

37 Jahre Dauerflächenuntersuchungen in einem Kalkbuchenwald – eine Zeitreihe 1980–2001–2016

37 years of permanent plot research within a calcareous beech forest – a time series 1980–2001–2016

Hartmut Dierschke^{1,*} & Thomas Becker^{2, orcid}

¹*Abt. Vegetationsanalyse und Phytodiversität, Albrecht-von-Haller-Institut für Pflanzenwissenschaften,
Universität Göttingen, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany;*

²*Geobotanik, Raum- und Umweltwissenschaften, Universität Trier, Behringstr. 21,
54296 Trier, Germany*

*Korrespondierender Autor, E-Mail: hdiersc@gwdg.de

Zusammenfassung

Im Rahmen eines Ökosystem-Forschungsprojektes in der Nähe von Göttingen wurden 1980 auf fest markierten Flächen eines artenreichen Kalkbuchenwaldes (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) 41 Vegetationsaufnahmen gemacht, in den Jahren 2001 und 2016 wiederholt und nun als Zeitreihe verglichen. In allen Schichten wurden signifikante Veränderungen von Struktur und Artenzusammensetzung festgestellt. Nach hohen Deckungsgraden einzelner krautiger Arten wurden 1980 verschiedene Dominanztypen (DT) unterschieden. Die unterschiedliche Zuordnung der 41 Aufnahmen im Zeitverlauf zu diesen DT wies bereits auf strukturelle Veränderungen hin. Vor allem der zunächst bestimmende *Mercurialis perennis*-DT hat sich zum *Allium ursinum*- oder *Anemone nemorosa*-DT hin verschoben (Tab. 1–2). Im Gesamtvergleich (Tab. 3–4) zeigen sich weitere strukturelle und floristische Veränderungen. Die von *Fagus sylvatica* beherrschte Baumschicht entwickelte ein dichteres Kronendach. Die Einzäunung der gesamten Untersuchungsfläche leitete wegen Ausschluss des Wildverbisses die Ausbildung einer Strauchschicht, vorwiegend aus Jungbäumen ein. Die statistisch ausgewerteten Veränderungen in der Krautschicht ergaben Artengruppen unterschiedlicher Dynamik: 15 Gewinner, 20 Verlierer und 18 konstante Arten. Ein Literaturvergleich zeigt teilweise sehr ähnliche Ergebnisse (Tab. 5). Die Gesamtartenzahl aller Flächen nahm von 1980 bis 2016 von 63 auf 58 ab. Funktionelle Eigenschaften (Lebensformen, Blattausdauer; Abb. 2–3) zeigen nur geringe Veränderungen. Fast alle Krautigen gehören zu Artengruppen mit starker Waldbindung (Abb. 3). Die Auswertung ökologischer Zeigerwerte (Abb. 4) lässt die Entwicklung zu einem stärker schattigen und luftfeuchten Mikroklima vermuten. Eine Gradientenanalyse (NMDS) zeigt ebenfalls deutliche zeitliche Veränderungen (Abb. 5). Als Hauptursache der Vegetationsveränderungen wird die langzeitige Forstgeschichte angenommen, d. h. der Übergang von extensiver Mittelwald- zu Hochwaldwirtschaft innerhalb von etwa 100 Jahren. Der Klimawandel ist derzeit vor allem in der Verfrühung und Verlängerung der Frühlings-Phänophasen erkennbar und hat u. a. die Frühlingsgeophyten gefördert. Die oft beschriebenen Eutrophierungswirkungen durch atmosphärische N-Einträge scheinen hier hingegen keine größere Rolle zu spielen. Trotz sich wandelnder Umweltbedingungen in fast 40 Jahren hat sich die grundlegende Struktur und Artenzusammensetzung des Bestandes bisher kaum verändert.

Abstract

In 1980, within an ecosystem research project nearby Göttingen 41 vegetation relevés have been made on permanently marked plots within a calcareous beech forest (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*). These relevés have been repeated in 2001 and 2016 and were now analysed as a time series. In all vegetation layers significant changes could be found. In 1980 different dominance types (DT) were defined by high coverage of single plant species of the herb layer. The different allocation of the relevés to these DT over time indicated structural changes. Especially the 1980 prevalent *Mercurialis perennis*-DT shifted to the *Allium ursinum*- or *Anemone nemorosa*-DT (Table 1–2). The total comparison (Table 3–4) shows further structural and floristic changes. The tree layer, dominated by *Fagus sylvatica*, developed a denser canopy. Fencing of the total research area initiated the establishment of a shrub layer, mainly consisting of young trees. The statistically evaluated changes in the herb layer resulted in species groups of different dynamics: 15 winners, 20 losers and 18 constant species. Comparisons with literature data show partly similar results (Table 5). The total species number of all relevés decreased from 63 to 58. Functional traits (life form, leave longevity; Fig. 2–3) changed only slightly. Almost all herbaceous plants have a strong forest affinity (Fig. 3). The evaluation of ecological indicator values (Fig. 4) suggests the development of a more shady and humid microclimate. An ordination (NMDS; Fig. 5) also shows a clear floristic change over time. As the main driver for vegetation changes the forest history is considered, i.e. the change from a coppice-with-standards to high forest management since about 100 years. Climate change is especially recognizable by earlier beginning and longer lasting of spring phenophases, among others promoting spring geophytes. The often described eutrophication by atmospheric nitrogen input, however, seems to be not very important. Despite of changing ecological conditions within almost 40 years no basic structural-floristic changes can be observed.

Keywords: climate change, ecological indicator values, eutrophication, floristic changes, forest management, functional traits, herbaceous layer, *Hordelymo-Fagetum*, microclimate, permanent plots, phenophases, temperate deciduous forest

1. Einleitung

Langzeitige Betrachtungen zur Vegetationsdynamik sind in letzter Zeit geradezu in Mode gekommen. Der Aufschwung der Pflanzensoziologie nach dem 2. Weltkrieg ergab seit den 1950er Jahren rasch zunehmend in Mitteleuropa zahlreiche Vegetationsaufnahmen, die heute wertvolle Zeugnisse früherer Vegetationszustände darstellen (s. auch HÉDL et al. 2017). Alte Aufnahmen sind allerdings oft ohne klaren Ortsbezug, ihre Flächen dann bestenfalls grob lokalisierbar. Hier helfen am ehesten „Quasi-Dauerflächen“ (FISCHER 1999, KAPFER et al. 2017), indem in etwa die alten Flächen rekonstruiert oder im selben Gebiet neu eine vergleichbare Zahl von Aufnahmen erhoben werden. Zunächst lassen sich im Vergleich zu aktuellen Erfassungen direkt Veränderungen von Struktur und Artenzusammensetzung feststellen, die dann weiter über den Arten zugerechnete Attribute wie Wuchs- und Lebensformen, Waldbindung oder ökologische Zeigerwerte interpretierbar sind.

Inzwischen gibt es aus alten Laubwäldern einzelner Gebiete zahlreiche solcher Zeitvergleiche, und es lassen sich damit auch breitere Analysen durchführen. So hat ein größeres Autorenteam in wechselnder Zusammensetzung verschiedene Metaanalysen großer Datensätze publiziert, vorwiegend auf Europa bezogen (VERHEYEN et al. 2012, 2018, DE FRENNE et al. 2013, BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2015, PERRING et al. 2018a u. a.).

Auch in Laubwäldern Südniedersachsens, meist in der weiteren Umgebung von Göttingen, sind vor allem auf Quasi-Dauerflächen solche vergleichenden Arbeiten durchgeführt worden. Der längste Aufnahmevergleich geht bis 1950 (SCHMIDT & HEINRICHS 2017: 66 Jahre) bzw. 1955 zurück (HEINRICHS et al. 2012, SCHMIDT & HEINRICHS 2015,

HEINRICHS & SCHMIDT 2017). Auch bei HEINRICHS et al. (2014) wurden 50 Jahre alte Aufnahmen aktuellen Wiederholungen gegenüber gestellt. Eine wichtige historische Quelle hierfür ist die Dissertation von WINTERHOFF (1963), der seit den 1950er Jahren den Göttinger Wald pflanzensoziologisch erfasst hat. BECKER et al. (2017) verglichen Aufnahmen verwandter Wälder auf der Westseite des Leinetales von 1970 und 2011. Auch von bodensauren Wäldern des benachbarten Solling gibt es ähnliche Vergleiche (SCHMIDT et al. 2008, FÖRSTER et al. 2017).

Hier fügt sich auch unsere vorliegende Arbeit ein. Für das interdisziplinäre Forschungsprojekt „Ökosysteme auf Kalkgestein“ der Universität Göttingen wurde 1980 im Göttinger Wald ein 12 ha großes Buchenwaldgebiet eingezäunt und dauerhaft in einem 10×10 m-Raster ausgepflockt. Hier und im Umfeld wurden 1980 78 Vegetationsaufnahmen nach der Methode von Braun-Blanquet gemacht (DIERSCHKE & SONG 1982a, b). Außerdem ergab sich die Möglichkeit, einen größeren Bereich als unbeeinflusste „Tabufläche“ auszuweisen. In einem 390 m langen West-Ost-Transekt wurden dort insgesamt 281 10×10 m-Quadrate (2,81 ha) dauerhaft markiert und alle 10 Jahre von 1981 bis 2011 insgesamt viermal genau erfasst und kartiert (DIERSCHKE 1989a, 2003, 2004, 2013, DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Daneben wurden seit 1982 feinstrukturelle Daten der Krautschicht in mehreren Dauerkleintransekten mit 1×1 m-Quadraten erhoben (DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2003, HEINRICHS et al. 2018). Weiter ergaben pflanzenphänologische Dauerflächen seit 1981 grundlegende und spezielle Erkenntnisse über den jahreszeitlichen Wandel von Laubwäldern (DIERSCHKE 1982, 1989a, 2000, 2003, 2016, DIERSCHKE & BRÜNN 1993, HEINRICHS et al. 2018), schließlich auch zu Auswirkungen des seit Ende der 1980er Jahre erkennbaren Klimawandels (DIERSCHKE 2000, 2013, HEINRICHS et al. 2018). In diesem Zusammenhang standen ebenfalls Beobachtungen zur Ausbreitung und zum Emporklettern an Buchenstämmen von *Hedera helix* (DIERSCHKE 2005, 2013). Wichtige Ergebnisse einiger anderer Arbeitsgruppen wurden in einem umfangreichen Buch publiziert (BRUMME & KHANNA 2009a).

Diese langjährigen Untersuchungen waren vor allem durch die Nähe zu Göttingen möglich. So wurden auch die anfangs gemachten Vegetationsaufnahmen in eingeschränktem Rahmen seit 1980 zweimal (2001, 2016) wiederholt. Für 2001 gibt es bereits eine Auswertung von 42 Aufnahmen (DIERSCHKE 2009). Eine Verarbeitung der 2016 erneut gemachten 41 Aufnahmen wird hier vorgestellt.

Im Zusammenhang mit den oben angeführten Langzeitvergleichen bilden unsere Ergebnisse eher einen Sonderfall: das dauerhaft markierte 10×10 m-Raster der Gesamtfläche ermöglichte Wiederholungserhebungen auf genau gleichen Flächen und damit sehr exakte Ergebnisse und Vergleichsmöglichkeiten. Es handelt sich also um echte Dauerflächen, und mit drei Aufnahmejahren liegt zudem eine echte Zeitreihe vor.

Für den aktuellen Vergleich sind folgende Fragen vorrangig von Interesse: (1) Wie hat sich die Vegetation einer seit den 1960er Jahren nicht mehr forstlich genutzten Buchenwaldfläche innerhalb von 37 Jahren verändert? (2) Inwiefern decken sich die eigenen Erhebungen mit Ergebnisse aus benachbarten Gebiete? (3) Welche Ursachen sind für die festgestellten Vegetationsveränderungen wahrscheinlich?

2. Untersuchungsgebiet

Die untersuchte 12 ha große Buchenwaldfläche ist ein typischer Ausschnitt südnieder-sächsischer artenreicher Laubwälder auf Kalkgestein. Sie liegt östlich von Göttingen (TK 25: 4426 Waake, SW-Quadrant: N51° 32' E10° 03') am östlichen Rand eines etwa 420 m hohen Muschelkalkplateaus des Göttinger Waldes (s. auch MEESENBURG & BRUMME 2009) in einem heute 145–150 Jahre alten Kalkbuchenwald unter subozeanisch-submontanem Klimaeinfluss (mittl. Jahrestemp. 7,4 °C, 709 mm Jahresniederschlag; PANFEROW et al. 2009). 1980 wurde die Gesamtfläche eingezäunt. Der hohe Zaun war zunächst wilddicht, wies aber später immer wieder Lücken auf, so dass einige Rehe und Wildschweine zeitweise Zugang fanden.

Mindestens seit dem Mittelalter war das Gebiet dauerhaft von allerdings stark über-nutztem Wald bedeckt (s. auch WINTERHOFF 1963, BARTSCH & RÖHRIG 2009, SCHMIDT 2009, SCHMIDT & HEINRICHS 2015). Lange herrschte die übliche Mittelwaldwirtschaft, begleitet von Waldweide und vielleicht auch Streuentnahme, was zur Auflichtung der Bestände und zu Bodendegradation führte. Ab Mitte des 19. Jahrhunderts ging man zur Hochwaldbewirtschaftung über. *Fagus sylvatica* kam zur Vorherrschaft, und nach Ein-führung der Holzentnahme mit nur noch kleinen Auflichtungen seit den 1920er Jahren (MÖLDER et al. 2014) entstand ein Buchen-Hallenwald. Schon seit den 1960er Jahren waren auf der Fläche wegen sich ausbreitendem Buchenschleimfluss forstliche Eingriffe unter-blieben (SCHMIDT 2009), so dass schon 1980 ein wenig gestörter, ausgewachsener Buchen-Hochwald vorlag. Er entspricht der Optimal- bis Terminalphase, die in solchen Wäldern meist sehr langlebig sind (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). In den 37 Beobachtungsjahren wurden bei Stürmen auf der Gesamtfläche nur einzelne hohe Bäume, vor allem Buchen und Spitzahorne, oft mitsamt ihrem Wurzelteller umgeworfen; die Kronenlücken haben sich bald wieder geschlossen. Dagegen sind die anfangs noch häufigeren kleineren Bäume einer sehr lockeren zweiten Baumschicht (s. DIERSCHKE & BRÜNN 1993) inzwischen weithin abgestor-ben und nur noch durch Stubben und Totholzreste erkennbar. Viele Arten der Krautschicht sind Zeiger für historisch alte, kontinuierliche Waldstandorte, wie sie für das nordwest-deutsche Hügel- und Bergland typisch sind (WULF 2003, SCHMIDT et al. 2009, 2014). Der Eindruck der Naturnähe wird noch unterstützt durch die Tatsache, dass im Gesamtgebiet lichtbedürftigere Störungszeiger fast ganz fehlen (s. auch SCHMIDT 2012). Auch die Samen-bank scheint von ihnen weitgehend frei zu sein; selbst größere Wurzelteller und ältere Bodenlöcher von Baumwürfen sind bestenfalls von Waldpflanzen bewachsen. In dem recht weit vom nächsten Offenland entfernten Wald hat sich also ein relativ geschlossener Arten-pool ausgebildet (DIERSCHKE 2013).

Der gesamte artenreiche Waldbestand des Gebietes kann als bodenfrischer Kalkbuchen-wald eingeordnet werden, wie er für weite Gebiete mit Kalkböden im nördlichen Mittel-europa typisch ist (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Pflanzensoziologisch gehört er zum *Hordelymo-Fagetum* Kuhn 1937. Er wird in der Region neben *Hordelymus europaeus* besonders gut durch *Anemone ranunculoides*, *Arum maculatum* und *Mercurialis perennis* charakterisiert (DIERSCHKE 1989b). Weitere diagnostische Arten sind u. a. *Asarum europae-um*, *Lathyrus vernus*, *Lilium martagon*, *Ranunculus auricomus* agg. und *Crataegus laevi-gata*-Jungwuchs. Damit gehört der Waldbestand zum *H.-F. lathyretosum*.

3. Methoden

Von den zu Beginn gemachten 78 Vegetationsaufnahmen wurden 2001 42 wiederholt, von denen 2016 erneut 41 aufgenommen werden konnten. Die Aufnahmetermine richteten sich vor allem nach der phänologischen Entwicklung der artenreichen Krautschicht. Die Erstaufnahme vor allem der Frühlingsblüher erfolgte in der *Acer platanoides-Anemone nemorosa*-Phänophase (Beginn des Erstfrühlings; s. DIERSCHKE 1982). Die Hauptaufnahme aller Arten der Krautschicht erfolgte in der *Fagus-Galeobdolon*-Phase (Vollfrühling) und kurz danach, mit optimaler Entwicklung der Krautschicht, z. B. auch von *Allium ursinum*. In einem dritten Durchgang im Hochsommer (*Clematis vitalba-Galium sylvaticum*-Phase) mit voller Erfassung der Gehölze konnten auch die Sommerpflanzen am Boden genau abgeschätzt werden, die zuvor teilweise von *Allium ursinum* überdeckt waren.

Geschätzt wurde jeweils die Gesamtdeckung der Baum-, Strauch- und Krautschicht in Prozent (eine Kryptogamenschicht war nicht vorhanden) sowie für jede Art, nach Schichten getrennt, der Deckungsgrad nach der Artmächtigkeitsskala von Braun-Blanquet (DIERSCHKE 1994). Während der an Baumstämmen emporkletternde Efeu immer zur Baumschicht gerechnet wurde, gehörten seine am Boden wachsenden Kriechtriebe zur Krautschicht. Die Nomenklatur der Arten richtet sich nach BUTTLER & HAND (2008), BUTTLER et al. (2018).

Als Grundlage der Vegetationsaufnahme diente das ausgepflochte 10 × 10 m-Raster, das auch 2016 überall wieder auffindbar war. Da es bei der Erstaufnahme 1980 um eine Dokumentation der Gesamtflora ging, wurde bereits damals oft noch das engere Umfeld der Kernquadrate mit erfasst. So reichte die Flächengröße von 10 × 10 = 100 m² bis 20 × 20 = 400 m². 35 (85 %) der Flächen hatten eine Größe von 150–225 m², die restlichen 6 Flächen waren 300–400 m² groß (alle Flächen zusammen im Mittel 215 m²). 5 Flächen wurden über den Gesamtzeitraum 1980–2016 von durchschnittlich 160 m² über 185 m² auf 330 m² vergrößert. Die Größe der restlichen 37 Plots war über die Zeit konstant.

Bei der ersten Auswertung 1980 wurden die Aufnahmen in einer Tabelle nach Dominanz einzelner Arten der Krautschicht (jeweils über 25 %, oft über 75 % Deckung bei Zurücktreten anderer Arten) geordnet. Es ergaben sich demnach verschiedene Dominanztypen (DT) bzw. Ausbildungen bei insgesamt relativ gleicher floristischer Zusammensetzung. Während bei der Auswertung 1980–2001 (DIERSCHKE 2009) die einzelnen DT getrennt dargestellt wurden, liegt jetzt das Schwergewicht auf einem Gesamtvergleich aller 41 Aufnahmen als Zeitserie. Für die DT wurden nur die jeweils zugehörige Aufnahmezahl der drei Jahre (Tab. 1) und die Veränderungen der Dominanzbildner nach Stetigkeit und mittlerem Deckungsgrad (Tab. 2) ausgewertet.

Die Aufnahmen wurden zunächst in einer Tabelle für alle drei Jahre zusammengestellt, nach den Vorgaben der Reihenfolge von 1980, die Deckungsgrade + und 1 zu 1 zusammengefasst. Gemäß der statistischen Analysen wurden die Arten in drei Gruppen eingeteilt: Gewinner (mit signifikanter Zunahme-Tendenz), Verlierer (mit signifikanter Abnahme-Tendenz) und relativ Konstante (ohne signifikante Veränderungen). Gehölze und Krautige wurden in je einer Tabelle (Tab. 3–4) getrennt betrachtet.

Bei den krautigen Arten wurden verschiedene funktionelle Attribute als Mittelwert bzw. Anteil pro Aufnahme bewertet, statistisch analysiert und in Abbildungen dargestellt: Mittlere gewichtete Zeigerwerte sowie Anteile der Blattausdauerarten nach ELLENBERG et al. (2001) und Anteile der Waldbindungstypen im Hügel- und Bergland nach SCHMIDT et al. (2011). Die Analyse der Anteile der Raunkiaer-Lebensformen (nach ELLENBERG et al. 2001) umfasst dagegen alle Arten in der Krautschicht einschließlich des Gehölzjungwuchses. Wenn eine Art in einer Kategorie mehrere Merkmale erfüllte, gingen diese Merkmale anteilig in die Rechnungen ein.

Statistische Analysen: Zu- oder Abnahmen der Einzelarten wurden mit Varianzanalyse (ANOVA) mit Messwiederholung mit dem Programm SPSS 22 (SPSS Inc. 2013) analysiert. Um (bessere) Normalverteilung zu erreichen, wurden die Deckungsgradklassen nach Braun-Blanquet in Prozentwerte umgewandelt (Mittelwert der entsprechenden Klasse) und logarithmiert. Die Normalverteilung der Residuen als Voraussetzung der ANOVA wurde in Histogrammen überprüft und war gegeben. Wenn in der ANOVA keine Sphärizität nach einem Mauchly-Test gegeben war, wurden korrigierte *p*-Werte nach Greenhouse-Geisser (wenn ϵ nach Greenhouse-Geisser < 0,75) bzw. nach Huynh-Feldt (wenn ϵ nach Greenhouse-Geisser > 0,75) herangezogen. Alle in den Tabellen und Abbildungen angegebenen

p -Werte nach der ANOVA beziehen sich auf die einfache Veränderung unabhängig von ihrer Richtung und ihrem Typ (linear oder quadratisch). In einem weiteren Schritt der ANOVA wurde der Typ der Beziehung untersucht; dessen Richtung wurde aus den mittleren Stetigkeiten und/oder Deckungsgraden sowie aus den Profplots der geschätzten Randmittel abgelesen. So ergaben sich vier grundsätzliche Muster, die in den Tabellen 3–4 durch Symbole dargestellt sind, wenn sie signifikant ($p < 0,05$) waren: 1) lineare Zunahme (\uparrow), 2) lineare Abnahme (\downarrow), 3) quadratische erst Zu- und dann Abnahme (\cap) und 4) quadratische erst Ab- und dann Zunahme (U). Am Ende wurden die entsprechenden Arten in Gewinner oder Verlierer eingeteilt, wobei Gewinner eine lineare Zunahme und Verlierer eine lineare Abnahme zeigten. In einem Fall (*Heracleum sphondylium*) mit ausschließlich quadratischer Veränderung wurde für die Einordnung der Art als Verlierer die Stetigkeitsdifferenz 1980–2016 herangezogen. – Veränderungen der mittleren Zeigerwerte und der Anteile der einzelnen Lebensformen, Blattausdauer-typen und Waldbindungstypen wurden in grundsätzlich gleicher Weise wie die Einzelarten analysiert. Diese Variablen wurden allerdings mit den logarithmierten Prozentdeckungswerten der Arten gewichtet. Floristische Gradienten in der Vegetation wurden mittels NMDS (*Non metric multi-dimensional scaling*) (KRUSKAL 1964) mit dem Programm PC-Ord 6.0 (MCCUNE & GRACE 2002) untersucht. Um seltene Arten zu reduzieren wurden dazu die in Prozent umgewandelten Deckungsgradklassen ($x+1$)-logarithmiert. Als Distanzmaß in der Ordination diente der Sørensen-Koeffizient. Der minimale Stress der dritten Dimension betrug 18,1. Die (gewichteten) Zeigerwerte wurden in das Ordinationsdiagramm einfach eingeblendet.

4. Ergebnisse

4.1 Vegetationsstruktur

Das Gesamtaussehen des artenreichen Buchenwaldes hatte sich 2016 seit der letzten Aufnahme 2001 (DIERSCHKE 2009) kaum verändert. Vor allem die Krautschicht mit sehr dichtem Bewuchs im Frühjahr und zeitweiser Auflockerung im Sommer erschien weiter sehr ähnlich.

4.1.1 Dominanztypen (Tab. 1–2)

Die 1980 unterschiedenen Dominanztypen (DT) blieben weiter recht gut erkennbar. Allerdings war jetzt die Zuordnung mancher Aufnahmen eine andere, d. h. die Flächenausdehnung der DT hatte sich teilweise verschoben. Tabelle 1 zeigt die jeweilige Anzahl einzelner DT. 1980 war der *Mercurialis perennis*-DT am stärksten vertreten; zusammen mit dem *Allium-Mercurialis*-Mischtyp war das Bingelkraut in über 60 % der Aufnahmen mit höherem bis hohem Deckungsgrad vorhanden. Auch der *Anemone nemorosa*-DT wurde öfters nachgewiesen, während zum *Allium ursinum*- und *Aconitum lycoctonum*-DT nur wenige Aufnahmen gehörten. 2001 hatte sich die Situation vor allem durch Rückgang von *Mercurialis perennis* und Ausbreitung von *Allium ursinum* deutlich verändert. So blieben vom *Mercurialis*-DT nur 4 Aufnahmen übrig. Der Rest gehörte größtenteils zum jetzt leicht vorherrschenden *Anemone*-DT. An zweite Stelle trat mit 16 Aufnahmen der reine *Allium*-DT. Diese Anzahl blieb auch 2016 erhalten, während sich *Mercurialis* etwas erholte und der *Anemone*-DT entsprechend abnahm. In der ganzen Zeit war der *Aconitum*-DT auf drei Aufnahmen beschränkt, zeigte sich auch auf der Gesamtfläche sehr konstant (s. Vegetationskarten in DIERSCHKE 2013).

In Tabelle 2 sind alle Dominanzbildner für die drei Aufnahmejahre zusammengestellt, geordnet nach der ersten Zuordnung 1980 (s. auch Tab. 4). Die hochstete *Anemone nemorosa* hatte überall (oft kontinuierlich) zugenommen, *Allium ursinum* ebenfalls im *Allium*- und im *Allium-Mercurialis*-DT. Der Bärlauch hatte sich also vor allem dort weiter verdichtet,

Tabelle 1. Häufigkeitsänderung von fünf Dominanztypen (DT) in der Krautschicht im Zeitraum 1980 bis 2016. Angegeben sind Aufnahmezahlen pro DT.

Table 1. Frequency changes of five dominance types (DT) in the herb layer from 1980–2016. Relevé numbers per DT are shown.

	1980	2001	2016
<i>Mercurialis perennis</i> (M.p.)-DT	18	4	6
<i>Allium ursinum</i> / <i>Mercurialis perennis</i> (A.u./M.p.)-DT	8	0	3
<i>Allium ursinum</i> (A.u.)-DT	4	16	16
<i>Anemone nemorosa</i> (A.n.)-DT	8	18	13
<i>Aconitum lycoctonum</i> (A.l.)-DT	3	3	3

Tabelle 2. Veränderungen von Stetigkeit und mittlerem Deckungsgrad (hochgestellt) der dominanten Pflanzenarten der fünf Dominanztypen (s. Tab. 1). Prozentwerte. Die Stichprobenzahl zu Beginn (1980) ist aus Tabelle 1 ersichtlich.

Table 2. Changes in constancy and mean coverage (in upper case) of dominant plant species of the five dominance types (see Table 1). Percent values are given. Sample size in the first year (1980) can be seen from Table 1.

	Jahr	Dominanztyp (DT) zu Beginn				
		M.p.- DT	A.u./M.p.- DT	A.u.- DT	A.n.- DT	A.l.- DT
<i>Mercurialis perennis</i>	1980	100 ⁵⁶	100 ³⁵	75 ¹¹	88 ^{4,3}	100 ¹⁸
M. p.	2001	94 ¹⁶	100 ^{4,1}	100 ^{2,5}	100 ¹²	100 ¹¹
M. p.	2016	100 ²⁶	87 ¹³	75 ^{6,7}	100 ^{8,8}	100 ¹¹
<i>Allium ursinum</i>	1980	61 ^{3,6}	100 ³⁸	100 ⁶³	63 ^{2,5}	100 ^{2,5}
A. u.	2001	100 ¹⁵	100 ⁶⁶	100 ⁷⁵	88 ¹³	100 ^{6,7}
A. u.	2016	94 ²⁶	100 ⁷⁸	100 ⁸⁸	88 ¹⁶	100 ¹¹
<i>Anemone nemorosa</i>	1980	100 ¹⁶	100 ¹⁰	100 ^{5,6}	100 ²⁰	100 ^{6,7}
A. n.	2001	100 ⁵⁰	100 ³⁵	100 ²³	100 ⁴⁴	100 ¹⁵
A. n.	2016	100 ⁵⁰	100 ³⁵	100 ²⁹	100 ⁴⁴	100 ²³
<i>Aconitum lycoctonum</i>	1980	39 ^{2,5}	50 ^{2,5}	25 ^{2,5}	13 ^{2,5}	100 ⁷¹
A. l.	2001	22 ¹¹	63 ^{2,5}	0 [–]	25 ^{2,5}	100 ⁷⁹
A. l.	2016	39 ^{9,3}	37 ^{2,5}	25 ^{2,5}	25 ^{2,5}	100 ⁸⁸
<i>Hedera helix</i>	1980	33 ^{2,5}	25 ^{2,5}	75 ^{2,5}	38 ^{2,5}	0 [–]
H. h.	2001	83 ²²	75 ¹⁹	75 ¹⁵	75 ²⁸	100 ¹¹
H. h.	2016	78 ²³	87 ²⁰	75 ³⁰	75 ²⁷	100 ¹⁵

wo er bereits 1980 gut entwickelt war. *Mercurialis perennis* war vor allem an Deckung bis 2001 fast überall zurückgegangen, zeigte aber 2016 im ehemaligen *Mercurialis*-DT leichte Erholungstendenz und war insgesamt wieder gut, z. T. auch großblättrig entwickelt. *Aconitum lycoctonum* spielte außerhalb des *Aconitum*-DT nie eine größere Rolle. Dies galt zunächst auch für *Hedera helix*. Von 1980 auf 2001 nahm der Deckungsgrad des Efeus aber überall deutlich zu, erreichte im *Allium*-DT dann 2016 sogar eine mittlere Deckung von 30 %, wo er nach dem Vergilben des Bärlauchs auf manchen Flächen den Sommeraspekt prägte. – Insgesamt deuten sich also teilweise stärkere Verschiebungen der Dominanten an, zunächst vor allem durch die Konkurrenz zwischen *Allium ursinum* und *Mercurialis perennis*, später auch durch das Vordringen von *Hedera helix*.

4.1.2 Strukturell-floristischer Gesamtvergleich (Tab. 3–4, Abb. 1)

Insgesamt gab es in unseren Aufnahmen 73 Arten, davon 17 Gehölze; 8 Arten kamen nur in einem der drei Aufnahmejahre mit geringer Deckung vor. Die Gesamtartenzahl aller Flächen hat von 1980 bis 2016 von 63 auf 58 abgenommen, die mittlere Artenzahl pro Aufnahme war dagegen von 26,1 auf 27,2 angestiegen.

Die 30 bis 35 m hohe Baumschicht war 2016 physiognomisch recht einheitlich. Die vorherrschenden, meist ausgewachsenen hohen Buchen mit dichtem Kronendach gaben viel Schatten. Von 1980 bis 2001 nahm die mittlere Kronendeckung von 88 auf 93 % vor allem durch *Fagus sylvatica* deutlich zu, blieb dann 2016 mit 92 % fast gleich (Abb. 1a). In den meisten Flächen wurde sowohl 2001 als auch 2016 ein Wert um 95 % geschätzt, also gegenüber 1980 etwas stärkerer Sommerschatten festgestellt. Die mittlere Baumartenzahl zeigte eine leicht rückläufige Tendenz von 2,3 zu 2,0 (Abb. 1b). Diese Abnahme beruhte vor allem auf dem Ausfall der kaum ausgeprägten 2. Baumschicht. Vier Arten zeigten signifikante Abnahmen, drei weitere hatten ähnliche Tendenzen (Tab. 3). So fanden sich am Boden kaum große umgeworfene oder abgebrochene dicke Stämme, aber teilweise viel Totholz unterständiger, abgestorbener Bäume. – Als Besonderheit sei noch das Emporklettern von *Hedera helix* an Stämmen erwähnt, das erstmals 2001 zu beobachten war (DIERSCHKE 2005). 2001 wurden bis 7 m (im Mittel 2,0 m) erreicht, 2016 hatte die Höhe z. T. deutlich zugenommen (0,5–15 m, im Mittel 6,7 m).

Starke Veränderungen ergaben sich in der Strauchschicht, vorwiegend durch aufwachsende Jungbäume (Tab. 3). Sie konnten sich erst nach der Einzäunung 1980 etwas stärker entwickeln und erreichten 2001 mit 11,5 % mittlerer Deckung ihr Maximum (Abb. 1a). Wie im Großtransekt (DIERSCHKE & BRÜNN 1993) hatten wohl auch in unseren Aufnahme- flächen einige kleine Baumlücken mit mehr Licht für den Start positiv gewirkt. – Bis 2016

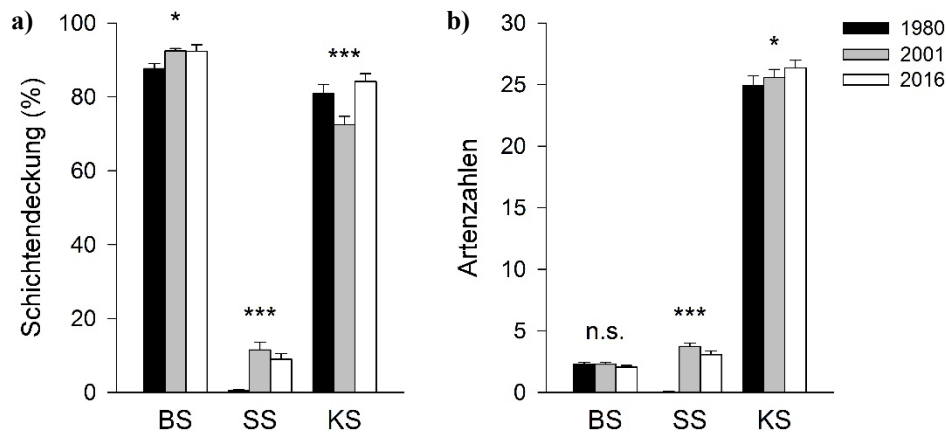


Abb. 1. a) Schichtendeckung und **b)** Artenzahlen pro Aufnahme- fläche im Zeitraum 1980 bis 2016. BS = Baum-, SS = Strauch- und KS = Krautschicht. Mittelwerte und 1 Standardfehler. *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$; n.s. = nicht signifikant.

Fig. 1. a) Cover of layers and **b)** species numbers per relevé from 1980 to 2016. BS = tree layer, SS = shrub layer, KS = herb layer. Means and 1 SE. *** $p < 0.001$, * $p < 0.05$, n.s. = non-significant.

Tabelle 3. Holzige Arten in Baum-, Strauch- und Krautschicht nach Gewinnern, Verlierern und Konstanten. Prozentstetigkeiten und mittlere Prozentdeckungen (hochgestellt). Δ 1980–2016 zeigt die Veränderung der Stetigkeit und Deckung während des Untersuchungszeitraums. Die p -Werte stammen aus Varianzanalysen mit Messwiederholung und beziehen sich auf die einfache Veränderung unabhängig von ihrer Richtung. Die Richtung der Veränderung wird durch Symbole angezeigt: \uparrow/\downarrow = signifikant linear positiv oder negativ sowie \cap = signifikant quadratisch mit erst Zu- und dann Abnahme.

Table 3. Woody species in the tree, shrub and herb layer after winner, loser and constant species. Constancies (“Stetigkeit”) in percent and mean percent cover values (“mittl. Deckung”, in uppercase). Δ 1980–2016 shows changes of constancy and mean cover during the study period. p values from ANOVA with mess repetition refer to the simple changes independent from their direction. Direction (“Richtung”) of change is indicated by symbols: \uparrow/\downarrow = significant linear positive or negative relationship, and \cap = significant quadratic relationship with first increase and then decrease.

	Stetigkeit und mittl. Deckung (%)			Δ 1980–2016	ANOVA- p	Richtung
	1980	2001	2016			
Baumschichtarten mit sig. Zunahme						
<i>Fagus sylvatica</i>	100 ⁸⁰	100 ⁸⁶	100 ⁸⁵	$\pm 0,0$ ^{+5,0}	0,033	\uparrow
<i>Hedera helix</i> , kletternd	0,0 ⁻	44 ^{2,5}	49 ^{2,5}	+49 ^{+2,5}	< 0,001	\uparrow und \cap
Baumschichtarten mit sig. Abnahme						
<i>Ulmus glabra</i>	19 ^{2,5}	7,3 ¹¹	2,4 ^{2,5}	-17 ⁼⁰	0,112	\downarrow
<i>Carpinus betulus</i>	17 ^{2,5}	4,9 ^{2,5}	2,4 ^{2,5}	-15 ⁼⁰	0,025	\downarrow
<i>Acer pseudoplatanus</i>	15 ¹¹	9,7 ^{5,6}	4,9 ^{2,5}	-10 ^{-8,5}	0,052	\downarrow
<i>Quercus petraea</i>	12 ^{2,5}	4,9 ^{2,5}	2,4 ^{2,5}	-9,6 ⁼⁰	0,096	\downarrow
Baumschichtarten ohne sig. Veränderung						
<i>Acer platanoides</i>	32 ¹¹	34 ^{7,7}	19 ^{8,7}	-13 ^{-2,3}	0,328	–
<i>Fraxinus excelsior</i>	29 ^{7,7}	24 ^{8,7}	24 ¹¹	-5,0 ^{+3,3}	0,932	–
<i>Quercus robur</i>	4,9 ^{8,7}	0,0 ⁻	0,0 ⁻	-4,9 ^{-8,7}	0,202	–
Strauchschichtarten mit sig. Zunahme						
<i>Fraxinus excelsior</i>	4,9 ¹⁵	36 ¹¹	12 ^{2,5}	+7,1 ^{-12,5}	0,018	\cap
<i>Acer platanoides</i>	0,0 ⁻	88 ¹⁰	71 ^{6,4}	+71 ^{+6,4}	< 0,001	\uparrow und \cap
<i>Ulmus glabra</i>	0,0 ⁻	76 ^{4,5}	56 ¹²	+56 ⁺¹²	< 0,001	\uparrow und \cap
<i>Acer pseudoplatanus</i>	0,0 ⁻	49 ^{2,5}	46 ^{3,8}	+46 ^{+3,8}	< 0,001	\uparrow und \cap
<i>Fagus sylvatica</i>	0,0 ⁻	46 ^{3,1}	71 ^{6,4}	+71 ^{+6,4}	< 0,001	\uparrow
<i>Crataegus laevigata</i>	0,0 ⁻	27 ^{2,5}	19 ^{2,5}	+19 ^{+2,5}	< 0,001	\uparrow und \cap
<i>Sorbus aucuparia</i>	0,0 ⁻	24 ^{2,5}	12 ^{2,5}	+12 ^{+2,5}	0,001	\uparrow und \cap
<i>Lonicera xylosteum</i>	0,0 ⁻	19 ^{4,1}	15 ^{4,6}	+15 ^{+4,6}	0,016	\uparrow
Strauchschichtarten ohne sig. Veränderung						
<i>Acer campestre</i>	0,0 ⁻	4,9 ^{2,5}	2,4 ^{2,5}	$\pm 2,4$ ^{+2,5}	0,228	–
<i>Prunus avium</i>	0,0 ⁻	2,4 ^{2,5}	0,0 ⁻	$\pm 0,0$ ^{=0,0}	0,372	–
Gehölzjungwuchs in der Krautschicht mit sig. Zunahme						
<i>Fraxinus excelsior</i>	100 ^{6,5}	100 ¹³	100 ¹²	$\pm 0,0$ ^{+5,5}	< 0,001	\uparrow und \cap
<i>Acer platanoides</i>	83 ^{2,5}	93 ^{7,0}	100 ¹⁶	+17 ⁺¹³	< 0,001	\uparrow
<i>Fagus sylvatica</i>	76 ^{2,5}	80 ^{5,1}	97 ^{6,2}	+21 ^{+3,7}	< 0,001	\uparrow
<i>Acer pseudoplatanus</i>	49 ^{3,1}	80 ^{4,8}	93 ^{5,5}	+44 ^{+2,4}	< 0,001	\uparrow
<i>Ulmus glabra</i>	29 ^{2,5}	46 ^{2,5}	73 ^{2,5}	+44 ^{=0,0}	< 0,001	\uparrow
<i>Sorbus aucuparia</i>	7,3 ^{2,5}	17 ^{2,5}	29 ^{2,5}	+22 ^{=0,0}	0,026	\uparrow
<i>Prunus avium</i>	0,0 ⁻	7,3 ^{2,5}	24 ^{2,5}	+24 ^{+2,5}	0,003	\uparrow
Gehölzjungwuchs in der Krautschicht ohne sig. Veränderung						
<i>Crataegus laevigata</i>	39 ^{2,5}	39 ^{2,5}	46 ^{2,5}	+7,0 ^{=0,0}	0,670	–
<i>Acer campestre</i>	9,7 ^{2,5}	7,3 ^{2,5}	9,7 ^{2,5}	$\pm 0,0$ ^{=0,0}	0,745	–
<i>Lonicera xylosteum</i>	4,9 ^{2,5}	0,0 ⁻	2,4 ^{2,5}	-2,5 ^{=0,0}	0,353	–
<i>Carpinus betulus</i>	2,4 ^{2,5}	0,0 ⁻	0,0 ⁻	-2,4 ^{-2,5}	0,372	–
<i>Euonymus europaeus</i>	0,0 ⁻	0,0 ⁻	4,9 ^{2,5}	+4,9 ^{+2,5}	0,135	–
<i>Tilia cordata</i>	0,0 ⁻	2,4 ^{2,5}	4,9 ^{2,5}	+4,9 ^{+2,5}	0,225	–
<i>Daphne mezereum</i>	0,0 ⁻	2,4 ^{2,5}	2,4 ^{2,5}	+2,4 ^{+2,5}	0,372	–
<i>Quercus petraea</i>	0,0 ⁻	0,0 ⁻	2,4 ^{2,5}	+2,4 ^{+2,5}	0,372	–

Tabelle 4. Krautige Arten nach Gewinnern, Verlierern und Konstanten. Prozentstetigkeiten und mittlere Deckung in Prozent (hochgestellt). Δ 1980–2016 zeigt die Veränderung der Stetigkeit und Deckung während des Untersuchungszeitraumes an. Die p -Werte stammen aus Varianzanalysen mit Messwiederholung und beziehen sich auf die einfache Veränderung unabhängig von ihrer Richtung. Die Veränderungen sind linear positiv (\uparrow) oder negativ (\downarrow) oder quadratisch mit erst Zu- und dann Abnahme (\cap) oder erst Ab- und dann Zunahme (U); wenn die Veränderung einer Art zwei Typen folgt (z. B. \uparrow und \cap), ist der erste Typ signifikanter. WB = Waldbindungstypen (s. Abb. 3b); BD = Blattaussdauer (s. Abb. 2b); LF = Lebensform (s. Abb. 3a); Zeigerwerte (s. Abb. 4).

Table 4. Herbaceous herb layer species differentiated after winner, loser and constant species. Constancies in percent and mean percent cover values (in uppercase). Δ 1980–2016 shows changes of the constancy and cover during the study period. p values derived from ANOVA with mess repetition and refer onto the simple changes independent from its direction. Changes are linear positive (\uparrow) or negative (\downarrow), or quadratic with increase \rightarrow decrease (\cap) or decrease \rightarrow increase (U); in cases of different relationship types within a species (e.g. \uparrow and \cap) is the first mentioned type more significant. WB = forest affinity class (see Fig. 3b); BD = leaf longevity type (see Fig. 2b); LF = life form (see Fig. 3a); indicator values (see Fig. 4).

	LF										WB	BD	Stetigkeit und mittlere Deckung (%)		Anova/ p	Richtung	
	L	T	K	F	R	N	1980	2001	2016	Δ 1980–2016							
1) Kräutige Arten mit sig. Zunahme																	
<i>Anemone nemorosa</i>	G	×	×	3	5	×	×	2.1	vor	100.14	100.41	100.42	± 0.0 ± 28	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Asarum europaeum</i>	H, G	3	6	5	5	7	6	1.1	inn	100.13	100.27	100.24	± 0.0 ± 11	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Galium odoratum</i>	H	2	5	2	5	6	5	1.1	win	98.79	83.43	98.11	± 0.0 ± 3.1	< 0.001	\uparrow und U		
<i>Anemone ranunculoides</i>	G	3	6	4	6	8	8	1.1	vor	98.25	100.10	100.12	+2.0 ± 9.5	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Arun maculatum</i>	G	3	6	2	7	7	8	1.1	vor	88.25	100.83	100.92	+12.67	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Oxalis acetosella</i>	G, H	1	×	3	5	4	6	1.1	win	85.68	83.11	80.12	-5.0 ± 5.2	0.097	\uparrow		
<i>Cardamine bulbifera</i>	G	3	5	4	5	7	6	1.1	som	85.39	100.77	98.81	+13.42	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Dryopteris filix-mas</i>	H	3	×	3	5	5	6	1.1	som	83.32	83.36	90.79	+7.0 ± 4.7	< 0.001	\uparrow und U		
<i>Polygonatum verticillatum</i>	G	4	4	2	5	4	5	2.1	som	80.25	71.34	80.44	± 0.0 ± 1.9	0.024	\uparrow		
<i>Allium ursinum</i>	G	2	×	2	6	7	8	1.1	vor	76.20	98.30	95.40	+19.20	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Galeobdolon luteum</i>	kCh	3	5	4	5	7	5	1.1	inn	76.69	83.40	88.12	+12.41	< 0.001	\uparrow und U		
<i>Hedera helix</i> , am Boden	hCh	4	5	2	5	×	×	1.1	inn	34.25	80.21	80.23	+46.20	< 0.001	\uparrow und \cap		
<i>Epipactis helleborine</i>	G	3	5	3	5	7	5	1.1	som	4.9.25	2.4.25	24.25	+19.30.0	0.007	\uparrow und U		
<i>Dryopteris carthusiana</i>	H	5	×	3	×	4	3	2.1	som	4.9.25	32.25	63.25	+58.30.0	< 0.001	\uparrow		
<i>Neottia nidus-avis</i>	G	2	5	3	5	7	5	1.1	som	2.4.25	20.25	56.25	+54.30.0	< 0.001	\uparrow		
2) Krautige Arten mit sig. Abnahme																	
<i>Mercurialis perennis</i>	G, H	2	×	3	×	8	7	1.1	som	95.36	98.11	95.17	± 0.0 ± 1.9	< 0.001	U und \downarrow		
<i>Vicia sepium</i>	H	×	×	5	5	6	5	2.1	win	66.3.0	29.2.5	27.2.5	-39.0.5	0.001	\downarrow		
<i>Phyteuma spicatum</i>	H	×	×	4	5	6	5	2.1	som	63.2.5	24.2.5	2.4.2.5	-61.0.0	< 0.001	\downarrow		
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	H	5	6	3	×	7	×	2.1	win	63.2.5	49.2.5	12.2.5	-51.0.0	< 0.001	\downarrow		
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	kCh	4	5	3	5	8	5	1.1	inn	49.3.1	34.2.5	39.2.5	-10.0.6	0.073	\downarrow		
<i>Viola reichenbachiana</i>	H	4	×	4	5	7	6	1.1	som	44.2.5	56.2.5	22.2.5	-22.0.0	0.004	\cap und \downarrow		
<i>Dactylis polygama</i>	H	5	6	4	5	6	5	1.1	win	17.2.5	22.2.5	4.9.2.5	-12.0.0	0.018	\downarrow		
<i>Heracleum sphondylium</i>	H	7	5	2	5	×	8	2.2	som	12.2.5	24.2.5	7.3.2.5	-4.7.0.0	0.027	\cap		

LF	Zeigerwert			WB	BD	Stetigkeit und mittlere Deckung (%)		Anova p	Richtung				
	L	T	F			1980	2001			Δ 1980–2016			
3) Krautige Arten ohne sig. Veränderung													
a) konstante Arten mit meist höherer Stetigkeit													
<i>Hordelymus europaeus</i>	H	4	5	7	6	1.1	win	100 3.1	98 4.4	95 4.1	-5,0 +1,0	0,423	-
<i>Lathyrus vernus</i>	G, H	4	6	5	4	1.1	som	93 2.5	73 2.9	85 3.2	-8,0 +0,7	0,162	-
<i>Primula elatior</i>	H	6	×	4	7	2.1	som	83 3.2	80 3.3	71 4.2	-12 +1,0	0,969	-
<i>Melica uniflora</i>	G, H	3	5	2	6	1.1	som	73 7.3	73 3.8	73 4.6	±0,0 -2,7	0,151	-
<i>Stellaria holostea</i>	hCh	5	6	3	5	1.1	inn	49 3.8	44 3.9	34 5.2	-15 +1,4	0,669	-
<i>Aconitum lycoctonum</i>	H	3	4	4	7	1.1	som	39 1.5	34 2.1	39 2.1	±0,0 +0,6	0,376	-
<i>Carex sylvatica</i>	H	2	5	3	5	1.1	win	39 2.5	39 2.5	39 3.3	±0,0 +0,8	0,836	-
<i>Lilium maritagon</i>	G	4	×	5	5	2.1	som	32 2.5	34 2.5	24 2.5	-8,0 ±0,0	0,372	-
<i>Polygonatum multiflorum</i>	G	2	×	5	5	1.1	som	27 2.5	15 2.5	20 2.5	-7,0 ±0,0	0,182	-
<i>Athyrium filix-femina</i>	H	3	×	3	6	2.1	som	17 2.5	22 3.9	22 3.9	+5,0 +1,4	0,399	-
<i>Deschampsia cespitosa</i>	H	6	×	×	×	2.1	win	17 2.5	20 2.5	22 2.5	+5,0 ±0,0	0,822	-
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	H	3	5	3	5	1.1	som	15 2.5	4,9 2.5	7,3 2.5	-7,7 ±0,0	0,157	-
<i>Hepatica nobilis</i>	H	4	6	4	7	1.1	inn	9,8 2.5	9,8 5,6	7,3 1.1	-2,5 +8,5	0,449	-
<i>Pulmonaria obscura</i>	H	4	5	6	8	1.1	win	9,8 2.5	15 2.5	9,8 2.5	±0,0 ±0,0	0,570	-
<i>Stachys sylvatica</i>	H	4	×	3	7	1.1	som	4,9 2.5	4,9 2.5	9,8 2.5	+4,9 ±0,0	0,477	-
<i>Geum urbanum</i>	H	4	5	5	×	2.1	win	4,9 2.5	7,3 2.5	2,4 2.5	-2,5 ±0,0	0,518	-
<i>Leucolum vernum</i>	G	6	5	4	6	2.1	vor	4,9 2.5	4,9 2.5	7,3 2.5	+2,4 ±0,0	0,658	-
<i>Fragaria vesca</i>	H	7	×	5	5	2.1	win	2,4 2.5	2,4 2.5	4,9 2.5	+2,5 ±0,0	0,783	-
b) neu aufgetretene Arten													
<i>Ajuga reptans</i>	H	6	×	2	6	2.1	win	0,0 -	4,9 2.5	2,4 2.5	+2,4 +2,5	0,353	-
<i>Circaea lutetiana</i>	G	4	5	3	6	1.1	som	0,0 -	0,0 -	2,4 2.5	+2,4 +2,5	0,372	-
<i>Dryopteris dilatata</i>	H	4	×	3	6	2.1	som	0,0 -	0,0 -	4,9 2.5	+4,9 +2,5	0,135	-
c) ganz verschwundene Arten													
<i>Corydalis cava</i>	G	3	6	4	6	1.1	vor	9,8 2.5	0,0 -	0,0 -	-9,8 -2,5	0,016	↓ und U
<i>Campanula trachelium</i>	H	4	×	3	6	1.1	som	7,3 2.5	2,4 2.5	0,0 -	-7,3 -2,5	0,186	-
<i>Galium sylvaticum</i>	G	5	5	4	5	1.1	som	4,9 2.5	0,0 -	0,0 -	-4,9 -2,5	0,135	-
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	H	3	6	4	6	1.1	som	4,9 2.5	4,9 2.5	0,0 -	-4,9 -2,5	0,266	-
<i>Poa nemoralis</i>	H	5	×	5	5	2.1	som	4,9 2.5	2,4 2.5	0,0 -	-4,9 -2,5	0,353	-
<i>Ficaria verna</i>	G	4	5	3	6	2.1	vor	2,4 2.5	0,0 -	0,0 -	-2,4 -2,5	0,372	-
<i>Arctium nemorosum</i>	H	6	6	2	7	1.2	som	2,4 2.5	0,0 -	0,0 -	-2,4 -2,5	0,372	-
<i>Geranium robertianum</i>	T, H	5	×	3	×	2.1	win	2,4 2.5	2,4 2.5	0,0 -	-2,4 -2,5	0,372	-
<i>Luzula pilosa</i>	H	2	×	3	5	1.1	win	2,4 2.5	2,4 2.5	0,0 -	-2,4 -2,5	0,372	-
<i>Rumex sanguineus</i>	H	4	6	2	8	1.1	som	2,4 2.5	0,0 -	0,0 -	-2,4 -2,5	0,372	-
<i>Milium effusum</i>	H	4	×	3	5	1.1	win	2,4 2.5	4,9 2.5	0,0 -	-2,4 -2,5	0,353	-
<i>Aegopodium podagraria</i>	G, H	5	5	3	6	2.1	som	0,0 -	2,4 2.5	0,0 -	±0,0 ±0,0	0,372	-

hatte nur *Fagus sylvatica* an Stetigkeit und Deckung kontinuierlich zugenommen. Manche der dünnstämmigen, teils weit verzweigten Jungbaumbestände waren ausgelichtet, tote Exemplare oft noch stehend. Besonders die durch das Eschentriebsterben ausgelöste Abnahme bei *Fraxinus excelsior* (s. DIERSCHKE 2013) war vielfach auffällig. Auch die Ahorne zeigten teilweise kümmerwuchs und starben oben ab. So ging die mittlere Gesamtdeckung der Strauchschicht wieder auf 9,0 % zurück. Auch die mittlere Artenzahl war 2001 mit 3,7 am höchsten, betrug 2016 nur noch 3,0.

Bei den Junggehölzen in der Krautschicht gab es bis 2016 ebenfalls meist zunehmende Tendenzen, besonders deutlich bei *Acer pseudoplatanus* von 49 auf 93 % Stetigkeit und bei *Ulmus glabra* (29 auf 73 %). Oft herrschte *Fraxinus excelsior* oder *Acer platanoides* (Tab. 3). Insgesamt nahm die Gesamtartenzahl der Gehölze von 10 über 11 auf 14 zu. Es lässt sich eine Zweiteilung in sieben Gewinner und acht Arten ohne signifikante Veränderungen erkennen. Fünf Arten traten seit 1980 neu hinzu, nur eine (*Carpinus betulus*) war verschwunden.

Wie schon anfangs geschildert, war die Gesamtfläche seit 1981 eingezäunt; völlig gegen Wildtiere geschützt war sie aber wohl nie. Spätestens ab Mitte der 1990er Jahre ergaben sich immer wieder Zaunlücken, und später wurde die Reparatur des Zaunes ganz aufgegeben. So konnten frühzeitig größere und kleinere Wühlspuren von Wildschweinen entdeckt werden; 2016 fielen sie in 12 Flächen (fast 30 %) auf. Hinzu kamen einige Fege- und Lagerstellen vom Rehwild. 2016 wurde während der Aufnahmearbeit zweimal ein ausgewachsenes Reh sowie einmal ein Rehkitz beobachtet. So hat der Verbiss der Junggehölze in der Krautschicht, auch von *Crataegus* wieder zugenommen. Deutlich erkennbar waren auch die im Äsungsbereich des Rehwildes schon 2001 oft blattlosen Klettertriebe des Efeus. Auf den Gesamtbestand der Gehölze war aber kein negativer Effekt erkennbar.

In der eigentlichen Krautschicht ergaben sich pro Aufnahmefläche leichte Schwankungen des mittleren Gesamtdeckungsgrades: 80,9–72,5–84,2 %, mit hochsignifikanter Zunahme für 2016 (Abb. 1a). Die mittlere Artenzahl stieg von 24,9 über 25,6 auf 26,4 leicht an. Dagegen nahm die Gesamtartenzahl aller 41 Aufnahmen von 52 über 49 auf 45 ab. *Galium odoratum* und *Mercurialis perennis* hatten ihren Deckungsgrad gegenüber 2001 wieder deutlich erhöht. Oft herrschten dicht am Boden die runden Blätter von *Asarum europaeum* mit leichter Abnahme, vereinzelt zunehmend dichtere Teppiche von *Hedera helix*. Auffällig waren im Sommer auch große Gruppen von *Dryopteris filix-mas*. Hinzu kamen oft die etwas höheren Junggehölze (s. o.). Insgesamt deckte die Sommerkrautschicht 2016 im Mittel 47 %.

4.1.3 Gewinner, Verlierer und Konstante

Nach Zu- oder Abnahme der Arten der Krautschicht ergaben sich drei Gruppen unterschiedlicher Dynamik (Tab. 4). Die Berechnungen berücksichtigten hier sowohl Änderungen der Stetigkeit als auch des Deckungsgrades; Stetigkeitsveränderungen spielen dabei für die Einstufung als Gewinner, Verlierer oder Konstante meist die Hauptrolle.

Bei 15 Arten der Krautschicht war eine signifikant positive Veränderung (= „Gewinner“) feststellbar (Tab. 4, Gruppe 1). Besonders auffällig war der Efeu, der seit 1980 um 46 % Stetigkeit und 21,5 % Deckung zugenommen hat. Noch größere Stetigkeitszunahme zeigten *Dryopteris carthusiana* und *Neottia nidus-avis* mit über 50 %. Stärkere Zunahmen hatten auch *Allium ursinum*, *Arum maculatum*, *Cardamine bulbifera*, *Epipactis helleborine*, *Galeobdolon luteum*. Demgegenüber beruhten die positiven Werte bei *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Galium odoratum*, *Polygonatum verticillatum* und

Oxalis acetosella vor allem auf zugenommenem Deckungsgrad. Trotz einheitlicher Gesamt-tendenz zeigten viele Gewinner zwischenzeitliche Schwankungen innerhalb der drei Auf-nahmejahre. – Gewinner i. w. S. waren auch die drei neu aufgetretenen Arten der Gruppe 3b: *Ajuga reptans*, *Circaea lutetiana* und *Dryopteris dilatata*.

Mit signifikanter Abnahmetendenz konnten acht Arten als „Verlierer“ eingestuft werden (Tab. 4, Gruppe 2). Die stärksten Verluste wies *Phyteuma spicatum* mit -60,6 % auf, gefolgt von *Ranunculus auricomus* agg. (-51 %), *Vicia sepium* (-39 %) und *Viola reichenbachiana* (-22 %). Als Verlierer ließen sich auch die seit 1980 verschwundenen 12 Arten auffassen (Tab. 4, Gruppe 3c).

Zu den „Konstanten“ gehörten 18 Arten. Hochstet waren vor allem *Aconitum lycoc-tonum*, *Carex sylvatica*, *Hordeleymus europaeus*, *Lathyrus vernus*, *Lilium martagon*, *Melica uniflora*, *Polygonatum multiflorum*, *Primula elatior*, *Stellaria holostea*, allerdings teilweise auch mit leichter Abnahmetendenz. Etwas zugenommen hatten vor allem *Athyrium filix-femina* und *Deschampsia cespitosa*.

4.2 Funktionelle Attribute der Arten (Abb. 2–3)

Neben direkt ermittelten Strukturdaten können den Arten zugeschriebene Attribute bei der Aufklärung dynamischer Vorgänge helfen, hier konzentriert auf die Krautschicht. Abbil-dung 2a zeigt die Artenzahlen der Gehölze, Farne, Kräuter, Gräser und Grasartigen. Bei den Junggehölzen war eine signifikante Zunahme der Artenzahl von 4,0 auf 5,9 erkennbar. Auch

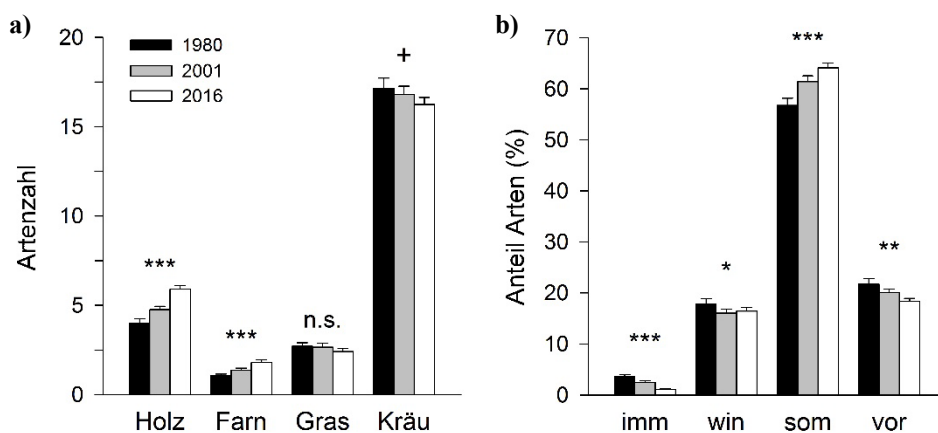


Abb. 2. a) Artenzahlen pro Aufnahme in der Krautschicht nach funktionellen Gruppen im Zeitraum 1980 bis 2016: Holz = Holzpflanzen, Farn = Farne, Gras = Gräser und Grasartige, Kräu = Kräuter. **b)** Gewichtete Anteile von vier Blattausdauerertypen der krautigen Arten: imm = immergrün (ganzjährig grüne Blätter), win = wintergrün (mit grünen Blättern überwintend), som = sommergrün (nur im Sommer mit grünen Blättern) und vor = vorsommergrün (Blätter nur von Vorfrühling bis Frühsommer grün). Mittelwerte und 1 Standardfehler. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; + $p < 0,1$; n.s. = nicht signifikant.

Fig. 2. a) Species numbers per relevé in the herb layer after functional groups from 1980 to 2016: Holz = woody plants, Farn = ferns, Gras = grasses and graminoids, Kräu = herbs. **b)** Weighted proportions of four leaf-longevity classes of herbaceous species: imm = ever-green, win = winter-green, som = summer-green, and vor = spring-green. Means and 1 SE. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, + $p < 0.1$, n.s. = non-significant.

die Farne hatten zugelegt (1,0–1,4–1,8); wichtig waren *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana* und *D. filix-mas*. Die übrigen Gruppen verhielten sich leicht gegenläufig: Gräser und Grasartige hatten von 2,7 auf 2,4 etwas abgenommen; deutlicher war der Rückgang der Kräuter: 17,1–16,8–16,2 Arten pro Aufnahme.

Abbildung 2b zeigt die Anteile verschiedener krautiger (Blatt)Ausdauerarten. Signifikant zugenommen hatten nur die Sommergrünen von 56,8 auf 64,1 %. Die Vorsommergrünen zeigten Abnahmen von 21,7 auf 18,4 %. Knapp ein Fünftel aller Arten gehörte zu den Überwinternd-Grünen, mit leichter Abnahme von 17,0 auf 16,5 %. Schließlich gab es noch einige Immergrüne mit signifikanter Abnahme von 3,6 auf 1,1 %. Einzelheiten zeigt Tabelle 4.

Abbildung 3a enthält die vorkommenden Lebensformen. Die holzigen Pflanzen zeigten signifikante Anstiege, vor allem die Phanerophyten von 12,5 auf 19,8 %. Berücksichtigt man nur die Krautigen, hatten die Geophyten von 38,9 auf 39,7 % leicht, bei der Artenzahl sogar hochsignifikant von 41,0 auf 45,8 zugenommen. Der Anteil der Hemikryptophyten stieg leicht von 57,6 auf 58,7 %, ihre Artenzahl nahm dagegen von 49,4 auf 42,5 deutlich ab.

Je nach Stärke der Waldbindung (Abb. 3b) verhielten sich die Arten im Zeitverlauf unterschiedlich. Den höchsten Anteil hatten weit verbreitete, auch im Offenland zu findende Waldpflanzen (Kategorie 2.1); sie nahmen von 51,8 auf 54,7 % zu. Die reinen Waldpflanzen (1.1) waren im Untersuchungszeitraum fast gleich geblieben (46,1 zu 45,3 %). Die Gruppen aus lichtbedürftigen Arten, wie Saum- und Störungszeiger (1.2 und 2.2), spielten nie eine Rolle und waren 2016 ganz verschwunden.

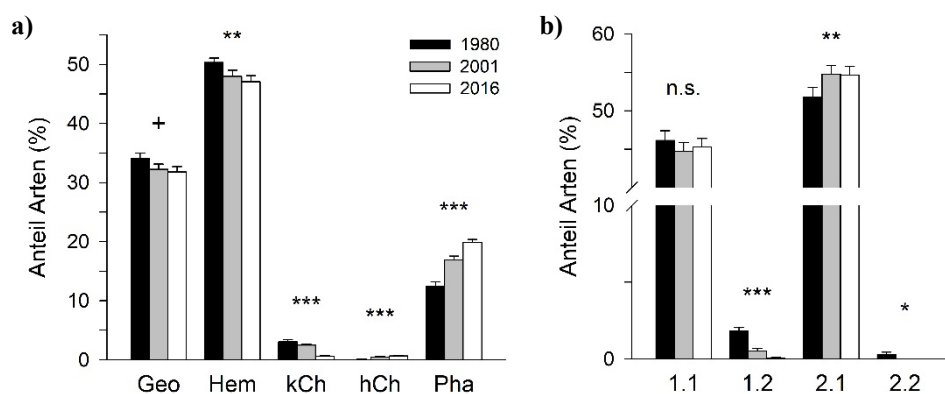


Abb. 3. a) Gewichtete Anteile von fünf Raunkiaer-Lebensformen in der Krautschicht im Zeitraum 1980 bis 2016: Geo = Geophyten, Hem = Hemikryptophyten, kCh = krautige Chamaephyten, hCh = holzige Chamaephyten, Pha = Phanerophyten. **b)** Gewichtete Anteile von vier Waldbindungstypen der krautigen Arten: 1.1 = Arten mit Bindung an geschlossenen Wald, 1.2 = Arten mit Bindung an Waldränder und -verlichtungen, 2.1 = Arten mit Vorkommen im Wald wie im Offenland und 2.2 = Arten mit Vorkommen im Wald aber mit Schwerpunkt im Offenland. Mittelwerte und 1 Standardfehler. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; + $p < 0,1$; n.s. = nicht signifikant.

Fig. 3. a) Weighted Proportions of five Raunkiaer life forms in the herb layer from 1980 to 2016: Geo = geophytes, Hem = hemicryptophytes, kCh = herbaceous chamaephytes, hCh = woody chamaephytes, Pha = phanerophytes. **b)** Weighted proportions of four forest affinity classes of herbaceous species: 1.1 = species of closed canopy forests, 1.2 = species of forest edges and clearings, 2.1 = species with no preference either for forests or open habitats, 2.2 = species occurring in forests but with a preference to open land. Means and 1 SE. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$, + $p < 0.1$, n.s. = non-significant.

4.3 Ökologische Zeigerwerte (Abb. 4)

Bei den mittleren Ellenberg-Zeigerwerten ergaben sich für alle Kategorien signifikante bis hochsignifikante Änderungen, allerdings oft vor allem zwischen 1980 und 2011. Die Zeigerwerte L, T und K können mit dem Bestandes-Innenklima in Beziehung gesetzt werden. Der Lichtwert hatte signifikant abgenommen; so gehörten sehr schattenverträgliche Arten (L 1–2) oft zu den Gewinnern (Tab. 4:1), vor allem *Allium ursinum*, *Galium odoratum*, *Neottia nidus-avis* und *Oxalis acetosella*. Dagegen haben bei den Verlierern und Konstanten (Tab. 4: Gruppen 2–3a) viele Arten L 4–5. Auch bei der Temperatur- und der Kontinentalitätszahl gab es signifikante Abnahmen als Ausdruck eines schattig-kühl-feuchter gewordenen Innenklimas.

Die Zeigerwerte F, R und N kennzeichnen Bodenzustände. Die mittlere Feuchtezahl hatte signifikant zugenommen, wenn auch echte Feuchtezeiger keine Rolle spielten. Eher ist als Veränderungsgrund auch hier ein günstigeres Bestandesklima zu vermuten. Die Reaktionszahl zeigte auf den Kalkböden erwartungsgemäß nur geringe Veränderungen. Bezüglich der Nährstoffzahlen nahmen *Allium ursinum*, *Anemone ranunculoides* und *Arum maculatum* (N-Zahl = 8) zu, weitere N-Zeiger waren aber nur bis 2001 mit sehr geringer Deckung eingestreut (Tab. 4). Insgesamt signalisierten die Werte eine gute Stickstoff-Verfügbarkeit (mittlere N-Zahl 6,2–6,4).

Auch die Gradientenanalyse (Abb. 5) zeigte klare Veränderungen. Entlang der zweiten Achse der Ordination bilden die Aufnahmen von 1980 und 2001/2016 zwei klare Gruppen; die Aufnahmen von 2001 und 2016 trennen sich dagegen entlang dieser Achse schwächer. So ergab sich eine zeitlich gerichtete Veränderung der Vegetation vor allem zwischen 1980 und 2001. Die negative Korrelation der gleichen NMDS-Achse mit dem Zeigerwert für Kontinentalität zeigt, dass die Veränderung eindeutig mit einer Abnahme von Arten mit höherem K-Zeigerwert einherging. Andere Zeigerwerte, wie diejenigen für Feuchte und Nährstoff, korrelierten dagegen nur mit der ersten NMDS-Achse. Dies deutet darauf hin,

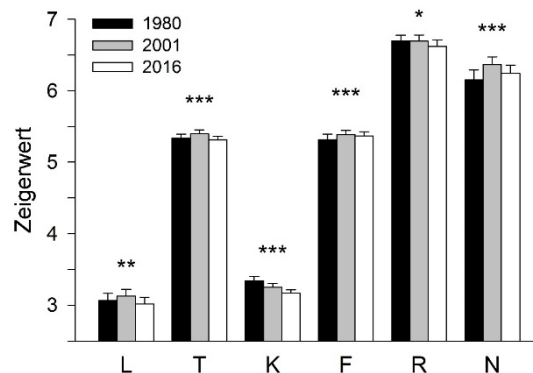


Abb. 4. Gewichtete Zeigerwerte für L = Licht, T = Temperatur, K = Kontinentalität, F = Feuchte, R = Reaktion und N = Nährstoffe der krautigen Arten im Zeitraum 1980 bis 2016. Mittelwerte und 3 Standardfehler. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Fig. 4. Weighted indicator values for L = light, T = temperature, K = continentality, F = moisture, R = reaction, and N = nutrients of herbaceous species from 1980 to 2016. Means and 3 SE. *** $p < 0.001$, ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

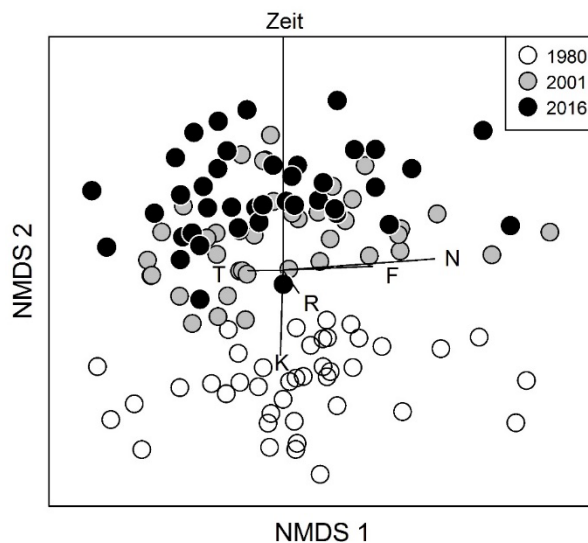


Abb. 5. Gradientenanalyse (NMDS) der krautigen Arten im Zeitraum 1980 bis 2016. 41 Aufnahmen \times 3 Jahre mit 56 Arten. Die Vektoren mit signifikantem ($p < 0,05$) Bezug zu einer der beiden Achsen zeigen gewichtete Zeigerwerte für F = Feuchte, K = Kontinentalität, L = Licht, N = Nährstoffe, R = Reaktion und T = Temperatur sowie die Zeit = Dauer der Untersuchung an.

Fig. 5. Ordination analysis (NMDS) of herbaceous species from 1980 to 2016. 41 relevés \times 3 years, with 56 species. The vectors which are significantly correlated ($p < 0.05$) to one of the two axes indicate weighted indicator values for F = moisture, K = continentality, L = light, N = nutrients, R = reaction, T = temperature, and “Zeit” = time of the study period.

dass es auf der relativ kleinen Untersuchungsfläche zusätzlich kleinräumige Standortunterschiede vor allem hinsichtlich des Nährstoff- und Lichtangebots gab, die eine (räumliche) Variation der Vegetation bewirkten.

5. Diskussion

Für direkte Vergleiche stehen sowohl die publizierten Vegetationsaufnahmen von 1980 (DIERSCHKE & SONG 1982a) als auch die bereits bei DIERSCHKE (2009) diskutierten Wiederholungsaufnahmen von 2001 zur Verfügung. Weiter soll der Großtransekt (GT) mit 281 Aufnahmen von 10×10 m-Quadraten (DIERSCHKE 2013) vergleichend betrachtet werden. Aus der Literatur werden vor allem die schon zitierten Arbeiten aus der weiteren Umgebung herangezogen, für Einzelfragen auch solche aus anderen Gebieten oder (Meta)-Analysen größerer, geografisch weit gestreuter Datenmengen.

5.1 Veränderungen von Struktur und Artenzusammensetzung

Auf der Gesamtfläche waren seit 1980 bei den Gehölzen eine leichte Kronenverdichtung bei Dominanz von *Fagus sylvatica*, das Absterben locker verteilter unterwüchsiger Bäume, die Ausbildung einer bis über 2 m hohen, bis 30 % deckenden Strauchschicht vorwiegend aus Baumverjüngung und eine leichte Zunahme von Gehölz-Jungpflanzen zu sehen. Auch in der eigentlichen Krautschicht gab es Umstrukturierungen, gut erkennbar an der räumlich und

mengenmäßig anderen Struktur der Dominanztypen (DT) (Tab. 1) und auch durch bestimmte Entwicklungstendenzen einzelner Arten als Gewinner oder Verlierer (Kap. 4.1.3, Tab. 4), oft sehr ähnlich wie im Großtransekt (DIERSCHKE 2013).

Ähnliche Veränderungen wurden auch bei anderen Langzeitvergleichen erkannt, so in den Untersuchungen für den gesamten Göttinger Wald von HEINRICHS et al. (2012: 155 Wiederholungsaufnahmen nach bis über 50 Jahren) sowie SCHMIDT & HEINRICHS (2015). SCHMIDT (2003, 2005 u. a.) weist darauf hin, dass Wälder in Naturwaldreservaten, verglichen mit ähnlichen bewirtschafteten Wäldern, oft artenärmer sind, vor allem bedingt durch das Fehlen lichtbedürftiger Störungszeiger (s. auch SCHMIDT et al. 2002). Entsprechende Artenabnahmen bzw. -veränderungen beschreiben auch die in Tabelle 5 genannten Autoren, aus weiteren Gebieten z. B. auch HÉDL (2004), NAAF & WULF (2011), JANTSCH et al. (2013), VERSTRAETEN et al. (2013), PETZOLD et al. (2018) und HEINKEN (2019).

In fast allen herangezogenen Arbeiten wurde eine sich verdichtende Kronendecke der oberen Baumschicht, oft vorwiegend aus *Fagus sylvatica*, nachgewiesen. Meist handelt es sich dabei um Laubwälder in der Optimal- bis Terminalphase, wie auch in unserem Fall (vgl. OTTO 1994, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Dagegen gibt es nicht in allen Vergleichsuntersuchungen eine Strauchschicht. Oft spielt hier die Einzäunung, also der Verbissschutz eine Rolle (z. B. OHEIMB et al. 2003, HEINRICHS et al. 2011, SCHMIDT & HEINRICHS 2016). In einer Meta-Analyse von 39 europäischen Laubwaldgebieten fanden BERNHARDT-RÖMERMANN et al. (2015) deutliche Beziehungen von zunehmender Wilddichte und abnehmender Artenvielfalt. AHRNS & HOFMANN (1998), HEINRICHS et al. (2012, 2014), SCHMIDT & HEINRICHS (2015, 2017), BECKER et al. (2017) und HEINRICHS & SCHMIDT (2017) berichten hingegen auch für frei zugängliche Laubwälder über eine Zunahme der Strauchschicht bei Abnahme der Rehwilddichte infolge intensiverer Bejagung. – Im Untersuchungsgebiet hat die Einzäunung 1980 zumindest die Startphase der Entwicklung einer Strauchschicht deutlich gefördert. 10 Jahre nach Zäunung gewannen im Großtransekt vor allem die beim Rehwild beliebten Ahorne, Eschen und Berg-Ulmen rasch an Höhe (DIERSCHKE & BRÜNN 1993). Bevorzugt unter kleinen Kronenlücken wuchsen rasch von dünnstämmigen Eschen dominierte Gehölzinseln auf. Bis 2011 hatte sich diese Strauchschicht zwar auf der Fläche weiter ausgebreitet, aber teilweise an Dichte wieder verloren, wozu Konkurrenz und neuerdings das Eschentriebsterben wesentlich beitrugen (DIERSCHKE 2013). 2016 war *Fagus sylvatica* in der Strauchschicht am stärksten vertreten.

Unsere Befunde über die Krautschicht entsprechen den Ergebnissen von vielen weiteren Arbeiten aus alten Laubwäldern. Oft werden Artengruppen unterschiedlicher Entwicklungstendenz, vor allem Gewinner und Verlierer, diskutiert, wie auch hier in Kap. 4.1.3. In Tabelle 4 sind hierfür 15 bzw. 20 Arten angegeben. Im GT gab es, allerdings nur auf 10 × 10 m-Flächen und bei gröberer Betrachtung, über 30 Jahre bei den Krautigen lediglich 5 deutliche Gewinner, aber 26 Verlierer, außerdem 22 ganz verschwundene Arten (DIERSCHKE 2013). Für den gesamten Göttinger Wald (Natur- und Wirtschaftswälder) wurden bei SCHMIDT & HEINRICHS (2015) entsprechend 17 bzw. 37 Arten verzeichnet. Recht ausgeglichen war die Bilanz bei NAAF & WULF (2011) für Laubwälder im norddeutschen Tiefland nach zwei Jahrzehnten: 31 Gewinner und 30 Verlierer; 53 % aller getesteten Arten hatten zu- oder abgenommen. In ihrer Meta-Analyse zahlreicher Daten aus größeren Teilen Europas fanden VERHEYEN et al. (2012) sogar 28 zunehmende und nur 13 abnehmende krautige Arten, auf erweiterter Datengrundlage ergaben sich hingegen nur 12 Gewinner und 39 Verlierer

Tabelle 5. Übersicht häufiger Gewinner und Verlierer in der Krautschicht artenreicher Laubwälder im regionalen Vergleich. Datenquellen: 1 DIERSCHKE (2009): Göttinger Wald 1980/2001; **2 DIERSCHKE & BECKER (diese Arbeit): Göttinger Wald 1980/2016**; 3 DIERSCHKE (2013): Großtransekt Göttinger Wald 1981/2011; 4 SCHMIDT & SCHMIDT (2007): Hünstollen 1992/2002; 5 SCHMIDT & HEINRICHS (2015): Göttinger Wald 1955–1967/2000–2012; 6 BECKER et al. (2017): Dransfelder Hochfläche 1970/2011; 7 AHRNS & HOFMANN (1998): Hainich 1963/1995; 8 HEINRICHS et al. (2011): Naturwaldreservate NRW seit 1980er Jahre; 9 VERHEYEN et al. (2012): 20 Waldgebiete Europa, mindestens über 20 Jahre.

Table 5. Survey of typical winner and loser in the herb layer of species-rich deciduous forests in a regional comparison. Data sources see above.

Nr. der Datenquelle	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Zahl der Aufnahmen	42	41	281	52	155	85	51	10	1205
Gewinner									
<i>Dryopteris carthusiana</i>	x	x	x	x	x	x	x	.	.
<i>Hedera helix</i>	x	x	x	x	x	.	.	x	x
<i>Cardamine bulbifera</i>	x	x	x	x	x	.	x	.	.
<i>Allium ursinum</i>	x	x	x	.	x	x	x	.	.
<i>Anemone nemorosa</i>	x	x	.	.	x	x	.	.	.
<i>Anemone ranunculoides</i>	x	x	.	.	x	x	.	.	.
<i>Arum maculatum</i>	x	x	x	.	x
<i>Neottia nidus-avis</i>	x	x	x
<i>Galeobdolon luteum</i>	x	x	x
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	x	.	x	x	x	x	x	x
<i>Polygonatum verticillatum</i>	.	x	.	x	x
<i>Circaea lutetiana</i>	.	x	.	.	x	.	x	.	x
<i>Stachys sylvatica</i>	.	x	.	.	x	.	.	.	x
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	x	.	.	x	.	.	.	x
<i>Oxalis acetosella</i>	.	x	.	.	x	.	.	.	x
<i>Carex sylvatica</i>	x	.	x	.	x
<i>Galium aparine</i>	x	x	.	x
Verlierer									
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	x	x	x	x	x	x	x	.	x
<i>Phyteuma spicatum</i>	x	x	x	x	x	x	.	.	.
<i>Vicia sepium</i>	x	x	x	x	x
<i>Campanula trachelium</i>	x	x	x	.	x	x	x	.	.
<i>Galium sylvaticum</i>	x	x	.	x	x	x	.	.	.
<i>Lathyrus vernus</i>	x	x	x	.	.	x	x	.	.
<i>Polygonatum multiflorum</i>	x	x	x	x
<i>Hordelymus europaeus</i>	x	.	x	x	x	.	x	.	.
<i>Galium odoratum</i>	x	.	x	x	x
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	x	x	.	x	.	.	x	.	.
<i>Euphorbia amygdaloides</i>	x	x	x
<i>Dactylis polygama</i>	.	x	x	.	x	x	x	.	.
<i>Primula elatior</i>	.	x	x	.	x	x	.	.	x
<i>Heracleum sphondylium</i>	.	x	x	.	x	x	.	.	.
<i>Viola reichenbachiana</i>	.	x	x	.	x	.	.	.	x
<i>Poa nemoralis</i>	.	x	.	.	x	x	.	x	.
<i>Mercurialis perennis</i>	.	x	x	x	x
<i>Stellaria holostea</i>	.	x	x	.	x
<i>Lilium martagon</i>	.	x	.	x	x
<i>Ranunculus lanuginosus</i>	.	x	.	.	x	x	.	.	.

Nr. der Datenquelle	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Zahl der Aufnahmen	42	41	281	52	155	85	51	10	1205
<i>Deschampsia cespitosa</i>	.	.	×	×	×	×	×	×	.
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	×	×	.	×	.	.	.
<i>Athyrium filix-femina</i>	.	.	×	×	.	.	.	×	.
<i>Oxalis acetosella</i>	.	.	×	.	.	×	.	×	.
<i>Taraxacum Sect. Ruderalia</i>	.	.	.	×	×	×	×	.	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	.	.	×	×	.	.	×	.
<i>Fragaria vesca</i>	.	.	.	×	.	×	×	.	.
<i>Convallaria majalis</i>	×	×	×	×	.
<i>Milium effusum</i>	×	.	×	×	.

(BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2015). Bei VERSTRAETEN et al. (2013) standen nur 4 Gewinnern 30 Verlierer gegenüber. Als allgemeine Tendenz lässt sich feststellen, dass die Artenzahl im Laufe der Zeit mehr oder weniger stark abgenommen hat.

In Tabelle 5 sind Gewinner und Verlierer aus unserem und benachbarten Gebieten zusammengestellt, die in wenigstens drei Arbeiten genannt werden. Unter den 17 Gewinnern sind vorwiegend echte Waldpflanzen, die auch stärkere Beschattung gut vertragen, möglicher Weise zudem vom Rückgang lichtbedürftigerer Arten (s. u.) profitieren. Am stärksten zugenommen hat ein relativ anspruchsloser Farn vor allem luftfeuchter Standorte: *Dryopteris carthusiana* wird fast überall (auch noch in ganz anderen Waldgesellschaften und Gebieten) als Gewinner angegeben. Hierzu gehören weitere Waldfarne wie *Athyrium filix-femina* und *Dryopteris filix-mas*. Die deutliche Zunahme von *Neottia nidus-avis* wird sonst nirgends erwähnt. Auch die Zunahme von *Epipactis helleborine* ist eher lokal; nach SCHMIDT (2020) hat die Orchidee langfristig im Göttinger Wald eher abgenommen.

Nicht zu den Gewinnern gehören nach Tabelle 5 fast überall nitrophile Arten, wie sie aus manchen anderen Wäldern, vor allem auf nährstoffärmeren Standorten oder von stark gestörten Flächen genannt werden; einzige Ausnahme ist *Galium aparine*. In etwas lichterem Laubmischwäldern auf Kalk fanden hingegen BECKER et al. (2017) eine leichte Förderung stickstoffzeigender Arten. AHRNS & HOFMANN (1998) nannten aus dem Hainich verschiedene neu aufgetretene Stickstoffzeiger wie *Alliaria petiolata*, *Geranium robertianum*, *Geum urbanum*, *Urtica dioica*, wiesen aber darauf hin, dass sie vorwiegend an und auf Waldwegen wuchsen. Gleiches lässt sich im Untersuchungsgebiet nachweisen, wo direkt außerhalb des Zaunes um alte Fahrspuren und an einem Wanderweg solche Arten teilweise recht üppig wuchsen. Störstellen im Wald sind davon nicht betroffen.

Tabelle 5 enthält zudem 29 häufiger auftretende Verlierer. Störungszeiger und echte Freilandpflanzen sind auch hier kaum zu finden, am häufigsten *Taraxacum Sect. Ruderalia*. Dies zeigt wohl, dass es in den meisten verglichenen Wäldern schon bei der Erstaufnahme keine größeren Störungseinflüsse gab. So gehören auch die meisten Verlierer zu den echten Waldpflanzen, einige kommen aber auch häufiger im Offenland vor (SCHMIDT et al. 2011). Weit hin gilt dies für *Phyteuma spicatum*, bei uns mit stärkstem Rückgang, auch *Galium sylvaticum*, *Primula elatior*, *Ranunculus auricomus* agg., *Vicia sepium* u.a. gehören hierzu. Die meisten haben eine etwas schwächere Waldbindung, sind sommergrün und bevorzugen etwas lichtere Waldbereiche bis Waldränder (s. auch BECKER et al. 2017). *Campanula trachelium* wird sogar als Charakterart halbschattiger Säume genannt (HÜLBUSCH 1979).

Viele Waldgräser sind ebenfalls etwas lichtbedürftiger und im Rückgang, in Tabelle 5 *Brachypodium sylvaticum*, *Dactylis polygama*, *Deschampsia cespitosa*, *Hordelymus europaeus*, *Milium effusum* und *Poa nemoralis*.

Einige Arten verhalten sich von Gebiet zu Gebiet oder auch im selben Gebiet von Zeit zu Zeit verschieden: in Tabelle 5 kommen z. B. *Athyrium filix-femina*, *Oxalis acetosella* und *Stachys sylvatica* als Gewinner oder als Verlierer vor. Im Untersuchungsgebiet war *Galium odoratum* bis 2011 im deutlichen Rückgang begriffen, teilweise ganz verschwunden, zeigte aber 2016 wieder Erholungstendenzen. Ähnliche Fluktuationen gab es bei *Mercurialis perennis* (vgl. die Rasterkarten in DIERSCHKE 2013).

Gerade die Krautschicht kann auf kleinere Schwankungen von Umweltparametern recht fein durch Änderungen der Biomasse (Deckungsgrad) reagieren. So zeigten die Erfassungen in Kleintransekten in unserem Gebiet für manche Arten Fluktuationen von Jahr zu Jahr (DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2003; s. auch SCHMIDT 2008). Im größeren räumlichen Rahmen weist die Krautschicht temperierter Laubwälder aber nur eine geringe Dynamik auf (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2015). SCHMIDT & SCHMIDT (2007) betonen die hohe Resilienz solcher Bestände. Dynamik und Konstanz in der Krautschicht sind hier kein Gegensatz sondern oft nur Ergebnisse von Betrachtungen auf verschiedenen Skalenebenen (DIERSCHKE 2009, 2013).

Abschließend sei noch kurz auf vielfach beschriebene Entwicklungen zweier Arten eingegangen, die durch eine positive Deckungsgradentwicklung die Vorgänge in der Krautschicht im Untersuchungsgebiet mit bestimmt haben. In etlichen Arbeiten wird die Ausbreitung von *Allium ursinum* diskutiert. Hierzu wurde bei DIERSCHKE (2013) für den GT vieles im Vergleich mit anderen Gebieten ausführlich erörtert (s. auch HEINRICHS et al. 2018). In unseren 41 Aufnahmen ist dieser Trend ebenfalls deutlich nachweisbar, schon in Stetigkeit und Deckungsgrad, dann auch in der Zunahme des *Allium*-Dominanztyps. In Tabelle 5 werden für den Bärlauch ähnliche Gewinnertendenzen in weiteren Gebieten sichtbar.

Ein inzwischen ebenfalls viel diskutierter Fall ist die Ausbreitung und zunehmende Vitalität von *Hedera helix*. In unserem Gebiet wurde dies erstmals in einem kleineren Transekt und mit Höhenmessungen der Klettertriebe dokumentiert (DIERSCHKE 2005). Der Höhenwuchs an Buchenstämmen, meist aus dichten Bodenbeständen, begann etwa 1990 und hat sich fortgesetzt, aber die Zahl der besetzten Stämme hat wenig zugenommen. Die Einzäunung wirkte offensichtlich positiv, denn außerhalb gibt es in der Nähe bis heute kaum solche Klettersprosse. Die flächige Ausbreitung am Boden bis zu dichten, teppichartigen Beständen wurde auch im GT gut erkennbar (DIERSCHKE 2013). – Auch aus vielen anderen Arbeiten werden ähnliche Tendenzen berichtet (s. auch Tab. 5). Eine umfassende Analyse liefern HEINRICHS & SCHMIDT (2015). So hat z. B. die Abundanz von *Hedera helix* im Göttinger Wald in den letzten 50 Jahren signifikant zugenommen. Insgesamt wird Ähnliches aus einer breiten Spanne von Laubwäldern berichtet (z. B. DIEKMANN 2010, HEINRICHS et al. 2011, NAAF & WULF 2011, BECKER et al. 2017, DITTMANN et al. 2018, HEINKEN 2019, für weitere Bereiche VERHEYEN et al. 2012). Die weithin feststellbare Ausbreitung des Efeus ist ein wichtiger Zeiger für klimatische Veränderungen (s. Kap. 5.2.2).

5.2 Einflussfaktoren

In allen zitierten Arbeiten über Langzeitvergleiche von ausgewachsenen Laubwäldern wird auch über die möglichen Ursachen bzw. Triebkräfte (Treiber) von festgestellten Veränderungen diskutiert. Zusammenfassend haben z. B. BERNHARDT-RÖMERMANN et al. (2015) 39 Wiederholungsuntersuchungen aus weiten Teilen Europas mit insgesamt

3988 Vegetationserfassungen ausgewertet. Sie sind auch eine wichtige Grundlage weiterer Analysen in wechselnden Autorentams. Dabei geht es meist um das Zusammenwirken verschiedener Treiber (VERHEYEN et al. 2012, DE FRENNE et al. 2013, VERSTRAETEN et al. 2013, DIRNBÖCK et al. 2014, PERRING et al. 2018a, b; s. auch ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, EWALD et al. 2013, LEUSCHNER & ELLENBERG 2017). Zum besseren Verständnis sollen die Faktoren hier aber zunächst für sich alleine betrachtet werden.

5.2.1 Eutrophierung

„Die nahezu flächendeckende Eutrophierung ist im Begriff, die Ökosysteme Mitteleuropas und deren Artenzusammensetzung und Stoffumsätze tief greifend zu verändern“ (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, S. 65). Die beiden Autoren nennen für mitteleuropäische Waldgebiete Einträge von 30–40 kg N pro Hektar und Jahr, LEUSCHNER (2010) 20–30 kg oder mehr. BOBBINK & HETTELINGH (2011) geben 10–20 kg als kritischen Grenzwert (critical load) für Buchenwälder an.

Auf Stickstoffeinträge können Gehölze, insbesondere auch die Rotbuche, mit verstärktem Zuwachs reagieren (BRUMME & KHANNA 2009b, PRETZSCH et al. 2014). Unter den Krautigen können nährstoffanspruchsvollere Pflanzen zunehmen und genügsamere, wuchsschwächere Pflanzen verdrängen. Gleichzeitig ist in den Böden eine Erholung der Humus- und Nährstoffvorräte nach jahrhundertelanger Aushagerung im Gange, sodass manche N-Zeiger auch deshalb wieder einwandern (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, EWALD et al. 2013, HEINRICHS & SCHMIDT 2017 u. a.).

Für Eutrophierungswirkungen gibt es viele Hinweise. Auswertungen verschieden alter Erfassungen mit Ellenberg-Zeigerwerten haben z. B. für nordwestdeutsche Wälder eine Zunahme nährstoffbedürftiger Pflanzen ergeben (DIEKMANN & DUPRÉ 1997, DIEKMANN 2010). Ähnliche Ergebnisse fanden z. B. JANTSCH et al. (2013) für Buchenwälder in Bayern, VERSTRAETEN et al. (2013) in belgischen Wäldern, VERHEYEN et al. (2012) für Laubwälder weiterer Bereiche Nordwest- und Mitteleuropas. Ein gut dokumentiertes Beispiel hierzu ist die Untersuchung eines früher stark übernutzten und degradierten Eichenmischwaldes in Bayern, wo sich deutliche Auswirkungen erhöhter N-Depositionen nachweisen ließen (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2007, 2009, KUDERNATSCH et al. 2019). Auch in einem lichten *Betulo-Quercetum* Norddeutschlands gab es solche Eutrophierungseffekte (HEINKEN 2019), ebenfalls in anderen bodensauren Laubwäldern (z. B. DITTMANN et al. 2018). Allgemeiner ist so eine „Mesophilisierung“ von ärmeren Standorten und deren Vegetation feststellbar (HEINKEN 2019).

Im Untersuchungsgebiet ist weder aus den 41 Wiederholungsaufnahmen noch im Großtransekt eine deutliche Eutrophierungswirkung erkennbar. Kein Stickstoffzeiger ist neu hinzugekommen, eher haben sich bereits vorhandene anspruchsvolle Arten weiter ausgebreitet (s. Gewinner in Tab. 4). Der N-Zeigerwert für die Krautschicht hat zuerst zu-, dann wieder abgenommen (6,2–6,4–6,3; Kap. 4.3). Nach BRUMME et al. (2009), BRUMME & KHANNA (2009b) betrug der N-Eintrag im Göttinger Wald 1990–2002 pro Jahr 21 kg N/ha, von denen 18 kg in der Vegetation festgelegt wurden; er liegt also noch im Grenzbereich kritischer Eutrophierungswerte (s. o.), hat zudem abnehmende Tendenz. BECKER et al. (2017) führten hingegen in verwandten Wäldern die Verdichtung der Krautschicht und damit veränderten Konkurrenzdruck mit Abnahme der Artenzahl teilweise auf Stickstoffeinträge zurück.

5.2.2 Klimawandel

Pflanzen reagieren auf klimatische Veränderungen zunächst durch phänologische Anpassungen. Besonders wichtig sind dabei der Beginn und die Länge der Frühlingsphasen, in denen viele Waldpflanzen zur Entwicklung, oft auch bereits zur Blüte gelangen. Die erste auffällige Blühwelle gibt es in der *Acer platanoides*-*Anemone nemorosa*-Phase (Beginn des Erstfrühlings; DIERSCHKE 1982, 1989a). Beginn und Dauer dieser Phänophase sind stark abhängig vom Temperaturverlauf im Spätwinter bis Frühling. Ihr mittlerer Eintrittstermin über 30 Jahre (1981–2010) lag im Untersuchungsgebiet bei 94 Tagen nach Jahresbeginn (= 3. April). Ab 1989 traten fast alljährlich Verfrühungen auf, am stärksten 1990, 2008 und 2014 (-22, -19, -17 Tage; s. auch DIERSCHKE & BRÜNN 1993, DIERSCHKE 2016 u. a.). Spätere Phasen folgten in entsprechendem Abstand (DIERSCHKE 2000). Von 1981 bis 2017 ergab sich eine mittlere Verfrühung der Erstfrühlingsphase um über 10 Tage (HEINRICHS et al. 2018). In tieferen Lagen kamen im Göttinger Wald und Umgebung sogar Verfrühungen bis zu 3 Wochen vor (DIERSCHKE 2016). Im Jahrzehntvergleich 1981–1990 zu 2008–2017 verlängerte sich die Vegetationsperiode von *Allium ursinum* von 51,5 auf 57,2 Tage (HEINRICHS et al. 2018). In einer Metaanalyse haben bereits MENZEL et al. (2006) für den Zeitraum 1971–2000 eine Verfrühung von Blattentfaltung und Blüte um 2,5 Tage pro Dekade festgestellt, auch eine Verlängerung der gesamten Vegetationsperiode um 2 Wochen.

Die für Kalkbuchenwälder typischen Frühlingspflanzen sind also durch Wirkungen des Klimawandels mit früher beginnenden und länger andauernden Entwicklungsphasen vor der Belaubung der Bäume im Vorteil. Sie können vermutlich kräftiger wachsen und mehr Reservestoffe anlegen, die für die Entwicklung und Blüte im Folgejahr mit verantwortlich sind. Von unseren Gewinnern (Tab. 4) gilt dies für *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Allium ursinum*, *Arum maculatum* und *Cardamine bulbifera*. So zeigten insbesondere die Frühlingsgeophyten Zunahmetendenzen (Kap. 4.2).

Die Verlängerung der gesamten Vegetationszeit, vor allem auch durch späteren Herbstbeginn, mag dagegen vor allem für Gehölze nützlich sein. In 50 Jahren hat sich nach ELLENBERG & LEUSCHNER (2010) die Vegetationsperiode der Buche um 5 Tage verlängert, ein eher niedriger Wert. Zusammen mit Stickstoffeinträgen hat dies das Baumwachstum gefördert, wovon die Buche besonders profitiert (VERHEYEN et al. 2012, PRETZSCH et al. 2014). LEUSCHNER (2010) sieht hier u. a. positive Wirkungen auf die Entwicklung der Blattflächen und Vorteile durch größere Kohlenstoffgewinne bei erhöhter Photosyntheserate. Hierzu gehört auch die im Gebiet festgestellte Zunahme von Buchen-Mastjahren (SCHMIDT 2006, SCHMIDT & HEINRICHS 2015), wiederum auch als Wirkung von N-Depositionen erklärbar. RADEMACHER et al. (2009) haben für das Untersuchungsgebiet ebenfalls ein seit etlichen Jahren stärkeres Baumwachstum festgestellt. Vielleicht haben auch immer- bis überwinterndgrüne Krautige Vorteile davon, z. B. *Asarum europaeum* und *Galeobdolon luteum*, auch der verholzte Efeu. Für sie mögen zusätzlich milde Winter begünstigend sein.

5.2.3 Waldnutzung und Mikroklima

Bei allen Erörterungen zu festgestellten Vegetationsveränderungen alter temperater Laubwälder wird immer wieder auf die Bedeutung forsthistorischer Gegebenheiten hingewiesen, die teilweise bereits über 100 Jahre zurückliegen. Ausgang waren die Waldverwüstungen seit dem Mittelalter (KÜSTER 2010, POSCHLOD 2015; s. a. HÄRDTLE et al. 2004, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Die spätere Umstellung auf Buchen-Hochwaldbewirtschaftung wird als wesentliche Ursache für Artenwechsel und veränderte Lebens-

formenspektren angesehen, oft verbunden mit allgemeinen Rückgängen der Phytodiversität (z. B. VERHEYEN et al. 2012, PERRING et al. 2018a). Hinzu kommt die Erholung der unter Holzentnahme, Waldweide und Streunutzung ausgehagerten Böden (HÄRDTLE et al. 2004, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Auch ohne Eutrophierung und Klimawandel gibt es also einen Faktorenkomplex, der die jahrzehntelangen Veränderungen von Struktur- und Artenveränderungen mit erklären kann (z. B. PERRING et al. 2018a, für unser Gebiet MÖLDER et al. 2014, HEINRICHS & SCHMIDT 2017 sowie BECKER et al. 2017 für ein Nachbargebiet). Die entsprechende Forstgeschichte unseres Gebietes wurde bereits in Kap. 2 kurz dargestellt.

Für die Auswirkungen moderner Forstwirtschaft ist als besonders wirksamer differenzierender Faktor der Lichtgenuss (relative Beleuchtungsstärke) anzusehen (z. B. SCHMIDT 2003, HEINRICHS et al. 2011, VERHEYEN et al. 2012, VERSTRAETEN et al. 2013, KUDERNATSCH et al. 2019). Während unseres Untersuchungszeitraumes haben die mittleren Lichtzeigerwerte der Krautschicht signifikant abgenommen (Kap. 4.3). Zu den Verlierern unseres Aufnahmevergleiches (Tab. 4) gehören entsprechend viele Waldpflanzen mit etwas höheren Lichtansprüchen, was auf feine Licht- und Konkurrenzunterschiede im bereits geschlossenen Hochwald hindeutet.

Während das veränderte Lichtklima den oft festgestellten Artenrückgang wesentlich beeinflusst haben mag, ist die veränderte (erhöhte und gleichmäßigere) Luftfeuchtigkeit (s. auch die Zeigerwerte in Kap. 4.3) eher für die Ausbreitung mancher Waldpflanzen mitverantwortlich. Dies gilt z. B. für die oft erwähnten großen Waldfarne, die ein schattig-luftfeuchtes Mikroklima bevorzugen. Ähnlich werden sicher auch etliche andere groß- und dünnblättrige Arten wie *Allium ursinum* gefördert (LEUSCHNER & LENDZION 2009, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, DIERSCHKE 2013).

5.3 Dichte Laubwälder als Puffersystem

Die in den Vorkapiteln diskutierten Einzelfaktoren wirken an jedem Ort in jeweils individueller Gewichtung zusammen. Schon die Zeigerwertanalysen von DIEKMANN (2010) ergaben, dass sich Wirkungen von Eutrophierung und Klimaerwärmung schwer trennen lassen. Ähnliches haben jetzt PERRING et al. (2018b) für einen breiteren Faktorenkomplex herausgearbeitet. Waldnutzungsgeschichte, Lichtverfügbarkeit, die gesamte Nährstofflage u. a. bestimmen mit, wie der Waldunterwuchs reagiert.

Allerdings wurde in vielen zitierten Arbeiten auch festgestellt, dass die zu erwartenden Einflüsse wie Eutrophierung und Klimawandel sich bis jetzt nur wenig oder noch gar nicht bemerkbar machen. In einer großräumigen Datenanalyse sind VERHEYEN et al. (2012) und noch erweitert BERNHARDT-RÖMERMANN et al. (2015) dieser Erscheinung nachgegangen. Trotz mancher widersprüchlicher Einzeldaten lassen sich doch allgemeinere Trends erkennen. So haben bei etwa gleich gebliebener Artenzahl über Jahrzehnte deutliche Artenverschiebungen stattgefunden. Die Deckung der Baumschicht hat oft zugenommen, besonders dort, wo sie bei der Erstaufnahme noch relativ offen war (s. schon DIEKMANN & DUPRÉ 1997). Pro Fläche wurde im Mittel etwa ein Drittel der Arten ausgewechselt; vor allem verschwanden lichtbedürftigere, auch trockenheitsertagende Pflanzen des Wald- und Offenlandes zu Gunsten mehr Schatten ertragender echter Waldpflanzen. Zeigerwerte ergaben die schon oben erwähnte Abnahme der Lichtverfügbarkeit. Die gleichzeitig ermittelten höheren N-Zeigerwerte wiesen kaum Bezug zu erhöhten N-Immissionen auf, sondern sie beruhten auf der Zunahme anspruchsvollerer Waldpflanzen (s. auch PERRING et al. 2018b). Offenbar hat sich das verdichtete Kronendach über ein kühl-luftfeuchtes, lichtarmes Bestandesklima floristisch abpuffernd gegenüber neuartigen Einflüssen ausgewirkt. So benötigen viele

N-Zeigerpflanzen mehr Licht. Ähnliches gilt für das Ausbleiben von Wärmezeigern, die man bei Klimaerwärmung („Thermophilisierung“) erwarten könnte (DE FRENNE et al. 2013), die aber auch erst einwandern müssten. Eher gibt es auf mageren Standorten eine „Mesophilisierung“ durch Zunahme etwas anspruchsvollerer Waldpflanzen (HEINRICHS et al. 2014, HEINRICHS & SCHMIDT 2017) bzw. eine floristische Homogenisierung durch Rückgang anspruchsloser Arten (PRACH & KOPECKÝ 2018).

Dies alles passt auch sehr gut als Erklärung für die Vorgänge im hier untersuchten Waldgebiet. Die bei uns als Gewinner eingestuften, anspruchsvollen, vom sommerlichen Bestandesklima teilweise weitgehend unabhängigen Frühlingsblüher haben am ehesten positiv auf frühere Erwärmung, vielleicht auch auf verbesserte Nährstoffversorgung reagiert. Ein luftfeuchtes Bestandesklima hat auch manche Sommerpflanzen, vor allem die Farne gefördert, der Schatten hat das Eindringen von Konkurrenten des Offenlandes verhindert.

Waldökosysteme sind durch zahlreiche, oft ineinandergreifende Vorgänge gekennzeichnet, die sowohl Stabilität als auch Dynamik bedingen. Auch im Untersuchungsgebiet haben sich bei feiner Betrachtung mancherlei Veränderungen ergeben. Sowohl Fluktuationen als auch gerichtete Entwicklungen waren in fast 40 Jahren erkennbar. Trotzdem ist der Kalkbuchenwald in seiner grundlegenden Struktur und Artenzusammensetzung bisher weitgehend erhalten geblieben, wie es für die Optimal- bis Terminalphase solcher Laubwälder charakteristisch ist.

6. Ausblick

Die vorhergehenden Darstellungen beruhen vor allem auf den Ergebnissen unserer letzten Walderfassung 2016. Inzwischen haben sich wohl die Wuchsbedingungen massiv verändert. Die beiden extremen Trockenjahre mit Hitzewellen 2018/19 direkt nacheinander haben weithin zu Baumschädigungen geführt, besonders auffällig bei den Nadelhölzern, aber auch bei manchen Laubgehölzen. Die Rotbuche zeigt zwar schon lange Vitalitätseinbußen (LEUSCHNER & ELLENBERG 2017 u. a.), galt aber lange wegen guter Regenerationsfähigkeit als relativ robuste Art gegenüber einzelnen Trockenheitsereignissen wie 2003. 2019 zeigte aber auch sie deutliche Anzeichen von Trockenstress (EICHORN 2019). Waldökologen haben schon länger auf die Empfindlichkeit von *Fagus sylvatica* im Wirkungskomplex Nährstoff- und Wasserhaushalt hingewiesen (LEUSCHNER 2010; s. auch ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Im Untersuchungsgebiet erschien *Fagus sylvatica* 2016 noch relativ vital. Bereits 2018 zeigten sich mit leichten Auflichtungen im Kronenraum, Schleimfluss und zwei Mastjahren nacheinander Anzeichen einer Vitalitätsminderung (W. Schmidt mündlich). Kontrollgänge im August 2019 ergaben stärker aufgelockerte Baumkronen durch verminderten Belaubungsgrad, vielleicht auch kleinere Blätter, manche schon früh leicht verfärbt. Der Deckungsgrad der Kronen lag nur noch bei 70–80 %. Einige Bäume zeigten absterbende Äste.

Bis 2016 wurde vor allem durch verschlechterte Lichtbedingungen eine gewisse Artenverarmung festgestellt. Diese auch anderswo erkannte Entwicklung könnte sich zukünftig umstellen. Auch die in der Diskussion angesprochene Pufferwirkung dichter Laubwälder gegenüber Außeneinflüssen könnte verloren gehen.

Die neuartigen Waldschäden sind also nicht nur ein großes Problem für die Allgemeinheit sondern auch ein neuartiges Forschungsfeld für Vegetationskundler und Ökologen. Wie andere Dauerflächen stellen auch die hier vorgestellten Waldbestände von exakt dokumentierten Dauerflächen einen wichtigen Bezugspunkt dar.

Danksagung

Für wertvolle Hinweise und Vorschläge zur Verbesserung des Manuskriptes danken wir den Gutachtern Jörg Brunet und Anton Fischer. Die langzeitigen Untersuchungen waren begleitet von vielen Unterhaltungen und Diskussionen mit Wolfgang Schmidt, dem hier besonderer Dank gilt.

Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Manuskript

Die Geländearbeiten und ihre tabellarischen Auswertungen sowie die Hauptkonzeption des Textes wurden von H. D. durchgeführt. T. B. hat die statistischen Auswertungen und die Abbildungen übernommen sowie das Gesamtmanuskript kritisch durchgelesen.

ORCID

Thomas Becker <https://orcid.org/0000-0002-7942-5575>

Literatur

- AHRNS, C. & HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenzwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet "Hainich" im Intervall 1963–1995. – *Hercynia* 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. Stud.* 208: 425–456.
- BECKER, T., SPANKA, J., SCHRÖDER, L. & LEUSCHNER, C. (2017): Forty years of vegetation change in former coppice-with-standards woodlands as a result of management change and N deposition. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 304–313.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BAETEN, L., CRAVEN, D. ... VERHEYEN, K. (2015): Drivers of temporal changes in temperate forest plant diversity vary across spatial scales. – *Glob. Change Biol.* 21: 3726–3737.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., KUDERNATSCH, T., PFADENHAUER, J. ... 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.
- BOBBINK, R. & HETTELINGH, J.P. (2011): Review and revision of empiric critical loads and dose-response relationships. – *Proceed. Expert Workshop, Noorwijkerhout 23–24 June, RIUM Bilthoven, The Netherlands*.
- BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.) (2009a): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Studies* 208. Springer, Berlin: 502 pp.
- BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (2009b): Stand, soil and nutrient factors determining the functioning and management of beech forest ecosystems: a synopsis. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Studies* 208: 459–490.
- BRUMME, R., MEESENBURG, H., BREDEMEIER, M. ... EICHHORN, 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. Stud.* 208: 303–336.
- BUTTNER, K.P. & HAND, R. (2008): Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands. – *Kochia Beih.* 2: 1–107.
- BUTTNER, K.P., MAY, R. & METZING, D. (2018): Liste der Gefäßpflanzen Deutschlands. – *Florensynopse und Synonyme*. – *BfN-Skripten* 519: 1–286.
- DE FRENNE, P., RODRIGUEZ-SANCHEZ, F., COOMES, D.A. ... VERHEYEN, K. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. – *PNAS* 110: 18561–18565.

- 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. (1982): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Südniedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Laubwälder. – Tuexenia 2: 173–194.
- 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. Reinh. 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, R., WILLMANN, R. & ZIZKA, G. (Hrsg.): Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit. – Kleine Senckenberg-Reihe 45: 137–146.
- DIERSCHKE, H. (2004): Kleinräumige Dynamik in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. Ergebnisse von 20-jährigen Dauerflächen (1981–2001). – Forst und Holz 59: 433–435.
- DIERSCHKE, H. (2005): Laurophyllisation – auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. – Ber. Reinh. Tüxen-Ges. 17: 151–168.
- DIERSCHKE, H. (2009): Vegetationsdynamik eines gezäunten naturnahen Kalkbuchenwaldes – Vergleich von Vegetationsaufnahmen 1980 und 2001. – Forstarchiv 80: 143–150.
- DIERSCHKE, H. (2013): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald. Veränderungen in einem Großtransekt 1981–2011. – Tuexenia 33: 49–92.
- DIERSCHKE, H. (2016): Phänologisches Biomonitoring – Geobotanische Forschungen zum Klimawandel vor der Haustür. – Flor. Rundbr. 50: 127–148.
- DIERSCHKE, H. & BRÜNN, S. (1993): Raum-zeitliche Variabilität der Vegetation eines Kalkbuchenwaldes – Untersuchungen auf Dauerflächen 1981–1991. – Scr. 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 Kalkgestein“ 1: 3–8.
- DIERSCHKE, H. & SONG, Y. (1982b): Vegetationsgliederung und kleinräumige Horizontalstruktur eines submontanen Kalkbuchenwaldes. – In: DIERSCHKE, H. (Hrsg.): Struktur und Dynamik von Wäldern. – Ber. Internat. Sympos. IVV Rinteln 1981: 513–539. Cramer, Vaduz.
- DIRNBÖCK, T., GRANDIN, U., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M. ... UZIEBLO, K. (2014): Forest floor vegetation response to nitrogen deposition in Europe. – Glob. Change Biol. 20: 429–440.
- DITTMANN, T., HEINKEN, T. & SCHMIDT, M. (2018): Die Wälder von Magdeburgerforst (Fläming, Sachsen-Anhalt) – eine Wiederholungsuntersuchung nach sechs Jahrzehnten. – Tuexenia 38: 11–42.
- EICHHORN, J. (2019): Waldzustandsbericht 2019. – Hess. Ministerium Umwelt, Klimaschutz, Landwirtschaft, Verbraucherschutz: 43 pp.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1334 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., HENNEKENS, S., CONRAD, S. ... GODEFROID, S. (2013): Spatial and temporal patterns of Ellenberg nutrient values in forests of Germany and adjacent regions – a survey based on phytosociological databases. – Tuexenia 33: 93–109.
- FISCHER, A. (1999): Sukzessionsforschung: Stand und Entwicklung. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 11: 157–177.
- FÖRSTER, A., BECKER, T., GERLACH, A., MEESENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2017): Long-term change in understorey plant communities of conventionally managed temperate deciduous forests: effects of nitrogen deposition and forest management. – J. Veg. Sci. 28: 747–761.
- HÄRDTLE, W., EWALD, J. & HÖLZEL, N. (2004): Wälder des Tieflandes und der Mittelgebirge. – Ulmer, Stuttgart: 252 pp.

- HÉDL, R. (2014): Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. – *Plant Ecol.* 170: 243–265.
- HÉDL, R., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., GRYNES, J.-A., JURASINSKI, G. & EWALD, J. (2017): Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 161–163.
- HEINKEN, T. (2019): Vom bodensauren Niederwald zum mesophilen Hochwald – Vegetationsveränderungen in Eichenmischwäldern im Flachland südlich der Aller im Verlauf von 25 Jahren. – *Braunschweiger Geobot. Arb.* 13: 119–139.
- HEINRICH, S., DIERSCHKE, H., KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2018): Effect of phenology, nutrient availability and windthrow on flowering of *Allium ursinum* – results from long-term monitoring and experiments. – *Tuexenia* 38: 111–134.
- HEINRICH, S. & SCHMIDT, W. (2015): Dynamics of *Hedera helix* L. in Central European beech forests on limestone: results from long-term monitoring and experimental studies. – *Plant Ecol.* 216: 1–15.
- HEINRICH, S. & SCHMIDT, W. (2017): Biotic homogenization of herb layer composition between two contrasting beech forest communities on limestone over 50 years. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 271–281.
- HEINRICH, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2011): Veränderungen der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? Ergebnisse aus Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. – *Forstarchiv* 82: 48–61.
- HEINRICH, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2012): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? – *Biodivers. Ecol.* 4: 49–61.
- HEINRICH, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2014): 50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) – ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – *Tuexenia* 34: 9–38.
- HÜLBUSCH, K.H. (1979): *Campanula trachelium*-Saumgesellschaften. – *Docum. Phytosoc. N.S.* 4: 451–462.
- JANTSCH, M.C., FISCHER, A., FISCHER, H.S. & WINTER, S. (2013): Shift in plant species composition reveals environmental changes during the last decades: a long term study in beech (*Fagus sylvatica*) forests in Bavaria. – *Folia Geobot.* 48: 467–491.
- KAPFER, J., HÉDL, R., JURASINSKI, G. ... GRYNES, J.-A. (2017): Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. – *Appl. Veg. Sci.* 20: 164–170.
- KRUSKAL, J.B. (1964): Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. – *Psychometrika* 29: 115–129.
- KUDERNATSCH, T., BLASCHKE, M., WALENTOWSKI, H. & BERNHARDT-RÖMERMANN, M. (2019): Walddynamik im Naturwaldreservat Echinger Lohe – Erkenntnisse aus vier Jahrzehnten Dauerbeobachtung mit hohem Arten- und Strukturreichtum. – *Tuexenia* 39: 101–119.
- KÜSTER, H. (2010): Geschichte der Landschaft in Mitteleuropa. Von der Eiszeit bis zur Gegenwart. – C.H. Beck, München: 448 pp.
- 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. & ELLENBERG, H. (2017): Ecology of Central European Forests. – *Vegetation Ecology of Central Europe I.* – Springer Nature, Cham: 971 pp.
- 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.
- MCCUNE, B. & GRACE, J.B. (2002): Analysis of ecological communities. – MjM Software Design, Origen, USA.
- MEESENBERG, H. & BRUMME, R. (2009): General description of study sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K.: Functioning and management of European beech ecosystems: 7–11. Springer, Heidelberg.
- MENZEL, A., SPARKS, T.H., ESTRELLA, B. ... ZUST, A. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. – *Glob. Change Biol.* 12: 1969–1976.
- MÖLDER, A., STREIT, M. & SCHMIDT, W. (2014): When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in Central European deciduous forests. – *For. Ecol. Manag.* 319: 51–61.
- NAAF, T. & WULF, M. (2011): Traits of winner and loser species indicate drivers of herb layer changes over two decades in forests of NW Germany. – *J. Veg. Sci.* 22: 516–527.

- OHEIMB, G. VON, KRIEBITZSCH, W.-U. & ELLENBERG, H. jun. (2003): Dynamik von Artenvielfalt und Artenzusammensetzung krautiger Gefäßpflanzen in gezäunten und ungezäunten Vergleichsflächenpaaren. – *Allg. Forst Jagd Z.* 174 1–7.
- OTTO, H.-J. (1994): *Waldökologie*. – Ulmer, Stuttgart: 391 pp.
- PANFEROW, O., KREILEIN, H., MEESENBERG, H., EICHHORN, J. & GRAVENHORST, G. (2009): Climatic conditions at three beech forest sites in central Germany. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Stud.* 208: 13–323.
- PERRING, M.P., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BAETEN, L. ... VERHEYEN, K. (2018a): Global environmental change effects on plant community composition trajectories depend upon management legacies. – *Glob. Change Biol.* 24: 1722–1740.
- PERRING, M.P., DIEKMANN, M., MIDOLO, G. ... VERHEYEN, K. (2018b): Understanding context dependency in the response of forest understorey plant communities to nitrogen deposition. – *Environ. Pollution* 242: 1787–1799.
- PETZOLD, J., DITTRICH, S., FICHTNER, A. ... OHEIMB, G. VON (2018): Effects of forest management intensity on herb layer plant diversity and composition of deciduous forest communities in Northern Germany. – *Tuexenia* 38: 79–96.
- POSCHLOD, P. (2015): *Geschichte der Kulturlandschaft*. – Ulmer, Stuttgart: 320 pp.
- PRACH, J. & KOPECKÝ, M. (2018): Landscape-scale vegetation homogenization in Central European sub-montane forests over the past 50 years. – *Appl. Veg. Sci.* 21: 1–12.
- PRETZSCH, H., BIBER, P., SCHÜTZE, G., UHL, E. & RÖTZER, T. (2014): Forest stand growth dynamics in Central Europe have accelerated since 1870. – *Nature Commun.* 5: 4967.
- RADEMACHER, P., KHANNA, P.K., EICHHORN, J. & GUERICKE, M. (2009): Tree growth, biomass, and elements in tree components in three beech sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Stud.* 208: 105–136.
- SCHMIDT, M., ELLENBERG, H., HEUVELDOP, J., KRIEBITZSCH, W.-U. & VON OHEIMB, G. (2002): Wichtige Einflussfaktoren auf die Gefäßpflanzen-Artenvielfalt von Wäldern. – *Treffpunkt Biol. Vielfalt* 2: 113–118.
- SCHMIDT, M., EWALD, J., KRIEBITZSCH, W.-U. ... ZERBE, S. (2011): *Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands*. 2. Fassung. – *BfN-Scripten* 299: 53–74.
- SCHMIDT, M., MEYER, P., PAAR, U. & EVERS, J. (2009): Bedeutung der Habitatkontinuität für die Artenzusammensetzung und -vielfalt der Waldvegetation. – *Forstarchiv* 80: 195–202.
- SCHMIDT, M., MÖLDER, A., SCHÖNFELDER, E. ... CULMSEE, H. (2014): Determining ancient woodland indicator plants for practical use: a new approach developed in northwest Germany. – *For. Ecol. Manag.* 330: 228–239.
- SCHMIDT, M. & SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – *Forstarchiv* 78: 205–214.
- SCHMIDT, W. (2003): Vielfalt im Urwald – Einfach im Wirtschaftswald? Untersuchungen zur Gefäßpflanzendiversität in Naturwaldreservaten. – In: GRADSTEIN, S.R., WILLMANN, R. & ZIZKA, G. (Hrsg.): *Biodiversitätsforschung. Die Entschlüsselung der Artenvielfalt in Raum und Zeit*. – *Kl. Senckenberg-R.* 45: 185–204.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. – *For. Snow Landsc. Res.* 79: 111–125.
- SCHMIDT, W. (2006): Zeitliche Veränderung der Fruktifikation bei der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981–2004). – *Allg. Forst Jagd Z.* 177: 9–19.
- SCHMIDT, W. (2008): Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes (Dauerflächenuntersuchungen). – *Tuexenia* 8: 327–338.
- SCHMIDT, W. (2009): Vegetation. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems*. – *Ecol. Stud.* 208: 65–86.
- SCHMIDT, W. (2012): Wie naturnah sind Naturwaldreservate? Neophyten und Therophyten als geobotanische Indikatoren. – *Forstarchiv* 83: 93–108.
- SCHMIDT, W. (2020): Dynamik und Konstanz zweier Orchideen-Arten in der Ackerbrachen-Sukzession und im Kalk-Buchenwald – *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce und *Epipactis helleborine* (L.) Crantz. – *Tuexenia* 40: xx–xx.
- SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2015): Umwelt- und Nutzungswandel im Kalkbuchenwald (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. – *Hercynia N.F.* 48: 21–50.

- SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2016): Struktur und Artenreichtum der Vegetation in Naturwaldreservaten von Rheinland-Pfalz – Einfluss von Schalenwild und früherer Bewirtschaftung. – *Forstarchiv* 87: 182–193.
- SCHMIDT, W. & HEINRICHS, S. (2017): Flora und Vegetation der Lengder Burg im Göttinger Wald – Ein Hotspot der Phytodiversität und seine Veränderungen seit 1950. – *Tuexenia* 37: 95–125.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S., WECKESSER, H., EBRECHT, L. & LAMBERTZ, B. (2008): Neophyten in Buchen- und Fichtenwäldern des Sollings. – *Braunschweiger Geobot. Arb.* 9: 405–434.
- VERHEYEN, K., BAETEN, L., DE FRENNE, P. ... VERSTRAETEN, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. – *J. Ecol.* 100: 352–365.
- VERHEYEN, K., BAZÁNY, M., CHECKO, E. ... BAETEN, L. (2018): Observer and relocation errors matter in resurveys of historical vegetation plots. – *J. Veg. Sci.* 29: 812–823.
- VERSTRAETEN, G., BAETEN, L., VAN DEN BROEK, T. ... VERHEYEN, K. (2013): Temporal changes in forest plant communities at different site types. – *Appl. Veg. Sci.* 16: 237–247.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. – *Nachr. Akad. Wissensch. Göttingen, Math.-Physik. Klasse 2*: 1–79.
- WULF, M. (2003): Preference of plant species for woodlands with differing habitat continuities. – *Flora* 198: 444–460.