


## Waldgesellschaften auf Sonderstandorten im Nationalpark Hainich und deren Entwicklungsdynamik von 2002 bis 2018

### Forest communities on special sites in the National Park Hainich and their dynamics between 2002 and 2018

Pascal Wartena<sup>1,\*</sup> & Jörg Ewald<sup>2</sup> 

<sup>1</sup>Habichtstraße 25, 86899 Landsberg, Germany;

<sup>2</sup>Hochschule Weihenstephan-Triesdorf, Fakultät Wald und Forstwirtschaft,  
Hans-Carl-von-Carlowitz-Platz 3, 85354 Freising, Germany

\*Korrespondierender Autor, E-Mail: pascalwartena@gmx.de

#### Zusammenfassung

Im von Kalk-Buchenwäldern dominierten Nationalpark Hainich findet seit 2000 ein vegetationskundliches Monitoring auf 137 Dauerbeobachtungsflächen statt. Dieses System wurde ergänzt durch 33 gezielt ausgewählte Dauerbeobachtungsflächen (144 m<sup>2</sup>) von azonalen und seltenen Waldgesellschaften, von denen acht Flächen bereits 2002 aufgenommen worden waren und mit dem heutigen Zustand verglichen wurden. Die untersuchten Waldgesellschaften lassen sich in vier Gruppen unterteilen: *Pruno-Fraxinetum* ( $n = 14$ ), das entlang der Bachtälchen häufig in einer Subassoziation mit *Allium ursinum* ( $n = 9$ ) vorkommt; *Carici-Fagetum* ( $n = 8$ ), das im Ostteil des Nationalparks zerstreut auf steilen Oberhängen zu finden ist; Erlenbruchwälder ( $n = 7$ ), die je nach Ausprägung in vier verschiedene Assoziationen untergliedert wurden; sowie *Luzulo-Fagetum* ( $n = 3$ ), das am Rande der Erlenbrüche auf dicken Lösslehmauflagen vorkommt. Mittels indirekter Gradientenanalyse (Ordination) wurden Reaktion, Licht und Nährstoffangebot als die wichtigsten, die Artenzusammensetzung in den Wäldern des Nationalparks steuernden Umwelteinflüsse identifiziert. Im Datensatz der Sonderstandorte erwiesen sich Nährstoff- und Reaktionszahl als die Parameter, die die Phytodiversität am stärksten bestimmen. Im Zeitvergleich 2002–2018 wurden im *Carici-Fagetum*, Erlenbruchwald und *Luzulo-Fagetum* eine Abnahme der Temperaturzahl nach Ellenberg (auf Abkühlung des Waldinnenklimas aufgrund ausbleibender forstwirtschaftlicher Nutzung zurückzuführen) sowie eine Zunahme der Moosvielfalt festgestellt.

#### Abstract

In the beech-dominated national park Hainich, vegetation dynamics have been surveyed on permanent plots since 2000, but so far only little attention has been devoted to azonal and rare plant communities. Therefore the system of 137 permanent plots was extended to include 33 subjectively located permanent plots (144 m<sup>2</sup>) at special forest sites. Eight of these plots had been established in 2002 and were subjected to a temporal comparison. Vegetation types were classified into four groups: *Pruno-Fraxinetum* ( $n = 14$ ), which occurs along stream-sides in small ravines, often as a subtype with *Allium ursinum* ( $n = 9$ ); *Carici-Fagetum* ( $n = 8$ ) with scattered occurrences at upper slopes in the east of the park; *Alnus glutinosa* swamps ( $n = 7$ ), which were classified into four different associations; *Luzulo-Fagetum* ( $n = 3$ ) occurring close to *Alnus* swamps on thick loess swards. Indirect gradient analysis

(ordination) revealed soil reaction, light and macronutrients as the predominant environmental controls of species composition in the National Park. Within communities of special sites macronutrients and soil reaction were the most important correlates of phytodiversity. The temporal comparison 2002–2018 in *Carici-Fagetum*, *Alnus* swamps und *Luzulo-Fagetum* detected a significant decrease in Ellenberg temperature values, which may be attributed to a cooler mesoclimate after cessation of forest management, and an increase in bryophyte richness.

**Keywords:** *Carici-Alnetum*, *Carici-Fagetum*, Hainich national park, *Hottonio-Alnetum*, indirect gradient analysis, permanent observation plots, *Pruno-Fraxinetum*, *Urtico-Alnetum*, temperate deciduous forest, vegetation dynamics

## 1. Einleitung

Der im Jahre 1997 gegründete Nationalpark Hainich ist ein ausgesprochener Buchen-Nationalpark. Nach BUSHARDT & SUCK (2008) bilden „Waldgersten-Buchenwälder im Wechsel mit Waldmeister-Buchenwäldern (N21[T])“ seine potentielle natürliche Vegetation. Während sich die Buche im Nationalpark stark ausbreitet, kommt den Sonderstandorten für die Phytodiversität eine überproportional hohe Bedeutung zu (vgl. EWALD et al. 2001). An trockenen Oberhängen, in Bachtälchen, Erdfallsenken und an bodensauren Standorten lässt die Dominanz der Buche nach und die Bodenvegetation ist stark abweichend ausgebildet. Zum Teil handelt es sich um geschützte Biotope nach §30BNatschG (vgl. NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH 2012). Aus diesem Grund ist die vorliegende Arbeit diesen Standorten und ihrer Einbeziehung in die im Nationalpark stattfindende vegetationskundliche Dauerbeobachtung (EWALD et al. 2001, HECKNER 2012, RUMPEL et al. 2012) mit folgenden Zielen gewidmet: (1) Erweiterung des Dauerbeobachtungsflächennetzes auf Sonderstandorten und in seltenen Waldgesellschaften; (2) Wiederholungsaufnahmen auf den bestehenden Flächen dieser Kategorie und Zeitreihenvergleich; (3) Klassifikation und Beschreibung der Waldgesellschaften mithilfe einer Vegetationstabelle und multivariater Ordination.

## 2. Untersuchungsgebiet

### 2.1 Klima und Geologie

Der Nationalpark Hainich befindet sich am westlichen Rand des Thüringer Beckens. Mit einer Höhe von 225 bis 494 m liegt er in der kollinen bis submontanen Höhenstufe im Übergangsbereich zwischen dem subatlantisch geprägten Werratal und dem subkontinental getönten Klima des Thüringer Beckens (vgl. NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH 2008). Die Jahresniederschläge betragen 600 bis 800 mm. Der Hainich besteht fast ausschließlich aus einer Muschelkalk-Hochfläche, die von Osten nach Westen leicht ansteigt und gen Westen, bedingt durch tektonische Störungen, in steilen Schichtstufen zum Werratal abfällt (vgl. HIEKEL et al. 2004). Der anstehende Muschelkalk ist teilweise durch Lössakkumulation oder Hangabtragung überprägt. Häufigste Böden sind wechselnd skelettreiche Kalkton-Rendzinen bzw. Pararendzinen sowie flachgründige, skelettreiche Pararendzinen aus Kalkverwitterungslehm.

## 2.2 Waldzusammensetzung

Fast im gesamten Hainich ist die Buche die konkurrenzkräftigste Baumart und würde natürlicherweise den Großteil der Fläche besiedeln (vgl. BUSHARDT & SUCK 2008). Aktuell ist der Hainich allerdings nur zu 70 % bewaldet. Naturnahe Buchen- und Buchenmischwälder nehmen dabei mit 58 % den größten Anteil der Waldfläche des Nationalparks ein. Bemerkenswert ist der hohe Anteil (18,7 %) von Eschen-dominierten Sukzessionswäldern auf ehemals militärisch genutzten Flächen (vgl. NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH 2012).

## 2.3 Nutzungsgeschichte

Im Mittelalter und in der frühen Neuzeit war der Hainich von Niederwaldnutzung, im 19. Jahrhundert (Jh.) auch von Mittelwaldnutzung sowie von Waldweide geprägt (vgl. GROSSMANN et al. 2018). Im 19. Jh. lösten Hochwald- und Plenterwaldwirtschaft die alten Nutzungsformen ab. Im 20. Jh. wurde die Plenterwaldwirtschaft im Norden fortgeführt, während der südliche Hainich seit 1935 militärisch genutzt wurde. Mit Einstellung der Forstwirtschaft entwickelten sich dort relativ ungestörte Buchen-Naturwälder, die den Kern des am 31.12.1997 gegründeten, 7.500 ha großen Nationalparks Hainich bilden. Der Park umfasst außerdem Flächen, die bis zu seiner Gründung forstlich genutzt wurden, und ehemals militärisch genutzte Offenlandbereiche, die heute größtenteils der Wiederbewaldung überlassen werden. Am 25. Juni 2011 wurden Teile des Nationalparks zum UNESCO-Weltnaturerbe „Alte Buchenwälder und Buchenurwälder der Karpaten und anderer Regionen Europas“ erklärt (vgl. GROSSMANN et al. 2014). Im Hainich wurde die Verbissbelastung im Jahr 2010 untersucht. Sie wird von der NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH (2012) für die Weltnaturerbefläche zwischen 5 % (Buche) bis 46 % (Esche) angegeben.

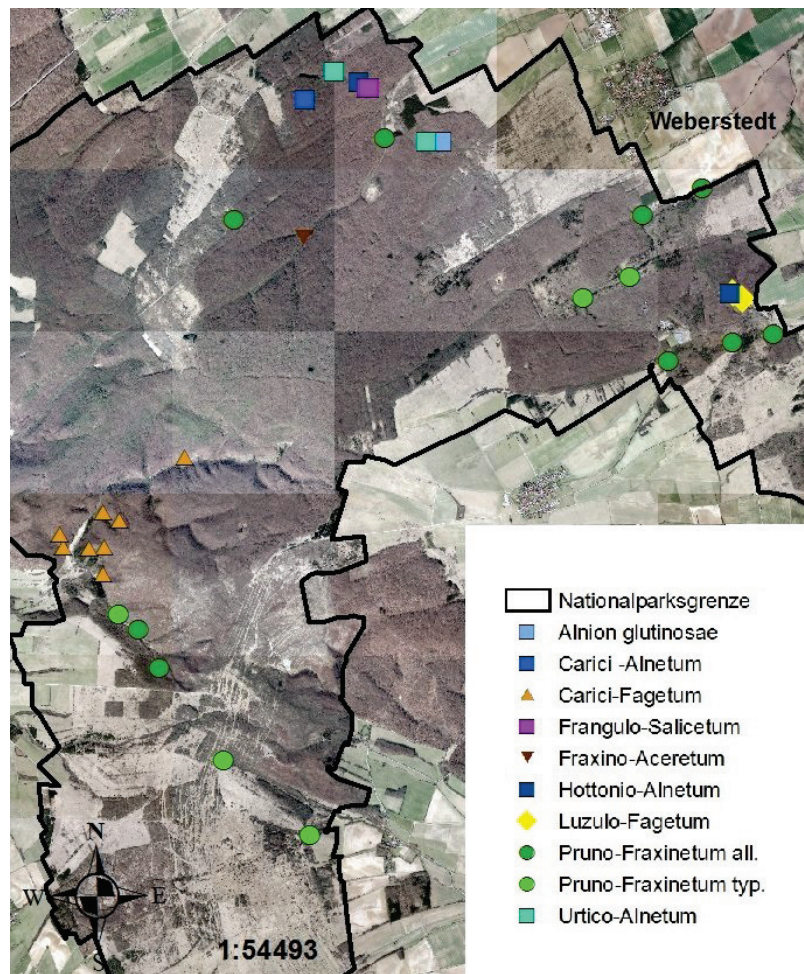
## 3. Methodik

### 3.1 Auswahl der neuen Dauerbeobachtungsflächen

In den Wäldern des Nationalparks Hainich findet seit 2001 ein Vegetationsmonitoring auf 137 Dauerbeobachtungsflächen (DBF) statt, die von EWALD et al. (2001) eingerichtet und von RUMPEL et al. (2012) bzw. HECKNER (2012) erneut aufgenommen wurden. Zusätzlich richtete die Parkverwaltung im Jahr 2002 zehn weitere, subjektiv ausgewählte, bislang nicht ausgewertete DBF auf Sonderstandorten ein. Neben der Wiederholungsaufnahme der bestehenden sollte die Stichprobe auf insgesamt 33 Sonderstandorte erweitert werden. Da die 2002 eingerichteten DBF der Sonderstandorte nicht dauerhaft markiert worden waren, wurden Quasi-Dauerflächen (im Sinne von ROEDER et al. 1996) an Hand genauer Wegbeschreibungen von markierten Bezugspunkten aus möglichst genau relokalisiert. Die neu anzulegenden DBF wurden proportional zu ihrer von der Biotopkartierung erfassten Flächenbedeutung (vgl. NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH 2012) auf die Typen von Sonderstandorten verteilt (siehe Abb. 1). Die dauerhaft markierten Aufnahmeflächen waren quadratisch (144 m<sup>2</sup>), wobei kleinstandörtliche Heterogenität und seitlicher Einfluss durch abweichende Bestockung (in der Tabelle in Klammern dargestellt) nicht immer vermieden werden konnten.

### 3.2 Vegetationsaufnahmen

Angesichts der Phänologie erfolgten Vegetationsaufnahmen im April sowie im Juni-Juli und wurden später rechnerisch zusammengeführt. Die Deckungsschätzung erfolgte nach DIERSCHKE (1994) auf der Skala von LONDO (1975) mit Unterscheidung von 1. Baumschicht (> 5 m, < 50 % beschattete Krone), 2. Baumschicht (> 5 m, > 50 % beschattete Krone), Strauchschicht (1–5 m), Krautschicht



**Abb. 1.** Lage der Dauerbeobachtungsflächen im Nationalpark Hainich und ihre Zuordnung zu Vegetationstypen (Kartengrundlage: Thüringer Landesanstalt für Bodenmanagement und Geoinformation).

**Fig. 1.** Location of the permanent plots in the national park Hainich and their assignment to vegetation types (map source: Thüringer Landesanstalt für Bodenmanagement und Geoinformation).

(< 1 m) und Moosschicht (nur bodenbesiedelnde Moose). Die Taxonomie richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998) und KOPERSKI et al. (2000). Die Vegetationsdaten wurden mithilfe der Software Turboveg (vgl. HENNEKENS & SCHAMINÉE 2001) mit der Referenzliste GermanSL (vgl. JANSEN & DENGLER 2008) in der Version 1.3 eingegeben und zu einem Vereinigungsdatensatz aus Frühjahrs- und Sommerdaten zusammengefügt.

### 3.3 Aufnahme der Umweltdaten

Die Reliefparameter Exposition und Hangneigung wurden vor Ort mit Kompass und Neigungsmesser gemessen, die Meereshöhe dem digitalen Geländemodell (Auflösung 1 m) entnommen. Als Umweltvariablen wurden die Gesamtdeckungen der einzelnen Schichten, die Deckung der Gesamt-Gehölzschicht als nicht-kumulative Horizontalprojektion der beiden Baumschichten und

der Strauchschicht sowie die Deckung von Wasser und frisch vom Schwarzwild durchwühltem Boden geschätzt. Mittlere gewichtete Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) wurden unter Verwendung prozentualer Gewichtungsfaktoren unter Ausschluss der Baumschicht mit Turboveg berechnet.

### 3.4 Datenauswertung

Zur Auswertung wurden neben den 2018 aufgenommenen Daten auch die Datensätze der zehn Vegetationsaufnahmen auf Sonderstandorten aus dem Sommer 2002 (ohne Frühjahrsaufnahme) sowie zu Vergleichszwecken die Datensätze der Wiederholungsaufnahme auf den „Normalstandorten“ aus dem Jahr 2011 ( $n = 137$ ; vgl. EWALD et al. 2001) herangezogen. HECKNER (2012) stellte 82 % der DBF zu den Buchenwaldgesellschaften, wobei 55 % dem *Hordelymo-Fagetum allietosum* zugeordnet wurden. In der Datenauswertung werden je nach Irrtumswahrscheinlichkeit signifikante ( $p < 0,05$ ), hochsignifikante ( $p < 0,01$ ) und höchstsignifikante ( $p < 0,001$ ) Ergebnisse unterschieden.

**Tabellenarbeit** – Die Vegetationsaufnahmen aus dem Jahr 2018 wurden nach DIERSCHKE (1994) (vgl. BRAUN-BLANQUET 1964) verschiedenen Vegetationstypen zugeordnet, mit diagnostischen Arten (Kenn- und Trennarten) gekennzeichnet und zu (Sub-) Assoziationen nach SCHUBERT et al. (2010) gestellt. Die Gesellschaftstreue der gefundenen Kenn- und Trennarten wurde durch Vergleich ihrer Stetigkeit im Datensatz der Normalstandorte aus dem Jahr 2011 (ohne Sonderstandorte *Carici-Fagetum*, *Hordelymo-Fagetum luzuletosum*) geprüft.

**Zentralwertevergleich** – Mittlere Zeigerwerte und Artenzahlen der Aufnahmen pro Vegetationstyp wurden mittels Boxplots verglichen. Dabei ist zu beachten, dass Zeigerwerte die Bodenbedingungen nicht immer unverzerrt wiedergeben (SCHAFFERS & SYKORA 2000, WAMELINK et al. 2002) und Temperaturzeigerwerte nicht direkt gegen Klimavariablen geeicht sind (vgl. PIGNATTI et al. 2001).

**Zeitreihenvergleich** – Der zeitliche Vergleich (2002–2018) der Sonderstandorte (Ausschluss von DBF Nr. 2004 und Nr. 2018 mit unplausiblen Artenverschiebungen; Frühjahrsaufnahme aus dem Jahr 2018 nicht berücksichtigt) wurde angesichts des geringen Stichprobenumfangs an Hand von über mittlere Zeigerwerte definierten Ökogrammen der DBF durchgeführt. Zeigerwerte und Artenzahlen der gepaarten Aufnahmezeitpunkte wurden mittels t-test für abhängige Stichproben verglichen.

**Ordination** – Die Ähnlichkeit der Einzelaufnahmen wurde an Hand einer Ordination mit der Software PC-Ord (PECK 2011) untersucht. Die Deckungen wurden wurzeltransformiert, nur einmal vorkommende Arten und zwei visuell auffällige Ausreißer (DBF Nrn. 1369, 2005, Waldbrandsituationen) wurden aus dem Datensatz entfernt. Bei einer Gradientenlänge der 1. Achse von 4,29 SD-Einheiten wurde die Entzerrte Korrespondenzanalyse (DCA) als geeignete Methode weiter verfolgt (vgl. LEPŠ & ŠMILAUER 2003, LEYER & WESCHE 2008). Die ökologische Interpretation der DCA-Achsen erfolgte durch Vektor-Projektion der gemessenen Umweltvariablen und der Ellenberg-Zeigerwerte.

## 4. Ergebnisse und Diskussion

### 4.1 Waldgesellschaften der Sonderstandorte

Die Zuordnung der Aufnahmen zu Vegetationstypen und deren floristische Differenzierung ist der Vegetationstabelle (siehe Beilage S1) zu entnehmen. In den nun folgenden floristischen Beschreibungen werden immer die schärfsten Trennarten am Anfang genannt. Die Benennung der Artengruppen folgt, wenn nicht ausdrücklich definiert, den allgemein verwendeten ökologischen Gruppen (vgl. z. B. ARBEITSKREIS FORSTEINRICHTUNG 2016).

#### 4.1.1 *Carici-Fagetum* Moor 1952 (C–F)

Der Seggen-Rotbuchenwald kommt im Untersuchungsgebiet ausschließlich in den westlich gelegenen Störungszonen auf südwestexponierten Ober- und Mittelhängen vor. *Fagus sylvatica* wächst im Grenzbereich ihrer natürlichen Dominanz krummschäftig, sie ist tief

beastet und erreicht meist Baumhöhen um die 20 m. Ihr sind *Sorbus torminalis*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus* und *Acer campestre* einzelbaumweise beigemischt. Die Strauch- und Krautschichten sind aufgrund des Lichteinfalls durch das lockere Kronendach kräftiger entwickelt. Neben Baumartenverjüngung kommen zahlreiche calcicole Sträucher wie *Daphne mezereum*, *Crataegus* sp., *Rosa arvensis*, *Cornus sanguinea* und *Lonicera xylosteum* vor. In der Krautschicht trennen thermophile Arten wie *Vincetoxicum hirundinaria*, *Hepatica nobilis*, *Tanacetum corymbosum* und *Convallaria majalis* gegen die frischen Buchenwälder ab. Von den namengebenden Seggen ist nur *Carex montana* meist vorhanden. Die geringe Stetigkeit der in der Literatur oft genannten *Cephalanthera*-Arten (OBERDORFER 1992, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010) könnte durch witterungsbedingte interannuelle Schwankungen der Orchideen bedingt sein (vgl. EHMKE 2005). Hinzu kommen Arten der *Galium odoratum*-Gruppe wie *Galium sylvaticum* und *Dactylus polygama*, die zum *Galio-Carpinetum* vermitteln (vgl. HECKNER 2012). Epigäische Moose kommen selten an verharteten Wurzelanläufen vor. Im überregionalen Vergleich (Tabelle 344, Spalte Nr. 1–4, Tabelle 245, Spalte Nr. 1, OBERDORFER 1992) erscheint das *Carici-Fagetum* des Hainich relativ artenarm. Die Böden des *Carici-Fagetum* sind mäßig trockene, skeletthaltige, oft mit Gesteinsschutt überlagerte Rendzinen mit Moderauflage.

#### 4.1.2 *Fraxino-Aceretum pseudoplatani* (W. Koch 1926) R. Tx. 1937 em T. Müller 1966 (F–A)

Das *Fraxini-Aceretum* kommt in den maximal 10 m tiefen Schluchten vor, die den Ostteil des Hainich von Südwest nach Nordost durchziehen. Die Baumschicht der untersuchten DBF ist von *Fagus sylvatica*, *Acer platanoides* und *Fraxinus excelsior* geprägt, in der Strauchschicht tritt *Tilia cordata* hinzu. In der Krautschicht wurden Arten der umliegenden Buchenwälder sowie *Actaea spicata* als Kennart des *Tilio-Acerion* gefunden.

#### 4.1.3 *Pruno-Fraxinetum* Oberd. 1953 (P–F)

Der Traubenkirschen-Eschenwald kommt im Untersuchungsgebiet als 10–20 m breiter Galeriewald entlang der periodisch wasserführenden Bäche vor. Die lockere, aber sehr wüchsige Baumschicht ist meist von *Fraxinus excelsior* dominiert, die aktuell aufgrund des Eschentriebsterbens schütter belaubt ist. Dazu gesellen sich hauptsächlich *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus* und *Alnus glutinosa*. In Einzelfällen treten zahlreiche Baumarten wie *Alnus incana*, *Populus nigra* (nach WESTHUS et al. 1993 nicht autochthon), *Ulmus glabra*, *Quercus robur*, *Acer campestre*, *A. platanoides*, *Malus sylvestris* und, vom benachbarten Offenland einstrahlend, *Salix caprea* sowie *Salix ×rubens* hinzu, während die namengebende *Prunus padus* im Hainich weitgehend fehlt (NATIONALPARKVERWALTUNG HAINICH 2011, vgl. OBERDORFER 1992). Die Strauchschicht ist artenreich, mit 70 % bis 1 % Deckung sehr variabel und enthält *Sambucus nigra*, *Crataegus* sp., *Lonicera xylosteum*, *Prunus spinosa*, *Rosa arvensis*, *Euonymus europaeus* und *Corylus avellana* (lokal mit hoher Deckung). Weitere (Halb-)Sträucher wie *Rubus* sp., *Ribes alpinum* und *R. uva-crispa* treten vereinzelt in der Krautschicht auf. HIEKEL et al. (2004) nennen als häufigste Bodenform der Talsohlen des Hainich Lehm- und Schluff-Vegen mit teilweiser Vernässungstendenz, wobei auch skelettreiche Partien auftreten. Von den Humusformen L-Mull oder Feucht-L-Mull profitieren Arten wie *Poa trivialis* und *Ranunculus ficaria*.

Nach OBERDORFER (1992) ist das *Pruno-Fraxinetum* durch hoch (20–70 cm unter Flur) anstehendes, aber stark schwankendes Grundwasser geprägt. Im Gegensatz dazu gibt die NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH (2008) für die Auen des Nationalparks pauschale

Grundwasserstände zwischen 3 und 5 m an. Messungen auf den DBF liegen nicht vor, allerdings sind hier schon angesichts der sommerlichen Bachpegel höhere Wasserstände anzunehmen. Hinweise auf moderate Wasserstände geben das stete Vorkommen von *Acer pseudoplatanus*, der nach OBERDORFER (1992) im *Pruno-Fraxinetum* auf das Bergland beschränkt sein soll und weniger Überflutung als die Esche erträgt (vgl. ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), *Carpinus betulus* und *Stellaria holostea* (OBERDORFER 1992) sowie das weitgehende Fehlen von Nässezeigern wie *Alnus glutinosa*. Dadurch bestehen Übergänge zum *Stellario holostea-Carpinetum* und *Adoxo-Aceretum*, denen BUSHARDT & SUCK (2008) die hier als *Pruno-Fraxinetum* bezeichneten Vegetationstypen sogar insgesamt zuordnen. Im Rahmen der Biotopkartierung (vgl. NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH 2012) wurden die Bestände des *P–F* dem *Stellario nemorum-Alnetum glutinosae* zugeordnet.

Anhand der Krautschicht wurden die Subassoziationen *P–F allietosum* und *typicum* unterschieden.

#### ***Pruno-Fraxinetum typicum (P–Ft)***

Das *Pruno-Fraxinetum typicum* ist durch zahlreiche Trennarten von anderen Wäldern des Hainich deutlich abgrenzbar. Es überwiegen Frische- und Nährstoffzeiger der *Ranunculus ficaria*- und *Stachys sylvatica*-Gruppen wie *Festuca gigantea*, *Elymus caninus* und *Stachys sylvatica*. Die nitrophilen Arten *Galium aparine*, *Geranium robertianum*, *Lamium maculatum*, *Lapsana communis* und *Galeopsis tetrahit* kommen im Hainich auch in sich auflösenden Fichtenforsten vor (vgl. HECKNER 2012). *Stellaria holostea* und *Carpinus betulus* kennzeichnen die kolline Höhenform. Arten wie *Urtica dioica*, *Poa trivialis* und *Geum urbanum* kommen auch im Erlenbruch vor. Die Mooschicht erreicht zwar teilweise hohe Deckungen, hebt sich aber nur durch *Eurhynchium striatum* von den sonstigen Waldstandorten ab.

#### ***Pruno-Fraxinetum allietosum (P–Fa)***

Das *Pruno-Fraxinetum allietosum* ist weitaus häufiger als die typische Subassoziation und besiedelt die frühjahrsfrischen Standorte mit reicher Nährstoffversorgung, angezeigt durch die Geophyten *Aegopodium podagraria*, *Leucojum vernalis*, *Corydalis cava*, *Allium ursinum* und *Pulmonaria obscura*.

### **4.1.4 *Alnion glutinosae* (Malc. 1929) Meijer Drees 1936**

Waldgesellschaften des Verbandes *Alnion glutinosae* findet man im Untersuchungsgebiet in den 15–40 m breiten Erdfallsenken, die in der Regel in von Nordwest nach Südost verlaufenden Reihen angeordnet sind. Sie sind teilweise periodisch oder dauerhaft mit stagnierendem Wasser mit stark schwankenden Pegeln gefüllt. Konkave Senken haben kleinflächig variable Wasserstände, was das Vorkommen mehrerer Assoziationen direkt nebeneinander begünstigt. Alle Bruch- und Sumpfstandorte haben mit abnehmender Stetigkeit die Arten *Carex remota*, *C. elongata*, *Dryopteris carthusiana*, *Galium palustre*, *Veronica beccabunga*, *Athyrium filix-femina* sowie *Oxalis acetosella* und das Moos *Atrichum undulatum* gemeinsam. Die breite Streuung der Feuchteansprüche der Arten von mäßig frisch bis nass reflektiert die mosaikartigen Standortsbedingungen.

Wie FUKAREK (1961), OBERDORFER (1992) und GEIBELBRECHT-TAFERNER & WALLNÖFER (1993) unterscheiden wir je nach Wasserhaushalt drei Assoziationen der Erlenbrüche, während RENNWALD (2000) *Urtico-Alnetum* und *Hottonio-Alnetum* zu einer einzigen Assoziation, dem *Carici elongatae-Alnetum* zusammenfasst.

#### ***Urtico-Alnetum glutinosae* (Scam. 1935) Fuk. 1961 (U–A)**

Der Brennessel-Erlenbruchwald bildet den trockeneren Flügel der Bruchwälder, ist an bewegtes Wasser gebunden (vgl. ROBKOPF 1971 „*Caltha palustris-Alnus glutinosa*-Gesellschaft“ bei OBERDORFER 1992) und hat nach SCHUBERT et al. (2010) kein in Bulten und Schlenken gegliedertes Mikorelief. Die Baumschicht ist von *Alnus glutinosa* dominiert. Hinzu kommt eine schwach entwickelte Strauchschicht aus *Ribes rubrum*, *Lonicera xylosteum* und *Sambucus nigra*. In der Krautschicht kommen zahlreiche gemeinsame Trennarten mit dem *Pruno-Fraxinetum* vor, die an frische bis feuchte, nur temporär überflutete Wälder gebunden sind: *Poa trivialis*, *Urtica dioica*, *Geum urbanum*, *Rumex sanguineus*, *Ranunculus repens*, *R. ficaria*, *Ajuga reptans*, *Primula elatior*, *Deschampsia cespitosa* und *Plagiomnium undulatum*.

Bestände des *Urtico-Alnetum* im Hainich könnten auch dem *Carici remotae-Fraxinetum* (SCHUBERT et al. 2010) oder dem *Pruno-Fraxinetum* (vgl. BUSHARDT & SUCK (2008), mit-hin dem Verband der Auenwälder (*Alno-Ulmion*) zugeordnet werden (vgl. MÜLLER 1985, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Die Standorte des *Urtico-Alnetum* reagieren schwach bis mäßig sauer. Auf ihren Böden überwiegen durch die länger andauernden aeroben Phasen Ammonifikation und Nitrifikation (die mittlere Ellenberg Stickstoffzahl liegt über 6,0), humos mineralische Partien nehmen den Großteil der mosaikartigen Böden ein, aber auch geringmächtiger Bruchwaldtorf ist vorhanden.

#### ***Carici elongatae-Alnetum* Schwick. 1933 (C–A)**

Der Walzenseggen-Erlenbruchwald besiedelt anhaltend überstaute Standorte mit typischen Schlenken und von Großseggen gebildeten Bulten. In der Baumschicht kommt neben *Alnus glutinosa* untergeordnet auch *Fraxinus excelsior* vor. Im Gegensatz zum *Urtico-Alnetum* treten die nitrophilen Arten deutlich zurück, eigene Trennarten hat diese Assoziation nicht (Abb. 2).

Organische Nassböden gewinnen im Bodenmosaik zwar auf Kosten mineralischer Anteile an Bedeutung, die Gemeinsamkeiten mit dem *Pruno-Fraxinetum* sprechen jedoch für eine nährstoffreiche Bruchwald-Ausbildung, wie sie z. B. von PFADENHAUER (1969) (vgl. OBERDORFER 1992) beschrieben wurde.

#### ***Hottonio-Alnetum glutinosae* Hueck 1929 (H–A)**

Der Wasserfeder-Erlensumpfwald ist neben dem *Frangulo-Salicetum* die Gesellschaft mit den höchsten Wasserständen. Die Torfböden sind ganzjährig kaum begehbar und trocken, wenn überhaupt, nur kurz oberflächlich aus. Im Gegensatz zum *Carici elongatae-Alnetum* gibt es nur noch wenige Bulten oder Erhebungen unter Bäumen, auf denen auch gut entwickelte Vegetation vorkommt. Die lückige Baumschicht ist ausschließlich von *Alnus glutinosa* geprägt. Die von Großseggen dominierte, relativ artenarme Krautschicht zeichnet sich durch das Vorkommen von Wasserpflanzen wie *Lemna minor* und *Veronica beccabunga* aus. Arten der temporär überfluteten Wälder fehlen fast vollständig. Weitere gemeinsame Trennarten mit dem *Frangulo-Salicetum* sind *Lysimachia vulgaris*, *Dryopteris dilatata* und *Plagiothecium denticulatum*.

Die Standorte des *Hottonio-Alnetum* sind mäßig bis leicht saure und feuchte bis nasse Torfböden.





**Abb. 2.** Ein *Carici elongatae-Alnetum* Im Norden des Nationalparks Hainich (Foto: P. Wartena, 10.05.2018).

**Fig. 2.** A *Carici elongatae-Alnetum* in the north of the National Park Hainich (Photo: P. Wartena, 10.05.2018).

#### 4.1.5 *Frangulo-Salicetum cinereae* Malc 1929 (F-S)

Wenn sich der Wasserpegel länger als 16 Wochen pro Jahr mindestens 5 cm über Flurniveau befindet, dominieren Weidenbüsche oder Röhrichte (vgl. HÄRDTLE et al. 2004), die sich allenfalls durch Sukzession zu Bruchwäldern entwickeln können (vgl. OBERDORFER 1992). Bei fehlender Baumschicht ist die Strauchschicht von *Salix cinerea*, selten mit *Frangula alnus* und *Betula pubescens*, dominiert. Die relativ artenarme, von Großseggen dominierte Krautschicht ist in den lichtereren Bereichen gut entwickelt und ähnelt der des *Hottonio-Alnetum*. Dazu kommen die Nässezeiger *Oenanthe aquatica*, *Alopecurus geniculatus*, *Glyceria fluitans*, *Sphagnum squarrosum* und weitere Moose.

Die Standorte des *Frangulo-Salicetum* sind nasse, mäßig saure Torfböden. Vorkommen der auf den untersuchten Flächen vorhandenen Säurezeiger *Sphagnum squarrosum* und *Betula pendula* sind im *Frangulo-Salicetum* auf submontane Ausbildungen beschränkt (OBERDORFER 1992, GEIBELBRECHT-TAFERNER & WALLNÖFER 1993).

#### 4.1.6 *Luzulo luzuloidis-Fagetum* Meusel 1937 (L-F)

Der Hainsimsen-Rotbuchenwald kommt im Ostteil des Untersuchungsgebiets am Rande der Erlenbruch-Standorte auf dicken, wallartigen Lössauflagen vor. Die teils locker geschlossene Baumschicht ist von *Fagus sylvatica* und *Quercus petraea* dominiert, im Übergangsbereich zu den Bruchwäldern gedeiht auch *Betula pubescens*. Die Strauchschicht besteht aus Verjüngung der älteren Baumarten und *Tilia platyphyllos*. In der spärlichen

Krautschicht kommen hauptsächlich die säuretoleranten Gräser *Deschampsia flexuosa*, *Luzula luzuloides* und *Calamagrostis arundinacea* vor. Die Moosschicht weist hohe Deckungen auf und ist mit den lokalen Trennarten *Thuidium delicatulum*, *Dicranum scoparium*, *Scleropodium purum* und *Leucobryum glaucum* sowie den stark deckenden Arten *Polytrichum formosum* und *Scleropodium purum* artenreich.

Die Standorte des *Luzulo-Fagetum* sind stark versauerte, sandig schluffige Braunerden oder Parabraunerden mit mäßig frischem Wasserhaushalt. Sie sind tiefreichend basenarm, ihre Humusform ist Moder.

#### 4.2 Zeigerwerte und Artenzahlen der Sonderstandorte

Die von der Norm im Nationalpark abweichenden Sonderstandorte werden deutlich von den mittleren Ellenberg-Zeigerwerten wiedergegeben (siehe Abb. 3). Im Text werden immer die Mediane der Gesellschaften genannt.

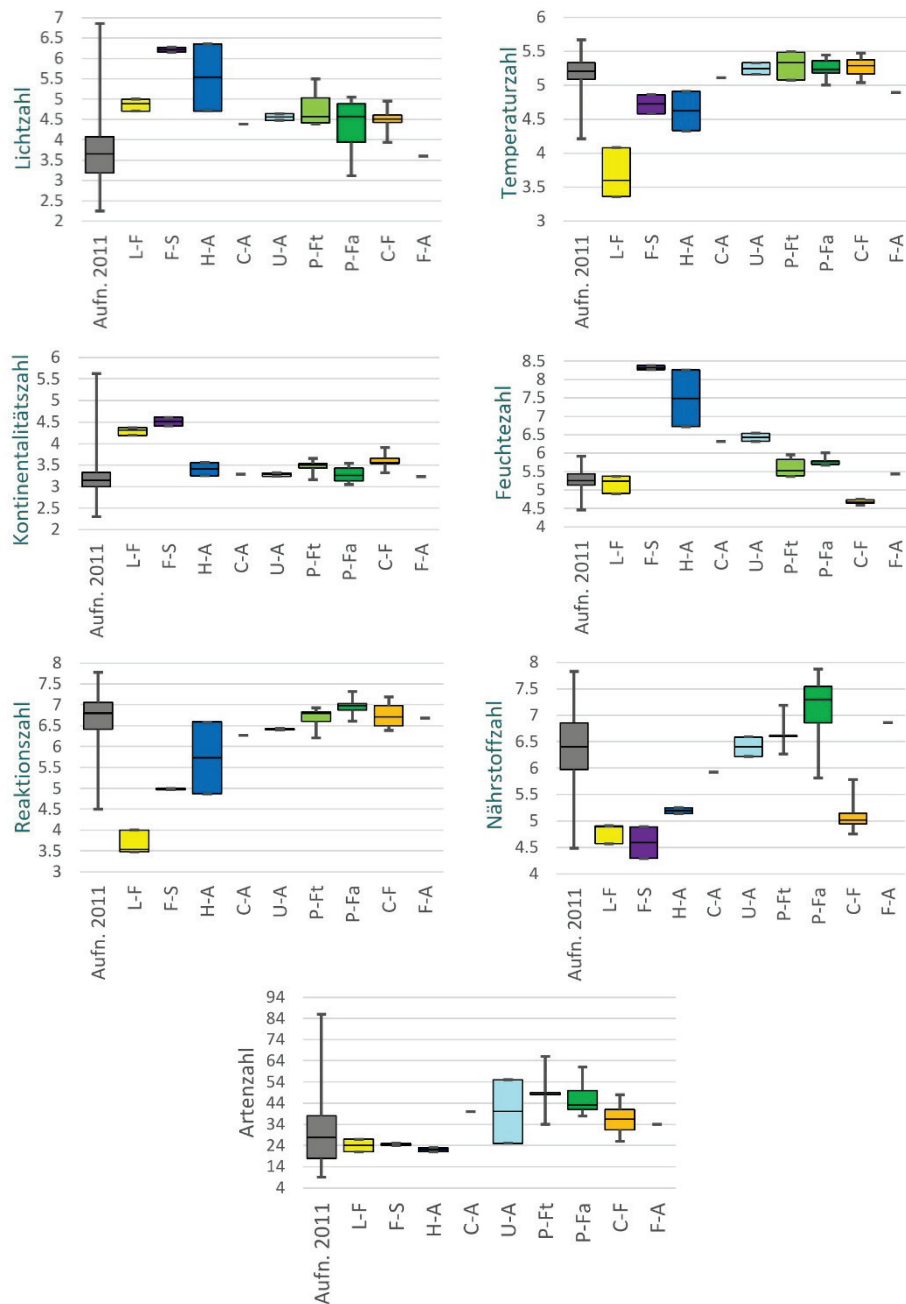
Am stärksten treten die Sonderstandorte an Hand der Feuchtezahl hervor: So finden sich die höchsten Feuchtezahlen auf Bruch- und Sumpfstandorten, beginnend beim *F-S* (8,3), abnehmend über das *H-A* (7,5) und das *U-A* (6,4) bis zum *C-A* (6,3). Die Auenwälder weisen ebenfalls deutlich frischere (5,5 *P-Ft* und 5,8 *P-Fa*) Bedingungen als die Normalstandorte (5,3) auf. Dagegen sind die Feuchtezahlen im *C-F* (4,7) deutlich niedriger als der Durchschnitt im Hainich. *F-A* und *L-F* liegen in einem ähnlichen Feuchtbereich wie die Normalstandorte.

Auch die N-Zahl differenziert die untersuchten Gesellschaften gut. Nach der Relativskala von EWALD & ZICHE (2017) liegen sie im *L-F*, *F-S* und *H-A* im mesotrophen, im *C-A* und *P-F* im eutrophen und im *U-A* sogar im stark eutrophen Bereich. Auch im *C-F* ist die N-Zahl trotz kalkreicher Böden im mesotrophen Bereich, da das sommerliche Austrocknen des Bodens die Mineralisierung hemmt (HÄRDTLE et al. 2004, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Die Reaktionszahl befindet sich auf den meisten Standorten im Bereich der Normalstandorte, wobei das *P-Fa* die höchsten Reaktionszahlen aufweist. Lediglich auf den ganzjährig hydromorphen Böden des *H-A* (5,7) und des *F-S* (5,0) sowie auf den Standorten des *L-F* (3,5) deutet die Bodenvegetation auf mäßig saure bis saure Böden hin.

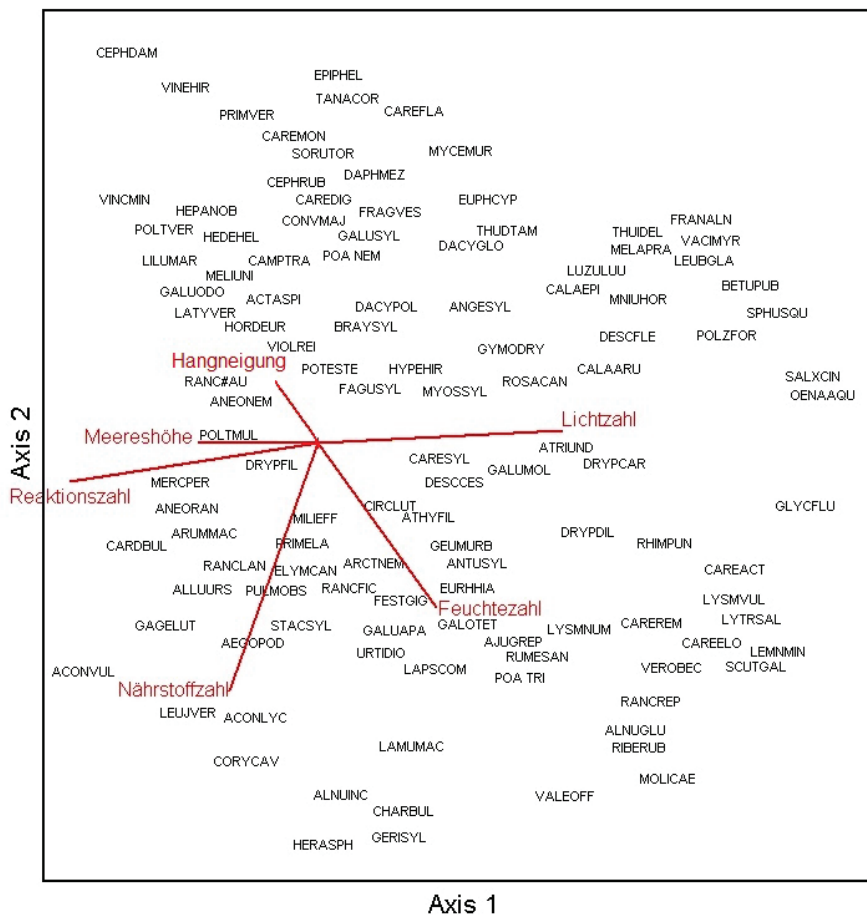
Die Lichtzahl ist auf den Sonderstandorten ebenfalls vergleichsweise hoch. Dies dürfte durch das Fehlen der schattenspendenden Buche in den Auwäldern, ihr Zurücktreten zugunsten der Traubeneiche in den *L-F* bzw. durch ihr weniger dichtes Kronendach im *C-F* bedingt sein. In den besonders nassen Flächen der Bruch- und Sumpfwälder ist die Lichtzahl aufgrund der fehlenden oder lückigen Baumschicht sehr hoch.

Die Artenzahl ist im *Pruno-Fraxinetum* mit Abstand am höchsten (49 *P-Ft*, 43 *P-Fa*). Es folgen die trockeneren Erlenbrüche *U-A* und *C-A* mit jeweils 40 Arten und die Bestände des *C-F* mit 36 Arten. Die geringste Vielfalt haben *L-F*, *H-A* und *F-S* mit 22–24 Arten zu verzeichnen und liegen damit knapp unter dem Median (28) der Normalstandorte. Die Artenzahl korreliert im Datensatz der Sonderstandorte hochsignifikant stark positiv (0,54) mit der N-Zahl und ebenfalls hochsignifikant stark positiv (0,5) mit der R-Zahl (vgl. EWALD 2003, OLDÉN et al. 2016). Mit der Lichtzahl korreliert die Artenzahl signifikant negativ (-0,36, vgl. ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Damit stehen die Sonderstandorte in deutlichem Gegensatz zu den Normalstandorten, auf denen RUMPEL et al. (2012) das Licht als positiven Faktor der Artenvielfalt, weit vor Bodenreaktion und Nährstoffversorgung, einstuften. Dieses Phänomen ist vermutlich durch die viel weitere Amplitude der Sonderstandorte bedingt.



**Abb. 3.** Boxplots der mittleren gewichteten Zeigerwerte und der Artenzahlen der Waldgesellschaften. Für Kürzel der Vegetationstypen, siehe Kapitel 4.1 und Vegetationstabellein Beilage S1.

**Fig. 3.** Boxplots of the mean weighted indicator values and the number of species of the forest communities. For abbreviations of vegetation types, see chapter 4.1 and vegetation table in Supplement S1).



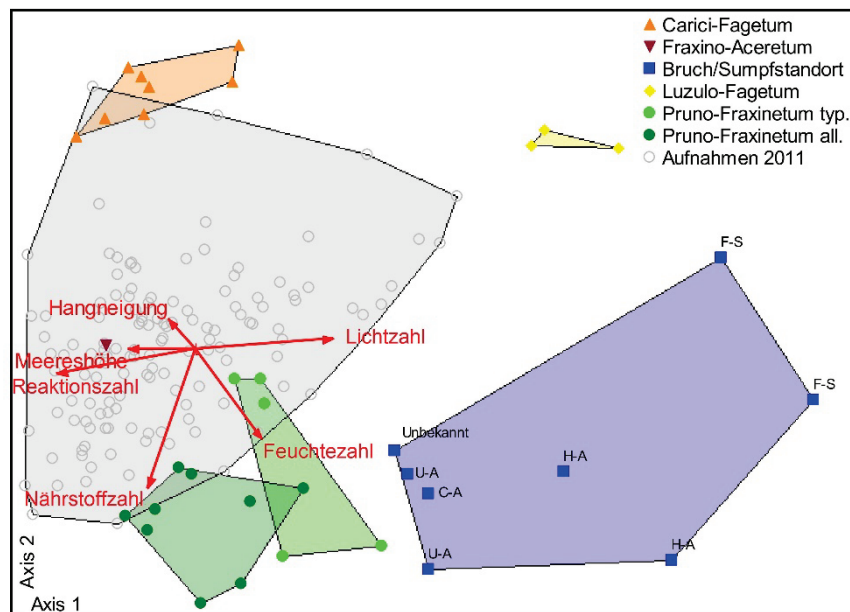
**Abb. 4.** Ordination (DCA) der Arten. Es sind nur die Trennarten der Vegetationstabelle dargestellt, die Artnamen wurden aus Gründen der Lesbarkeit leicht verschoben. Die Umweltvariablen sind ab  $R^2 = 0,1$  als Vektoren dargestellt. Ihre Länge und Richtung repräsentieren ihre Korrelation mit den DCA-Achsen.

**Fig. 4.** Ordination (DCA) of the species. Only the diagnostic species from the vegetation table are shown. The positions of the species were slightly adjusted for reasons of better legibility. The site variables are shown as vectors above a threshold of  $R^2 = 0.1$ . Their length and direction represent their correlation with the DCA-axes.

### 4.3 Die Waldgesellschaften im Ordinationsraum

DCA-Achse 1 hatte einen Eigenwert von 0,499 (Gradientenlänge 4,290), Achse 2 einen Eigenwert von 0,301 und Achse 3 einen von 0,217. Gemessen am Bestimmtheitsmaß zwischen den Sørensen-Distanzen in der Artenmatrix und im Ordinationsraum erklärt Achse 1 40,4 %, Achse 2 13,8 % und Achse 3 nur 0,6 % der im Datensatz vorkommenden Varianz. Deshalb wurden nur die Achsen 1 und 2 weiter interpretiert.

In Abbildung 4 wurden die diagnostischen Arten der Vegetationstabelle im Ordinationsraum dargestellt. Außerdem wurden die Ellenberg-Zeigerwerte in den Ordinationsraum projiziert. Anhand der Vektoren der Zeigerwerte wurde Achse 1 als Lichtangebots- und



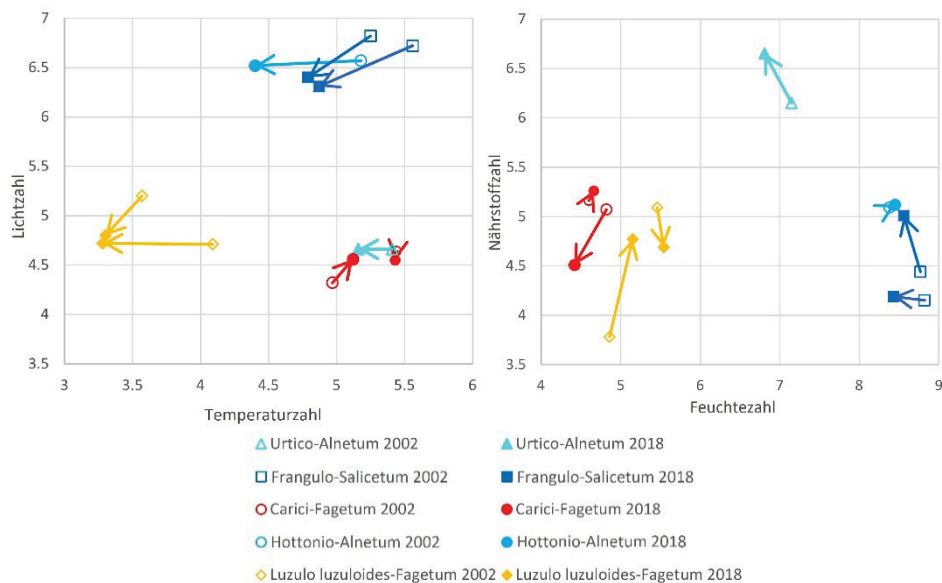
**Abb. 5.** Ordination (DCA) der Dauerbeobachtungsflächen. Die Umweltvariablen sind ab  $R^2 = 0,1$  als Vektoren dargestellt. Ihre Länge und Richtung repräsentieren ihre Korrelation mit den DCA-Achsen. U-A: *Urtico-Alnetum*, C-A: *Carici elongatae-Alnetum*, H-A: *Hottonio-Alnetum*, F-S: *Frangulo-Salicetum*.

**Fig. 5.** DCA of the permanent plots. The site variables are shown as vectors above a threshold of  $R^2=0.1$ . Their length and direction represent their correlation with the DCA-axes; U-A: *Urtico-Alnetum*, C-A: *Carici elongatae-Alnetum*, H-A: *Hottonio-Alnetum*, F-S: *Frangulo-Salicetum*.

Bodenreaktionsgradient interpretiert. Achse 2 scheint vor allem die Nährstoff- und Bodenfeuchteverhältnisse wiederzugeben. An den Vektoren der Umweltvariablen Meereshöhe und Hangneigung wird deutlich, dass auch diese schwach mit der Artenverteilung korrelieren. Die Hangneigung verläuft entgegen der Richtung des Bodenfeuchte-Vektors.

In Abbildung 5 wurden die festgestellten Waldgesellschaften im Ordinationsraum dargestellt. Zunächst fällt auf, dass die untersuchten Sonderstandorte rings um die Aufnahmen von 2011 herum angeordnet sind und sich mit diesen nur wenig überschneiden. Die Positionen der DBF ähneln meist stark den Positionen ihrer wichtigsten Charakterarten aus Abbildung 4. Die DBF, die dem C-F zugeordnet wurden, befinden sich in der linken oberen Ecke im trockenen, nährstoffarmen Bereich. Bei den Aufnahmen aus dem Jahr 2011, die sich mit diesen teilweise überschneiden, handelt es sich ebenfalls um Exemplare des *Carici-Fagetum*.

Einen klar abgrenzbaren Cluster bilden rechts oben (sauer, nährstoffarm, viel Licht) Aufnahmen des L-F. Bei den nahe stehenden DBF aus 2011 handelt es sich um Fichtenforste, die mit dem L-F die Humusform Rohhumus gemeinsam haben. Unten angrenzend folgen die Bruch- und Sumpfstandorte, deren vier Assoziationen mit je ein bis zwei Vertretern in Abbildung 5 eine weit streuende Gruppe bilden. U-A und C-A überschneiden sich vollständig, was auf geringe Unterschiede hindeutet. Mit dieser Ausnahme lassen sich die Bruch- und Sumpfstandorte jedoch über einen schräg verlaufenden Gradienten von Lichtangebot, Reaktion und Nährstoffverfügbarkeit anordnen. Selbst P-Ft und P-Fa sind im Diagramm klar getrennt.



**Abb. 6.** Veränderungen ausgewählter Zeigerwerte auf den Dauerbeobachtungsflächen.

**Fig. 6.** Alterations of selected indicator values in the quasi permanent plots.

## 4.4 Zeitliche Dynamik

### 4.4.1 Veränderungen der Zeigerwerte

Auf den acht Flächen, die bereits 2002 aufgenommen waren, wurden leichte Änderungen der Zeigerwerte festgestellt (Abb. 6), von denen jedoch nur die Abnahme der T-Zahl signifikant war. Im Hainich könnte die Abnahme der Temperaturzahl durch das Abkühlen des Waldinnenklimas in Folge der Ausbreitung der Buche und des höheren Kronenschlusses (vgl. EHRHARDT 1988, RUMPEL et al. 2012) bedingt sein (vgl. DE FRENNE et al. 2013). Auf die weitgehend buchenfreien Sonderstandorte in Tälchen und Erdfallsenken könnte sich dies indirekt durch Abfluss der im Kronenraum der großflächigen Buchenbestände gebildeten kühlen Luft (vgl. WILMERS & ELLENBERG 1986) ausgewirkt haben.

Die übrigen Zeigerwerte weisen dagegen keine signifikanten Änderungen auf. Deutlich erkennbar ist allerdings, dass die leichte Abnahme der Feuchtezahl im *F-S* mit einer Erhöhung der N-Zahl einhergeht. Neben einer Senkung des Wasserspiegels (Trockensommer 2018) könnte auch eine minimal veränderte Lage der DBF dafür verantwortlich sein.

### 4.4.2 Veränderungen auf Artenebene

Auch die Gesamtartenzahl veränderte sich nicht signifikant, stieg aber im Durchschnitt von 29 auf 32 Arten pro Fläche an. Bei kaum gesunkener Anzahl der Gefäßpflanzen (-2 Arten) ist dafür die starke Erhöhung der Anzahl der Moose von 13 auf 35 Arten verantwortlich. Ein Anstieg der Moosvielfalt wurde ebenfalls von RUMPEL et al. (2012) beobachtet, die als mögliche Gründe dafür standortsökologische Veränderungen oder aber die Alterung der Bestände vorschlugen. In beiden Fällen sind Effekte der wechselnden Bearbeiter auf die erhobenen Daten zur Moosvielfalt nicht auszuschließen.

Auf die Veränderungen der einzelnen Arten kann hier nur knapp eingegangen werden. Eine Art, die auf fast allen Flächen neu hinzukam, ist *Brachythecium rutabulum*. Das Kühle anzeigende *Mnium hornum* kam ebenfalls hinzu (*F–S*) oder wies höhere Deckungen auf (*L–F*). Im *L–F* nahm die Artenzahl nicht signifikant um durchschnittlich 11 Arten ab (Verschwinden von *Calluna vulgaris*, *Pyrola minor*, *Arctium nemorosum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis polygama* und *Hieracium sabaudum*).

Im *U–A* stieg die Artenzahl von 35 auf 52 Arten. Hinzu kamen zahlreiche nitrophile Arten wie *Galium aparine*, *Moehringia trinervia* und *Poa trivialis*, was auf Austrocknung und Mineralisation hindeutet. Gleichzeitig kamen aber auch Feuchtezeiger wie *Scutellaria galericulata*, *Veronica beccabunga* und *Deschampsia cespitosa* hinzu. Die Deckungszunahme von *Poa trivialis* und *Carex remota* könnte durch den Einfluss des Schwarzwildes entstanden sein (vgl. ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Dieser wird meist als phytodiversitätsfördernd gesehen, da er durch das Durchwühlen des Bodens diverse ökologische Nischen schafft (vgl. ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Zu häufiges und intensives Wühlen des Schwarzwildes kann allerdings auch zum Verarmen der Krautschicht führen (vgl. BRATTON 1975). Dies ist in einigen der untersuchten Flächen durchaus denkbar, da nicht nur zahlreiche frische, sondern auch ältere Wühlspuren gefunden wurden. Die vereinzelt vorkommenden Erlenbrüche stellen, wenn sich der Wasserspiegel bis auf Flurniveau gesenkt hat, ein passendes Habitat dar, in dem das Schwarzwild Nahrung wie Wasserpflanzen oder Insekten und schlammige Stellen als Suhlen findet (vgl. HENNIG 1994). Der Schwarzwildbestand wurde für das Jahr der Aufnahmen auf etwa 12 Wildschweine/100 ha beziffert (vgl. KLAMM 2018).

## Danksagung

Die Arbeit wurde von Andres Henkel von der Nationalparkverwaltung umfassend unterstützt. Dank gebührt auch Manfred Grossmann, Hagen Grünberg, Dr. Jan Eckstein und Dr. Heiko Korsch für die Unterstützung der Pflanzenbestimmung.

## Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Artikel

P.W. arbeitete als Hauptakteur an allen Bereichen der Studie. J.E. unterstützte P.W. bei der Planung der Studie und der Datenauswertung. Beide Autoren diskutierten die Ergebnisse und überarbeiteten das von P.W. verfasste Manuskript.

## ORCID*s*

Jörg Ewald  <https://orcid.org/0000-0002-2758-9324>

## Beilagen

**Beilage S1.** Vegetationstabelle aus Frühjahrs- und Sommerdaten.

**Supplement S1.** Relevé table with spring- and summertime-data.

## Literatur

- ARBEITSKREIS FORSTEINRICHTUNG (2016): Forstliche Standortsaufnahme. Begriffe, Definitionen, Einteilungen, Kennzeichnungen, Erläuterungen. 7. Aufl. – IHW-Verlag, Eching bei München. 400 pp.
- BRATTON, S.P. (1975): The effect of the European wild boar, *Sus scrofa*, on Gray Beech Forest in the Great Smoky Mountains. – Ecology 56: 1356–1366.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1964): Pflanzensoziologie. 3. Aufl. – Springer, Wien: 865 pp.
- BUSHARDT, M. & SUCK, R. (2008): Potentielle Natürliche Vegetation Thüringens. – Schriftenr. Thüring. Landesanst. Umwelt Geol. Nr. 78: 139 pp.
- DE FRENNE, P., RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ, F., COOMES, D.A. ... VERHEYEN, K. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. – Proc. Nat. Acad. Sci. 110: 18561–18565.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. Grundlagen und Methoden. – Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- EHMKE, W. (2005): Die Orchideen im hessischen Westtaunus. – Geobot. Kolloqu. 18: 9–16.
- EHRHARDT, O. (1988): Der Strahlungshaushalt eines Buchenwaldes und dessen Abwandlung während der verschiedenen phänologischen Entwicklungsphasen. – Ber. Forschungszentrums Waldökosysteme, Univ. Göttingen, Reihe A, Bd 45: 1–170.
- 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. – Scr. Geobot. 18: 1–262.
- EWALD, J. (2003): The calcareous riddle: Why are there so many calciphilous species in the central European flora? – Folia Geobot. 38: 357–366.
- EWALD, J., TÜRK, W. & WALENTOWSKI, H. (2001): Ableitung von Waldgesellschaften auf Grundlage eines vegetationskundlichen Dauerbeobachtungsflächennetzes im Nationalpark Hainich – Unveröffentl. Studie im Auftrag der Nationalparkverwaltung Hainich: 39 pp.
- EWALD, J. & ZICHE, D. (2017): Giving meaning to Ellenberg nutrient values: National Forest Soil Inventory yields frequency-based scaling. – Appl. Veg. Sci. 20: 115–123.
- FUKAREK, F. (1961): Die Vegetation des Darß und ihre Geschichte. – Fischer, Jena: 321 pp.
- GEIBELBRECHT-TAFERNER, L. & WALLNÖFER, S. (1993): *Alnetea glutinosae*. – In: MUCINA, L., GRABHERR, G. & WALLNÖFER, S. (Eds.): Die Pflanzengesellschaften Österreichs: 26–44. Fischer, Jena.
- GROSSMANN, M., JOHN, U. & PORADA, H.T. (Ed.) (2018): Der Hainich. – Böhlau, Köln/Weimar: 486 pp.
- GROSSMANN, M., KLAUS, S. & STEPHAN, T. (2014): Nationalpark Hainich. Weltnaturerbe in Thüringen. – Natur+Text, Rangsdorf: 156 pp.
- HÄRDTLE, W., EWALD, J. & HÖLZEL, N. (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. – Ulmer, Stuttgart: 252 pp.
- HECKNER, M. (2012): Waldgesellschaften im Dauerbeobachtungsnetz des Nationalparks Hainich. – Bachelorarbeit, Freising: 25 pp.
- HENNEKENS, S.M. & SCHAMINÉE, J.H.J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. – J. Veg. Sci. 12: 589–591.
- HENNIG, R. (1994): Schwarzwild: Biologie – Verhalten – Hege und Jagd. 4. Aufl. – BLV, München: 238 pp.
- HIEKEL, W., FRITZLAR, F., NÖLLERT, A. & WESTHUS, W. (2004): Die Naturräume Thüringens. – Naturschutzreport 21: 1–384.
- JANSEN, F. & DENGLER, J. (2008): GermanSL. Eine universelle taxonomische Referenzliste für Vegetationsdatenbanken in Deutschland. – Tuexenia 28: 239–253.
- KLAMM, A. (2018): Schwarzwildforschung im Hainich – 06. Newsletter, Dezember 2018. – URL: <https://www.schwarzwild-hainich.de/aktuelles.htm> [Zugriff am 21.06.2019].
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 34: 1–519.
- LEPŠ, J. & ŠMILAUER, T. (2003): Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. – Cambridge University Press, Cambridge: 110 pp.
- LEYER, I. & WESCHE, K. (2008): Multivariate Statistik in der Ökologie. – Springer, Berlin: 221 pp.



- LONDO, G. (1975): Dezimalskala für die vegetationskundliche Aufnahme von Dauerquadraten. – In: SCHMIDT, W. (Ed.): Sukzessionsforschung. IVV-Symposium Rinteln, 16.–19. 4. 1973: 613–617. Cramer, Vaduz.
- MÜLLER, T. (1985): Das *Ribeso sylvestris Fraxinetum* Lemée 1937 corr. Pass. 1958 in Südwestdeutschland. – *Tuexenia* 5: 395–412.
- NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH (2008): Wälder im Nationalpark Hainich. Ergebnisse der 1. permanenten Stichprobeninventur 1999–2001. – *Erforschen* 1: 1–82.
- NATIONALPARKVERWALTUNG HAINICH (2011): Artenbericht 2010. Tiere, Pflanzen und Pilze im Nationalpark Hainich. Kenntnisstand zum 31.12.2010. – unveröffentlicht.
- NATIONALPARK-VERWALTUNG HAINICH (2012): Waldentwicklung im Nationalpark Hainich. Ergebnisse der ersten Wiederholung der Waldbiotopkartierung, Waldinventur und der Aufnahme der vegetationskundlichen Dauerbeobachtungsflächen. – *Erforschen* 3: 1–166.
- OBERDORFER, E. (1992): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. Teil IV. Wälder und Gebüsche. 2. Aufl. – Fischer, Jena: 282 pp. (Textband) + 580 pp. (Tabellenband).
- OLDÉN, A., RAATIKAINEN, K.J., TERVONEN, K. & HALME, P. (2016): Grazing and soil pH are biodiversity drivers of vascular plants and bryophytes in boreal wood-pastures. – *Agric. Ecosyst. Environ.* 222: 171–184.
- PECK, J.E. (2011): Fast, easy, and publication-quality ecological analyses with PC-ORD. – *Bul. Ecol. Soc. Am.* 92: 298–302.
- PFADENHAUER, J. (1969): Edellaubholzreiche Wälder im Jungmoränengebiet des bayerischen Alpenvorlandes und in den bayerischen Alpen. – *Diss. Bot.* 3: 1–212.
- PIGNATTI, S., BIANCO, P., FANELLI, G., GUARINO, R., PETERSEN, J. & TESCAROLLO, P. (2001): Reliability and effectiveness of Ellenberg's indices in checking flora and vegetation changes induced by climatic variations. – In: WALTHER, G.-R., BURGA, C.A. & EDWARDS, P.J. (Eds.): "Fingerprints" of climate change. Adapted behaviour and shifting species ranges: 281–300. Kluwer Academic, Plenum Publishers, New York, London.
- RENNWALD, E. (2000): Verzeichnis und Rote Liste der Pflanzengesellschaften Deutschlands. – *Schriftenr. Vegetationskd.* 35: 1–800.
- ROEDER, H., FISCHER, A. & KLOECK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im *Luzulo-Fagetum* der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. – *Forstwiss. Centralbl.* 115: 321–335.
- ROBKOPF, G. (1971): Pflanzengesellschaften der Talmoore an der Schwarzen und Weißen Lauer im Oberpfälzer Jura. – *Hoppea* 28: 3–115.
- RUMPEL, A., HECKNER, M., WALENTOWSKI, H. & EWALD, J. (2012): Vegetationskundliche Dauerbeobachtungsflächen im Nationalpark Hainich und deren Entwicklungsdynamik 2000–2011. Langfassung des gleichnamigen Kapitels – In: NATIONALPARK HAINICH (Hrsg.): Waldentwicklung im Nationalpark Hainich. *Erforschen*: 3: 120–143.
- SCHAFFERS, A.P. & SÝKORA, K.V. (2000): Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. – *J. Veg. Sci.* 11: 225–244.
- SCHUBERT, R., HILBIG, W. & KLOTZ, S. (2010): Bestimmungsbuch der Pflanzengesellschaften Deutschlands. 2. Aufl. – Spektrum, Heidelberg: 472 pp.
- WAMELINK, G.W.W., JOOSTEN, V., VAN DOBBEN, H.F. & BERENDSE, F. (2002): Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements. – *J. Veg. Sci.* 13: 269–278.
- WESTHUS, W., HEINRICH, W., KLOTZ, S., KORSCH, H., MARSTALLER, R., PFÜTZENREUTER, S. & SAMIETZ, R. (1993): Die Pflanzengesellschaften Thüringens – Gefährdung und Schutz. – *Naturschutzreport Jena* 6 (1): 5–257.
- WILMERS, F. & ELLENBERG, H. (1986): Allgemeinklima und Bestandesklima. – In: ELLENBERG, H., MAYER, R. & SCHAUERMANN, J. (Eds.): *Ökosystemforschung - Ergebnisse des Solling-Projektes*: 61–76. Ulmer, Stuttgart.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 pp.



