

Umwelt- und Nutzungswandel im Kalkbuchenwald (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald

Wolfgang SCHMIDT und Steffi HEINRICHS

3 Abbildungen und 5 Tabellen

Abstract

SCHMIDT, W., HEINRICHS, S.: Environmental and land use change in beech forests on limestone (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) - A comparison of old and recent vegetation surveys from the Göttinger Wald. - *Hercynia* N. F. 48 (2015): 21 – 50.

Species rich mesophilous beech forests on limestone (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) are rare in Central Europe. Although intensively used in the past, they remained close-to-nature and are therefore in the centre of nature conservation concepts that call for a larger area of unmanaged forests in order to promote biodiversity. By comparing old and recent vegetation surveys as well as surveys from managed and unmanaged forests sampled in the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, we wanted to evaluate the effectiveness of the proposed management abandonment by simultaneously considering vegetation dynamics of vascular plants caused by environmental changes. In particular we asked: 1) How have structure, diversity and species composition changed? 2) Which factors have caused these changes? 3) What conclusions can be drawn for a future management of these forests?

We compared 132 vegetation surveys of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* sampled between 1955 and 1967 in managed forests with 155 surveys (including 50 surveys from now unmanaged forests) sampled within the same community between 2000 and 2012 by concentrating on vegetation structure, diversity and species composition. We as well contrasted the now unmanaged with the still managed stands.

The shrub layer largely increased in the last 50 years, mainly caused by an intensified hunting. Beside the woody species, in particular shade-tolerant, nutrient demanding species increased in the understorey vegetation, whereas species of more open, nutrient poor forests decreased including many characteristic species of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*. These changes could be detected in managed and unmanaged stands, and can be explained by a denser shrub layer changing the forest microclimate, by atmospheric nitrogen depositions and by more soil protecting forest management techniques compared to 50 years ago. An influence of global climate change can only be deduced from an increase of the evergreen, oceanic-distributed ivy (*Hedera helix*) and of spring geophytes (mainly *Allium ursinum*). The unmanaged forests were characterized by a denser tree layer, a higher proportion of species typical for closed forests and a lower proportion of disturbance indicators. Furthermore, they contained less species and showed a more homogeneous species composition compared to managed forests.

The structure and floristic composition of mesophilous beech forests on limestone changed considerably in the last decades in both managed and unmanaged stands. Main reasons are the reduction in roe deer browsing and atmospheric nitrogen depositions that caused a loss in species and heterogeneity. This loss was in particular noticeable in today unmanaged forests and will further increase with an expansion of the unmanaged forest area in the future, if not natural disturbances will disrupt this succession.

Key words: biodiversity, climate change, deer browsing, eutrophication, forest management, homogenization, nature conservation, winner / loser

1 Einleitung

Das mitteleuropäische Klima begünstigt sommergrüne Laubbäume, vor allem die Rotbuche (*Fagus sylvatica*). Buchenwälder würden von Natur aus auf fast zwei Drittel der Fläche Deutschlands vorherrschen, überwiegend auf basenarmen Böden. Buchenwälder auf Kalkstandorten fänden sich dagegen nur auf etwa 8 % der Landfläche (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, SUCK et al. 2013). Ihre flachgründigen Rendzinen und Terraes fuscae sind für eine landwirtschaftliche Nutzung oder den Anbau standortsfremder Nadelhölzer wenig geeignet. Kalkbuchenwälder gelten daher als relativ naturnah, wenngleich auch sie in den vergangenen Jahrhunderten stark vom Menschen beeinflusst wurden. Besonders Waldweide und Mittelwaldwirtschaft spielten bis vor 100 – 150 Jahren eine große Rolle (GEB et al. 2004, STEGMANN & SCHMIDT 2005, PREUTENBORBECK 2009). Erst mit der Trennung von Wald und Weide setzte der Übergang zu einer Hochwaldwirtschaft mit Großschirmschlag als üblichem waldbaulichen Verjüngungsverfahren im Buchenwald ein. In den letzten 50 Jahren wurde dann verstärkt durch kleinflächige Auffichtungen (Femel- oder Lochhiebe) und Zielstärkennutzung versucht, den für Kalkbuchenwälder typischen, hohen Anteil an Edellaubhölzern zu steigern und gleichzeitig eine optimale forstwirtschaftliche Nutzung der Buchen zu gewährleisten (SCHMIDT 1996, MEYER et al. 1999, RÖHRIG et al. 2006, BARTSCH & RÖHRIG 2009). Kalkbuchenwälder sind artenreicher an Gefäßpflanzen als die Buchenwälder auf Böden mit mittlerer oder schwacher Basenversorgung (DIERSCHKE 1989, LEUSCHNER 1999, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Typisch für den Kalkbuchenwald ist eine ausgeprägte Phänologie mit einer blütenreichen Bodenvegetation bereits vor dem Laubaustrieb im Frühjahr (DIERSCHKE 1982).

Seltenheit, Naturnähe und Artenreichtum sind sicher auch der Grund, dass Kalkbuchenwälder verstärkt in den Blick des Naturschutzes geraten sind. Dies gilt vor allem für die an südexponierten Kalkhängen, aber auch an Felsabbrüchen mit schattigeren Hangexpositionen zu findenden Seggen-Hangbuchenwälder (*Carici-Fagetum*), die sich durch viele floristische Besonderheiten mit gefährdeten Arten auszeichnen (HEINRICHS et al. 2014). In Plateaulagen und an schwach geneigten Hängen mit guter Nährstoff- und Wasserversorgung wird das thermophile *Carici-Fagetum* weitverbreitet durch den mesophilen Kalkbuchenwald (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) ersetzt. Je nach Geländesituation finden sich dabei vor Ort häufig nicht scharfe, sondern fließende Übergänge zwischen beiden Waldgesellschaften. Im Vergleich zum *Carici-Fagetum* ist die Bodenvegetation im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* artenärmer, aber deutlich reicher an Frühjahrsgeophyten. Im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* liegen die Wuchsleistungen der Bäume deutlich höher und dementsprechend wird auf diesen Standorten eine intensivere forstliche Nutzung betrieben als im *Carici-Fagetum* (DIERSCHKE 1989, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Beide Kalkbuchenwaldgesellschaften sind prägend für den Göttinger Wald, einem Muschelkalk-Mittelgebirgszug östlich des Leinetalgrabens in Südniedersachsen. Ihr Vorkommen war auch entscheidend, um den Göttinger Wald als FFH-Gebiet 138 in das europaweite Schutzsystem Natura 2000 aufzunehmen.

Aus dem Göttinger Wald existiert seit mehreren Jahrzehnten eine große Zahl von Vegetationsaufnahmen, die es erlaubt, Veränderungen in den Kalkbuchenwäldern aufzuzeigen. Während dies für das *Melico-Fagetum allietosum* (WINTERHOFF 1960, 1963, heute: *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, *Allium*-Variante, DIERSCHKE 1989) und *Carici-Fagetum* durch Wiederholungsaufnahmen auf quasi-Dauerflächen (PERSSON 1980, RÖDER et al. 1996) von WINTERHOFF (1960, 1963) und SCHMIDT (1968) geschah (HEINRICHS et al. 2012b, 2014), werden für das *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* in der vorliegenden Studie pflanzensoziologische Aufnahmekollektive direkt miteinander verglichen. Dieser Ansatz wurde bereits von WITTIG et al. (1985), WILMANN & BOGENRIEDER (1986, 1987, 1995) und WILMANN et al. (1986) zum Nachweis von langjährigen Veränderungen in Wäldern erfolgreich angewendet und dabei auch mit seinen Möglichkeiten und Grenzen kritisch bewertet. Mit Vegetationsaufnahmen aus den Zeiträumen 1955 – 1967 und 2000 – 2012 umfasst der Vergleich eine größere Zeitspanne als die Dauerflächenuntersuchungen von 1981 bis 2011, über die DIERSCHKE (2013) von einem Großtransekt des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* im Göttinger Wald berichtete. Da die hier verwendeten Aufnahmeflächen zwar nicht systematisch verteilt, aber doch über den ganzen Göttinger Wald gestreut liegen, geben sie auch räumlich ein umfassenderes Bild

über die eingetretenen Veränderungen dieses Waldgebiets ab. Schließlich stammt das hier ausgewertete Aufnahmematerial aus Wäldern, die vor einem halben Jahrhundert alle bewirtschaftet wurden, heute aber sowohl Wirtschafts- als auch Nichtwirtschaftswälder umfassen. Der von DIERSCHKE (2013) untersuchte Bestand war im Zeitraum zwischen 1981 und 2011 als Forschungsfläche der Universität Göttingen dagegen ohne forstliche Nutzung.

Im Einzelnen möchten wir mit unserer Auswertung folgende Fragen beantworten:

1. Wie haben sich die Struktur, Diversität und Artenzusammensetzung im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* verändert?
2. Lassen sich aus den Veränderungen in der Artenzusammensetzung Rückschlüsse auf überregionale bzw. globale Einwirkungen (z.B. Klimawandel, Stickstoff- und Säureeinträge) ziehen?
3. Welchen Einfluss haben Veränderungen in der forstlichen Bewirtschaftung bis hin zu der vom Naturschutz häufig geforderten völligen Nutzungsaufgabe für das *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*?

2 Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungsflächen liegen im Göttinger Wald, einem niedrigen Mittelgebirgszug östlich von Göttingen (N 51°30′-36′, E 9°56′-10°03′) mit Höhen zwischen 260 – 420 m ü. NN. Das Untersuchungsgebiet ist gekennzeichnet durch ein subozeanisch-submontanes Klima mit einer mittleren Jahrestemperatur von 7,4 °C und jährlichen Niederschlägen von 700 mm (PANFEROV et al. 2009, HEINRICHS et al. 2012b, 2014). Ausgangsmaterial für die Bodenbildung ist der Obere und Untere Muschelkalk, aus dem sich in Plateaulagen und schwach geneigten Hanglagen ohne starke Lößlehmüberdeckung meist flachgründige Mull-Rendzinen oder Terrae fuscae entwickelt haben, auf denen der typische Platterbsen-Waldgersten-Buchenwald (frischer oder mesophiler Kalkbuchenwald, *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) vorherrscht (DIERSCHKE 1989, SCHMIDT 2009).

3 Material und Methoden

Vom *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* existieren 90 Vegetationsaufnahmen aus dem Zeitraum 1955/60 (WINTERHOFF 1960, 1963) und 42 Aufnahmen aus dem Zeitraum 1966/67 (SCHMIDT 1968; Tab. 1). Diese 132 Aufnahmeflächen verteilen sich über den gesamten Göttinger Wald. Die Vegetation wurde dabei nach der Methode von Braun-Blanquet (DIERSCHKE 1994) mit Hilfe einer 7-teiligen Schätzskaala für den Deckungsgrad der Baum-, Strauch-, Kraut- und Kryptogamenschicht aufgenommen. Während bei WINTERHOFF (1960) die Aufnahmeflächen unterschiedlich groß waren (zwischen 64 – 400 m², meist 100 – 200 m²), wurde von SCHMIDT (1968) eine standörtlich und strukturell homogene Aufnahmefläche von einheitlich 100 m² gewählt (im Mittel aller 132 Aufnahmen: 134 m²).

Die insgesamt 155 neueren Vegetationsaufnahmen des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* stammen aus dem Zeitraum 2000/12. Da sie im Zusammenhang mit verschiedenen Forschungsprojekten entstanden sind, variieren sie in der räumlichen Zuordnung und Aufnahmemethodik (Tab. 1). 37 Vegetationsaufnahmen von EBRECHT (2005) aus dem Jahr 2000 konzentrieren sich auf den nördlich der B27 gelegenen Plesswald um den Hünstollen, während die 72 Vegetationsaufnahmen aus dem Jahr 2006 von STREIT (2007) neben dem Hünstollen vor allem aus den ausgedehnten Kalkbuchenwäldern südwestlich der Mackenröder Spitze stammen. Bei den 17 Vegetationsaufnahmen aus dem Jahr 2009 handelt es sich um Wiederholungsaufnahmen (quasi-Dauerflächen, PERSSON 1980, RÖDER et al. 1996) von sieben Aufnahmen von WINTERHOFF (1960, *Melico-Fagetum allietosum*, *Lathyrus vernus*-Variante, heute: *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, *Allium*-Variante, DIERSCHKE 1989) und zehn Aufnahmen von SCHMIDT

(1968, Reicher Kalk-Buchenwald), die sich über die Gesamtfläche des Göttinger Waldes verteilen (HEINRICHS et al. 2012b). Weitere 29 Vegetationsaufnahmen stammen vom Plateau des Naturwalds Hünstollen, die dort von W. SCHMIDT 2012 an den systematisch verteilten Gitternetzpunkten im 100x100 m-Raster aufgenommen wurden (SCHMIDT & SCHMIDT 2007, MÖLDER et al. 2014). Mit Ausnahme der 17 Wiederholungsaufnahmen aus dem Jahr 2009 auf den quasi-Dauerflächen, bei denen der Deckungsgrad in den Vegetationsschichten wiederum mit der 7-teiligen Braun-Blanquet-Skala geschätzt wurde, erfolgte bei den übrigen 138 neueren Vegetationsaufnahmen eine Schätzung des Deckungsgrades direkt in Prozent (Tab. 1). Die Aufnahme-flächengröße im Zeitraum 2000/12 reichte von 100 bis 400 m² (im Mittel: 267 m²).

Tab. 1 Übersicht über die Datengrundlage für den Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* aus dem Göttinger Wald.

Tab 1 Overview of the data used for a comparison of old and recent vegetation surveys of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* in the Göttinger Wald.

| Aufnahme-jahr | Gelände-bearbeiter | Aufnahme-fläche (m ²) | Aufnahmemethode (Schätzskala) | Zahl der Aufnahmen (NW: Naturwald, unbewirtschaftet) | Pflanzensoziologische Bezeichnung durch den Autor | Referenz, Literatur |
|---|--------------------|-----------------------------------|-------------------------------|--|---|------------------------------------|
| Alte Vegetationsaufnahmen (1955-1967): 132 Aufnahmen (nur Wirtschaftswald) | | | | | | |
| 1955-1960 | W. Winterhoff | 64-400 | Braun-Blanquet | 83 | <i>Melico-Fagetum elymetosum</i> | WINTERHOFF 1960, 1963 |
| 1955-1960 | W. Winterhoff | 80-400 | Braun-Blanquet | 7 | <i>Melico-Fagetum allietosum, Lathyrus vernus</i> -Variante | WINTERHOFF 1960, 1963 |
| 1966-1967 | W. Schmidt | 100 | Braun-Blanquet | 42 | Kalk-Buchenwald | SCHMIDT 1968, 1970 |
| Neue Vegetationsaufnahmen (2000-2012): 155 Aufnahmen (davon 50 nur im Naturwald (NW), d.h. ohne Bewirtschaftung seit 12-26 Jahren) | | | | | | |
| 2000 | L. Ebrecht | 100 | Prozent | 37 (NW: 2) | <i>Hordelymo-Fagetum lathyretosum</i> | EBRECHT 2005 |
| 2006 | M. Streit | 400 | Prozent (ohne Moosschicht) | 72 (NW: 18) | <i>Hordelymo-Fagetum lathyretosum</i> | STREIT 2007, SCHMIDT & STREIT 2009 |
| 2009 | W. Schmidt | 100 | Braun-Blanquet | 17 (NW: 1) | <i>Hordelymo-Fagetum lathyretosum, Allium</i> -Variante (<i>Melico-Fagetum allietosum, Lathyrus vernus</i> -Variante; Reicher Kalk-Buchenwald) | HEINRICHS et al. 2012b |
| 2012 | W. Schmidt | 250 | Prozent | 29 (NW: 29) | <i>Hordelymo-Fagetum lathyretosum</i> | MÖLDER et al. (2014) |

Nach der Kurhannoverschen Landesaufnahme von 1785 waren alle Aufnahme-flächen bewaldet, d.h. es handelt sich um historisch alte Waldstandorte (WULF 1997). Mittelwald mit Waldweide war bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts die vorherrschende Nutzung, ehe mit der Trennung von Wald und Weide der Übergang zur Hochwaldnutzung erfolgte (WAGENHOFF 1987, PREUTENBORBECK 2009). Während im Zeitraum 1955/67 noch alle Aufnahme-flächen des Kalkbuchenwaldes forstlich genutzt wurden, lagen im Zeitraum 2000/12 50 Aufnahme-flächen in Beständen, die mindestens 12 Jahre, z.T. aber seit 26 Jahren aus der forstlichen Nutzung genommen waren. Diese Aufnahmen stammen aus den Naturwäldern Hünstollen (FA Reinhausen Abt. 3013, letzte Nutzung 1989, 40 Aufnahmen) und Schaperberg (Stadtforstamt Göttingen,

Abt. 17, letzte Nutzung 1995, 1 Aufnahme) sowie der Sonderforschungsfläche des Forschungszentrums Waldökosysteme der Georg-August-Universität Göttingen (FA Reinhausen Abt. 166, letzte Nutzung 1980, 9 Aufnahmen, SCHMIDT 2009, DIERSCHKE 2013).

Von WINTERHOFF (1960) wurden im Zeitraum 1955/60 außer den im Mai aufgenommenen Flächen alle Flächen zweimal in der Vegetationsperiode (Frühjahr, Sommer) aufgesucht, um auch die Frühjahrspflanzen vollständig zu erfassen. In allen übrigen Jahren erfolgten die Frühjahrsaufnahmen durchgehend zum Zeitpunkt der Anemonen-Blüte, die Sommeraufnahmen, nachdem die volle Belaubung der Baumschicht erreicht war, die Frühjahrsgeophyten (insbesondere *Allium ursinum*) verwelkt waren und die Waldgräser (*Melica uniflora*, *Hordelymus europaeus*) blühten.

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

4 Datenauswertungen

Im Mittelpunkt der Auswertung steht der Vergleich der beiden Aufnahmekollektive aus den Zeiträumen 1955/67 und 2000/12. Außerdem sollte der Einfluss der Bewirtschaftung auf die Vegetation des Zeitraums 2000/12 geprüft werden. Für die Auswertung der Vegetationsaufnahmen, die nach der Braun-Blanquet-Methode erhoben wurden (Tab. 1), wurden die Deckungsgradwerte der Vegetationsschichten wie folgt transformiert: r = 0,1%, + = 0,5 %, 1 = 2,5 %, 2 = 15 %, 3 = 37,5 %, 4 = 62,5%, 5 = 87,5 % (DIERSCHKE 1994).

Deckungsgrade der Vegetationsschichten sowie Diversitätsparameter (Artenzahlen, Shannon-Wiener-Index, Evenness; MAGURRAN 2004) wurden zwischen den Aufnahmezeiträumen und Bewirtschaftungsvarianten gegenübergestellt. Da die Aufnahmen z.T. auf unterschiedlich großen Flächen erfolgten und auch die Anzahl der Aufnahmen pro Zeitraum und Bewirtschaftungsvariante variiert, wurden für beide Aufnahmezeiträume und Bewirtschaftungsvarianten Arten-Areal-Kurven erstellt, indem neu auftretende Arten mit zunehmender untersuchter Flächengröße aufsummiert wurden. Durch die Anpassung einer Power-Funktion der Form $S = cA^z$, mit S = Artenzahl und A = Flächengröße, wird neben der Konstante c auch die Konstante z ermittelt, die ein Maß für die Artenzunahme ist (ARRHENIUS 1921). Der gesamte Artenpool für beide Aufnahmezeiträume bzw. die Bewirtschaftungsvarianten wurde mit Hilfe verschiedener Schätzparameter (Chao, Jackknife 1. und 2. Ordnung, Bootstrap; siehe MAGURRAN 2004) ermittelt (Funktion specpool; R-Paket vegan; OKSANEN et al. 2013).

Zur Veranschaulichung von Unterschieden in der Artenzusammensetzung zwischen den Aufnahmezeiträumen und Bewirtschaftungsvarianten wurde eine indirekte Ordination (DCA = Detrended Correspondence Analysis) der Krautschichtdaten durchgeführt. Dabei wurden die Deckungsgrade zuvor einer arcsin-Wurzel-Transformation unterzogen. Eine Multiple Response Permutations-Prozedur (basierend auf 999 Permutationen und Euklidischer Distanz; MRPP) wurde angewendet, um einen Einfluss des Aufnahmezeitraumes auf die Anordnung im Ordinationsdiagramm, aber auch um floristische Unterschiede zwischen bewirtschafteten und nicht bewirtschafteten Buchenwäldern im Aufnahmezeitraum 2000/12 statistisch abzusichern. 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 floristische Distanz zwischen Aufnahmeflächen innerhalb einer Gruppe zur Distanz aller Aufnahmeflächen insgesamt ins Verhältnis gesetzt. Je größer der dabei ermittelte A-Wert ist, desto größer ist die Übereinstimmung innerhalb der festgelegten Gruppen im Vergleich zum restlichen Datensatz (McCUNE & GRACE 2002).

Die floristische Ähnlichkeit der Vegetationsaufnahmen für beide Aufnahmezeitpunkte wurde an Hand der mittleren JACCARD-Distanz bestimmt. Sie beschreibt den Deckungsgradanteil in Kombination aller Arten, die zwei Aufnahmekollektive nicht gemeinsam haben (JACCARD 1901 in McCUNE & GRACE 2002).

Das Distanzmaß reicht von 0 bis 1, wobei 0 die Gleichheit und 1 die maximale Verschiedenheit zweier Aufnahmekollektive hinsichtlich der Artenzusammensetzung anzeigt.

Als Standortparameter wurden aus dem Arteninventar der Aufnahmen die mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) basierend auf reiner Artenpräsenz (alle Vegetationsschichten) und gewichtet nach Artendeckung (nur Krautschicht) errechnet und mit den Achsenwerten der DCA-Ordination korreliert. Ebenso wurde mit den Artenabundanzverfahren verfahren. Außerdem erfolgte eine Einteilung der Krautschichtarten anhand ihrer Bindung an den Wald basierend auf den Waldartenlisten Deutschlands (SCHMIDT et al. 2011), anhand der Lebensformen nach RAUNKIAER (ELLENBERG et al. 2001) sowie der Störzeiger nach GRABHERR et al. (1998) und SCHMIDT (2013). Für das Vorkommen von gefährdeten Arten und Neophyten wurden die Florenlisten für das niedersächsische Berg- und Hügelland (GARVE 2004, KOPERSKI 2011) herangezogen.

Stetigkeit und Deckungsgrade der einzelnen Arten wurden für beide Aufnahmezeiträume und Bewirtschaftungsvarianten gegenübergestellt. Zusätzlich wurden die Arten der Krautschicht im zeitlichen Vergleich entsprechend eines Winner/Loser-Konzeptes eingestuft (PRÉVOSTO et al. 2011, REINECKE et al. 2014). Als Gewinner gelten Arten, wenn

- sie 1955/67 nicht vorkamen, 2000/12 aber eine Stetigkeit von mehr als 5 % erreichten oder
- 2000/12 sich gegenüber 1955/67 die Stetigkeit um mehr als 20 % erhöht hat oder
- 2000/12 eine signifikante Zunahme des Deckungsgrades gegenüber 1955/67 erreicht wurde.

Für die Gruppe der Verlierer gelten die umgekehrten Veränderungen (vollständiges Verschwinden von Arten mit einer Stetigkeit von mehr als 5 %, Rückgang der Stetigkeit um mehr als 20 %, signifikanter Rückgang des Deckungsgrades). Die Stetigkeit basiert dabei auf dem prozentualen Vorkommen einer Art an der Gesamtzahl der Aufnahmeflächen des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* zu einem Aufnahmezeitpunkt. Die Artengruppen der Gewinner und Verlierer wurden anhand ihrer Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001) charakterisiert.

Signifikante Unterschiede zwischen den Zeiträumen und Bewirtschaftungsvarianten wurden für alle Parameter mit Hilfe des t-Tests (bei normalverteilten Daten nach dem Shapiro-Wilk-Test) oder des Mann-Whitney-U-Tests (bei fehlender Normalverteilung) durchgeführt. Die Berechnungen erfolgten mit R 3.0.2 (www.r-project.org) oder SigmaPlot 12.0 (Systat Software). Wenn nicht anderweitig erwähnt, gilt $p < 0,05$ als einheitliches Signifikanzniveau.

5 Ergebnisse

5.1 Struktur

Über alle Vegetationsaufnahmen des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* hat der Deckungsgrad der Baumschicht im Verlauf der letzten drei bis fünf Jahrzehnte geringfügig, jedoch signifikant, abgenommen, der Deckungsgrad von Strauch-, Kraut- und Moosschicht dagegen zugenommen (Abb. 1). Besonders stark fällt dabei die Veränderung im Deckungsgrad der Strauchschicht ins Auge: War diese um 1960 kaum vorhanden, deckt sie heute im Mittel fast 30 %. Im Vergleich zwischen den bewirtschafteten und nicht bewirtschafteten Aufnahmeflächen zeichnen sich die heutigen Nichtwirtschaftswälder durch einen höheren Deckungsgrad in der Baumschicht aus, während in den weiterhin bewirtschafteten Kalkbuchenwäldern der Deckungsgrad der Strauch- und Moosschicht signifikant höher liegt. Im Deckungsgrad der Krautschicht besteht dagegen kein signifikanter Unterschied.

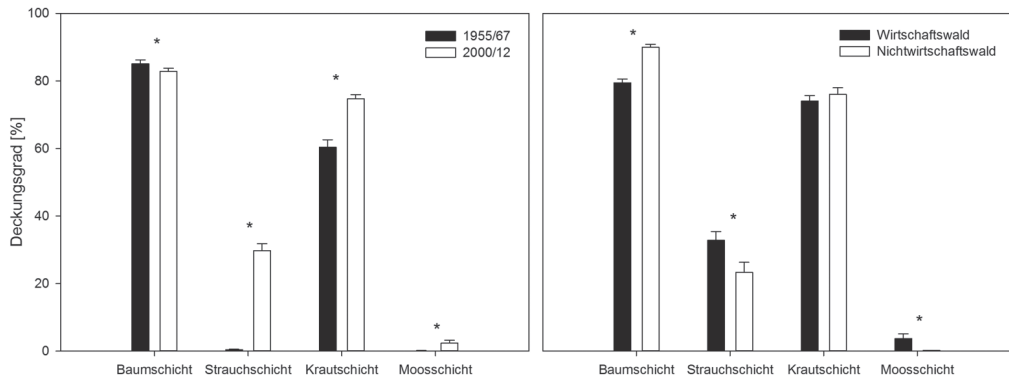


Abb. 1 Mittlere Deckungsgrade (\pm Standardfehler) der Vegetationsschichten im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* im Vergleich alter (1955/67) und neuer (2000/12) Vegetationsaufnahmen (links) sowie von Aufnahmen aus Wirtschafts- und Nichtwirtschaftswäldern (2000/12, rechts) im Göttinger Wald. * markiert jeweils signifikante Unterschiede beim Vergleich der Aufnahmezeiträume bzw. Bewirtschaftungsvarianten. 72 Aufnahmen (davon 18 aus dem Nichtwirtschaftswald) aus dem Zeitraum 2000/12 enthalten keine Deckungsgradangaben zur Mooschicht.

Fig. 1 Mean cover values (\pm standard error) of the different vegetation layers in the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* contrasting old (1955/67) and recent (2000/12) vegetation surveys (left) as well as surveys from managed and unmanaged forests (2000/12, right) in the Göttinger Wald. * marks significant differences between observation periods and management variants. For 72 surveys (including 18 from unmanaged forests) from 2000/12 there are no moss layer data available.

5.2 Diversität

Die mittlere Zahl an Gefäßpflanzen-Arten pro Aufnahme­fläche hat sich im Zeitraum 2000/12 gegenüber 1955/67 trotz einer im Mittel etwa doppelt so großen Aufnahme­flächengröße signifikant verringert (Tab. 2). Differenziert nach Vegetationsschichten nahm die mittlere Artenzahl pro Aufnahme­fläche in der Baum- und Krautschicht deutlich ab, während sie in der Strauchschicht signifikant zugenommen hat. In der Krautschicht drückt sich der Rückgang der Diversität auch im Shannon-Wiener-Index und der Evenness aus, die nicht nur den Artenreichtum, sondern auch die Dominanzstruktur berücksichtigen. Zurückgegangen ist auch die Heterogenität des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* insgesamt, wie der Vergleich der Jaccard-Distanz (Unähnlichkeitsindex) zeigt.

Auch die Arten-Areal-Kurven, bei denen die gefundenen Arten mit zunehmender untersuchter Flächengröße aufsummiert wurden (Abb. 2A), sowie die mit unterschiedlichen Schätzverfahren ermittelten Gefäßpflanzen-Artenpools (Tab. 2) verdeutlichen die früher höhere Zahl an Gefäßpflanzen-Arten im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* des Göttinger Waldes im Vergleich zu den aktuellen Aufnahmen.

Im Vergleich der mittleren Artenzahlen zwischen heute unbewirtschafteten und bewirtschafteten Untersuchungsf lächen zeigt zunächst keine signifikanten Unterschiede (Tab. 2). Der Gefäßpflanzen-Artenpool ist jedoch in bewirtschafteten Wäldern höher als in unbewirtschafteten und auch die Arten-Areal-Kurven ergaben einen höheren z-Wert für die bewirtschafteten im Vergleich zu den unbewirtschafteten Flächen (Abb. 2B). Die höhere Jaccard-Distanz zeigt zudem, dass die Krautschicht der heutigen Wirtschaftswälder insgesamt heterogener ausgebildet ist als in den Nichtwirtschaftswäldern (Tab. 2).

Im Vergleich zu den Gefäßpflanzen spielen bodenbewohnende Moose im mesophilen Kalkbuchenwald nur eine stark untergeordnete Rolle. Ihre Artenzahl hat sich gegenüber früher signifikant erhöht und ist heute im Wirtschaftswald höher als im Nichtwirtschaftswald (Tab. 2).

Tab. 2 Diversitätsmerkmale des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* im Vergleich alter (1955/67) und neuer (2000/12) Vegetationsaufnahmen sowie von Aufnahmen aus Wirtschafts(WW)- und Nichtwirtschaftswäldern (NW) aus dem Göttinger Wald. Angegeben sind Mittelwerte (\pm Standardfehler) der Artenzahlen in den Vegetationsschichten sowie des Shannon-Wiener-Index H' , der Evenness E und der Jaccard-Distanz für die Krautschicht, die tatsächlich gefundene Zahl an Gefäßpflanzen- und bodenbewohnenden Moos-Arten sowie die nach verschiedenen statistischen Verfahren geschätzte Gesamtartenzahl an Gefäßpflanzen. Fett hervorgehoben sind signifikant höhere Werte beim Vergleich der Aufnahmezeiträume und Bewirtschaftungsvarianten im Zeitraum 2000/12. *72 Aufnahmen (davon 18 aus dem Nichtwirtschaftswald) aus dem Zeitraum 2000/12 enthalten keine Angaben zur Mooschicht.

Tab. 2 Diversity measures of the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* contrasting old (1955/67) and recent (2000/12) vegetation surveys as well as surveys from managed (WW) and unmanaged (NW) forests in the Göttinger Wald. Given are mean values (\pm standard error) of species numbers in the different vegetation layers, and of the Shannon-Wiener-Index H' , the Evenness E and the Jaccard distance for the herb layer, the total number of vascular plant species (checked in the field as well as estimated by different statistical procedures) and ground-dwelling moss species. Significant higher values comparing the different survey periods and the management variants in 2000/12 are written in bold. *For 72 surveys (including 18 from unmanaged forests) from 2000/12 there are no moss layer data available.

| Zeitraum | 1955/67 | 2000/12 | 2000/12 (WW) | 2000/12 (NW) |
|--|-----------------------------------|---------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------|
| n | 132 | 155 | 105 | 50 |
| Aufnahmeflächengröße (m ²) | 134 \pm 5.3 (64-400) | 267 \pm 10.8 (100-400) | 254 \pm 14.7 (100-400) | 295 \pm 12.3 (100-400) |
| Mittlere Artenzahlen | | | | |
| Baumschicht | 2.9 \pm 0.1 | 2.3 \pm 0.1 | 2.4 \pm 0.1 | 2.2 \pm 0.1 |
| Strauchschicht | 0.4 \pm 0.1 | 3.5 \pm 0.1 | 3.4 \pm 0.2 | 3.6 \pm 0.2 |
| Krautschicht | 29.0 \pm 0.6 | 25.2 \pm 0.5 | 25.2 \pm 0.6 | 25.2 \pm 0.8 |
| Mooschicht* | 0.4 \pm 0.1 | 1.2 \pm 0.2 | 1.5 \pm 0.3 | 0.6 \pm 0.2 |
| Gefäßpflanzen | 29.7 \pm 0.5 | 25.9 \pm 0.5 | 26.1 \pm 0.6 | 25.5 \pm 0.8 |
| Insgesamt | 30.1 \pm 0.5 | 26.5 \pm 0.5 | 26.8 \pm 0.6 | 25.8 \pm 0.8 |
| Diversitätsindizes | | | | |
| Krautschicht H' | 2.3 \pm 0.0 | 2.1 \pm 0.0 | 2.1 \pm 0.0 | 2.1 \pm 0.1 |
| Krautschicht E | 68.6 \pm 0.9 | 64.9 \pm 0.9 | 64.4 \pm 1.2 | 66.1 \pm 1.3 |
| Krautschicht Jaccard-Distanz | 0.70 \pm 0.00 | 0.64 \pm 0.00 | 0.66 \pm 0.00 | 0.53 \pm 0.01 |
| Gesamtartenzahl | | | | |
| Gefäßpflanzen | 122 | 112 | 108 | 76 |
| Moose | 15 | 16 | 16 | 7 |
| Geschätzter Gefäßpflanzen-Artenpool | | | | |
| Chao | 142.3 \pm 12.8 | 125.4 \pm 9.2 | 131.8 \pm 16.1 | 89.1 \pm 9.6 |
| 1st order Jackknife | 139.9 \pm 4.4 | 127.9 \pm 5.0 | 124.8 \pm 5.3 | 89.7 \pm 7.6 |
| 2nd order Jackknife | 149.8 | 134.9 | 136.7 | 96.6 |
| Bootstrap | 130.1 \pm 2.5 | 118.9 \pm 2.8 | 114.4 \pm 2.8 | 81.8 \pm 4.1 |

5.3 Vegetationszusammensetzung

Die DCA-Ordination zeigt eine gerichtete Vegetationsveränderung zwischen den beiden Aufnahmezeiträumen entlang der 2. Achse (Abb. 3). Die MRPP bestätigt einen signifikanten Unterschied in der floristischen Zusammensetzung zwischen den Aufnahmen von 1955/67 und 2000/12 ($A = 0,1585$, $p = 0,001$). In der Korrelation mit den Zeigerwerten nach Ellenberg sind diese zeitlichen Veränderungen eng verknüpft mit einer deutlichen artenzahlbezogenen Abnahme der Lichtzeiger und einer deckungsgradbezogenen Zunahme der Stickstoff- und Feuchtigkeitszeiger (Abb. 3A). Typische Beispiele dafür sind in der Krautschicht der Rückgang von *Hepatica nobilis* und die Zunahme von *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides* (Abb. 3B). Ebenfalls signifikant unterscheiden

sich 2000/12 auch Wirtschaftswald und Nichtwirtschaftswald in ihrer Flächenanordnung entlang der 1. Achse im Ordinationsdiagramm (MRPP: $A = 0,0926$, $p = 0,001$). Dabei kennzeichnet ein höherer Anteil von Lichtzeigern insbesondere am Deckungsgrad der Krautschicht den Wirtschaftswald (negative Korrelation mit der 1. Achse), während im unbewirtschafteten Wald eine größere Anzahl an Stickstoff- und Feuchtezeigern auftritt (positive Korrelation mit der 1. Achse; Abb. 3A).

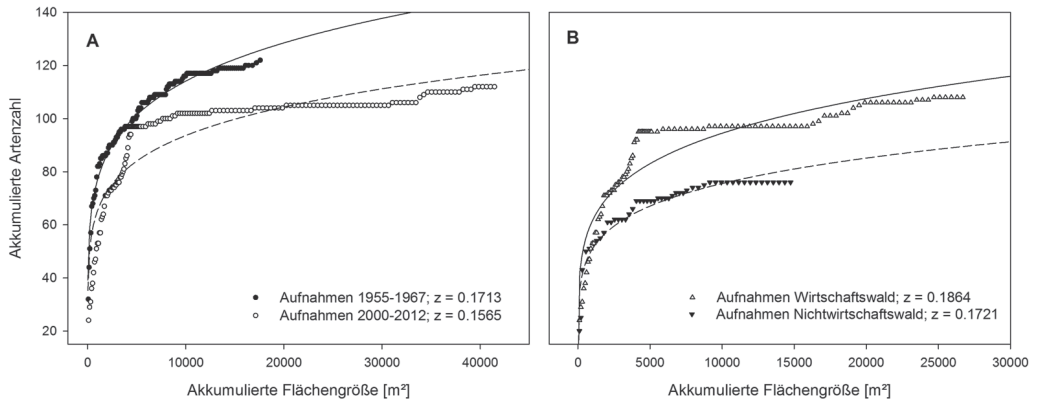


Abb. 2 Aufsummierte Arten-Areal-Kurven (beginnend mit der kleinsten Flächengröße) mit angepassten Power-Funktionen und ermittelten z-Werten für A) beide Aufnahmezeiträume (durchgehende Linie = 1955/67; gestrichelte Linie = 2000/12) und B) die beiden Bewirtschaftungsvarianten im Zeitraum 2000/12 (durchgehende Linie = Wirtschaftswald; gestrichelte Linie = Nichtwirtschaftswald).

Fig. 2 Cumulated species-area-curves (starting with the smallest plot size) with fitted power functions and calculated z-values for A) both survey periods (solid line = 1955/67; dashed line = 2000/12) and B) for both management variants in 2000/12 (solid line = managed forest; dashed line = unmanaged forest).

5.4 Artengruppen

Bei den Lebensformen ist für die Krautschicht des mesophilen Kalkbuchenwaldes der hohe Anteil an Frühjahrsgeophyten besonders typisch (Tab. 3). Ihr Anteil an der Artenzahl und am Deckungsgrad hat im Vergleich zwischen 1955/67 und 2000/12 signifikant zugenommen. Zugenommen in der Krautschicht haben auch der Baumjungwuchs (Phanerophyten) sowie die verholzten Chamaephyten. Demgegenüber ist der Anteil der zweitwichtigsten Lebensformengruppe, der Hemikryptophyten, stark zurückgegangen. Krautige Chamaephyten haben in der Artenzahl zugenommen, im Deckungsgrad dagegen abgenommen. Die übrigen Lebensformengruppen (Therophyten, Nanophanerophyten) sind in der Krautschicht des Kalkbuchenwaldes nur schwach vertreten und ohne signifikante Veränderung im Zeitvergleich.

Die Unterschiede im Vergleich zwischen Wirtschaftswald und Nichtwirtschaftswald sind bei den Lebensformengruppen vergleichsweise gering und beschränken sich auf höhere Anteile der Therophyten (Artenzahl, Deckungsgrad) und Hemikryptophyten (Deckungsgrad) im Wirtschaftswald, während die Geophyten (Artenzahl) im Nichtwirtschaftswald stärker vertreten sind. Wiederum ambivalent verhalten sich die krautigen Chamaephyten mit höheren Artenanteilen im Wirtschaftswald und höheren Deckungsgradanteilen im unbewirtschafteten Wald.

In beiden Vergleichszeiträumen dominieren im Kalkbuchenwald die Arten des geschlossenen Waldes (Tab. 3). Bezogen auf die Artenzahl (alle Vegetationsschichten) hat ihr Anteil in den vergangenen Jahrzehnten etwas zugenommen, bezogen auf den Deckungsgrad der Krautschicht dagegen deutlich abgenommen. Bei dieser Waldartengruppe und den Störzeigern wird der Bewirtschaftungseinfluss

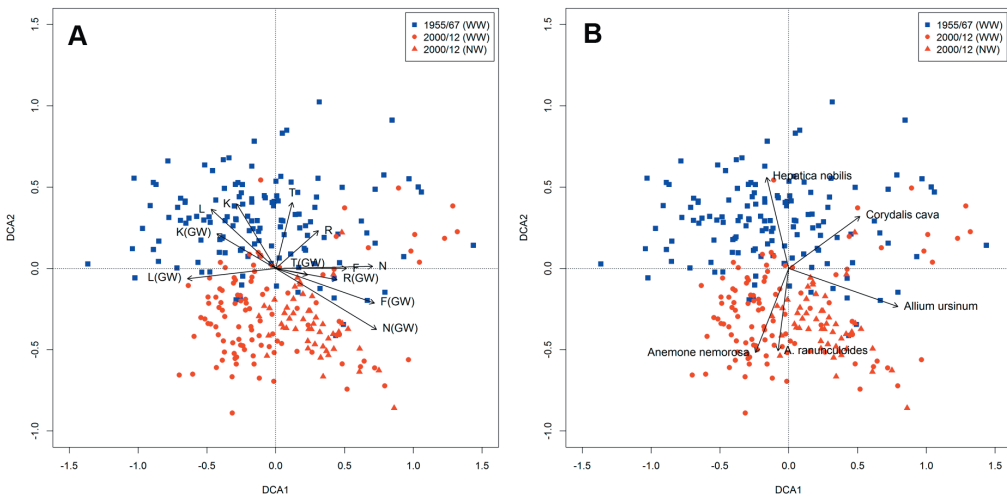


Abb. 3 DCA der Vegetationsaufnahmen (Krautschicht) des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* aus den Zeiträumen 1955/67 und 2000/12 (1. Achse: Gradientenlänge = 2,802; erklärte Varianz = 37,4 %; Eigenwert = 0,193; 2. Achse: erklärte Varianz = 12,6 %, Eigenwert = 0,136). Bi-Plots wurden durch Korrelationen der Achsenwerte mit A) den ungewichteten und gewichteten Zeigerwerten (F = Feuchte, K = Kontinentalität, L = Licht, N = Stickstoff, R = Reaktion, T = Temperatur, GW = gewichtet) und B) den Artabundanz erstellt. Dargestellt wurden nur Arten mit einem Korrelationskoeffizienten $r > 0,5$ mit einer der beiden Achsen; WW = Wirtschaftswald, NW = Nichtwirtschaftswald.

Fig. 3 DCA of the vegetation data (herb layer) from the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* sampled in 1955/67 and 2000/12 (1. Axis: length of gradient = 2.802, explained variance = 37.4 %, eigenvalue = 0.193; 2. Axis: explained variance = 12.6 %, eigenvalue = 0.136). A bi-plot was created by correlating the axes scores with A) unweighted and weighted indicator values (F = moisture, K = continentality, L = light, N = nitrogen, R = soil reaction, T = temperature, GW = weighted) and B) with cover values of the herb layer species. Shown are only species with a correlation coefficient of $r > 0.5$ with one of the two axes; WW = managed forest, NW = unmanaged forest.

Hordelymo-Fagetum lathyretosum gefunden wurden, gehören mit *Bupleurum longifolium*, *Cephalanthera rubra*, *Hypericum montanum* und *Primula veris* vor allem Arten, die lichtere und wärmebegünstigte Waldstandorte besiedeln und ihren Verbreitungsschwerpunkt im *Carici-Fagetum* (WINTERHOFF 1960, HEINRICHS et al. 2014) haben. *Aconitum lycoctonum*, *Aquilegia vulgaris*, *Epipactis purpurata*, *Lilium martagon* und *Paris quadrifolia* kennzeichnen dagegen eher die mesophilen Kalkbuchenwälder und sind auch heute noch regelmäßig im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* des Göttinger Waldes anzutreffen.

Neophyten fehlten im Göttinger Kalkbuchenwald 1955/67 vollständig und spielen auch heute keine Rolle. Allein *Impatiens parviflora* konnte sich auf 10 % der Aufnahmeflächen erfolgreich etablieren, erreichte aber nirgends einen Deckungsgrad von mehr als 5 % (Tab. 4). *Impatiens parviflora* kommt im Göttinger Wald fast ausschließlich in den bewirtschafteten Wäldern vor. Die einzige Vegetationsaufnahme mit *I. parviflora* aus einem Nichtwirtschaftswald stammt vom Schaperberg, der erst 1995 aus der Nutzung genommen wurde. An der Artenzahl (alle Vegetationsschichten) und am Deckungsgrad der Krautschicht sind die von WINTERHOFF (1960), HARTMANN & JAHN (1967), SCHMIDT (1968), DIERSCHKE (1985, 1989) und POLLMANN (2001) genannten Charakter- und Differentialarten des *Hordelymo-Fagetum* bzw. des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* im Zeitraum 1955/67 mit 37 % vertreten (Tab. 3). Dieser Anteil sinkt bis 2000/12 auf 29 % (Artenzahl) bzw. 24 % (Deckungsgrad). Wirtschafts- und Nichtwirtschaftswald zeigen dabei nur artenzahlbezogene Unterschiede mit einem höheren Anteil an Charakter- und Differentialarten des

Hordelymo-Fagetum lathyretosum im unbewirtschafteten Wald. Für den Göttinger Wald ist aber nicht nur der Rückgang der typischen Arten des mesophilen Kalkbuchenwaldes charakteristisch, sondern auch der Arten, die den mit dieser Waldgesellschaft eng verbundenen Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) kennzeichnen. Diese Gruppe mit lichtliebenden und trockenheitsvertragenden Arten war 1955/67 noch mit knapp 10 % an der Artenzahl (alle Vegetationsschichten) und 3 % am Deckungsgrad der Krautschicht vertreten. Ihr Anteil sank bis 2000/12 auf weniger als 4 % (Artenzahl) bzw. weniger als 1 % (Deckungsgrad) ab. Diese Abnahme war im Nichtwirtschaftswald signifikant stärker ausgeprägt als im Wirtschaftswald (Tab. 3).

Befanden sich 1955/67 unter den insgesamt 122 Gefäßpflanzenarten noch 14 Arten der aktuellen Roten Liste Niedersachsens (GARVE 2004), so sank deren Zahl bis 2000/12 auf nur noch 5 Arten bei einer Gesamtartenzahl von 112. Zu den gefährdeten Arten, die nicht mehr in den Aufnahmeflächen des

Tab. 3 Mittlere prozentuale Anteile (\pm Standardfehler) der Lebensformen- (ELLENBERG et al. 2001), Waldbindungs- (SCHMIDT et al. 2011), Störzeiger- (GRABHERR et al. 1998, SCHMIDT unpubl.) und Syntaxonomie-Gruppen (HEINRICHS et al. 2014) des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* und des *Carici-Fagetum* an der Artenzahl (AZ) und am Deckungsgrad (DG, nur Krautschicht) im Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen sowie der Aufnahmen aus Wirtschafts- und Nichtwirtschaftswäldern aus dem Göttinger Wald im Zeitraum 2000/12. Fett hervorgehoben sind signifikant höhere Werte beim Vergleich beider Aufnahmezeiträume bzw. der Bewirtschaftungsvarianten.

Tab. 3 Mean percentage (\pm standard error) of life forms, forest affinity groups, disturbance indicators and syntaxonomic groups in the *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* and *Carici-Fagetum* of total species numbers (AZ) and of total herb layer cover values (DG) contrasting old and recent vegetation surveys as well as surveys from managed and unmanaged forests in 2000/12. Significant higher values comparing the survey periods and management variants are written in bold.

| Zeitraum | 1955/67 | 2000/12 | 2000/12 (WW) | 2000/12 (NW) |
|--|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| N | 132 | 155 | 105 | 50 |
| Lebensform (AZ) | | | | |
| Therophyt | 0.6 \pm 0.1 | 0.9 \pm 0.2 | 1.3 \pm 0.3 | 0.1 \pm 0.1 |
| Hemikryptophyt | 40.3 \pm 0.7 | 31.2 \pm 0.7 | 32.5 \pm 0.8 | 28.3 \pm 1.1 |
| Geophyt | 28.1 \pm 0.7 | 33.9 \pm 0.6 | 31.8 \pm 0.6 | 38.4 \pm 0.9 |
| Chamaephyt (krautig) | 5.7 \pm 0.3 | 7.3 \pm 0.3 | 8.0 \pm 0.4 | 5.9 \pm 0.4 |
| Chamaephyt (verholzt) | 1.8 \pm 0.1 | 2.5 \pm 0.2 | 2.4 \pm 0.2 | 2.6 \pm 0.3 |
| Nanophanerophyt | 4.9 \pm 0.3 | 4.6 \pm 0.3 | 4.7 \pm 0.4 | 4.4 \pm 0.4 |
| Phanerophyt | 18.6 \pm 0.4 | 19.6 \pm 0.4 | 19.3 \pm 0.5 | 20.2 \pm 0.5 |
| Lebensform (DG) | | | | |
| Therophyt | 0.1 \pm 0.0 | 0.2 \pm 0.1 | 0.3 \pm 0.1 | 0.0 \pm 0.0 |
| Hemikryptophyt | 29.7 \pm 1.4 | 14.3 \pm 0.8 | 14.5 \pm 1.1 | 13.9 \pm 1.3 |
| Geophyt | 51.3 \pm 2.0 | 65.3 \pm 1.2 | 63.8 \pm 1.6 | 68.4 \pm 1.4 |
| Chamaephyt (krautig) | 7.2 \pm 0.7 | 2.6 \pm 0.2 | 2.2 \pm 0.2 | 3.5 \pm 0.5 |
| Chamaephyt (verholzt) | 0.7 \pm 0.1 | 2.9 \pm 0.5 | 3.5 \pm 0.7 | 1.6 \pm 0.4 |
| Nanophanerophyt | 0.8 \pm 0.1 | 0.6 \pm 0.1 | 0.6 \pm 0.1 | 0.6 \pm 0.1 |
| Phanerophyt | 10.2 \pm 0.7 | 14.2 \pm 0.8 | 15.2 \pm 1.0 | 12.0 \pm 1.0 |
| Waldbindung und Störzeiger (AZ) | | | | |
| 1.1 geschlossener Wald | 61.9 \pm 0.5 | 65.5 \pm 0.5 | 64.6 \pm 0.7 | 67.5 \pm 0.8 |
| 1.2 Waldlichtungen | 1.1 \pm 0.2 | 1.0 \pm 0.1 | 1.5 \pm 0.2 | 0.2 \pm 0.1 |
| 2.1 Wald und Offenland | 36.4 \pm 0.5 | 33.2 \pm 0.5 | 33.7 \pm 0.6 | 31.9 \pm 0.8 |
| 2.2 Offenland | 0.7 \pm 0.1 | 0.3 \pm 0.1 | 0.3 \pm 0.1 | 0.3 \pm 0.1 |

| | | | | |
|---|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| Störzeiger | 6.7 ± 0.3 | 5.2 ± 0.4 | 6.6 ± 0.5 | 2.4 ± 0.4 |
| Waldbindung und Störzeiger (DG) | | | | |
| 1.1 geschlossener Wald | 75.2 ± 1.1 | 59.5 ± 1.5 | 54.4 ± 1.9 | 70.4 ± 1.5 |
| 1.2 Waldlichtungen | 0.2 ± 0.0 | 0.2 ± 0.0 | 0.3 ± 0.1 | 0.0 ± 0.0 |
| 2.1 Wald und Offenland | 24.6 ± 1.1 | 40.2 ± 1.5 | 45.3 ± 1.9 | 29.6 ± 1.5 |
| 2.2 Offenland | 0.1 ± 0.0 | 0.0 ± 0.0 | 0.0 ± 0.0 | 0.0 ± 0.0 |
| Störzeiger | 1.6 ± 0.1 | 1.3 ± 0.2 | 1.8 ± 0.3 | 0.2 ± 0.0 |
| Charakter- u. Differentialarten (AZ) | | | | |
| Arten des <i>Hordelymo-Fagetum lathyretosum</i> | 37.2 ± 0.6 | 28.7 ± 0.4 | 27.7 ± 0.5 | 30.8 ± 0.7 |
| Arten des <i>Carici-Fagetum</i> | 9.1 ± 0.5 | 3.5 ± 0.3 | 4.0 ± 0.4 | 2.6 ± 0.4 |
| Charakter- u. Differentialarten (DG) | | | | |
| Arten des <i>Hordelymo-Fagetum lathyretosum</i> | 36.6 ± 1.6 | 23.8 ± 1.0 | 23.9 ± 1.1 | 23.4 ± 1.9 |
| Arten des <i>Carici-Fagetum</i> | 3.1 ± 0.3 | 0.8 ± 0.1 | 1.0 ± 0.2 | 0.4 ± 0.1 |

5.5 Einzelne Arten, Gewinner und Verlierer

In der Baumschicht sind neben der vorherrschenden Buche auch der Spitz-Ahorn und die Hainbuche zurückgegangen (Tab. 4). Signifikant zugenommen hat dagegen die Esche. Im Vergleich zwischen Wirtschaftswald und Nichtwirtschaftswald fallen der höhere Rot-Buchenanteil und das völlige Fehlen der Hainbuche in den heute nicht mehr bewirtschafteten Wäldern auf. In der Strauchschicht haben alle häufigeren Gehölze gegenüber 1955/67 zugenommen. Es dominiert auch hier die Buche neben hohen Anteilen von Berg-Ahorn und Esche. Im Vergleich zwischen Wirtschaftswald und Nichtwirtschaftswald sind Esche und Berg-Ahorn in der Strauchschicht des Wirtschaftswaldes, die Berg-Ulme dagegen in der Strauchschicht des nicht mehr bewirtschafteten Waldes stärker vertreten.

In der Krautschicht zählen neben den bereits erwähnten Frühjahrgeophyten *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa* und *A. ranunculoides* vor allem Gehölze (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Crataegus monogyna*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*), Farne (*Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*) und der immergrüne Efeu (*Hedera helix*) zu den Gewinnern. Die Gruppe der Verlierer erstreckt sich dagegen über fast alle Lebensformengruppen. Einen gewissen Schwerpunkt bei den Arten mit deutlichem Rückgang im Deckungsgrad gegenüber 1955/67 bilden fröhssommer-, sommer- und überwinterndgrüne Kräuter, die in den artenreichen, euträphenten Laubwaldgesellschaften Mitteleuropas weit verbreitet sind, wie z. B. *Arum maculatum*, *Galium odoratum*, *Hepatica nobilis*, *Lamium galeobdolon*, *Primula elatior*, *Ranunculus auricomus*, *Vicia sepium* und *Viola reichenbachiana*. Während die Gruppe der Gewinner nur zwei Charakter- und Differentialarten des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* umfasst (*A. ranunculoides*, *Euphorbia amygdaloides*), zählt die Gruppe der Verlierer 17 Arten. Verlierer unter den Gehölzen in der Krautschicht sind mit *Acer campestre* und *Carpinus betulus* zwei Arten, die in der früheren Mittelwaldwirtschaft weit verbreitet waren, und mit *Cornus sanguinea*, *Lonicera xylosteum*, *Rosa canina* und *Sorbus aucuparia* typische Vertreter offenerer Waldstrukturen wie z.B. Lichtungen, Waldränder und Schlagfluren.

Im Vergleich zwischen Wirtschafts- und Nichtwirtschaftswald fallen in der Gruppe der Gewinner die signifikant höheren Werte von *Allium ursinum*, *Cardamine bulbifera*, *Oxalis acetosella*, *Fagus sylvatica*, *Dryopteris filix-mas* und *Athyrium filix-femina* im unbewirtschafteten Wald auf, während unter dem Einfluss der Bewirtschaftung *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Melica uniflora*, *Euphorbia amygdaloides* und *Stachys sylvatica* stärker vertreten sind (Tab.4). Während es sich in diesen beiden Artengruppen fast ausschließlich um typische Arten des geschlossenen Waldes handelt, treten mit *Hypericum*

hirsutum, *Rubus idaeus* und *Impatiens parviflora* in der Gewinnergruppe drei Arten fast ausschließlich im Wirtschaftswald auf, die als Störungszeiger und Arten der Waldlichtungen und/oder des Offenlandes einzustufen sind. Auch in der Verlierer-Gruppe sind von den Arten, die im Wirtschaftswald verstärkt auftreten, mit *Dactylis polygama*, *Stellaria holostea* und *Galium sylvaticum* drei Arten zu finden, die ihren standörtlichen Schwerpunkt mehr in lichtereren Buchenwäldern oder den Eichen-Hainbuchenwäldern als in dicht geschlossenen Buchenwäldern besitzen.

Kennzeichnet man die Artengruppen der Verlierer und Gewinner ökologisch an Hand der Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001), so lässt sich auch daraus vor allem eine Abnahme des Lichtangebots für die Krautschicht ableiten (Tab. 5). Schattentolerante Arten des geschlossenen Waldes haben signifikant zugenommen, während die Arten der lichtereren Wälder, der Waldlichtungen und Waldränder sowie des Offenlandes in den Kalkbuchenwäldern verloren haben. Daneben ist die Gruppe der Gewinner durch einen höheren Anteil von Stickstoffzeigern gekennzeichnet. Dieser fällt besonders deutlich aus, wenn nicht nur das Vorkommen der Arten, sondern auch die Höhe der Deckungsgradveränderung berücksichtigt wird. Hierzu trägt insbesondere die starke Deckungsgradzunahme von *Allium ursinum* und *Anemone ranunculoides* (beide mit einer N-Zahl von 8) bei.

Tab. 4 Stetigkeiten (S in %) und mittlere Deckungsgrade (mD° in %) der Arten. Für die Krautschicht wurden die Arten entsprechend dem Winner/Loser-Konzept eingestuft (siehe Text) und die Korrelationskoeffizienten der Artabundanzen mit den Achsenwerten der DCA-Ordination (vgl. Abb. 3B) angegeben. Bei den Arten der Baum-, Strauch- und Mooschicht sowie den indifferenten (stabilen) Arten der Krautschicht sind nur die Arten mit einer Stetigkeit > 20 % bzw. einem Deckungsgrad > 1 % in mindestens einem der beiden Aufnahmezeiträume aufgeführt. Deckungsgrade mit < 0,05 sind mit + angegeben. Fett hervorgehoben sind signifikant höhere Werte beim Vergleich der Zeiträume 1955/67 und 2000/12 bzw. beim Vergleich der bewirtschafteten (WW) und unbewirtschafteten (NW) Wälder im Zeitraum 2000/12. Charakter- und Differentialarten des Hordelymo-Fagetum bzw. des Hordelymo-Fagetum lathyretosum nach den Angaben von WINTERHOFF (1960), HARTMANN & JAHN (1967), SCHMIDT (1968), DIERSCHKE (1985, 1989) und POLLMANN (2001) sind unterstrichen.

Tab. 4 Constancy (S in %) and mean cover (mD° in %) of species. Species of the herb layer are ordered according to the Winner/Loser concept (see text). For these species correlation coefficients of cover values with the DCA axes scores (see Fig. 3B) are given. Regarding the species of the tree, shrub and moss layer as well as indifferent (stable) species only species are given with constancies > 20 % or cover values > 1 % in at least one survey period. Cover values < 0.05 are given as +. Significant higher values comparing old (1955/67) and recent (2000/12) surveys as well as surveys in managed (WW) and unmanaged (NW) forests in 2000/12 are written in bold. Character and differential species of the Hordelymo-Fagetum and the Hordelymo-Fagetum lathyretosum respectively (following WINTERHOFF 1960, HARTMANN & JAHN 1967, SCHMIDT 1968, DIERSCHKE 1985, 1989 and POLLMANN 2001) are underlined.

| | 1955/67 | | 2000/12 | | 2000/12 (WW) | | 2000/12 (NW) | | r | |
|----------------------------|---------|-------------|---------|-------------|-----------------|------------|-----------------|-------------|------|------|
| | S | mD° | S | mD° | S | mD° | S | mD° | DCA1 | DCA2 |
| Baumschicht | | | | | | | | | | |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 99 | 74.6 | 96 | 60.6 | 94 | 56.6 | 100 | 69.0 | | |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | 58 | 4.0 | 62 | 16.4 | 65 | 17.2 | 56 | 14.9 | | |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | 36 | 1.9 | 34 | 5.1 | 37 | 5.9 | 28 | 3.4 | | |
| <i>Carpinus betulus</i> | 28 | 3.0 | 5 | 0.8 | 8 | 1.1 | | | | |
| <i>Acer platanooides</i> | 29 | 2.5 | 15 | 2.3 | 12 | 2.3 | 20 | 2.1 | | |
| <i>Tilia platyphyllos</i> | 10 | 1.0 | 4 | 1.0 | 3 | 0.6 | 6 | 1.7 | | |
| Strauchschicht | | | | | | | | | | |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 19 | 0.4 | 92 | 15.3 | 90 | 16.2 | 94 | 13.5 | | |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | 2 | + | 66 | 7.1 | 61 | 7.9 | 76 | 5.5 | | |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | | | 61 | 6.1 | 61 | 7.9 | 62 | 2.4 | | |
| <i>Acer platanooides</i> | | | 29 | 1.0 | 29 | 1.1 | 30 | 0.9 | | |

| | 1955/67 | | 2000/12 | | 2000/12 (WW) | | 2000/12 (NW) | | r | |
|-------------------------------------|---------|------------|---------|-------------|-----------------|-------------|-----------------|-------------|--------|--------|
| | S | mD° | S | mD° | S | mD° | S | mD° | DCA1 | DCA2 |
| <i>Ulmus glabra</i> | | | 26 | 0.5 | 21 | 0.3 | 38 | 0.9 | | |
| <i>Crataegus laevigata</i> | 2 | + | 31 | 0.2 | 28 | 0.2 | 38 | 0.3 | | |
| Krautschicht | | | | | | | | | | |
| Gewinner (Zunehmende Arten) | | | | | | | | | | |
| <i>Allium ursinum</i> | 52 | 16.3 | 65 | 29.1 | 49 | 21.2 | 98 | 45.7 | 0.804 | -0.271 |
| <i>Anemone nemorosa</i> | 100 | 12.0 | 97 | 29.0 | 95 | 31.7 | 100 | 23.4 | -0.240 | -0.516 |
| <i>Anemone ranunculoides</i> | 89 | 3.9 | 98 | 10.3 | 98 | 11.1 | 98 | 8.5 | -0.022 | -0.509 |
| <i>Fraxinus excelsior</i> | 95 | 5.9 | 97 | 8.1 | 97 | 8.7 | 96 | 6.9 | 0.069 | -0.043 |
| <i>Acer pseudoplatanus</i> | 90 | 2.9 | 94 | 5.9 | 92 | 6.2 | 96 | 5.2 | -0.091 | -0.267 |
| <i>Hedera helix</i> | 56 | 0.7 | 64 | 3.8 | 63 | 4.6 | 66 | 2.2 | -0.127 | -0.248 |
| <i>Acer platanoides</i> | 83 | 1.5 | 88 | 2.2 | 85 | 2.4 | 96 | 1.8 | 0.089 | -0.103 |
| <i>Cardamine bulbifera</i> | 31 | 1.3 | 77 | 2.1 | 68 | 1.2 | 96 | 4.1 | 0.110 | -0.341 |
| <i>Fagus sylvatica</i> | 83 | 1.8 | 92 | 1.9 | 90 | 1.7 | 96 | 2.2 | -0.137 | -0.122 |
| <i>Melica uniflora</i> | 59 | 5.1 | 80 | 1.8 | 79 | 2.3 | 82 | 0.8 | -0.289 | 0.204 |
| <i>Oxalis acetosella</i> | 25 | 2.4 | 49 | 1.2 | 42 | 0.6 | 64 | 2.7 | 0.000 | -0.134 |
| <i>Carex sylvatica</i> | 56 | 1.0 | 66 | 1.0 | 72 | 1.3 | 54 | 0.5 | -0.500 | -0.128 |
| <i>Euphorbia amygdaloides</i> | 41 | 0.7 | 55 | 0.8 | 62 | 0.8 | 42 | 0.6 | -0.049 | 0.011 |
| <i>Dryopteris filix-mas</i> | 34 | 0.3 | 40 | 0.4 | 34 | 0.4 | 52 | 0.6 | 0.105 | -0.154 |
| <i>Stachys sylvatica</i> | 9 | 0.1 | 24 | 0.3 | 31 | 0.5 | 8 | 0.1 | -0.043 | -0.090 |
| <i>Dryopteris carthusiana</i> | 2 | + | 31 | 0.2 | 27 | 0.3 | 40 | 0.2 | -0.052 | -0.276 |
| <i>Athyrium filix-femina</i> | 2 | + | 10 | 0.1 | 7 | + | 18 | 0.1 | 0.032 | -0.231 |
| <i>Circaea lutetiana</i> | 2 | + | 16 | 0.1 | 17 | 0.1 | 14 | 0.1 | 0.047 | -0.168 |
| <i>Hypericum hirsutum</i> | 5 | + | 10 | 0.1 | 15 | 0.2 | | | -0.194 | -0.017 |
| <i>Rubus idaeus</i> | 2 | + | 14 | 0.1 | 20 | 0.2 | | | -0.162 | -0.190 |
| <i>Impatiens parviflora</i> | | | 10 | 0.1 | 14 | 0.1 | 2 | + | 0.204 | 0.018 |
| <i>Crataegus monogyna</i> | | | 9 | 0.1 | 10 | 0.1 | 8 | 0.1 | -0.080 | -0.074 |
| Verlierer (Abnehmende Arten) | | | | | | | | | | |
| <i>Galium odoratum</i> | 81 | 7.7 | 85 | 3.2 | 88 | 3.3 | 80 | 3.1 | -0.177 | 0.380 |
| <i>Lamium galeobdolon</i> | 82 | 7.6 | 77 | 3.0 | 75 | 2.2 | 80 | 4.7 | 0.107 | 0.269 |
| <i>Hordelymus europaeus</i> | 95 | 5.9 | 90 | 1.6 | 87 | 1.6 | 96 | 1.4 | -0.174 | 0.371 |
| <i>Arum maculatum</i> | 82 | 4.1 | 74 | 0.9 | 64 | 0.8 | 94 | 1.3 | 0.251 | 0.245 |
| <i>Hepatica nobilis</i> | 74 | 2.1 | 25 | 0.5 | 25 | 0.6 | 24 | 0.2 | -0.205 | 0.543 |
| <i>Ranunculus auricomus</i> | 74 | 1.5 | 20 | 0.1 | 21 | 0.1 | 18 | 0.1 | -0.034 | 0.435 |
| <i>Viola reichenbachiana</i> | 76 | 1.0 | 56 | 0.3 | 62 | 0.4 | 44 | 0.2 | -0.415 | 0.373 |
| <i>Dactylis polygama</i> | 50 | 1.0 | 25 | 0.3 | 34 | 0.4 | 6 | 0.1 | -0.366 | 0.361 |
| <i>Primula elatior</i> | 62 | 0.9 | 40 | 0.4 | 40 | 0.4 | 40 | 0.5 | -0.053 | 0.263 |
| <i>Vicia sepium</i> | 65 | 0.8 | 19 | 0.1 | 19 | 0.1 | 18 | 0.1 | -0.169 | 0.480 |
| <i>Stellaria holostea</i> | 31 | 0.5 | 19 | 0.2 | 24 | 0.3 | 10 | 0.1 | -0.044 | 0.249 |
| <i>Deschampsia cespitosa</i> | 54 | 0.5 | 32 | 0.5 | 34 | 0.7 | 26 | 0.1 | -0.331 | 0.038 |
| <i>Phyteuma spicatum</i> | 56 | 0.4 | 6 | + | 8 | + | 4 | + | -0.317 | 0.401 |
| <i>Lilium martagon</i> | 36 | 0.4 | 6 | 0.1 | 4 | 0.1 | 10 | 0.1 | -0.118 | 0.339 |
| <i>Daphne mezereum</i> | 36 | 0.2 | 17 | 0.1 | 22 | 0.1 | 8 | + | -0.258 | 0.178 |
| <i>Campanula trachelium</i> | 30 | 0.2 | 7 | + | 10 | 0.1 | 2 | + | -0.264 | 0.298 |
| <i>Galium sylvaticum</i> | 30 | 0.2 | 9 | 0.1 | 12 | 0.1 | 2 | + | -0.346 | 0.228 |

| | 1955/67 | | 2000/12 | | 2000/12 (WW) | | 2000/12 (NW) | | r | |
|-------------------------------------|---------|------------|---------|------------|-----------------|------------|-----------------|-------------|--------|--------|
| | S | mD° | S | mD° | S | mD° | S | mD° | DCA1 | DCA2 |
| <i>Carpinus betulus</i> | 27 | 0.2 | 5 | + | 6 | + | 2 | + | -0.203 | 0.394 |
| <i>Heracleum sphondylium</i> | 18 | 0.1 | 5 | + | 3 | + | 10 | 0.1 | 0.057 | 0.201 |
| <i>Poa nemoralis</i> | 17 | 0.1 | 4 | + | 6 | + | | | -0.253 | 0.241 |
| <i>Acer campestre</i> | 18 | 0.1 | 6 | + | 9 | + | 2 | + | -0.146 | 0.256 |
| <i>Ajuga reptans</i> | 12 | 0.1 | 3 | + | 2 | + | 6 | + | -0.138 | 0.134 |
| <i>Convallaria majalis</i> | 13 | 0.2 | 5 | 0.1 | 6 | 0.1 | 2 | + | -0.247 | 0.150 |
| <i>Epipactis helleborine</i> | 11 | + | 5 | + | 5 | + | 4 | + | -0.095 | 0.070 |
| <i>Impatiens noli-tangere</i> | 6 | + | 1 | + | 1 | + | 2 | + | 0.021 | 0.124 |
| <i>Leucojum vernum</i> | 17 | 0.5 | 8 | 0.3 | 11 | 0.4 | | | 0.444 | 0.284 |
| <i>Lonicera xylosteum</i> | 13 | 0.1 | 2 | + | 0 | 0 | 6 | + | -0.218 | 0.179 |
| <i>Milium effusum</i> | 18 | 0.6 | 7 | 0.1 | 10 | 0.1 | 2 | + | -0.138 | 0.245 |
| <i>Rosa canina s.l.</i> | 11 | 0.1 | 3 | + | 3 | + | 2 | + | -0.181 | 0.203 |
| <i>Sorbus aucuparia</i> | 16 | + | 6 | + | 5 | + | 10 | 0.1 | -0.175 | 0.112 |
| <i>Taraxacum sect. Ruderalia</i> | 5 | + | 1 | + | 1 | + | | | -0.121 | 0.071 |
| <i>Ranunculus lanuginosus</i> | 17 | 0.1 | | | | | | | -0.092 | 0.314 |
| <i>Bromus benekeii</i> | 16 | 0.1 | | | | | | | -0.150 | 0.249 |
| <i>Bromus ramosus</i> | 11 | 0.1 | | | | | | | -0.159 | 0.256 |
| <i>Luzula pilosa</i> | 8 | + | | | | | | | -0.251 | 0.126 |
| <i>Carex digitata</i> | 8 | + | | | | | | | -0.323 | 0.166 |
| <i>Carex muricata</i> agg. | 8 | + | | | | | | | -0.077 | 0.234 |
| <i>Mycelis muralis</i> | 8 | + | | | | | | | -0.127 | 0.143 |
| <i>Solidago virgaurea</i> | 7 | 0.1 | | | | | | | -0.216 | 0.220 |
| <i>Cornus sanguinea</i> | 6 | + | | | | | | | -0.238 | 0.132 |
| <i>Epilobium montanum</i> | 6 | + | | | | | | | -0.163 | 0.133 |
| <i>Maianthemum bifolium</i> | 5 | 0.1 | | | | | | | 0.008 | 0.192 |
| Indifferente (stabile) Arten | | | | | | | | | | |
| <i>Mercurialis perennis</i> | 65 | 18.6 | 84 | 7.2 | 82 | 7.5 | 88 | 6.6 | 0.335 | 0.498 |
| <i>Asarum europaeum</i> | 80 | 6.7 | 75 | 6.9 | 70 | 5.1 | 88 | 10.7 | 0.217 | 0.195 |
| <i>Festuca altissima</i> | 8 | 1.5 | 4 | + | 1 | + | 10 | 0.1 | -0.198 | 0.164 |
| <i>Lathyrus vernus</i> | 78 | 1.1 | 75 | 0.7 | 71 | 0.7 | 84 | 0.7 | -0.322 | 0.087 |
| <i>Corydalis cava</i> | 13 | 0.9 | 12 | 1.4 | 13 | 2.0 | 8 | 0.4 | 0.523 | 0.228 |
| <i>Brachypodium sylvaticum</i> | 33 | 0.9 | 49 | 0.8 | 53 | 1.0 | 40 | 0.3 | -0.211 | 0.117 |
| <i>Polygonatum verticillatum</i> | 36 | 0.7 | 54 | 0.7 | 46 | 0.6 | 72 | 0.8 | -0.023 | -0.144 |
| <i>Crataegus laevigata</i> | 69 | 0.5 | 52 | 0.4 | 39 | 0.2 | 80 | 0.6 | -0.140 | 0.148 |
| <i>Polygonatum multiflorum</i> | 36 | 0.5 | 34 | 0.3 | 38 | 0.4 | 26 | 0.2 | 0.283 | 0.193 |
| <i>Pulmonaria obscura</i> | 29 | 0.5 | 34 | 0.3 | 35 | 0.4 | 30 | 0.2 | -0.223 | 0.115 |
| <i>Ulmus glabra</i> | 45 | 0.3 | 45 | 0.3 | 37 | 0.3 | 60 | 0.5 | -0.012 | 0.103 |
| Moosschicht | | | | | | | | | | |
| <i>Brachythecium rutabulum</i> | | | 45 | 1.8 | 57 | 2.9 | 25 | 0.1 | | |

Tab. 5 Charakterisierung der Artengruppe der Verlierer und Gewinner anhand der Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001). Angegeben sind die mittleren Zeigerwerte pro Artengruppe (\pm Standardfehler, ungewichtet) sowie Mittelwerte der Artengruppen, bei denen eine Gewichtung der Arten anhand der Höhe der Stetigkeits- bzw. Deckungsgradveränderung vorgenommen wurde. Fett gedruckte Werte zeigen signifikant höhere Werte beim Vergleich der ungewichteten Mittelwerte zwischen Gewinnern und Verlierern.

Tab. 5 Characterization of winners and losers based on indicator values (ELLENBERG et al. 2001). Given are the unweighted means of indicator values per group (\pm standard error) as well as mean values according to a weighting of species in each group based on their change in constancy or cover. Significant higher values comparing the unweighted mean values between winners and losers are written in bold.

| Zeigerwert | Mittelwerte | | | | | |
|-----------------|---------------------------------|---------------|---------------------------------------|----------|-------------------------------------|----------|
| | Ungewichtet \pm SE | | gewichtet nach Stetigkeitsveränderung | | gewichtet nach Deckungsgradänderung | |
| | Verlierer | Gewinner | Verlierer | Gewinner | Verlierer | Gewinner |
| Licht | 4.8 \pm 0.2 | 3.9 \pm 0.3 | 4.7 | 3.6 | 3.5 | 3.0 |
| Temperatur | 5.5 \pm 0.1 | 5.3 \pm 0.1 | 5.7 | 5.2 | 5.4 | 5.7 |
| Kontinentalität | 3.6 \pm 0.2 | 3.1 \pm 0.2 | 3.8 | 3.2 | 3.3 | 3.0 |
| Feuchte | 5.2 \pm 0.1 | 5.4 \pm 0.2 | 5.2 | 5.3 | 5.2 | 5.6 |
| Reaktion | 6.4 \pm 0.2 | 6.6 \pm 0.4 | 6.5 | 6.3 | 6.7 | 7.6 |
| Stickstoff | 5.5 \pm 0.2 | 6.1 \pm 0.3 | 5.4 | 5.8 | 5.7 | 8.0 |

6 Diskussion

6.1 Anmerkungen zur Methodik

Klassische, flächenbezogene Vegetationsaufnahmen durch verschiedene Bearbeiter können in der Datenqualität sehr unterschiedlich ausfallen. Ungenauigkeiten bei der Schätzung des Deckungsgrades, aber auch in der Fundrate von Arten durch unterschiedliche Bearbeiter sind auch bei geschulten Vegetationskundlern gegeben (BERGSTEDT et al. 2009, SEIDLING et al. 2014). Anders als beim Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen von Dauerflächen oder quasi-Dauerflächen spielt beim Vergleich pflanzensoziologischer Aufnahmekollektive auch die Aufnahmeflächenauswahl durch den jeweiligen Bearbeiter eine wichtige Rolle. Sie kann die Aussagekraft der Ergebnisse z.B. dadurch einschränken, wenn nur besonders typisch ausgebildete Bestände ausgewählt wurden oder innerhalb der betrachteten Vegetationseinheit ein Standorts- oder Nutzungsgradient vorliegt und dieser nicht in beiden Zeiträumen ausreichend repräsentiert ist. Bereits WINTERHOFF (1960, 1963) unterschied beim *Melico-Fagetum elymetosum* (heute: *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, Dierschke 1989, Tab. 1) zwei Varianten mit verschiedenen Subvarianten, die sich durch Unterschiede in den Licht- und Bodenverhältnissen (vor allem der Lößbeteiligung) auszeichneten. Die für die Hochfläche des Göttinger Waldes charakteristischen großen, dichten *Allium ursinum*-Herden rechnete er sogar zwei verschiedenen Subassoziationen (*Melico-Fagetum elymetosum*, *Melico-Fagetum allietosum*) zu, wies aber ausdrücklich auf ihre enge standörtliche Verbindung hin. DIERSCHKE (1989) gliederte in seiner Übersicht das *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* in vier Varianten (mit zwei Höhenformen), von denen die *Convallaria*-Variante Verbindungen zum *Carici-Fagetum* zeigt, die *Stachys sylvatica*-Variante zum *Hordelymo-Fagetum circaeetosum* überleitet. Durch hohe Deckungsgrade von Frühjahrsgrophyten zeichnet sich die *Allium ursinum*-Variante aus, die zusammen mit der zentralen Variante den pflanzensoziologischen Kern des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* in der Gliederung von DIERSCHKE (1989) bildet. Diese Varianten bilden auch in beiden Zeiträumen den größten Teil des hier verglichenen Aufnahmekollektivs. Aber auch die beiden übrigen, standörtlich zu anderen Kalkbuchenwäldern überleitenden Subassoziationen sind mit Vegetationsaufnahmen aus beiden Zeiträumen vertreten, so z.B. die *Convallaria*-Variante mit neun Aufnahmen von WINTERHOFF (1960, 1963, hier als *Melico-Fagetum elymetosum*, Typische Variante, *Carex digitata*-Subvariante bezeichnet) und acht

Aufnahmen von EBRECHT (2005, hier als *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, Variante mit *Convallaria majalis* bezeichnet). Gleichwohl muss bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden, dass Veränderungen nicht einzig und allein mit einem Umwelt- und Nutzungswandel zusammenhängen müssen, sondern auch von Unterschieden in den natürlichen Standortsgegebenheiten der beiden Aufnahmekollektive stammen können. Insgesamt bilden die hier untersuchten Kalkbuchenwälder aber eine standörtlich sehr einheitliche Vegetationseinheit, was man nicht zuletzt daran erkennt, dass es bis heute keine befriedigende Untergliederung des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* – insbesondere mit der Einordnung der *Allium ursinum*-reichen Bestände – in Varianten, Subvarianten und Fazies gibt (WINTERHOFF 1963, DIERSCHKE 1989, SUCK 1991, POLLMANN 2001, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Im Stadtforstamt Göttingen und dem Landeswald des Forstamts Reinhausen sind heute etwa 7 % der Waldfläche im Göttinger Wald ohne Nutzung (Naturwälder, Schutzwälder, Forschungsflächen, Referenzflächen, M. Levin, A. Pampe, schriftl. Mitt.). Im Genossenschafts- und Privatwald, deren Flächenanteil im Göttinger Wald bei 25 % liegt, sind bisher keine nutzungsfreien Wälder ausgewiesen. 1955/67 lagen alle Aufnahmeflächen im Wirtschaftswald, 2000/12 stammten fast ein Drittel der Vegetationsaufnahmen aus nicht mehr bewirtschafteten Waldflächen. Im Vergleich zur Gesamtfläche des Göttinger Waldes sind damit die Aufnahmeflächen aus Nichtwirtschaftswäldern aktuell deutlich überrepräsentiert. Auch dies muss bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden.

6.2 Überregionale bzw. globale Umweltveränderungen als Ursache für den Vegetationswandel

Unter den überregionalen bzw. globalen Umweltveränderungen mit Auswirkungen auf die Artenzusammensetzung des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* geht das stärkste Signal zunächst von einer verbesserten Nährstoff- bzw. Stickstoffversorgung aus. Obwohl bereits von Natur aus auf die eutrophen Buchenwald-Standorte konzentriert (ELLENBERG 1964, SCHMIDT 1970, GRIMME 1977, LEUSCHNER 1999, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), haben auch in dieser Buchenwaldgesellschaft die Stickstoffzeiger in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen. Damit bestätigt sich nicht nur eine Entwicklung, wie sie auch in anderen Buchenwäldern Südniedersachsens festgestellt wurde (u.a. WECKESSER & SCHMIDT 2004, FISCHER et al. 2009, HEINRICHS et al. 2012b, 2014), sondern generell für eine Vielzahl von Untersuchungen in mitteleuropäischen Laubwäldern belegt ist (u.a. KUHN et al. 1987, THIMONIER et al. 1992, CHYTRÝ & DANIELKA 1993, AHRNS & HOFMANN 1998, BRUNET et al. 1998, FISCHER 1999, TAMIS et al. 2005, BERNHARDT-RÖMERMANN & EWALD 2006, BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2009, DIEKMANN 2010, HEINRICHS et al. 2011, VERHEYEN et al. 2012, EWALD et al. 2013, JANTSCH et al. 2013). Dabei sind die jährlichen Eintragswerte von 21 kg N/ha (BRUMME et al. 2009) für den Göttinger Wald im Vergleich zu vielen anderen Waldgebieten Mitteleuropas relativ niedrig (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2009, DRACHENFELS 2012, VERHEYEN et al. 2012) und dürften sich auf die Vegetation der natürlicherweise gut stickstoffversorgten Böden des *Hordelymo-Fagetum* nicht so stark auswirken wie auf den meso- und oligotrophen Böden des *Galio-* und *Luzulo-Fagetum* (DIEKMANN & DUPRÉ 1997, LEUSCHNER 1999, SCHMIDT 2002, DRACHENFELS 2012, DIERSCHKE 2013, EWALD et al. 2013). Ganz wesentlich an der Zunahme der Stickstoffzeiger sind die beiden Frühjahrsgeophyten *Allium ursinum* und *Anemone ranunculoides* (N-Zahl 8) beteiligt. Über eine Zunahme von *Allium ursinum* in den letzten Jahrzehnten in der Häufigkeit und insbesondere auch im Deckungsgrad wird nicht nur aus dem Göttinger Wald (SCHMIDT 2009, HEINRICHS et al. 2012b, DIERSCHKE 2013), sondern auch aus Laubwäldern des Hainichs (AHRNS & HOFMANN 1998), Nordrhein-Westfalens (HEINRICHS et al. 2011) und Süddeutschlands (BUCK-FEUCHT 1989, BÜCKING 1989, BÖHLING 2003, 2008, BÜCKING & KOPPISCH 2005) berichtet. Ob dies allerdings – wie von AHRNS & HOFMANN (1998) vermutet – ursächlich allein mit den erhöhten Stickstoffeinträgen in Verbindung steht, ist unklar. Ein seit 1996 laufender Langzeit-Düngungsversuch auf der Forschungsfläche der Universität Göttingen im Göttinger Wald zeigt bisher jedenfalls keinen eindeutigen Stickstoff-Effekt bei *Allium ursinum*. Auch die umfangreiche Auswertung zahlreicher Langzeit-Studien zu Veränderungen in der Krautschicht von

mitteleuropäischen sommergrünen Laubwäldern weist auf einen offensichtlich geringeren Einfluss von eutrophierenden N-Immissionen als bisher angenommen hin (VERHEYEN et al. 2012).

Eine Wirkung saurer Niederschläge, die in den 1960er bis 1980er Jahren vor allem auf Grund der hohen SO₂-Emissionen eine große Rolle gespielt hat (MEESENBURG et al. 2009, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), lässt sich für die Bodenvegetation des Kalkbuchenwaldes nicht erkennen. Eine Zunahme von Säurezeigern und eine Abnahme von calcicolen Arten, wie dies z.B. von WITTIG et al. (1985), FALKENGREN-GRERUP (1986), KUHN et al. (1987), WILMANN & BOGENRIEDER (1987), FALKENGREN-GRERUP & TYLER (1991), RÖDER et al. (1996) und TYLER et al. (2002) in den letzten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts für eine Reihe von Krautschichtarten auf Böden im Austausch- und Karbonatpufferbereich festgestellt wurde, gilt heute nicht für den Göttinger Wald. Die starke Reduktion der sauren Schwefel-Deposition um 81 – 94 % gegenüber der Situation um 1980 durch wirksame Filtersysteme und der Schließung stark emittierender Industrien in Ostdeutschland nach der Wiedervereinigung (MEESENBURG et al. 2009) haben sicher dazu beigetragen, dass sich die Reaktions-Zeigerwerte im Vergleich der alten und neuen Vegetationsaufnahmen kaum verändert haben, und die calcicolen Arten im Deckungsgrad sogar zu den Gewinnern zählen.

Auch die Hinweise, dass der globale Klimawandel mit milderem Wintern bei gleichzeitig höheren Temperaturen und ausgeprägten Trockenperioden im Sommer in Mitteleuropa (PARMESAN & YOKE 2003, MENZEL et al. 2006, SCHÖNWIESE et al. 2006, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, CHEN et al. 2011) Einfluss auf das Verhalten von Krautschichtarten in Buchenwäldern genommen hat, sind bisher relativ begrenzt (HÉDL 2004, DIEKMANN 2010, HEINRICH et al. 2011, 2014, HUWER & WITTIG 2012, JANTSCH et al. 2013, HEINRICH & SCHMIDT 2015). In der Zunahme der Frühjahrsgrophyten *Allium ursinum*, *Corydalis cava* und *Leucjum vernum* sehen BÖHLING (2008), SCHMIDT (2009), HEINRICH et al. (2012b) und DIERSCHKE (2013) ein deutliches Signal des Klimawandels mit einem früheren Beginn der Vegetationsperiode nach milden Wintern, der die Vegetationszeit dieser Arten verlängert und ihren Reproduktionserfolg erhöht, ehe sich das Kronendach der Bäume schließt. Auch im hier untersuchten *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* haben die früh austreibenden Arten *Allium ursinum*, *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides* und *Cardamine bulbifera* deutlich zugenommen. An Hand phänologischer Beobachtungen im Göttinger Wald konnte DIERSCHKE (2013) über einen Zeitraum von 1981 bis 2010 im Frühling eine Verfrühung um ein bis zwei Wochen beobachten mit positiven Auswirkungen auf die Nettoprimärproduktion von *Allium ursinum* (KRIEBITZSCH 1989, 1992, SCHMIDT et al. 1989).

Signifikant zugenommen in der Krautschicht hat auch *Hedera helix*. Diese immergrüne, ozeanisch verbreitete Art profitiert vermutlich vor allem von milderem Wintern (CARRARO et al. 1999, DIERSCHKE 2005a, 2005b, 2009, 2013, GRUND et al. 2005, SCHMIDT 2009, DIEKMANN 2010, HEINRICH et al. 2011, 2012b, HEINRICH & SCHMIDT 2015). Aber auch der frühere Beginn der Vegetationsperiode mit einer lichtreichen Periode vor dem Laubaustrieb der Bäume wird vom Efeu für eine erhöhte Stoffproduktion genutzt (FISCHER & FELLER 1994, MENZEL et al. 2006, LEUZINGER et al. 2011). Letale Frostereignisse treten beim Efeu bei Temperaturen zwischen -15 bis -25 °C auf (GRUND et al. 2005, BERGER et al. 2007). Nach Daten der Wetterstation Göttingen (173 bzw. 167 m ü NN) ging von 1955/67 bis 2000/12 nicht nur die für den Winter charakteristische jährliche Zahl an Frost- (von 85 auf 78), Eis- (von 22 auf 16) und Schneetagen (von 39 auf 27) zurück, sondern es nahm auch die Zahl der Tage deutlich ab, an denen Minimumtemperaturen am Boden unter -15 °C (von 10,2 auf 4,6) bzw. -20 °C (von 5,1 auf 1,1) gemessen wurden. Eine andere Klimavariablen von großer Wichtigkeit für *H. helix* ist der geänderte CO₂-Gehalt der Atmosphäre, der in Mitteleuropa seit 1950 von 310 auf heute 390 ppm anstieg (ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, KÖRNER & BADER 2010). Besonders unter den lichtarmen Bedingungen am Waldboden, aber auch kletternd an Baumstämmen fördert dies das Wachstum von *H. helix* stärker als vergleichsweise Bäume, wie ZOTZ et al. (2006) an Hand von Begasungsexperimenten in einem Schweizer Laubwald zeigen konnten. Inwieweit andere Waldbodenpflanzen auf die gestiegenen CO₂-Konzentrationen langfristig reagieren, ist bisher noch weitgehend unbekannt. Untersuchungen in Nord-Amerika zeigen jedoch, dass Gehölze in der Bodenvegetation stärker von einer erhöhten CO₂-Konzentration profitieren als krautige Arten (SOUZA et al. 2010).

Neben *H. helix* zählen auch fast alle anderen Gehölze zu Gewinnern in der Strauch- und Krautschicht des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* im Göttinger Wald. Insbesondere bei der Buche, die heute die Verjüngung in weiten Teilen dominiert, ist in den letzten 20 Jahren auch eine Zunahme der Mastjahre zu beobachten, die häufig als Folge der erhöhten Stickstoffeinträge und des Klimawandels (verlängerte Vegetationsperiode, Abnahme der Spätfröste und Zunahme von warmen, sonnenreichen Sommern) interpretiert wird (SCHMIDT 2006, ÖVERGAARD et al. 2007).

Hinweise, dass häufigere Sommertrockenheit mit Dürreperioden zu einer Zunahme von thermophilen, trockenheitsertragenden Pflanzenarten im *Hordelymo-Fagetum* führt, fehlen bisher. Die mittlere jährliche Niederschlagssumme nahm im Vergleich der Zeiträume 1955/67 und 2000/12 zwar um 46 mm ab, während die mittlere Jahrestemperatur um 1,1 °C stieg, die Zunahme der Zeigerwerte für Feuchtigkeit und der Rückgang der Charakter- und Differentialarten des thermophilen *Carici-Fagetum* weisen jedoch in die entgegengesetzte Richtung. Damit wird das Ergebnis einer umfangreichen Auswertung von Datensätzen zur Veränderung der Bodenvegetation in temperaten Wäldern Mitteleuropas und Nordamerikas von DE FRENNE et al. (2013) bestätigt. Sie fanden, dass die makroklimatische Temperaturerhöhung nicht zu einer „Thermophilisierung“ der Bodenvegetation führt, da sich gleichzeitig die Bestockung in den untersuchten Wäldern erhöhte und es so zu einer stärkeren Beschattung der Bodenvegetation kam. Daraus ergibt sich ein kühleres, mesophiles Mikroklima am Waldboden, welches eine mögliche Reaktion der Kraut- und Moosschicht auf einen Klimawandel weitgehend abpuffert. So konnten auch nach dem extremen Dürrejahr 2003 keine nachhaltigen Trockenheitsschäden an der Vegetation im Göttinger Kalkbuchenwald festgestellt werden, auch nicht an der Buche und ihrer Verjüngung.

6.3 Nutzungsänderungen als Ursache für den Vegetationswandel

Vor 1970 wurden alle Kalkbuchenwälder im Göttinger Wald bewirtschaftet, ab 1972 wurden mit der Ausweisung der Naturwälder „Hünstollen“, „Eibenwald“ und „Ratsburg“ die ersten Forstorte aus der Nutzung genommen (LAMPRECHT et al. 1974, MEYER 1995). Neben dieser besonders markanten Nutzungsänderung hat sich aber auch im Wirtschaftswald ein Wandel vollzogen, indem vor 50 Jahren die Kalkbuchenwälder nach der Überführung aus dem Mittelwald vorwiegend als geschlossene Hochwälder bewirtschaftet wurden, die sich im Großschirmschlag verjüngten. Dies begünstigte die schattentolerante, konkurrenzstarke Buche. Mit dem Auftreten des Buchenrindensterbens nach dem Trockenjahr 1959 und dem Rückgang der wirtschaftlichen Bedeutung der Rotbuche vor allem als Brennholz wurde ab 1965/70 das Edellaubholz gezielt gefördert, nicht zuletzt auch auf Grund der höheren Erlöse, die hiermit erzielt wurden (WAGENHOFF 1987, WAGENHOFF & WAGENHOFF 1975). Kleinflächige, femelartige Aufflichtungen des Kronendaches begünstigen die vorwüchsige Naturverjüngung der Edellaubhölzer (SCHMIDT 1996, LAMBERTZ & SCHMIDT 1999). Auch mit der gezielten Entnahme der konkurrenzstarken Buche im Baumholzalter, die etwa ab 60 Jahren den Edellaubhölzern überlegen ist und diese ausdunkelt, wurde der Anteil der Mischbaumarten in den Kalkbuchenwäldern gezielt erhöht (ZÜGE 1986, MEYER et al. 1999, BARTSCH & RÖHRIG 2009). Der vor 50 Jahren höhere Deckungsgrad der Baumschicht ist in erster Linie der damals noch vorherrschenden Hochwaldwirtschaft geschuldet, die die schattentolerante, konkurrenzstarke Buche begünstigte. In den heutigen Wirtschaftswäldern ist die Baumschicht stärker aufgelichtet, der Deckungsgrad der Buche geringer, während mit Esche und Berg-Ahorn die beiden wichtigsten Edelbaumarten im Kalkbuchenwald zugenommen haben.

Mit Ende der Bewirtschaftung steigt nicht nur der Gesamtdeckungsgrad der Baumschicht wieder an und liegt heute in den Nichtwirtschaftswäldern deutlich über dem Kronenschluss der Wirtschaftswälder vor mehr als 50 Jahren, sondern es ist auch der Anteil der Buche signifikant höher als im heutigen Wirtschaftswald. Dies zeigt die hohe Konkurrenzkraft der Buche im Optimalstadium in Laubmischwäldern mit entsprechenden negativen Auswirkungen auf den Deckungsgrad und die Artendiversität der Bodenvegetation (SCHMIDT 2005, MÖLDER et al. 2008, 2014, DURAK 2012, SCHMIDT 2013). Da auch

die untersuchten Nichtwirtschaftswälder alle unter 200 Jahre alt sind und auf optimalen Standorten wachsen, findet hier bisher auch keine altersbedingte Mortalität statt, die wieder zu einer Aufflichtung des Kronendachs mit kleinen Lücken führt (HARDTLE et al. 2001, ROHNER et al. 2012, HEINRICHS & SCHMIDT 2013, HEINRICHS et al. 2014).

Dem geringfügigen Rückgang im Deckungsgrad der Baumschicht steht in den Wirtschaftswäldern ein sehr starker Anstieg im Deckungsgrad (und der Artenzahl) der Strauchschicht gegenüber. Aber auch in den Nichtwirtschaftswäldern haben sich in den letzten 50 Jahren der Deckungsgrad und die Diversität der Naturverjüngung deutlich erhöht, so dass hier nicht (allein) das Lichtangebot entscheidend ist. Vielmehr ging mit einer intensiveren Bejagung des Rehwildes in den letzten Jahrzehnten die Verbissbelastung der Naturverjüngung deutlich zurück (JANTSCH et al. 2013, HEINRICHS et al. 2014). Wurden im Zeitraum zwischen 1956 und 1970 in Niedersachsen etwa 60.000 Rehe pro Jahr geschossen, so hat sich diese Zahl in den letzten 20 Jahren auf etwa 120.000 Rehe pro Jahr verdoppelt (GRÄBER et al. 2013). Diese Steigerung trifft auch für den Göttinger Wald zu. So lag im Stadtforstamt Göttingen die Rehwildstrecke um 1960 bei 2 Individuen/100 ha und Jahr und erhöhte sich nach 2000 auf 7 (FREI 2013, Levin, mündliche Mitteilung). Änderungen in der jagdlichen Nutzung bzw. im Schalenwildbestand wirkten sich auf Natur- und Wirtschaftswälder gleichermaßen aus, da die Nichtwirtschaftswälder im Göttinger Wald kleinflächig verteilt liegen und auch weiterhin bejagt werden. Neben den verbissempfindlichen Edellaubhölzern (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Fraxinus excelsior*, *Ulmus glabra*) hat sich aber auch der Deckungsgrad der relativ verbisstoleranten Buche (KLÖTZLI 1965, GERBER & SCHMIDT 1996, HEINRICHS et al. 2011, AMMER & VOR 2013, HEINRICHS & SCHMIDT 2013) in der Strauch- und Krautschicht erhöht, so dass heute – im Gegensatz zur Situation vor 50 Jahren – bei entsprechendem Lichtangebot eine flächendeckende Naturverjüngung ohne Wildschutz (Zaun) im gesamten Göttinger Wald gegeben ist. Von der Reduktion des Rehwildbestandes haben aber nicht nur die Gehölzarten, sondern auch eine Reihe krautiger Pflanzen in der Bodenvegetation profitiert. Dies kann insbesondere für *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Athyrium filix-femina*, *Carex sylvatica*, *Dryopteris filix-mas*, *Hedera helix* und *Oxalis acetosella* angenommen werden, die aus Vergleichen zwischen gezäunten und ungezäunten Flächen als von Rehen bevorzugte Äsungspflanzen eingestuft werden konnten (SCHMIDT 1978, 2009, GERBER & SCHMIDT 1996, KIRBY 2001, HEINRICHS et al. 2011, SCHMIDT & HEINRICHS 2013). Demgegenüber ist *Lilium martagon*, deren Knospen und Blütenstände als Aphrodisiakum von den Rehböcken besonders gern abgeäst werden (KLÖTZLI 1965, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* signifikant zurückgegangen. Dies steht im Gegensatz zu einer deutlichen Zunahme von *L. martagon* im *Carici-Fagetum* des Göttinger Waldes (HEINRICHS et al. 2014), wo die Türkenbundlilie insgesamt häufiger vorkommt und daher möglicherweise nicht so gezielt von den Rehböcken aufgesucht wird wie die vergleichsweise seltenen Wuchsorte im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*.

Durch den relativen Rückgang der Buche (vor allem im Wirtschaftswald) und die Zunahme der Edellaubhölzer in der Baum- und Strauchschicht hat sich vermutlich auch die Streuqualität verbessert (AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, MÖLDER et al. 2008, 2014, LANGENBRUCH et al. 2012). Ein Wechsel in den Baumarten mit einer Verbesserung des Nährstoffkreislaufs über die Streu (GLATZEL 1991) wird auch in den europaweiten Analysen von VERHEYEN et al. (2012) und EWALD et al. (2013) als wichtiger Faktor für die Eutrophierungserscheinungen in Wäldern angesehen. Viele Stickstoffzeiger in der Krautschicht meso- und eutropher Buchenwälder verfügen gleichzeitig über eine hohe Schattentoleranz (EBER 1972, ELLENBERG et al. 2001, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Mit der Zunahme der Strauchschicht hat sich das Lichtangebot für die Krautschicht gegenüber der Situation vor 50 Jahren verringert. Da in den nichtbewirtschafteten Wäldern auch die Baumschicht weniger Licht durchlässt als früher, fällt hier die Zunahme von frühjahrsgrünen oder schattentoleranten, eutraphenten Arten noch stärker aus als in den bewirtschafteten Kalkbuchenwäldern.

Vegetationswirksame Nutzungsänderungen im Wirtschaftswald betreffen aber nicht nur die direkte waldbauliche Behandlung, sondern auch die Holzernteverfahren. War vor 50 Jahren ein Befahren der gesamten Fläche durch wenig leistungsstarke Maschinen üblich, so konzentriert sich die Holzernte heute entlang eines dauerhaft markierten, engmaschigen Rückegassen-Systems und auf Waldwegen,

die von leistungsfähigen schweren Maschinen (Harvester, Forwarder) oder LKW befahren werden (EBRECHT 2005). Die mit der Holzernte verbundenen Auflichtungen und Bodenstörungen sorgen nicht nur dafür, dass Arten des Offenlandes und Störungszeiger im Wirtschaftswald stärker vertreten sind als im unbewirtschafteten Naturwald (SCHMIDT 2005, SCHMIDT & SCHMIDT 2007, SCHMIDT 2013), sondern dass auch die Zahl an Gefäßpflanzenarten in den bewirtschafteten Kalkbuchenwäldern insgesamt deutlich höher liegt als bei fehlender Bewirtschaftung. Damit bestätigt sich auch für den Göttinger Wald die Erfahrung, dass bei fehlender Nutzung wie z.B. in Nationalparks oder Naturwaldreservaten die Diversität der Bodenvegetation von Buchenwäldern stark zurückgeht (BRUNET et al. 1996, SCHMIDT 2005, MÖLDER et al. 2008, 2014, FISCHER et al. 2009, PAILLET et al. 2010, DURAK 2012, BOCH et al. 2013, SCHMIDT 2013). Dies hat gleichzeitig zu einer zunehmenden Homogenisierung der Bodenvegetation im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* geführt, die eng verbunden ist mit einem Rückgang der kennzeichnenden Arten dieser Waldgesellschaft und des thermophilen *Carici-Fagetum*. Auch in den von HEINRICHS et al. (2014) untersuchten wärmeliebenden Seggen-Hangbuchenwäldern, die im Göttinger Wald häufig in engem räumlichen Kontakt mit den mesophilen Kalkbuchenwäldern stehen, fand in den letzten 50 Jahren ein erheblicher Artenwandel mit einer Homogenisierung statt. Allerdings trat im *Carici-Fagetum* trotz häufig nachlassender Bewirtschaftungsintensität bisher kein Diversitätsverlust ein. Ohne forstliche Bewirtschaftung mit der Förderung der in der Jugendphase lichtbedürftigeren, in der Altersphase konkurrenzschwächeren Edellaubhölzer gegenüber der dominanten Buche geht im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* ein Teil der Habitatheterogenität verloren, eine Voraussetzung für die floristische und vegetationskundliche Vielfalt innerhalb der Buchenwälder (MÖLDER et al. 2008, 2014, REUSSER et al. 2010, DURAK 2012, HEINRICHS et al. 2014). Aber auch in den bewirtschafteten Wäldern führen zunehmende Beschattung und Eutrophierung zu einer Homogenisierung der Artengemeinschaft, wie KEITH et al. (2009) für verschiedene Waldökosysteme Sünglands über einen Zeitraum von 70 Jahren nachweisen konnten. Dominante Arten wie *Allium ursinum*, *Hedera helix* und *Mercurialis perennis* profitieren von dieser Entwicklung und wirken negativ auf andere Krautschichtarten und ihre Diversität (DIERSCHKE 1989, 2013, MARRS et al. 2013). Hohe Schalenwilddichten können einer Homogenisierung und einem Diversitätsverlust in der Bodenvegetation entgegenstehen, indem sie die beschattende Naturverjüngung und dominante Krautschichtarten zurückdrängen oder aber die Ausbreitung von Neophyten fördern (SCHMIDT 1978, 1991, KIRBY 2001, HÉDL et al. 2010, HEINRICHS et al. 2014). Für die untersuchten mesophilen Kalkbuchenwälder trifft dies jedoch nicht zu: der Deckungsgrad der Strauchschicht hat in den letzten Jahrzehnten deutlich zugenommen und als einziger Neophyt tritt *Impatiens parviflora* bisher nur mit geringer Stetigkeit und niedrigem Deckungsgrad fast nur im Wirtschaftswald auf. Hier sorgt die Holzernte für offene Böden mit günstigen Keimungsplätzen, die dieser Therophyt mit seiner hohen Samenproduktion nutzt. In nicht bewirtschafteten Buchen-Naturwaldreservaten kommt *I. parviflora* als typischer Störzeiger (GRABHERR et al. 1998, JENSCH 2004, SCHMIDT 2013) nur bei großflächigen Windwürfen oder intensiver Wühlstätigkeit durch Wildschweine vor (JENSCH 2004, SCHMIDT 2012, SCHMIDT & HEINRICHS 2012).

6.4 Schlussfolgerungen

Innerhalb der letzten Jahrzehnte lässt sich eine zunehmende Homogenisierung der Bodenvegetation in Wäldern der temperaten Zone beobachten. Auf meso- und eutrophen Standorten ist sie in der Regel mit einem Diversitätsverlust verbunden (SMART et al. 2006, ROGERS et al. 2008), während auf nährstoffärmeren Böden kein Artenschwund (KEITH et al. 2009, HEINRICHS et al. 2014) oder sogar ein Artenanstieg (WECKESSER & SCHMIDT 2004, VAN CALSTER et al. 2007, NAAF & WULF 2010, REINECKE et al. 2014) zu verzeichnen ist. Als wichtigste überregionale Ursache für den Artenwandel wird häufig die verbesserte Stickstoffversorgung durch atmosphärische Einträge genannt, die (wenige) konkurrenzstarke Arten fördert und (viele) konkurrenzschwache Arten zurückdrängt (SMART et al. 2005, 2010, BERNHARDT-RÖMERMANN & EWALD 2006, GILLIAM 2006, KEITH et al. 2009, BOBBINK et al. 2010, JANTSCH et al. 2013, MARRS et al. 2013, REINECKE et al. 2014). Unterstützt wird diese Entwicklung durch eine veränderte

Nutzung der Wälder mit einer bodenpfleglicheren Forstwirtschaft (REINECKE et al. 2014) und dem Wechsel von konkurrenzschwachen, lichtbedürftigen Baumarten hin zu konkurrenzstarken, schattentoleranten Baumarten wie der Buche (VAN CALSTER et al. 2007, ROGERS et al. 2008, KEITH et al. 2009, VERHEYEN et al. 2012, MÖLDER et al. 2014). Eine Reduktion des Schalenwild-Verbisses mit Förderung der Naturverjüngung (HÉDL et al. 2010, JANTSCH et al. 2013), vor allem aber eine Nichtbewirtschaftung der Wälder begünstigt diese Sukzession. Dementsprechend fallen die Homogenisierung und Diversitätsverluste in den Nichtwirtschaftswäldern stärker aus als in den bewirtschafteten mesophilen Kalkbuchenwäldern. Die gezielte Förderung der Mischbaumarten (Ahorn, Esche, Kirsche, Ulme u.a.) und die mit der Holzerte verbundenen Störungen im Kronendach und am Boden sorgen hier immer wieder für eine kleinräumige Standortheterogenität. Dadurch entsteht Raum für lichtbedürftigere, konkurrenzschwache Arten oder Störungszeiger, die in unbewirtschafteten Kalkbuchenwäldern der Optimalphase fehlen (DURAK 2012, SCHMIDT 2013, MÖLDER et al. 2014). Erst wenn hier klein- oder großflächige Störungen durch Stürme, Eisbruch, Schädlinge oder Krankheiten auftreten, steigt die Differenzierung und Artenvielfalt in der Bodenvegetation wieder an (HEINRICHS et al. 2012a, SCHMIDT & HEINRICHS 2012, HEINRICHS & SCHMIDT 2013, BRUNET et al. 2014).

Die Anteile an Störzeigern und an Arten des geschlossenen Waldes, die sich kaum zwischen den früheren und heutigen bewirtschafteten Beständen unterscheiden, lassen vermuten, dass die mesophilen Kalkbuchenwälder heute kaum naturnäher bewirtschaftet werden als vor einem halben Jahrhundert. Dafür spricht nur die deutliche Zunahme der Naturverjüngung, die aber in erster Linie auf die Reduktion des Rehwild-Verbisses zurückgeht. Überhöhte Schalenwild-Bestände, die z.B. in thermophilen Eichenwäldern den Artenverlust und die Homogenisierung der Vegetation verhindern (HÉDL et al. 2010), können aber kaum das Ziel einer naturnahen Waldbewirtschaftung sein (AMMER et al. 2010). Eine deutlich naturnähere Entwicklung im Vergleich zu den Wirtschaftswäldern zeigen die heute nicht mehr bewirtschafteten Bestände mit der Konsequenz, dass hier die Homogenisierung und der Artenverlust in der Bodenvegetation stärker ausfallen als im Wirtschaftswald. Dies zeigt zugleich das Spannungsfeld auf, in dem sich die mesophilen Kalkbuchenwälder in der waldbaulichen und naturschutzfachlichen Diskussion zukünftig bewegen werden (MÖLDER et al. 2014).

7 Zusammenfassung

SCHMIDT, W., HEINRICHS, S.: Umwelt- und Nutzungswandel im Kalkbuchenwald (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. - *Hercynia N. F.* 48 (2015): 21 – 50.

Mesophile Kalkbuchenwälder (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) sind in Mitteleuropa wenig verbreitet. Sie wurden in der Vergangenheit zwar intensiv, aber vergleichsweise naturnah bewirtschaftet, haben sich aber auch unter dem Einfluss von globalen Umweltveränderungen und lokalem Nutzungswandel in den vergangenen Jahrzehnten deutlich verändert. Als artenreiche, naturnahe Wälder stehen sie im Mittelpunkt von Naturschutzkonzepten, die zur Förderung der Biodiversität eine größere Waldfläche ohne Bewirtschaftung vorsehen. Um zu klären, ob diese Strategie bei den Gefäßpflanzen zielführend ist, verglichen wir ältere und neue pflanzensoziologische Aufnahmekollektive des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*. Folgende Fragen sollten beantwortet werden: (1) Wie haben sich Struktur, Diversität und Artenzusammensetzung verändert? (2) Was sind die treibenden Kräfte für diese Veränderungen? (3) Welche Rückschlüsse ergeben sich für die zukünftige Entwicklung dieser Wälder?

Die Vegetation von 132 Aufnahmen (nur Wirtschaftswald) des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* aus dem Zeitraum 1955/67 wurde mit 155 Vegetationsaufnahmen (davon 50 Aufnahmen aus nicht mehr bewirtschafteten Wäldern) dieser Waldgesellschaft aus dem Zeitraum 2000/12 hinsichtlich Vegetationsstruktur, Diversität und Artenzusammensetzung verglichen. Außerdem wurden die aktuell unbewirtschafteten Bestände den weiterhin bewirtschafteten Beständen gegenübergestellt.

Strukturell hat vor allem die Strauchschicht stark zugenommen, insbesondere bedingt durch eine Intensivierung der Rehwild-Bejagung. In der Bodenvegetation haben neben den Gehölzen vor allem schattentolerante, eutraphente Arten zugenommen, während die Arten lichterere, nährstoffärmerer Wälder zurückgegangen sind, darunter auch viele Kennarten des *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*. Diese Veränderungen betreffen sowohl die bewirtschafteten als auch die unbewirtschafteten Wälder und lassen sich mit dem geänderten Bestandesklima durch eine dichter schließende Strauchschicht und den atmosphärischen Stickstoffeinträgen bei einer insgesamt bodenpfleglicheren Forstwirtschaft gegenüber früher erklären. Hinweise auf einen möglichen Einfluss des Klimawandels auf die Bodenvegetation begrenzen sich bisher auf die Zunahme des immergrünen, ozeanisch verbreiteten Efeus (*Hedera helix*) und von Frühjahrsgeophyten (vor allem *Allium ursinum*). Im Nutzungs-Vergleich zeichnen sich die unbewirtschafteten mesophilen Kalkbuchenwälder durch eine dichter schließende Baumschicht, einen höheren Anteil an Arten des geschlossenen Waldes und einen geringeren Anteil an Störzeigern aus. Außerdem wiesen die Nichtwirtschaftswälder im Vergleich zu den naturnah bewirtschafteten Wäldern eine geringere Artenvielfalt und eine höhere Homogenität in der Artenzusammensetzung auf.

Mit und ohne Bewirtschaftung haben sich die mesophilen Kalkbuchenwälder in den vergangenen Jahrzehnten strukturell und floristisch stark verändert. Wesentliche Ursachen sind die Reduktion des Schalenwild-Verbisses und die atmosphärischen Nährstoffeinträge, die zu einem Verlust an Arten und Heterogenität geführt haben, der insbesondere in den heute nicht mehr bewirtschafteten Beständen deutlich wird. Mit einer Ausweitung der Fläche an nicht mehr bewirtschafteten Wäldern wird sich dieser Prozess noch weiter fortsetzen, sofern nicht Störungen diese Sukzession unterbrechen.

8 Danksagung

Ohne die Bereitstellung von Originalaufnahmen durch L. Ebrecht, M. Streit und W. Winterhoff wäre diese Auswertung nicht möglich gewesen. Die Leiter der Forstämter Göttingen (M. Levin) und Reinhausen (A. Pampe) unterstützten die Untersuchungen im Gelände und mit der Bereitstellung forstlicher Daten. M. Schmidt stellte seine unpublizierte Liste zu Störungszeigern in Buchenwäldern zur Verfügung. A. Reif half mit Flächenangaben zu den Kalkbuchenwäldern in Deutschland weiter. Zwei anonyme Gutachter gaben wertvolle Hinweise zur Verbesserung des Manuskripts. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

9 Literatur

- AHRNS, C., HOFMANN, G. (1998): Vegetationsdynamik und Florenwandel im ehemaligen mitteldeutschen Waldschutzgebiet „Hainich“ im Intervall 1963-1995. - *Hercynia N. F.* 31: 33 – 64.
- 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 – 84.
- AMMER, C., VOR, T. (2013): Verlust von Mischbaumarten durch Wildverbiss in Buchenwäldern. - *AFZ-Der Wald* 68/1: 9 – 11.
- ARRHENIUS, O. (1921): Species and area. - *J. Ecol.* 9: 95 – 99.
- AUBERT, M., BUREAU, F., ALARD, D., BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epiedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). - *Can. J. For. Res.* 34: 233 – 248.
- AUGUSTO, L., RANGER, J., BINKLEY, D., ROTHE, A. (2002): Impact of several common tree species of European temperate forests on soil fertility. - *Ann. For. Sci.* 59: 233 – 253.
- BARTSCH, N., RÖHRIG, E. (2009): Management options for European beech forests in relation to changes in C- and N-status as described by the three study sites. - In: Brumme, R., Khanna, P. K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies* 208: 425 – 456.
- BERGER, S., SÖHLKE, G., WALTHER, G.-R., POTT, R. (2007): Bioclimatic limits and range shifts of cold-hardy evergreen broad-leaved species at their northern distributional limit in Europe. - *Phytocoenologia* 37: 523 – 539.
- BERGSTEDT, J., WESTERBERG, L., MILBERG, P. (2009): In the eye of the beholder: bias and stochastic variation of cover estimates. - *Plant Ecol.* 204: 271 – 283.
- BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., EWALD, J. (2006): Einst zu wenig, heute zu viel: Stickstoff in Waldlebensgemeinschaften. - *Gefährst. Reinhalt. Luft* 66: 261 – 266.
- BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., PFADENHAUER, J., ÖSTREICHER, S., FISCHER, A. (2009): Stickstoffbedingte Vegetationsveränderungen in einem Eichen-Hainbuchenwald - Ergebnisse aus 18 Jahren Dauerbeobachtung. - *Forstarchiv* 80: 181 – 188.
- BOBBINK, R., HICKS, K., GALLOWAY, J., SPRANGER, T., ALKEMADE, R., ASHMORE, M., BUSTAMANTE, M., CINDERBY, S., DAVIDSON, E., DENTENER, F., EMMETT, B., ERISMAN, J.-W., FENN, M., GILLIAM, F., NORDIN, A., PARDO, L., DE VRIES, W. (2010): Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. - *Ecol. Appl.* 20: 30 – 59.
- BOCH, S., PRATI, D., MÜLLER, J., SOCHER, S., BAUMBACH, H., BUSCOT, F., GOCKEL, S., HEMP, A., HESSENMÖLLER, D., KALKO, E.K.V., LINSENMAIR, K.E., PFEIFFER, S., POMMER, U., SCHÖNING, I., SCHULZE, E.-D., SEILWINDER, C., WEISSER, W.W., WELLS, K., FISCHER, M. (2013): High plant species richness indicates management-related disturbances rather than the conservation status of forests. - *Basic Appl. Ecol.* 14: 496 – 505.
- BÖHLING, N. (2003): Dauerflächen-Untersuchungen in einem Eichen-Hainbuchenwald im Vorland der Schwäbischen Alb (Südwestdeutschland), 1978-2001: Der Niedergang von *Scilla bifolia* und die Invasion von *Allium ursinum*. - *Tuexenia* 23: 131 – 161.
- BÖHLING, N. (2008): Zur Entwicklung der *Allium ursinum*-Bestände im buchenreichen Eichen-Hainbuchenwald „Hohes Reisach“ 1978/2007. - *Tuexenia* 28: 41 – 49.
- BRUMME, R., MEESENBURG, H., BREDEMEIER, M., JACOBSEN, C., SCHÖNFELDER, E., MEIWES, K. J., EICHHORN, J. (2009): Changes in soil solution chemistry, seepage losses, and input-output budgets at three beech forests in response to atmospheric depositions. - In: Brumme, R., Khanna, P. K. (Eds.): *Functioning and management of European beech ecosystems. Ecol. Studies* 208: 303 – 336.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests - effects of management and soil acidity during one decade. - *For. Ecol. Manage.* 88: 259 – 272.
- BRUNET, J., DIEKMANN, M., FALKENGREN-GRERUP, U. (1998): Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in south Swedish oak forests. - *Environ. Poll.* 102: 35 – 40.
- BRUNET, J., BUKINA, Y., HEDWALL, P.-O., HOLMSTRÖM, E., VON OHEIMB, G. (2014): Pathogen induced disturbance and succession in temperate forests: Evidence from a 100-year data set in southern Sweden. - *Basic Appl. Ecol.* 15: 114 – 121.
- BUCK-FEUCHT, G. (1989): Vegetationskundliche Dauerbeobachtung in den Schonwäldern „Hohes Reisach“ und „Saulach“ bei Kirchheim unter Teck. - *Waldschutzgeb. Baden-Württ.* 4: 267 – 306.
- BÜCKING, W. (1989): Bannwald Bechtaler Wald – Dauerbeobachtungen 1970-1988. - *Natur Landsch.* 64: 574 – 577.
- BÜCKING, W., KOPPISCH, D. (2005): Flora und Vegetation des Bannwaldes „Bechtaler Wald“ - *Waldschutzgeb. Baden-Württ.* 8: 51 – 68.
- CARRARO, G., KLÖTZLI, F., WALTHER, G.-R., GIANONI, P., MOSSI, R. (1999): Observed changes in vegetation in relation to climate warming. - Final report NRP 31. Vdf Hochschulverlag, Zürich.

- CHEN, I. C., HILL, J. K., OHLEMÜLLER, R., ROY, D. B., THOMAS, C. D. (2011): Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. - *Science* 333: 1024 – 1026.
- CHYTRÝ, M., DANIHELKA, J. (1993): Long-term changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. - *Folia Geob. Phytotaxon.* 28: 225 – 245.
- DE FRENNE, P., RODRIGUEZ-SÁNCHEZ, F., COOMES, D.A., BAETEN, L., VERSTRAETEN, G., VELLEND, M., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BROWN, C. D., BRUNET, J., CORNELIUS, J., DECOQ, G. M., DIERSCHKE, H., ERIKSSON, O., GILLIAM, F. S., HÉDL, R., HEINKEN, T., HERMY, M., HOMMEL, P., JENKINS, M. A., KELLY, D. L., KIRBY, K. J., MITCHELL, J. G., NAAF, T., NEWMAN, M., PETERKEN, G., PETŘÍK, P., SCHULTZ, J., SONNIER, G., VAN CALSTER, H., WALLER, D. M., WALTHER, G.-R., WHITE, P. S., WOODS, K. D., WULF, M., GRAAE, B. J., VERHEYEN, C. (2013): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. - *PNAS* 110: 18561 – 18565.
- DIKMANN, M. (2010): Aktuelle Vegetationsveränderungen in Wäldern. – Welche Rolle spielt der Klimawandel? - *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 22: 57 – 65.
- DIKMANN, M., DUPRÉ, C. (1997): Acidification and eutrophication of deciduous forests in north-western Germany demonstrated by indicator species analysis. - *J. Veg. Sci.* 8: 855 – 864.
- DIERSCHKE, H. (1982): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. I. Phänologischer Jahresrhythmus sommergrüner Wälder. - *Tuexenia* 2: 173 – 194.
- DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwaldgesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. - *Tuexenia* 5: 491 – 521.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. - *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 1: 107 – 148.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. - Ulmer, Stuttgart.
- DIERSCHKE, H. (2005a): Laurophyllisation – auch eine Erscheinung im nördlichen Mitteleuropa? Zur aktuellen Ausbreitung von *Hedera helix* in sommergrünen Laubwäldern. - *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 17: 151 – 168.
- DIERSCHKE, H. (2005b): Zur Lebensweise, Ausbreitung und aktuellen Verbreitung von *Hedera helix*, einer ungewöhnlichen Pflanze unserer Flora und Vegetation. - *Hoppea* 66: 187 – 206.
- DIERSCHKE, H. (2009): Vegetationsdynamik in einem gezäunten naturnahen Kalkbuchenwald. Vergleich von Vegetationsaufnahmen 1980 und 2001. - *Forstarchiv* 80: 143 – 150.
- DIERSCHKE, H. (2013): Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald. Veränderungen in einem Großtransekt 1981-2011. - *Tuexenia* 33: 49 – 92.
- DRACHENFELS, O. v. (2012): Einstufungen der Biotoptypen in Niedersachsen. Regenerationsfähigkeit, Wertstufen, Grundwasserabhängigkeit, Nährstoffempfindlichkeit, Gefährdung. - Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 32: 1 – 60.
- DURAK, T. (2012): Changes in diversity of the mountain beech forest herb layer as a function of the forest management method. - *For. Ecol. Manage.* 276: 154 – 164.
- EBER, W. (1972): Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluss auf die Bodenvegetation. - *Scripta Geobot.* 3: 1 – 150.
- EBRECHT, L. (2005): Vegetation, Standortverhältnisse und Ausbreitungsbiologie von Pflanzen auf Rückegassen und Waldwegen im Göttinger Wald und im Solling. - Cuvillier-Verlag, Göttingen.
- ELLENBERG, H. (1964): Stickstoff als Standortsfaktor. - *Ber. Deut. Bot. Ges.* 77: 82 – 92.
- ELLENBERG, H., LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl. - Ulmer, 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., HENNEKENS, S., CONRAD, S., WOHLGEMUTH, T., JANSEN, F., JENSSEN, M., CORNELIS, J., MICHIELS, H.-G., KAYSER, J., CHYTRÝ, M., GEGOUT, J.-C., BREUER, M., ABS, C., WALENTOWSKI, H., STARLINGER, F., GODEFROID, S. (2013): Spatial and temporal patterns of Ellenberg nutrient values in forests of Germany and adjacent regions - a survey based on phytosociological databases. - *Tuexenia* 33: 93 – 109.
- FALKENGREN-GRERUP, U. (1986): Soil acidification and vegetation changes in deciduous forest in southern Sweden. - *Oecologia* 70: 339 – 347.
- FALKENGREN-GRERUP, U., TYLER, G. (1991): Changes of cation pools of the top-soil in South Swedish beech forests between 1979 and 1989. - *Scand. J. For. Res.* 6: 145 – 152.
- FISCHER, A. (1999): Floristical changes in Central European forest ecosystems during the past decades as expression of changing site conditions - In: Karjalainen, T., Spieker, H., Laroussinie, E. (Eds.): Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe. - *EFI Proceedings* 27: 53 – 64.
- FISCHER, A., FELLER, U. (1994): Seasonal changes in the pattern of assimilatory enzymes and the proteolytic activities in leaves of juvenile ivy. - *Ann. Bot.* 74: 389 – 396.

- FISCHER, C., PARTH, A., SCHMIDT, W. (2009): Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. - *Hercynia N. F.* 42: 45 – 68.
- FREI, C. (2013): Verbiss und Artenreichtum von Bäumen in unterschiedlich bejagten Teilen des Göttinger Stadforstes. - Masterarbeit, Univ. Göttingen.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. - Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 24: 1 – 76.
- GEB, M., SCHMIDT, W., MEYER, P. (2004): Das Mittelwaldprojekt Liebenburg - Entwicklung der Bestandesstruktur. - *Forst u. Holz* 59: 567 – 573.
- GERBER, R., SCHMIDT, W. (1996): Einfluss des Rehwildes auf die Vegetation von Eichen-Hainbuchenwäldern im südlichen Steigerwald. - *Verh. Ges. Ökol.* 26: 345 – 353.
- GILLIAM, F. (2006): Response of the herbaceous layer of forest ecosystems to excess nitrogen deposition. - *J. Ecol.* 94: 1176 – 1191.
- GLATZEL, G. (1991): The impact of historic land use and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. - *Fertilizer Res.* 27: 1 – 8.
- GRABHERR, G., KOCH, G., KIRCHMEIR, H., REITER, K. (1998): Hemerobie österreichischer Waldökosysteme. - *Veröff. Österr. MaB-Progr.* 17: 1 – 493.
- GRÄBER, R., STRAUß, E., JOHANSHON, S. (2013): Wild und Jagd - Landesjagdbericht 2012/13. - Niedersächs. Minist. f. Ernährung, Landwirtschaft u. Verbraucherschutz, Hannover.
- GRIMME, K. (1977): Wasser- und Nährstoffversorgung von Hangbuchenwäldern auf Kalk in der weiteren Umgebung von Göttingen. - *Scripta Geobot.* 12: 1 – 58.
- GRUND, K., CONEDERA, M., SCHRÖDER, H., WALTHER, G.-R. (2005): The role of fire in the invasion process of evergreen broad-leaved species. - *Basic Appl. Ecol.* 6: 47 – 56.
- HÄRDLE, W.G., VON OHEIMB, G., WESTPHAL, C. (2001): Vergleichende Untersuchungen zur Struktur und Vegetation von Natur- und Wirtschaftswäldern des Tieflandes auf der Grundlage räumlich expliziter Vegetationsmodelle. - *Ber. Reinhold-Tüxen-Ges.* 13: 183 – 196.
- HARTMANN, F. K., JAHN, G. (1967): Waldgesellschaften des mitteleuropäischen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. - Fischer, Stuttgart.
- HÉDL, R. (2004): Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. - *Plant Ecol.* 170: 243 – 265.
- HÉDL, R., KOPECKY, M., KOMÁREK, J. (2010): Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. - *Diversity Distrib.* 16: 267 – 276.
- HEINRICHS, S., SCHMIDT, W. (2013): Windwurf und Eisbruch im Buchenwald: Eine Chance für Eiche und andere Baumarten? - *Forstarchiv* 84: 181 – 197.
- HEINRICHS, S., SCHMIDT, W. (2015): Dynamics of *Hedera helix* in Central European beech forests on limestone: results from long-term monitoring and experimental studies. - *Plant Ecol.* 216: 1 – 15.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2011): Veränderungen der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? Ergebnisse aus Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. - *Forstarchiv* 82: 48 – 61.
- HEINRICHS, S., SCHULTE, U., SCHMIDT, W. (2012a): Eisbruch im Buchenwald - Untersuchungen zur Vegetationsdynamik der Naturwaldzelle „Ochsenberg“ (Eggegebirge/Nordrhein-Westfalen). - *Tuexenia* 32: 7 – 29.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W., SCHMIDT, W. (2012b): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? - *Biodiv. & Ecol.* 4: 47 – 59.
- HEINRICHS, S., WINTERHOFF, W., SCHMIDT, W. (2014): 50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) - Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald. - *Tuexenia* 34: 9 – 38.
- HUWER, A., WITTIG, R. (2012): Low impact of climate change on species composition of a central European lowland beech forest community. - *Phytocoenologia* 42: 57 – 65.
- JANTSCH, M. C., FISCHER, A., FISCHER, H. S., WINTER, S. (2013): Shift in plant species composition reveals environmental changes during the last decades: A long-term study in beech (*Fagus sylvatica*) forests in Bavaria. - *Folia Geobot.* 48: 467 – 491.
- JENSCH, D. (2004): Der Einfluss von Störungen auf Waldbodenvegetation. Experimente in drei hessischen Buchenwäldern. - *Diss. Bot.* 386: 1 – 388.
- KEITH, S. A., NEWTON, A. C., MORECROFT, M. D., BEALEY, C. E., BULLOCK, J. M. (2009): Taxonomic homogenization of woodland plant communities over 70 years. - *Proc. R. Soc. B* 276: 3539 – 3544.
- KIRBY, K. J. (2001): The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. - *Forestry* 74: 219 – 229.
- KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünland-Gesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. - *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich* 38: 1 – 186.

- KÖRNER, C., BADER, M. (2010): Der Wald in einer CO₂-reichen Welt. – Lehrmittel-Verlag Solothurn; Solothurn.
- KOPERSKI, M. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Moose in Niedersachsen und Bremen. - Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 31: 131 – 205.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W., GRADSTEIN, S. R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. - Schr.R. Veg. kd. 34: 1 – 519.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1989): CO₂- und H₂O-Gaswechsel von verschiedenen Krautschichtpflanzen in einem Kalkbuchenwald nahe Göttingen. - Verh. Ges. Ökol. 17: 189 – 202.
- KRIEBITZSCH, W.-U. (1992): Der CO₂- und H₂O-Gaswechsel von Pflanzen in der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes in Abhängigkeit von den Standortsfaktoren. III. CO₂-Bilanzen und Netto-Primärproduktion. - Flora 187: 135 – 158.
- KUHN, N., AMIET, R., HUFSCHEID, N. (1987): Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. - Allg. Forst- u. Jagdz. 158: 77 – 84.
- 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.
- LAMPRECHT, H., GÖTTSCHE, D., JAHN, G., PEIK, K. (1974): Naturwaldreservate in Niedersachsen. - Aus dem Walde 23: 1 – 233.
- LANGENBRUCH, C., HELFRICH, M., FLESSA, H. (2012): Effects of beech (*Fagus sylvatica*), ash (*Fraxinus excelsior*) and lime (*Tilia spec.*) on soil chemical properties in a mixed deciduous forest. - Plant Soil 352: 389 – 403.
- LEUSCHNER, C. (1999): Zur Abhängigkeit der Baum- und Krautschicht mitteleuropäischer Waldgesellschaften von der Nährstoffversorgung des Bodens. - Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 11: 109 – 131.
- LEUZINGER, S., HARTMANN, A., KÖRNER, C. (2011): Water relations of climbing ivy in a temperate forest. - Planta 233: 1087 – 1096.
- MAGURRAN, A. E. (2004): Measuring biological diversity. - Blackwell Science, Oxford.
- MARRS, R. H., KIRBY, K. J., LE DUC, M. G., McALLISTER, H., SMART, S. M., OKSANEN, J., BUNCE, R. G. H., CORNEY, P. M. (2013): Native dominants in British woodland - a potential cause of reduced species-richness? - New. J. Bot. 3: 156 – 168.
- MCCUNE, B., GRACE, J. B. (2002): Analysis of ecological communities. - Oregon, USA: MjM Software Design.
- MEESBURG, H., EICHHORN, J., MEIWE, K. J. (2009): Atmospheric deposition and canopy interactions. - In: Brumme, R., Khanna, P. K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. – Ecol. Stud. 208: 265 – 302.
- MENZEL, A., SPARKS, T. H., ESTRELLA, N., KOCH, E., AASA, A., ALM-KÜBLER, K., BISSOLI, P., BRASLAVSKÁ, O., BRIEDE, A., CHMIELEWSKI, F. M., CREPINSEK, Z., CURNEL, Y., DAHL, Å., DEFILA, C., DONNELLY, A., FILELLA, Y., JATCZAK, K., MAGE, F., MESTRE, A., NORDLI, Ø., PEÑUELAS, J., REMIŠOVA, V., SCHEIFINGER, H., STRIZ, M., SUSNIK, A., VAN VLIET, A. J. H., WIELGOLASKI, F. E., ZACH, S., ZUST, A. (2006): European phenological response to climate change matches the warming pattern. - Glob. Change Biol. 12: 1969 – 1976.
- MEYER, P. (1995): Untersuchung waldkundlicher Entwicklungstendenzen und methodischer Fragestellungen in Buchen- und Buchenmischbeständen niedersächsischer Naturwaldreservate (NWR). - Cuvillier Verlag, Göttingen.
- MEYER, P., GUERICKE, M., HILLEBRAND, K. (1999): Eigendynamische und gesteuerte Waldentwicklung im Kalk-Buchenwald. Ein Vergleich des Naturwaldes Hünstollen und der Wuchserie Buche/Edellaubbäume im Forstamt Bovenden. - Forst u. Holz 54: 48 – 54.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖRMERMANN, M., SCHMIDT, W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? - For. Ecol. Manage. 256: 272 – 281.
- MÖLDER, A., STREIT, M., SCHMIDT, W. (2014): When beech strikes back: How strict nature conservation reduces herb-layer diversity and productivity in European deciduous forests. - For. Ecol. Manage. 319: 51 – 61.
- NAAF, T., WULF, M. (2010): Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. - Biol. Conserv. 143: 848 – 855.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMO, P., STEVENS, M. H. H., WAGNER, H. (2013): vegan: Community ecology package. R package version 2.0-10. - <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- ÖVERGAARD, R., GEMMEL, P., KARLSSON, M. (2007): Effects of weather conditions on mast year frequency in beech (*Fagus sylvatica* L.) in Sweden. - Forestry 80: 555 – 565.
- PAILLET, Y., BERGÈS, L., HJÄLTÉN, 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.

- PANFEROV, O., KREILEIN, H., MEESENBURG, H., EICHHORN, J., GRAVENHORST, G. (2009): Climatic conditions at three beech forest sites in central Germany. - In: Brumme, R., Khanna, P. K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. - Ecol. Studies 208: 13 – 32.
- PARMESAN, C., YOKE, G. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. - Nature 421: 37 – 42.
- PERSSON, S. (1980): Succession in a south Swedish deciduous wood: a numerical approach. - Vegetatio 43: 103 – 122.
- POLLMANN, W. (2001): Zur synsystematischen und synökologischen Stellung der anspruchsvolleren Buchenwälder an ihrer Verbreitungsgrenze in Nordwest-Deutschland. - Tuexenia 21: 3 – 38.
- PREUTENBORBECK, J. (2009): Landnutzungswandel und Biodiversität - eine historisch-ökologische Analyse am Beispiel des Naturraumes Göttinger Wald. - Diss., Univ. Göttingen.
- PRÉVOSTO, B., KUITERS, L., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., DÖLLE, M., SCHMIDT, W., HOFFMANN, M., VAN UYTVANCK, J., BOHNER, A., KREIER, D., STADLER, J., KLOTZ, S. (2011): Impacts of land abandonment on vegetation: successional pathways in European habitats. - Folia Geobot. 46: 303 – 325.
- REINECKE, J., KLEMM, G., HEINKEN, T. (2014): Vegetation change and homogenization of species composition in temperate nutrient deficient Scots pine forests after 45 yr. - J. Veg. Sci. 25: 113 – 121.
- REUSSER, J., HEIRI, C., WEBER, P., BUGMANN, H. (2010): Beziehungen zwischen Baum- und Krautschicht in Buchenmischwäldern. - Schweiz. Z. Forstwes. 161: 147 – 156.
- RÖDER, H., FISCHER, A., KLOCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im Luzulo-Fagetum des Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. - Forstwiss. Centralbl. 115: 321 – 335.
- RÖHRIG, E., BARTSCH, N., LÜPKE, B. v. (2006): Waldbau auf ökologischer Grundlage. - Ulmer, Stuttgart.
- ROGERS, D.A., ROONEY, T.P., OLSON, D., WALLER, D. M. (2008): Shifts in southern Wisconsin forest canopy and understorey richness, composition and heterogeneity. - Ecol. 89: 2482 – 2492.
- ROHNER, B., BIGLER, C., WUNDER, J., BRANG, P., BUGMANN, H. (2012): Fifty years of natural succession in Swiss forest reserves: changes in stand structure and mortality rates of oak and beech. - J. Veg. Sci. 23: 892 – 905.
- SCHMIDT, M. (2013): Vegetationsentwicklung in Buchenwäldern nach Aufgabe der forstlichen Nutzung. - AFZ-Der Wald 24/2013: 14 – 15.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U., EWALD, J. (2011): 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. (1968): Phosphatgehalt und Säuregrad des Bodens in Beziehung zum Artengefüge von Buchenwäldern um Göttingen. - Staatsexamensarb., Univ. Göttingen.
- SCHMIDT, W. (1970): Untersuchungen über die Phosphorversorgung niedersächsischer Buchenwaldgesellschaften. - Scripta Geobotanica 1: 1 – 120.
- SCHMIDT, W. (1978): Einfluss einer Rehpopulation auf die Waldvegetation – Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972-1976. - Phytocoenosis 7: 43 – 59.
- SCHMIDT, W. (1991): Die Veränderung der Krautschicht in Wäldern und ihre Eignung als pflanzlicher Bioindikator. - Schr.R. Vege.kd. 21: 77 – 96.
- SCHMIDT, W. (1996): Zur Entwicklung der Verjüngung in zwei Femellücken eines Kalkbuchenwaldes. - Forst u. Holz 51: 201 – 205.
- SCHMIDT, W. (2002): Stickstoffkreislauf in Schlaglücken eines Kalkbuchenwaldes. - Allg. Forst. Jagd. Z. 173: 67 – 76.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of forest ecosystems - Examples from forest nature reserves and managed beech forests. - For. Snow Landsc. Res. 79: 11 – 125.
- SCHMIDT, W. (2006): Zeitliche Veränderung der Fruktifikation der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981-2004). - Allg. Forst- u. Jagdz. 177: 9 – 19.
- SCHMIDT, W. (2009): Vegetation. - In: Brumme, R., Khanna, P. K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. - Ecol. Studies 208: 65 – 86.
- SCHMIDT, W. (2012): Wie naturnah sind Naturwaldreservate? Neophyten und Therophyten als geobotanische Indikatoren. - Forstarchiv 83: 93 – 108.
- SCHMIDT, W., HARTMANN, T., KOTHE-HEINRICH, G., SCHULTZ, R. (1989): Jahresrhythmus und Produktion der Krautschicht in einem Kalkbuchenwald. - Verh. Ges. Ökol. 17: 145 – 157.
- SCHMIDT, W., HEINRICH, S. (2012): 13 Jahre nach dem Sturm – Vegetationsentwicklung im Buchen-Naturwald „Königsbuche“ (südwestliches Harzvorland, Niedersachsen). - Hercynia N. F. 45: 81 – 110.
- SCHMIDT, W., HEINRICH, S. (2013): Förster, Rehe, Stickstoff - oder doch allein der Klimawandel? Der Efeu (*Hedera helix* L.) als Indikator für Veränderungen in Buchenwäldern. - Schr.R. Landesforstverw. Nordrhein-Westfalen 23: 48 – 65.

- SCHMIDT, W., STREIT, M. (2009): Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? - Untersuchungen in Buchen-Edellaubholz-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen, Deutschland). - *Waldökologie, Landschaftsforschung u. Naturschutz* 7: 5 – 19.
- SCHÖNWIESE, C.-D., STAEGER, T., TRÖMEL, S. (2006): Klimawandel und Extremereignisse in Deutschland. - *DWD Klimastatusber.* 2005: 7 – 17.
- SEIDLING, W., KANOLD, A., KOMPA, T., LAMBERTZ, B., SCHEIBE, O., SCHILLER, M., SCHMIEDINGER, A., WENZEL, A., WERNER, W., ZOLDAN, J.-W. (2014): Vegetationserhebungen: Bearbeiterunterschiede bei Artenzahlen von Gefäßpflanzen. - *Tuexenia* 34: 329 – 346.
- SOUZA, L., BELOTE, R. T., KARDOL, P., WELTZIN, J. F., NORBY, R. J. (2010): CO₂ enrichment accelerates successional development of an understorey plant community. - *J. Plant Ecol.* 3: 33 – 39.
- SMART, S. M., BUNCE, R. G. H., MARRS, R. H., LE DUC, M. G., FIRBANK, L. G., MASKELL, L. C., SCOTT, W. A., THOMPSON, K., WALKER, K. J. (2005): Large-scale changes in the abundance of common higher plant species across Britain between 1978, 1990 and 1998 as a consequence of human activity: Tests of hypothesised changes in trait representation. - *Biol. Conserv.* 124: 355 – 371.
- SMART, S. M., THOMPSON, K., MARRS, R. H., LE DUC, M. G., MASKELL, L. C., FIRBANK, L. G. (2006): Biodiversity loss and biotic homogenization across human-modified ecosystems. - *Proc. Roy. Soc. B* 273: 2659 – 2665.
- SMART, S. M., SCOTT, W. A., WHITAKER, J., HILL, M. O., ROY, D. B., CRITCHLEY, C. N., MARINI, L., EVANS, C., EMMETT, B. A., ROWE, E. C., CROWE, A., LE DUC, M. G., MARRS, R. H. (2010): Empirical realised niche models for British higher and lower plants - development and preliminary testing. - *J. Veg. Sci.* 21: 643 – 656.
- STEGMANN, F., SCHMIDT, W. (2005): Der Northeimer Mittelwald - Wald- und vegetationskundliche Untersuchungen zu einem Naturschutzprojekt. - *Gött. Naturkundl. Schrift.* 6: 141 – 158.
- STREIT, M. (2007): Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität der Baumschicht und der Bodenvegetation? Untersuchungen in den Buchen-Edellaub-Mischwäldern des Göttinger Waldes. - Masterarb., Univ. Göttingen.
- SUCK, R. (1991): Beiträge zur Syntaxonomie und Chorologie des Kalk-Buchenwaldes im außeralpinen Deutschland. - *Diss. Bot.* 175: 1 – 211.
- SUCK, R., BUSHART, M., HOFMANN, G., SCHRÖDER, L. (2013): Karte der Potentiellen Natürlichen Vegetation Deutschlands. Band II Kartierungseinheiten. - *BfN-Skripten* 349: 1 – 305.
- TAMIS, W. L. M., VAN 'T ZELFDE, M., VAN DER MEIJDEN, R., DE HAES, H. A. U. (2005): Changes in vascular plant biodiversity in the Netherlands in the 20th century explained by their climatic and other environmental characteristics. - *Climate Change* 72: 37 – 56.
- THIMONIER, A., DUPOUEY, J. L., TIMBAL, J. (1992): Floristic changes in the herb-layer vegetation of deciduous forest in the Lorraine Plain under the influence of atmospheric deposition. - *For. Ecol. Manage.* 55: 149 – 167.
- TYLER, T., BRUNET, J., TYLER, G. (2002): Sensitivity of the woodland herb *Anemone hepatica* to changing environmental conditions. - *J. Veg. Sci.* 13: 207 – 216.
- VAN CALSTER, H., BAETEN, L., DE SCHRUIVER, A., DE KEERSMAEKER, L., ROGISTER, L., VERHEYEN, K., HERMY, M. (2007): Management driven changes (1967-2005) in soil acidity and the understorey plant community following conversion of a coppice-with-standards forest. - *For. Ecol. Manage.* 241: 258 – 271.
- VERHEYEN, C., BAETEN, L., DE FRENNE, P., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BRUNET, J., CORNELIS, J., DECOCQ, G., DIERSCHKE, H., ERIKSSON, O., HÉDL, R., HEINKEN, T., HERMY, M., HOMMEL, P., KIRBY, K., NAAF, T., PETERKEN, G., PETŘÍK, P., VAN CALSTER, H., WALTHER, G.-R., WULF, M., VERSTRAETEN, G. (2012): Driving factors behind the eutrophication signal in understorey plant communities of deciduous temperate forests. - *J. Ecol.* 100: 352 – 365.
- WAGENHOFF, A. (1987): Der Wald der ehemaligen Hertschaft Plesse - seine frühere Nutzung und seine heutige Bewirtschaftung. - *Plesse-Archiv* 23: 95 – 159.
- WAGENHOFF, A., WAGENHOFF, E. (1975): Verlauf und Auswirkungen des Buchenrindensterbens im Forstamt Bovenden in den Jahren 1959 bis 1965. - *Aus dem Walde* 24: 111 – 168.
- WECKESSER, M., SCHMIDT, W. (2004): Gehen dem *Luzulo-Fagetum* die Trennarten verloren? Veränderungen der Bodenvegetation in bodensauren Buchenwäldern und Fichtenbeständen des Solling in mehr als drei Jahrzehnten. - *Tuexenia* 24: 191 – 206.
- WILMANN, O., BODENRIEDER, A. (1986): Veränderungen der Buchenwälder des Kaiserstuhls im Laufe von vier Jahrzehnten und ihre Interpretation – pflanzensoziologische Tabellen als Dokumente. - *Abh. Landesmuseum Naturk. Münster* 48: 55 – 79.
- WILMANN, O., BODENRIEDER, A. (1987): Zur Nachweisbarkeit und Interpretation von Vegetationsveränderungen. - *Verh. Ges. Ökol.* 16: 35 – 44.
- WILMANN, O., BODENRIEDER, A. (1995): Die Entwicklung von Flaumeichenwäldern im Kaiserstuhl im Laufe des letzten halben Jahrhunderts. - *Forstarchiv* 66: 167 – 174.
- WILMANN, O., BODENRIEDER, A., MÜLLER, H. (1986): Der Nachweis spontaner, teils autogener, teils immissionsbedingter Änderungen von Eichen-Hainbuchenwäldern - eine Fallstudie im Kaiserstuhl/Baden. - *Natur u. Landschaft* 61: 415 – 422.

- WINTERHOFF, W. (1960): Die Waldgesellschaften des Göttinger Waldes. - Staatsexamensarb., Univ. Göttingen.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. - Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. II. Math.-Phys. Kl. 2: 1 – 79.
- WISSKIRCHEN, R., HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - Ulmer, Stuttgart.
- WITTIG, R., WERNER, W., NEITE, H. (1985): Der Vergleich alter und neuer pflanzensoziologischer Aufnahmen: eine geeignete Methode zum Erkennen von Bodenversauerung? - VDI-Berichte 560: 21 – 33.
- WULF, M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. - J. Veg. Sci. 8: 635 – 642.
- ZOTZ, G., CUENI, N., KÖRNER, C. (2006): In situ growth stimulation of a temperate zone liana (*Hedera helix*) in elevated CO₂. - Funct. Ecol. 20: 763 – 769.
- ZÜGE, J. (1986): Wachstumsdynamik eines Buchenwaldes auf Kalkgestein – mit besonderer Berücksichtigung der interspezifischen Konkurrenzverhältnisse. - Diss., Univ. Göttingen.

Manuskript angenommen: 1. Februar 2015

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