

## 13 Jahre nach dem Sturm – Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen)\*)

Wolfgang SCHMIDT und Steffi HEINRICHS

5 Abbildungen und 8 Tabellen

### Abstract

SCHMIDT, W., HEINRICHS, S.: 13 years after windthrow – Vegetation dynamics of the strict beech forest reserve “Königsbuche” (southwestern Harz Mountain foothills, Lower Saxony). - *Hercynia N. F.* 45 (2012): 81 – 110.

The strict forest reserve “Königsbuche” was established in 1972. In 1997, parts of the old beech stand were destroyed by a local summer storm, which created a disturbance gradient ranging from unaffected areas to smaller and extensively large gaps. After a first inventory during the years 1998 to 2001, flora and vegetation were recorded again on permanent plots in 2010 in order to understand plant succession and regeneration in unmanaged windthrown beech forests (*Galio odorati-Fagetum*) according to the initial disturbance intensity. 13 years after windthrow plant species diversity was higher compared to the year 1998 and was positively correlated with the disturbance gradient unthrown stand – gap – extensively thrown stand. Contrasting the three disturbance categories, light emerged as the most important environmental factor explaining differences in species richness. In comparison to the initial situation after windthrow changes in microclimate (temperature, water supply) seemed also to be important for plant species composition. Furthermore, the decomposition of high amounts of dead wood (mainly from twigs and brushwood), particularly on the extensively thrown plots, favored plant species indicating a higher nutrient supply of these originally mesotrophic soils. Therefore, an *Urtica-Rubus*-stage has been established on these plots for a short period, which was as well characterised by a high proportion of plant species of both forests and open sites. On the contrary, in unthrown stands and gaps species of closed forests dominated together with young beech indicating a fast and secure natural regeneration of the beech forest community after small-scale disturbance. However, the current vegetation survey showed that also in the extensively thrown stands beech is the dominant regenerating tree species overcrowding most parts of the *Urtica-Rubus*-stage now. Pioneer tree species (*Betula pendula*, *Salix caprea*) – well-known from managed windthrown areas on acidic soils – established rarely in the strict forest reserve “Königsbuche”. With increasing initial disturbance intensity, however, shrub species (*Crataegus monogyna*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*) as well as some other deciduous tree species (*Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*) became more important. Nevertheless, these species can only survive on extensively thrown stands with a sufficient light supply and under low roe deer browsing pressure as shown by comparing fenced and unfenced plots.

*Key words:* Strict forest reserve, permanent plot, forest succession, intensity of disturbance, windthrow, *Galio-Fagetum*, diversity, Ellenberg indicator value, natural regeneration, roe deer browsing

## 1 Einleitung

Buchennaturwälder zeichnen sich durch ein kleinflächiges Mosaik verschiedener Waldentwicklungsphasen aus (DRÖSSLER 2006, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). In albanischen und slowakischen Buchenurwäldern erfolgt die Verjüngung vor allem in Kronenlücken, die kleiner als 450 m<sup>2</sup>, in den meisten Fällen sogar kleiner als 200 m<sup>2</sup> sind (TABAKU 1999, DRÖSSLER & v. LÜPKE 2005). Auch in mitteleuropäischen Buchen-Naturwaldreservaten fanden KNAPP & JESCHKE (1991), PONTAILLIER et al. (1997) und MEYER

\*) Hartmut Dierschke zum 75. Geburtstag mit den besten Wünschen gewidmet

(2005) vorwiegend Lücken, die zwischen 100 und 400 m<sup>2</sup> groß waren und in der Verjüngung von der Buche dominiert wurden. Somit erfolgt die Regeneration des Buchenwaldes in der Regel innerhalb der Schlussgesellschaft, sofern nicht großflächige Störungen auftreten. Im Vergleich zu Nadelwäldern werden Buchenwälder relativ wenig von Katastrophen erfasst (KORPEL 1995, FISCHER 1998, DRÖSSLER & v. LÜPKE 2005). Eisbruch und Windwurf können aber auch in Buchenwäldern zu Flächenwurf führen, auf dem danach eine Sukzession abläuft, die sich deutlich von der üblichen Lückendynamik unterscheidet (KORPEL 1995, KOMPA & SCHMIDT 2006, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, HEINRICHS et al. 2012b).

Die Kenntnisse über die langfristige, ungestörte Regeneration von mitteleuropäischen Buchenwäldern nach großflächigen Störungen sind allerdings begrenzt, da die forstlichen Schäden in der Regel durch Räumung und Anpflanzung schnell behoben werden (SCHMIDT 1998, FISCHER 1998, KOMPA 2004). Langfristige Untersuchungen aus nutzungsfreien Buchen-Naturwaldreservaten existieren von APFELSTAEDT & BERNHARDT (1996) nach Windwürfen in den Steweder Bergen (NRW) in den 1970er und 1980er Jahren und von SAYER & REIF (1998) und WILLIG (2002), die die Entwicklung im ersten Jahrzehnt nach den Stürmen Vivian und Wiebke (beide 1990) in Baden-Württemberg und Hessen intensiver dokumentiert haben. Der Buchen-Naturwald „Ochsenberg“ im Eggegebirge (NRW), der 1988 von einem Eisbruch großflächig betroffen war, wurde von HEINRICHS et al. (2012b) nach 23 Jahren (2011) erneut aufgenommen.

Nach einem schweren lokalen Sturm Ende Juni 1997 waren im südwestlichen Harzvorland auch Buchenwälder z. T. flächig geworfen worden. Hierzu zählt der Naturwald „Königsbuche“, dessen Initialphase der Vegetationsentwicklung über vier Jahre nach dem Windwurf von 1998 – 2001 bereits dokumentiert und publiziert wurde (FULL 1999, LEMKE 2001, KOMPA & SCHMIDT 2003, 2006, KOMPA 2004). Eine Wiederholung der floristischen und vegetationskundlichen Untersuchungen im Jahr 2010 bot jetzt 13 Jahre nach dem Sturm die Möglichkeit, das bisherige lückenhafte Wissen über die Regeneration von ungenutzten Buchenwäldern nach großflächiger Störung zu erweitern.

Haupt-Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, die Vegetationsdynamik im Vergleich zur Initialphase direkt nach dem Windwurf und im Vergleich verschiedener Störungsintensitäten (ungestörter Bestand – Lücke – Flächenwurf) herauszustellen. Dies geschieht an Hand einer Reihe beispielhaft ausgewerteter Parameter, um folgende Fragen zu beantworten:

Wie hat sich die Struktur und Diversität der Vegetation in den 13 Jahren nach dem Windwurf verändert?

Wie veränderte sich die Artenzusammensetzung nach der Störung unter Berücksichtigung veränderter Standortbedingungen?

Welche Rolle spielen die Störungsintensität und das Wild bei der Entwicklung einer artenreichen Verjüngung?

## 2 Untersuchungsgebiet

Der Naturwald (NW) „Königsbuche“ (Breitengrad: 51°35'N, Längengrad: 10°20'E, Rechtswert: 3592784, Hochwert: 5717481) liegt im Rotenberg, einem langgestreckten, bewaldeten Höhenzug an der Grenze zwischen den Landkreisen Osterode und Göttingen, ca. 2,5 km östlich von Rhumspringe. Der Rotenberg gehört zum Wuchsbezirk Südwestliches Harzvorland innerhalb des Wuchsgebiets Mitteldeutsches Trias-Berg- und Hügelland (GAUER & ALDINGER 2005). Mit Höhen zwischen 225 – 255 m über NN, einer mittleren Jahrestemperatur um 8 °C und einem mittleren Jahresniederschlag von 790 mm liegt der NW Königsbuche in der collinen Höhenstufe und ist klimatisch noch deutlich subozeanisch geprägt. Geologisches Ausgangsmaterial ist der Untere Buntsandstein, der aber im gesamten NW Königsbuche von unterschiedlich starken Lößlehmdecken überlagert ist. Dementsprechend herrschen Parabraunerden vor, die über dem tonigen, dichtgelagerten Buntsandstein aber häufig zur Staunässebildung und Pseudovergleyung neigen.

Die überwiegend flach geneigten Hänge werden von Natur aus ausschließlich von Buchenwäldern frischer Standorte geprägt, die auf Grund ihrer Basenversorgung, Humusform und auch Artenzusammensetzung noch den Waldmeister-Buchenwäldern (*Galio odorati*-Fagetum) zuzuordnen sind. Der Schwerpunkt liegt

allerdings auf dem basenärmeren Flügel, d. h. mit Übergängen zum Hainsimsen-Buchenwald (Luzulo-Fagetum, DIERSCHKE 1989, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Der NW Königsbuche gehört mit insgesamt 28 ha und den Abteilungen 1222 und 1226 des Forstamts Reinhausen zu den kleineren Naturwaldreservaten in Niedersachsen (Abb. 1). Während die südliche Abt. 1222 bereits seit 1972 aus der forstlichen Nutzung genommen wurde, erfolgte dies für die nördliche Abt. 1226 erst 1988. Durch den am 29. Juni 1997 auftretenden Sturm mit Windgeschwindigkeiten bis zu 180 km/h wurden die mehr als 120 Jahre alten Buchenbestände des NW Königsbuche zwar nur randlich erfasst, es entstand aber in Abt. 1222 ein etwa 1 ha großes Loch, wo der Bestand flächig geworfen war. Daneben ergaben sich zahlreiche kleinere und größere Lücken, so dass entsprechend der Störungsflächen-größe und -intensität nach den Kategorien „Bestand“, „Lücke“ und „Flächenwurf“ stratifiziert werden konnte (KOMPA & SCHMIDT 2003, 2006, KOMPA 2004).

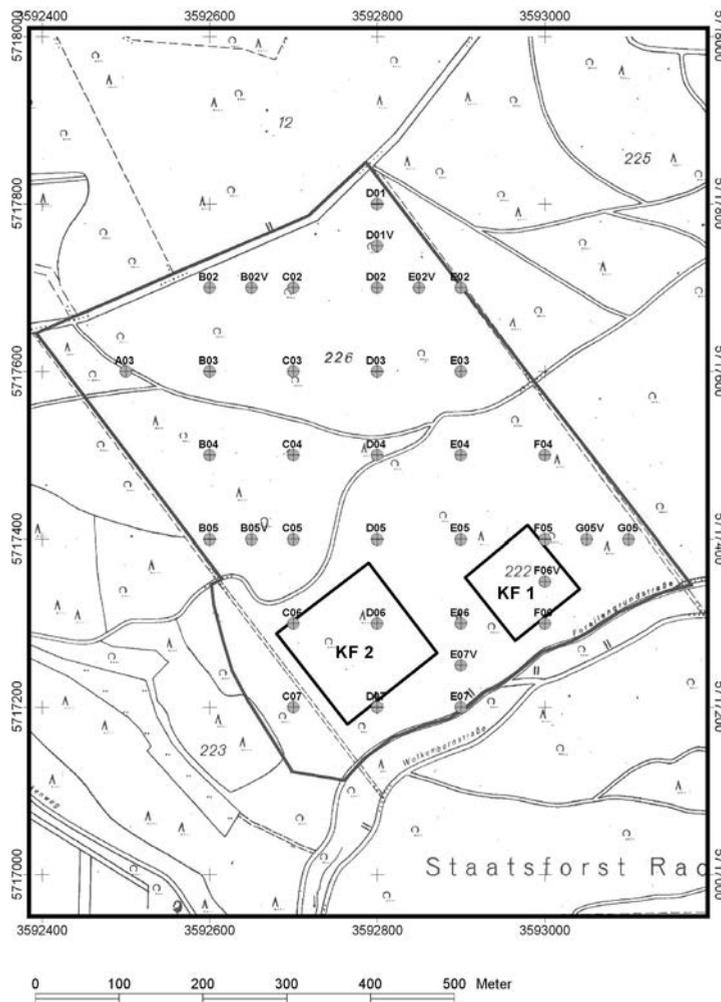


Abb. 1 Naturwald „Königsbuche“ mit Lage der Gitternetzpunkte (z. B. D01, D01V) und den Kernflächen (KF) 1 und 2.  
 Fig. 1 Strict forest reserve ‘Königsbuche’ with the grid network (e. g. D01, D01V) and the core areas (KF) 1 and 2.

### 3 Aufnahmeflächen und -methoden

Die Vergleichsgrundlage der Auswertung bilden die Daten aus dem Jahr 1998 (LEMKE 2001). Damals verwendete Aufnahmemodi und Probeflächenkonzepte wurden bei der Wiederholungsaufnahme 2010 beibehalten, im Detail aber entsprechend dem Vorschlag von THOMAS et al. (1995) noch erweitert, nicht zuletzt deshalb, um auch einen Vergleich mit Untersuchungen aus anderen Naturwaldreservaten zu ermöglichen (SCHMIDT & SCHMIDT 2007, FISCHER et al. 2009). Die Anordnung der Aufnahmeflächen orientierte sich an der von der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt im Jahre 1998 eingerichteten Gitternetzverpflockung (100 x 100 m-Raster) (Abb. 1). Während vom NW Königsbuche aus dem Jahr 1998 nur eine Gesamtflorenliste ohne Trennung nach den sich aus der Gitternetzanordnung ergebenden, 1 ha großen Rasterfeldern bzw. den kleineren Randbereichen existiert (LEMKE 2001), wurde 2010 im Rahmen der floristischen Aufnahmen durch mehrmaliges systematisches Abgehen zwischen April und August das Arteninventar von insgesamt vollen 15 Rasterfeldern getrennt nach Bestandesschichten (Abgrenzung: Baumschicht: Gehölze > 5 m Höhe, Strauchschicht: Gehölze 0,5 – 5 m Höhe, Krautschicht: alle Gefäßpflanzen, Gehölze < 0,5 m Höhe, Ausnahme: bei den *Rubus*-Arten erfolgte keine Trennung zwischen Strauch- und Krautschicht) quantitativ entsprechend dem Vorschlag von THOMAS et al. (1995) erfasst: 1 – max. 10 Exemplare, 2 – max. 25 % Deckung, 3 – max. 25 % Deckung, jedoch in einem Teilbereich (> 400 m<sup>2</sup>) deutlich über 25 % Deckung, 4 – über 25 % Deckung. Diese Mengenangaben wurden nicht für Arten erhoben, die in Feldern direkt an der Naturwaldgrenze mit Flächengrößen unter 1 ha auftraten.

An allen 34 Gitternetzpunkten im 100 x 100 m-Raster (darunter 7 Gitternetzpunkte, die aufgrund ihrer Nähe zum Naturwald-Rand um 50 m ins Bestandesinnere verlegt wurden, Abb. 1) diente ein 10 x 10 m-Quadrat, dessen Mittelpunkt 8,07 m nördlich des Gitternetzpunktes mit Hilfe von Bussole, Bandmaß und Fluchtstäben eingemessen wurde, als vegetationskundliche Aufnahmefläche im Jahr 1998 (M. Lemke) und 2010 (W. Schmidt). Im NW Königsbuche liegen zwei Kernflächen (Abb. 1): Kernfläche 1 (1 ha) wurde 1993 auf einer Windwurfücke nach den Stürmen Vivian und Wiebke (1990) eingerichtet. Kernfläche 2 (1,96 ha) wurde erst 1998 eingerichtet und umfasst den größten Flächenwurf im NW Königsbuche nach dem Sturm im Juni 1997. Beide Kernflächen sind wilddicht gezäunt und mit einem 20 x 20 m-Gitternetz-Raster versehen. Innerhalb dieses Probeflächen-Rasters wurde in einem kreuzförmig angelegten, lückenlosen Transekt auf 10 x 10 m-Teilquadraten die Vegetation nach dem o. g. Schema von M. Lemke (2001, Kernfläche 1 und 2 im Jahr 1998), T. Kompa (2004, nur Kernfläche 2 1999 – 2001) und W. Schmidt (2010) aufgenommen. Für die Kernfläche 1 ergaben sich insgesamt 36, für die Kernfläche 2 insgesamt 52 je 100 m<sup>2</sup> große Aufnahmeflächen.

Die Vegetation an den Gitternetzpunkten und in den Kernflächen wurde quantitativ über die Abschätzung des Deckungsgrades direkt in Prozent der einzelnen Arten und o. g. Schichten aufgenommen (THOMAS et al. 1995). Während bei LEMKE (2001) Moose nur vereinzelt notiert wurden und bei KOMPA (2004) sogar völlig unberücksichtigt blieben, erfolgte 2010 auch eine möglichst vollständige Erfassung der bodenbewohnenden Moose. Insbesondere in den flächig geworfenen Bestandesteilen mit großen Mengen an Totholz war allerdings eine saubere Trennung der häufig wuchernden Moosteppiche zwischen totholz- und mineralbodenbewohnenden Moosen nicht immer leicht möglich. Ebenso wenig kann ausgeschlossen werden, dass bei den Vegetationsaufnahmen die eine oder andere Art übersehen bzw. für die Nachbestimmung nicht gesammelt wurde.

Die Nomenklatur der Pflanzenarten richtet sich nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), die der Moose nach KOPERSKI et al. (2000).

Grundlage für die Auswertungen zur Struktur, Diversität, Artenzusammensetzung, Standortqualität und Naturnähe waren die Deckungsgradwerte von 34 Aufnahmeflächen an Gitternetzpunkten (GNP, Tab. 1), 36 Aufnahmeflächen in Kernfläche 1 (KF 1, Tab. 2) sowie 52 Aufnahmeflächen in Kernfläche 2 (KF 2, Tab. 3) aus den Jahren 1998 und 2010. Soweit von Bedeutung wurden für die Kernfläche 2 auch die Daten aus den Jahren 1999 – 2001 (KOMPA 2004) berücksichtigt. Bei der Auswertung der Vegetationsaufnahmen wurde eine Stratifizierung der Aufnahmeflächen nach der Störungsflächengröße und -intensität in Anlehnung an UNKRIG et al. (1999) vorgenommen (vgl. auch KOMPA & SCHMIDT 2003, 2006, KOMPA 2004):

**Bestand (randlich gestört):** es sind keine aufgeklappten Wurzelsteller, keine liegenden Stämme bzw. Kronenverhaue sowie keine auf den 1997er Windwurf zurückzuführenden Kronenschäden vorzufinden. Auf Grund der räumlichen Nähe zu den geworfenen Bestandesteilen hat es im NW Königsbuche häufig eine randliche Beeinflussung des stehengebliebenen Bestandes gegeben. So war der Lichtgenuss (PAR-Strahlung) im Bestand oberhalb von Strauch- und Krautschicht für die Kernfläche 2 nach KOMPA (2004) im Sommer 2001 mit 17 % der Freilandhelligkeit relativ hoch. Dies weist auf ein deutlich erhöhtes Strahlungsangebot gegenüber völlig ungestörten Buchenwäldern hin, bei denen der relative Lichtgenuss normalerweise unter 5 % liegt (EBER 1972, SCHMIDT 2009, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Insgesamt 32 (26 %) der 122 Aufnahmeflächen entfallen auf dieses Stratum mit der geringsten Störungsbeeinflussung.

**Lücke:** aufgeklappte Wurzelsteller und/oder liegende Stämme bzw. Kronenverhaue, die aus dem 1997er Windwurf stammen, befinden sich in der Fläche, das Kronendach weist Lücken auf, die vom umliegenden Bestand langfristig wieder geschlossen werden können, Restüberschirmung bei mehr als 20 %. Mit 69 (57 %) Aufnahmeflächen bildet dieses Stratum den höchsten Anteil unter den drei Störungsvarianten.

**Flächenwurf:** wie Lücke, aber keine oder maximal 20 % Restüberschirmung, Kronenlücken werden auch langfristig vom umgebenden Bestand nicht geschlossen werden (Freiflächensituation). Mit nur 21 (17 %) Aufnahmeflächen ist das Stratum „Flächenwurf“ am schwächsten vertreten und konzentriert sich vor allem auf die Kernfläche 2. Aufnahmeflächen mit Flächenwurf fehlen dagegen auf der Kernfläche 1.

Die Zuordnung der einzelnen Aufnahmeflächen zu diesen drei Kategorien erfolgte nach den Angaben von LEMKE (2001, mit einer feineren Einteilung, die an die beschriebene Dreiteilung angepasst wurde) und KOMPA (2004) und wurde 2010 nochmals auf Schlüssigkeit überprüft. Nicht berücksichtigt wurden bei dieser Einteilung Störungen mit Kronenauflichtungen, die auf nachfolgende Stürme („Kyrill“ 2007, „Emma“ 2008), Borkenkäferschäden (an Fichte, vor allem nach den Trockenjahren 2003 und 2006) und natürliche Alterungsabgänge zurückzuführen sind. Insgesamt traten diese Störungen im NW Königsbuche nur punktuell auf und erzeugten oder vergrößerten nur kleine Lücken, führten jedoch nicht zu flächigen Auflichtungen wie nach dem Sturm im Juni 1997.

## 4 Datenauswertung

Zur Darstellung der Ähnlichkeitsbeziehungen zwischen den einzelnen Aufnahmeflächen bzw. Störungsstraten und der Aufnahmejahre wurde eine indirekte Ordination (hier: Detrended Correspondence Analysis, HILL & GAUCH 1980) für die Strauch- und Krautschichtvegetation durchgeführt. Bei einer Ordination wird der Abstand (oder die Ähnlichkeit) der Aufnahmen in einem vieldimensionalen Raum berechnet. Bei der anschließenden Reduktion auf die zwei Dimensionen (Achsen), welche in dem Datensatz die größte Varianz erklären, werden floristisch ähnliche Aufnahmen nahe beieinander abgebildet. Eine sogenannte MRPP = Multiple-Response-Permutation-Prozedur (basierend auf 1000 Permutationen und Euklidischer Distanz) wurde angewendet, um einen Einfluss des Aufnahmejahres und der Störungsintensität innerhalb eines Aufnahmejahres auf die Anordnung im Ordinationsdiagramm zu ermitteln. Dieses multivariate, nicht-parametrische Verfahren überprüft die Nullhypothese, dass es keine Unterschiede hinsichtlich der Lage der Flächen unterschiedlicher Gruppen im Ordinationsdiagramm gibt. Dazu wird die Distanz zwischen Flächen innerhalb einer Gruppe zur Distanz zu Flächen aus anderen Gruppen ins Verhältnis gesetzt (McCUNE & GRACE 2002). Durch eine nachträgliche Korrelation der Ordinationsachsen mit den Artmächtigkeiten der einzelnen Vegetationsaufnahmen und mit den ökologischen Zeigerwerten nach ELLENBERG et al. (2001) können die für die Unterschiede in der Vegetationszusammensetzung bedeutsamsten Parameter erkannt werden.

Die Berechnung der ökologischen Zeigerwerte, der Waldgefäßpflanzenanteile nach SCHMIDT et al. (2011b) sowie der Diversitätsmaße Shannon-Index und Evenness (MAGURRAN 2004) wurden mit dem speziell für Vegetationsdaten an der Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen der Universität Göttingen entwickelten, datenbankbasierten Auswertungsprogramm FRIDOLINO (PARTH & FISCHER 2009) durchgeführt.

Bei der statistischen Analyse wurde nach Prüfung der Daten auf Normalverteilung über die Kolmogorov-D-Statistik bzw. Varianzhomogenität (Levene-Test) bei normalverteilten Werten eine Varianzanalyse (one-way ANOVA) mit einem Tukey-Test durchgeführt, um Unterschiede zwischen den Störungsflächenvarianten Bestand, Lücke und Flächenwurf festzustellen. Bei fehlender Normalverteilung bzw. Varianzhomogenität wurde der Kruskal-Wallis-H-Test mit anschließendem Dunn's Test durchgeführt. Für paarweise Vergleiche von abhängigen Stichproben wurde der gepaarte t-test (bei Normalverteilung und Varianzhomogenität) bzw. der nicht-parametrische Wilcoxon-Test (fehlende Normalverteilung oder Varianzhomogenität) gewählt, um die Unterschiede von Wiederholungsaufnahmen zwischen verschiedenen Jahren statistisch abzusichern (KÖHLER et al. 2002, SACHS 2002).

Alle statistischen Vergleiche erfolgten mit dem Programm SigmaPlot 11.0 (Systat Software). Die Berechnung der DCA erfolgte mit Hilfe des Programms R 2.8.1 (R Development Core Team 2008). Als Signifikanzniveau wurde einheitlich  $p < 0,05$  gewählt.

## 5 Ergebnisse

### 5.1 Struktur

Zusammengefasst für alle drei Untersuchungskollektive (GNP, KF 1, KF 2) lagen die Deckungsgrade der **Baumschicht** in allen drei Störungsvarianten (Bestand, Lücke, Flächenwurf) 2010 signifikant höher als unmittelbar nach dem Sturm 1998 (Abb. 2). Auch zwischen den Störungsvarianten ließ sich unter Einbeziehung aller 122 Vegetationsaufnahmen in beiden Jahren eine signifikante Abgrenzung zwischen Bestand, Lücke und Flächenwurf vornehmen, nicht allerdings bei der separaten Betrachtung der drei verschiedenen Untersuchungskollektive (Tab. 1 – 3). Während 1998 für die Aufnahmen von GNP, KF 1 und KF 2 ein signifikanter Unterschied in der Baumschichtüberschirmung zwischen Bestand und Lücke vorlag, bestand dieser 2010 nur noch auf der KF 2. In der weniger vom Sturm erfassten KF 1 und bei den statistisch verteilten GNP war der Deckungsgrad der Baumschicht in den Lücken zwar immer noch etwa 7 % niedriger als im Bestand, unterschied sich allerdings nicht mehr statistisch von diesem. Selbst auf den flüchtig geworfenen Probeflächen, auf denen die Baumschicht unmittelbar nach dem Sturm nur noch weniger als 10 % überschirmte, war durch Regeneration vom Sturm gestörter Bäume und emporwachsende Naturverjüngung wieder eine lockere Baumschicht vorhanden, die auf der KF 2 20 %, an den GNP sogar mehr als 40 % deckte.

Eine **Strauchschicht** war unmittelbar nach dem Sturm im gesamten Naturwald praktisch nicht vorhanden, d. h. es gab auch in der bereits damals gezäunten KF 1 keine nennenswerte Naturverjüngung mit mehr als 0,5 m Höhe. Demgegenüber fand sich 2010 selbst im dicht geschlossenen Bestand eine fast ausschließlich von der Buche gebildete Naturverjüngung, die im Mittel mehr als 20 % deckte (Abb. 2). Mit zunehmender Störungsintensität nahm die Strauchschicht auf Grund des höheren Lichtangebots deutlich zu und erreichte 2010 auf den Aufnahmeflächen mit Flächenwurf etwa 60 %. Auf der KF 2 zeigte KOMPA (2004), dass auf den am stärksten gestörten Flächen die Entwicklung der Strauchschicht sehr rasch einsetzte und bereits vier Jahre nach dem Sturm 68 % erreichte, während die Entwicklung einer flächendeckenden Strauchschicht in den Lücken erst sehr viel später begann. Der 2010 im Flächenwurf zu beobachtende Rückgang der Strauchschicht geht einher mit dem zunehmenden Einwachsen der Verjüngung in die Baumschicht (> 5 m Höhe).

Sehr heterogen entwickelte sich der Deckungsgrad der **Krautschicht** insgesamt (Abb. 2) und in den verschiedenen Untersuchungskollektiven (Tab. 1 – 3). Während es 1998 zwischen den verschiedenen Störungsvarianten noch keine Unterschiede gab, erreichte 2010 die Krautschicht im Flächenwurf insgesamt signifikant höhere Deckungsgrade als im Bestand und in den Lücken. Differenzierter wird das Bild bei den einzelnen Untersuchungskollektiven: Während an den GNP mit mittleren Deckungsgraden zwischen 30 – 50 % keinerlei signifikante Unterschiede zwischen den Jahren 1998 und 2010 bzw. den Störungsvarianten bestehen, deckte die Krautschicht in der KF 1 1998 mit 60 – 70 % deutlich mehr Waldboden ab als 2010, wo nur ein mittlerer Deckungsgrad von etwa 40 % geschätzt wurde. Wiederum anders verhält

Tab. 1 Vegetationsveränderung für Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten (n = 34) im Naturwald Königsbuche. Angegeben sind die Mittelwerte in den Störungsvarianten Bestand, Lücke und Flächenwurf für die Jahre 1998 und 2010. Bei den Arten sind diejenigen der Strauch- und Krautschicht aufgeführt, die sich signifikant zwischen den Jahren unterscheiden sowie alle Arten mit einem mittleren Deckungsgrad über 1 % (+: Deckungsgrad unter 0,1 %). Signifikant höhere Werte zwischen den Jahren sind fett, signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert (p ≤ 0,05).

Tab. 1 Vegetation dynamics for sample plots of the grid network (n = 34) of the strict forest reserve Königsbuche. Shown are mean values for the disturbance categories unthrown stand, gap and extensively thrown stand. Only species of the shrub and herb layer with significant differences between 1998 and 2010 as well as all species with a mean cover of more than 1 % (+: cover value < 0.1 %) are listed. Significantly higher numbers between years are indicated in bold. Different letters mark significant differences between the disturbance categories within one year (p ≤ 0.05).

	Bestand (n=8)		Lücke (n=21)		Flächenwurf (n=5)	
	1998	2010	1998	2010	1998	2010
<b>Deckungsgrad (%)</b>						
Baumschicht	61,9a	<b>83,1a</b>	43,8b	<b>76,0a</b>	9,0c	<b>42,0b</b>
Strauschicht	+	15,9a	0,2	<b>32,7ab</b>	0,8	<b>61,0b</b>
Krautschicht	29,9	41,9	49,5	44,0	47,0	42,0
Moosschicht	0,1a	<b>0,8a</b>	0,4ab	<b>2,2b</b>	1,2b	<b>2,2b</b>
<b>Artenzahl/100 m<sup>2</sup></b>						
Baumschicht	1,5	1,5	1,5	1,6	1,2	1,4
Strauschicht	+	0,6	0,2	<b>1,3</b>	0,6	2,4
Krautschicht	12,5ab	10,3a	12,1a	14,0a	19,6b	20,6b
Moosschicht	0,3	<b>2,9</b>	0,5	<b>3,2</b>	1,2	<b>3,4</b>
<b>Abnehmende Arten</b>						
<i>Impatiens parviflora</i>	9,3	2,4	<b>19,8</b>	4,5	11,7	7,0
<b>Zunehmende Arten</b>						
<i>Fagus sylvatica</i> S	+	15,9a	0,2	<b>31,7ab</b>	0,8	<b>59,0b</b>
<i>Fagus sylvatica</i> K	1,6	<b>19,1</b>	1,0	<b>16,8</b>	1,6	7,2
<i>Galium odoratum</i>	0,9	<b>5,0</b>	0,7	<b>4,6</b>	0,7	5,2
<i>Melica uniflora</i>	0,3	<b>1,3</b>	0,8	<b>4,1</b>	2,2	5,8
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+	<b>0,5</b>	0,3	<b>1,0</b>	0,3	1,1
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,6	0,8	1,9	<b>3,0</b>	2,4	5,5
<i>Carex sylvatica</i>	0,3	0,8a	1,2	<b>2,0ab</b>	1,3	2,7b
<i>Milium effusum</i>	0,1	0,1	0,4	<b>0,8</b>	0,2	0,6
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,1	0,3	0,2	<b>0,5</b>	1,0	1,0
<i>Carex remota</i>	0,1	0,2	0,2	<b>0,4</b>	0,8	0,9
<i>Circaea lutetiana</i>	0,3	1,1	0,2	<b>1,0</b>	0,6	<b>2,8</b>
<i>Dryopteris dilatata</i>	+ab	0,1a	+a	<b>0,7ab</b>	0,3b	<b>1,9b</b>
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	0,1	0,1a	+	0,1a	0,1	<b>1,0b</b>
<b>Indifferente Arten</b>						
<i>Oxalis acetosella</i>	10,9	12,4	17,6	10,8	6,4	7,4
<i>Urtica dioica</i>	0,2	0,1	0,4	0,2	1,3	7,0
<i>Impatiens noli-tangere</i>	1,9	0,8	3,4	1,5	0,6	1,4
<i>Rubus idaeus</i>	0,1	.	0,2	0,1	1,3	0,9
<i>Festuca gigantea</i>	+a	.	0,1a	.	1,3b	0,1
<i>Lamium galeobdolon</i>	.	.	1,3	0,9	.	.
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	a	.	0,4ab	.	1,1b

Tab. 2 Vegetationsveränderung für Vegetationsaufnahmen in einem Transekt in der Kernfläche 1 (n = 36) im Naturwald Königsbuche. Angegeben sind die Mittelwerte in den Störungsvarianten Bestand und Lücke für die Jahre 1998 und 2010. Bei den Arten sind diejenigen der Strauch- und Krautschicht aufgeführt, die sich signifikant zwischen den Jahren unterscheiden sowie alle Arten mit einem mittleren Deckungsgrad über 1% (+: Deckungsgrad unter 0,1%). Signifikant höhere Werte zwischen den Jahren sind fett, signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres durch unterschiedliche Buchstaben markiert (p ≤ 0,05).

Tab. 2 Vegetation dynamics for sample plots of a transect within the core area 1 (n = 36) of the strict forest reserve Königsbuche. Shown are mean values for the disturbance categories unthrown stand and gap. Only species of the shrub and herb layer with significant differences between 1998 and 2010 as well as all species with a mean cover of more than 1% (+: cover value < 0.1%) are listed. Significantly higher numbers between years are indicated in bold. Different letters mark significant differences between the initial disturbance intensity within one year (p ≤ 0.05).

	Bestand (n = 12)		Lücke (n = 24)	
	1998	2010	1998	2010
<b>Deckungsgrad (%)</b>				
Baumschicht	57,5a	<b>85,4</b>	40,4b	<b>79,4</b>
Strauchschicht	0,1	<b>24,4</b>	0,9	<b>33,2</b>
Krautschicht	<b>68,3a</b>	37,5	<b>57,9b</b>	41,0
Moosschicht	0,2a	<b>0,8</b>	0,4b	<b>2,4</b>
<b>Artenzahl / 100 m<sup>2</sup></b>				
Baumschicht	1,2	1,4	1,1	1,2
Strauchschicht	0,1	<b>1,2</b>	0,5	<b>2,0</b>
Krautschicht	<b>12,8</b>	10,8	13,4	12,8
Moosschicht	0,3a	<b>1,3</b>	0,9b	<b>1,9</b>
<b>Abnehmende Arten</b>				
<i>Milium effusum</i>	<b>1,0</b>	0,2	0,6	0,6
<i>Oxalis acetosella</i>	<b>46,5a</b>	3,7	<b>19,7b</b>	4,6
<i>Impatiens parviflora</i>	<b>21,1</b>	6,0	<b>25,5</b>	9,9
<i>Rubus idaeus</i>	<b>3,1</b>	0,1	<b>6,3</b>	0,3
<i>Sambucus nigra</i> K	0,4	+	<b>0,3</b>	+
<i>Quercus cf. robur</i> K	0,1	0,1	<b>0,2</b>	+
<b>Zunehmende Arten</b>				
<i>Fagus sylvatica</i> S	0,1	<b>24,4</b>	0,8	<b>32,5</b>
<i>Carpinus betulus</i> S	.	.	.	<b>0,4</b>
<i>Fagus sylvatica</i> K	1,5	<b>19,0a</b>	1,3	<b>13,4b</b>
<i>Galium odoratum</i>	0,3	<b>2,3</b>	0,8	<b>3,9</b>
<i>Melica uniflora</i>	0,8	1,6	2,3	<b>4,5</b>
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	10,3	5,6	1,0	<b>3,0</b>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,5	0,9	0,4	<b>1,4</b>
<i>Dryopteris dilatata</i>	0,3	0,6	0,2	<b>1,1</b>
<i>Circaea lutetiana</i>	0,2	0,5	0,1	<b>0,5</b>
<b>Indifferente Arten</b>				
<i>Carex sylvatica</i>	1,3	1,2	3,2	2,1
<i>Athyrium filix-femina</i>	1,0	0,7	1,0	1,3

Tab. 3 Vegetationsveränderung für Vegetationsaufnahmen in einem Transekt in der Kernfläche 2 (n = 52) im Naturwald Königsbuche. Angegeben sind die Mittelwerte in den Störungsvarianten Bestand, Lücke und Flächenwurf für die Jahre 1998 und 2010. Bei den Arten sind diejenigen der Strauch- und Krautschicht aufgeführt, die sich signifikant zwischen den Jahren unterscheiden sowie alle Arten mit einem mittleren Deckungsgrad über 1 % (+: Deckungsgrad unter 0,1 %). Signifikant höhere Werte zwischen den Jahren sind fett, signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert ( $p \leq 0,05$ ).

Tab. 3 Vegetation dynamics for sample plots of a transect within the core area 2 (n = 52) of the strict forest reserve Königsbuche. Shown are mean values for the disturbance categories unthrown stand, gap and extensively thrown stand. Only species of the shrub and herb layer with significant differences between 1998 and 2010 as well as all species with a mean cover of more than 1 % (+: cover value < 0.1 %) are listed. Significantly higher numbers between years are indicated in bold. Different letters mark significant differences between the initial disturbance intensity within one year ( $p \leq 0.05$ ).

	Bestand (n=12)		Lücke (n=24)		Flächenwurf (n=16)	
	1998	2010	1998	2010	1998	2010
<b>Deckungsgrad (%)</b>						
Baumschicht	64,6a	<b>84,6a</b>	43,5b	<b>65,0b</b>	3,3c	<b>20,3c</b>
Strauschicht	0,1a	<b>27,8a</b>	1,5ab	<b>58,1b</b>	3,5b	<b>55,0b</b>
Krautschicht	48,8	60,4ab	40,6	39,6a	44,1	<b>78,8b</b>
Moosschicht	0,1a	<b>0,8a</b>	0,3ab	<b>7,3b</b>	0,6b	<b>4,0b</b>
<b>Artenzahl / 100 m<sup>2</sup></b>						
Baumschicht	1,2a	1,0	1,1a	1,2	0,7b	<b>1,3</b>
Strauschicht	0,1a	<b>1,5a</b>	0,4ab	<b>4,5b</b>	0,8b	<b>7,3c</b>
Krautschicht	8,0a	<b>11,2a</b>	11,3b	<b>16,7b</b>	14,6c	<b>17,8b</b>
Moosschicht	0,3a	<b>0,9a</b>	0,7ab	<b>3,2b</b>	1,3b	<b>3,3b</b>
<b>Abnehmende Arten</b>						
<i>Oxalis acetosella</i>	32,0	20,3	<b>24,5</b>	8,6	<b>32,2</b>	10,3
<i>Impatiens parviflora</i>	13,1	12,8	<b>14,3</b>	4,0	6,7	7,2
<i>Stellaria media</i>	.a	.	<b>0,1b</b>	.	+ab	.
<i>Sambucus nigra</i> K	+a	.	<b>0,2a</b>	.	<b>0,4b</b>	.
<i>Epilobium ciliatum</i>	.	.	.	0,1	<b>0,2</b>	.
<i>Betula pendula</i> K	.a	.	+ab	0,1	<b>0,1b</b>	.
<b>Zunehmende Arten</b>						
<i>Fagus sylvatica</i> S	0,1a	<b>27,3</b>	1,5ab	<b>48,3</b>	3,5b	<b>14,4</b>
<i>Acer pseudoplatanus</i> S	.	0,3	.	<b>1,5</b>	.	2,8
<i>Prunus avium</i> S	.	0,3	.	<b>3,7</b>	.	<b>9,5</b>
<i>Carpinus betulus</i> S	.	0,3	.	<b>3,9</b>	.	<b>9,7</b>
<i>Rubus fruticosus</i> agg. S	.	.	.	<b>1,3</b>	.	<b>4,4</b>
<i>Betula pendula</i> S	.	.	.	<b>0,9</b>	.	<b>2,4</b>
<i>Rubus idaeus</i> S	.	.	.	<b>0,7</b>	.	<b>2,3</b>
<i>Sambucus racemosa</i> S	.	.	.	0,3	.	<b>8,6</b>
<i>Sambucus nigra</i> S	.	.	.	0,3	.	<b>8,3</b>
<i>Acer pseudoplatanus</i> K	0,1	<b>0,3</b>	0,1	0,2	+	.
<i>Melica uniflora</i>	0,2	<b>3,7</b>	0,2	<b>4,1</b>	0,1	0,4
<i>Fagus sylvatica</i> K	0,5	<b>24,2</b>	0,6	<b>10,4</b>	0,4	<b>2,2</b>
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,5ab	<b>1,8</b>	0,2a	<b>2,8</b>	0,6b	<b>17,5</b>
<i>Carex sylvatica</i>	0,3a	<b>1,3</b>	0,5ab	<b>2,1</b>	1,0b	<b>8,6</b>

	Bestand (n=12)		Lücke (n=24)		Flächenwurf (n=16)	
	1998	2010	1998	2010	1998	2010
<i>Galium odoratum</i>	1,6a	<b>7,5</b>	0,8ab	<b>3,7</b>	0,4b	<b>2,6</b>
<i>Impatiens noli-tangere</i>	.	<b>1,5</b>	0,1	0,6	+	<b>1,9</b>
<i>Rubus fruticosus</i> agg. K	.	.	.	<b>1,6</b>	.	0,4
<i>Carex pallescens</i>	.	+	.	<b>0,5</b>	.	.
<i>Poa nemoralis</i>	.	+	.	<b>0,3</b>	0,1	0,3
<i>Carex pilulifera</i>	.	.	.	<b>0,2</b>	.	+
<i>Carpinus betulus</i> K	0,1	0,1	0,1	<b>0,6</b>	<b>0,1</b>	.
<i>Circaea lutetiana</i>	.	0,2	+	<b>1,3</b>	0,1	<b>7,0</b>
<i>Dryopteris dilatata</i>	+	0,2	+	<b>1,3</b>	.	<b>4,8</b>
<i>Juncus effusus</i>	0,1a	0,1	0,4b	<b>2,1</b>	2,0c	<b>3,9</b>
<i>Calamagrostis epigejos</i>	.	.	.	<b>0,4</b>	.	<b>2,4</b>
<i>Milium effusum</i>	0,3	0,6	0,3	<b>1,9</b>	0,2	<b>1,8</b>
<i>Rubus idaeus</i> K	.a	+	0,3b	<b>1,6</b>	0,5b	<b>1,8</b>
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,9	0,8	0,1	<b>0,5</b>	0,1	<b>1,0</b>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,1	0,6	+	<b>0,7</b>	+	<b>0,8</b>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	0,2	.	<b>0,3</b>	.	<b>0,8</b>
<i>Epilobium angustifolium</i>	.	.	+	<b>0,3</b>	+	<b>0,5</b>
<i>Urtica dioica</i>	+	0,1a	.	0,3a	+	<b>31,1b</b>
<i>Galium aparine</i>	.	.	.	0,6	.	<b>1,1</b>
<b>Indifferente Arten</b>						
<i>Salix caprea</i> S	.	.	.	0,8	.	1,3
<i>Lamium galeobdolon</i>	1,3	0,4	.	0,3	0,3	0,3

es sich in der KF 2: Während die dem Bestand zugeordneten Flächen heute etwa 60 % Deckungsgrad in der Krautschicht aufweisen, liegt er in den Lücken mit 40 % deutlich darunter, in den ehemals flächig geworfenen Teilen mit knapp 80 % deutlich darüber. Nach KOMPA (2004) erhöhte sich der Deckungsgrad der Krautschicht in allen drei Störungsvarianten der KF 2 bereits im Zeitraum 1999 – 2001 gegenüber 1998 deutlich.

Eine Schicht aus mineralbodenbewohnenden **Moosen** spielt im NW Königsbuche nur eine untergeordnete Rolle. Deckten diese unmittelbar nach dem Sturm im Mittel weniger als 1 %, so nahmen sie bis 2010 zwar in fast allen Untersuchungskollektiven und Störungsvarianten signifikant zu, erreichten aber selbst in Lücken und bei Flächenwurf kaum mehr als 5 %. Im ungestörten Bestand, wo Wurzelsteller und Wurfböden fehlten und auch vom zersetzenden Totholz keine Moosmatten sich über die benachbarte Laubstreudecke legten, blieb der Deckungsgrad der Moose unter 1 %.

## 5.2 Diversität

Die **Baumschicht** der Aufnahmeflächen ist insgesamt sehr artenarm und wird weitgehend von der Buche geprägt. Sowohl im Hinblick auf die zeitliche Entwicklung als auch die unterschiedenen Untersuchungskollektive bzw. Störungsvarianten gibt es keine signifikanten Unterschiede in den Artenzahlen (Tab. 1 – 3). Bei KF 2 deutet sich allerdings an, dass 13 Jahre nach dem Sturm die Baumschicht im Flächenwurf etwas artenreicher als im geschlossenen Bestand ist, nachdem es in den ersten Jahren nach dem Sturm eher umgekehrt war.

Deutlich zugenommen hat nicht nur der Deckungsgrad der **Strauchschicht**, sondern auch deren Artenzahl. Dies gilt für alle Störungsvarianten, wobei die Zunahme mit zunehmender Störungsintensität an-

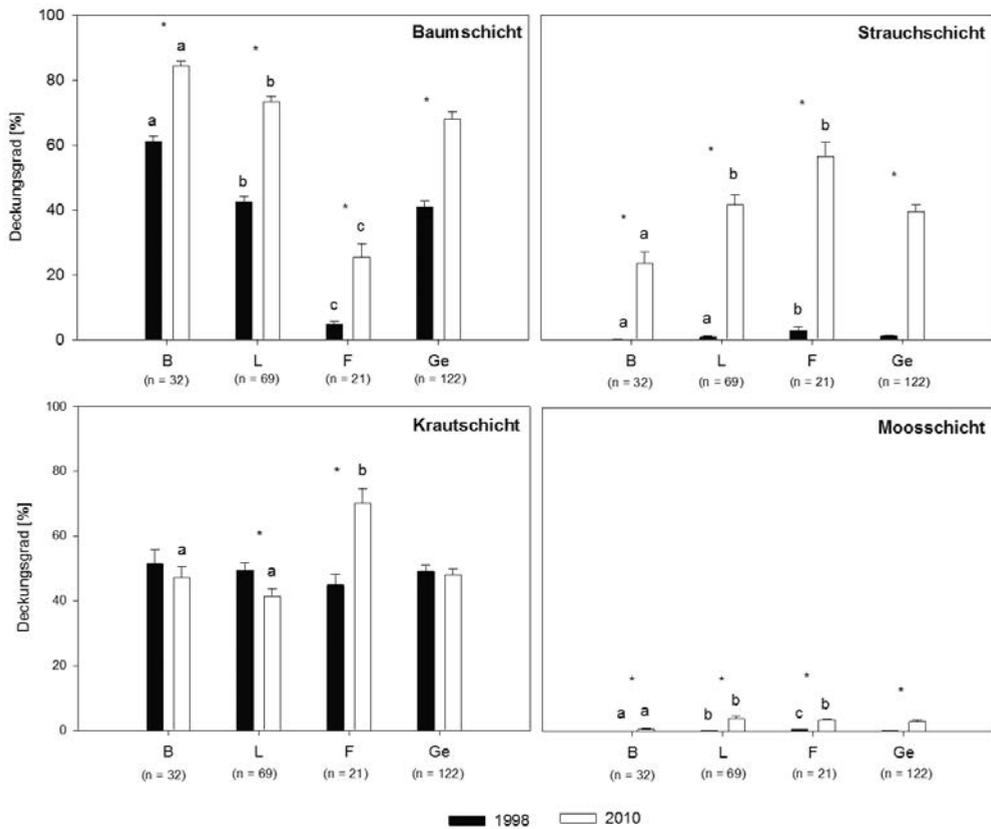


Abb. 2 Mittlere Deckungsgrade ( $\pm$  Standardfehler) der unterschiedlichen Vegetationsschichten in den Aufnahmejahren 1998 und 2010 für die Störungsvarianten Bestand (B), Lücke (L) und Flächenwurf (F) sowie aller Aufnahmeflächen (Ge) im Naturwald Königsbuche. \* markiert Unterschiede zwischen den Jahren, unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres.

Fig. 2 Mean cover values ( $\pm$  standard error) of the different vegetation layers (tree, shrub, herb, moss layer) within the disturbance categories unthrown stand (B), gap (L) and extensively thrown stand (F) as well as the complete data set of relevés (Ge) in the strict forest reserve Königsbuche in 1998 and 2010. \* marks significant differences between 1998 and 2010, different letters mark significant differences between the disturbance categories within one year.

steigt. Unterschiede zwischen den Störungsvarianten sind allerdings nur in KF 2 im Aufnahmejahr 2010 signifikant. Mehr als sieben Arten finden sich hier unter Zäunung auf den flächig geworfenen Probenflächen, gegenüber nur 1,5 Arten / 100 m<sup>2</sup> im Bestand und gegenüber 2,4 Arten / 100 m<sup>2</sup> an den meist ungezäunten, flächig geworfenen Aufnahmeflächen an GNP.

Je nach Untersuchungskollektiv ist das Bild bei den Artenzahlen der **Krautschicht** ähnlich heterogen wie beim Deckungsgrad. Bei den GNP gibt es im zeitlichen Vergleich 1998/2010 keine signifikanten Unterschiede. Allerdings zeichnen sich die Probenflächen mit der höchsten Störungsintensität durch deutlich höhere Artenzahlen gegenüber dem Bestand und den Lücken aus. Eine entsprechende Abstufung gibt es auch bei KF 2, während sie bei KF 1 fehlt. Auf KF 2 haben die Artenzahlen in der Krautschicht von 1998 bis 2001 signifikant zugenommen (KOMPA & SCHMIDT 2003, KOMPA 2004). Bis 2010 erfolgte dann ein leichter, aber nicht signifikanter Rückgang. Es wurden immer noch zwischen 3 – 5 Arten / 100 m<sup>2</sup> mehr notiert als 1998.

Insgesamt ergibt sich für die **Gefäßpflanzen** unter gemeinsamer Berücksichtigung der Strauch- und Krautschicht eine deutliche Zunahme der Diversitätsparameter Artenzahl, Shannon-Wiener-Index und Evenness mit zunehmender Störungsintensität, wobei sich der Flächenwurf meist deutlich vom Bestand und der Lücke unterschied, während sich diese kaum signifikant voneinander trennen ließen (Abb. 3). Im zeitlichen Vergleich zwischen 1998 und 2010 hat die Artenzahl nur in den Lücken und bei Flächenwurf signifikant zugenommen, beim Shannon-Wiener-Index und bei der Evenness gilt dies auch für den Bestand. Die Zunahme der Artenzahl in der **Moosschicht** von 1998 gegenüber 2010 hat sicher eine Ursache in der intensiveren Erfassung der bodenbewohnenden Kryptogamen. Immerhin gilt der Störungsgradient, der bereits 1998 festgestellt wurde, auch für das Jahr 2010: im Bestand ist nicht nur der Deckungsgrad, sondern auch die Zahl der bodenbewohnenden Moosarten geringer als in den Lücken oder den flächig geworfenen Probeflächen.

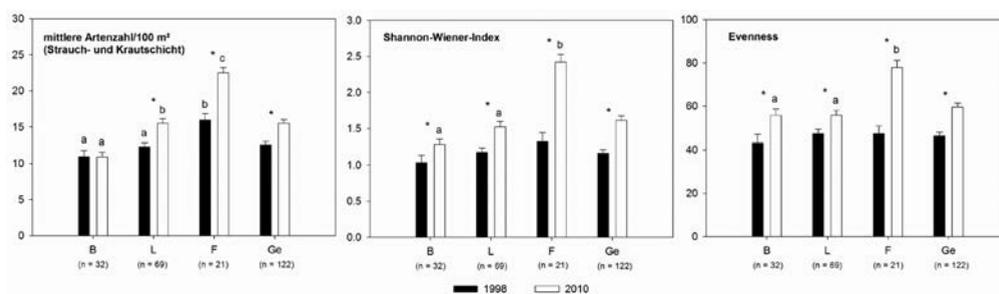


Abb.3 Mittlere Artenzahl, Shannon-Wiener-Index und Evenness ( $\pm$  Standardfehler) der Strauch- und Krautschicht (kumuliert) der Aufnahmejahre 1998 und 2010 in den Störungsvarianten Bestand (B), Lücke (L) und Flächenwurf (F) sowie aller Aufnahmeflächen (Ge) im Naturwald Königsbuche. \* markiert signifikante Unterschiede zwischen den Jahren, unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres.

Fig. 3 Mean species numbers, Shannon Wiener Index and evenness ( $\pm$  standard error) of the shrub and herb layer (cumulative) within the disturbance categories unthrown stand (B), gap (L) and extensively thrown stand (F) as well as the complete data set of relevés (Ge) in the strict forest reserve Königsbuche in 1998 and 2010. \* marks significant differences between 1998 and 2010, different letters mark significant differences between the disturbance categories within one year.

### 5.3 Veränderungen in der Artenzusammensetzung, floristische Ähnlichkeiten

Durchgehend zurückgegangen gegenüber 1998 sind *Oxalis acetosella* und *Impatiens parviflora* (Tab. 4), wobei es zwischen beiden Arten Unterschiede in den Untersuchungskollektiven und Störungsvarianten gibt. So verringerte sich der Deckungsgrad von *O. acetosella* im Mittel aller drei Störungsvarianten auf ein Drittel von 1998. Der Rückgang war dabei auf den beiden Kernflächen besonders ausgeprägt, während er auf den Aufnahmeflächen an den GNP nicht signifikant war (Tab. 1 – 3). *I. parviflora* ging 2010 in den Lücken aller drei Untersuchungskollektive gegenüber 1998 stark zurück, im Bestand war dieser Rückgang nur auf KF 1 signifikant. Im Flächenwurf war *I. parviflora* auch 2010 noch annähernd gleichstark vertreten wie 1998.

Die gegenüber 1998 zunehmenden Arten werden durchgehend von *Fagus sylvatica* angeführt, die in der Strauchschicht 2010 im Bestand Deckungsgrade von 16 – 27 %, in den Lücken von 32 – 48 % und bei Flächenwurf von 14 – 59 % erreichte. Auch in der Krautschicht nahm *F. sylvatica* deutlich zu, und zwar am stärksten im Bestand (19 – 24 %) und am geringsten bei Flächenwurf (2 – 7 %). Die Lücken nahmen eine mittlere Stellung ein (10 – 17 %). Daraus ergibt sich, dass sich *F. sylvatica* in der Naturverjüngung nach dem Sturm in den Lücken und im Bestand am besten entwickelt hat, während sie bei Flächenwurf, d. h.

Tab. 4 Veränderungen der wichtigsten Arten der Strauch- und Krautschicht (kumulierte Deckungsgradwerte aller Arten, die mindestens in einer Störungsvariante eines Jahres einen mittleren Deckungsgrad  $\geq 1\%$  erreichten; +: Deckungsgrad unter  $0,1\%$ ) im Naturwald Königsbuche, getrennt nach Aufnahmejahr und Störungsvariante. Signifikant höhere Werte zwischen den Jahren sind fett, signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres sind durch unterschiedliche Buchstaben markiert ( $p \leq 0,05$ ). Die Korrelationskoeffizienten  $r$  (Pearson-Korrelation) beziehen sich auf die 1. und 2. Achse der DCA-Matrix (Abb. 4).

Tab. 4 Changes of the most abundant species of the shrub and herb layer in the strict forest reserve Königsbuche separated according to recording year and the disturbance category (accumulated cover values of all species at least with a mean cover of  $\geq 1\%$  in one of the disturbance categories in 1998 or 2010; +: cover value  $< 0,1\%$ ). Significantly higher numbers between years are indicated in bold. Different letters mark significant differences between the initial disturbance intensity within one year ( $p \leq 0,05$ ). Pearson-correlation coefficients  $r$  are related with the 1. and 2. axis of the DCA matrix (Fig. 4).

n Jahr	Bestand		Lücke		Flächenwurf		r	
	32 1998	2010	69 1998	2010	21 1998	2010	DCA 1	DCA 2
<b>Abnehmende Arten</b>								
<i>Oxalis acetosella</i>	<b>32,2</b>	12,1	<b>20,7</b>	7,9	<b>26,0</b>	9,6	-0,39	0,53
<i>Impatiens parviflora</i>	15,1ab	7,7ab	<b>19,8a</b>	6,2a	7,9b	7,1b	-0,42	0,25
<b>Zunehmende Arten</b>								
<i>Melica uniflora</i>	0,4	<b>2,3</b>	1,1	<b>4,2</b>	0,6	1,7	0,05	-0,22
<i>Fagus sylvatica</i> S, K	1,2a	<b>44,3a</b>	1,8ab	<b>51,2a</b>	3,5b	<b>28,4b</b>	0,54	-0,79
<i>Carex sylvatica</i>	0,7a	<b>1,1b</b>	1,6ab	<b>2,1a</b>	1,1b	<b>7,2b</b>	0,62	0,05
<i>Circaea lutetiana</i>	0,2	<b>0,5a</b>	0,1	<b>0,9a</b>	0,2	<b>6,0b</b>	0,62	0,01
<i>Galium odoratum</i>	1,0	<b>4,9</b>	0,7	<b>4,0</b>	0,5	<b>3,2</b>	0,11	-0,34
<i>Dryopteris dilatata</i>	0,1	<b>0,3a</b>	0,1	<b>1,0b</b>	0,1	<b>4,1c</b>	0,56	-0,21
<i>Acer pseudoplatanus</i> S, K	0,1	<b>0,4</b>	+	<b>0,8</b>	+	<b>2,2</b>	0,39	-0,17
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,2	<b>0,7</b>	0,2	<b>1,0</b>	0,1	<b>0,8</b>	0,36	-0,37
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,7	1,1a	1,0	<b>2,3a</b>	1,0	<b>14,6b</b>	0,65	0,04
<i>Prunus avium</i> S, K	+	0,2a	+	<b>1,5ab</b>	+	<b>7,7b</b>	0,54	-0,01
<i>Carpinus betulus</i> S, K	0,1	0,2a	0,1	<b>1,9b</b>	0,1	<b>7,4c</b>	0,69	-0,03
<i>Rubus fruticosus</i> agg. S, K	+	+a	+	<b>1,1b</b>	+	<b>4,0c</b>	0,67	-0,05
<i>Juncus effusus</i>	0,1a	+a	0,4b	<b>0,9b</b>	1,7c	<b>3,2c</b>	0,62	0,30
<i>Calamagrostis epigejos</i>	.	.a	.	<b>0,2ab</b>	.	<b>1,8b</b>	0,45	-0,01
<i>Milium effusum</i>	0,5	0,3a	0,5	<b>1,1a</b>	0,2	<b>1,5b</b>	0,33	0,02
<i>Galium aparine</i>	.	.a	+	<b>0,2a</b>	+	<b>1,0b</b>	0,45	0,09
<i>Urtica dioica</i>	0,1	+a	0,2	0,2a	0,3	<b>25,4b</b>	0,59	0,17
<i>Sambucus racemosa</i> S, K	.	.a	.	0,2a	.	<b>6,6b</b>	0,53	0,10
<i>Sambucus nigra</i> S, K	0,2	0,1a	0,2	0,3a	0,3	<b>6,5b</b>	0,40	0,22
<b>Indifferente Arten</b>								
<i>Rubus idaeus</i> S, K	<b>1,2a</b>	+a	2,3ab	1,0b	0,7b	<b>3,4c</b>	0,44	0,29
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0,6	0,8	<b>1,2</b>	0,9	0,2	<b>1,8</b>	0,14	-0,07
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	3,9	2,1	0,4	1,2	+	+	-0,32	-0,26
<i>Betula pendula</i> S, K	.a	.a	+a	0,3a	0,1b	1,8b	0,41	0,08
<i>Crataegus monogyna</i> S, K	+	.	.	+	.	1,3	0,29	0,05
<i>Salix caprea</i> S, K	.	.	.	0,3	.	1,0	0,36	-0,01

bei hohem Strahlungsangebot, deutlich schwächer und vor allem auch sehr viel heterogener vertreten ist. Weitere Gehölzarten, die gegenüber 1998 signifikant zugenommen und die Strauchschicht erreicht haben, finden sich nur in den gezäunten Kernflächen 1 und 2 (Tab. 2 – 3). *Acer pseudoplatanus*, *Betula pendula*,

*Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Rubus fruticosus* agg., *Rubus idaeus*, *Sambucus nigra* und *S. racemosa* zeigen dabei vom Bestand bis zum Flächenwurf mit ansteigenden Deckungsgradwerten die positive Wirkung eines zunehmenden Lichtangebots.

Unter den krautigen Arten, die gemeinsam in allen drei Untersuchungskollektiven im Bestand und in den Lücken zugenommen haben, finden sich mit *Galium odoratum*, *Melica uniflora* und *Carex sylvatica* einmal typische Vertreter des *Galio-Fagetum*, mit den Farnen *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata* und *Gymnocarpium dryopteris* und dem Frischezeiger *Circaea lutetiana* vor allem schattenverträgliche Arten, die gut wasserversorgte und luftfeuchte Standortsbedingungen kennzeichnen. Eine Reihe dieser Arten konnte auch 2010 auf den Aufnahmeflächen mit Flächenwurf im Deckungsgrad gegenüber 1998 zunehmen. Typisch für diese Flächen sind aber auch noch 13 Jahre nach dem Sturm Schlagflurarten und Störungszeiger wie *Calamagrostis epigejos*, *Epilobium angustifolium*, *Galium aparine*, *Juncus effusus* und *Urtica dioica*. Besonders die Brennnessel prägte 2010 die flächig geworfenen Aufnahmeflächen der KF 2 mit hohen Deckungsgraden.

Eine indirekte Ordination der kombinierten Vegetationsdaten aus Strauch- und Krautschicht aller 122 Aufnahmeflächen aus den Jahren 1998 und 2010 ergab eine Auftrennung aller drei Störungsvarianten entlang der 1. Ordinationsachse, während die 2. Achse vor allem die Unterschiede zwischen den Aufnahmejahren widerspiegelt (Abb. 4). Auch die MRPP zeigt einen signifikanten Unterschied hinsichtlich der Anordnung der verschiedenen Aufnahmejahre im Ordinationsdiagramm mit einem A-Wert = 0,28 ( $p < 0,001$ ), wobei A ein Maß für die Ähnlichkeit innerhalb einer Gruppe ist und analog zu einem Determinationskoeffizienten eines linearen Modells betrachtet werden kann. Je ähnlicher sich die Flächen einer Gruppe sind, desto größer ist die Distanz zu anderen Gruppen. Während im 1. Jahr nach dem Sturm die drei Störungsvarianten im negativen Bereich der 1. Achse noch relativ eng zusammenliegen, befinden sich die Flächen der Störungsvariante „Lücke“ und vor allem der Variante „Flächenwurf“ 13 Jahre nach dem Sturm deutlich im positiven Bereich der 1. Achse. Aus der Lage der Centroide im Ordinationsdiagramm lässt sich demnach ableiten, dass sich die Störungsvarianten 2010 insgesamt floristisch stärker unterscheiden als 1998. Dies wird auch durch eine MRPP belegt, die für das Jahr 1998 eine geringere Ähnlichkeit innerhalb einer Gruppe ( $A = 0,09$ ,  $p < 0,001$ ) ermittelte als im Jahr 2010 ( $A = 0,25$ ,  $p < 0,001$ ).

#### 5.4 Beziehungen zu den Standorts(Umwelt)verhältnissen

Hinweise, inwieweit die floristischen Veränderungen mit Änderungen in den Standortverhältnissen verbunden sind, lassen sich aus den Zeigerwerten nach ELLENBERG et al. (2001) ableiten. Tab. 5 zeigt, dass im Allgemeinen die ungewichteten (nur das Vorkommen der Arten wird berücksichtigt) als auch die gewichteten Zeigerwerte (auch der Deckungsgrad der Arten wird berücksichtigt) vergleichbare Tendenzen im Vergleich der Aufnahmejahre und Störungsvarianten aufweisen. Insgesamt sind die gewichteten Zeigerwerte mit einer höheren Zahl an signifikanten Unterschieden verbunden, d. h. deutliche Unterschiede werden mehr durch die Zu- oder Abnahme im Deckungsgrad vorhandener Arten als durch das Auftreten oder Fehlen einzelner Arten erzeugt. Aus diesem Grunde sollen hier vorrangig die Veränderungen in den mittleren gewichteten Zeigerwerten besprochen werden.

Bei der mittleren **Kontinentalitäts**-Zahl ist durchgehend zwischen 1998 und 2010 eine Abnahme zu beobachten, d. h. die bewerteten Arten der Strauch- und Krautschicht indizieren ein insgesamt ozeanischer geprägtes Klima. Allein im Flächenwurf der KF 2 ist die mittlere K-Zahl 2010 angestiegen und setzt sich damit auch deutlich von der K-Zahl im Bestand und den Lücken ab. Auch die mittlere **Temperatur**-Zahl zeigt gegenüber 1998 eine signifikante Abnahme, wobei 2010 hier keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Störungsintensitäten auftreten. Erwartungsgemäß steigt die mittlere **Licht**-Zahl vom Bestand bis zum Flächenwurf an und war auf KF 2 bereits im 1. Jahr nach dem Sturm mit signifikanten Unterschieden zwischen gewichteten L-Zahlen der drei Störungsvarianten deutlich ausgeprägt. Nach den von KOMPA & SCHMIDT (2003) und KOMPA (2004) ausgewerteten Aufnahmen fand in den Lücken und im Flächenwurf der KF 2 von 1998 – 2001 eine stetige Zunahme an lichtbedürftigeren Arten statt, die aber bis 2010 bereits wieder zurückgegangen sind. An den GNP ließ sich der Lichtgradient nur für 2010

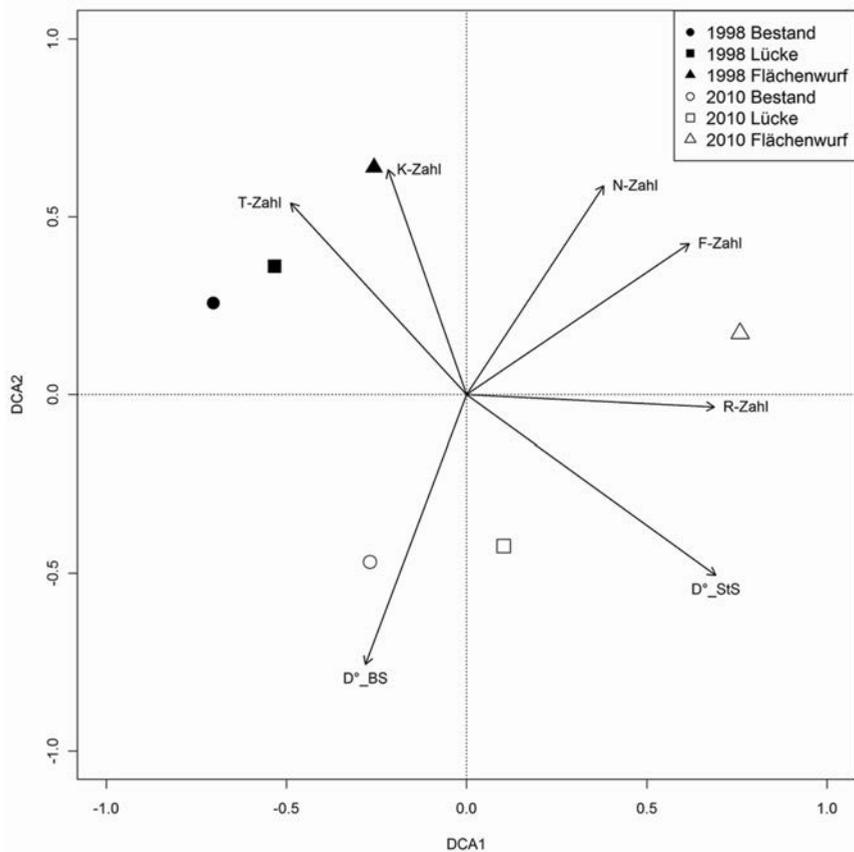


Abb. 4 DCA der Vegetationsaufnahmen getrennt nach den Aufnahmejahren 1998 und 2010 sowie nach den Störungsvarianten Bestand, Lücke und Flächenwurf. Die Daten der Strauch- und Krautschicht wurden kumuliert. Dargestellt sind die Centroiden der entsprechenden Gruppen. Achse DCA 1: erklärte Varianz  $r^2 = 0,26$ ; Gradientenlänge = 3,24; Achse DCA 2: erklärte Varianz  $r^2 = 0,28$ . Ein Bi-Plot wurde durch Korrelation der gewichteten Zeigerwerte und Deckungsgrade der Baum- und Strauchschicht mit den Achsen der Ordination erstellt. Dargestellt sind nur Parameter mit  $r > 0,5$  mit einer der beiden Achsen. Die einzelnen Korrelationskoeffizienten sind in Tab. 4 aufgeführt.

Fig. 4 DCA ordination of the vegetation surveys separated according to the year of observation (1998 / 2010) and according to the disturbance categories unthrown stand, gap and extensively thrown stand. Cumulative data from shrub and herb layer represent the centroids of the different strata. Axis DCA 1: explained variance  $r^2 = 0.26$ , length of gradient 3.24; Axis DCA 2: explained variance  $r^2 = 0.28$ . A bi-plot was created by the correlation of the weighted indicator values and cover values of the tree and shrub layer with the axis of the ordination. Shown are only parameters with  $r > 0.5$  with one of both axes. Correlation coefficients are listed in Tab. 4.

signifikant sichern. Abweichend verhält sich wiederum KF 1, die nur Lücken nach den Stürmen von 1990 und 1997 und keine flächig geworfenen Bereiche enthält. Hier hat zwischen 1998 und 2010 vor allem ein Artenwechsel, aber keine Deckungsgradzunahme zu mehr schattentoleranteren Pflanzen stattgefunden, wie der Vergleich der ungewichteten und gewichteten Zeigerwerte zeigt.

Bei der mittleren **Feuchte**-Zahl sind die Unterschiede zwischen den Jahren und Störungsintensitäten relativ gering und dürften damit wohl auch ökologisch wenig relevant sein. Gleichwohl sticht wieder die KF 2

Tab. 5 Veränderung in den ungewichteten und gewichteten Zeigerwerten nach Ellenberg (Kombination aus Strauch- und Krautschicht, Mittelwerte) im Naturwald Königsbuche, getrennt an Hand der Vegetationsaufnahmen an Gitternetzpunkten und in den Kernflächen 1 und 2. Fett: 2010 signifikant unterschiedlich gegenüber 1998. Buchstaben: signifikant unterschiedliche Werte zwischen den Störungsintensitäten (B – Bestand, L – Lücke, F – Flächenwurf) innerhalb eines Jahres ( $p \leq 0,05$ ).

Tab. 5 Mean Ellenberg indicator values (unweighted and cover-weighted, accumulated shrub and herb layer) of the strict forest reserve Königsbuche, calculated from sample plots of the grid network and the core areas 1 and 2. Significantly higher numbers between 1998 and 2010 are indicated in bold. Different letters mark significant differences between the initial disturbance intensity (B – unthrown stand, L – gap, F – extensively thrown stand) within one year ( $p \leq 0.05$ ).

n	Gitternetzpunkte (n = 34)			Kernfläche 1 (n = 36)			Kernfläche 2 (n = 52)		
	B	L	F	B	L	F	B	L	F
8	21	5	12	24	-	12	24	16	
<b>Ungewichtet</b>									
<b>Kontinental-Zahl</b>									
1998	3,4	3,3	3,2	3,4	3,4		3,3	3,3	3,3
2010	<b>3,2</b>	3,4	3,2	3,3	3,3		3,3a	3,4ab	<b>3,5b</b>
<b>Temperatur-Zahl</b>									
1998	5,2	5,2	5,2	5,1	5,1		5,3	5,2	5,2
2010	5,2	<b>5,1</b>	5,1	5,1	5,0		<b>5,1</b>	5,1	5,1
<b>Licht-Zahl</b>									
1998	3,5	3,6	4,3	4,0	4,2		3,2	4,1	4,6
2010	<b>3,2a</b>	3,6ab	4,0b	<b>3,5</b>	<b>3,7</b>		<b>3,4a</b>	4,3b	4,5b
<b>Feuchte-Zahl</b>									
1998	5,5	5,6	5,8	5,4	5,5		5,3a	5,4a	5,7b
2010	5,4	5,5	5,7	<b>5,3a</b>	5,5b		<b>5,5</b>	<b>5,5</b>	5,6
<b>N-Stickstoff-Zahl</b>									
1998	5,9	5,7	5,7	5,9a	5,7b		5,6a	5,7a	6,0b
2010	5,6	5,7	5,8	5,6	5,6		5,6a	5,6a	6,1b
<b>Reaktions-Zahl</b>									
1998	5,2	5,3	5,2	5,1a	4,8b		5,1	5,2	5,3
2010	5,3	5,4	5,4	5,2	<b>5,0</b>		5,3	5,1	5,4
<b>Gewichtet</b>									
<b>Kontinental-Zahl</b>									
1998	3,6	3,9	3,5	3,5	3,8		3,3	3,4	3,2
2010	<b>2,6</b>	<b>2,6</b>	<b>2,5</b>	<b>2,6</b>	<b>2,7</b>		<b>2,7a</b>	<b>2,6a</b>	<b>3,3b</b>
<b>Temperatur-Zahl</b>									
1998	5,4	5,5	5,4	5,6	5,6		5,5	5,5	5,3
2010	<b>5,1</b>	<b>5,1</b>	<b>5,1</b>	<b>5,1</b>	<b>5,1</b>		<b>5,1</b>	<b>5,1</b>	5,1
<b>Licht-Zahl</b>									
1998	2,7	2,9	3,4	2,7	3,4		1,7a	2,3b	2,2b
2010	2,7a	2,9ab	3,2b	3,2	3,2		<b>2,7a</b>	<b>3,3b</b>	<b>4,1c</b>
<b>Feuchte-Zahl</b>									
1998	5,2	5,2	5,5	5,1	5,1		5,0a	5,0a	5,1b
2010	5,1	5,2	5,3	5,1	5,1		<b>5,1a</b>	<b>5,2a</b>	<b>5,6b</b>
<b>N-Stickstoff-Zahl</b>									
1998	5,9	5,9	6,0	5,8	5,9		5,9	5,9	5,9
2010	5,8	<b>5,7</b>	6,1	<b>5,6</b>	<b>5,6</b>		<b>5,7a</b>	<b>5,6a</b>	<b>6,8b</b>
<b>Reaktions-Zahl</b>									
1998	4,8	4,7	5,1	4,2a	4,5b		4,3	4,3	4,2
2010	5,0	<b>5,1</b>	5,5	<b>4,9</b>	<b>5,0</b>		<b>4,8a</b>	<b>5,1a</b>	<b>6,0b</b>

heraus, indem hier nicht nur die Frische- und Feuchtezeiger von 1998 nach 2010 deutlich zugenommen haben, sondern auch die flüchtig geworfenen Aufnahmeflächen durch einen signifikant höheren Deckungsgrad von Arten wie *Circaea lutetiana*, *Impatiens noli-tangere* und *Juncus effusus* (Tab. 3) gegenüber dem Bestand oder den Lücken gekennzeichnet sind. Die mittlere **Stickstoff-Zahl** hat allgemein leicht abgenommen, kennzeichnet aber insgesamt noch mäßig gut nährstoffversorgte Standorte. Wiederum hebt sich der Flächenwurf der KF 2 ab, indem hier 2010 deutlich mehr Stickstoffzeiger (insbesondere *Urtica dioica*, Tab. 3) die Bodenvegetation prägten als 1998. Im Gegensatz zur Stickstoff-Zahl kennzeichnet die mittlere **Reaktions-Zahl** 13 Jahre nach dem Sturm eine verbesserte Basenversorgung, wobei diese dann auch entlang des Gradienten Bestand-Lücke-Flächenwurf zunimmt.

Abschließend ist festzustellen, dass in den drei Aufnahmekollektiven die Entwicklung der Zeigerwerte zwar eine vergleichbare Entwicklung entlang der Zeitachse und des Störungsgradienten aufzeigen, sich aber deutliche Unterschiede in der statistischen Signifikanz erkennen lassen, die auf KF 2 deutlich stärker ausgeprägt ist als zwischen den Aufnahmen der GNP und von KF 1 (Tab. 5). KF 2, die im Zentrum des Windwurfs erst 1998 neu angelegt wurde, umfasst nicht nur den schärfsten Struktur-Gradienten vom flüchtigen Windwurf bis in den Bestand, sondern zeigt auch höchste Dynamik in der Artenkombination und Diversität im Vergleich zu den Aufnahmeflächen an den GNP und von KF 1 (Tab. 1 – 3).

In Abb. 4 und Tab. 6 sind die mittleren Zeigerwerte aller 122 Aufnahmen mit den Achsenwerten der DCA korreliert. Dabei lassen sich die Reaktions-, Temperatur- und Feuchtezahl mit den höchsten Korrelationskoeffizienten als wichtigste Parameter für die Auftrennung der Störungsvarianten entlang der 1. Achse identifizieren. Sie erlauben es insbesondere, die Aufnahmeflächen mit Flächenwurf gegenüber denjenigen des Bestandes oder der Lücken abzugrenzen. Für die Verbindung mit der 2. Achse, die die Auftrennung der Aufnahmejahre widerspiegelt, ergeben sich als wichtigste Parameter mit den höchsten Korrelationskoeffizienten dagegen die Kontinentalitäts-, Temperatur- und Stickstoffzahl.

Überraschend gering ist dagegen die floristische Zusammensetzung mit dem Lichtangebot – ausgedrückt durch die Ellenbergsche Lichtzahl – korreliert. Hier spielt sicher eine Rolle, dass der Artenwechsel von Licht- und Schattenzeigern auch auf den stark vom Windwurf gestörten Flächen relativ gering war und dass die quantitativ sich besonders stark verändernden Arten entweder vergleichsweise einheitlich niedrige L-Zahlen aufweisen (*Fagus sylvatica*, *Oxalis acetosella*, *Athyrium filix-femina*, *Impatiens parviflora*) oder als indifferent eingestuft werden (*Urtica dioica*). Offensichtlich von größerer Bedeutung sind hier die strukturellen Unterschiede und Veränderungen, wie sie sich im Deckungsgrad von Baum- und Strauchschicht dokumentieren. So ist die 1. Achse der DCA enger mit dem Deckungsgrad der Strauchschicht, die 2. Achse enger mit dem Deckungsgrad der Baumschicht korreliert als mit irgendeinem der Zeigerwerte (Tab. 6, Abb. 4).

## 5.5 Artengruppen: Waldartenzusammensetzung, Rote-Liste-Arten, Neophyten

Zur Beurteilung der Naturnähe wird zunehmend die Bindung der auftretenden Pflanzenarten an Wald- bzw. Offenlandstandorte herangezogen (SCHMIDT et al. 2011a). Auf der Grundlage der Waldartenliste von SCHMIDT et al. (2011b) ergibt sich unter Berücksichtigung der kumulierten Deckungsgradwerte von Strauch- und Krautschicht im ersten Jahr nach dem Sturm eine eindeutige Dominanz von Arten des geschlossenen Waldes (1.1) in allen drei Störungsvarianten (Abb. 5). In den beiden Untersuchungskollektiven mit Flächenwurf (GNP, KF 2) war der Anteil dieser Artengruppe aber bereits gegenüber den Lücken und dem Bestand um etwa 10 % geringer. 2010 ist diese Abgrenzung bei den Aufnahmen an den GNP nicht mehr gegeben, hier hat sich der Anteil der Arten des geschlossenen Waldes gegenüber 1998 (nicht signifikant) erhöht. Anders verhält es sich auf der KF 2. Hier hat diese Artengruppe gegenüber 1998 in allen drei Störungsvarianten signifikant abgenommen. Gleichzeitig unterscheiden sich jetzt auch Bestand (Anteil 96 %), Lücke (Anteil 80 %) und Flächenwurf (39 %) signifikant voneinander. Entsprechend zugenommen hat als zweitwichtigste Gruppe die Gruppe von Gefäßpflanzenarten, die sowohl im Wald als auch im Offenland (2.1) vorkommen. Insbesondere im Flächenwurf der KF 2 stellte diese Artengruppe mit 60 % 2010 den höchsten Anteil am Deckungsgrad und war damit bedeutsamer als die Gruppe der Arten

Tab. 6 Korrelationskoeffizienten  $r$  (Pearson-Korrelation) der Beziehung zwischen den ungewichteten und gewichteten Zeigerwerten nach Ellenberg, den Deckungsgraden der Baum- und Strauchschicht sowie den Achsenwerten der DCA-Ordination. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

Tab. 6 Correlation coefficients  $r$  (Pearson correlation) of the relationship between Ellenberg indicator values (unweighted and cover-weighted), the coverage of the tree and shrub layer and the axes scores of the DCA ordination. \*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ .

Parameter	DCA 1	DCA 2
<b>Zeigerwerte ungewichtet</b>		
Feuchte	0,33 ***	0,20 **
Kontinentalität	0,18 **	0,09
Licht	0,42 ***	0,38 ***
Stickstoff	0,12	0,38 ***
Reaktion	0,15 *	0,08
Temperatur	-0,28 ***	0,41 ***
<b>Zeigerwerte gewichtet</b>		
Feuchte	0,57 ***	0,18 **
Kontinentalität	-0,44 ***	0,56 ***
Licht	0,43 ***	-0,25 ***
Stickstoff	0,23 ***	0,50 ***
Reaktion	0,62 ***	-0,24 ***
Temperatur	-0,58 ***	0,51 ***
Deckungsgrad Baumschicht	-0,13 *	-0,71 ***
Deckungsgrad Strauchschicht	0,75 ***	-0,56 ***

des geschlossenen Waldes. In allen übrigen Störungsvarianten bzw. Aufnahmekollektiven liegt ihr Anteil meist unter 20%. Die beiden übrigen Artengruppen (Waldlichtungsarten 1.2 bzw. Arten mit Schwerpunkt im Offenland 2.2) spielen dagegen eine nur sehr unbedeutende Rolle (Anteil meist weniger als 5%). Sie traten vorrangig im Flächenwurf und unmittelbar nach dem Sturm auf.

Für eine naturschutzfachliche Bewertung spielt in Wäldern neben der Naturnähebewertung über die Waldartenzusammensetzung auch der Anteil an Neophyten und Rote-Liste-Arten eine wichtige Rolle (SCHMIDT 2012). Um die Werte des Jahres 2010 für den NW Königsbuche vergleichend einzuordnen, sind in Tab. 7 die Werte von fünf buchendominierten Naturwaldreservaten aus Südniedersachsen aufgelistet, von denen Zweitinventuren vorliegen, die einen Zeitraum von 10 – 39 Jahren nach der letzten Nutzung umfassen. Da die einzelnen Naturwälder sehr unterschiedlich groß sind, lassen sich die Gesamtartenzahlen nur schwer miteinander vergleichen. Aussagekräftiger ist die mittlere Zahl an Gefäßpflanzenarten, die pro 1-ha-Rasterfeld ermittelt wurden. Hier zeigt sich ein deutlicher Gradient vom NW Limker Strang (im Mittel 12 Arten/ha) im Solling und dem NW Totenberg (18 Arten/ha) im Bramwald mit Hainsimsen-Buchenwäldern auf vorherrschend basenarmen Buntsandsteinböden über den NW Großen Staufenberg (37 Arten/ha) im Südharz mit Grauwacke und Diabas-Standorten und Hainsimsen- und Waldmeister-Buchenwäldern in unterschiedlicher Exposition bis zum NW Hünstollen (59 Arten/ha) im Göttinger Wald, der im Übergang zwischen flachgründigen Muschelkalkböden bis hin zu tiefgründigen Röttonböden auch ein entsprechend weites Spektrum an verschiedenen Waldgesellschaften (Waldgersten- und Seggen-Buchenwald, Schluchtwald) aufweist. Der NW Königsbuche ordnet sich mit 47 Arten/ha zwischen Staufenberg und Hünstollen ein, wozu weniger die standörtliche und vegetationskundliche Ausstattung vor dem Sturm, als vielmehr das durch den Sturm geschaffene, kleinräumige Mosaik mit noch geschlossenen Bestandteilen, Lücken unterschiedlicher Größe bis hin zu großen Windwurfflächen beigetragen hat. Ge-

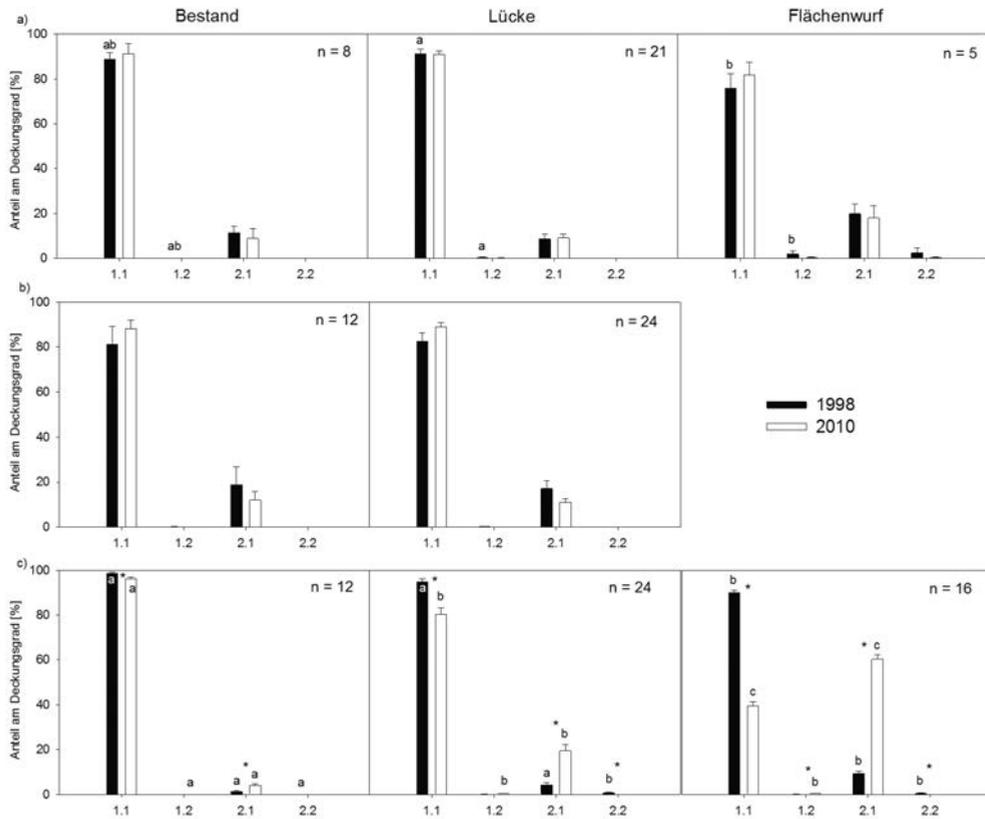


Abb. 5 Mittlere prozentuale Anteile ( $\pm$  Standardfehler) der Waldartenkategorien nach SCHMIDT et al. (2011b; 1.1 = Arten des geschlossenen Waldes; 1.2 = Arten der Waldränder und Verlichtungen; 2.1 = Arten des Waldes und des Offenlandes; 2.2 = Arten des Offenlandes) am Deckungsgrad (Strauch- und Krautschicht, kumuliert) in den Aufnahmejahren 1998 und 2010 für a) die Gitternetzpunkte, b) die Kernfläche 1 und c) die Kernfläche 2 getrennt nach den Störungsvarianten. \* markiert signifikante Unterschiede zwischen den Jahren, unterschiedliche Buchstaben zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Störungsvarianten innerhalb eines Jahres.

Fig. 5 Mean share ( $\pm$  standard error) in cover of shrub and herb layer (accumulated) of forest affinity groups according to SCHMIDT et al. (2011b; 1.1 = species of closed forests; 1.2 = species of forest edges and clearings; 2.1 = species of forests and open sites; 2.2 = species of open sites) for sample plots of a) the grid network, b) the core area 1 and c) the core area 2, each separated into the three disturbance categories. \* marks significant differences between 1998 and 2010, different letters mark significant differences between the disturbance categories within one year.

rade auch im Bereich von Wurzeltellern und Wurzelböden finden sich auch heute noch Arten wie *Arctium nemorosum*, *Callitriche palustris* agg., *Cardamine flexuosa*, *Carex pallescens*, *Cirsium palustre*, *Hypericum hirsutum*, *Lycopus europaeus*, *Persicaria hydropiper* und *Stellaria alsine*, die sonst auf den relativ einheitlichen, löbtlehmüberdeckten Buntsandsteinböden keine geeigneten Wuchsbedingungen vorfinden, und zwar weder im geschlossenen Bestand noch auf den von einer wüchsigen Naturverjüngung oder von dichten Brennnessel-Herden beherrschten Windwurfflächen.

Trotz des relativ hohen Artenbestandes fehlen im NW Königsbuche gefährdete Gefäßpflanzenarten. Dieser Tatbestand ist typisch für viele oligo- und mesotraphente, reliefarme Buchenwälder, wie ein Vergleich mit den NW Limker Strang, Totenberg und Staufenberg zeigt. Die im NW Hünstollen häufiger notierten

Rote-Liste-Arten konzentrieren sich auf die dort vorhandenen Steil- und Felsstandorte. Im üblichen Rahmen für nichtbewirtschaftete Buchenwälder liegt auch der Anteil an Neophyten im NW Königsbuche. Insgesamt sechs nicht-einheimische Arten (vor allem neophytische Gehölze wie *Larix decidua*, *Prunus serotina* oder *Cotoneaster dielsianus*) wurden notiert, von denen aber allein *Impatiens parviflora* eine auch quantitativ wichtige Rolle spielte.

Tab. 7 Zahl der Farn- und Blütenpflanzenarten im Naturwald Königsbuche, auch im Vergleich mit den südniedersächsischen Buchen-Naturwäldern Limker Strang, Totenberg, Großer Staufenberg und Hünstollen. Die Zuordnung nach Gefährdung (Rote-Liste-Art) und Status (Neophyten) folgt GARVE (2004). Die floristischen Angaben beziehen sich jeweils auf das Jahr der letzten Aufnahme.

Tab. 7 Numbers of higher plant species (Pteridophyta, Spermatophyta) in the strict forest nature reserve Königsbuche in comparison to the strict beech forest reserves Limker Strang, Totenberg, Großer Staufenberg and Hünstollen (all in southern Lower Saxony). The assignment of endangered (red list species) and alien (neophytes) species followed GARVE (2004). Data on the flora are always based on the last year of survey.

Naturwald	Limker Strang	Totenberg	Staufenberg	Königsbuche	Hünstollen
Jahr der Erstausweisung	1972	1989	1972	1972	1972
Jahr der Erweiterung	-	1994	1988	1988	1988
Größe (ha)	21,0	87,0	49,7	28,0	56,2
Höhe ü. NN (m)	390 – 420	195 – 408	400 – 554	225 – 255	320 – 423
Vorherrschende Waldgesellschaft	Luzulo-Fagetum	Luzulo-Fagetum	Luzulo-Fagetum, Galio-Fagetum	Galio-Fagetum, Luzulo-Fagetum	Hordelymo-Fagetum, Carici-Fagetum
Jahr der letzten Aufnahme	2011	2007	1998	2010	2002
Jahre nach der letzten Nutzung	39	13 (18)	10 (26)	22 (38)	14 (30)
Zahl der 1-ha-Rasterfelder	13	62	35	15	29
Zahl der Gefäßpflanzen insgesamt	41	113	142	122	208
Mittlere Zahl der Gefäßpflanzen pro 1 ha-Feld	12,2 ± 1,7	18,1 ± 0,6	36,6 ± 1,2	46,6 ± 2,5	58,9 ± 2,6
Rote-Liste-Arten n (%)	1 (2,4%)	-	2 (1,4%)	-	8 (3,8%)
Neophyten n (%)	-	7 (6,2)	5 (3,5%)	6 (4,9%)	6 (2,9%)

## 5.6 Einfluss des Wildes

1998, d. h. ein Jahr nach dem Sturm, war KF 1 zwar bereits 5 Jahre gezäunt, KF 2 dagegen noch nicht länger als ein Jahr. Da Vegetationsveränderungen durch Schalenwildverbiss erst im Laufe von mehreren Jahren oder gar Jahrzehnten sichtbar werden (SCHMIDT 1978, GERBER & SCHMIDT 1996, MANN 2009, AMMER et al. 2010), wurden allein die Vegetationsaufnahmen des Jahres 2010 danach gegliedert, ob sie innerhalb oder außerhalb der gezäunten Kernflächen 1 und 2 lagen (Tab. 8). 29 Aufnahmeflächen an GNP waren durchgehend dem Rehwild-Verbiss ausgesetzt. 2010 wurden bei der Aufnahme der 93 Probeflächen im Zaun ältere Verbiss- und Fegeschäden festgestellt, was zeigt, dass in den vergangenen 13 Jahren die Zäune in beiden Kernflächen nicht durchgehend rehwilddicht waren. Insgesamt ist aber davon auszugehen, dass hier der Schalenwildeinfluss im Vergleich zum ungezäunten Teil sehr begrenzt war.

Tab. 8 Unterschiede in der Vegetation des Jahres 2010 im Vergleich zwischen ungezäunten (-Z) und gezäunten (+Z) Aufnahme­flächen im Naturwald Königsbuche. Angeben sind die Mittelwerte von jeweils n Aufnahme­flächen in den Störungsvarianten Bestand, Lücke und Flächenwurf. Shannon-Wiener-Index und Evenness wurden aus den Deckungsgraden für Strauch- und Krautschicht errechnet. Bei den Arten sind diejenigen der Strauch- und Krautschicht aufgeführt, die sich signifikant zwischen Zäunungsvarianten unterscheiden (signifikant höhere Werte fett markiert,  $p \leq 0,05$ ) sowie alle Arten mit einem mittleren Deckungsgrad über 1 % (+: Deckungsgrad unter 0,1 %).

Tab. 8 Differences in the vegetation by comparing unfenced (-Z) and fenced (+Z) plots in the strict forest reserve Königsbuche in 2010. Shown are mean values of n plots within the disturbance categories unthrown stand, gap and extensively thrown stand. Shannon Wiener Index and Evenness were calculated from the shrub and herb layer cover values. Only species of the shrub and herb layer with significant differences between unfenced and fenced plots (indicated in bold,  $p \leq 0.05$ ) as well as all species with a mean cover of more than 1 % (+: cover value < 0.1 %) are listed.

	Bestand		Lücke		Flächenwurf	
	-Z	+Z	-Z	+Z	-Z	+Z
n	8	24	16	53	5	16
<b>Deckungsgrad (%)</b>						
Baumschicht	83,1	85,0	74,4	73,0	<b>42,0</b>	20,3
Strauchschicht	15,9	26,1	31,3	44,8	61,0	55,0
Krautschicht	41,9	49,0	41,6	41,4	42,0	<b>78,8</b>
Moosschicht	0,8	0,8	2,5	4,5	2,2	<b>4,0</b>
<b>Artenzahl / 100 m<sup>2</sup></b>						
Baumschicht	1,5	1,2	<b>1,7</b>	1,2	1,4	1,3
Strauchschicht	0,6	<b>1,3</b>	1,1	<b>3,1</b>	2,4	<b>7,3</b>
Krautschicht	10,3	11,0	14,1	14,6	20,6	17,8
Moosschicht	2,9	1,1	3,1	2,6	3,4	3,3
Shannon-Index	1,3	1,3	1,5	1,5	1,7	<b>2,6</b>
Evenness	61,9	53,7	58,4	55,1	57,3	<b>84,3</b>
<b>Ohne Zaun häufiger</b>						
<i>Fagus sylvatica</i> S	15,9	25,9	31,3	39,7	<b>59,0</b>	14,4
<i>Fagus sylvatica</i> K	19,1	21,6	13,9	13,2	<b>7,2</b>	2,2
<i>Oxalis acetosella</i>	12,4	12,0	<b>10,6</b>	7,0	7,4	10,3
<i>Lamium galeobdolon</i>	.	0,2	<b>0,9</b>	0,2	.	0,3
<i>Carex remota</i>	0,2	0,1	<b>0,4</b>	0,1	0,9	0,5
<i>Senecio ovatus</i>	.	.	<b>0,1</b>	.	<b>0,3</b>	.
<i>Lonicera periclymenum</i> K	.	0,1	.	+	<b>0,6</b>	.
<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	.	.	<b>0,5</b>	.
<b>Im Zaun häufiger</b>						
<i>Prunus avium</i> S	.	0,1	.	<b>1,8</b>	0,2	9,5
<i>Acer pseudoplatanus</i> S	.	0,2	.	<b>0,9</b>	.	2,8
<i>Carpinus betulus</i> S	.	0,1	+	<b>2,0</b>	.	<b>9,7</b>
<i>Sambucus racemosa</i> S	.	.	.	0,2	.	<b>8,6</b>
<i>Rubus fruticosus</i> agg. S	.	.	.	0,6	0,4	<b>4,4</b>
<i>Rubus idaeus</i> S	.	.	0,1	0,4	0,6	<b>2,3</b>
<i>Rubus idaeus</i> K	.	0,1	0,1	<b>0,8</b>	0,9	1,8
<i>Dryopteris dilatata</i>	0,1	0,4	0,5	<b>1,2</b>	1,9	4,8

n	Bestand		Lücke		Flächenwurf	
	-Z	+Z	-Z	+Z	-Z	+Z
	8	24	16	53	5	16
<i>Juncus effusus</i>	.	0,1	0,3	<b>1,1</b>	0,9	<b>3,9</b>
<i>Urtica dioica</i>	0,1	+	0,2	0,2	7,0	<b>31,1</b>
<i>Athyrium filix-femina</i>	0,8	1,2	3,6	1,9	5,5	<b>17,5</b>
<i>Carex sylvatica</i>	0,8	1,3	1,9	2,1	2,7	<b>8,6</b>
<i>Circaea lutetiana</i>	1,1	0,3	1,0	0,9	2,8	<b>7,0</b>
<i>Milium effusum</i>	0,1	0,4	0,6	1,3	0,6	<b>1,8</b>
<b>Indifferente Arten</b>						
<i>Sambucus nigra</i> S	.	0,1	.	0,4	0,8	8,3
<i>Betula pendula</i> S	.	.	.	0,4	.	2,4
<i>Salix caprea</i> S	.	.	.	0,4	.	1,3
<i>Crataegus monogyna</i> S	.	.	.	.	.	1,7
<i>Impatiens parviflora</i>	2,4	9,4	3,9	6,9	7,0	7,2
<i>Melica uniflora</i>	1,3	2,6	4,3	4,2	5,8	0,4
<i>Galium odoratum</i>	5,0	4,9	4,1	4,0	5,2	2,6
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,1	2,8	0,4	1,4	0,1	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	0,8	0,8	1,2	0,8	1,4	1,9
<i>Dryopteris carthusiana</i>	0,5	0,8	0,9	1,1	1,1	0,8
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	0,3	0,5	0,7	0,4	1,0	1,0
<i>Rubus fruticosus</i> agg. K	0,1	.	0,1	0,8	1,0	0,4
<i>Dryopteris filix-mas</i>	.	0,2	0,3	0,3	1,1	0,8
<i>Calamagrostis epigejos</i>	.	.	0,5	0,2	.	2,4
<i>Galium aparine</i>	.	.	0,1	0,3	0,8	1,1

Allerdings gibt es auch Unterschiede zwischen den beiden Aufnahmekollektiven, die eindeutig nicht auf den Wildeinfluss, sondern auf unterschiedliche Ausgangsbedingungen in den beiden Zäunungsvarianten zurückgehen. So zeigt sich – wie bereits 1998 – auf den ungezäunten Flächen mit Flächenwurf ein signifikant höherer **Deckungsgrad** der Baumschicht im Vergleich zu den gezäunten Flächen. Zwar wirkte sich dieser Unterschied in der Überschirmung nicht auf den Deckungsgrad der Strauchschicht aus, wohl aber auf die Kraut- und Mooschicht, die im gezäunten Flächenwurf fast doppelt so stark entwickelt war wie auf der ungezäunten Fläche.

Durch den Rehwild-Verbiss hat sich außerhalb der Zäune die **Artenzahl** der Strauchschicht deutlich reduziert. Dabei steigt die Differenz mit zunehmender Störungsintensität stark an. Wurden im Bestand außerhalb des Zaunes nur 0,6 Strauchschichtarten/100 m<sup>2</sup>, innerhalb dagegen mit 1,3 Arten/100 m<sup>2</sup> etwa doppelt so viel Arten notiert, waren es bei Flächenwurf außerhalb 2,4 Arten/100 m<sup>2</sup>, im Zaun jetzt aber mit 7,3 Arten/100 m<sup>2</sup> etwa dreimal so viel Arten. Bei den Artenzahlen der Kraut- und Mooschicht gibt es dagegen keine signifikanten Unterschiede. In der Zusammenfassung von Strauch- und Krautschicht zeigen die Diversitätsparameter Shannon-Index und Evenness dementsprechend eine signifikant höhere Diversität im Zaun nur bei den Aufnahmeflächen mit Flächenwurf, während die Unterschiede im Bestand und in den Lücken sich statistisch nicht gegeneinander abgrenzen lassen.

Bei den **Arten** reagierten vor allem die Gehölze stark auf den Wildeinfluss. Während *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*, *Rubus fruticosus* agg., *Rubus idaeus* und *Sambucus racemosa* bei erhöhtem Lichtangebot in den Lücken und bei Flächenwurf von der Zäunung eindeutig profitierten, entwickelte sich *Fagus sylvatica* außerhalb des Zaunes bei Flächenwurf deutlich besser und erreichte mit fast 60 % in der Strauchschicht und 7 % in der Krautschicht einen Deckungsgrad, der 3 – 4mal höher lag als innerhalb des Zaunes. Unter den krautigen Arten lässt sich kein eindeutiges Muster bei den Arten

erkennen, die sich mit oder ohne Rehwildverbiss unterschiedlich entwickelten. Ohne Zaun waren in den Lücken *Oxalis acetosella*, *Lamium galeobdolon* und *Carex remota*, bei Flächenwurf *Senecio ovatus* und *Stachys sylvatica* häufiger zu finden. Im Zaun fällt der höhere Anteil von *Dryopteris dilatata* in den Lücken und von *Urtica dioica*, *Juncus effusus*, *Athyrium filix-femina*, *Circaea lutetiana*, *Carex sylvatica* und *Milium effusum* bei Flächenwurf auf. In beiden Gruppen sind also Störungs- und Feuchtezeiger neben typischen schattenverträglichen Waldarten vertreten.

## 6 Diskussion

Im Gegensatz zu Buchenwäldern ohne Störungen, in denen nach Aufgabe der forstlichen Nutzung die Gefäßpflanzendiversität mit der Zeit deutlich abnimmt (SCHMIDT 2005, FISCHER et al. 2009, PAILLET et al. 2010), trifft dies in den ersten beiden Jahrzehnten nach einer großflächigen Störung nicht zu. Wichtig ist hierbei in erster Linie die Störungsintensität: je geringer die Auffichtung nach dem Sturm war, desto geringer ist auch die Zunahme an Gefäßpflanzenarten im Vergleich zu unmittelbar nach dem Sturm. Dabei muss auch berücksichtigt werden, dass im hier berücksichtigten 1. Jahr nach dem Sturm sicher noch nicht alle Störungszeiger voll etabliert waren. So fand KOMPA (2004) auf der Kernfläche 2 von 1998 bis 2001 einen deutlichen Anstieg in den Artenzahlen. Viele Schlagflur- und Ruderalarten bauen in Wäldern eine mehrjährige Samenbank auf, die bei Bodenverwundung aktiviert wird (WILMANN et al. 1998, BOSSUYT et al. 2002, MAYER et al. 2004, EBRECHT & SCHMIDT 2008). Andere Arten werden durch Wind oder Tiere aus benachbarten Flächen eingetragen (z. B. *Epilobium angustifolium*, *Senecio ovatus*, *Fragaria vesca*). Hierzu trägt im NW Königsbuche sicher auch Kernfläche 1 bei, die bereits von den Stürmen Vivian und Wiebke (1990) aufgelichtet wurde und verschiedene Störzeiger beherbergte. *Calamagrostis epigejos*, *Urtica dioica* und *Rubus*-Arten sind häufig latent in der Samenbank oder mit unterirdischen Rhizomen in Waldbeständen vorhanden und nutzen die veränderten Licht- und Nährstoffbedingungen nach Stürmen auf Grund ihres guten vegetativen Ausbreitungsvermögens sehr schnell (ULANOVA 2000, MAYER et al. 2004, KOMPA 2004, EWALD et al. 2011). Dementsprechend etablierte sich im 1. Jahrzehnt nach dem Windwurf in den flächig geworfenen Teilen des NW Königsbuche meist eine *Urtica-Rubus*-Krautflur, wie sie von Buchenwäldern mit guter Nährstoffversorgung auch von KNAPP & JESCHKE (1991) nach altersbedingter Auffichtung, von APFELSTAEDT & BERNHARDT (1996) und HETZEL & REIF (1998) nach Windwurf und von DIERSCHKE (1988) und RUNGE (1993) nach Kahlschlag beschrieben werden.

Trotz des Auftretens der Schlagflur- und Ruderalarten wurden aber auch viele Arten des geschlossenen Waldes durch den Windwurf wenig beeinträchtigt und haben im Vergleich zu 1998 im Deckungsgrad sogar zugenommen (z.B. *Melica uniflora*, *Carex sylvatica*, *Circaea lutetiana*, *Galium odoratum*, *Athyrium filix-femina*). Zum einen waren viele Teile im NW Königsbuche kleinflächig kaum beeinträchtigt, zum anderen konnten diese Waldarten auch im Schatten der neu auftretenden Schlagflur, der sich entwickelnden Verjüngung und im Schutz von Totholzstrukturen persistieren und z. T. sogar von dem erhöhten Lichtangebot profitieren (EBER 1972, FISCHER et al. 1998, WILLIG 2002, KOMPA & SCHMIDT 2003, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Zurückgegangen von den Arten des geschlossenen Waldes sind mit *Impatiens parviflora* und *Oxalis acetosella* zwei Arten mit unterschiedlicher Lebensform, aber ähnlichem Verhalten gegenüber dem Lichtangebot und dem Wasserhaushalt. Als einer der wenigen Therophyten nutzt *I. parviflora* mit sehr hoher Samenproduktion praktisch eine „leere“ Nische in Buchenwäldern unmittelbar nach Bodenstörungen, sei es durch Windwurf in Naturwäldern oder durch die Holzernte in Wirtschaftswäldern (SEIDLING 1991, SCHMIDT 2012). Fehlt der offene Boden mit den günstigen Keimungsplätzen, so gehen die annuellen *Impatiens*-Arten rasch zurück (JENSCH 2004). Der niedrigwüchsige, ausdauernde *O. acetosella* gilt zwar als extrem schattentolerant (ELLENBERG et al. 2001), geht aber in seiner Wuchskraft deutlich zurück, wenn das Lichtangebot von anderen, höherwüchsigen Arten der Bodenvegetation oder einer aufkommenden Naturverjüngung noch weiter reduziert wird (EBER 1972). Als schattenertragende, obligate „Luftfeuchte-Hygrophiten“ (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010) bevorzugen *I. parviflora* und *O. acetosella* luftfeuchte, frische bis mäßig feuchte Standorte und reagieren drastisch mit dem Absterben der dünnen, hygromorphen Blätter in einem trocken-heißen Sommer. Die hohe Samenproduktion bei *I.*

*parviflora* und die vegetative Vermehrung durch die weithin kriechenden Grundachsen bei *O. acetosella* ermöglichen es beiden Arten jedoch, sich unter günstigen Bedingungen im nachfolgenden Jahr wieder rasch auszubreiten. Dementsprechend kann ihr Deckungsgrad auch in ungestörten Wäldern von Jahr zu Jahr stark schwanken (RODENKIRCHEN 1986, 1998). Die Witterung im Aufnahmejahr 2010 war zwar vom Frühjahr bis Mitte Juli gekennzeichnet durch hohe Temperaturen und geringe Niederschläge, Trockenheitsschäden konnten bis zum Abschluss der Vegetationsaufnahmen Ende Juli jedoch weder bei *I. parviflora* noch bei *O. acetosella* im NW Königsbuche beobachtet werden. Da auch das vorangegangene Jahr 2009 keine Trockenperiode mit möglichen Folgewirkungen auf die Wuchsleistung der beiden Arten aufwies und der Rückgang gegenüber 1998 in allen drei Störungsvarianten vergleichbar hoch auftrat, dürfte es sich hier nicht um eine interannuelle Schwankung (Fluktuation), sondern um eine gerichtete Veränderung (Sukzession, allerdings ohne Artenverlust) handeln (BRUNET & TYLER 2000).

Das Auftreten zahlreicher Schlagflur- und Ruderalarten (Störungszeiger, Offenlandarten) ohne gleichzeitiges Verschwinden von Waldarten sorgt somit dafür, dass im 1. Jahrzehnt nach einer großflächigen Störung in Buchennaturwäldern die Diversität mit zunehmender Störungsintensität stark ansteigt. Unklar ist bisher, wann wieder ein Rückgang einsetzt und der Artenreichtum von ungenutzten, ungestörten Beständen erreicht wird (SCHMIDT 2005, FISCHER et al. 2009). Ergebnisse aus dem vom Eisbruch gestörten Buchenwald im Eggegebirge zeigen, dass dort 23 Jahre nach einer großflächigen Störung die Artenzahlen zwar leicht, aber noch nicht signifikant gegenüber den Werten von sechs Jahren nach dem Störungseignis zurückgegangen sind (HEINRICHS et al. 2012b). Die Artenzahlen im ungestörten Bestand des NW Königsbuche zeigen zwischen 1998 und 2010 keine signifikanten Unterschiede, d. h. hier spielen die Störungszeiger bzw. Arten, die auch im Offenland vorkommen, bereits keine größere Rolle mehr als unmittelbar nach dem Sturm. In den Lücken und im Flächenwurf sind sie dagegen auch heute noch wesentlich beteiligt, dürften aber nach den Ergebnissen von KNAPP & JESCHKE (1991) und HEINRICHS et al. (2012b) im folgenden Jahrzehnt rasch zurückgehen und damit auch zu einer Abnahme der Diversität führen.

Dieser Entwicklung entspricht auch die Analyse der floristischen Ähnlichkeit und der Standortsveränderungen zwischen den Störungsvarianten und den Untersuchungsjahren. Während 23 Jahre nach dem Eisbruch im Eggegebirge die floristischen und standortsökologischen Unterschiede sich im Vergleich zur Situation von sechs Jahren nach der Störung bereits verringert haben (HEINRICHS et al. 2012b), unterscheiden sich im NW Königsbuche die Störungsvarianten floristisch 2010 noch stärker als 1998. Die jetzige Bedeutung des Lichtangebots für die Bodenvegetation zeigt sich dabei weniger durch die Ellenbergischen Zeigerwerte als vielmehr durch die sehr großen Unterschiede im Deckungsgrad der Baum- und Strauchschicht. Wichtiger als im von Natur aus basen- bzw. kalkreichen Eisbruch-Buchenwald (*Hordelymo-Fagetum*) im Eggegebirge (HEINRICHS et al. 2012b) ist auf den basenärmeren Buntsandsteinböden (*Galio-Fagetum*) des NW Königsbuche offensichtlich die Verbesserung der Basen- und Stickstoffversorgung nach dem Windwurf gewesen. Insbesondere auf den Aufnahmeflächen mit Flächenwurf befinden sich große, in Zersetzung befindliche Totholzmassen, die dazu führen, dass hier Stickstoffzeiger wie *Urtica dioica*, *Galium aparine*, *Sambucus nigra* und *S. racemosa* auch heute noch eine wichtige Rolle spielen und diese Flächen deutlich gegenüber den Lücken und dem Bestand abgrenzen (MELLERT et al. 1998). In einem ungestörten Buchenwald des Sollings (*Luzulo-Fagetum*) war zwar der Beitrag von starkem Totholz zum N-Haushalt gering. In den ersten 8 – 12 Jahren der Zersetzung ergab sich aber ein sehr viel intensiverer N-Austrag als in den nachfolgenden 20 Jahren, in denen kaum noch Veränderungen im N-Vorrat beobachtet wurden und holzerstörende Pilze mit der Gefäßpflanzen-Vegetation um Stickstoff konkurrierten (MÜLLER-USING 2005). Von größerer Bedeutung für den Nährstoffhaushalt ist das schwache Totholz aus Reisig und Ästen mit seiner deutlich höheren Nährstoffkonzentration, kürzeren Zersetzbarkeit und damit raschen Verfügbarkeit innerhalb weniger Jahre (SCHEU & SCHAUERMANN 1994, MÜLLER-USING & BARTSCH 2007). So lag nach einer Literaturstudie von JACOBSEN et al. (2003) die mittlere Stickstoff-, Phosphor- und Calciumkonzentration von Buchenderbholz (> 7 cm Ø, mit Rinde) bei 1,54 % N, 0,14 % P und 1,80 % Ca, bei Reisig und Ästen (< 7 cm Ø, mit Rinde) dagegen bei 4,27 % N, 0,48 % P und 4,02 % Ca.

Eindeutige Hinweise, dass die beobachteten Veränderungen in der Bodenvegetation mit makroklimatischen Veränderungen in Verbindung stehen, fehlen. So fand sich keine Zunahme in den Temperatur-

Zeigerwerten, wie sie bei einem Klimawandel mit einer Häufung von trockenen, heißen Sommern zu erwarten wäre (DIEKMANN 2010). Auch die Abnahme in der Kontinentalitätszahl ist mehr der Regeneration der Baum- und Strauchschicht mit einem ozeanischen Mikroklima als den milderen Wintern geschuldet. Schließlich fehlt auch im NW Königsbuche die auffällige Zunahme einiger immergrüner Sippen, wie sie aus anderen Laubwäldern Mitteleuropas beschrieben wird (DIERSCHKE 2005, 2009, DIEKMANN 2010, HEINRICHS et al. 2011, 2012a.). *Hedera helix* und *Vinca minor* waren auch 2010 im NW Königsbuche nur vereinzelt anzutreffen und haben sich in ihrer Häufigkeit gegenüber 1998 nicht signifikant verändert.

Die Entwicklung des Deckungsgrades in der Baum- und Strauchschicht bzw. der Gehölze bestätigt die hohe Regenerationsfähigkeit der Buchennaturwälder auch nach katastrophalen großflächigen Störungen. Im Gegensatz zu Buchen-Kahlschlägen mit Räumung des Altbestandes (DIERSCHKE 1988, RUNGE 1993, GREGOR & SEIDLING 1997) ist es im NW Königsbuche zu keinem Vorwald-Stadium gekommen, in dem kurzlebige Pionier-Baumarten (*Betula*, *Salix*) dominierten: die Buche blieb auch bei großflächiger Störung die vorherrschende Baumart in der Verjüngung. Allerdings erreichte sie ihre höchsten Verjüngungsraten nicht im Flächenwurf, sondern in den Lücken und bestätigt damit die Ergebnisse von ŁYSIK (2008) aus einem nichtbewirtschafteten Buchenwald in Südpolen, wo sich ebenfalls eine schnelle Ausbreitung der Buchenverjüngung in den Windwurf-Lücken zeigte. Neben den bekannten Schwierigkeiten der schattentoleranten Buche, sich auf Freiflächen zu etablieren und zu konkurrieren, sondern eher im Halbschatten bzw. im Schutz der Mutterbäume emporzuwachsen (LAMBERTZ & SCHMIDT 1996, SCHMIDT 1996, WAGNER 1999, RÖHRIG et al. 2006, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), spielte sicher auch die Zahl der nach dem Sturm verbliebenen Altbuchen eine wichtige Rolle. Da in den Jahren nach dem Sturm 1997 eine Reihe von Buchenmast-Jahren folgte (SCHMIDT 2006), konnte aus der reichlichen Eckernsaat auch in weiten Teilen des Bestandes eine geschlossene Buchen-Naturverjüngung auflaufen, zumal auf Grund der räumlichen Nähe zu geworfenen Bestandesteilen durch Seitenlichteinfall das Strahlungsangebot für die Verjüngung deutlich höher war als in großflächig ungestörten Buchenwäldern. Während in geschlossenen Buchenwäldern am Waldboden normalerweise weniger als 5 % der Freilandstrahlung gemessen werden (EBER 1972, SCHMIDT 2009, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), fand KOMPA (2004) im Bereich des stehengebliebenen Bestandes der Kernfläche 2 im NW Königsbuche im Mittel 17 % der Freilandhelligkeit. Dies bestätigt die Beobachtungen aus anderen Buchennaturwäldern, dass – ähnlich wie nach mäßigen forstlichen Eingriffen – bereits eine geringe Erhöhung des Lichtangebots ausreicht, um auch in geschlossenen Buchenwäldern nach Mastjahren die Verjüngung der Buche stark zu fördern (RÖHRIG et al. 2006, FISCHER et al. 2009). Im Flächenwurf war die Zahl der fruktifizierenden Altbuchen geringer, gleichzeitig auch die Konkurrenz mit der Bodenvegetation stärker. 13 Jahre nach dem Sturm werden weite Teile des Flächenwurfs noch von einem *Urtica-Rubus*-Stadium geprägt, während an anderen Stellen dieses bereits von der Buchenverjüngung überwachsen wird. Dies entspricht den Beobachtungen von KNAPP & JESCHKE (1991) aus dem NSG „Heilige Hallen“ (Mecklenburg-Vorpommern), wo in der langandauernden Zerfallsphase des Buchen-Naturwaldes zunächst auch ein *Urtica-Rubus*-Stadium auftrat, welches aber nur von kurzer Dauer war und „rasch“ (eine genaue Zeitangabe fehlt leider!) von der Buchenverjüngung überwachsen wurde. Pionierbaumarten wie *Salix caprea*, *Betula pendula* oder *Sorbus aucuparia* spielten kaum eine Rolle und wurden vom aufkommenden Buchendickicht förmlich erdrückt. Auch der von HEINRICHS et al. (2012b) im Eggegebirge untersuchte Buchenwald zeigte sechs Jahre nach dem Eisbruch ein ausgeprägtes *Urtica-Rubus*-Stadium, welches aber schon 17 Jahre später von einer dichten Buchennaturverjüngung abgelöst war. Diese rasche Rückentwicklung zu einem buchendominierten Wald entspricht auch den Angaben von KORPEL (1995) vom Buchenurwald Badin in den slowakischen Karpaten, wo 40 Jahre nach einem flächigen Windwurf (5 ha) der anfangs vorhandene Pionierwald (u. a. mit *Salix caprea*) bereits wieder durch einen buchendominierten Bestand ersetzt war. Voraussetzung für diese rasche Regeneration auch großflächig gestörter Buchenwälder sind dabei fruktifizierende Buchen – entweder als Restbestand auf der Störungsfläche oder in ihrer unmittelbaren Nachbarschaft.

Eine Bestätigung des von REMMERT (1985, 1987, 1991a, b) beschriebenen Mosaiks für mitteleuropäische Buchenwälder mit einer längeren Gräser-Kräuter-Phase und einem Baumartenwechsel mit einer längeren Dominanz von Pionierarten zeichnet sich bisher auch im NW Königsbuche nicht ab. Lediglich

eine Zunahme der Diversität konnte beobachtet werden. Mit zunehmender Störungsintensität traten verstärkt Mischbaumarten auf, die im Vergleich zur Buche wesentlich stärker vom Ausschluss des Rehwildes durch die Zäunung profitierten. Die Buche ist als Äsungspflanze deutlich weniger beim Schalenwild beliebt als Baumarten wie Hainbuche, Bergahorn, Kirsche, Eiche oder Eberesche und Straucharten wie Holunder, Weißdorn, Him- und Brombeere (KLÖTZLI 1964, SCHMIDT 1978, GERBER & SCHMIDT 1996, STRIPEIN 1999, GILL & BEARDALL 2001, GILL 2006, MANN 2009, MÖLDER et al. 2009). HESSENMÖLLER et al. (2011) fanden in den unbewirtschafteten Reservatsflächen der Biodiversitäts-Exploratorien Hainich, Schorfheide und Schwäbische Alb nur zwischen 4 und 17% Verbiss bei der Buche, bei den übrigen Baumarten aber zwischen 22 und 72%. Generell wird die Naturverjüngung in Lücken und auf großen Windwurfflächen auf Grund des reichlichen Nahrungsangebots nur wenig durch den Verbiss beeinträchtigt (SENN et al. 2002, MANN 2009). Der Vergleich zwischen gezäunten und ungezäunten Aufnahmeflächen im NW Königsbuche zeigt jedoch deutlich, dass Mischbaumarten in Waldmeister-Buchenwäldern nur eine Chance haben, wenn neben einem ausreichend hohen Lichtangebot auch die Verbissbelastung gering ist. Wie in vielen Regionen Deutschlands (AMMER et al. 2010) hat im NW Königsbuche die Selektivität des Wildes die Entwicklung der Naturverjüngung maßgeblich beeinflusst und damit die Bedeutung anderer Umweltfaktoren – wie z. B. das Lichtangebot – überprägt. Nur im Zaun oder bei geringer Rehwildichte (d. h. bei hoher Bejagungintensität) haben Mischbaumarten auf Standorten des *Galio-Fagetum* auch bei Flächenwurf langfristig eine Chance – sonst dominiert allein die Buche!

## 7 Zusammenfassung

SCHMIDT, W., HEINRICHS, S.: 13 Jahre nach dem Sturm – Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). – *Hercynia N. F.* 45 (2012): 81 – 110.

Der 1972 eingerichtete Naturwald „Königsbuche“ wurde im Sommer 1997 von einem Orkan erfasst, bei dem der vorhandene Buchen-Altbestand in Teilen flächig geworfen wurde. Dies führte zu einem Störungsgradienten, der von ungestörten Bereichen über kleinere Lücken bis hin zu flächig geworfenen Bereichen reichte. Nach einer ersten Aufnahme in den Jahren 1998 – 2001 wurden die floristischen und vegetationsökologischen Erhebungen 2010 auf Dauerflächen wiederholt, um die Sukzession und Regeneration gestörter Buchenwälder (*Galio odorati-Fagetum*) in Abhängigkeit von der Störungsflächengröße zu studieren. 13 Jahre nach dem Windwurf ergibt sich im Vergleich zur Situation unmittelbar nach der Störung (1998) eine deutliche Zunahme in der Gefäßpflanzendiversität und eine positive Beziehung zum Störungsgradienten Bestand – Lücke – Flächenwurf. Im Vergleich der drei Störungskategorien ist auch heute noch das Licht der bestimmende Umweltfaktor. Im zeitlichen Vergleich ergeben sich aber auch Unterschiede, die mit den mikroklimatischen Bedingungen (Temperatur, Wasserhaushalt) in Verbindung stehen. Vor allem in den flächig geworfenen Teilen sind Basen- und Stickstoffzeiger stark vertreten, was möglicherweise auf die verbesserte Nährstoffversorgung durch die Zersetzung der großen Totholzmassen (insbesondere an Reisig und Ästen) auf den mesotrophen Böden zurückzuführen ist. Nur auf den flächig geworfenen Teilen hat sich kurzzeitig ein *Urtica-Rubus*-Stadium ausgebildet, an dem mit einem hohen Anteil auch Arten beteiligt sind, die sowohl im Wald als auch im Offenland auftreten können. Im Bestand und auch in den Lücken dominieren weiterhin die Arten des geschlossenen Waldes und zeigen zusammen mit einer üppigen Buchen-Naturverjüngung, dass die rasche Regeneration zur standortstypischen Buchenwaldgesellschaft bei geringer Störungsintensität voll gewährleistet ist. Aber auch bei Flächenwurf bleibt die Buche die dominierende Baumart und verdrängt inzwischen in weiten Teilen das *Urtica-Rubus*-Stadium. Ein Vorwaldstadium mit einem hohen Anteil an Pioniergehölzen (*Betula pendula*, *Salix caprea*), wie es für geräumte Windwurfflächen auf basenarmen Standorten typisch ist, fehlt im NW Königsbuche. Mit Zunahme der Störungsflächengröße treten neben einigen Sträuchern (*Crataegus monogyna*, *Sambucus nigra*, *S. racemosa*) vermehrt Mischbaumarten (*Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Prunus avium*) auf. Sie haben jedoch nur bei Flächenwurf und geringer Rehdichte eine Chance zum Überleben, wie der Vergleich gezäunter und ungezäunter Aufnahmeflächen zeigt.

## 8 Danksagung

M. Lemke und T. Kompa lieferten die Geländedaten aus den Jahren 1998 – 2001. U. Drehwald übernahm die Nachbestimmung der gesammelten Moose. P. Meyer und R. Steffens von der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt unterstützten uns mit Daten und Informationen zum NW Königsbuche. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

## 9 Literatur

- AMMER, C., VOR, T., KNOKE, T., WAGNER, S. (2010): Der Wald-Wild-Konflikt – Analyse und Lösungsansätze vor dem Hintergrund rechtlicher, ökologischer und ökonomischer Zusammenhänge. - Göttinger Forstwiss. 5: 1 – 184.
- APFFELSTAEDT, F., BERNHARDT, K.-G. (1996): Vegetations- und populationsbiologische Untersuchungen zur Dynamik von Naturwaldzellen und Windwurfflächen in Nordrhein-Westfalen. - Tuexenia 16: 43 – 64.
- BOSSUYT, B., HEYN, M., HERMY, M. (2002): Seed bank vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. - Plant Ecol. 162: 33 – 48.
- BRUNET, J., TYLER, G. (2000): Interannual variability in abundance of field layer species in a south Swedish deciduous wood. - Flora 195: 97 – 103.
- DIEKMANN, M. (2010): Aktuelle Vegetationsveränderungen in Wäldern – Welche Rolle spielt der Klimawandel? - Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 22: 57 – 65.
- DIERSCHKE, H. (1988): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens IV. Vegetationsentwicklung auf langfristigen Dauerflächen von Buchenwald-Kahlschlägen. - Tuexenia 8: 307 – 326.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. - Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 1: 107 – 148.
- DIERSCHKE, H. (2005): Laurophyllisation - auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. - Ber. d. Reinh.-Tüxen-Ges. 17: 151 – 168.
- DIERSCHKE, H. (2009): Vegetationsdynamik eines gezäunten naturnahen Kalkbuchenwaldes - Vergleich von Vegetationsaufnahmen 1980 und 2001. - Forstarchiv 80: 143 – 150.
- DRÖSSLER, L. (2006): Struktur und Dynamik von zwei Buchenurwäldern in der Slowakei. - Diss. Univ. Göttingen.
- DRÖSSLER, L., LÜPKE, B. v. (2005): Canopy gaps in two virgin beech forest reserves in Slovakia. - J. For. Sci. 51: 446 – 457.
- EBER, W. (1972): Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluss auf die Bodenvegetation. - Scripta Geobot. 3: 1 – 150.
- EBRECHT, L., SCHMIDT, W. (2008): Bedeutung der Bodensamenbank und des Diasporentransports durch Forstmaschinen für die Entwicklung der Vegetation auf Rückegassen. - Forstarchiv 79: 91 – 105.
- ELLENBERG, H., LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scripta Geobot. 18: 9 – 166.
- EWALD, J., JEHL, H., BRAUN, L., LOHBERGER, E. (2011): Die Vegetation des Nationalparks Bayerischer Wald als Ausdruck von Standort und Walddynamik. - Tuexenia 31: 9 – 38.
- FISCHER, A. (Hrsg.) (1998): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf. - Ecomed, Landsberg.
- FISCHER, A., HONOLD, A., REIF, A., FUNKE, W., BÜCKING, W. (1998): Die Sturmwurf-Biozönosen in der Startphase der Bestandesentwicklung. - In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 357 – 369. Ecomed, Landsberg.
- FISCHER, A., FISCHER, H. (2009): 25 Jahre Vegetationsentwicklung nach Sturmwurf - Eine Dauerbeobachtungsstudie im Bayerischen Wald. - Forstarchiv 80: 163 – 172.
- FISCHER, C., PARTH, A., SCHMIDT, W. (2009): Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. - Hercynia N. F. 42: 45 – 68.
- FULL, J. (1999): Die Verjüngung im Naturwaldreservat „Königsbuche“ im ersten Jahr nach dem Sturm von 1997. - Diplomarbeit, Univ. Göttingen.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. - Inf.dienst Naturschutz Niedersachsen 24/1: 1 – 76.
- GAUER, J., ALDINGER, E. (Hrsg.) (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands - Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1 : 1.000.000. - Mitt. Ver. Forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung 43: 1 – 324.

- GERBER, R., SCHMIDT, W. (1996): Einfluss des Rehwildes auf die Vegetation von Eichen-Hainbuchen-Wäldern im südlichen Steigerwald. - *Verh. Ges. Ökol.* 26: 345 – 353.
- GILL, R. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. - In: DANELL, K., DUNCAN, P., BERGSTRÖM, R., PASTOR, J. (Hrsg.): *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*: 170 – 202. - Cambridge University Press, Cambridge.
- GILL, R. M. A. BEARDALL, V. (2001): The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on the vegetation structure and composition. - *Forestry* 74: 209 – 218.
- GREGOR, T., SEIDLING, W. (1997): 50 Jahre Vegetationsentwicklung auf einer Schlagfläche im osthessischen Bergland. - *Forstwiss. Centralbl.* 116: 218 – 231.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2011): Veränderung der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? Ergebnisse aus Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. - *Forstarchiv* 82: 48 – 61.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W., SCHMIDT, W. (2012a): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century - effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? - *Biodiv. & Ecol.* 4: in press.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2012b): Eisbruch im Buchenwald - Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen). - *Tuexenia* 32: im Druck.
- HESSENMÖLLER, D., NIESCHULZE, J., LÜPKE, N. v., SCHULZE, E.-D. (2011): Identification of forest management types from ground-based and remotely sensed variables and the effects of forest management on forest structure and composition. - *Forstarchiv* 82: 171 – 183.
- HETZEL, G., REIF, A. (1998): Vegetationsdifferenzierung und Baumartenverjüngung von Sturmwurfflächen auf Kalkverwitterungslehmen der Schwäbischen Alb. - In: FISCHER, A. (Hrsg.): *Die Entwicklung von Wald-Biozöosen nach Sturmwurf*: 169 – 187. Ecomed, Landsberg.
- HILL, M. O., GAUCH, H. G. (1980): Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. - *Vegetatio* 42: 47 – 58.
- JACOBSEN, C., RADEMACHER, P., MEESENBERG, H., MEIWES, K. J. (2003): Gehalte chemischer Elemente in Baumkompartimenten. Literaturstudie und Datensammlung. - *Ber. Forschungszentrums Waldökosysteme* B69: 81 S.
- JEHL, H. (2001): Die Waldentwicklung nach Windwurf in den Hochlagen des Nationalparks Bayerischer Wald. - *Nationalpark Bay. Wald Wiss. Reihe* 14: 49 – 98.
- JENSCH, D. (2004): Der Einfluss von Störungen auf Waldbodenvegetation. Experimente in drei hessischen Buchenwäldern. - *Diss. Bot.* 386: 1 – 388.
- KLÖTZLI, F. (1964): Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünlandgesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. - *Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich, Stift. Rübel* 38: 1 – 128.
- KNAPP, H. D., JESCHKE, L. (1991): Naturwaldreservate und Naturwaldforschung in den ostdeutschen Bundesländern. - *Schr.R. Vegetationskd.* 21: 21 – 54.
- KÖHLER, W., SCHACHTEL, G., VOLESKE, P. (2002): *Biostatistik. Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler*. 3. Aufl. - Berlin, Heidelberg, New York, Barcelona, Hong Kong, London, Mailand, Paris, Tokyo.
- KOMPA, T. (2004): Die Initialphase der Vegetationsentwicklung nach Windwurf in Buchen-Wäldern auf Zechstein- und Buntsandstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. - *Diss. Univ. Göttingen*, <http://webdoc.sub.gwdg.de/diss/2005/kompa/index.html>.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2003): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Buntsandstein im südwestlichen Harzvorland. - *Tuexenia* 23: 95 – 130.
- KOMPA, T., SCHMIDT, W. (2006): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. - *Forstarchiv* 77: 3 – 19.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W., GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. - *Schr.R. Vegetationskd.* 34: 1 – 519.
- KORPEL, S. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*. - Fischer-Verlag, Stuttgart.
- LAMBERTZ, B., SCHMIDT, W. (1999): Auffichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein - Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. - *Verh. Ges. Ökol.* 29: 81 – 88.
- LEMKE, M. (2001): *Flora und Vegetation im Naturwald Königsbuche (Forstamt Reinhausen)*. - Diplomarb. Univ. Göttingen.
- ŁYSIK, M. (2008): Ten years of change in ground layer vegetation of European beech forest in the protected area (Ojców National Park, South Poland). - *Pol. J. Ecol.* 56: 17 – 31.
- MAGURRAN, A. (2004): *Ecological diversity and its measurement*. - Princeton Univ. Press, Princeton.
- MANN, T. (2009): Vegetationsökologisches Monitoring im Nationalpark Harz unter besonderer Berücksichtigung des Schalenwild-Einflusses und der Waldstruktur. - Cuvillier, Göttingen.
- MAYER, P., ABS, C., FISCHER, A. (2004): Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian forest – key factors and relevance for forest dynamics. - *For. Ecol. Manage.* 188: 279 – 289.
- MCCUNE, B., GRACE, J. B. (2002): *Analysis of ecological communities*. - Oregon, USA. MjM Software Design.

- MELLERT, K.-H., KÖLLING, C., REHFUESS, K. H. (1998): Vegetationsentwicklung und Nitrataustrag auf 13 Sturmkahlflächen in Bayern. - Forstarchiv 69: 3 – 11.
- MEYER, P. (2005): Network of strict forest reserves as reference system for close to nature forestry in Lower Saxony, Germany. - For. Snow Landsc. Res. 79: 33 – 44.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2009): Vielfältige Baumschicht - reichhaltige Verjüngung? Zur Naturverjüngung von artenreichen Laubwäldern im Nationalpark Hainich. - Allg. Forst- u. Jagdztg. 180: 76 – 87.
- MÜLLER-USING, S. I. (2005): Totholzodynamik eines Buchenbestandes im Solling. - Ber. Forsch.zentrum Waldökosysteme A193: 1 – 175.
- MÜLLER-USING, S. I., BARTSCH, N. (2007): Totholz im Elementhaushalt eines Buchenbestandes. - Forstarchiv 78: 12 – 23.
- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HIJÁLTÉN, J., ÓDOR, P., AVON, C., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., BIJLSMA, R.-J., DE BRUYN, L., FUHR, M., GRANDIN, U., KANKA, R., LUNDIN, L., LUQUE, S., MAGURA, T., MATESANZ, S., MÉSZÁROS, I., SEBASTIÀ, M.-T., SCHMIDT, W., STANDOVÁR, T., TÓTHMÉRÉSZ, B., UOTILA, A., VALLADARES, F., VELLAK, K., VIRTANEN, R. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. - Conserv. Biol. 24: 101 – 112.
- PARTH, A., FISCHER, C. (2009): FRIDOLINO - Eine Datenbankumgebung zur Berechnung vegetationsökologischer Kenngrößen. - Forstarchiv 80: 236 – 240.
- PONTEILLIER, J.-Y., FAILLE, A., LEMÉE, G. (1997): Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). - For. Ecol. Manage. 98: 1 – 15.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2008): R: A language and environment for statistical computing. - R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- REMMERT, H. (1985): Was geschieht im Klimax-Stadium? Ökologisches Gleichgewicht aus desynchronen Zyklen. - Naturwiss. 72: 505 – 512.
- REMMERT, H. (1987): Sukzession im Klimax-System. - Verh. Ges. Ökol. 16: 27 – 34.
- REMMERT, H. (1991a): Das Mosaik-Zyklus-Konzept und seine Bedeutung für den Naturschutz: Eine Übersicht. - Laufer Seminarbeitr. (Ber. ANL) 5/91: 5 – 15.
- REMMERT, H. (1991b): The mosaic-cycle concept of ecosystems - an overview. - Ecol. Stud. 85: 1 – 21.
- RODENKIRCHEN, H. (1986): Auswirkungen von saurer Beregnung und Kalkung auf die Vitalität, Artenmächtigkeit und Nährstoffversorgung der Bodenvegetation eines Fichtenbestandes. - Forstw. Centralbl. 105: 338 – 350.
- RODENKIRCHEN, H. (1998): Evidence for a nutritional disorder of *Oxalis acetosella* L. on acid forest soils. I. Control situation and effects of dolomitic liming and acid irrigation. - Plant and Soil 199: 141 – 152.
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N., LÜPKE, B. v. (2006) Waldbau auf ökologischer Grundlage. – Ulmer-Verlag, Stuttgart.
- RUNGE, F. (1993): Änderungen der Flora eines Buchenwald-Kahlschlags im Laufe von sieben Jahren. - Tuexenia 13: 71 – 73.
- SACHS, L. (2002): Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden. 10. Aufl. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- SAYER, U., REIF, A. (1998): Entwicklung der Vegetation im überregionalen Vergleich. - In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozönosen nach Sturmwurf: 146 – 168. Ecomed, Landsberg.
- SCHAU, S., SCHAUERMANN, J. (1994): Decomposition of roots and twigs: effects of wood type (beech and ash), diameter, site of exposure and macrofauna exclusion. - Plant Soil 163: 13 – 24.
- SCHMIDT, M., CULMSEE, H., BOCH, S., HEINKE, T., MÜLLER, J., SCHMIEDEL, I. (2011a): Anwendungsmöglichkeiten von Waldartenlisten für Gefäßpflanzen, Moose und Flechten. - BfN-Skripten 299: 25 – 45.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U., EWALD, J. (2011b): Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. - BfN-Skripten 299: 1 – 111.
- SCHMIDT, M., SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. - Forstarchiv 78: 205 – 214.
- SCHMIDT, W. (1978): Einfluß einer Rehpopulation auf die Waldvegetation - Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972-1976. - Phytocoenosis 7: 43 – 59.
- SCHMIDT, W. (1996): Zur Entwicklung der Verjüngung in zwei Femellücken eines Kalkbuchenwaldes. - Forst u. Holz 51: 201 – 205.
- SCHMIDT, W. (1998): Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder – Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. - Natursch. u. Landschaftspl. 30: 242 – 249.
- 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- u. Jagdztg. 177: 9 – 19.
- SCHMIDT, W. (2009): Vegetation. - In: BRUMME, R., KHANNA, P. K. (eds.): Functioning and Management of European Beech Ecosystems. - Ecological Studies 208: 65 – 86.

- SCHMIDT, W. (2012): Wie naturnah sind Naturwaldreservate? Neophyten und Therophyten als geobotanische Indikatoren. - Forstarchiv 83: 93 – 108.
- SEIDLING, W. (1991): Verteilungsmuster der Pflanzen am Waldboden und deren Ursachen. - In: SCHMID, B., STÖCKLIN, J. (Hrsg.): Populationsbiologie der Pflanzen: 237 – 253. Birkhäuser, Basel.
- SENN, J., WASEM, U., ODERMATT, O. (2002): Impact of browsing ungulates on plant cover and tree regeneration in windthrow areas. - For. Snow Landsc. Res. 77: 161 – 170.
- STRIEPEN, K. (1999): Einfluss des Wildverbisses auf die Verjüngungsentwicklung von Buchen- und Buchenmischwäldern in Nordrhein-Westfalen. - NUA-Seminarber. 4: 91 – 107.
- TABAKU, V. (1999): Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und -Wirtschaftswäldern. - Diss. Univ. Göttingen.
- THOMAS, A., MROTZEK, R., SCHMIDT, W. (1995): Biomonitoring in Buchenwäldern. Aufgaben, Methoden und Organisation eines koordinierten Biomonitoringsystems in naturnahen Waldökosystemen der Bundesrepublik Deutschland. - Angew. Landschaftsökologie 6: 1 – 150.
- ULANOVA, N. G. (2000): The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. - For. Ecol. Manage. 135: 155 – 167.
- UNKRIG, W., MENCH, A., KAHLE, M. (1999): Waldkundliche Auswertung terrestrisch aufgenommener Probekreise im Rahmen des Untersuchungsauftrages „Sukzession auf Windwurfflächen im Naturschutzgroßprojekt Gipskarstlandschaft Hainholz“. - Abschlussber. Inst. f. Forsteinrichtung u. Ertragskunde Univ. Göttingen.
- WAGNER, S. (1999): Ökologische Untersuchungen zur Initialphase der Naturverjüngung in Eschen-Buchen-Mischbeständen. - Schr. Forstl. Fak. Univ. Göttingen u. Nieders. Forstl. Versuchsanst. 129: 1 – 262.
- WILLIG, J. (2002): Sturmwurf im Naturwaldreservat Weiherkopf - Forschungskonzept, Vegetations- und Verjüngungsentwicklung. - Mitt. Hess. Landesforstverwalt. 38: 35 – 48. Bad Orb.
- WILMANN, O., BAUER, E.-M., GOETZE, D., HERMANN-NITTRITZ, B. (1998): Populationsbiologische Studien auf Sturmwurf- und Kahlschlagflächen. - In: FISCHER, A. (Hrsg.): Die Entwicklung von Wald-Biozöosen nach Sturmwurf: 130 – 145. Ecomed, Landsberg.
- WISSKIRCHEN, R., HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - Ulmer-Verlag, Stuttgart.

*Manuskript angenommen: 25. Mai 2012*

Anschrift der Autoren:

Prof. Dr. Wolfgang Schmidt, Dr. Steffi Heinrichs

Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Burckhardt-Institut, Georg-August-Universität Göttingen, Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen

E-Mail: wschmid1@gwdg.de, sheinri@gwdg.de