern; W. SCHMIDT 2012: 21 Kernflächen mit je 10–75 Feldern von 10x10 oder 20x20 m). Wünschbar wären auch Aufnahmen in kürzeren Abständen. Der hohe Zeitaufwand für die Erfassung größerer Rasterflächen (im eigenen GT jeweils mehrere Wochen) dürfte dem aber entgegen stehen.

Die in dieser Arbeit vorgestellten Untersuchungen sind zunächst eher zufällig und ungeplant begonnen worden. 1979/80 wurde im Göttinger Wald ein interdisziplinäres Projekt „Ökosysteme auf Kalkgestein“ gestartet, mit einem artenreichen Buchenwald als Schwerpunktobjekt. Wichtige Ergebnisse wurden im Vergleich mit anderen Wäldern in einem umfangreichen Buch (BRUMME & KHANNA 2009) publiziert (für die Vegetation dort W. SCHMIDT 2009). Im eingezäunten Projektgebiet wurde 1981 ein Großtransekt (GT; s. Kap. 2) eingerichtet und aufgenommen. Inzwischen sind alle 10 Jahre Wiederholungsaufnahmen bis 2011 erfolgt. Teilergebnisse für die Jahre 1981–2001 sind verschiedentlich publiziert worden. Der Anfangszustand der Vegetation des ganzen Untersuchungsgebietes und des Großtransektes wurde von DIERSCHKE & SONG (1982a, b) sowie von DIERSCHKE (1989a), unter Einbeziehung phänologischer Daten dargestellt. Die zweite und dritte Aufnahme erfolgte in zwei Diplomarbeiten (BRÜNN 1992, RUDOLPH 2002); von ersterer wurden wichtige Teile bei DIERSCHKE & BRÜNN (1993) zusammengefasst. Vergleichende Ergebnisse finden sich weiter bei DIERSCHKE (2004, 2006, 2008).

Mit meiner Bearbeitung 2011 sind die eigenen Untersuchungen altersbedingt beendet. Eine erste Bilanz soll zumindest eine grobe Zusammenschau über 30 Jahre ergeben. Sie richtet sich vor allem auf die Strauch- und Krautschicht des Kalkbuchenwaldes mit folgenden Fragen: (1) Wie verhalten sich die Pflanzen in einem kleinflächigen Raster im Zeitraum von 30 Jahren? (2) Ist ein ungenutzter Buchenwald in seiner Optimalphase in Artenzusammensetzung und Vegetation konstant oder gibt es deutliche Veränderungen? (3) Welche Ursachen und Faktoren sind für Konstanz und Dynamik verantwortlich?

2. Das Untersuchungsgebiet und seine Vegetation

Das UG liegt auf dem schwach welligen, etwa 420 m hohen Plateau des Unteren Muschelkalkes des Göttinger Waldes, unweit seiner östlichen Abbruchkante (TK 25: 4426 Ebergötzen, SW-Quadrant; SO-Ecke der Gesamtfläche: R 72810 H 10710), etwa 8 km östlich von Göttingen. Der Göttinger Wald bildet den Südrand des nordwestdeutschen (niedersächsischen) Berglandes. In dem allgemein subatlantisch-submontanen (kühlgemäßigten) Klima (Jahresmittel 7,4 °C, Januar -0,3 °C, August 16,1 °C) mit Jahresniederschlägen um 700 mm und Maxima im Sommer (58 % während der Vegetationszeit; s. PANFEROV et al. 2009) herrschen für Buchenwälder optimale Bedingungen. Nur in warm-trockenen Sommern

kann es leichten Wassermangel geben, verstärkt durch die vorwiegend flach- bis mittelgründigen (20–50 cm tiefen) Kalkböden (Rendzina bis Terra fusca), bei Anreicherung von Feinmaterial/Löss mit Übergängen zu Braun- und Parabraunerden (MEIWES et al. 1981). F-Mull und pH-Werte (H₂O) von 5,5–7,4 weisen auf biologisch sehr aktive, basenreiche Böden hin (MEESENBURG et al. 2009). Für Ackerbau wenig geeignet, gab es hier langfristig Laubwälder, meist als Mittelwälder, seit etwa 1855 in Hochwald mit dominierender Rotbuche überführt (WINTERHOFF 1963, BARTSCH & RÖHRIG 2009). Der aktuelle Buchenbestand, jetzt etwa 145 Jahre alt, stellt somit die erste Generation eines solchen Waldes dar und wurde seit den 1960er Jahren nicht mehr stärker forstlich durch auflichtende Holzentnahme beeinflusst (s. auch W. SCHMIDT 2009, eigene Diskussion). Er bietet seit langem einen typischen Ausschnitt südniedersächsischer, relativ artenreicher Kalkbuchenwälder (*Hordelymo-Fagetum* Kuhn 1937; vgl. DIERSCHKE 1989b).

Als engeres UG für das Ökosystemprojekt wurde im Winter 1979/80 ein 12 ha großer Teil eines homogen wirkenden Buchen-Hochwaldes mit Hallenstruktur in der Optimalphase ausgewählt, wilddicht eingezäunt (mit Zaunlücken seit 1995) und mit einem eingenordeten 10x10 m-Raster dauerhaft ausgepflockt. Zur ersten Vegetationsanalyse 1980 wurden dort 78 Br.-Bl.-Vegetationsaufnahmen erhoben (DIERSCHKE & SONG 1982a). In der 30–32 m hohen **Baumschicht** mit einem Kronenschluss von oft 85–90 % herrschte *Fagus sylvatica* mit kleinen Beimengungen anderer Baumarten, vor allem *Fraxinus excelsior* und *Acer platanoides* (vereinzelt auch *Acer campestre*, *A. pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Ulmus glabra*). Eine **Strauchschicht** war zu Beginn nicht vorhanden.



Abb. 1. Kalkbuchenwald mit *Allium ursinum*- und *Anemone nemorosa*-Dominanztyp im GT (19.04.2011).

Fig. 1. Calcareous beech forest with the *Allium ursinum* and the *Anemone nemorosa* dominance type in the transect (19.04.2011).

Sehr bezeichnend war und ist die artenreiche, vor allem im Frühjahr üppig entwickelte **Krautschicht**. Schon sehr früh zeigen sich die Blattspitzen von *Allium ursinum*, einen ersten grünen Schimmer bildend. Die ersten Blühphasen (s. DIERSCHKE 1989a) beginnen mit *Ane-mone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Mercurialis perennis*, *Primula elatior* u.a. (zuvor nur vereinzelt *Hepatica nobilis* und *Leucojum vernum*), gefolgt von *Euphorbia amygdaloides*, *Lathyrus vernus*, *Oxalis acetosella*, *Ranunculus auricomus* und *Viola reichenbachiana* (Abb. 1). Etwas später werden sie u.a. abgelöst von *Aconitum lycoctonum*, *Arum maculatum*, *Cardamine bulbifera*, *Galium odoratum*, *Melica uniflora*, *Phyteuma spicatum*, *Polygonatum verticillatum* und *Stellaria holostea*. Besonders auffällig ist jetzt das weiße Blütenmeer von *Allium ursinum*, bereits im Übergang zur Schattenphase der rasch ergrünenden Gehölze (Abb. 4). Danach vergilben viele Frühlingsgeophyten, und es ergibt sich das etwas monotone Bild des sommerlichen Kalkbuchenwaldes (Abb. 5, 9, 12). Später blühen im Tiefschatten vor allem noch *Hordehymus europaeus* und *Lilium martagon*, erst im Hochsommer *Campanula trachelium*, auch die Orchideen *Epipactis helleborine* (sehr selten) und *Neottia nidus-avis*.

Mit dieser Aufzählung sind fast alle wichtigen, weit verbreiteten Arten der Krautschicht genannt. Ergänzt seien noch die zunächst am Boden wenig auffälligen Blätter und Blüten von *Asarum europaeum* (Abb. 5) und die Kriechsprosse von *Hedera helix* (Abb. 9) sowie die sich spät entrollenden großen Farnwedel von *Dryopteris filix-mas* (Abb. 5). Kryptogamen am Boden spielen keine Rolle, fehlen fast ganz. Insgesamt wurden in den 78 Aufnahmen 17 Gehölze und 78 krautige Arten erfasst, eine für wenig gestörte Buchenwälder recht hohe Zahl. Pro Aufnahme (Fläche 100 bis 400, im Mittel 250 m²) wurden 25,9 Arten gezählt, was recht gut mit ähnlichen Wäldern Nordwestdeutschlands übereinstimmt (DIERSCHKE 1989b, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). – Wie auch anderswo im Göttinger Wald, gehören unsere Bestände zum Platterbsen-Waldgersten-Buchenwald (*Hordehymo-Fagetum lathyretosum*). *Cardamine bulbifera* und *Polygonatum verticillatum* kennzeichnen eine submontane Höhenform, wenn auch an der unteren Grenze, wie die noch vertretenen Tieflagen-Arten *Hedera helix* und *Stellaria holostea* zeigen.

Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist ein im Nordteil des UG gelegener **Großtransekt** (GT) mit 281 10x10m-Quadraten (2,81 ha; s. Abb. 2 ff.). Dieser Bereich wurde gleich zu Beginn als „Tabufläche“ ausgegrenzt, in der keinerlei stärker störende Untersuchungen durchgeführt werden durften. Im GT war und ist der oben geschilderte Kalkbuchenwald recht gut repräsentiert. Bei genauerer Erfassung zeigte sich im westlichen Teil, 150 m vom Transektende, eine alte Nord-Süd gerichtete Durchforstungsgrenze (DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Im Ostteil gab es vorwiegend sehr große, breitkronige Bäume mit etwas weiterem Abstand und etwas lichterere Krone (223 Stämme pro ha), im Westteil einen stärker schattenden Bestand aus teilweise etwas dünneren, dichter zusammenstehenden und kleinkronigeren Bäumen (397/ha), offenbar verursacht durch längerfristiges Ausbleiben der sonst forstlich üblichen auflichtenden Stammtnahme, ein aus forstlicher Sicht überbestockter Bestand (W. Schmidt mündl.; s. auch BRÖTJE & SCHMIDT 2005). Diese Unterschiede sind bis heute deutlich erkennbar. Inzwischen hat aber auch im Ostteil die Kronendeckung etwas zugenommen (oft 90–95 %), unterständige kleinere Bäume sind teilweise abgestorben. Es fanden sich auch immer wieder einzelne umgestürzte Altbäume, teilweise mit großen herausgebrochenen Wurzeltellern, die schon vor 1980 über einige Jahre Kronenlücken erzeugten. Während der Untersuchungsperiode gab es im Winter 1985/86, später vor allem durch die Stürme

Vivian und Wiebke (1990) und zuletzt Kyrill (2007) kleine Kronenlücken. Sie verursachten aber bis heute insgesamt keine größeren, in der Vegetation deutlich erkennbaren Störungen und haben sich nach einigen Jahren wieder geschlossen.

3. Material und Methoden

Bei der Aufteilung des UG auf verschiedene Arbeitsgruppen blieb ein größerer Teil im Norden als „Tabufläche“ ausgespart und einer natürlichen Dynamik überlassen. In ihm wurde 1981 ein 390 m langer Großtransekt (GT) in West-Ost-Richtung (1–39) eingerichtet. Bei etwas unregelmäßiger Abgrenzung ergaben die 8 Nord-Süd-Reihen (A–H) insgesamt 281 10x10 m-Quadrate (s. Abb. 2 ff.), also eine Gesamtfläche von 2,81 ha.

Im GT wurden alle Quadrate im Abstand von 10 Jahren (1981, 1991, 2001, 2011) genau erfasst. Alle Markierungspflöcke waren stets vorhanden oder konnten bei vorheriger Kontrolle wieder eingesetzt werden. Zur genauen Orientierung im Gelände wurden sechs versetzbare Fluchtstangen benutzt. Die erste Aufnahme erfolgte zur Zeit der beginnenden Blüte der Frühlingsgeophyten (Mitte April), im zweiten Durchgang (Mai) konnten zahlreiche weitere Arten, auch die gerade voll belaubten Gehölze mit erfasst werden. Die dritte Teilaufnahme erfolgte im Hochsommer (Juni/Juli) nach Verschwinden der Frühlingsflora und ermöglichte die optimale Erfassung der sommergrünen Arten, auch Korrekturen bei *Mercurialis perennis* (oft mehr als vorher). Unterschieden wurde die Baumschicht B (vereinzelt auch eine B₂ aus einzelnen unterständigen Bäumen bis ca. 20m Höhe), die Strauchschicht St, vorwiegend aus jungen Bäumen (selten bis 6 m Höhe) und die Krautschicht Kr einschließlich der bis 50–60 cm hohen Junggehölze, aber ohne deren Keimlinge. Geschätzt wurden die Gesamtdeckung der Schichten in Prozent (bei Kr im Frühjahr und Sommer, sonst im Sommer, bei B und St auch die Höhe) sowie die Deckung aller Arten pro Schicht in feinerer Prozentaufteilung: + = kümmerlich, meist nur 1 Ex., – 1 %, – 2 % oder zahlreiche (> 20) Triebe, – 5 %, weiter in 5 %-Stufen.

Während des zweiten Durchganges wurde in allen Jahren zusätzlich eine Vegetationskartierung nach Dominanz- und Mischtypen (DT, MT) durchgeführt. Als DT wurden Bestände mit Vorherrschen (über 50 %, oft über 75 %) einer Art (*Aconitum lycoctonum*, *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *Mercurialis perennis*) kartiert, die MT bei gemischtem Vorkommen oder kleinfleckiger Verteilung von zwei Dominanten. Die Ansprache und Abgrenzung solcher Feinstrukturen war etwas subjektiv, andererseits durch das feine Quadratnetz recht flächengenau möglich.

Die Auswertung erfolgte für alle Jahre einheitlich, zunächst in Vegetationstabellen mit Frequenzwerten (%) aller Arten. Zusätzlich wurde der mittlere Deckungsgrad berechnet. Um auch Veränderungen von Arten niedriger Frequenz zu verdeutlichen, wurde diese wie auch der Deckungsgrad nur auf die Zahl der besetzten Quadrate bezogen. In Tabelle 1 ist daraus die floristische Bilanz nach Artengruppen unterschiedlicher dynamischer Tendenz (Zunahme, Konstanz, Abnahme, Verschwinden) im Vergleich 1981–2011 zusammengestellt. Für Arten mit Frequenz >10 % ist für 2011 auch die prozentuale Veränderung in Bezug auf die jeweils besetzten Quadrate von 1981 (+, –) angegeben.

Für alle Arten wurden außerdem quantitative Rasterkarten angefertigt. Hierfür wurden sieben Deckungsgrad-Klassen gebildet: –2 %, –5 %, –10 %, –30 %, –50 %, –75 %, –100 %. In Abbildung 6 ff. sind Verteilungskarten ausgewählter Arten wiedergegeben. Die Einzeldaten für Arten mit höherer Deckung sind außerdem in Tabelle 2 zusammengefasst.

Die Vegetationskarten sind leicht vereinfacht wiedergegeben (Abb. 15). Sie enthalten 4 DT und (im Wechsel der Jahre) 3 MT. Zur vergleichenden Bilanz wurden die Quadrate aller Typen ausgezählt, Quadrate mit zwei Typen je zur Hälfte einem Typ zugeordnet (Tab. 3).

Die Ersterfassung 1981 erfolgte persönlich, zusammen mit einem chinesischen Kollegen (Prof. Song Yongchang). 1991 und 2001 waren zwei Diplomarbeiten (Silke Brünn 1992, Dirk Rudolph 2002) Grundlage weiterer Betrachtungen. Im Nachhinein ergaben sich im Vergleich mit anderen Jahren für 2001 leichte Unstimmigkeiten, sodass die Ergebnisse dieses Jahres nur teilweise Verwendung finden. Die letzte Erfassung 2011 wurde wieder von mir persönlich durchgeführt. Dies gilt auch für alle vier Vegetationskarten, was subjektive Fehler bei der Ansprache der Kartierungseinheiten in Grenzen hält.

Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach BUTTLER & HAND (2008).

4. Ergebnisse

4.1 Vertikalstruktur

Die **Baumschicht B** erreicht heute eine Höhe von 30–35 m und besteht vorwiegend aus *Fagus sylvatica*. Im GT kamen 2011 außerdem 11 *Acer platanoides*, 3 *A. pseudoplatanus*, 3 *Fraxinus excelsior* und 3 *Quercus petraea* vor, fast durchweg mit stark eingeeengten Kronen. Die früher etwas stärker ausgebildete Unterschicht (B₂) besteht heute nur noch aus wenigen niedrigeren, oft dünn- und krummwüchsigen, vereinzelt oben absterbenden Buchen, auch einer gutwüchsigen *Carpinus betulus*. Die Gesamtdeckung der bis auf kleine Lücken dichten Kronenschicht hat sich im Mittel von 1981 (80,5 %) bis 2011 (86,9 %) etwas erhöht. Auch heute noch ist die bereits in Kap. 2 angesprochene alte Durchforstungsgrenze, 150 m vom westlichen Transektende, gut erkennbar. Im Westteil betrug der mittlere Deckungsgrad der Baumkronen 1981 93,2 %, im größeren Ostteil nur 73,7 %. Bis 2011 hat sich dieser Unterschied auf 88,8 zu 85,9 % ausgeglichen, vor allem bedingt durch dichtere Kronen und Lückenschluss im Osten. Besonders im Westteil sind etliche unterständige Bäume abgestorben, und auch viel stehendes und liegendes Totholz zeugt von leichter Umstrukturierung. Im Ostteil lassen bemooste morsche Stubben und ebenfalls morsche dicke Stammreste noch frühere Forst- und Windtätigkeit erkennen. So sind die 1991 kartierten Kronenlücken fast ganz zugewachsen, neue kaum entstanden.

Wesentliche Veränderungen gab es über 30 Jahre in der **Strauchschicht St** (Abb. 2), vorwiegend gebildet vom Jungwuchs der Bäume bis 2 (3–6) Meter Höhe. Deutlich erkennbar ist bis heute die Durchforstungsgrenze im Bereich 15/16. Im Westen gab es 1981 (kurz nach erfolgter Einzäunung) fast überhaupt keine Jungwüchse über 50–60 cm Höhe. Auch in den Folgejahren bis 2011 hat sich dort Baumverjüngung unter der dichten B kaum entwickeln können; fast alle Junggehölze gehören auch heute zur Kr, oft mit Verbiss Spuren. Im Ostteil ist dagegen schon im ersten Jahrzehnt eine fleckenweise (vor allen unter Kronenlücken) dichtere St aufgewachsen (Abb. 2). 1981 waren 60,5 % aller Quadrate besetzt, der mittlere Deckungsgrad betrug 8,6 %. 1991 und 2001 hatten zwar nur 55,9 % der Quadrate eine St, ihre mittlere Deckung stieg aber auf 22,4 % bzw. 24,5 % deutlich an. Die Zahl der Quadrate mit Werten über 50 % erhöhte sich von drei (1981) über 21 (1991) auf 40 (2001). Die wichtigste Art war *Fraxinus excelsior*, sich nach der Einzäunung rasch aus reichlichem Jungwuchs der Kr entwickelnd, mit teilweise kegelartig strukturierten, zur Lückenmitte höheren (3–6 m hohen) dünnstämmig-krummwüchsigen Exemplaren.

2011 ergab sich ein neues Bild: Die Frequenz der St-Quadrate hatte zwar auf 69,6 % zugenommen, aber der mittlere Deckungsgrad war mit 7,9 % stark rückläufig. Nur zwei Quadrate hatten noch Deckungen über 50 %. Ursache war vor allem das Absterben bzw. die stark verminderte Vitalität von *Fraxinus excelsior*. Auch Wildverbiss war stellenweise deutlicher sichtbar, nachdem ab 1995 der Zaun zunehmend undichte Stellen aufwies und immer wieder Rehe gesichtet wurden. Damit lässt sich erneut eine Umstrukturierung im Unterwuchs erkennen. Dennoch war auch 2011 in der St die Frequenz von *Fraxinus* mit 43,1 % (mittlere Deckung 5,2 %) noch am höchsten, gefolgt von *Acer platanoides* (29,2–2,0 %), *Ulmus glabra* (21,4–4,7 %) und *Fagus sylvatica* (18,5–10,1 %). Seltener eingestreut waren *Acer pseudoplatanus* (Frequenz 7,5 %) und *Crataegus laevigata* (5,3 %). Nur in 1–3 Quadraten kamen *Acer campestre*, *Lonicera xylosteum*, *Sambucus nigra* und *Sorbus aucuparia* vor.

Strauchschicht

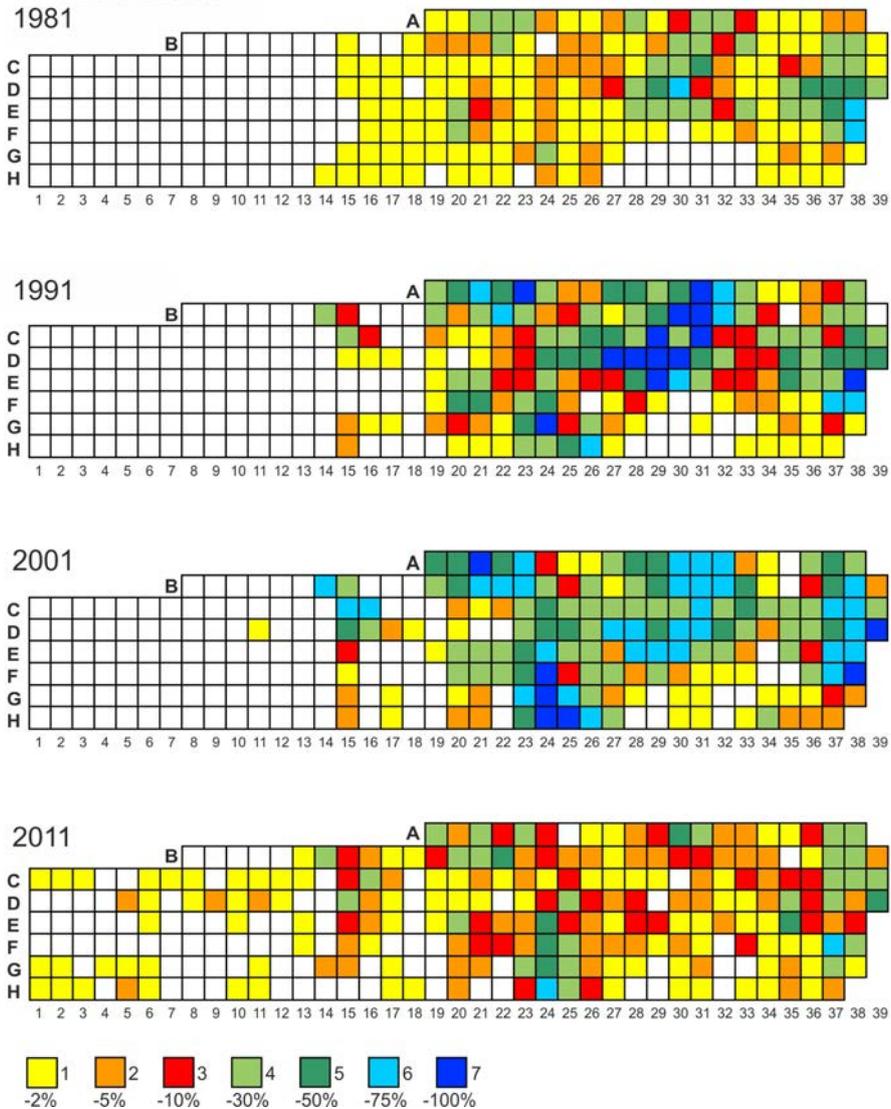


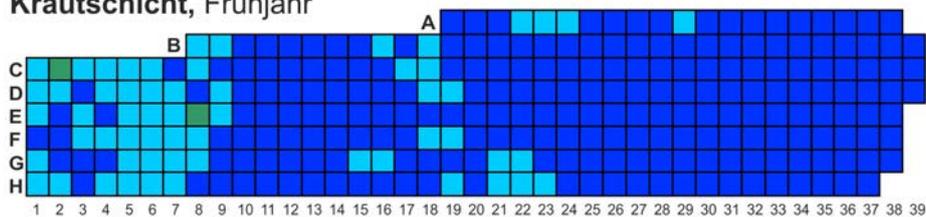
Abb. 2. Quadratkarte des Großtransekts (GT) mit 281 10x10 m-Quadraten. Verbreitung und Deckungsgrad der Strauchschicht 1981–2011.

Fig. 2. Quadrat map of the large transect (GT) with 281 10x10 m quadrats. Distribution and coverage of the shrub layer 1981–2011.

Die **Krautschicht Kr** zeigt einen starken phänologischen Wechsel im Jahresverlauf (s. Kap. 2). Die maximale Deckung im Frühjahr ist seit 1981 etwas angestiegen (81,6 zu 88,6 %). Im Sommer hat sie dagegen abgenommen (47,9 zu 36,8 %). Wichtige Saisonunterschiede zeigen Abbildung 3–5. Im Frühjahr 2011 hatten alle Quadrate eine Deckung von über 50 %, meist sogar über 75 % (nicht selten fast 100 %). Im Sommer gab es nur 21,7 %

der Quadrate mit Deckungen über 50 %; die meisten (68,9 %) hatten Deckungswerte von 30–75 %, knapp 10 % waren sehr offen (bis 10 % Deckung). Die Kr im Frühjahr (Abb. 1) wird beherrscht von 10–20 cm hohen Pflanzen, über die nur wenige höher aufragen, vor allem *Cardamine bulbifera*. Die etwas höheren Junggehölze fallen unbelaubt noch wenig auf. Nach Einzug der Frühlingsgeophyten herrscht im Sommer teilweise ein offeneres Bild (Abb. 5). Nur die hohen Horste von *Dryopteris filix-mas*, Gruppen von *Mercurialis perennis* (Abb. 12), locker auch *Hordelymus europaeus* sind gut zu sehen, auffällig die rotbeerigen Fruchtstände von *Arum maculatum*. Relativ häufig finden sich auch die farblosen Blütenstände (und/oder die Reste von Fruchtständen des Vorjahres) von *Neottia nidus-avis*. Jetzt kann auch der Jungwuchs der Bäume eine größere Rolle spielen, stellenweise bis zur Dominanz von *Fraxinus excelsior*. Viele nachwachsende Junggehölze werden durch heute wieder stärkeren Wildverbiss (bei undichtem Zaun) niedrig gehalten. Besonders verbissen sind im GT *Acer pseudoplatanus*, *Crataegus*, *Sorbus aucuparia* und *Ulmus*, wenig beschädigt ist *Fagus*. Mit entscheidend für höhere Deckungsgrade ist eine dicht am Boden wachsende Teilschicht, in der vor allem die dunklen, überwinterndgrünen Blätter von *Asarum europaeum* fast überall auffallen (Abb. 5). Hinzu kommen fleckenweise *Oxalis acetosella*, die immergrünen Kriechtriebe von *Hedera helix* (Abb. 9) und die ebenfalls immergrünen, erst zum Sommer hin neu auswachsenden Triebe von *Galeobdolon luteum*. – Die Kr zeigt kaum Beziehungen zur St. So gibt es sowohl dichtere Strauchflecken mit sehr lockerem als auch solche mit dichtem Unterwuchs. Auch Beziehungen zu jungen oder älteren Kronenlücken sind nicht deutlich erkennbar.

Krautschicht, Frühjahr



Krautschicht, Sommer

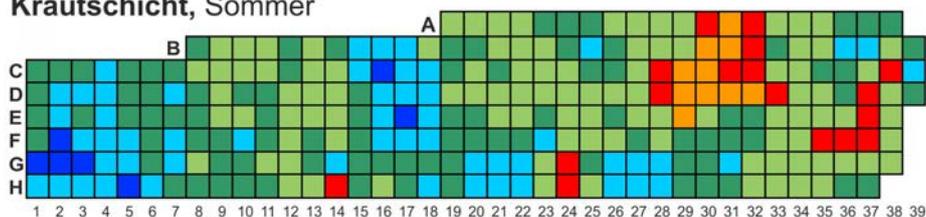


Abb. 3. Deckung der Krautschicht im Frühjahr und Sommer 2011.

Fig. 3. Coverage of the herb layer in spring and in summer 2011.



Abb. 4. Entwicklung einer Strauchschicht aus jungen Bäumen (*Acer*, *Fagus*, *Fraxinus*) im *Allium ursinum*-Dominanztyp (09.05.2011).

Fig. 4. Development of a shrub layer of young trees (*Acer*, *Fagus*, *Fraxinus*) in the *Allium ursinum* dominance type (09.05.2011).



Abb. 5. Sommeraspekt im *Allium ursinum*-Dominanztyp mit *Dryopteris filix-mas*, *Asarum europaeum*, *Oxalis acetosella* u.a. (18.07.2011).

Fig. 5. Summer aspect in the *Allium ursinum* dominance type with *Dryopteris filix-mas*, *Asarum europaeum*, *Oxalis acetosella* etc. (18.07.2011).

4.2 Konstanz und Dynamik in der Krautschicht

Bei horizontalen Veränderungen des Vorkommens einzelner Arten in der Zeit werden hier nach eigener Anschauung mehrere Verhaltensweisen unterschieden: **Ausbreitung** einer Art führt zur Erweiterung des örtlichen Areals, **Verdichtung** nur zum Zusammenschluss (Zunahme des Deckungsgrades) innerhalb einer bereits besetzten Fläche. Umgekehrt lässt sich von **Rückgang** (Verringerung des Areals) bzw. **Auflockerung** (in einer besetzten Fläche) sprechen. Gleich bleibendes Vorkommen innerhalb geringer Schwankungen bedeutet hingegen **Konstanz**. In den folgenden Kapiteln werden die Arten der Krautschicht (einschließlich Gehölzjungwuchs) hieraufhin analysiert. Zunächst wird in Tabelle 1 eine floristische Gesamtbilanz vermittelt, gefolgt von Verhaltensweisen einzelner Arten als Beispiele für bestimmte Artengruppen.

4.2.1 Gesamtbilanz über 30 Jahre

In Tabelle 1 sind die von 1981 bis 2011 gefundenen 83 Arten verzeichnet. Wegen einiger Unstimmigkeiten wurden die Ergebnisse von 2001 weggelassen; Einzeldaten sind im Text eingefügt. Die Artenzahlen zeigten zunächst mit 74 bzw. 72 gleich bleibende Werte, nahmen danach bis 2011 auf 59 (2001: 61) deutlich ab. Fast alle 66 krautigen Arten sind nach M. SCHMIDT et al. (2011b) Waldpflanzen; 38 kommen vorwiegend in geschlossenen Wäldern vor, der Rest auch im Offenland. Einzige echte Freilandpflanze ist in kümmerlichen Exemplaren *Heracleum sphondylium*. Diese Einschätzung bestätigen die Lichtzeigerwerte (ELLENBERG et al. 2001), die vorwiegend bei 1–5 liegen, also Schatten- bis Halbschattenspflanzen anzeigen. Auf gute bodenbiologische und Nährstoffbedingungen weisen Arten mit hohen N-Zahlen hin: *Aconitum lycoctonum*, *Allium ursinum*, *Anemone ranunculoides*, *Arum maculatum*, *Campanula trachelium* und *Corydalis cava*. Die F- und R-Werte streuen dagegen stark. Auffällig ist das Fehlen jeglicher (lichtliebender) Störungszeiger trotz einiger offener Stellen und herausgebrochener Wurzelteller nach Sturmwurf. Offenbar ist die Samenbank im Boden weitgehend frei von waldfremden Arten des Offenlandes.

In der Tabelle sind die Arten in vier Gruppen unterschiedlicher dynamischer Tendenzen angeordnet. In der Mitte stehen die 15 Arten mit in etwa konstantem Verhalten. Hierzu werden alle häufigeren Arten gerechnet, die von 1981 bis 2011 nur Veränderungen ihrer Quadratzahl von unter 3 % gezeigt haben, außerdem einige sehr seltene Arten mit annähernd gleichbleibendem Verhalten. Von ihnen gehören nur die Anemonen, *Acer platanoides*, *Asarum europaeum*, *Dryopteris filix-mas*, *Fraxinus excelsior* und *Galeobdolon luteum* zum breiteren Grundstock der Krautschicht des GT, die Anemonen mit leichten, *Asarum* mit stärkeren Verdichtungen. Die hier angefügten Arten sehr geringer Frequenz sind eher zufällige Einsprengsel. *Dryopteris dilatata* wurde nicht in allen Aufnahmejahren getrennt behandelt. - Unter den 11 Arten mit zunehmender Tendenz haben ebenfalls nur wenige (5) eine weitere Verbreitung im GT. Ausgebreitet haben sich vor allem *Dryopteris carthusiana*, *Hedera helix*, *Neottia nidus-avis* und leicht *Cardamine bulbifera*. *Allium ursinum* zeigt zwar nur eine geringe Zunahme an Quadraten, aber eine sehr starke Verdichtung, insgesamt eine der auffälligsten Entwicklungen. - Während der 30 Jahre neu aufgetreten und bis 2011 erhalten sind nur *Carex digitata*, *Epipactis helleborine* und *Viburnum opulus*. - Die größte Gruppe bilden mit 33 Arten solche mit Rückgangstendenz. Die stärkste Abnahme hat *Phyteuma spicatum* von 140 auf nur noch ein Quadrat (-99,3 %), während am Ende *Acer*

Tabelle 1. Vergleich der Krautschicht 1981–2011.

Frequenz in 281 Quadraten (%), mittlerer Deckungsgrad (in Klammern, %) und dynamische Tendenz (% der Quadrate von 1981); + = deutliche Zunahme, – = deutliche Abnahme.

Table 1. Comparison of the herb layer 1981–2011.

Frequency (%) in 281 quadrats, average cover degree (in brackets, %) and dynamic tendency (% of quadrats of 1981); + = pronounced increase, – = pronounced decrease.

		1981	1991	2011	2011
Mittlerer Deckungsgrad	Frühjahr	81,6	82,6	88,6	% Quadrate
	Sommer	47,9	45,2	36,8	von 1981
Artenzahl		74	72	59	
Arten mit Zunahmetendenz					
<i>Hedera helix</i>		19 (1)	25 (2)	37 (6)	103,9 +
<i>Neottia nidus-avis</i>		2 (1)	1 (1)	19 (1)	800,0 +
<i>Dryopteris carthusiana</i>		22 (1)	31 (1)	37 (1)	65,1 +
<i>Cardamine bulbifera</i>		72 (2)	78 (2)	76 (2)	4,9 +
<i>Allium ursinum</i>		91(41)	91(59)	94(75)	3,9 +
<i>Prunus avium</i>		1 (1)	1 (1)	4 (1)	
<i>Epipactis helleborine</i>		.	1 (1)	4 (1)	
<i>Circaea lutetiana</i>		1 (1)	4 (1)	2 (1)	
<i>Lonicera xylosteum</i>		1 (1)	1 (1)	2 (1)	
<i>Carex digitata</i>		.	.	1 (1)	
<i>Viburnum opulus</i>		.	.	1 (1)	
Konstante Arten					
<i>Dryopteris filix-mas</i>		74 (2)	72 (2)	76 (2)	2,9 +
<i>Galeobdolon luteum</i>		92(10)	95 (7)	94 (4)	1,9 +
<i>Fraxinus excelsior</i>		99 (4)	97 (4)	99 (7)	0,4 +
<i>Acer platanoides</i>		96 (1)	98 (1)	96 (1)	0
<i>Sorbus aucuparia</i>		13 (1)	14 (1)	13 (1)	0
<i>Anemone nemorosa</i>		100(11)	100(13)	99(19)	1,4 –
<i>Asarum europaeum</i>		97 (7)	98 (7)	94(17)	2,6 –
<i>Anemone ranunculoides</i>		100 (1)	100 (4)	97 (4)	2,9 –
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		3 (1)	7 (1)	3 (1)	
<i>Daphne mezereum</i>		1 (1)	1 (1)	1 (1)	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>		1 (1)	1 (1)	1 (1)	
<i>Sambucus nigra</i>		1 (1)	1 (1)	1 (1)	
<i>Tilia cordata</i>		1 (1)	1 (1)	1 (1)	
<i>Geum urbanum</i>		1 (1)	.	1 (1)	
<i>Dryopteris dilatata</i>		?	?	2 (1)	
Arten mit Rückgangstendenz					
<i>Phyteuma spicatum</i>		52 (1)	15 (1)	1 (1)	99,3 –
<i>Vicia sepium</i>		47 (1)	33 (1)	8 (1)	90,1 –
<i>Heraclium sphondylium</i>		17 (1)	14 (1)	2 (1)	87,8 –
<i>Dactylis polygama</i>		22 (1)	16 (1)	3 (1)	86,9 –
<i>Stachys sylvatica</i>		15 (1)	12 (1)	2 (1)	85,7 –
<i>Ranunculus auricomus</i>		49 (1)	32 (1)	9 (1)	81,9 –
<i>Euphorbia amygdaloides</i>		40 (1)	11 (1)	8 (1)	80,2 –
<i>Viola reichenbachiana</i>		62 (1)	59 (1)	15 (1)	76,4 –
<i>Athyrium filix-femina</i>		19 (1)	15 (1)	6 (1)	69,8 –
<i>Deschampsia cespitosa</i>		22 (1)	17 (1)	7 (1)	69,4 –
<i>Stellaria holostea</i>		24 (3)	23 (3)	9 (1)	62,1 –
<i>Carex sylvatica</i>		60 (1)	38 (1)	26 (1)	56,8 –
<i>Polygonatum multiflorum</i>		34 (1)	25 (1)	18 (1)	47,4 –
<i>Pulmonaria obscura</i>		10 (1)	7 (1)	5 (1)	44,4 –
<i>Corydalis cava</i>		11 (1)	10 (1)	7 (1)	38,7 –
<i>Galium odoratum</i>		97 (7)	92 (5)	61 (4)	37,6 –

	1981	1991	2011	% Quadr. 2011
<i>Primula elatior</i>	78 (2)	54 (1)	29 (1)	32,8 –
<i>Lathyrus vernus</i>	40 (1)	41 (1)	28 (1)	31,0 –
<i>Aconitum lycoctonum</i>	14 (3)	14 (5)	10 (8)	30,0 –
<i>Mercurialis perennis</i>	90(32)	88(20)	64 (3)	29,4 –
<i>Polygonatum verticillatum</i>	68 (1)	63 (2)	53 (1)	22,1 –
<i>Crataegus laevigata</i>	38 (1)	37 (1)	31 (1)	18,5 –
<i>Oxalis acetosella</i>	84 (8)	88 (4)	71 (4)	15,6 –
<i>Lilium martagon</i>	11 (1)	12 (1)	10 (1)	15,6 –
<i>Ulmus glabra</i>	48 (1)	48 (1)	42 (1)	11,9 –
<i>Arum maculatum</i>	94 (3)	93 (2)	85 (1)	9,5 –
<i>Melica uniflora</i>	64 (3)	71 (5)	58 (1)	8,9 –
<i>Hordehymus europaeus</i>	100 (3)	100 (3)	92 (1)	7,8 –
<i>Fagus sylvatica</i>	93 (1)	89 (1)	86 (1)	7,3 –
<i>Acer pseudoplatanus</i>	70 (1)	71 (1)	68 (1)	3,5 –
<i>Scrophularia nodosa</i>	3 (1)	3 (1)	1 (1)	
<i>Acer campestre</i>	2 (1)	2 (1)	1 (1)	
<i>Ajuga reptans</i>	2 (1)	1 (1)	1 (1)	
Verschwundene Arten				
<i>Campanula trachelium</i>	10 (1)	3 (19)	.	
<i>Geranium robertianum</i>	4 (1)	4 (1)	.	
<i>Milium effusum</i>	3 (1)	3 (1)	.	
<i>Carpinus betulus</i>	3 (1)	1 (1)	.	
<i>Alliaria petiolata</i>	1 (1)	2 (1)	.	
<i>Epilobium montanum</i>	1 (1)	1 (1)	.	
<i>Fragaria vesca</i>	1 (1)	1 (1)	.	
<i>Galium sylvaticum</i>	1 (1)	1 (1)	.	
<i>Luzula pilosa</i>	1 (1)	1 (1)	.	
<i>Poa nemoralis</i>	1 (1)	1 (1)	.	
<i>Carex remota</i>	5 (1)	.	.	
<i>Aquilegia vulgaris</i>	1 (1)	.	.	
<i>Ficaria verna</i>	1 (1)	.	.	
<i>Hypericum hirsutum</i>	1 (1)	.	.	
<i>Rubus fruticosus agg.</i>	1 (1)	.	.	
<i>Rumex sanguineus</i>	1 (1)	.	.	
<i>Taraxacum officinale</i>	1 (1)	.	.	
<i>Urtica dioica</i>	1 (1)	.	.	
<i>Actaea spicata</i>	.	1 (1)	.	
<i>Carex muricata</i>	.	1 (1)	.	
<i>Quercus petraea</i>	.	1 (1)	.	
<i>Rubus idaeus</i>	.	1 (1)	.	
<i>Sambucus racemosa</i>	.	1 (1)	.	
<i>Senecio ovatus</i>	.	1 (1)	.	

pseudoplatanus (von 198 auf 191 Quadrate = –3,5 %) schon fast zu den Konstanten gehört.
– Von den 1981 nur vereinzelt gefundenen sind bis 2011 18 Arten ganz verschwunden; sechs traten nur 1991 auf.

Die Gesamtbilanz ist also auf den ersten Blick deutlich negativ, bei recht differenziertem Verhalten der Arten im Detail. Die deutliche Abnahme der Artenzahl bis 2011 beruht vor allem auf dem Verschwinden von Arten, die vorher nur ganz vereinzelt gefunden wurden. Andererseits gab es trotz fast gleicher Gesamtartenzahl zwischen 1981 und 1991 16 nur in einem Jahr gefundene Arten, oft nur in einem Quadrat und mit geringer Deckung. Dagegen wurden immerhin 56 Arten (67,5 %) in allen Untersuchungsjahren nachgewiesen. Von ihnen

erreichten 18 immer mindestens 50 % Frequenz, angeführt von den Anemonen, auch *Allium ursinum*, *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Hordelymus europaeus* sowie den Junggehölzen von *Acer platanoides* und *Fraxinus excelsior* (alle in der ganzen Zeit über 90 %).

4.2.2 Beispiele einzelner Arten

Die folgenden Beispiele geben wichtige dynamische Tendenzen im GT wieder, wenn auch jede Art ihre Besonderheiten hat. Nicht berücksichtigt sind die schon im vorigen Kapitel genannten konstanten Arten, ebenfalls die zahlreichen Arten mit geringer Frequenz. Neben quantitativen Verteilungskarten der Jahre 1981, 1991 und 2011 sind in Tabelle 2 die Anteile der Deckungsgrad-Klassen wichtiger Arten zusammengestellt.

4.2.2.1 Arten mit Verdichtung und Ausbreitung

Allium ursinum (Abb. 1, 4, 6) – Der Bärlauch ist in großen Teilen des GT im Frühjahr die auffälligste Art. Zahlreiche Pflanzen verschiedenen Alters können eine dichte, in sich gestaffelte Pflanzendecke aufbauen, die erst gegen Ende ihrer Vegetationszeit im Mai von einem weißen Blütenmeer ergänzt wird, bevor die Pflanzen wieder einziehen und nur die langstieligen Fruchstände noch eine Weile überdauern. Zwischen den oft sehr konkurrenzkräftigen Bärlauchpflanzen müssen vor allem andere Frühlingsgeophyten um ihre Existenz kämpfen, während die zunächst auch unterdrückten Sommergrünen später in der Schattenphase des Waldes noch Zeit zur weiteren Entwicklung haben. *Allium ursinum* zeigte im GT bereits 1981 zwei Verbreitungszentren: die gesamte Osthälfte ab A20 bzw. H26 war schon vor 30 Jahren größtenteils von ihm beherrscht oder doch deutlich mitbestimmt. Außerdem gab es im Bereich 10–14 einen Nord-Süd gerichteten großen Fleck, hier im Weiteren als „Bärlauch-Insel“ bezeichnet. Dazwischen lag ein Bereich mit nur lockerem oder Einzelwuchs des Bärlauchs. Ganz im Westen (1–8) war er überhaupt nur vereinzelt zu finden, fehlte in 26 Quadraten ganz. Trotz teilweise starker Zunahme blieb diese Verteilungstendenz über 30 Jahre zumindest abgeschwächt erhalten. Der Zwischenbereich Insel – Ostteil ist heute durch Verdichtung des Bärlauchs zwar weniger sichtbar, in der Karte aber immer noch erkennbar. Noch massiver war die Verdichtung in alten Bärlauch-Bereichen, wo heute größtenteils Deckungsgrade von über 75 % (oft nahe 100 %) auftreten. So stieg insgesamt die Quadratzahl mit Deckungen über 50 % von 121 (1981) über 163 (1991) und 179 (2001) auf 212 (2011) an (s. Tab. 2). Eine Ausbreitung in neue Quadrate konnte nur im Westen erfolgen, vollzog sich bisher aber eher zögerlich. So nahm die Zahl bärlauchfreier Quadrate von 26 (1981) über 25 (1991) auf 16 (2001 und 2011) ab; an Betrachtung der hohen Samenproduktion eine eher geringe Ausbreitungstendenz.

Asarum europaeum (Abb. 5, 7) – Die Haselwurz ist durch ihre dicht am Boden befindlichen Sprosssysteme mit großen Blättern von ihrer Wuchsform her vielen anderen Arten unterlegen. Fast unmerklich treiben im Frühjahr die neuen Blätter im Unterwuchs der dichten Krautschicht aus. Trotz des starken Lichtmangels geht aber die Entwicklung weiter, sodass nach Verschwinden der Frühlingsgeophyten die Blätter fast voll entwickelt zutage treten. Im Sommer gibt es wenige Konkurrenten mit dichtem Wuchs, sodass *Asarum* dann den Bestand mitbestimmt. Die überwinterndgrünen Blätter können auch noch die lichtere Herbstphase, vielleicht auch milde Winterzeiten etwas nutzen.

Wie im gesamten Göttinger Wald ist *Asarum europaeum* auch im GT weit verbreitet. 1981 war die Haselwurz allerdings ganz im Westen (Bereich 1–8) am besten entwickelt, wo kaum Bärlauch vorkam, im Osten (ab 28) hingegen am schwächsten und mit einigen Lücken.

Tabelle 2. Zahl der von Arten mit höherer Deckung besetzten Quadrate nach Deckungsgrad-Klassen.

Table 2. Number of quadrats with species of higher coverage by coverage classes.

	1: ≤ 2 %	2: ≤ 5 %	3: ≤ 10 %	4: ≤ 30 %	5: ≤ 50 %	6: ≤ 75 %	7: ≤ 100 %	1 – 7 (%)
<i>Hedera helix</i>								
1981	52	52 (18,5)
1991	60	6	3	1	.	.	.	70 (24,9)
2001	34	25	16	7	.	.	.	82 (29,2)
2011	57	19	12	13	2	.	.	103 (36,7)
<i>Allium ursinum</i>								
1981	48	15	15	34	22	55	66	255 (90,5)
1991	18	1	.	53	21	34	129	256 (91,1)
2001	20	9	9	36	14	42	137	265 (94,3)
2011	11	7	4	16	15	36	176	265 (94,3)
<i>Anemone nemorosa</i>								
1981	52	66	68	91	2	2	.	281 (100,0)
1991	68	46	55	91	17	3	.	280 (99,6)
2001	72	64	51	89	4	.	1	281 (100,0)
2011	44	45	39	100	35	14	.	277 (98,6)
<i>Asarum europaeum</i>								
1981	38	74	88	71	1	.	.	272 (96,8)
1991	36	174	73	21	.	.	.	276 (98,2)
2001	78	64	59	78	1	.	.	280 (99,6)
2011	25	29	44	152	14	1	.	265 (94,3)
<i>Galeobdolon luteum</i>								
1981	104	46	28	74	7	.	.	259 (92,2)
1991	69	104	62	33	.	.	.	268 (95,4)
2001	108	134	.	22	.	.	.	264 (94,0)
2011	112	130	20	2	.	.	.	264 (94,0)
<i>Cardamine bulbifera</i>								
1981	184	17	2	203 (72,2)
1991	192	23	4	2	.	.	.	221 (78,7)
2001	208	1	209 (74,4)
2012	109	4	213 (75,8)
<i>Mercurialis perennis</i>								
1981	31	9	14	88	61	36	13	252 (89,7)
1991	83	37	14	66	27	14	6	247 (87,9)
2001	99	17	7	10	3	1	.	137 (48,8)
2011	145	16	4	11	2	.	.	179 (63,7)
<i>Galium odoratum</i>								
1981	103	86	42	36	3	.	.	272 (96,8)
1991	140	76	21	20	2	.	.	259 (92,2)
2001	147	7	154 (54,8)
2012	109	27	20	14	.	.	.	170 (60,5)
<i>Oxalis acetosella</i>								
1981	62	69	55	47	3	.	.	236 (84,0)
1991	177	37	22	10	.	.	.	246 (87,6)
2001	81	56	42	12	.	.	.	191 (68,0)
2011	134	44	15	7	.	.	.	200 (71,2)
<i>Melica uniflora</i>								
1981	140	19	7	14	.	.	.	180 (64,1)
1991	120	47	17	15	.	.	.	199 (70,8)
2001	175	2	177 (63,0)
2011	164	164 (58,4)

	1: ≤ 2 %	2: ≤ 5 %	3: ≤ 10 %	4: ≤ 30 %	5: ≤ 50 %	6: ≤ 75 %	7: ≤ 100 %	1 – 7 (%)
<i>Hordelymus europaeus</i>								
1981	184	90	6	1	.	.	.	281 (100,0)
1991	173	94	12	1	.	.	.	280 (99,6)
2001	245	20	265 (94,3)
2011	258	1	259 (92,2)
<i>Aconitum lycoctonum</i>								
1981	34	4	.	3	.	.	.	41 (14,1)
1991	31	7	.	.	3	.	.	41 (14,1)
2001	29	5	2	1	2	.	.	39 (13,9)
2011	19	3	3	1	.	2	.	28 (10,0)

Auch sonst lässt sich teilweise in *Allium*-Bereichen eine leicht reduzierte Vitalität von *Asarum* (kleinere Blätter) feststellen, die sich aber im Deckungsgrad wenig auswirkt. 1991 ergab sich ein sehr ausgeglichenes Verteilungsbild. 20 Jahre später hatte *Asarum* in größeren Bereichen deutlich zugenommen, war nur ganz im Osten teilweise in Auflockerung bzw. leichtem Rückgang. Insgesamt ist eine Verdichtung feststellbar; so stieg die Zahl der Quadrate mit Deckungen über 10 % von 72 (1981) auf 167 (2011) deutlich an, wobei die wesentliche Zunahme erst im letzten Jahrzehnt erfolgte (Tab. 2).

Hedera helix (Abb. 8, 9) – Der Efeu kommt im UG stellenweise auch bis in die Baumschicht vor (DIERSCHKE 2005a), beschränkt sich im GT aber fast ganz auf die Krautschicht, wo er mit langen Kriechtrieben lockere bis dichtere Bestände entwickeln kann. Auch *Hedera* unterliegt im Frühjahr mit seinen immergrünen Blättern dicht am Boden der Beschattung durch die Frühjahrspflanzen. Relativ spät neu austreibend, kann der Efeu aber auch den weiteren Jahresverlauf zu ausreichender Stoffproduktion nutzen. Er ist im GT ein Beispiel sowohl für Ausbreitung als auch Verdichtung, durchweg bedingt durch vegetative Entwicklung. 1981 gab es nur locker eingestreute Triebe in 52 Quadraten. 1991 zeigte sich eine leichte Ausbreitung in direkte Nachbarschaft auf 70 Quadrate. Bis 2001 setzte sich diese Ausbreitung fort (80 Quadrate; s. auch DIERSCHKE 2008), mit Ansätzen für fleckige Verdichtung. 2011 hatten bereits 15 Quadrate Deckungsgrade über 10 % (Tab. 2). Die Flächen der Efeuausbreitung liegen alle im dichten *Allium*-Wuchsbereich. Eine Konkurrenzbeziehung ist nicht erkennbar.

Weitere Arten – Verdichtung bei hoher Frequenz wie *Asarum europaeum* zeigen auch die Anemonen und der Eschenjungwuchs. Weite Ausbreitung im ganzen GT mit einzelnen Exemplaren gibt es bei *Dryopteris carthusiana*, ohne erkennbares Verbreitungsmuster (Abb. 10). Nur schwach lässt sich eine positive Tendenz bei *Cardamine bulbifera* erkennen; vielleicht handelt es sich auch nur um Fluktuationen (vgl. Tab. 2). Einen Sonderfall stellt wohl *Neottia nidus-avis* dar. Wie auch bei anderen Orchideen kann die Zahl oberirdischer Triebe von Jahr zu Jahr stärker schwanken. 2011 wurde *Neottia* in 54 Quadraten gefunden. Rechnet man die noch erhaltenen Fruchtstände des Vorjahres in 21 weiteren Quadraten hinzu, ist von einer sehr deutlichen Ausbreitung (1981 nur in sechs Quadraten gefunden!), gleichzeitig von Fluktuationen von Jahr zu Jahr auszugehen. Die weiteren sechs Arten in dieser Gruppe sind als Einzelvorkommen ohne größeren Aussagewert.

4.2.2.2 Arten mit Rückgangstendenz

Von den zahlreichen hierher gehörenden Arten (s. Kap. 4.2.1) können nur wenige Beispiele vorgestellt werden.

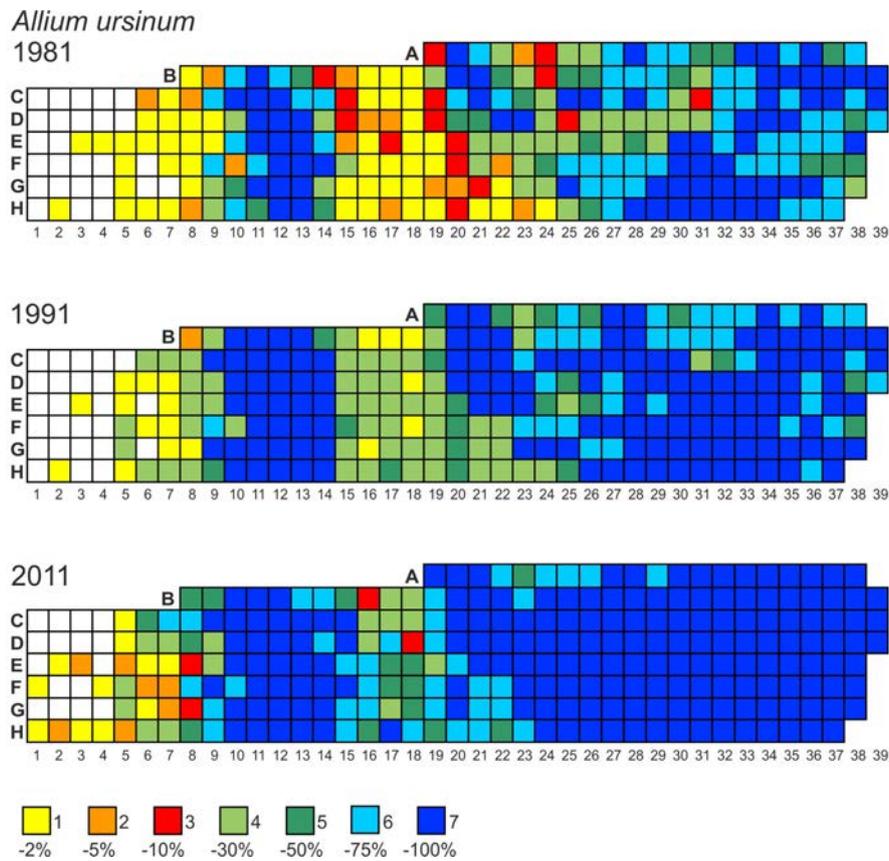


Abb. 6. Verbreitung und Deckungsgrad von *Allium ursinum* im GT 1981–2011.

Fig. 6. Distribution and cover degree of *Allium ursinum* in the transect 1981–2011.

Mercurialis perennis (Abb. 11, 12) – Das Bingelkraut ist eine früh blühende, erst später voll entwickelte sommergrüne Pflanze. In seiner Wuchshöhe und durch Sprosskolonien mit großen Blättern kann es mit anderen Frühblühern mithalten, teilweise auch eigenständige Dominanzflecken bilden oder sich z. B. mit *Allium ursinum* oder *Anemone nemorosa* in Mischtypen zusammenfinden. Im GT ist es ein Beispiel stark negativer Dynamik (Tab. 1 und 2). Dies wird aus den Verteilungskarten sehr deutlich.

1981 war es in großen Teilen des GT gut vertreten, oft mit über 30 % Deckung (110 Quadrate), auch einzelnen Dominanzflecken. Teilweise war ein negatives Konkurrenzverhalten zu *Allium ursinum* erkennbar, vor allem in der Bärlauch-Insel im Westen (11–14) sowie ganz im Osten, wo 26 Quadrate ohne Bingelkraut auftraten. 1991 hatte sich dieses Verteilungsmuster fortgesetzt. Im Bereich der Bärlauch-Insel waren jetzt 10 Quadrate ganz ohne *Mercurialis*, im Osten zwar nur noch 22, aber nun viele mit deutlicher Abnahme, parallel zur Verdichtung des Bärlauchs. Ähnliches zeigte sich in den übrigen Teilen des GT, wenn auch mit unregelmäßigem Bild. Dass der Rückgang von *Mercurialis* kein reiner Konkurrenzeffekt gegenüber *Allium ursinum* war, zeigten die *Allium*-armen bis -freien Bereiche ganz im Westen (1–8). Auch hier hatten die zunächst gut entwickelten Bestände des Bingel-

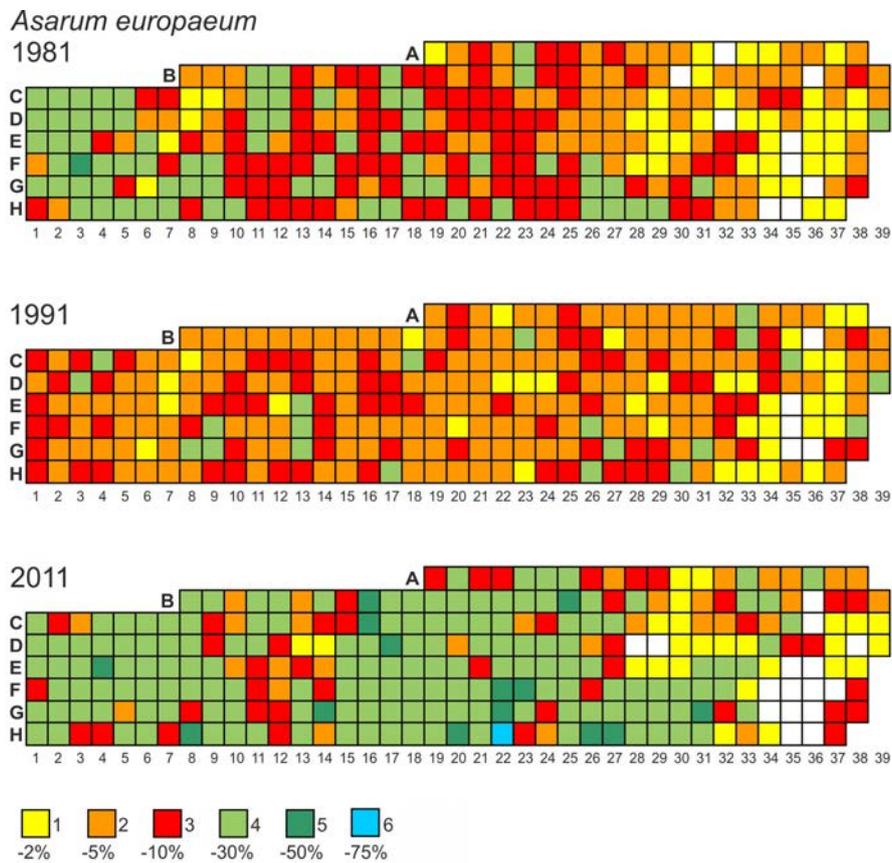


Abb. 7. Verbreitung und Deckungsgrad von *Asarum europaeum* im GT 1981–2011.

Fig. 7. Distribution and cover degree of *Asarum europaeum* in the transect 1981–2011.

krautes nach 10 Jahren stark abgenommen, mit Ausnahme der Südwestecke (F–H / 1–7), wo sich bis heute ein guter Bestand erhalten hat. *Mercurialis* zeigte nach 1981 fast überall Vitalitätsverluste mit kümmerlichen, früh verbrauchenden und vergehenden Blättern u.a. Zwischen 1991 und 2001 erlitten vor allem die dichteren Bestände einen fast völligen Zusammenbruch (s. Tab. 2), fortschreitend von den Schwächezentren von 1981. 144 Quadrate waren jetzt frei von Bingelkraut. 2011 erschien die Art zwar wieder etwas erholt, kam aber meist nur noch locker eingestreut oder in Kleingruppen vor. Die freien Quadrate waren wieder auf 102 zurückgegangen, aber nur zwei hatten Deckungswerte über 30 %.

Galium odoratum (Abb. 13) – Der Waldmeister gehört zu den weit verbreiteten Buchenwaldpflanzen und ist auch im UG weithin vertreten. Relativ späte Entwicklung im Frühjahr mag gewisse Konkurrenz Nachteile gegenüber Frühlingsgeophyten bedingen, lange Triebe, Sprosskolonien und Ausdauer bis zu ersten Herbstfrösten oder sogar über Winter ermöglichen aber oft gutes Gedeihen. Im GT war *Galium odoratum* 1981 fast überall (bis auf neun Quadrate), meist locker mit niedrigen Deckungsgraden, vereinzelt auch mit dichten Sprosskolonien vertreten. Letztere kamen teilweise sogar in Bereichen hoher *Allium-*

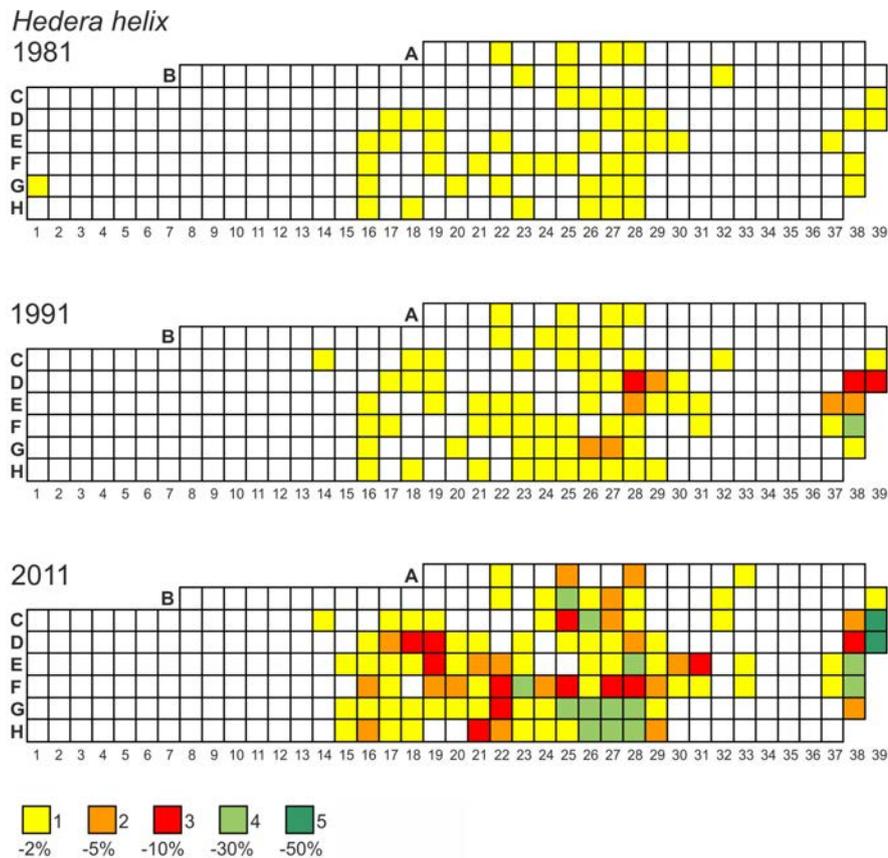


Abb. 8. Verbreitung und Deckungsgrad von *Hedera helix* im GT 1981–2011.

Fig. 8. Distribution and cover degree of *Hedera helix* in the transect 1981–2011.

Deckung vor (s. 33–39); insgesamt 39 Quadrate hatten eine Deckung über 10 %. 1991 war in großen Bereichen eine Abnahme zu erkennen. Auch der vorher gut sichtbare Blühaspekt des Waldmeisters fiel kaum noch auf. Die Anzahl der Quadrate mit nur Deckungsgraden bis 2 % nahm von 103 auf 140 zu, die Zahl freier Quadrate stieg auf 22. Hier war jetzt deutlich die Bärlauch-Insel (10–13) negativ sichtbar, positiv hingegen der Zwischenbereich (15–20) zur großen *Allium*-Fläche im Osten. Dort waren die vormals stärker entwickelten *Galium*-Flecken fast verschwunden. Im Westen (1–8), wo *Allium ursinum* bis heute nur eine geringe Rolle spielt, war bereits 1991 eine Zunahme erkennbar, die sich bis 2011 fortgesetzt hat. So nahm dort die Zahl der Quadrate mit über 5 % Deckung von 10 (1981) über 21 (1991) auf 27 (2011) zu. Ein Verbreitungsminimum erreichte der Waldmeister 2001 (s. Tab. 2); die freien Flächen lagen vor allem in den alten Bärlauch-Zentren von 1981. Dieses negative Konkurrenzverhalten war auch 2011 weiter erkennbar, wenn es auch wieder einige Quadrate mit etwas höherer Deckung des Waldmeisters (34 mit über 5 %) gab.



Abb. 9. Dichter Teppich aus *Hedera helix* im *Allium ursinum*-Dominanztyp (20.07.2011).

Fig. 9. Dense carpet of *Hedera helix* in the *Allium ursinum* dominance type (20.07.2011).



Abb. 10. Entwicklung von *Dryopteris carthusiana* an einem morschen Buchenstubben (21.07.2011).

Fig. 10. Development of *Dryopteris carthusiana* around a decaying beech stump (21.07.2011).

Mercurialis perennis

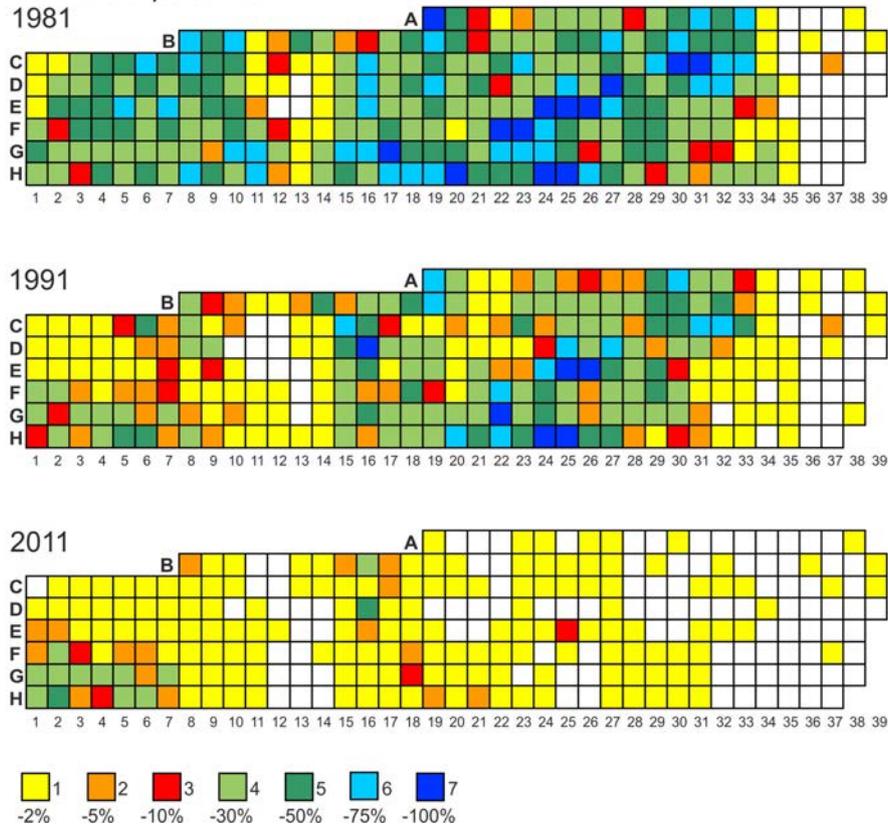


Abb. 11. Verbreitung und Deckungsgrad von *Mercurialis perennis* im GT 1981–2011.

Fig. 11. Distribution and cover degree of *Mercurialis perennis* in the transect 1981–2011.

Polygonatum multiflorum (Abb. 14) – Die Vielblütige Weißwurz kommt recht häufig, aber zerstreut in Laubwäldern vor. Als spät austreibender Geophyt mit hochwüchsig-großblättrigen Pflanzen, die teilweise bis in den Spätsommer aushalten, ist sie konkurrenzkräftig, wächst aber meist einzeln oder in Kleingruppen. Im GT gehört *Polygonatum multiflorum* zu den zahlreichen Arten sehr lockerer Verteilung, auch zu denjenigen, die fast nur im Ostteil, d. h. außerhalb der dichtwüchsigeren Baumbestockung (s. Kap. 4.1) zu finden sind. Die Grundverteilung hat sich über die 30 Jahre wenig verändert, erscheint unabhängig von dominanten Arten. Allerdings ist ein deutlicher Rückgang von 94 auf 50 Quadrate festzustellen; 43 waren in der ganzen Zeit besetzt.

Weitere Arten – Wie *Galium odoratum* im ganzen GT zunächst weit und relativ dicht verbreitet waren *Arum maculatum*, *Carex sylvatica*, *Melica uniflora*, *Oxalis acetosella*, *Polygonatum verticillatum* und *Primula elatior*. Weit, aber nur locker verteilt waren 1981 *Euphorbia amygdaloides*, *Lathyrus vernus*, *Phyteuma spicatum* und *Vicia sepium*. Tabelle 1 zeigt für alle ± starken Rückgang; *Phyteuma* ist fast ganz verschwunden.

Von den weiter verbreiteten Arten sind einige, wie *Polygonatum multiflorum*, in ihrer Verteilung von ehemaligen Forsteingriffen vorgeprägt. Fast nur östlich der alten Durchforschungsgrenze im Bereich 15/16 kamen 1981 auch *Athyrium filix-femina*, *Campanula tracheli-*



Abb. 12. Artenarmer Sommeraspekt des *Mercurialis perennis*-Dominanztyps (25.09.2008).

Fig. 12. Species-poor summer aspect of the *Mercurialis perennis* dominance type (25.09.2008).

um, *Dactylis polygama*, *Deschampsia cespitosa*, *Hedera helix*, *Heracleum sphondylium*, *Ranunculus auricomus*, *Scrophularia nodosa*, *Stachys sylvatica* und *Crataegus laevigata* vor. Inzwischen hat sich aber in diesem Bereich die ehemals etwas lockerere Kronenschicht weitgehend geschlossen. Außerdem liegt hier der Hauptbereich der *Allium*-Verdichtung. Viele der genannten Arten sind stärker zurückgegangen, sodass heute das ehemalige Verteilungsmuster kaum noch erkennbar ist.

Andere Arten zeigten zumindest 1981 fleckige Verbreitung, d. h. sie waren auf kleinere Bereiche beschränkt. Hierzu gehörten *Aconitum lycoctonum*, *Corydalis cava*, *Lilium martagon*, *Pulmonaria obscura* und *Stellaria holostea*. Auch hier haben sich diese Muster durch Rückgang nur noch teilweise erhalten.

Viele Arten beweisen aber trotz allgemeiner Rückgangstendenz großes räumliches Beharrungsvermögen, d. h. sie kommen auch nach 30 Jahren bevorzugt in den schon anfangs besetzten Quadraten vor, wie folgende Beispiele kaum zu übersehender Arten zeigen: *Lathyrus vernus* gehört zu den weit verbreiteten Arten mit etwa 30 % Verlust seit 1981. Von den zunächst 113 Quadraten wurde er 2011 noch in 71 wiedergefunden; nur sieben Quadrate waren neu besetzt (s. auch *Polygonatum multiflorum*). Fleckig verteilt und mit starkem Rückgang ist *Stellaria holostea*: 23 von 95 Quadraten wurden noch nach 30 Jahren bestätigt, nur zwei neue waren hinzugekommen. Schließlich eine der konstanten Arten: *Dryopteris filix-mas* besetzte 1981 208 Quadrate, war 2011 in 13 verschwunden, wurde dafür in 19 neu gefunden.

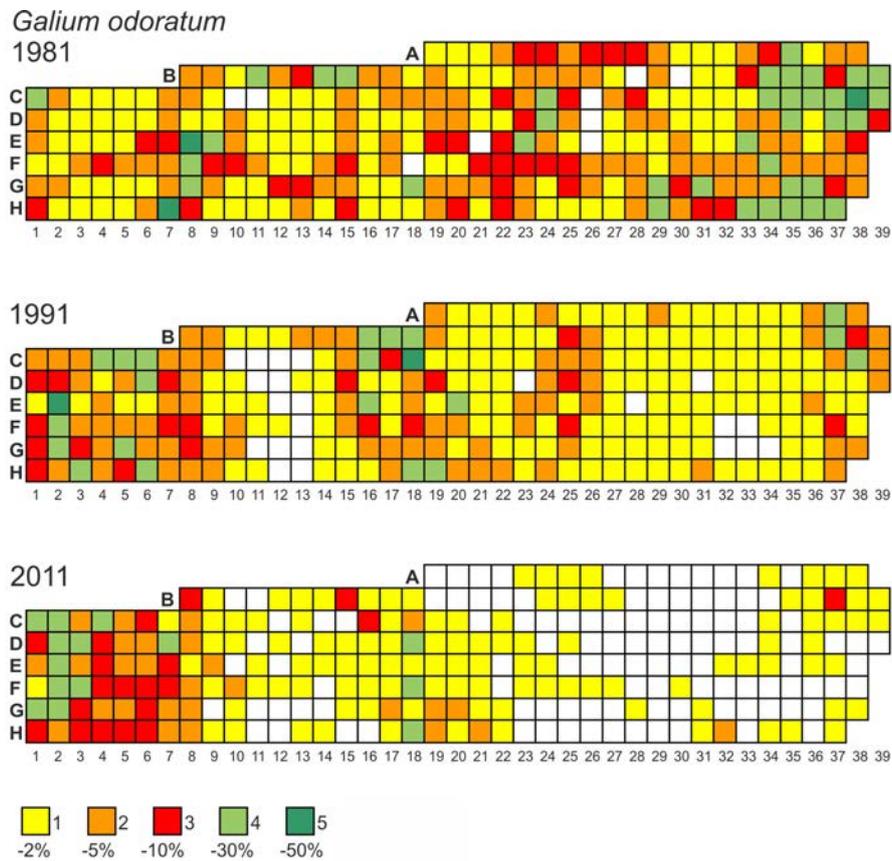


Abb. 13. Verbreitung und Deckungsgrad von *Galium odoratum* im GT 1981–2011.

Fig. 13. Distribution and cover degree of *Galium odoratum* in the transect 1981–2011.

4.2.3 Vegetationskartierung

Die bereits zu Beginn der Untersuchungen aufgefallenen Dominanzstrukturen der Krautschicht (DIERSCHKE & SONG 1982a) gaben Anlass zu einer alle 10 Jahre wiederholten Vegetationskartierung. Die vier Karten sind in Abbildung 15 zusammengestellt (s. auch Teile in DIERSCHKE 1989a, 2004, 2006, 2008).

4.2.3.1 Kartierungseinheiten

Für die Vegetationskartierung des GT wurden vier Dominanz- (DT) und drei Mischtypen (MT) unterschieden.

***Allium ursinum*-Dominanztyp** (Abb. 1, 4, 15: 1) – Dichte, teilweise recht monotone Bestände von *Allium ursinum* waren schon zu Beginn der Untersuchungen im Frühjahr sehr auffällig. Nur wenige Pflanzen, wie *Cardamine bulbifera*, überragen die dichten *Allium*-Decken, andere wie *Lathyrus vernus* oder *Mercurialis perennis* fügen sich höhenmäßig ein. Einige, wie z. B. die Anemonen, können durch langstielige Triebe und Blüten dem Licht

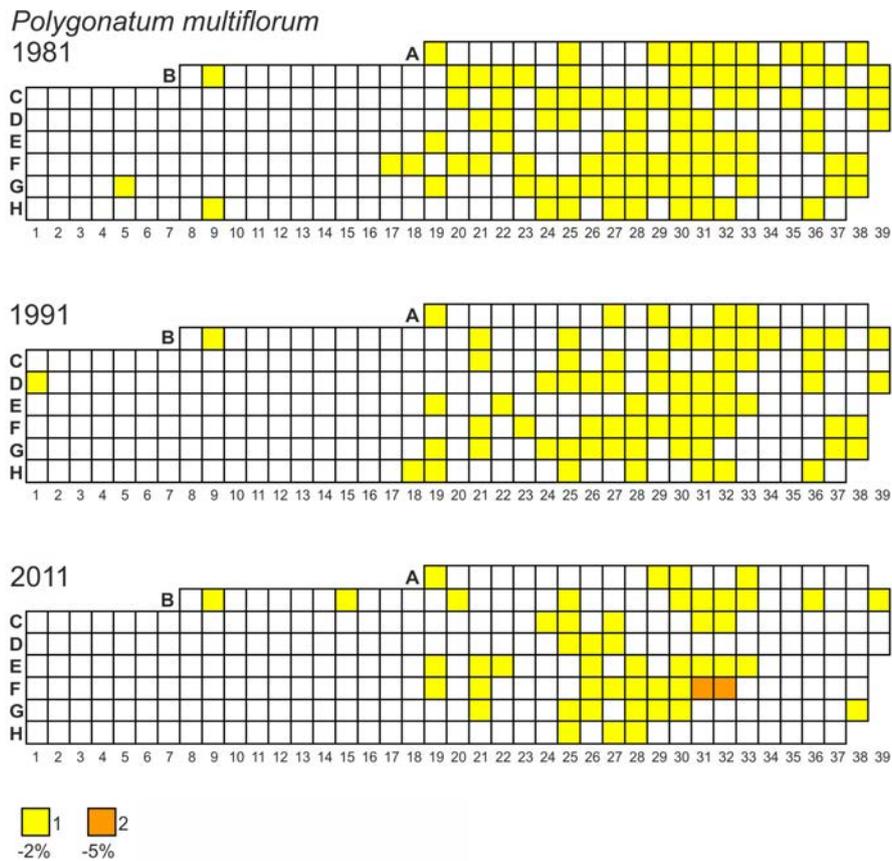


Abb. 14. Verbreitung und Deckungsgrad von *Polygonatum multiflorum* im GT 1981–2011.
Fig. 14. Distribution and cover degree of *Polygonatum multiflorum* in the transect 1981–2011.

mangel etwas entgegen; andere verbleiben etwas kümmernd und mit wenigen Blüten ganz im Unterwuchs. So sind besonders die alten *Allium*-DT-Bereiche von 1981 heute arten- und blütenarm, teilweise im Gegensatz zu erst neuerdings von *Allium ursinum* beherrschten Flächen. – Im Sommer wirken manche Bereiche recht eintönig-braun durch die voll sichtbare Laubauflage (Abb. 5). Die jetzt hervortretenden niedrigwüchsigen Arten zeigen teilweise reduzierte Vitalität, z. B. kleinere Blätter bei *Asarum europaeum* oder kleinwüchsige Triebe bei *Galeobdolon luteum*. Nur *Hedera helix* wächst offenbar wenig beeinflusst und bildet heute stellenweise dichte Flecken, im Sommer einen eigenen Dominanz(unter)typ (Abb. 9).

***Mercurialis perennis*-Dominanztyp** (Abb. 12, 15: 3) – Auch dieser DT war zu Beginn im Großtransekt gut erkennbar, durch die dichten Polycormone des dunkelgrünen Bingelkrautes im Frühjahr gegenüber den hellgrünen *Allium*-Flächen auch gut abgrenzbar. Er konzentrierte sich auf etwas flachgründigere Rendzinen, teilweise ebenfalls auf etwas lichtere Stellen, war aber nicht hierauf beschränkt. In dichten Beständen sind andere Arten oft kümmerlich entwickelt oder fehlen ganz.

***Anemone nemorosa*-Dominanztyp** (Abb. 1, 15: 4) – Beide Anemonen sind im ganzen GT weit, vor allem *Anemone nemorosa* teilweise mit hohem Deckungsgrad verbreitet (s. auch Tab. 1, 2). Als eigener Typ wurden solche Flächen nur dort kartiert, wo die anderen Dominanten stark zurücktreten oder ganz fehlen (selten über 5 %). 1981 gab es diesen Typ nur relativ selten im Westteil, vorwiegend auf etwas tiefgründiger-lehmigen Böden (Braunerde-Terra fusca), später ersetzte er teilweise den *Mercurialis*-DT. Durch die geringe Konkurrenz von *Allium* und/oder *Mercurialis* sind hier viele Waldpflanzen des GT am besten und zahlreichsten entwickelt und zeichnen sich schon im Frühling durch besonders reichhaltige und bunte Blühaspekte aus. Auch im Sommer sind die Flächen gut bewachsen. Hier kommen z. B. *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Galium odoratum*, *Oxalis acetosella*, *Polygonatum verticillatum*, auch Farne und Gräser am besten entwickelt vor.

***Aconitum lycoctonum*-Dominanztyp** (Abb. 15: 5) – Dichte Bestände von *Aconitum lycoctonum* sind ein Sonderfall fleckiger Verbreitung, vor allem durch die dicht schließenden großen Blätter und hoch aufragenden Blütenstände des Eisenhutes im späteren Frühjahr sehr auffällig. Er kann sich auf kleinen Flächen gegenüber *Allium ursinum* recht gut behaupten, mit dem er eng verbunden ist. Andere Arten spielen nur eine sehr untergeordnete Rolle.

Neben diesen vier Dominanztypen, trotz insgesamt sehr ähnlicher Artenzusammensetzung doch mit individuellen Zügen, kommen auch flächige Übergänge, Überlagerungen, Durchdringungen und Komplexe kleinflächig wechselnder Dominanzen vor. Selbst in dem für Wälder sehr großen Kartierungsmaßstab ließen sie sich nur zusammengefasst abgrenzen und darstellen.

***Allium-Mercurialis*-Mischtyp** (Abb. 15: 2) – Neben den DT der beiden Arten gibt es auch fast gleichwertige Mischungen in engen Durchdringungen oder kleinräumigem Wechsel. Hier kommen auch andere Arten etwas besser zur Geltung; er ist deshalb arten- und blütenreicher, dem *Anemone*-DT verwandt.

***Allium-Anemone*-Mischtyp** (Abb. 15: 2) – Dieser Mischtyp ist vorwiegend durch Rückgang des Bingelkrautes entstanden und wurde erst ab 2001 kartiert. Er ersetzt Restflächen des *Allium-Mercurialis*-MT und hat dieselbe Signatur. Die dichte *Anemone*-Schicht ist stark von *Allium* einzeln oder fleckig durchsetzt, letzteres mit Ausbreitungstendenz.

***Mercurialis-Anemone*- Mischtyp** (Abb. 15: 3) – Auch diese Kartierungseinheit ist vor allem durch Rückgang bzw. starke Auflockerung des Bingelkrautes entstanden, abgeleitet aus dem *Mercurialis*-DT. Sie wurde erst 2011 kleinflächig an dessen Stelle mit gleicher Signatur kartiert.

4.2.3.2 Vergleich der Vegetationskarten 1981–2011

Zu Beginn der Untersuchungen (1981) waren fünf Einheiten recht deutlich voneinander getrennt kartierbar, fast alle in weiterer Ausdehnung. Es gab zwei Bereiche des *Allium*-DT (insgesamt 25,6 %): ganz im Osten des GT sowie in der schon mehrfach erwähnten Bärlauch-Insel im Westen (Bereich 10–14). In der Westhälfte war auch der *Mercurialis*-DT gut und großflächig entwickelt, im Ostteil nur fleckenweise (zusammen 27,8 %). Zwischen beiden gab es breitere Übergänge des *Allium-Mercurialis*-MT (40,6 %). Nur kleine Anteile im Westen (4,6 %) gehörten zum *Anemone*-DT. Als Sonderfall wuchs bei 16/17 der *Aconitum*-DT (1,4 %). Zehn Jahre später (1991) hatte sich der *Allium*-DT im Osten etwas erweitert oder neu gebildet. Stärkere Ausdehnung zeigte er in der Bärlauch-Insel. Insgesamt hatte sich der Flächenanteil auf 44,5 % fast verdoppelt. Deutliche Rückgangs- und Auflö-

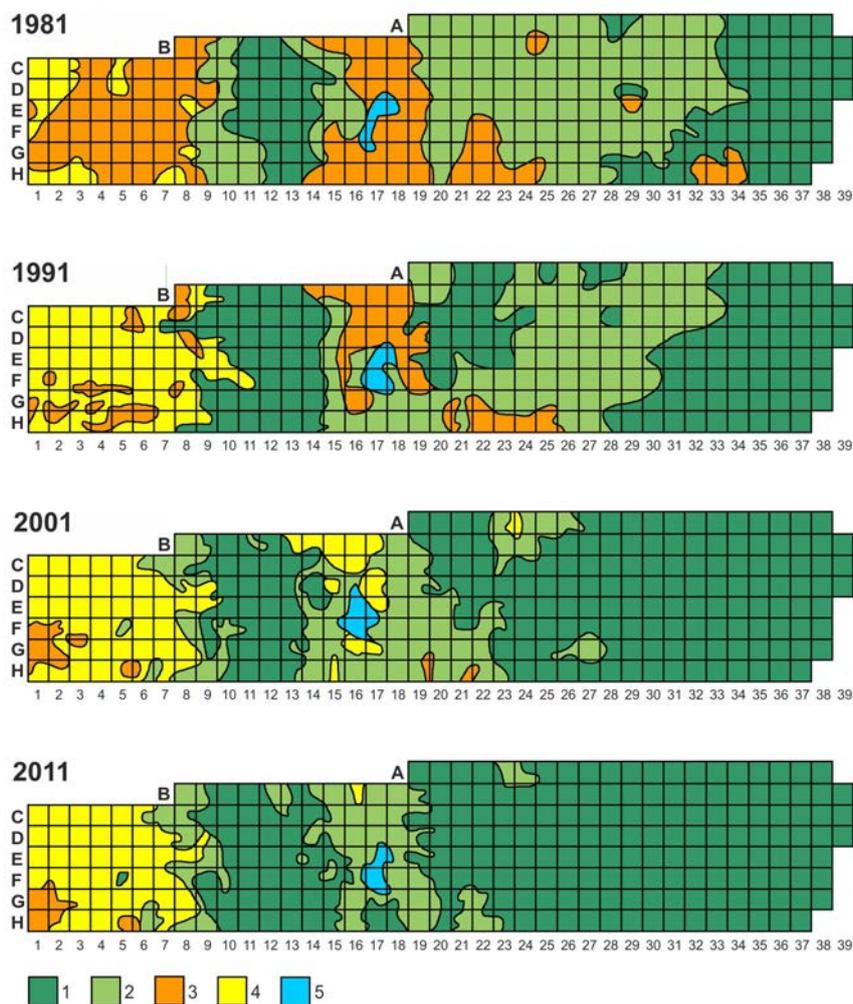


Abb. 15. Vegetationskarten des GT 1981–2011. – 1: *Allium ursinum*-DT; 2: *Allium-Mercurialis*-MT (1981, 1991) oder *Allium-Anemone*-MT (2001, 2011); 3: *Mercurialis perennis*-DT (1981–2001) oder *Mercurialis-Anemone*-MT (2011); 4: *Anemone nemorosa*-DT; 5: *Aconitum lycoctonum*-DT.

Fig. 15. Vegetation maps of the transect 1981–2011.

sungstendenz hatte dagegen der *Mercurialis*-DT auf etwa die Hälfte (13,2 %). An seine Stelle trat teilweise der *Allium-Mercurialis*-MT, ganz im Westen auch der *Anemone*-DT, beide eigentlich nur durch den Rückgang des Bingelkrautes bewirkt. Der *Aconitum*-DT blieb weitgehend ortskonstant erhalten.

Die letzten 20 Jahre (2001, 2011) waren vor allem durch die weitere massive Ausbreitung des *Allium*-DT bestimmt (s. auch Abb. 6), der schließlich 66,9 % erreichte. Der *Allium-Mercurialis*-MT war ganz verschwunden. Andere Teile wurden durch Rückgang von *Mercurialis* zum *Allium-Anemone*-MT (mit gleicher Signatur!), der 2001 18,5 % erreichte. Die

Tabelle 3. Prozentualer Quadratanteil verschiedener Vegetationstypen.

DT = Dominanztyp, MT = Mischtyp

Table 3. Proportion (%) of quadrats of different vegetation types.

DT = dominance type, MT = mixed type.

	1981	1991	2001	2011
<i>Allium ursinum</i> -DT	25,6	44,5	59,8	66,9
<i>Anemone nemorosa</i> -DT	4,6	13,2	17,1	14,2
<i>Mercurialis perennis</i> -DT	27,8	13,2	3,2	.
<i>Allium-Mercurialis</i> -MT	40,6	27,7	.	.
<i>Allium-Anemone</i> -MT	.	.	18,5	16,1
<i>Mercurialis-Anemone</i> -DT	.	.	.	1,8
<i>Aconitum lycoctonum</i> -DT	1,4	1,4	1,4	1,1

Reste des *Mercurialis*-DT wurden 2011 als *Mercurialis-Anemone*-MT kartiert, der nur noch in der Südwestecke eine eher unauffällige Rolle spielte (1,8 %). Der *Anemone*-DT, seit 1991 ebenfalls oft anstelle des *Mercurialis*-DT, hat sich im Westen stabilisiert, wenn auch heute dort stellenweise der Bärlauch zunimmt. So ist er in den letzten 10 Jahren leicht rückläufig von 17,1 auf 14,2 %. Der *Aconitum*-DT sah zwar bei jeder Kartierung etwas verändert aus, hat aber Lage und Ausdehnung in etwa beibehalten.

Insgesamt spiegeln also die vier Vegetationskarten recht gut die Entwicklungstendenzen einiger Arten im GT wider, die bereits unter 4.2 besprochen wurden. Wichtigste Schlüsselarten sind *Allium ursinum* und, in negativem Sinne, *Mercurialis perennis*, zwei im GT komplementäre Arten. *Anemone nemorosa* und *Aconitum lycoctonum* als weitere Dominanten zeigen hingegen recht konstantes Verhalten über die ganzen 30 Jahre hinweg. Die dynamischen Tendenzen zahlreicher weiterer Arten (s. Kap. 4.2.1) werden hingegen im Feingefüge der Vegetationseinheiten nicht sichtbar.

5. Diskussion

Waldökosysteme sind sehr komplexe Gebilde mit eng verflochtenen Netzen vieler Wirkungselemente und -abläufe, die zusammen ihre Stabilität und Dynamik bedingen. Ausgewachsene artenreiche Kalkbuchenwälder machen zunächst einen recht stabilen Eindruck, wenn man von katastrophalen Einwirkungen wie Stürmen oder starken forstlichen Eingriffen absieht. Sie gehören zu den Wäldern mit dem höchsten Anteil waldeigener Arten (M. SCHMIDT et al. 2011a). Der hier näher untersuchte Großtransekt (GT) liegt inmitten weiter Wälder und ist nach seiner gesamten Artenzusammensetzung ein charakteristischer Ausschnitt (vgl. DIERSCHKE & SONG 1982a, DIERSCHKE 1989b), wenn auch der hohe Anteil von *Allium ursinum* eher lokal geprägt erscheint. Durch weite Entfernung von Offenlandschaften hat sich ein ± geschlossener Artenpool erhalten, dem Pflanzen offener Bereiche fehlen, wie es charakteristisch für alte Waldstandorte ist (WULF 2003, ZACHARIAS 1994). Nach einer Analyse des Vorkommens von Pflanzen an Waldinnen-Waldrandgradienten (PELISSIER et al. 2013) enthält der GT vorwiegend Waldinnenpflanzen und solche mit neutralem Verhalten. Auch im größeren Untersuchungsgebiet (UG) kommen kaum waldfremde Arten vor (DIERSCHKE 2009).

Für die über 30 Jahre festgestellten Veränderungen im GT kommen eine Vielzahl von Faktoren in Frage, die in unterschiedlichem Zusammenwirken zur Erklärung herangezogen werden können, ohne dass dies im Einzelfall klar nachweisbar ist. Die folgende Liste stellt wichtige, teilweise voneinander abhängige Faktoren zusammen (s. auch schon DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2004, 2006):

- a) Forsthistorische Ereignisse im Göttinger Wald.
- b) Ausbleiben forstlicher Eingriffe seit den 1960er Jahren.
- c) Veränderung des Bestandesklimas durch dichteren Kronenschluss und durch Ausbildung einer Strauchschicht.
- d) Auflichtungen durch Stammbruch und Windwürfe.
- e) Trockene Sommer.
- f) Milde Winter mit kurzer Schneedecke seit Ende der 1980er Jahre.
- g) Verlängerung der Vegetationsperiode durch Klimaveränderungen.
- h) Erhöhung der CO₂-Konzentration der Luft.
- i) Eutrophierende Stoffeinträge.
- j) Schädlingsbefall und Krankheiten einzelner Pflanzenarten.
- k) Bestandesinterne Konkurrenzveränderungen.
- l) Zufällige Ereignisse der Pflanzenansiedlung.
- m) Einzäunung im Jahr 1980 mit Ausschluss oder Verminderung von Wildschäden.

Große Teile des Göttinger Waldes sind mindestens seit dem Mittelalter von Wald bedeckt, wenn auch erst seit Mitte des 19. Jahrhunderts von Mittel- in Hochwaldnutzung überführt (WINTERHOFF 1963, SCHUBART 1966, BARTSCH & RÖHRIG 2009, Faktor a). So ist der heutige Bestand wohl die erste Generation eines geschlossenen Buchenwaldes, und manche Arten haben vielleicht im Zuge der Neuausbreitung ihr potentiell Areal noch nicht erreicht (WINTERHOFF 1977). Andere mögen noch Relikte früherer Waldzustände sein. Forstliche Störungen von Durchforstungen sind seit den 1960er Jahren unterblieben (b). Nach RADEMACHER et al. (2009) zeigte der Wald in den vergangenen 20 Jahren starkes Wachstum und eine hohe Produktivität; entsprechend haben sich die Baumkronen weiter verdichtet (c). Kleine Lücken durch Windwurf einzelner Bäume haben sich durch Kronenradialzuwachs bald wieder geschlossen. Die früher vermutlich häufigeren Arten lichter Wälder und Offenbereiche sind im ganzen Untersuchungsgebiet (UG) im Rückgang oder ganz verschwunden. Auch einige lichtbedürftigere Arten an Waldwegen in der Nähe (vom Ostrand 50 m entfernt) haben selbst auf Wurfflächen mit offenem Boden den Großtransekt (GT) nicht erreicht. So lassen sich relativ naturnahe Verhältnisse erwarten. Als weithin gleichaltriger (etwa 145 Jahre alter) Bestand entspricht er aber (noch) nicht dem in Buchen-Urwäldern charakteristischen Mosaik verschiedener Entwicklungsstadien (s. HÄRDTLE et al. 2001, M. & W. SCHMIDT 2007). Im Vergleich zu den von KNAPP & JESCHKE (1991) geschilderten zyklischen Phasen eines alten Buchenwaldes (NSG Heilige Hallen) befindet sich unser Wald in der Optimal- (bis Terminal-)Phase. Nach OTTO (1994) begann diese dort nach etwa 110 Jahren, der Übergang zur Zerfallsphase erst nach etwa 230 Jahren. ELLENBERG & LEUSCHNER (2010) rechnen für einen vollständigen Buchenwaldzyklus bis zu 300 Jahre.

Nach einem zusammenfassenden Überblick von LEUSCHNER (2010) sind Klimaveränderungen mit Verlängerung der Vegetationsperiode von *Fagus sylvatica* (g) noch nicht relevant, ebenfalls erhöhte CO₂-Konzentration der Atmosphäre (h), wohl aber Stickstoffeinträge

aus der Luft (i). Der sonst übliche Verbiss der Pflanzen durch Rehwild oder Bodenstörungen durch Wildschweine waren zudem seit 1980 anfangs durch die Zäunung (m) ausgeschlossen, seit 1995 bei zunehmend undichten Stellen bestenfalls noch eingeschränkt.

Unser GT ist nur ein kleiner Ausschnitt des Kalkbuchenwaldes; eine breitere, lockere Verteilung der Quadrate hätte vielleicht das gesamte UG von 12 ha noch besser wiedergegeben (s. die 163 Dauerflächen in Wytham Woods, Südengland bei KIRBY & THOMAS 2000). Wiederholungsaufnahmen nach 20 Jahren im ganzen UG mit der Braun-Blanquet-Methode (DIERSCHKE 2009) haben aber gezeigt, dass die Ergebnisse im GT für größere Bereiche recht charakteristisch sind. Auch großräumige Vergleichserfassungen von Bärlauch-Kalkbuchenwäldern im Göttinger Wald über 50 Jahre hinweg (HEINRICHS et al. 2012b) haben teilweise ähnliche Ergebnisse gezeigt, ebenfalls Untersuchungen in anderen Gebieten (z. B. HEINRICHS et al. 2011). Bei der folgenden Diskussion einzelner Ergebnisse bleibt aber offen, ob Erfassungen im Abstand von 10 Jahren das Geschehen genügend genau wiedergeben. Muss doch mit kurzzeitigen, oft witterungsgesteuerten und/oder bestandesinternen Fluktuationen gerechnet werden (z. B. W. SCHMIDT 1988, 1991, BRUNET & TYLER 2000, DIERSCHKE 2003, JENSCH 2004), die sich zwischen den Aufnahmejahren oder gerade in diesen Jahren auswirken. Da viele der geschilderten Vorgänge aber über die 30 Jahre in dieselbe Richtung gehen, sind wohl doch etwas langzeitigere Trends zu erkennen. Die weitere Betrachtung ist auf Erscheinungen und Vorgänge in der Strauch- und Krautschicht gerichtet, zusammengefasst unter den Begriffen Ausbreitung/Verdichtung, Rückgang/Auflockerung und Konstanz (s. Kap. 4.2).

Relativ einfach ist die Erklärung der **Strauchschichtentwicklung** (Abb.2). Sie lässt sich ähnlich im gesamten UG feststellen (DIERSCHKE 2005a, 2009). Im Ausgangsbestand waren vor 1980 viele Junggehölze in der Krautschicht in Wartestellung, durch Beschattung und Wildverbiss niedrig gehalten. Nach der Einzäunung setzte bald die Entwicklung einer Strauchschicht ein, mit Kernen im Bereich vorhandener Kronenlücken (DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Dass im Westteil des GT mit dichter stehenden Bäumen bis heute eine deutliche Strauchschicht fehlt, zeigt, dass früherer Wildverbiss nicht die alleinige hindernde Ursache war. Ähnliches zeigen Auflichtungsexperimente mit Zäunung in Nachbarschaft (W. SCHMIDT 1997) mit deutlichem Bezug des Junggehölzaufwuchses zum Lichtangebot. Im Gegensatz zu den eher kurzzeitigen Kronenlücken im GT hat sich dort inzwischen ein dichter Jungwald entwickelt. – Eine Zunahme der Strauchschicht in gezäunten Naturwaldzellen haben auch HEINRICHS et al. (2011) festgestellt. Im Göttinger Wald hat sich auch ohne Zäunung über 50 Jahre teilweise eine Strauchschicht entwickelt, die auf stärkere Wildbejagung in den letzten 20 Jahren zurückgeführt wird (HEINRICHS et al. 2012b; s. auch M. & W. SCHMIDT 2007). Die im GT teilweise erkennbare Sukzession zu einem stärker von Junggehölzen durchsetzten Wald entspricht in ihrem Verlauf den von BARTSCH & RÖHRIG (2009) zusammengefassten allgemeinen Erkenntnissen (s. auch ZÜGE 1986). Demnach kann vor allem die Esche unter Kronenlücken rasch emporwachsen, während die Rotbuche nur langsam reagiert. – Auch die neuerdings festgestellten Schäden bei vielen Jungeschen der Strauchschicht finden in der Literatur eine Erklärung: seit etwa 20 Jahren breitet sich in Nord- und Mitteleuropa das neuartige Eschentriebsterben aus (KOWALSKI et al. 2010, BUTIN 2011, PAUTASSO et al. 2013). Durch Befall mit dem erst 2006 beschriebenen Pilz *Chalara fraxinea* im Sommer kommt es zu Rindennekrosen und Blattwelke von oben nach unten, die zum völligen oder teilweisen Absterben führen. Diese neuartige Erscheinung wird manche Entwicklungsvorstellungen für Kalkbuchenwälder, wie z. B. eine „Vereschung“ (LAMBERTZ & SCHMIDT 1999) in Frage stellen. Ohne Zweifel sind auch die zahlreichen im GT abgestor-

benen Eschen von diesem Befall betroffen (Abb. 16), in der nahen Umgebung auch ältere Eschen. Nach W. Schmidt (mündl.) wurden die ersten Ausfälle im UG 2011 beobachtet. – In den nächsten Jahren dürfte die erkennbare Umstrukturierung der Strauchschicht weiter gehen. Vom Absterben von *Fraxinus excelsior* profitieren vor allem *Acer platanoides* (s. hierzu BRÖTJE & SCHMIDT 2005), *Ulmus glabra* und *Fagus sylvatica*. Andererseits hat die Beschattung durch Kronenschluss zugenommen, auch der Wildverbiss macht sich seit 1995 wieder stärker bemerkbar, da der Zaun nicht mehr durchgehend wilddicht ist. Ein Aufwuchs von Junggehölzen bis in die untere Baumschicht konnte in den 30 Jahren fast nirgends beobachtet werden. Durch den Faktorenkomplex b bis d und j wird es wohl weiter bei der Struktur eines Hallenwaldes bleiben.

Die **Dynamik der Krautschicht** war im GT längere Zeit physiognomisch vom antagonistischen Verhalten der Schlüsselarten *Allium ursinum* (Verdichtung/Ausbreitung) und *Mercurialis perennis* (Auflockerung/Rückgang) bestimmt (s. auch Abb. 6, 11), in den Vege-



Abb. 16. Pilzbefall durch *Chalara fraxinea* führt zum Triebsterben bei jungen Eschen (*Fraxinus excelsior*) (27.09.2012).

Fig. 16. Fungal attack by *Chalara fraxinea* leads to dieback of young ash (*Fraxinus excelsior*) (27.09.2012).

tationskarten zunächst durch eigene Dominanztypen und einen Mischtyp repräsentiert (Abb. 15), die 1981 zusammen 94 %, 1991 noch 85 % des GT bedeckten (Tab. 3). Insgesamt ist für alle geschilderten Vorgänge im GT jeweils eine Auswahl der genannten Faktoren (a–m) denkbar.

Allium ursinum hatte 1981 im GT zwei kleine Zentren mit optimal dichten Beständen (Abb. 6). Seine insgesamt fleckige Verbreitung im Göttinger Wald haben bereits SCHMUCKER & DRUDE (1934) und später WINTERHOFF (1977) beschrieben, vermutlich verursacht durch zufällige Ansiedlung und noch nicht vollendete Ausbreitung nach Ende der Mittelwaldwirtschaft (Faktor a). Im Gegensatz zu vielen anderen Waldpflanzen kann der Bärlauch vor allem durch starke generative Vermehrung rasch kleine Nebenflächen erobern bzw. offene Stellen schließen (DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Diese Dynamik war offenbar schon 1981 im Gange und ließ sich während der 30 Jahre im GT gut beobachten, wo sich der Bärlauch stark verdichtet, aber kaum in zu Beginn unbesetzte Teile ausgebreitet hat. Abbildung 6 zeigt, dass die Zahl freier Quadrate im GT von 1981 (26) bis 2011 nur um 10 abgenommen hat. Insgesamt betrug die Ausbreitung über 30 Jahre weniger als 10 Meter oder unterblieb ganz. Nach EGGERT (1985) liegt die jährliche Ausbreitung des Bärlauchs durch Samen bei unter 10 cm (s. auch ERNST 1979). Pro m² zählte EGGERT (1985) im Mittel über 750 Samen, von denen ein Teil schon ab November keimt, der Rest eine dauerhafte Samenbank bildet. Auch die adulten Pflanzen entwickeln bereits ab September in den Zwiebeln neue Blätter, die im Februar/März mit als erste austreiben. Eine vegetative Vermehrung durch Tochterzwiebeln ist aber meist ohne größere Bedeutung (ERNST 1979, FÜLLEKRUG 1990). Die geringe Ausbreitungsfähigkeit, auch von vielen anderen krautigen Waldpflanzen bekannt (z. B. BRUNET & VON OHEIMB 1998, VON OHEIMB 2003), ist bei *Allium ursinum* im GT besonders gut erkennbar.

Die Verdichtung von *Allium ursinum* bis zu fast völlig schließenden, üppigen Krautbeständen lässt verbesserte Wuchsbedingungen erwarten. Der Bärlauch wächst als gegen niedrige Luftfeuchtigkeit empfindliche Art (KRIEBITZSCH 1989) auch in dichten, ansonsten sehr artenarmen Strauch-Kernen gut, wo auch im Frühjahr dichtes Geäst schon eine stärkere Beschattung bewirkt (s. auch BUCK-FEUCHT 1989, BÜCKING 1989b). Umgekehrt nimmt der Bärlauch bei künstlicher Auflichtung des Bestandes stark an Deckung ab (W. SCHMIDT 1997). LEUSCHNER & LENDZION (2009) haben im Göttinger Wald durch genauere Messungen an zahlreichen Stellen vor der Belaubung der Buchen die hohe Bedeutung der Luftfeuchtigkeit für Vorkommen und Wachstum vieler Waldpflanzen der Krautschicht gezeigt; Licht spielt hingegen nach ihrer Meinung in der Frühlingsphase keine so entscheidende Rolle. – Nach EGGERT (1985) haben Bärlauchbestände eine sehr ausgeprägte Vertikalstruktur. In 15–30 cm Höhe ordnen sich die Blätter in mehreren Etagen und erreichen einen mittleren Blattflächenindex von 2,7, woraus sich im Frühjahr eine sehr hohe Konkurrenzskraft ableitet (s. auch W. SCHMIDT et al. 1989).

Als sehr früh austreibende Pflanze profitiert *Allium* wohl auch von der früher einsetzenden Vegetationsperiode im Zuge von Klimaveränderungen (Faktor g). Durch relativ späte Blüte bleibt viel Zeit für hohe Stoffproduktion (EGGERT 1985). Im UG hat sich nach eigenen Untersuchungen der Beginn der für Frühlingsgeophyten besonders charakteristischen *Acer platanoides*-*Anemone*-Phänophase (s. DIERSCHKE 1989a) in der Dekade 2001–2010 gegenüber 1981–1990 im Mittel um 10 Tage, vereinzelt bis über zwei Wochen (von der ersten Aprilhälfte bis auf Mitte März) verfrüht (s. auch DIERSCHKE 2000, 2005a). GENBLER (2011) stellte im Frühling eine Verfrühung um 1–2 Wochen fest. DEFILA & CLOT (2001) errechneten für die Schweiz eine Verfrühung um 11,6 Tage über 50 Jahre, mit stärkster Veränderung

seit 1989. SCHEFFLER & FRÜHAUF (2011) stellten für Sachsen-Anhalt über 55 Jahre eine Verlängerung der Vegetationsperiode bis zu 23 Tage fest. – Die Vorverlegung des Beginns der Vegetationsperiode geht im Göttinger Bereich einher mit einer generellen Erwärmung während der letzten 15 Jahre gegenüber dem langjährigen Mittel, auch mit erhöhten Niederschlägen (Februar, März, Mai) bzw. stärkerer Trockenheit im April und Juni bis August (HEINRICHS et al. 2012b). Außer teilweise zu trockenem April sind dies für *Allium ursinum* sehr günstige Bedingungen (s. auch HEINRICHS et al. 2011). Der große Blattflächenindex und hohe Fotosyntheseaktivität ermöglichen eine starke Nettoproduktion, die durch eine verlängerte Lichtphase im Frühjahr noch erhöht wird (KRIEBITZSCH 1989, 1992, W. SCHMIDT et al. 1989). Hierzu mag auch noch erhöhte CO₂-Konzentration der Luft (Faktor h) positiv beitragen. Früh austreibende Arten reagieren im positiven Sinne oft besonders empfindlich auf Temperaturerhöhungen (MENZEL et al. 2006).

Als nährstoffliebende Art kann *Allium* eventuell auch von eutrophierenden N-Immissionen (Faktor i) profitieren. BRUMME et al. (2009) geben für das UG einen jährlichen Eintrag von 21 kg N/ha an, von denen 18 kg in der Vegetation festgelegt werden. Die Standorte zeigen aber einen fast geschlossenen Nährstoffkreislauf mit konstanten C- und N-Vorräten. Auf basenreichen Böden ist schon von Natur aus die Nährstoffversorgung gut bis sehr gut, sodass sich zusätzliche Immissionen wenig auswirken (DIEKMANN & DUPRÉ 1997). HEINRICHS et al. (2012b) haben für den Göttinger Wald über 50 Jahre eine Zunahme von N-Zeigern festgestellt, darunter auch eine Verdichtung von *Allium ursinum* (s. auch HEINRICHS et al. 2012a). Anderswo haben sich auch andere Stickstoff zeigende Waldpflanzen stärker ausgebreitet (z. B. BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2007, 2009). Allgemein scheinen Stickstoff-Depositionen aber vorwiegend auf basenärmeren Standorten eine deutliche Wirkung auf die Flora zu zeigen. So spielen im GT andere, eher waldfremde N-Zeiger (z. B. Pflanzen von Lichtungen und Schlagfluren) keine Rolle (s. auch W. SCHMIDT 2005). Insgesamt scheinen eutrophierende Immissionen in temperaten Laubwäldern Europas weniger Einfluss auf die Artenverschiebungen zu haben als die Zunahme von Beschattung und Streuqualität der überschildernden Bäume (VERHEYEN et al. 2012). – Eine Ausbreitung von *Allium ursinum* wird auch aus anderen Gebieten berichtet, so aus dem Nationalpark Hainich (AHRNS & HOFMANN 1998), aus Naturwaldzellen in NRW (HEINRICHS et al. 2011) und aus Schutzgebieten in Süddeutschland (BÖHLING 2003, 2008, BUCK-FEUCHT 1989, BÜCKING 1989b, BÜCKING & KOPPISCH 2005).

Im Gegensatz zu *Allium ursinum* zeichnen sich viele andere echte Waldpflanzen durch geringe generative Vermehrung aus, zeigen eher vegetative Ausbreitung mit klonalem Wuchs über Ausläufer, Rhizome, Zwiebeln, Brutkörper u.ä. (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Die Ausbreitung durch Schalenwild ist ebenfalls gering (M. SCHMIDT et al. 2011a), wohl auch durch Vögel. In unserem GT zeigen **deutliche Ausbreitung** in neue Quadrate vor allem *Dryopteris carthusiana*, *Hedera helix* und *Neottia nidus-avis* (Tab. 1). Sie repräsentieren ganz unterschiedliche Lebensformen, und ihre Entwicklung ist sicher von ganz verschiedenen Faktoren bestimmt.

Die Sporenpflanze *Dryopteris carthusiana* mag als Luftfeuchte liebender, schattenverträglicher Farn vom veränderten Bestandesklima (Faktor c) profitiert haben. ELLENBERG et al. (2001) schätzen die Art als mäßigen Säurezeiger ein, was eigentlich gegen eine Ausbreitung im Kalkbuchenwald spricht. Nach ELLENBERG & LEUSCHNER (2010), die den Dornfarn zu den durch N-Zufuhr geförderten Arten zählen (Faktor i), werden Waldfarne von moderigen Auflagen gefördert, welche die Entwicklung der austrocknungsgefährdeten Farnprothallen begünstigen. Möglicherweise hat auch vermoderndes Totholz im GT diese Wirkung.

Etliche Pflanzen des Dornfarns wurden an morschen Stubbenresten gefunden (Abb. 10). Auch ein breiter Aufnahmevergleich von Laubwäldern der Harzregion ergab für *Dryopteris carthusiana* eine Zunahme (JANDT et al. 2011). Im Hainich ist der Farn erst nach 1963 eingewandert und hat sich vor allem auf vermodernden Stubben ausgebreitet (AHRNS & HOFMANN 1998).

Ein ganz anderer Fall ist der chlorophylllose Geophyt und Vollscharotzer *Neottia nidus-avis*, eine typische Art alter Waldstandorte (WULF 1994, ZACHARIAS 1994). Er durchzieht mit kräftigen Rhizomen den Boden, benötigt zur Blühreife etwa 9 Jahre (DÜLL & KUTZELNIGG 2011). Nach der Blüte entwickeln sich von randlichen Wurzeln her Tochterpflanzen, die dann wieder einige Jahre bis zum oberirdischen Auftreten benötigen. So kann, wie auch bei anderen Orchideen, mit geringer Vertretung oberirdischer Teile über mehrere Jahre und anschließenden Blühwellen gerechnet werden. Die starke Erhöhung der Quadratzahl sowohl 2011 als auch im Vorjahr (viele alte Fruchtstände, oft an anderen Stellen) spricht aber doch auch für einen Ausbreitungstrend, dessen Ursachen unklar bleiben.

Wieder ganz anders verhält es sich mit *Hedera helix*. In einigen Teilen des UG breitet sich diese immergrüne, großblättrige Liane seit Ende der 1980er Jahre stark am Boden aus und klettert inzwischen auch hoch in die Bäume (s. DIERSCHKE 2005a). Im GT kommt der Efeu jedoch nur fleckig als Bodendecker vor, in der Erstansiedlung wohl zufällig durch Vögel eingebracht. Er hat von dort in wenigen Jahren mit raschwüchsigen Kriechtrieben neue benachbarte Flächen erobert. In und auf der Laubaufgabe haben sich dichte Teppiche oder auch nur lockere Bestände entwickelt (Abb. 8, 9). Eine Auswirkung auf andere Pflanzen ist nicht erkennbar (DIERSCHKE 2005a). Erschien der Efeu im GT zunächst als schwach lichtliebend (DIERSCHKE & BRÜNN 1993), erweist er sich inzwischen als sehr schattentolerant, kommt z. B. auch sehr gutwüchsig in dichten Gebüschkernen vor. Im Frühjahr ist die relativ spät neu austreibende Art (s. DIERSCHKE 2005b) am Boden meist unter der dichten *Allium ursinum*-Schicht kaum zu sehen. Über den ganzen Sommer bis zum Herbst oder sogar Winter bleibt offensichtlich genügend Zeit, auch im schattigen Wald ausreichend Fotosynthese zu betreiben, von der längeren Vegetationsperiode und auch von milden, schneearmen Wintern profitierend, ebenfalls von höherer CO₂-Konzentration (KÖRNER 2005) (Faktor f, g, h). – Als gerne vom Rehwild gefressene Pflanze (KLÖTZLI 1965, MORGENROTH 1992) kommt dem Efeu auch der Zaun sehr zugute (m). Nähere Erörterungen zum Efeu im UG wurden bereits bei DIERSCHKE (2005a, 2008) angestellt.

Die Ausbreitung von *Hedera helix* unter sich erwärmendem Klima ist inzwischen verschiedentlich thematisiert worden, so auch im Göttinger Wald von W. SCHMIDT (2009) und HEINRICHS et al. (2012b). In Naturwaldzellen Nordrhein-Westfalens hat sich der Efeu innerhalb von 10–15 Jahren deutlich ausgebreitet, in gezäunten Bereichen an Fläche verdoppelt (HEINRICHS et al. 2011). NAAF & WULF (2011) rechnen ihn in Tieflandswäldern Niedersachsens zu den ozeanisch verbreiteten Arten mit Zunahmetendenz (s. auch DIEKMANN 2010). Auch großräumig gehört er im temperaten Europa zu den Arten mit Ausbreitungstendenz (VERHEYEN et al. 2012). So ist *Hedera helix*, wie auch andere Immergrüne, inzwischen zu einem gut erkennbaren Klimazeiger geworden (WALTHER 2002, DIERSCHKE 2005a, b u.a.). Über Efeurückgang wird hingegen von versauernden Waldstandorten Südschwedens berichtet (BRUNET & TYLER 2000).

Recht lang ist im GT die Liste der **Pflanzen mit Rückgang**, über 30 Jahre kontinuierlich fortschreitend. Sieht man von den nur ein- bis zweimal ganz vereinzelt gefundenen Arten ab, ist keine ganz verschwunden, wenn auch bei *Phyteuma spicatum* mit einem geringen Restbestand der Rückgang gravierend ist. ERIKSSON & EHRLÉN (2006) weisen auf die Lang-

lebigkeit vieler Waldpflanzen hin, auch auf Möglichkeiten der Regeneration in günstigen Perioden, die Artenabnahmen ausbalancieren. Dies dürfte auch für das UG zutreffen, zumindest außerhalb der *Allium ursinum*-Dominanzflächen. Eine starke Abnahme der Biodiversität in größeren Bereichen ist deshalb wohl nicht zu befürchten.

Die Arten mit Abnahmetendenz im GT haben ganz verschiedene Lebensformen und repräsentieren fast alle im Waldunterwuchs vorkommenden Lebenszyklus-Typen (vgl. DIERSCHKE 1983, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). In Tieflandswäldern haben NAAF & WULF (2011) Arten auf basenreicheren Böden mit großer Blattfläche, geringer Ausbreitungsdistanz und kurzlebiger Samenbank als Verlierer ausgemacht. Dies sind auch generell Merkmale vieler Arten des Kalkbuchenwaldes (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Allerdings tritt im GT die Konkurrenz von *Allium ursinum* mit starker Verdichtungstendenz (Faktor k) deutlich als Ursache in den Vordergrund. Viele Verteilungskarten (s. Abb. 11, 13, 14) zeigen schon frühzeitig, teilweise bereits 1981, in den dichteren Bärlauchflächen deutliche Lücken. Denkbar wären auch allelopathische Effekte durch Stoffe aus den rasch vergehenden Bärlauchblättern (s. LANGE & KANZOW 1965). Sie wurden aber bis heute nicht bestätigt (ERNST 1979).

Viele schattentolerante Arten sind schwache Lichtkonkurrenten und können leicht von Arten starker Ausbreitung durch klonalen Wuchs unterdrückt werden (LEUSCHNER & LENDZION 2009). Für ihre anfängliche Häufung vor allem im zunächst etwas helleren Ostteil des GT mögen Vorgänge der früheren forstlichen Nutzung (Faktor a) eine Rolle gespielt haben (s. auch DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Der später dichtere Kronenschluss und die neu entstandene Strauchschicht (c) haben auch für manche Sommer- bis Immergrüne die Situation zusätzlich verschlechtert. So gehören heute die in Gebüschkernen mit im Frühjahr dichtem *Allium*-Bewuchs liegenden Quadrate im Sommer zu den artenärmsten. Häufigere Sommer- bis Überwinterndgrüne mit deutlicher Abnahmetendenz sind alle Gräser, sowie *Campanula trachelium*, *Euphorbia amygdaloides*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Phyteuma spicatum*, *Polygonatum multiflorum* und *verticillatum*, *Primula elatior*, *Pulmonaria obscura*, *Stachys sylvatica*, *Stellaria holostea*, *Vicia sepium* und *Viola reichenbachiana* (s. auch Tab. 1). Viele haben es sicher schwer, in dichten Beständen der Frühlingsgrünen mitzuhalten, die zu Vegetationsbeginn rascher austreiben; von letzteren hat nur der ohnehin nicht häufige *Corydalis cava* abgenommen. Weniger betroffen sind die etwas höher aufragenden Junggehölze. Aber auch bei ihnen gibt es zwischen *Allium* häufiger Exemplare geringer Vitalität, z. B. mit kleineren Blättern. Von den genannten Arten haben im ganzen UG am stärksten *Galium odoratum*, aber auch *Euphorbia amygdaloides*, *Phyteuma spicatum* und *Vicia sepium* deutlich abgenommen (DIERSCHKE 2009).

Auch HEINRICHS et al. (2012b) berichten von Bärlauch-Kalkbuchenwäldern aus dem gesamten Göttinger Wald von ähnlichen Vorgängen. Über 50 Jahre zeigen die meisten abnehmenden Arten von Tabelle 1 auch im größeren Gebiet rückläufige Tendenz. In den schon genannten Naturwaldreservaten in NRW gehören zu den Arten mit Abnahme im *Hordelymo-Fagetum* *Campanula trachelium*, *Carex sylvatica*, *Dactylis polygama*, *Galium odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Melica uniflora*, *Mercurialis perennis*, *Phyteuma spicatum*, *Polygonatum multiflorum* und *Vicia sepium* (HEINRICHS et al. 2011). Allerdings gibt es von den genannten Arten auch manche mit anderem Verhalten. Insgesamt wurde aber auch dort eine allgemeine Auflockerung bis zum Artenrückgang festgestellt, zurückgeführt vor allem auf Einstellung forstlicher Maßnahmen und folgende stärkere Beschattung der Krautschicht. BÖHLING (2008) nennt *Anemone nemorosa*, *Galium odoratum*, *Lilium martagon*, *Primula elatior* und *Viola reichenbachiana*, die in dichten *Allium*-Beständen abgenommen haben. KIRBY (2000)

berichtet aus Laubwaldbeständen mit dem Wechsel von Auflichtung und Kronenschluss von entsprechender Zu- und Abnahme der Artenzahl. Über Artenabnahmen bei Waldverdichtung und abnehmenden Störstellen, vor allem in Schutzgebieten ohne aktuelle forstliche Nutzung, gibt es inzwischen viele weitere Arbeiten. Schon BUCK-FEUCHT (1986) wies auf Verdunkelung der Wälder seit Anfang der 1950er Jahre und Abnahme von Lichtzeigern über 30 Jahre hin. Später folgten z. B. Arbeiten von AHRNS & HOFMANN (1998), W. SCHMIDT (1999, 2003, 2005), HÄRDLE et al. (2001), WALTHER & GRUNDMANN (2001), VON OHEIMB (2003), M. & W. SCHMIDT (2007), C. FISCHER et al. (2009). Inzwischen gibt es auch ähnliche Hinweise aus anderen Gebieten Europas (z. B. VERHEYEN et al. 2012, BODIN et al. 2013, HEDWALL et al. 2013, VERSTRAETEN et al. 2013). Teilweise handelt es sich, im Gegensatz zum GT, um den Rückgang lichtliebender Arten, also eher von Störungszeigern, die diesen negativen Trend auslösen. Umgekehrt führen Waldauflichtungen zu einer raschen Artenzunahme, wie z. B. die Wiederaufnahme der Mittelwaldbewirtschaftung in einem dichten Laubwald zeigt (STEGMANN & SCHMIDT 2005).

Ein Sonderfall ist *Mercurialis perennis*, bereits als Hauptgegenspieler von *Allium ursinum* genannt. Nach KRIEBITZSCH (1992) ist das Bingelkraut dem sich früh entfaltenden Bärlauch in der Lichtphase in seiner Stoffproduktion unterlegen, kann dies auch bis in den Sommer hinein nicht aufholen. Auch andere Frühlingsgrüne mit Zunahme haben sich vermutlich negativ ausgewirkt (Faktor k). Trotzdem konnte *Mercurialis* 1981 noch relativ gut mithalten und fehlte nur teilweise in den *Allium*-Dominanzflächen (s. Abb. 6, 11). Der trockene Sommer 1982 (e) führte in der Folgezeit zu Vitalitätsverlusten (KRIEBITZSCH et al. 1985, W. SCHMIDT 1988). Gleiches mag für das abnehmende Lichtangebot durch Kronenverdichtung (c) gelten (W. SCHMIDT 2009). Das Bingelkraut zeigte außerdem bereits 1981, später zunehmend deutliche Symptome von Pilzbefall mit *Melampsora rostrupii* und *Synchytrium mercurialis* (Faktor j) (s. W. SCHMIDT 1988, W. SCHMIDT et al. 1989, DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2004). Der stärkste Rückgang vollzog sich zwischen 1991 und 2001. Er veränderte sogar die Einheiten der Vegetationskartierung (Abb. 15); der *Mercurialis*-Dominanztyp und der *Allium-Mercurialis*-MT sind inzwischen verschwunden. Auch im weiteren Göttinger Wald hat das Bingelkraut abgenommen (HEINRICHS et al. 2012b). VON OHEIMB & BRUNET (2007) berichten aus Schweden vom *Mercurialis*-Rückgang durch Ausbreitung einer Nacktschnecke. Entsprechendes wurde im UG nicht beobachtet.

Bleiben noch die weitgehend **konstanten Arten** im GT. Hier sind an erster Stelle die überall vorkommenden Anemonen zu nennen. Auch sie werden aber, bei gleichem Lebensrhythmus als Frühlingsgrüne, von *Allium ursinum* deutlich negativ beeinflusst, besonders kenntlich an geringer Blütenzahl. Vor allem in Bärlauch-armen bis -freien Quadraten gibt es hingegen eine Verdichtungstendenz (s. auch W. SCHMIDT 1988), vermutlich mit der Zäunung verbunden (Faktor m), da die Anemonen (im Gegenteil zum Bärlauch) beliebte Äsungspflanzen sind (KLÖTZLI 1965, MORGENROTH 1992). Dies gilt auch für *Cardamine bulbifera*, eine Art mit leichter Zunahme. Über ähnliche Tendenzen dieser Arten berichten HEINRICHS et al. (2011). Konstant mit leichter Ausbreitung ist auch *Dryopteris filix-mas*, als sommergrüne Pflanze mit großen Wedeln wohl von den Frühlingsgrünen wenig beeinflusst. Einen anderen Konkurrenztyp repräsentiert *Asarum europaeum*. Beim Austreiben und Blühen im Frühjahr kaum zu sehen, bleiben die überwintertgrünen Blätter auf niedrigem Niveau lange aktiv und profitieren von milden Herbst- und Winterbedingungen (Faktor f, g), wohl auch vom Rückgang anderer Sommerpflanzen (k). Im Gegensatz zu *Mercurialis perennis* kann *Asarum* bei Sommertrockenheit seine Transpiration stärker einschränken (KRIE-

BITZSCH 1989). Im GT ist besonders deutlich eine Verdichtungstendenz erkennbar (Abb. 7). Ähnlich verhält sich das immergrüne *Galeobdolon luteum*, das zudem von geringerem Wildverbiss profitiert (Faktor m). Beide Arten zeigen in *Allium*-Beständen teilweise reduzierte Vitalität, bilden aber zusammen im Sommer den höchsten Anteil am Blattflächenindex der Krautschicht (W. SCHMIDT et al. 1989). Andere Überwinterndgrüne (z. B. *Euphorbia amygdaloides*, *Viola reichenbachiana*) gehören zu den abnehmenden Arten, was zeigt, dass bestimmte Lebenszyklen nicht generell mit fördernden oder hindernden Faktoren übereingehen. Als Konstante sei auch noch der über 30 Jahre fast gleich bleibende Fleck des *Aconitum lycoctonum*-Dominanztyps (Abb. 15) erwähnt, vermutlich aus zufälliger Ansiedlung (l) des Eisenhutes vor längerer Zeit entstanden.

Alle erörterten Vorgänge lassen zusammenfassend also **sowohl Konstanz als auch Dynamik** erkennen. Die in der Einleitung kurz skizzierten Fragestellungen haben sich erst nach einigen Jahren ergeben. Zunächst war ja von einem recht stabilen Ökosystem ausgegangen worden. Schon die erste Wiederholung von Aufnahme und Kartierung des GT ergab aber deutliche Veränderungen (DIERSCHKE & BRÜNN 1993), die eine längere Beobachtung interessant erscheinen ließen. Es muss allerdings bedacht werden, dass unser GT für Wälder sehr fein gerastert ist. Betrachtet man die Gesamtfläche von fast drei Hektar, sind die meisten Arten trotz ihres Rückganges weiterhin vertreten. Außerdem mögen nur vereinzelt vorkommende Arten in einem oder anderem Aufnahmejahr übersehen worden sein, oder sie fehlten zwischendurch ganz (s. WOLF 1996). Auch KIRBY (2000), KIRBY & THOMAS (2000) fanden in England in zahlreichen 10x10m-Dauerquadraten eine stärkere Artendynamik, während sich die Biodiversität der Gesamtfläche wenig veränderte. Insbesondere die Arten alter Wälder blieben recht konstant. Andere Autoren berichten über artenreiche Laubwälder mit großer Ausdauer und Regenerationskraft (Persistenz, Resilienz) der Bodenpflanzen (z. B. BRUNET & TYLER 2000, ERIKSSON & EHRLÉN 2006, M. & W. SCHMIDT 2007). Andererseits weisen VERSTRAETEN et al. (2013) darauf hin, dass gerade in artenreichen Wäldern das Potential zur Bioindikation von Standortsveränderungen besonders hoch ist. Die zunächst widersprüchlich erscheinenden Begriffe Konstanz und Dynamik bedeuten hier also keinen Gegensatz, sind eher Ergebnis verschiedener Betrachtungsmaßstäbe. Auf der Mesoskala eines größeren Waldgebietes erscheint der GT floristisch recht stabil. Der Artengrundstock ist über 30 Jahre größtenteils erhalten geblieben (Tab. 1), wenn auch im Detail mit negativen Tendenzen. Auf der Mikroskala eines feinen Quadratnetzes hat sich hingegen eine deutliche Dynamik ergeben, sowohl bei einzelnen Arten als auch bei den Vegetationseinheiten. So sind auch pflanzensoziologisch diese beiden Ebenen erkennbar. Der Mesoskala entspricht das *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* als nordwestdeutscher Kalkbuchenwald (DIERSCHKE 1989b), der Mikroskala die Untergliederung in Dominanz- und Mischtypen (s. auch DIERSCHKE 2008). Konstanz und Dynamik ergänzen sich also auf verschiedenen Ebenen in einem vielschichtigen, über längere Zeit stabilen Kalkbuchenwald.

Die anfangs gestellten Fragen lassen sich insgesamt positiv beantworten. Zumindest bei kleinflächiger Betrachtung sind dynamische Vorgänge von Zu- und Abnahme vieler Arten, auch von Ausbreitung, Rückgang oder Ausfall bestimmter Vegetationstypen erkennbar. Der kausale Hintergrund der Faktoren a–m ist aber schwer zu durchschauen, zumal sich viele gegenseitig bedingen oder beeinflussen. So fordert W. SCHMIDT (2009) experimentelle Untersuchungen im Unterwuchs oder an einzelnen wichtigen Arten unter kontrollierten Bedingungen zur besseren kausalen Erklärung. Neben eher **lokalen Wirkungen**, wie z. B. der zufälligen Artenansiedlung (l), Windwurf (d), der hohen Konkurrenzkraft von *Allium ursinum* (k), dem Pilzbefall von *Mercurialis perennis*, neuerdings auch von *Fraxinus excelsior*

(j) oder der Zäunung des UG (m), lassen sich im Literaturvergleich **großräumig wirksame Faktoren** erkennen. Die aus vielen Gebieten beschriebenen langfristigen Veränderungen der Waldstruktur zu lichtärmer-schattigerem Bestandesklima (a, b) haben teilweise schon vor über 100 Jahren begonnen, auch unterschiedlich starker Einfluss des Schalenwildes. Seit gut 50 Jahren ist mit verstärkten Immissionen (i) zu rechnen, die auf Kalkstandorten zumindest untergeordnet mitwirken können. Seit gut 20 Jahren machen sich außerdem zunehmend klimatische Veränderungen (f–g) bemerkbar, zunächst im phänologischen Rhythmus der Waldvegetation (g), inzwischen wohl auch direkt bei einzelnen Arten, damit auch die Wechselbeziehungen der Pflanzen beeinflussend (k). – Würden zunächst noch Auswirkungen einer Klimaveränderung in Zweifel gezogen (DIERSCHKE & BRÜNN 1993), mehren sich jetzt doch Anzeichen hierfür, unterstützt von zitierten Angaben aus der Literatur (s. o.). Im GT gehören fast alle Frühlingsgrünen zu den Arten mit Zunahme oder Konstanz. Sie profitieren von früher beginnenden und länger andauernden lichtreichen Phasen. Überwinterndgrüne sind vielleicht ebenfalls teilweise im Vorteil, nicht aber die Sommergrünen, die im GT meist zu den abnehmenden Arten gehören. Trotzdem muss offen bleiben, ob die festgestellten Veränderungen im GT als Sukzession oder doch nur als Fluktuation einzuordnen sind. So zeigten *Galium odoratum* und *Mercurialis perennis* 2011 leichte Erholungstendenzen. Der Übergang des Buchenwaldes in die lichtere Terminalphase könnte später generell eine Regeneration vieler Arten einleiten.

Die hier vorgestellten eigenen Untersuchungen lassen sich mit Ergebnissen aus anderen Arbeiten gut verbinden und können so ein Baustein zu Fragen von Konstanz und Dynamik in naturnahen Laubwäldern Mitteleuropas sein.

Danksagung

Für viele Diskussionen, Ratschläge, Literaturhinweise und gemeinsame Geländebesuche danke ich meinem langjährigen Kollegen und Freund Wolfgang Schmidt sehr herzlich. Jörg Ewald und den beiden Gutachtern sei ebenfalls für Verbesserungsvorschläge und Korrekturen gedankt. Für die Anfertigung der Abbildungen danke ich Herrn Bernd Raufeisen.

Literatur

- AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963–1995. – *Hercynia* N.F. 31: 33–64.
- BARTSCH, N. & RÖHRIG, E. (2009): Management options for European beech forests in relation to changes in C- and N-status as described by the three study sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. *Ecol. Studies* 208: 425–456. Springer, Berlin.
- BERNADZKI, E., BOLIBOK, L., BREZIECKI, B., ZAJACKOWSKI, J. & ZYBURA, H. (1998): Compositional dynamics of natural forests in the Bialowieza National Park, northeastern Poland. – *J. Veg. Sci.* 9: 229–238.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., KUDERNATSCH, T., PFADENHAUER, J., KIRCHNER, M., JAKOBI, G. & FISCHER, A. (2007): Long-term effects of nitrogen deposition on vegetation in a deciduous forest near Munich, Germany. – *Appl. Veg. Sci.* 10: 399–406.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., PFADENHAUER, J., ÖSTREICHER, S. & FISCHER, A. (2009): Stickstoffbedingte Vegetationsveränderungen in einem Eichen-Hainbuchenwald – Ergebnisse aus 18 Jahren Dauerbeobachtung. – *Forstarchiv* 80: 181–188.
- BODIN, J., BADEAU, V., CLUZEAU, C., MOISSELIN, J.-M., WALTHER, G.-R. & DUPOUEY, J.-L. (2013): Shifts of forest species along an elevational gradient in Southeastern France: climate change or stand maturation? – *J. Veg. Sci.* 24: 269–283.

- BÖHLING, N. (2003): Dauerflächen-Untersuchungen in einem Eichen-Hainbuchenwald im Vorland der Schwäbischen Alb (Südwestdeutschland), 1978–2001: Der Niedergang von *Scilla bifolia* und die Invasion von *Allium ursinum*. – *Tuexenia* 23: 131–161.
- BÖHLING, N. (2008): Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“ 1978/2007. – *Tuexenia* 28: 41–49.
- BÖTTCHER, H. (1975): Stand der Dauerquadrat-Forschung in Mitteleuropa. – In: SCHMIDT, W. (Ed.): *Sukzessionsforschung*: 31–37. Cramer, Vaduz.
- BRÖTJE, J.-H. & SCHMIDT, W. (2005): Spitzahorn (*Acer platanoides*) im Kalkbuchenwald – Struktur, Streufall, Samenproduktion und Fraßschäden. – *Forst Holz* 60: 497–502.
- BRÜNN, S. (1992): Kleinräumige Vegetations- und Standortsdifferenzierung in einem Kalkbuchenwald. – *Dipl. Arb. Univ. Göttingen*: 112 pp.
- BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.) (2009): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Studies* 208. Springer, Berlin: 502 pp.
- BRUMME, R., MEESENBURG, H., BREDEMEIER, M., JACOBSEN, C., SCHÖNFELDER, E., MEIWES, K.J. & EICHORN, J. (2009): Changes in soil solution chemistry, seepage losses, and input-output budgets at three beech forests in response to atmospheric depositions. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. *Ecol. Studies* 208: 303–336. Springer, Berlin.
- BRUNET, J. & VON OHEIMB, G. (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. – *J. Ecol.* 86: 429–438.
- BRUNET, J. & TYLER, G. (2000): Interannual variability in abundance of field layer species in a south Swedish deciduous wood. – *Flora* 195: 97–103.
- BUCK-FEUCHT, G. (1986): Vergleich alter und neuer Wald-Vegetationsaufnahmen im Forstbezirk Kirchheim unter Teck. – *Mitt. Ver. Forstl. Standortskd. Forstpflanzenzüchtg.* 32: 43–49.
- BUCK-FEUCHT, G. (1989): Vegetationskundliche Dauerbeobachtung in den Schonwäldern „Hohes Reisach“ und „Saulach“ bei Kirchheim unter Teck. – *Mitt. Forstl. Vers. Forschungsanst. Baden-Württ. Waldschutzgebiete* 4: 267–306.
- BÜCKING, W. (1984): Vegetationskundliche Forschung im Bannwald Untereck. – *Veröff. Natursch. Landschaftspf. Baden-Württ.* 57/58: 157–170.
- BÜCKING, W. (1989a): Bericht des Landes Baden-Württemberg über den Stand der Einrichtung, Sicherung, Bestandserfassung und Dauerbeobachtungen von Naturwaldreservaten. – *Natur Landschaft* 64: 550–553.
- BÜCKING, W. (1989b): Bannwald Bechtaler Wald - Dauerbeobachtungen 1970–1988. – *Natur Landschaft* 64: 574–577.
- BÜCKING, W. (1997): Naturwald, Naturwaldreservate, Wildnis in Deutschland und Europa. – *Forst Holz* 52: 515–522.
- BÜCKING, W. & KOPPISCH, D. (2005): Flora und Vegetation des Bannwaldes „Bechtaler Wald“. – *Waldschutzgeb. Baden-Württ.* 8: 51–68.
- BÜCKING, W., REINHARDT, W. & STEINLE, R. (1988): Der Bannwald „Brunnenholzried“ 1925–1988. – *Telma* 18: 137–155.
- BUTIN, H. (2011): *Krankheiten der Wald- und Parkbäume. Diagnose – Biologie – Bekämpfung*. 4. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 320 pp.
- BUTTLER, K.P. & HAND, R. (2008): Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands. – *Kochia Beih.* 2: 1–107.
- DEFILA, C. & CLOT, B. (2001): Phytophenological trends in different seasons, regions and altitudes in Switzerland. – In: WALTHER, G.-R., BURGA, C.A. & EDWARDS, P.J. (Eds.): “Fingerprints” of climate change – Adapted behaviour and shifting species ranges: 113–121. Kluwer/Plenum, New York.
- DIEKMANN, M. (2010): Aktuelle Vegetationsveränderungen in Wäldern. – *Welche Rolle spielt der Klimawandel?* – *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 22: 57–65.
- DIEKMANN, M. & DUPRÉ, C. (1997): Acidification and eutrophication of deciduous forests in north-western Germany demonstrated by indicator species analysis. – *J. Veg. Sci.* 8: 855–864.
- DIERSCHKE, H. (1983): Symphänologische Artengruppen sommergrüner Laubwälder und verwandter Gesellschaften Mitteleuropas. – *Verh. Ges. Ökol.* 11: 71–87.
- DIERSCHKE, H. (1988): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Südniedersachsens. IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. – *Tuexenia* 8: 307–326.

- DIERSCHKE, H. (1989a): Kleinräumige Vegetationsstruktur und phänologischer Rhythmus eines Kalkbuchenwaldes. – Verh. Ges. Ökol. 17: 131–143.
- DIERSCHKE, H. (1989b): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 1: 107–147.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- DIERSCHKE, H. (2000): Phenological phases and phenological species groups of mesic beech forests and their suitability for climatological monitoring. – Phytocoenologia 30: 469–476.
- DIERSCHKE, H. (2003): Pflanzendiversität im Göttinger Kalkbuchenwald in Raum und Zeit. – In: GRADSTEIN, S.R., WILLMANN, R. & ZIZKA, G. (Eds.): Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. Kl. Senckenberg-R. 45: 137–146. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. (2004): Kleinräumige Dynamik in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. Ergebnisse von 20-jährigen Dauerflächen (1981–2001). – Forst Holz 59: 433–435.
- DIERSCHKE, H. (2005a): Laurophyllisation - auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 17: 151–168.
- DIERSCHKE, H. (2005b): Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. – Hoppea 66: 187–206.
- DIERSCHKE, H. (2006): Long-term dynamics in the herb layer of a calcareous beech forest: investigations of permanent plots, 1981–2001. – Polish Bot. Stud. 22: 165–172.
- DIERSCHKE, H. (2008): 20 Jahre Dauerflächen-Untersuchungen in der Krautschicht eines artenreichen Kalkbuchenwaldes. – Abh. Westfäl. Museum Naturkd. 79: 37–48.
- DIERSCHKE, H. (2009): Vegetationsdynamik eines gezäunten naturnahen Kalkbuchenwaldes – Vergleich von Vegetationsaufnahmen 1980 und 2001. – Forstarchiv 80: 143–150.
- DIERSCHKE, H. & BRÜNN, S. (1993): Raum-zeitliche Variabilität der Vegetation eines Kalkbuchenwaldes. – Untersuchungen auf Dauerflächen 1981–1991. – Scripta Geobot. 20: 105–151.
- DIERSCHKE, H. & SONG, Y. (1982a): Die Vegetation der Untersuchungsfläche des SFB 135 und ihrer Umgebung im Göttinger Wald. – Kurzzmitt. Sonderforschungsber. 135 „Ökosysteme auf Kalkstein“ 1: 3–8.
- DIERSCHKE, H. & SONG, Y. (1982b): Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. – In: DIERSCHKE, H. (Ed.): Struktur und Dynamik von Wäldern. Ber. Int. Sympos. IVV Rinteln 1981: 513–539. Cramer, Vaduz.
- DÜLL, R. & KUTZELNIGG, H. (2011): Taschenlexikon der Pflanzen Deutschlands und angrenzender Länder. 7. Aufl. – Quelle & Meyer, Wiebelsheim: 932 pp.
- EGGERT, A. (1985): Zur Ökologie der Krautschichtvegetation in einem Bärlauch-Kalkbuchenwald. – Diss. Univ. Göttingen: 235 pp.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1333 pp.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scripta Geobot. 18: 1–262.
- ENGELMARK, O., HOFGAARD, A. & ARNBORG, T. (1998): Successional trends 219 years after fire in an old *Pinus sylvestris* stand in northern Sweden. – J. Veg. Sci. 9: 583–592.
- ERIKSSON, O. & EHRLÉN, J. (2006): Long-term dynamics of herb populations in Swedish deciduous forests: some generalizations. – Polish Bot. Stud. 22: 185–194.
- ERNST, W.H.O. (1979): Population biology of *Allium ursinum* in northern Germany. – J. Ecol. 67: 347–362.
- FISCHER, A. (1997): Die Bedeutung der Dauerflächenforschung für die angewandte Geobotanik. – Forstwiss. Cbl. 116: 202–206.
- FISCHER, A. (1999): Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 11: 157–177.
- FISCHER, A., ABS, G. & LENZ, F. (1990): Natürliche Entwicklung von Waldbeständen nach Windwurf. Ansätze einer „Urwaldforschung“ in der Bundesrepublik. – Forstwiss. Cbl. 109: 309–326.
- FISCHER, A. & FISCHER, H.S. (2009): 25 Jahre Vegetationsentwicklung nach Sturmwurf – eine Dauerbeobachtungsstudie im Bayerischen Wald. – Forstarchiv 80: 163–172.
- FISCHER, A., LINDNER, M. & LASCH, P. (2002): Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed after storm events). – Folia Geobot. 37: 17–32.

- FISCHER, C., PARTH, A. & SCHMIDT, W. (2009): Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. – *Hercynia N.F.* 42: 45–68.
- FÜLLEKRUG, E. (1990): Der Anteil der vegetativen Vermehrung von *Allium ursinum* in der Bärlauch-Fazies. – *Tuexenia* 10: 401–407.
- GENBLER, L. (2011): Die Vorboten des Frühlings erscheinen immer früher. – *Natur NRW* 1/2011: 16–19.
- GREGOR, T. & SEIDLING, W. (1997): 50 Jahre Vegetationsentwicklung auf einer Schlagfläche im osthessischen Bergland. – *Forstwiss. Cbl.* 116: 218–231.
- GREGOR, T. & SEIDLING, W. (1999): 50 Jahre Vegetationsentwicklung eines Eichen-Altbestandes im osthessischen Bergland. – *Tuexenia* 19: 193–205.
- HÄRDTLE, W.G., VON OHEIMB, G. & WESTPHAL, C. (2001): Vergleichende Untersuchungen zur Struktur und Vegetation von Natur- und Wirtschaftswäldern des Tieflandes auf der Grundlage räumlich expliziter Vegetationsmodelle. – *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 13: 183–196.
- HEDWALL, P.-O., BRUNET, J., NORDIN, A. & VAN DEN BERGH, J.P. (2013): Changes in the abundance of keystone forest floor species in response to changes of forest structure. – *J. Veg. Sci.* 24: 296–306.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2011): Veränderungen der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? Ergebnisse aus Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. – *Forstarchiv* 82: 48–61.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2012a): Eisbruch im Buchenwald – Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen). – *Tuexenia* 32: 7–29.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2012b): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? – *Biodiv. Ecol.* 4: 49–61.
- JANDT, U., VON WEHRDEN, H. & BRUELHEIDE, H. (2011): Exploring large vegetation databases to detect temporal trends in species occurrences. – *J. Veg. Sci.* 22: 957–972.
- JENSCH, D. (2004): Der Einfluss von Störungen auf Waldbodenvegetation. – *Diss. Bot.* 386: 1–388.
- KIRBY, K.J. (2000): Long term changes in the ground flora of English woodland and some implications for nature conservation. – In: WHITE, P.S., MUCINA, L. & LEPŠ, J. (Eds.): *Vegetation science in retrospect and perspective. Proceed. 41st IAVS symposium Uppsala 1998*: 32–34. *Opulus*, Uppsala.
- KIRBY, K.J. & THOMAS, R.C. (2000): Changes in ground flora in Wytham Woods, southern England from 1974 to 1991 – implications for nature conservation. – *J. Veg. Sci.* 11: 871–880.
- KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünland-Gesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. – *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel* 38: 1–186.
- KLOTZ, S. (1996): Dauerflächenuntersuchungen – Ergebnisse einer Umfrage. – *Arch. Natursch. Landschaftsforsch.* 35: 175–181.
- KNAPP, H.D. & JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 21: 21–54.
- KÖRNER, C. (2005): Wald, Biodiversität und CO₂ – Überraschungen sind sicher. – *Naturwiss. Rundsch.* 58: 61–69.
- KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2003): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Buntsandstein im südwestlichen Harzvorland. – *Tuexenia* 23: 95–130.
- KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2005): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Zechstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – *Hercynia N.F.* 38: 233–261.
- KOWALSKI, T., SCHUMACHER, J. & KEHR, R. (2010): Das Eschentriebsterben in Europa – Symptome, Erreger und Empfehlungen für die Praxis. – *Jahrb. Baumpflege* 2010: 184–195.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1989): CO₂- und H₂O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen. – *Verh. Ges. Ökol.* 17: 189–202.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1992): Der CO₂- und H₂O-Gasaustausch von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von Standortsfaktoren. III. CO₂-Bilanzen und Netto-Primärproduktion. – *Flora* 187: 135–158.
- KRIEBITZSCH, W.-U., GRIMME, K. & REGEL, J. (1985): Über den H₂O-Gaswechsel von *Mercurialis perennis* im submontanen Kalkbuchenwald. II. Der Jahresgang der Transpiration in Abhängigkeit von steuernden Parametern. – *Flora* 177: 351–368.

- LAMBERTZ, B. & SCHMIDT, W. (1999): Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein. – Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. – Verh. Ges. Ökol. 29: 81–88.
- LANGE, O.L. & KANZOW, H. (1965): Wachstumshemmung an höheren Pflanzen durch abgetötete Blätter und Zwiebeln von *Allium ursinum*. – Flora 156: 94–101.
- LEUSCHNER, C. (2010): Mitteleuropäische Wälder und der prognostizierte Klimawandel – Fakten und Thesen zur Situation der Buche. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 22: 96–106.
- LEUSCHNER, C. & LENDZION, J. (2009): Air humidity, soil moisture and soil chemistry as determinants of the herb layer composition in European beech forests. – J. Veg. Sci. 20: 288–298.
- MÄRKL, G. & EGLSEER, C. (2001): Verjüngungs- und Vegetationsentwicklung in Sturmwurf-Bannwäldern 1993 bis 1998/99. – Ber. Freiburger Forstl. Forsch. 32: 61–205.
- MEESBURG, H., BRUMME, R., JACOBSEN, C., MEIWES, K.J., & EICHHORN, J. (2009): Soil properties. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 33–47. Springer, Berlin.
- MEIWES, K.J., BEESE, F. & PRENZEL, J. (1981): Variabilität chemischer und physikalischer Eigenschaften eines Bodens auf Muschelkalk. – Ber. Dtsch. Bodenkundl. Ges. 32: 609–622.
- MENZEL, A., SPARKS, T.H., ESTRELLA, N., KOCH, E., AASA, A., AHAS, R., ALM-KÜBLER, K., BISSOLI, P., BRASLAVSKÁ, O., BRIEDE, A., CHMIELEWSKI, F.M., CREPINSEK, Z., CURNEL, Y., DAHL, A., DEFILA, C., DONNELLY, A., FILELLA, Y., JATCZAK, K., MÁGE, F., MESTRE, A., NÖRDLI, O., PEÑUELAS, J., PIRINEN, P., REMIŠOVÁ, V., SCHEIFINGER, H., STRIZ, M., SUSNIK, A., VAN VLIET, A.J.H., WIELGOLASKI, F.-E., ZACH, S. & ZUST, A. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. – Global Change Biol. 12: 1969–1976.
- MORGENROTH, K. (1992): Der Einfluss des Rehwildes auf die Vegetation des Göttinger Kalkbuchenwaldes. – Dipl. Arb. Univ. Göttingen: 141 pp.
- NAAF, T. & WULF, M. (2011): Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests in NW Germany. – J. Veg. Sci. 22: 516–527.
- NYGAARD, P.H. & ØLDEGAARD, T. (1999): Sixty years of vegetation dynamics in a south boreal coniferous forest in southern Norway. – J. Veg. Sci. 10: 5–16.
- OTTO, H.-J. (1994): Waldökologie. – Ulmer, Stuttgart: 391 pp.
- PANFEROV, O., KREILEIN, H., MEESBURG, H., EICHHORN, J. & GRAVENHORST, G. (2009): Climatic conditions at the three beech forest sites in central Germany. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 13–32. Springer, Berlin.
- PAUTASSO, M., AAS, G., QUELOZ, K. & HOLDENRIEDER, O. (2013): European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. – Biol. Conserv. 158: 37–49.
- PELISSIER, V., BERGÈS, L., NEDELTCHEVA, T., SCHMITT, M.-C., AVON, C., CLUZEAU, C. & DUPOUEY, J.-L. (2013): Understorey plant species show long-range spatial patterns in forest patches according to distance-to-edge. – J. Veg. Sci. 24: 9–24.
- RADEMACHER, P., KHANNA, P.K., EICHHORN, J. & GUERICKE, M. (2009): Tree growth, biomass, and elements in tree components of three beech sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 105–136. Springer, Berlin.
- RÖDER, H. VON, FISCHER, A. & KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im *Luzulo-Fagetum* der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. – Forstwiss. Cbl. 321–335.
- RUDOLPH, D. (2002): Räumliche Vielfalt und zeitliche Variabilität in einem Kalkbuchenwald bei Göttingen. – Dipl. Arb. Univ. Göttingen: 77 pp.
- SCHEFFLER, A. & FRÜHAUF, M. (2011): Veränderungen der Pflanzenphänologie in unterschiedlichen Naturräumen Sachsen-Anhalts unter Berücksichtigung ihrer wesentlichen Einflussfaktoren. – Hercynia N.F. 44: 169–189.
- SCHMIDT, M., CULMSEE, H., BOCH, S., HEINKEN, T., MÜLLER, J. & SCHMIEDEL, I. (2011a): Anwendungsmöglichkeiten von Waldartenlisten für Gefäßpflanzen, Moose und Flechten. – BfN-Scripten 299: 25–45.
- SCHMIDT, M., EWALD, J., KRIEBITZSCH, W.-U., HEINKEN, T., SCHMIDT, W., ABS, C., BERGMIEIER, E., BRAND, J., CULMSEE, H., DENNER, M., DIEKMANN, M., DIERSCHKE, H., EBRECHT, L., ELLENBERG, H., FISCHER, A., FRIEDEL, A., GOLISCH, A., HÄRDTLE, W., KOLB, A., LIPPERT, W., PEPPLER-

- LISBACH, C., MAST, R., MAYER, A., MICHIELS, H.-G., VON OHEIMB, G., POPPENDIECK, H.-H., REIF, A., RIEDEL, W., SCHEUERER, M., SCHMIDT, P.A., SCHUBERT, R., SEIDLING, W., SPANGENBERG, A., STORCH, M., STÖCKER, G., STOHR, G., THIEL, H., URBAN, R., WAGNER, A., WAGNER, I., WECKESSER, M., WESTPHAL, C.D., WULF, M., ZACHARIAS, D. & ZERBE, S. (2011b): Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – BfN-Skripten 299: 53–74.
- SCHMIDT, M. & SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – Forstarchiv 78: 205–214.
- SCHMIDT, W. (1974): Die vegetationskundliche Untersuchung von Dauerflächen. – Mitt. Florist.-soz. Arbeitsgem. N.F. 17: 103–106.
- SCHMIDT, W. (1988): Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). – Tuexenia 8: 327–338.
- SCHMIDT, W. (1991): Die Veränderung der Krautschicht in Wäldern und ihre Eignung als pflanzlicher Bioindikator. – Schriftenr. Vegetationskd. 21: 77–96.
- SCHMIDT, W. (1997): Zur Vegetationsdynamik von Lochhieben in einem Kalkbuchenwald. – Forstwiss. Cbl. 116: 207–217.
- SCHMIDT, W. (1999): Bioindikation und Monitoring von Pflanzengesellschaften - Konzepte, Ergebnisse, Anwendungen, dargestellt an Beispielen aus Wäldern. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 11: 133–155.
- SCHMIDT, W. (2003): Vielfalt im Urwald – Einfalt im Wirtschaftswald? Untersuchungen zur Gefäßpflanzendiversität in Naturwaldreservaten. – In: GRADSTEIN, S.R., WILLMANN, R. & ZIZKA, G. (Eds.): Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. Kl. Senckenberg-R. 45: 185–204. E. Schweizerbart, Stuttgart.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. – Snow Landsc. Res. 79: 111–125.
- SCHMIDT, W. (2009): Vegetation. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies 208: 65–86. Springer, Berlin.
- SCHMIDT, W. (2012): Wie naturnah sind Naturwaldreservate? Neophyten und Therophyten als geobotanische Indikatoren. – Forstarchiv 83: 93–108.
- SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE-HEINRICH, G. & SCHULTZ, R. (1989): Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. – Verh. Ges. Ökol. 17: 145–157.
- SCHMIDT, W. & HEINRICH, S. (2012): 13 Jahre nach dem Sturm – Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). – Hercynia N.F. 45: 81–110.
- SCHMIDT, W., KOHLS, K. & GARBITZ, D. (1991): Die Untersuchung von Flora und Bodenvegetation in niedersächsischen Naturwäldern – Beispiele aus dem „Mening Holz“ (Lüneburger Heide) und dem „Staufenberg“ (Harz). – Ber. Norddtsch. Naturschutzakad. 4: 138–144.
- SCHMIDT, W. & WICHMANN, I. (2000): Zur Sukzession von Waldbrandflächen in der Lüneburger Heide. – Forst Holz 55: 481–487.
- SCHMUCKER, T. & DRUDE, G. (1934): Verbreitungsgesetze bei Pflanzen, besonders *Allium ursinum*. – Beih. Bot. Cbl. 52A: 240–565.
- SCHUBART, W. (1966): Die Entwicklung des Laubwaldes als Wirtschaftswald zwischen Elbe, Saale und Weser. – Aus dem Walde 14: 1–213.
- STEGMANN, F. & SCHMIDT, W. (2005): Der Northeimer Mittelwald – Wald- und vegetationskundliche Untersuchungen zu einem Naturschutzprojekt. – Göttinger Naturkundl. Schr. 6: 141–158.
- THOMAS, A., MROTZEK, R. & SCHMIDT, W. (1995): Umweltbeobachtung in Naturwaldreservaten. Bericht über ein Forschungsvorhaben des Bundesamtes für Naturschutz. – Natur Landschaft 70: 173–177.
- VERHEYEN, C., BAETEN, L., DE FRENNE, P., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BRUNET, J., CORNELIS, J., DECOCQ, G., DIERSCHKE, H., ERIKSSON, O., HÉDL, R., HEINKEN, T., HERMY, M., HOMMEL, P., KIRBY, K., NAAF, T., PETERKEN, G., PETŘÍK, P., VAN CALSTER, H., WALTHER, G.-R., WULF, M. & VERSTRAETEN, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – J. Ecol. 100: 352–365.
- VERSTRAETEN, G., BAETEN, L., VAN DEN BROEK, T., DE FRENNE, P., DEMEY, A., TACK, W., MUYS, B. & VERHEYEN, K. (2013): Temporal changes in forest plant communities at different site types. – Appl. Veg. Sci. 16: 237–247.

- VON OHEIMB, G. (2003): Einfluss forstlicher Nutzung auf die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Gefäßpflanzen in norddeutschen Laubwäldern. – Naturwiss. Forschungsergebn. 70. Dr. Kovac, Hamburg: 261 pp.
- VON OHEIMB, G. & BRUNET, J. (2007): Dalby Söderskog revisited: long-term vegetation changes in a south Swedish deciduous forest. – Acta Oecol. 31: 229–242.
- WALTHER, G.-R. (1997): Longterm changes in species composition of Swiss beech forests. – Ann. Bot. 55: 77–84.
- WALTHER, G.-R. (2002): Weakening of climate constraints with global warming and its consequences for evergreen broad-leaved species. – Folia Geobot. 37: 129–139.
- WALTHER, G.-R. & GRUNDMANN, A. (2001): Trends of vegetation change in colline and submontane climax forests in Switzerland. – Bull. Geobot. Inst. ETH 67: 3–12.
- WILMANN, O. & BOGENRIEDER, A. (1986): Veränderungen der Buchenwälder des Kaiserstuhls im Laufe von vier Jahrzehnten und ihre Interpretation – pflanzensoziologische Tabellen als Dokumente. – Abh. Westf. Museum Naturkd. 48: 55–79.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. – Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. II. Math.-Physik. Kl. 2: 1–79.
- WINTERHOFF, W. (1977): Über Verbreitungslücken einiger Arten im Göttinger Wald. – Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgem. N.F. 19/20: 365–375.
- WOLF, G. (1996): Veränderungen der Krautschicht im Stieleichen-Hainbuchenwald mit und ohne Wildeinfluss – Vergleichende Beobachtungen in Naturwaldzellen. – Arch. Natursch. Landschaftsforsch. 35: 107–121.
- WOLF, G. & BOHN, U. (1991): Naturwaldreservate in der Bundesrepublik Deutschland und Vorschläge zu einer bundesweiten Grunddatenerfassung. – Schriftenr. Vegetationskd. 21: 9–19.
- WOLF, G. & STRIEPEN, K. (2007): Naturwaldreservate und Monitoring. – Natur Landschaft 82: 423–425.
- WULF, M. (1994): Überblick zur Bedeutung des Alters von Lebensgemeinschaften, dargestellt am Beispiel „historisch alter Wälder“. – Ber. Norddtsch. Natursch. Akad. 7: 3–14.
- WULF, M. (2003): Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. – Flora 198: 444–460.
- ZACHARIAS, D. (1994): Bindung von Gefäßpflanzen an Wälder alter Waldstandorte im nördlichen Harzvorland Niedersachsens – ein Beispiel für die Bedeutung für den Pflanzenartenschutz. – Ber. Norddtsch. Natursch. Akad. 7: 76–88.
- ZÜGE, J. (1986): Wachstumsdynamik eines Buchenwaldes auf Kalkgestein – mit besonderer Berücksichtigung der interspezifischen Konkurrenzverhältnisse. – Diss. Univ. Göttingen: 213 pp.