

## Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen.

Christoph FISCHER, Andreas PARTH und Wolfgang SCHMIDT

11 Abbildungen und 3 Tabellen

### Abstract

FISCHER, C., PARTH, A., SCHMIDT, W.: Vegetation dynamics in beech-dominated strict forest reserves. A comparison study from southern Lower-Saxony (Germany). – *Hercynia N.F.* 42 (2009): 45-68.

Out of the one hundred and six established strict forest reserves in Lower-Saxony, only in four cases there are available data from repeated measurements of the ground vegetation. These data allow for a first overview of herb layer's dynamics, after at least one decade of lack of forest management.

As a first example, in the Totenberg strict forest reserve (Luzulo-Fagetum) in Lower-Saxony, vegetation data from 2007 were compared with records carried out a few years after forest's abandonment in 1989. As a result, a strong decline in the mean of species' richness is registered. While the percentage of coverage in the herb layer shows a significant reduction, the tree layer and shrub layer indicate increments in coverage. This specific case is mainly due to the strong response of European beech (*Fagus sylvatica*) in both layers. From the selected Ellenberg-indicator values, the light-value decreases clearly. Moreover, the proportion of both typical forest species and tree regeneration (exclusively beech) increases, whereas the mean percentage of species characterizing conditions in open landscape decreases. In addition, in the first records from 1993/1994, differences in species composition are characterized mainly by the high abundance of *Carex remota*, *Juncus effusus*, *Oxalis acetosella* and *Rubus idaeus*.

The comparison between the beech-dominated strict forest-reserves of Hünstollen (Hordelymo-Fagetum; Göttinger Wald) and Großer Staufenberg (Galio-Fagetum, Luzulo-Fagetum; southern Harz-mountains) reveals a general decline of diversity within the herb-layer since cessation of the forest management. When comparing forest-reserves Totenberg and Hünstollen DCA, a shift towards conditions with lower light supply becomes obvious. However, in the Staufenberg case, this trend can not be observed due to the dieback of elm (*Ulmus glabra*) and spruce (*Picea abies*) in the tree layer, together with the absence of a shrub layer.

As a conclusion, the main reasons for the assessed changes in ground vegetation are the decreasing disturbances caused by lacking effects like the opening of canopy, soil perturbations during harvesting procedure, and liming. Moreover, on sites with lower pH understory diversity was probably influenced by increasing beech litter layer thickness following lower decomposition rates.

*Key words:* Strict forest reserves, vegetation dynamics, Luzulo-Fagetum, Galio-Fagetum, Hordelymo-Fagetum

## 1 Einleitung

In der Naturwaldforschung kommt der Bodenvegetation ein großer Stellenwert zu, da sie sich als Indikator für den aktuellen Zustand eines Waldökosystems hervorragend eignet. Aufgrund der spezifischen Ansprüche an Licht, Wasser, Temperatur und Nährstoffe und nicht zuletzt wegen der einfachen Ansprache im Gelände spielen Waldbodenpflanzen bei der ökologischen Charakterisierung eines Standortes, aber auch bei der Beurteilung der Naturnähe bzw. der anthropogenen Beeinflussung von Wäldern eine wichtige Rolle (SCHMIDT 1995, 2005, SCHMIDT & SCHMIDT 2007). Während Prozesse in der Baumschicht in relativ langen Zeiträumen ablaufen, reagieren krautige Pflanzen innerhalb kurzer Zeit durch Verschiebungen hauptsächlich in der Dominanzstruktur, aber auch in der Artenzusammensetzung auf sich

ändernde Umweltbedingungen. Dementsprechend gehören vegetationskundliche Inventuren zum Grundprogramm bei der Erforschung von Naturwäldern (ALBRECHT 1990, SCHMIDT et al. 1991, THOMAS et al. 1995). Neben der Analyse der Vegetationsdynamik durch den Aufbau von Zeitreihen (BORCHSENIUS et al. 2004, SCHMIDT u. SCHMIDT 2007, ŠAMONIL & VRŠKA 2008, ŁYSIK 2008) sind vor allem Vergleiche mit Wirtschaftswäldern oftmals Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen (BRUNET et al. 1996, 1997a, 1997b, GRAAE & HESKJAER 1997, ABS et al. 1999, SCHMIDT 1999, EBRECHT & SCHMIDT 2001, OHEIMB 2003, SCHMIDT 2005, SCHMIDT & SCHMIDT 2007).

Von den 106 aktuell ausgewiesenen niedersächsischen Naturwäldern (die landestypische Bezeichnung für Naturwaldreservate; zur föderalen Vielfalt Deutschlands in der Namensgebung für sich selbst überlassene Wälder vergl. MEYER et al. 2007) sind bisher 14 floristisch und vegetationskundlich nach dem von THOMAS et al. (1995) entwickelten Konzept bearbeitet worden. Aber für lediglich vier Reservate liegen bisher die für die Betrachtung der Dynamik erforderlichen vegetationskundlichen Wiederholungsaufnahmen in mindestens 10jährigem Abstand vor (SCHMIDT & SCHMIDT 2007). Diese Zahlen machen sowohl das große Defizit an Erstaufnahmen als auch den aktuell bestehende Bedarf an Folgeaufnahmen deutlich.

Unter den mitteleuropäischen Waldgesellschaften nehmen die bodensauren Hainsimsen-Buchenwälder (Luzulo-Fagetum) der Hügel- und Berglandstufe flächenmäßig eine herausragende Stellung ein (ELLENBERG 1996, BOHN et al. 2003, WINTER 2006), was sich bereits frühzeitig in ihrer Rolle in der Ökosystemforschung im Rahmen des Solling-Projekts des Internationalen Biologischen Programms ausdrückt (ELLENBERG et al. 1986). Bisher ist jedoch nur wenig bekannt über die Langzeitdynamik der Bodenvegetation dieser artenarmen Buchenwälder (RÖDER et al. 1996, FISCHER 1999, WECKESSER & SCHMIDT 2004, SCHMIDT in press).

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist es, die Vegetationsdynamik im Naturwald (NW) Totenberg (Bramwald) herauszustellen, der als ein typischer Vertreter bodensaurer Buchenwälder der Hügel- und Berglandstufe gilt. Dies erfolgt durch Vergleich vegetationskundlicher Erhebungen aus dem Jahr 2007 mit älteren Daten wenige Jahre nach Aufgabe der forstlichen Nutzung Anfang der 90er Jahre. Anschließend werden die Entwicklungstendenzen mit denen der Buchen-Naturwälder Großer Staufenberg (Südharz) und Hünstollen (Göttinger Wald) gegenübergestellt, für die ebenfalls vegetationskundliche Erst- und Zweitaufnahmen vorliegen. Diese beiden Naturwälder sind gleichzeitig auch repräsentative Beispiele für artenreiche Buchenwälder mit besserer Basenversorgung (Galio-Fagetum, Hordelymo-Fagetum). Dabei sollen folgende Fragen beantwortet werden:

1. Welche Unterschiede im Arteninventar des NW Totenberg ergeben sich aus dem Vergleich älterer und aktueller floristischer Aufnahmen?
2. Wie hat sich die Vegetation im NW Totenberg an 78 systematisch angeordneten, ungezäunten Dauerbeobachtungsflächen entwickelt?
3. Welche Unterschiede in der Vegetationsentwicklung zeigt der Vergleich von Vegetationsaufnahmen in jeweils zwei repräsentativen Kernflächen der NW Totenberg, Großer Staufenberg und Hünstollen?

## 2 Untersuchungsgebiete

Der NW Totenberg liegt ca. 30 km westlich von Göttingen im südniedersächsischen Bramwald und befindet sich am Ostrand der atlantischen Klimagrenze im Übergangsbereich zum subkontinental geprägten Klima. Der höchste Punkt im Naturwald liegt bei 408 m ü. NN und befindet sich im Südwestteil, welcher gleichzeitig den Übergang zur Hochfläche des Bramwaldes bildet. Zum nördlich gelegenen Niemetal hin fällt das Gelände gleichmäßig auf 195 m ü. NN ab. Somit erstreckt sich das Gebiet von der kollinen bis in die submontane Höhenstufe (ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG 2003). Die stärksten Hangneigungen von ca. 65° treten in dem im nordöstlichen Teil gelegenen Kerbtal auf. Bis auf südliche und südöstliche Neigungen kommen alle übrigen Expositionen im Untersuchungsgebiet vor.

Der NW Großer Staufenberg befindet sich etwa 2,5 km vom südlichen Harzrand entfernt. Als annähernd kreisförmiger Kegel erhebt er sich in ca. 320 m Höhe aus dem Zorgetal und reicht in den oberen Lagen bereits in die montane Höhenstufe. Durch die Kegelform sind bis auf reine Osthänge alle Expositionen vertreten. Das Gefälle beträgt an allen Seiten zwischen 15° und 40°. Die überwiegend aus west- bis südwestlicher Richtung eintretenden atlantischen Luftmassen lassen die Niederschläge im Südwest-Harz mit zunehmender Höhe schnell ansteigen, sorgen aber auch dafür, dass sich das Gebiet noch in einem Übergangsbereich zwischen subatlantischem und subkontinentalem Klima befindet.

Der NW Hünstollen liegt ca. 15 km östlich von Göttingen und erstreckt sich mit seinen Plateau-, Nordosthang- und Südosthang-Standorten ausschließlich in der submontanen Höhenstufe. Das Klima ist bereits subkontinental getönt.

Weitere Informationen zu den Standorten, zur Vegetation und zu den Untersuchungsflächen in den drei Naturwäldern sind in Tab. 1 zusammengestellt.

### 3 Aufnahmeflächen und Methoden

Die Vergleichsgrundlage der Auswertung des NW Totenberg bilden Daten aus den Jahren 1993 (floristische Aufnahmen) und 1994 (vegetationskundliche Aufnahmen) (HAPPE 1995, HAPPE & SCHMIDT 1997). Damals verwendete Aufnahmemodi und Probeflächenkonzepte wurden bei den Zweitaufnahmen im Juli und August 2007 beibehalten. Die Anordnung der Aufnahmeflächen orientierte sich an der von der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt im Jahre 1991 eingerichteten Gitternetzverpflockung (100 x 100 m, Abb. 1). In den sich aus der Gitternetzanordnung ergebenden, 1 ha großen Rasterfeldern wurde im Rahmen der floristischen Aufnahmen durch systematisches Abgehen das Arteninventar getrennt nach Bestandsschichten qualitativ erfasst. Dabei galt folgende Abgrenzung: Baumschicht: Gehölze > 5 m Höhe, Strauchschicht: Gehölze 0,5-5 m Höhe, Krautschicht: alle Gefäßpflanzen, Gehölze < 0,5 m Höhe. Da einige Punkte aufgrund ihrer Nähe zum Bestandesrand um 50 m ins Bestandesinnere verschoben wurden, diente in diesen Fällen deren ehemaliger Standpunkt zur Flächendefinition, so dass sich für die betroffenen Felder ebenfalls eine Größe von 100 x 100 m ergibt. Lediglich direkt an der Naturwaldgrenze liegende Felder weisen kleinere Flächengrößen auf. Da nicht für alle Felder Erstaufnahmen aus den 90er Jahren vorliegen, beläuft sich der Auswertungsumfang auf 62 volle Felder (1 ha) und 37 Randfelder.

An allen Gitternetzpunkten, die gemäß ihrer Lage im Gelände zu vier Standorttypen klassifiziert wurden (Abb. 1), diente das nordöstliche Viertelkreissegment eines 0,1 ha großen Probekreises ( $r = 17,84$  m;  $A = 250$  m<sup>2</sup>) als vegetationskundliche Aufnahmefläche (Abb. 2). Die Vegetation wurde quantitativ über die Abschätzung des Deckungsgrades direkt in Prozent der einzelnen Arten und o. g. Schichten aufgenommen (THOMAS et al. 1995). Von 11 der insgesamt 89 Punkte liegen keine Daten einer Erstaufnahme vor, so dass die entsprechenden Punkte in der nachfolgenden Auswertung vernachlässigt wurden.

Ein Vergleich der drei Naturwälder erfolgt anhand von vegetationskundlichen Erst- und Zweitaufnahmen von jeweils zwei Kernflächen. Die 0,96-1 ha großen, gutachterlich ausgewählten und ursprünglich gezäunten Kernflächen repräsentieren im NW Totenberg und NW Hünstollen typische Standorte und Bestandesstrukturen und enthalten ein systematisch angeordnetes, lückenloses Probeflächenraster, auf dem die Vegetation nach dem o. g. Schema von LAMBERTZ (1993), HAPPE (1995), ERMERT (2003) und FISCHER (2008) aufgenommen wurde. Für den NW Staufenberg bestehen die beiden Kernflächen aus je 0,75 ha großen Transekten, die sowohl typische Standortsbedingungen des Naturwaldes als auch charakteristische Übergänge (Diabas/Grauwacke) bzw. Bereiche mit besonderer Bestandesdynamik (Ausfall von Fichte und Ulme) repräsentieren. Im NW Staufenberg erfolgte eine Vollaufnahme beider Kernflächen (Tab. 1) durch GARBITZ (1990) und MELCHER (1999) mit entsprechend höherer Anzahl an Probeflächen. Die beiden Kernflächen im NW Staufenberg sind ungezäunt. Allerdings waren sowohl im NW Hünstollen als auch im NW Totenberg mehrmals und über längere Zeiträume die Zäune undicht, so dass sich aus methodischer Sicht hieraus keine entscheidenden Unterschiede im Vergleich der Kernflächen dieser drei Naturwälder ergeben. Die Größe der einzelnen Probeflächen in den Kernflächen ist mit 10 x 10 m in

Tab. 1 Charakteristika zu den Untersuchungsgebieten. Die Zuordnung zum Wuchsgebiet/ Wuchsbezirk erfolgt nach GAUER &amp; ALDINGER (2005).

Table 1 Characteristics of the research areas.

|                                 | Totenberg                                  | Gr. Staufenberg                                 | Hünstollen  |
|---------------------------------|--|---|---|
| Jahr der Erstausweisung         | 1989                                       | 1972  | 1972  |
| Jahr der Erweiterung            | 1994                                       | 1988  | 1988  |
| Größe (ha)                      | 87,0                                       | 49,7  | 56,2  |
| Höhe ü. NN (m)                  | 195 - 408                                  | 400 - 554                                       | 320 - 423   |
| Mittl. Jahresniedersch. (mm)    | 800  | 1056  | 740   |
| Mittl. Jahrestemp. (°C)         | 7,8  | 6,3   | 8,0   |
| Geolog. Ausgangssubstrat        | Mittl. Buntsandstein,<br>tw. lößüberlagert | Grauwacke, Diabas,<br>Tonschiefer               | Unterer Muschelkalk,<br>Oberer Buntsandstein              |
| Böden                           | Basenarme Braunerde                        | Verwitterungsböden aus<br>Diabas u. Tonschiefer | Mullrendzina,<br>Terra fusca, Pelosol                     |
| Wuchsgebiet                     | Mitteldt. Trias-Berg- u.<br>Hügelland      | Harz  | Mitteldt. Trias-Berg- u.<br>Hügelland                     |
| Wuchsbezirk                     | Bramwald-Brackenberg                       | Westlicher u. Südwest-<br>licher Harzrand       | Göttinger Wald  |
| Vorherrschende Waldgesellschaft | Luzulo-Fagetum                             | Luzulo-Fagetum,<br>Galio-Fagetum                | Hordelymo-Fagetum,<br>Carici-Fagetum,<br>Fraxino-Aceretum |
| Altersspanne Oberstand          | 140-180                                    | 120-160   | 120-160   |
| Jahr d. Erstaufnahme            | 1994                                       | 1988  | 1992  |
| Jahr d. Zweitaufnahme           | 2007                                       | 1998  | 2002  |
| Kernfläche 1                    |  |   |   |
| Lage                            | Plateau                                    | Südhang   | Plateau   |
| Größe (m)                       | 100 x 100                                  | 50 x 150  | 100 x 100   |
| Eingerichtet (Jahr)             | 1992                                       | 1988  | 1990  |
| n Aufnahmeflächen               | 19   | 75  | 51  |
| Waldgesellschaft                | Luzulo-Fagetum                             | Galio-Fagetum, z.T.<br>Fraxino-Aceretum         | Hordelymo-Fagetum   |
| Kernfläche 2                    |  |   |   |
| Lage                            | Nordhang                                   | Westhang  | Südosthang  |
| Größe (m)                       | 100 x 100                                  | 50 x 150  | 60 x 160  |
| Eingerichtet (Jahr)             | 1992                                       | 1988  | 1990  |
| n Aufnahmeflächen               | 19   | 75  | 44  |
| Waldgesellschaft                | Luzulo-Fagetum                             | Luzulo-Fagetum, z.T.<br>Galio-Fagetum           | Hordelymo-Fagetum   |

allen drei Naturwäldern identisch. Die Nomenklatur der Gefäßpflanzen richtet sich nach WISKIRCHEN & HAEUPLER (1998).

Statistische Analysen wurden unter SAS 9.0 durchgeführt. Prüfungen auf Normalverteilung der Daten erfolgten über die Kolmogorov-D-Statistik mit der für den  $\alpha$ -Fehler üblichen Irrtumswahrscheinlichkeit von 0,05. Im Falle der Artenzahlen und Deckungsgrade an den Gitternetzpunkten im Totenberg fiel bei

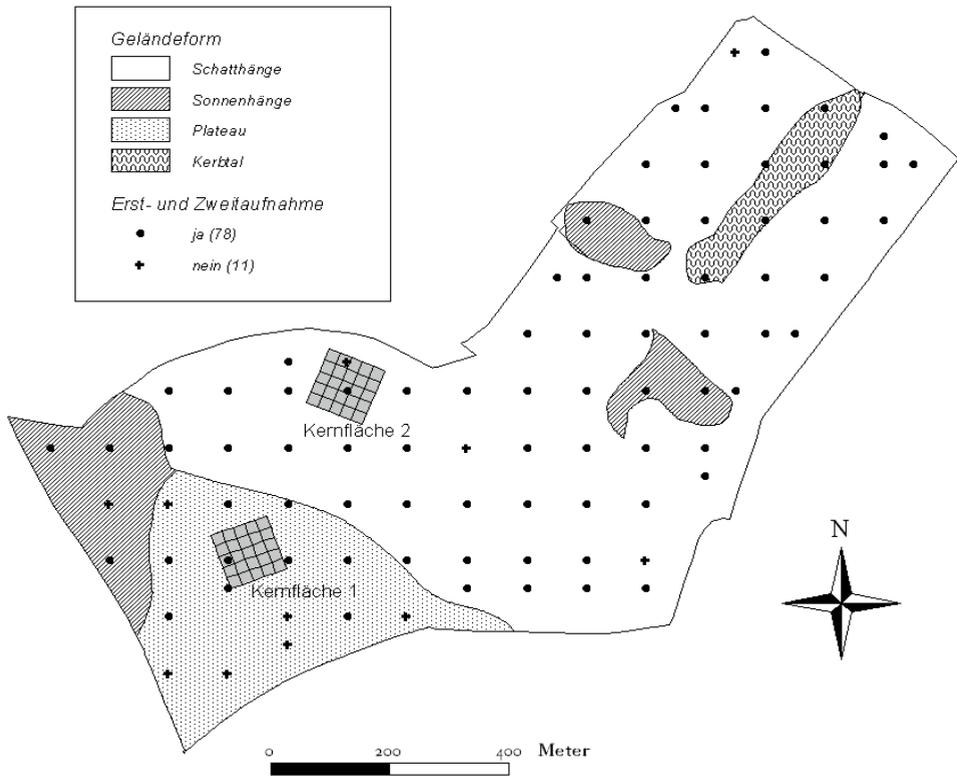


Abb. 1 Räumliche Lage und Geländezuordnung der 89 Gitternetzpunkte und der beiden Kernflächen im NW Totenberg.

Fig.1 Spatial location and classification of sites of the 89 grid dots and both core areas in Totenberg strict forest reserve.

Sichtung der Daten auf, dass z. T. erhebliche Ausreißer starke Verzerrungen der Mittelwerte bewirken. In diesen Fällen erfolgte die graphische Darstellung der Mediane mit den 0,25- und 0,75-Quartilen als Streuungsmaße. Als Prüfstatistik für multiple Vergleiche diente der Kruskal-Wallis-H-Test zum Signifikanzniveau 0,05. Eine Ordination für die Krautschichtvegetation wurde mit der Software PC Ord 5.0 (MC CUNE & MEFFORD 1999) vorgenommen. Die Transformation der Vegetationsdaten erfolgte nach der Formel  $y = \log(x+1)$ . Aufgrund des nicht-linearen Zusammenhangs in der jeweiligen Aufnahme-Artenmatrix wurde eine DCA (Detrended Correspondence Analysis, HILL & GAUCH 1980) angewendet.

Die Berechnung der ökologischen Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001), der Waldgefäßpflanzenanteile nach SCHMIDT et al. (2003) sowie der Diversitätsmaße Shannon-Index und Evenness (MAGURAN 2004) wurden mit einem speziell für Vegetationsdaten an der Abteilung für Waldbau der Universität Göttingen entwickeltem, datenbankbasiertem Auswertungsprogramm (FRIDOLINO, unveröff.) durchgeführt.

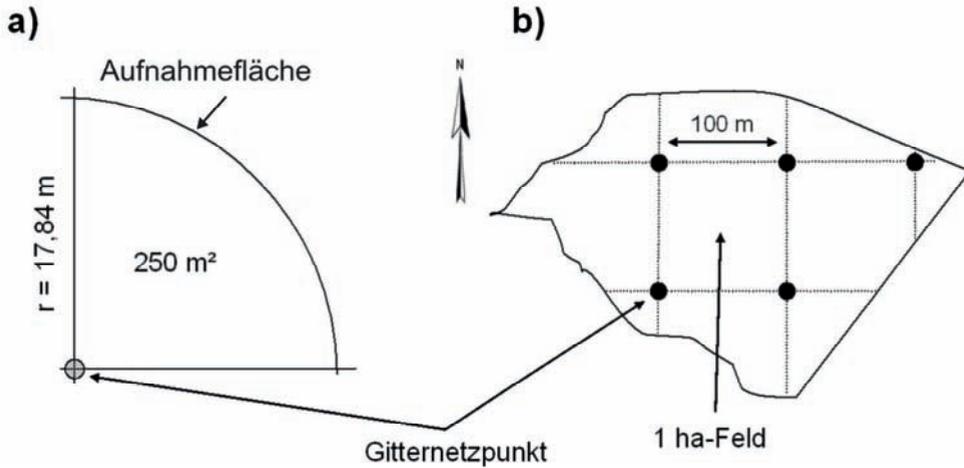


Abb. 2 Flächenkonzepte bei den Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten (a) und der floristischen Aufnahmen (b). Die Vegetationsaufnahmeflächen liegen an den Gitternetzpunkten, und zwar als von dort nach NE ausgehende Viertel eines 0,1 ha-Kreises.

Fig. 2 Design of concepts for vegetation sampling at the grid dots (a) and floristic assessment (b). Vegetation sample plot is located at the NE quarter of the 0.1 ha circle around the grid dots.

## 4 Ergebnisse

### 4.1 Arteninventar im NW Totenberg

Sowohl auf den Randfeldern als auch auf den 1 ha-Feldern zeigt das Aufnahmekollektiv im Untersuchungszeitraum einen deutlichen Rückgang an Krautschichtarten (Abb. 3). So sind im ersten Aufnahmejahr (1993) in der Mehrzahl der 1 ha-Flächen noch 35 bis 45 Arten vorhanden, während es 2007 bei Vernachlässigung der Ausreißer nur noch maximal 25 sind. Zudem zeigt die Abnahme der Wertestreuung, dass sich die Flächen hinsichtlich der Artenzahl angleichen. Nicht ganz so markant verhält sich der rückläufige Trend auf den Randfeldern. Hier sind es die eher uneinheitlichen und variableren ökologischen Gegebenheiten exponierter Stellen, die im Jahr der Zweitaufnahmen breitere Wertestreuungen zwischen den Flächen und teilweise höhere Artenzahlen bewirken.

Die Entwicklung der ökologischen Zeigerwerte zeigt zwischen Randflächen und 1 ha-Flächen keine auffälligen Unterschiede (Abb. 4). Im Vergleich zum Ausgangsjahr weisen die mittleren F- und N-Zahlen zwar statistisch signifikante Änderungen auf, angesichts der minimalen Zu- bzw. Abnahmen haben diese aber kaum ökologische Relevanz. In beiden Jahren deutet das Arteninventar auf mittelfeuchte bis feuchte, mäßig stickstoffreiche Standorte hin. Während bei der R-Zahl kein Unterschied erkennbar ist, zeigt die L-Zahl mit Rückgängen um knapp eine Einheit den deutlichsten Trend. Auf höhere Beleuchtungsstärken angewiesene Arten zeigen eine eindeutige Reaktion. Für Wald und Offenland gleichermaßen typische Arten (Artengruppe 2.1) wie *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *Dryopteris dilatata*, *Juncus effusus* und *Luzula luzuloides* bilden in beiden Aufnahmejahren den größten Anteil am Arteninventar, jedoch nimmt dieser im zeitlichen Verlauf auf 40–45 % ab und gleicht sich vor allem auf den 1 ha-Feldern dem Anteil der Arten des geschlossenen Waldes (Artengruppe 1.1) an. Zu der letztgenannten Gruppe zählen *Carex remota*, *Festuca altissima*, *Gymnocarpium dryopteris* und *Oxalis acetosella*. Diese zeigen gemeinsam mit den Arten der Baumschicht, hier fast ausschließlich *Fagus sylvatica*, im Vergleichszeitraum deutliche Anteilserhöhungen. Auch unter Berücksichtigung der Rückgänge bei Arten mit Verbrei-

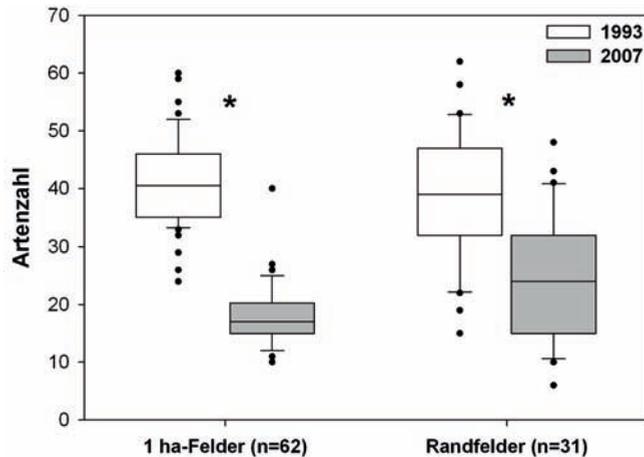


Abb. 3 Zeitliche Veränderung der Artenzahlen in der Krautschicht in den 1 ha- und den Randfeldern. Signifikanzen sind durch \* hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ).

Fig. 3 Temporal change in field layer's species number at the 1 ha- and the edge fields. Significant values are marked with \* (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ).

tungsschwerpunkt an Waldwegen und Verlichtungen (z. B. *Cardamine flexuosa*, *Digitalis purpurea*) und Offenlandarten (*Agrostis stolonifera*, *Carex pallescens*, *Juncus conglomeratus*, *Stellaria media*) lässt sich eine Verschiebung der Artenzusammensetzung in Richtung ungestörter Verhältnisse klar erkennen.

#### 4.2 Vegetationsentwicklung im NW Totenberg

In allen Untersuchungseinheiten liegt die Baumschichtüberschirmung bei 70-90 % Deckungsgrad mit tendenziell höheren Werten für 2007 (Abb. 5). Bei der Gruppe mit dem größten Stichprobenumfang an den Schatthängen sowie dem Gesamtkollektiv ist die Zunahme auch statistisch absicherbar. Hinweise auf Störungseinwirkungen wie z. B. Windwurf oder krankheitsbedingte Ausfälle, die eine merkliche Reduktion der Überschirmungen zur Folge haben, lassen sich nicht erkennen. Vielmehr hat der Deckungsgrad der Baumschicht durch Kronenradialzuwächse der Buche von 1994 bis 2007 zugenommen.

Zugenommen hat auch die fast ausschließlich von Buchenverjüngung gebildete Strauchschicht. Statistisch lässt sich dies an den Sonnen- und Schatthängen sowie beim Gesamtkollektiv absichern. Über alle Stichprobenpunkte betrachtet liegt der Modalwert 13 Jahre nach der Erstaufnahme bei 40 % Deckungsgrad und hat sich in dieser Zeit somit mehr als vervierfacht. In der Werteverteilung der Erstaufnahmen von 1994 haben drei Viertel der Flächen Strauchschichtüberschirmungen von maximal 20 %, die Hälfte sogar nur Deckungen von höchstens 8 %. Im Vergleichsjahr 2007 hingegen liegt die Hälfte der Flächen bereits in einem Bereich von 40-60 % Deckung, in 75 % der Aufnahmen beträgt die Deckung über 20 %. Die flächenbezogenen Überschirmungsprozente durch die Strauchschicht nehmen infolge erheblicher Wertestreuungen einheitenübergreifend sehr unterschiedliche Größenordnungen an und veranschaulichen somit die heterogenen Verhältnisse in der Verjüngung. Diese Streuung hat sich von 1994 bis 2007 in allen Standorteinheiten weiter erhöht, was die intensive horizontale und vertikale Strukturdynamik des Buchen-nachwuchses verdeutlicht.

Im Vergleich dazu fand in der Krautschicht eine deutlich ausgeprägte Reduktion und Vereinheitlichung der Deckungsgrade statt. Gegenüber den Erstaufnahmen 1994 erreichten in allen Standorteinheiten im Jahr 2007 die Deckungsgrade mit etwa 10 % nur noch rund ein Fünftel der Ausgangswerte und zeigen

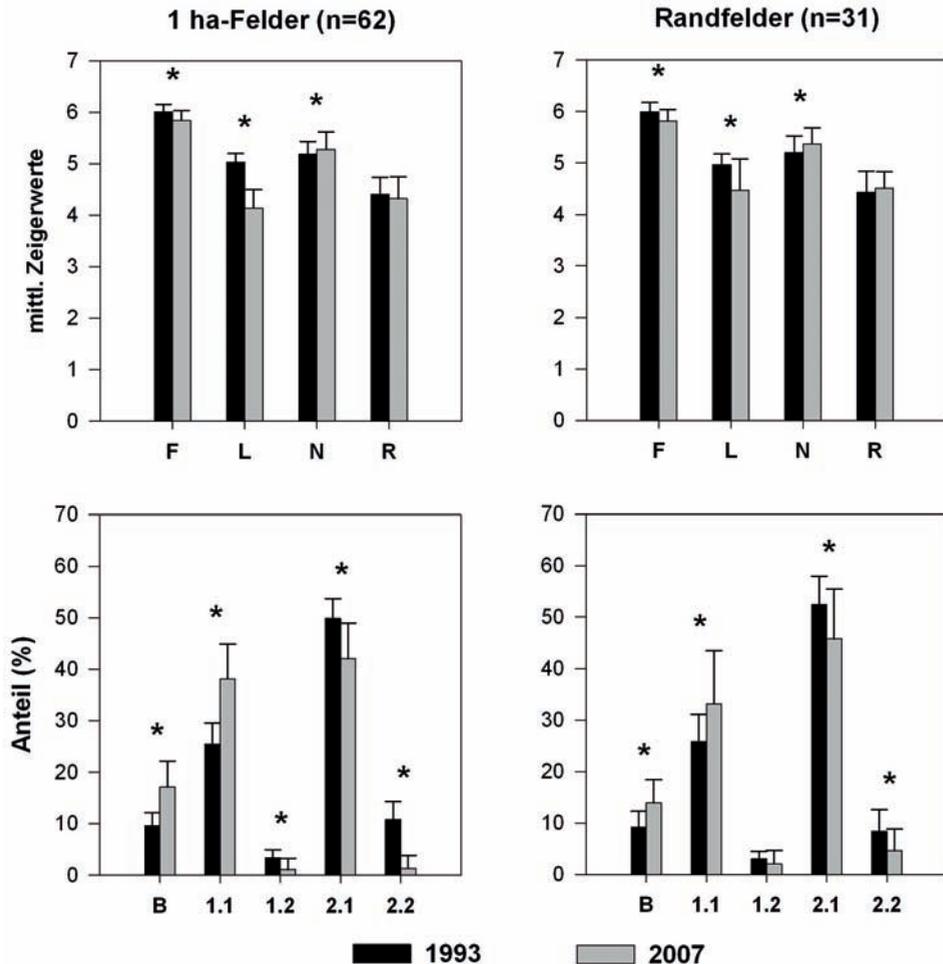


Abb. 4 Zeitliche Veränderung der mittleren Ellenberg-Zeigerwerte und der mittleren Anteile der Waldarten in den 1 ha- und den Randfeldern. Ergebnisse der floristischen Aufnahmen.

Signifikanzen sind durch \* hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ). L = Lichtzahl; N = Nährstoffzahl; F = Feuchtezahl; R = Reaktionszahl. B: Arten der Baumschicht; 1.1: vorwiegend in geschlossenem Wald; 1.2: vorwiegend an Waldrändern und Verlichtungen; 2.1: im Wald und im Offenland; 2.2: auch im Wald, aber Schwerpunkt im Offenland.

Fig. 4 Temporal changes of mean Ellenberg's indicator values and mean percentages of typical forest species at the 1 ha- and the edge fields. Results of floristic assessment.

Significant values are marked with \* (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ). L = light-value; N = nutrition-value; F = moisture-value; R = reaction-value. B: tree layer species; 1.1: predominantly growing in closed forests; 1.2: predominantly growing at forest edges and in gaps; 2.1: growing in forests and as well in open landscape; 2.2: growing in forests but predominantly in open landscape.

gegenüber diesen nur noch geringe Streuungen. Deckungsgrade mit über 40 %, die in den Erstaufnahmen noch häufig notiert wurden, traten 2007 nicht mehr auf. Signifikante Unterschiede zwischen den Standorten auf die Entwicklung der Deckungsgrade von Baum-, Strauch- und Krautschicht konnten in keinem der beiden Aufnahmejahre festgestellt werden.

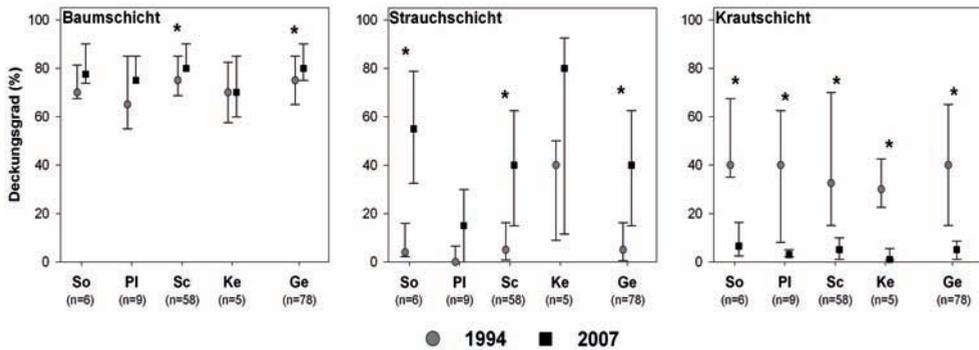


Abb. 5 Veränderungen der Deckungsgrade der Aufnahmeschichten an den Gitternetzpunkten. Darstellung der Mediane sowie der 0,25- und 0,75-Quartile als Streuungsmaße.

So = Sonnenhänge; Pl = Plateau; Sc = Schatthänge; Ke = Kerbtal; Ge = Gesamt. Signifikanzen durch \* hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ).

Fig. 5 Changes in vegetation layer's percentage of coverage at the grid dots. Illustration of median values plus 0,25- and 0,75- percentiles as degrees of dispersion.

So = sun exposed slope; Pl = plateau; Sc = shade exposed slope; Ke = V-shaped valley; Ge = total. Significant values are marked with \* (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ).

Ein nahezu identisches Bild ergibt sich bei den Artenzahlen (Abb. 6). Wenige Jahre nach Aufgabe der forstlichen Nutzung fanden sich auf den 250 m<sup>2</sup> großen Aufnahmeflächen 15 bis 25 Arten in der Krautschicht. Statistisch gesicherte Unterschiede zwischen den ausgeschiedenen Standorttypen gibt es nicht, wengleich an den lichtbegünstigten Sonnenhängen tendenziell mehr Arten auftraten als im schattigen Kerbtal. Bei den Zweitaufnahmen 13 Jahre später fanden sich nur noch vier bis neun Arten/250 m<sup>2</sup>. Während das Gesamtkollektiv 1994 noch auf der Hälfte der Flächen mehr als 17 Arten aufwies, kamen 2007 in 75 % der Stichproben maximal neun Arten vor.

Abb. 7 beschreibt anschaulich die rapide Deckungsgrad- und Artenabnahme der Krautschicht für jeden Gitternetzpunkt der Stichprobengesamtheit. Auf allen 78 Flächen ist ein Artenrückgang zu erkennen, was durch die Lage der Punkte unterhalb der Geraden  $x = y$  belegt wird. Die Punkte unterhalb der Geraden  $y = 0,25x$  verdeutlichen, dass in rund einem Drittel der Beobachtungen die Artenzahl nur noch maximal ein Viertel des Ausgangswertes beträgt, auf weiteren 28 Flächen halbiert sich die Artenzahl. Bei den Deckungsgraden zeigt eine Fläche eine minimale Zunahme, während – bis auf zwei Ausnahmen – alle übrigen Flächen mindestens einen Rückgang um die Hälfte aufweisen. Für den überwiegenden Anteil sind Abnahmen auf weniger als ein Viertel der Referenzwerte von 1994 festzustellen.

Die Ergebnisse für die quantitativen Berechnungen der mittleren Zeigerwerte zeigen im Vergleich mit den Resultaten beim Arteninventar kaum Unterschiede (Abb. 8). Zwar muss man aus methodischer Sicht von einem signifikanten Rückgang der F-Zahlen in drei Standortstypen ausgehen, allerdings stellt sich dabei erneut die Frage nach der ökologischen Relevanz, da die Unterschiede der Mittelwerte weniger als 0,5 betragen. Im Wesentlichen prägen Frischezeiger der mittelfeuchten Böden die Vegetationszusammensetzung. Bei den R- und N-Zahlen ergeben sich ebenfalls keine eindeutigen Veränderungen. Lediglich die L-Zahl unterliegt einer klar erkennbaren Abnahme um etwa eine Einheit. Entsprechend den Definitionen der einzelnen Zeigerwertstufen gewinnen im zeitlichen Verlauf vor allem Schattenpflanzen deutlich an Dominanz.

Bei Betrachtung des Waldartenspektrums ist eine Zunahme der Baumschichtarten festzustellen, was ausschließlich auf die hohe Präsenz der Buche in der Verjüngung zurückzuführen ist. Die Gruppe der vorwiegend an geschlossenen Wald gebundenen Arten zeigt auf keinem der vier Standorte eine eindeutige

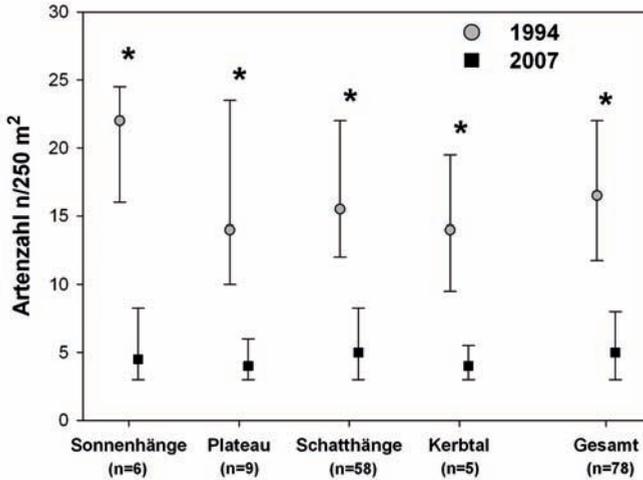


Abb. 6 Veränderungen der Artenzahlen in der Krautschicht an den Gitternetzpunkten. Darstellung der Mediane sowie der 0,25- und 0,75-Quantile als Streuungsmaße. Signifikanzen durch \* hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ).

Fig. 6 Changes in herb layer's species richness at the grid dots. Illustration of median values plus 0,25- and 0,75-percentiles as degrees of dispersion. Significant values are marked with \* (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ).

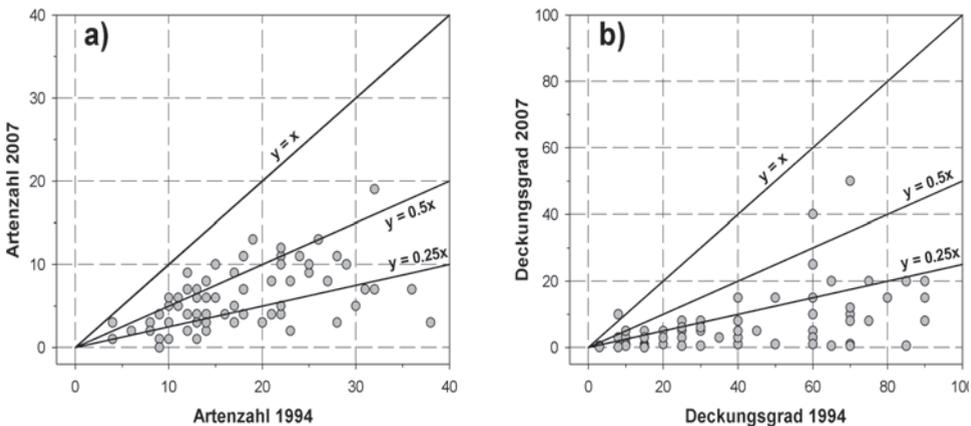


Abb. 7 Gegenüberstellung von Artenzahl (a) und Deckungsgrad (b) als Wertepaare beider Aufnahmejahre. Die Gerade  $y = x$  teilt die Diagrammfläche in einen Zunahme- und einen Abnahmebereich.

Fig. 7 Comparison of the number of species (a) and percent of coverage (b) as pairs of variates in both years. The line  $x = y$  divides the diagram into a decrease area and an increase area.

Entwicklung, obwohl beim Arteninventar eine klare Zunahme gegenüber den Erstaufnahmen festgestellt werden konnte. Während auf den drei Standorten mit geringem Stichprobenumfang zumindest aus statistischer Sicht keine Rückgänge in der anteilmäßig stark vertretenen Artengruppe 2.1 (Wald- und Offenlandarten) festzustellen sind, so ergibt sich bei den Schatthängen eine deutlich erkennbare Reduzierung um

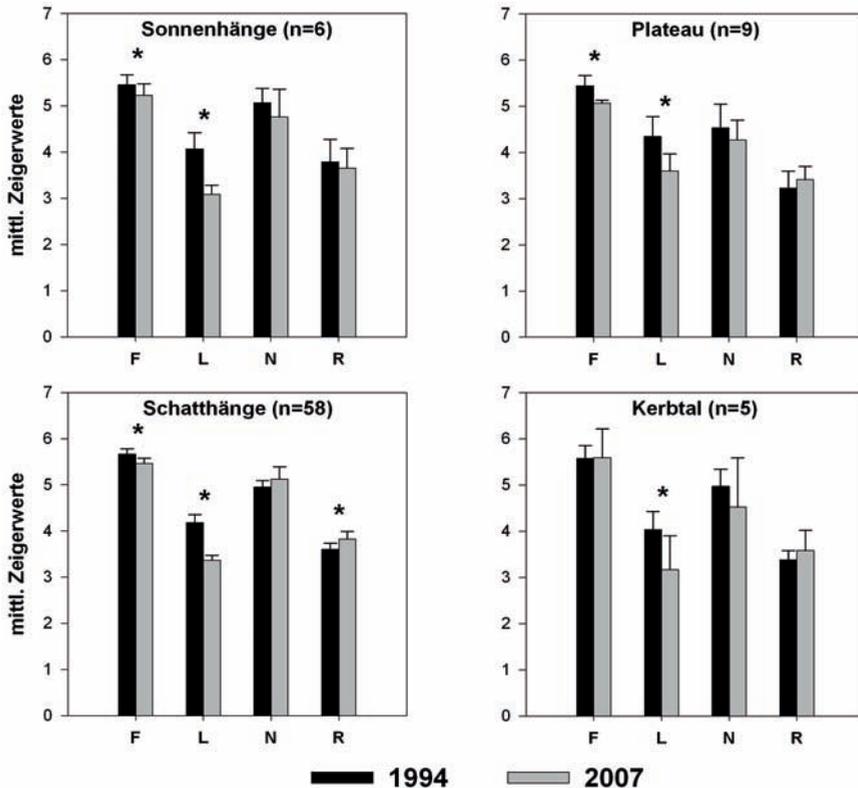


Abb. 8 Veränderungen der quantitativen Ellenberg-Zeigerwerte an den Gitternetzpunkten. Darstellung der Mittelwerte und Standardabweichungen. Signifikanzen durch \* hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ). L = Lichtzahl; N = Nährstoffzahl; F = Feuchtezahl; R = Reaktionszahl.

Fig: 8 Quantitative changes of mean Ellenberg's indicator values. Illustration of mean values and standard deviations. Significant values are marked with \* (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ). L = light-value; N = nutrition-value; F = moisture-value; R = reaction-value.

etwa 10 Prozentpunkte (Abb. 9). Die beschriebenen Verschiebungen der Waldartenanteile müssen in Verbindung mit den auf allen Flächen des Untersuchungskollektivs erfolgten Artenzahlabnahmen betrachtet werden (Abb. 7). Daraus ergibt sich, dass die Anteilsveränderungen ausschließlich aus den unterschiedlich stark ausgeprägten Rückgängen der beteiligten Arten, nicht aber aus Neuetablierungen resultieren.

Im Ordinationsdiagramm (Abb. 10) sind die einzelnen Vegetationsaufnahmen als Punkte dargestellt, die Anordnung im Koordinatensystem erfolgt nach floristischer Ähnlichkeit. So sind insbesondere im Bereich des Achsenursprungs Überlappungen der Aufnahmen aus beiden Aufnahmejahren zu beobachten, die sich folglich floristisch nicht deutlich voneinander abgrenzen. Dennoch lässt sich entlang der 1. Achse eine zunehmende Differenzierung älterer und aktueller Aufnahmen erkennen. So konzentrieren sich die Flächen der Erstaufnahmen überwiegend im ersten und zweiten, die Zweitaufnahmen hingegen mehrheitlich im dritten und vierten Quadranten. Durch Korrelation der Achsen mit den Vegetationsdaten können die Arten erkannt werden, die eine Differenzierung am besten beschreiben. Dies sind *Carex remota* ( $r^2 = 0,38$ ), *Oxalis acetosella* ( $r^2 = 0,37$ ), *Juncus effusus* ( $r^2 = 0,35$ ) und *Rubus idaeus* ( $r^2 = 0,37$ ), die bei den Erstaufnahmen 1994 deutlich stärker vertreten waren als 2007, wie auch die Entwicklung der Stetigkeiten und mittleren Deckungsgrade ausgewählter Arten in Tab. 2 zeigt. Die Buche dominiert eindeutig die Baum-

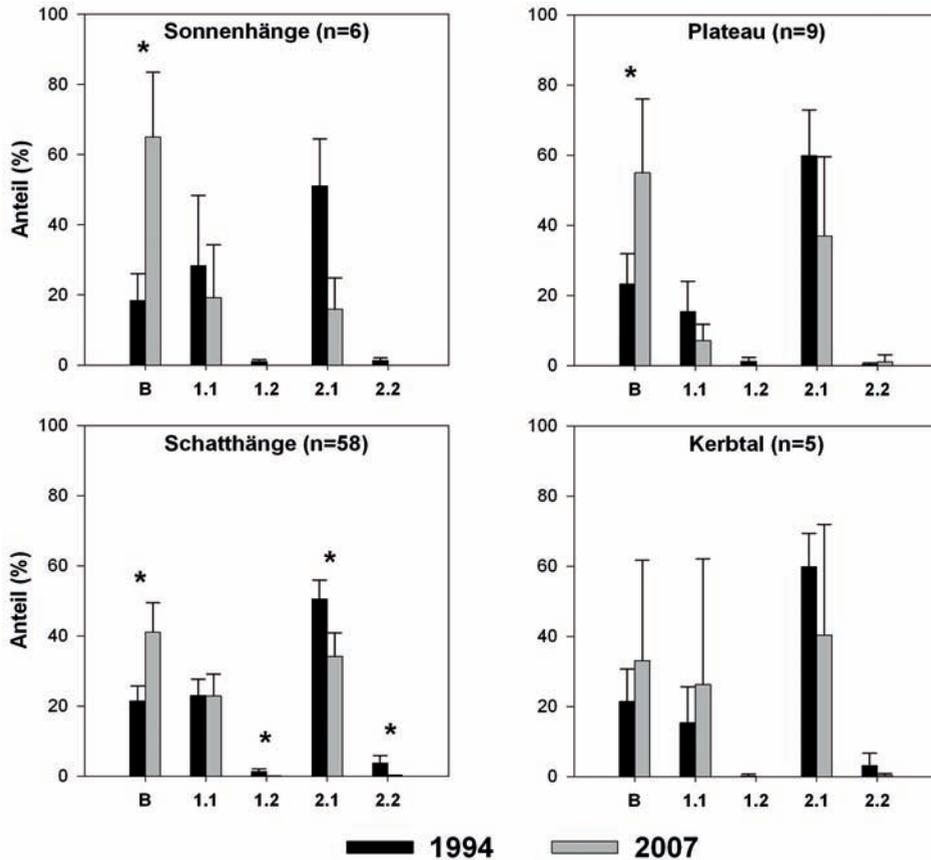


Abb. 9 Veränderungen der quantitativen Waldartenanteile. Darstellung der Mittelwerte und Standardabweichungen. Signifikanzen durch \* hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ).

B: Arten der Baumschicht; 1.1: vorwiegend in geschlossenem Wald; 1.2: vorwiegend an Waldrändern und Verlichtungen; 2.1: im Wald und im Offenland; 2.2: auch im Wald aber Schwerpunkt im Offenland.

Fig. 9 Changes in percentage of typical forest species. Illustration of mean values and standard deviations. Significant values are marked with \* (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ).

B: tree layer species; 1.1: predominantly growing in closed forests; 1.2: predominantly growing at forest edges and in gaps; 2.1: growing in forests and as well in open landscape; 2.2: growing in forests but predominantly in open landscape.

und Strauchschicht. In der Krautschicht sind 2007 mit Ausnahme von *Festuca altissima* alle übrigen Arten gegenüber 1994 signifikant zurückgegangen.

#### 4.3 Die Vegetationsentwicklung der NW Totenberg, Staufenberg und Hünstollen im Vergleich

Die vegetationsökologische Stellung und die Dynamik der Vegetation auf den jeweils zwei Kernflächen der drei NW Totenberg, Staufenberg und Hünstollen sind als Ordination (DCA) in Abb. 11 dargestellt.

Die Anordnung entlang der 1. Achse zeigt die standörtliche Abgrenzung der drei Naturwälder entsprechend ihrer Basen- und Nährstoffversorgung. Mit der N-Zahl ( $r = -0,91$ ) und der R- Zahl ( $r = -0,84$ )

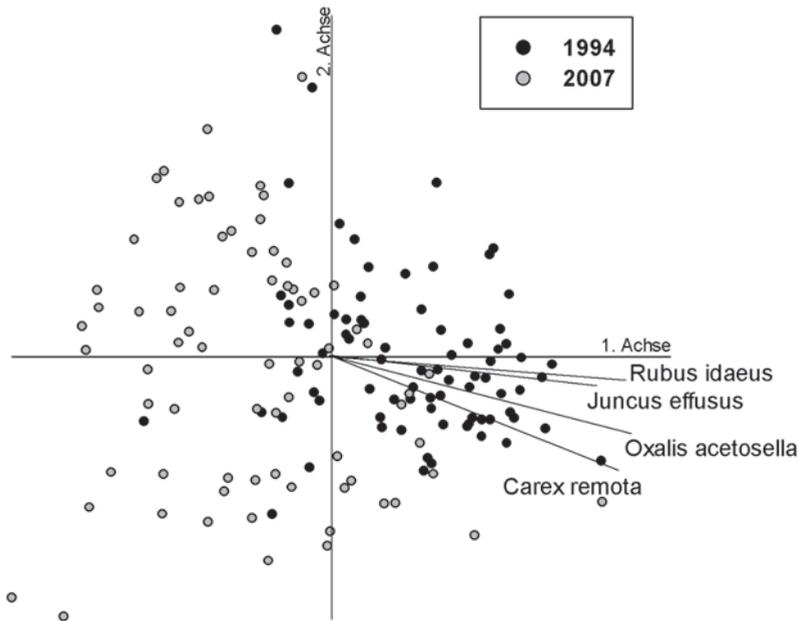


Abb. 10 DCA der Vegetationsaufnahmen an den Gitternetzpunkten. 1. Achse  $r^2 = 0,24$ , 2. Achse  $r^2 = 0,16$ . Ein Bi-Plot wurde durch Korrelation der Artenmatrix mit den Achsen der Ordination erstellt ( $r^2 > 0,35$ ).

Fig. 10 Ordination-diagram (DCA) of the vegetation sampling at the grid dots. Axis 1  $r^2 = 0,24$ , Axis 2  $r^2 = 0,16$ . Threshold for species being correlated with the first axis:  $r^2 > 0,35$ .

wird der Gradient von den gut versorgten Standorten im NW Hünstollen zum NW Totenberg mit eher nährstoffärmeren Bedingungen am besten beschrieben. Der NW Staufenberg nimmt dabei die Zwischenstellung ein. Da der Verlauf der 1. Achse auch durch die L-Zahl ( $r = 0,65$ ) erklärt werden kann, spiegeln sich in der Vegetation auch die Zunahme des Lichtangebots für die Krautschicht vom NW Hünstollen zum NW Totenberg wider. Während die beiden Kernflächen im NW Totenberg floristisch sehr ähnlich sind, gibt es größere Unterschiede zwischen den beiden Kernflächen im NW Staufenberg und vor allem im NW Hünstollen. Im NW Staufenberg zeigt die Kernfläche 2 am Westhang mit dem Luzulo-Fagetum als prägender Waldgesellschaft eine hohe Ähnlichkeit mit den Kernflächen des NW Totenberg. Kernfläche 1 am Südhang, die im oberen Teil z. T. stark vom Diabas geprägte artenreiche Buchen-Edellaubmischwälder trägt, hat dagegen mehr Gemeinsamkeiten zu den Kernflächen des NW Hünstollen. Beim NW Hünstollen selbst gruppieren sich die beiden Flächen entlang der 2. Achse. Kernfläche 1 liegt im offenen Plateaubereich, Kernfläche 2 hingegen am schattigeren Südosthang (Tab. 1).

Zwischen Erst- und Zweitaufnahmen zeigen sich die vegetationskundlichen Veränderungen im NW Hünstollen und Totenberg hauptsächlich durch Verschiebungen entlang der 2. Achse und kennzeichnen die lichtärmeren Verhältnisse bei den Zweitaufnahmen. Dagegen belegen die geringen Verschiebungen für den NW Staufenberg, dass es hier zwischen 1988 und 1998 kaum zu floristisch-vegetationskundlichen Veränderungen auf den Kernflächen gekommen ist.

Die mittlere Baumschichtüberschirmung stieg im Hünstollen in beiden Kernflächen deutlich auf knapp 90 % an und liegt damit in der gleichen Größenordnung wie im Totenberg (Tab. 3). Im Staufenberg hat dagegen der Deckungsgrad der Baumschicht eher abgenommen. Trotzdem hat sich dort eine Strauchschicht kaum (Kernfläche 1) oder nur schwach (Kernfläche 2) entwickelt. Im Vergleich dazu hat im Totenberg die

Tab. 2 Vegetationsveränderung auf Artebene an den Gitternetzpunkten (n = 78). Angegeben sind Stetigkeit (St) und der Mittelwert des Deckungsgrades (Dg) in Prozent. Dargestellt sind die Arten, die mindestens in einem Jahr die Stetigkeit von 20 % oder einen mittleren Deckungsgrad von mindestens 1 % erreichen. Prüfung der Signifikanzen über den Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest ( $p < 0,05$ ). Hervorhebung signifikant höherer Werte durch Fettdruck.

Table 2 Changes in species composition at the grid dots (n = 78). The indicated species show at least a constancy of 20 % or reach coverages of 1 % in one of the two sampled years. Significant higher values are indicated in bold (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ).

|                                | 1994   |            | 2007   |             | p                |
|--------------------------------|--------|------------|--------|-------------|------------------|
|                                | St (%) | Dg (%)     | St (%) | Dg (%)      |                  |
| <b>Baumschicht</b>             |        |            |        |             |                  |
| <i>Fagus sylvatica</i>         | 99     | 64,7       | 100    | <b>75,1</b> | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Picea abies</i>             | 9      | 1,4        | 8      | 0,7         | 0,06             |
| <i>Quercus petraea</i>         | 13     | 2,0        | 9      | 2,0         | 0,82             |
| <b>Strauchschicht</b>          |        |            |        |             |                  |
| <i>Fagus sylvatica</i>         | 63     | 10,5       | 94     | <b>39,6</b> | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Rubus idaeus</i>            | 33     | <b>3,2</b> | 0      | 0           | <b>&lt; 0,01</b> |
| <b>Krautschicht</b>            |        |            |        |             |                  |
| <i>Agrostis capillaris</i>     | 41     | <b>0,6</b> | 1      | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Athyrium filix-femina</i>   | 82     | <b>0,5</b> | 18     | 0,1         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Calamagrostis epigejos</i>  | 41     | <b>0,7</b> | 0      | 0           | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Cardamine flexuosa</i>      | 42     | <b>0,6</b> | 1      | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Carex pilulifera</i>        | 63     | <b>0,3</b> | 4      | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Carex remota</i>            | 85     | <b>3,3</b> | 53     | 0,8         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Carex sylvatica</i>         | 28     | <b>0,2</b> | 9      | 0,2         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Deschampsia flexuosa</i>    | 41     | <b>0,8</b> | 5      | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Dryopteris carthusiana</i>  | 85     | <b>0,7</b> | 59     | 0,4         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Dryopteris dilatata</i>     | 74     | <b>1,9</b> | 42     | 0,8         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Epilobium angustifolium</i> | 42     | <b>0,2</b> | 0      | 0           | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Fagus sylvatica</i>         | 100    | <b>4,6</b> | 95     | 2,4         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Festuca altissima</i>       | 23     | 0,4        | 28     | 0,6         | 0,57             |
| <i>Gymnocarpium dryopteris</i> | 64     | <b>1,8</b> | 24     | 0,3         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Juncus conglomeratus</i>    | 24     | <b>0,1</b> | 0      | 0           | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Juncus effusus</i>          | 83     | <b>1,0</b> | 13     | 0,1         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Luzula luzuloides</i>       | 96     | <b>5,2</b> | 64     | 1,0         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Milium effusum</i>          | 41     | <b>0,8</b> | 14     | 0,1         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Moehringia trinervia</i>    | 24     | <b>0,1</b> | 0      | 0           | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Oxalis acetosella</i>       | 91     | <b>1,7</b> | 41     | 0,4         | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Picea abies</i>             | 49     | <b>0,2</b> | 9      | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Rubus idaeus</i>            | 71     | <b>3,4</b> | 3      | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |
| <i>Sorbus aucuparia</i>        | 38     | <b>0,1</b> | 18     | < 0,1       | <b>&lt; 0,01</b> |

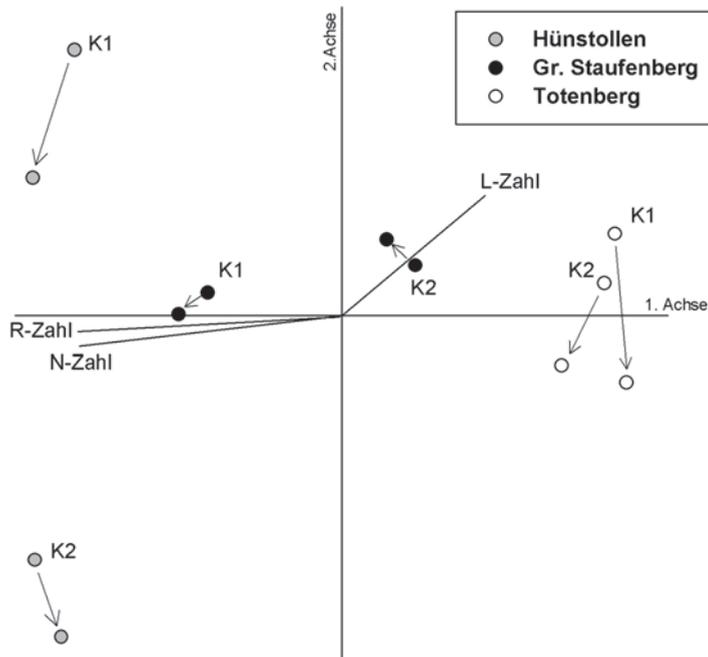


Abb. 11 DCA der Vegetationsaufnahmen der Kernflächen. Die Daten der 10 x 10 m Flächen in jeder Kernfläche wurden durch Mittelwertbildung der Deckungsgrade zu einer Aufnahme zusammengefasst.

1. Achse  $r^2 = 0,49$ , 2. Achse  $r^2 = 0,07$ . Ein Bi-Plot wurde durch Korrelation der Zeigerwerte mit den Achsen der Ordination erstellt ( $r^2 > 0,5$ ). K1 = Kernfläche 1, K2 = Kernfläche 2.

Fig. 11 Ordination-diagram (DCA) of the vegetation sampling in the core areas. The sampling data at each 10 x 10 m plot in every core area were summarized to one record by calculating mean values of coverage percentage. Axis 1  $r^2 = 0,49$ , axis 2  $r^2 = 0,07$ . Threshold for variables being correlated with the first axis:  $r^2 > 0,5$ . K1 = core area 1, K2 = core area 2.

Buchennaturverjüngung nach Einstellung der forstlichen Nutzung deutlich zugenommen. Im NW Hünstollen, wo bereits bei der Erstaufnahme auf beiden Kernflächen eine Strauchschicht gut ausgebildet war, gab es nach zehn Jahren auf der Plateau-Kernfläche eine weitere Zunahme des Jungwuchses, während am Südosthang keine Veränderung festzustellen war.

Im NW Totenberg halbieren sich die Artenzahlen in der Krautschicht von durchschnittlich 12 Arten/100 m<sup>2</sup> auf weniger als 6 Arten/100 m<sup>2</sup>. Auf Kernfläche 1 reduzierte sich der Deckungsgrad der Krautschicht auf ein Drittel, auf Kernfläche 2 auf ein Viertel des Ausgangswertes. Ähnliche Verschiebungen gelten auch für den NW Hünstollen, allerdings liegen sowohl die Artenzahlen als auch die Deckungsgrade entsprechend der besseren Basenversorgung des Standorts höher und die Abnahmen fallen gegenüber dem NW Totenberg geringer aus. Wiederum anders verhalten sich die Kernflächen im NW Staufenberg. Während in der artenärmeren Kernfläche 1 (Südhang) zwischen 1988 und 1998 keine Veränderungen im Deckungsgrad und der Artenzahl auftraten, nahm die Krautschicht auf Kernfläche 2 in zehn Jahren in der Deckung um rund 10 % zu, gleichzeitig ging die mittlere Artenzahl von 15 auf 11/100 m<sup>2</sup> zurück. Hier kann ein Zusammenhang zum Rückgang der Baumschichtdeckung vermutet werden. Der Shannon-Index weist in allen sechs Kernflächen auf eine Abnahme der Krautschicht-Diversität hin, für die Evenness gilt dies mit einer Ausnahme (NW Totenberg, Kernfläche 2) ebenfalls.

Tab. 3 Entwicklungen vegetationsökologischer Parameter in drei Buchen-Naturwäldern. Signifikante Änderungen im zeitlichen Verlauf sind durch Fettdruck der jeweils höheren Mittelwerte hervorgehoben (Wilcoxon-Vorzeichen-Rangtest,  $p < 0,05$ ).

Table 3 Development of vegetation-ecological parameters in three beech-dominated strict forest reserves. Significant higher mean values are indicated in bold (Wilcoxon-sign-rank,  $p < 0,05$ ).

| Kernfläche<br>Aufnahmejahr | Hünstollen  |             |             |             | Gr. Staufenberg |             |             |             | Totenberg   |             |             |             |
|----------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
|                            | 1           |             | 2           |             | 1               |             | 2           |             | 1           |             | 2           |             |
|                            | 1992        | 2002        | 1992        | 2002        | 1988            | 1998        | 1988        | 1998        | 1994        | 2007        | 1994        | 2007        |
| Deckungsgrade (%)          |             |             |             |             |                 |             |             |             |             |             |             |             |
| Baumschicht                | 67,2        | <b>88,4</b> | 69,4        | <b>87,1</b> | 82,4            | 77,7        | <b>74,9</b> | 68,3        | 86,2        | 91,1        | 71,6        | <b>86,1</b> |
| Strauchschicht             | 24,0        | <b>53,0</b> | 30,3        | 29,7        | <b>0,2</b>      | 0,0         | <b>9,2</b>  | 8,2         | 3,7         | <b>19,3</b> | 24,9        | <b>43,2</b> |
| Krautschicht               | <b>86,8</b> | 71,1        | <b>53,8</b> | 47,1        | 9,7             | 11,7        | 17,2        | <b>26,3</b> | 22,6        | 16,6        | <b>30,9</b> | 6,8         |
| Diversität Krautschicht    |             |             |             |             |                 |             |             |             |             |             |             |             |
| Artenzahl                  | <b>25,8</b> | 23,8        | <b>27,4</b> | 21,2        | 10,9            | 10,3        | <b>15,0</b> | 11,3        | <b>11,2</b> | 5,9         | <b>12,9</b> | 5,7         |
| Shannon-Index              | 1,9         | 1,8         | <b>2,2</b>  | 1,7         | <b>2,1</b>      | 1,9         | <b>2,2</b>  | 1,4         | <b>1,6</b>  | 1,0         | 1,8         | 1,3         |
| Evenness                   | 58,6        | 56,8        | <b>67,5</b> | 57,3        | <b>88,6</b>     | 82,1        | <b>81,3</b> | 58,9        | <b>68,3</b> | 54,6        | 72,4        | <b>80,5</b> |
| Zeigerwerte                |             |             |             |             |                 |             |             |             |             |             |             |             |
| L                          | 2,4         | <b>2,6</b>  | <b>3,2</b>  | 3,0         | 3,7             | 3,7         | <b>4,0</b>  | 3,6         | <b>4,0</b>  | 3,2         | <b>4,8</b>  | 3,3         |
| F                          | 5,5         | <b>5,6</b>  | <b>5,5</b>  | 5,4         | 5,4             | 5,4         | <b>5,3</b>  | 5,2         | <b>5,4</b>  | 5,1         | 5,7         | 5,7         |
| R                          | <b>7,3</b>  | 7,0         | 6,9         | <b>7,0</b>  | 6,4             | 6,4         | <b>4,4</b>  | 4,2         | 3,3         | 3,4         | 3,5         | <b>3,9</b>  |
| N                          | 7,0         | <b>7,4</b>  | 6,8         | 6,8         | <b>6,5</b>      | 6,3         | <b>6,2</b>  | 5,8         | 4,5         | <b>4,9</b>  | 5,5         | <b>6,0</b>  |
| Waldgefäßpflanzen (%)      |             |             |             |             |                 |             |             |             |             |             |             |             |
| B                          | 6,4         | <b>9,8</b>  | 14,5        | 10,0        | <b>40,6</b>     | 37,6        | 9,2         | 9,4         | 27,3        | 24,9        | 18,6        | <b>37,2</b> |
| 1.1                        | <b>78,1</b> | 67,8        | 59,3        | 57,9        | 43,4            | <b>50,5</b> | 46,6        | <b>64,7</b> | 12,4        | <b>24,8</b> | 15,8        | <b>27,5</b> |
| 1.2                        | 0,4         | 0,2         | 2,3         | 0,6         | 1,1             | 0,4         | <b>7,9</b>  | 1,5         | <b>1,8</b>  | 0,0         | 0,2         | 0,0         |
| 2.1                        | 13,7        | <b>22,1</b> | 22,1        | <b>31,4</b> | <b>9,6</b>      | 8,0         | <b>36,0</b> | 24,3        | 57,2        | 44,9        | <b>64,0</b> | 35,3        |
| 2.2                        | 0,1         | 0,2         | 0,7         | 0,2         | 0,0             | 0,0         | 0,1         | 0,0         | <b>1,3</b>  | 0,1         | <b>0,7</b>  | 0,0         |

Bei der L-Zahl fällt der Rückgang auf der Kernfläche 1 im NW Totenberg am höchsten aus. Am schwächsten ist er im NW Hünstollen ausgeprägt, wo bereits bei der Erstaufnahme sehr schattige Verhältnisse für die Bodenvegetation vorherrschten. Kaum Veränderungen und keine einheitlichen Trends gab es bei den mittleren R- und N-Zahlen. Sie kennzeichnen vor allem die standörtlich bedingten Unterschiede in der Basen- bzw. Stickstoffversorgung und geben keine Hinweise auf eine allgemeine Bodenversauerung oder Eutrophierung etwa durch atmosphärische Einträge. Ein signifikanter Anstieg der N-Zahl war im NW Totenberg besonders deutlich, der NW Staufenberg verhielt sich dagegen umgekehrt, während im NW Hünstollen kein einheitlicher Trend für beide Kernflächen gegeben war.

Sowohl im NW Hünstollen als auch im NW Staufenberg bilden Arten der geschlossenen Wälder (Artengruppe 1.1) den größten Anteil am Waldgefäßpflanzenspektrum, im NW Totenberg ist die dominierende Gruppe die der für Wald und Offenland typischen Arten (Artengruppe 2.1). Im NW Totenberg und im NW Staufenberg lassen sich einheitliche Entwicklungen in Form von Anteilszunahmen der Artengruppe 1.1 bei gleichzeitigen Rückgängen in der Artengruppe 2.1 erkennen. Im NW Hünstollen verläuft der Trend genau entgegengesetzt: es deuten sich Anteilsabnahmen bei den typischen Waldarten an bei gleichzeitiger deutlicher Zunahme, der Arten, die Wald und Offenland gleichermaßen besiedeln. Die Gehölzverjüngung

reagiert lediglich auf Kernfläche 2 im NW Totenberg mit einer starken Zunahme, in den übrigen Fällen sind keine gravierenden Veränderungen zu beobachten. Gleiches gilt für die Gruppen der Verlichtungszeiger der Waldwege bzw. Waldränder sowie der schwerpunktmäßig im Offenland vorkommenden Arten. Diese spielen aber in allen drei Naturwäldern nur eine geringe Rolle.

## 5 Diskussion

### 5.1 Methodik

Das Viertelkreissegment als Form der Aufnahme­fläche erwies sich als ungünstig. Zwar führt SCHMIDT (1995) an, dass damit eine enge Beziehung zur Dynamik des Baumbestandes gewährleistet ist, da dieser in niedersächsischen Naturwäldern in der Regel auf den 0.1 ha großen Probekreisen um den Gitternetzpunkt erfasst wird. Doch ist die exakte Bestimmung einer Viertelkreisfläche im Gelände bei sehr dichter und hoch anstehender Gehölzverjüngung nur näherungsweise realisierbar, da eine genaue Markierung eines Kreisbogenverlaufs nicht einfach zu erreichen ist. Quadratische Probeflächen besitzen demgegenüber den Vorteil, dass sie mit deutlich geringerem Aufwand eingemessen und in einer geraden Aufnahme­fläche Arten eindeutig zugeordnet bzw. ausgegrenzt werden können.

STÜSSI hat bereits 1970 bei der Auswertung von Dauerflächenuntersuchungen im Schweizer Nationalpark ausführlich dargelegt, dass die Deckungsgrad-Schätzung für die quantitative Bewertung von Arten die tragfähigste Grundlage darstellt und ausreichend genaue und ergiebige Folgerungen für die quantitative Sukzessionsanalyse liefert. Metrische Aufnahmeverfahren wie z. B. die Punktmethode sind meistens deutlich zeitaufwendiger und kaum großflächig einsetzbar (VITTOZ & GUIBAN 2007). Gleichzeitig ist die möglichst genaue Schätzung des Deckungsgrades von der Erfahrung, dem Abwägen und Ermessen des jeweiligen Bearbeiters abhängig, wobei die in der Pflanzensoziologie üblichen Klassen-Schätzskalen, wie z. B. die Braun-Blanquet-Skala, sich bei vielen Sukzessionsuntersuchungen als zu wenig differenziert erwiesen haben (SCHMIDT 1981, DIERSCHKE 1994). Schätzungen des Deckungsgrades direkt in Prozent bieten zwar eine genauere Erfassung von Vegetationsveränderungen, lösen aber nicht das grundsätzliche methodische Problem bezüglich der Reproduzierbarkeit der Daten (HELM & MEAD 2004). Die höchsten Schätzgenauigkeiten ergeben sich, wenn Aufnahmen und deren Wiederholungen von der gleichen Person durchgeführt werden. Vor allem bei sehr großflächigen oder langfristig angelegten Studien in Form mehrjähriger Dauerbeobachtungen wie in der Naturwaldforschung werden immer unterschiedliche Personen an der Datenerhebung beteiligt sein. Für die vorliegende Auswertung wurden die Daten von insgesamt sechs verschiedenen Personen erhoben. Den Grenzen der Schätzgenauigkeit im Gelände wurde dadurch Rechnung getragen, dass die direkte Schätzung des Deckungsgrades bis 5 % in 1 %-Stufen, darüber nur in 5–10 %-Stufen erfolgte (SCHMIDT 1981, 1995).

### 5.2 Vegetations- und Florendynamik im NW Totenberg

Nach dem Ausbleiben der forstlichen Nutzung haben sich gravierende Veränderungen in der Vegetationszusammensetzung ergeben. Auf den 1 ha-Flächen ist die mittlere Artenzahl von 41 auf 18 zurückgegangen und liegt damit nun in der gleichen Größenordnung wie im standörtlich vergleichbaren NW Limker Strang, der bereits seit 1972 aus der Bewirtschaftung genommen wurde (SCHMIDT 1999). Nach HÄRDITTE et al. (2001) korreliert in bodensauren Buchenwäldern der Artenreichtum vorwiegend mit dem Lichtangebot, in reicheren Buchenwaldgesellschaften mit der Bodenaktivität und der Basenversorgung, in Auwäldern hingegen mit der Bodennässe. Unmittelbar vor der Ausweisung 1989 wurden im NW Totenberg letzte Eingriffe durchgeführt, so dass die Bestände aufgelockert waren und ein höheres Lichtangebot am Waldboden als in geschlossenen Buchenwäldern vorhanden war. Im nordöstlichen Teil des Naturwaldes kam es zudem 1990 infolge der Orkane „Vivian“ und „Wiebke“ zu kleinflächigen Auffichtungen. Das erhöhte Lichtangebot hat vermutlich in Verbindung mit den kleinstandörtlichen Unterschieden im Sinne der environmental heterogeneity hypothesis (RICKLEFS 1977) die Artenvielfalt und den Deckungsgrad der Krautschicht zum Zeitpunkt der Erstaufnahme 1993/1994 wesentlich begünstigt (HAPPE & SCHMIDT

1997, SCHMIDT 1999). Bereits bei der Zweitaufnahme 13 Jahre später liegen die Artenzahlen und Deckungsgrade niedriger und in den Größenordnungen, wie sie von SCHMIDT (1999, in press), SCHMIDT & WECKESSER (2001) und WECKESSER u. SCHMIDT (2004) für geschlossene, forstlich nicht oder wenig gestörte Hainsimsen-Buchenwälder angegeben werden. Den zunehmenden, durch die Buche geleisteten Bestandesschluss belegen die festgestellten Erhöhungen in der Baumschichtdeckung sowie deren Homogenisierung in einem Wertebereich von 85–90 % Deckung. Infolgedessen hat das Lichtangebot am Waldboden erheblich abgenommen.

Im Vergleich zu anderen mitteleuropäischen Baumarten ist die Menge an photosynthetisch aktiver Strahlung (PAR-Strahlung) am Waldboden unter einem geschlossenen Buchenschirm besonders gering (OTTO 1994, HAGEMEIER 2001). WECKESSER (2003) gibt als relative Beleuchtungsstärke eines geschlossenen Buchenbestandes im Solling 3 % der Freilandstrahlung an. In der gleichen Größenordnung liegen die Beleuchtungsstärken von seit längerer Zeit nicht durchforsteten Buchen-Rein- und Edellaub-Mischwäldern im Hainich (MÖLDER et al. 2008) und Göttinger Wald (SCHMIDT & STREIT 2009). Durch die letzten forstlichen Eingriffe vor der Ausweisung als Naturwald wurde im NW Totenberg auch die Verjüngung der Buche stark gefördert, so dass sich eine Strauchschicht stark entwickeln konnte. Die Verjüngung ist inzwischen auf größeren Flächen zu Dickichten herangewachsen, welche der Bodenvegetation u. a. auch dadurch zusätzlich Licht entziehen, dass sich der Unterstand im Frühjahr noch vor dem Oberstand begrünt und die über den Waldboden wandernden Sonnenflecken weiter reduziert (LAMBERTZ & SCHMIDT 1992, ELLENBERG 1996). Abnahmen der Deckungen und Artenzahlen von Kraut- und Mooschicht durch das Aufkommen schattentoleranter Baumarten im Unterstand fanden auch WILMANN & BOGENRIEDER (1986) und ŁYSIK (2008). Eine Analyse von GALHIDY et al. (2006) ergab deutliche Korrelationen zwischen zunehmender Lückengröße und dem Anstieg der Anzahl und des Deckungsgrades der Krautschichten infolge verbesserter Lichtbedingungen.

Zurückgegangene Artenzahlen und Deckungsgrade in der Krautschicht können außerdem auf die versauernde Wirkung der Buchenstreu zurückgeführt werden (PIGOTT 1989, NORDEN 1994, FINZI et al. 1998, NEIRYNCK et al. 2000, AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, HAGEN-THORN et al. 2004, MÖLDER et al. 2008). Da in Moderbuchenwäldern eine Streuzersetzung und Mineralisierung ohnehin langsamer verläuft als in basenreicheren Gesellschaften, werden die mikrobiologischen Dekompositionsprozesse bei zunehmend geringerem Lichtangebot am Boden zusätzlich gehemmt (FISCHER 2002). Die relativ schlecht zersetzbare Buchenstreu (GRAAE & HESKJAE 1997, LORENZ et al. 2004) ist außerdem durch den erfolgten Bestandesschluss und die damit größere Blattmasse im Kronenraum mächtiger ausgebildet und wirkt verdämmend auf die Bodenvegetation (HAMRICK & LEE 1987, FACELLI & PICKETT 1991, DZWONKO & GAWROSKI 2002, BORCHSENIUS et al. 2004). Dementsprechend fanden MÖLDER et al. (2008) in Wäldern des Hainichs eine negative Korrelation zwischen Krautschichtdiversität und Mächtigkeit der Streuauflage, die gleichzeitig mit einer Zunahme des Buchenanteils in den Beständen verbunden war.

Gegenstand zahlreicher Studien ist der aktuelle Vergleich von Wirtschafts- und Naturwäldern. In Laubwäldern auf Jungmoränenböden ist die Artenzahl an Krautpflanzen in bewirtschafteten Wäldern deutlich höher als in nutzungsfreien Waldgebieten (HÄRDTLE et al. 2001). Ähnliche Unterschiede fanden auch BRUNET et al. (1997a), SCHELLER & MLADENOFF (2002) und OHEIMB (2003). Demgegenüber zeigten 35–130 Jahre nahezu ungenutzte Laubwälder in Dänemark in den Vergleichspaaren keine Unterschiede in der Artenzahl, wohl aber eine negative Korrelation zwischen zunehmendem Bestandesalter und Artenzahl (GRAAE & HESKJAE 1997). In südschwedischen Buchenwäldern stellen BRUNET et al. (1996) entlang eines Gradienten der Eingriffsintensität auf Varianten mit stärkeren Eingriffen nach zehnjähriger Beobachtung den höchsten Artenzahlanstieg fest. Bei den von SCHMIDT (2005) verglichenen Natur- und Wirtschaftswäldern war die Artenzahl pro Hektar in den unbewirtschafteten Flächen signifikant niedriger. Auch die mittleren Krautschichtdeckungen betragen in den Naturwäldern weniger als die Hälfte dessen, was im Wirtschaftswald zu beobachten war und waren ebenso wie die Abnahme der floristischen Diversität eng mit der Reduktion des Lichtangebots für die Bodenvegetation verbunden.

Forstliche Eingriffe wirken sich nicht nur auf das Lichtangebot aus, sondern sind häufig auch mit kleinräumigen Veränderungen (Störungen) des Bodens verbunden. So führt die Holzbringung zu Boden-

verdichtungen mit Erhöhung der Bodenfeuchtigkeit, die dann daran angepassten Arten (*Carex remota*, *Juncus effusus*) Siedlungsraum bietet (HÄRDLE et al. 2001). Durch Verwundung und Freilegung des Mineralbodens bei Rückemaßnahmen zur Holzernte kann die im Waldboden eingelagerte Samenbank aktiviert werden und so eine Etablierung von Ruderalarten bewirken, deren Samen dort in großer Anzahl und über mehrere Jahrzehnte eingelagert sind (BRUNET et al. 1996, ABS et al. 1999, BOSSUYT et al. 2002, EBRECHT & SCHMIDT 2005). In ungestörten Wäldern der gemäßigten Zonen beschränkt sich die Öffnung des Oberbodens hingegen auf Wurzelteller und Bodenmulden nach Windwürfen oder auf die wühlende Tätigkeit des Schwarzwildes (KOMPA & SCHMIDT 2003, 2005, JENSCH 2004). Auf Rückegassen im Hainsimsen-Buchenwald fanden EBRECHT & SCHMIDT (2005) erheblich mehr Krautschichtarten als im Bestand. Entscheidend ist dafür vor allem das Auftreten von Störungszeigern und Offenlandarten auf den Rückegassen. Mit ausbleibender Befahrung verschwinden diese Artengruppen, so dass nach mehr als zehn Jahren wieder die typische Waldvegetation vorherrscht, obwohl die Bodenverdichtungen auf den Rückegassen noch Jahrzehnte nach Nutzungsaufgabe nachweisbar sind. Zum Zeitpunkt der Erstaufnahmen war der Nutzungseinfluss im NW Totenberg noch klar erkennbar. Besonders auf den Rasterfeldern, die von ehemaligen Rückewegen durchzogen sind, nahmen Artenzahl und Anzahl der Störungs- und Offenlandarten sehr hohe Werte an. Mittlerweile hat sich der Anteil der für den geschlossenen Wald typischen Gefäßpflanzen erhöht, während Arten mit Schwerpunkt im Offenland merklich zurückgegangen sind. Für viele Buchen-Wirtschaftswälder ist typisch, dass in der Krautschicht die Arten dominieren, die sowohl im Wald als im Offenland konkurrenzfähig sind (WECKESSER & SCHMIDT 2004, SCHMIDT & SCHMIDT 2007).

In bodensauren Wäldern kam es in den vergangenen Jahrzehnten häufig zu Bestandeskalkungen, um Säureeinträge zu kompensieren. Kalkungen verändern die Artenzusammensetzung der Bodenvegetation auf basenarmen Böden stark (ELLENBERG 1996, SCHMIDT 2002). Durch Erhöhung des pH-Wertes im Oberboden wird die Mineralisierung der Streu angeregt und dadurch die Nährstoffversorgung verbessert. Insbesondere Stickstoffzeiger, Schlagflur- und Ruderalarten werden dadurch begünstigt, so dass die Artenzahl gekalkter Flächen deutlich höher ist gegenüber ungekalkten Kontrollen. Allerdings verschwinden viele Arten nach einem Jahrzehnt wieder, sofern keine erneute Kompensationskalkung stattfindet (SCHMIDT 2002). Auch im NW Totenberg wurden in den 80er Jahren Kalkungen durchgeführt, was z. B. das verstärkte Auftreten von *Agrostis capillaris*, *Calamagrostis epigejos*, *Digitalis purpurea*, *Epilobium angustifolium*, *Epilobium montanum*, *Moehringia trinervia*, *Rubus idaeus*, *Stellaria media* und *Urtica dioica* bei der Erstaufnahme 1993/94 erklärt, die alle als typische Kalkungszeiger gelten (SCHMIDT 2002) und inzwischen wieder stark zurückgegangen sind.

Verschiedene Untersuchungen auf Dauerflächen vergleichbar basenarmer Standorte belegen Zunahmen mittlerer Stickstoffzahlen in Folge einer veränderten Artenzusammensetzung (FISCHER 1995, RÖDER et al. 1996, WECKESSER u. SCHMIDT 2004). Im NW Totenberg konnte die dauerhafte Etablierung von Stickstoffzeigern nicht beobachtet werden, wohl aber ein Rückgang an Stickstoffmangelzeigern. Ob hierfür Stickstoffeinträge verantwortlich sind, die im nahegelegenen, standörtlich vergleichbaren Solling bei 25 kg N/ha und Jahr liegen (ELLENBERG et al. 1986) kann zwar vermutet werden, ist aber wegen der Überlagerung der bereits angesprochenen Effekte des Lichtangebots, der Streuauflage und der ausbleibenden Bodenverwundung kaum zu quantifizieren.

Im Beobachtungszeitraum ist es im NW Totenberg zu einer Homogenisierung der Struktur- und Standortverhältnisse gekommen, die bei den Gefäßpflanzen und der Krautschichtvegetation zu einem deutlichen Diversitätsverlust geführt hat. Sofern nicht großflächigere natürliche Störungen auf den Baumbestand einwirken, scheint es ausgeschlossen, dass die ehemals relativ hohe Artenvielfalt in der Bodenvegetation wieder erreicht wird, zumal auf diesen Standorten auch langfristig keine sukzessionsbedingte Veränderung in der Baumartenzusammensetzung zu erwarten ist. Kleinflächige Lücken durch den Ausfall einzelner Bäume böten zwar vorübergehend erhöhten Lichtgenuss am Waldboden, allerdings dürfte davon eher der Buchenjungwuchs profitieren, sofern nicht gleichzeitig eine Verwundung des Oberbodens auftritt. In diesem Fall könnten sich sicherlich kurzfristig für bodensaure Buchenwälder typische Störungszeiger (z. B. *Rubus*-Arten) etablieren, bevor ein erneuter Bestandesschluss eintritt und der stark schattende

Buchenjungwuchs lichtbedürftigere Waldbodenpflanzen wieder ausschließt (KOMPA & SCHMIDT 2003, 2005). Zukünftige Untersuchungen werden zeigen, ob sich die Tendenz zu einem weiteren Artenrückgang in der Krautschicht des Totenbergs fortsetzt.

### 5.3 Vegetationskundliche Entwicklungen im Vergleich

Mit der Zunahme der Baum- und Strauchschichtüberschirmung im NW Hünstollen und NW Totenberg sind lichtärmere Verhältnisse entstanden, was sich auch über die Ordination in einer entsprechend veränderten floristischen Zusammensetzung ausdrückt. Diese Dynamik hat sich im NW Staufenberg nicht vollzogen, so dass sich für die Bodenvegetation keine wesentliche Abnahme des Lichtangebotes ergab. SCHMIDT et al. (1991) weisen in diesem Zusammenhang auf zwei wichtige Aspekte hin: Zum einen, dass die Fichten am Westhang im Bereich der Kernfläche 2 an Schadstoffbelastungen leiden und zunehmend ausfallen. Zum anderen konnte im basenreicheren Teil (Kernfläche 1) vermehrt das Ulmensterben beobachtet werden. Ähnliche Beobachtungen wurden später auch von MELCHER (1999) gemacht. Dass die Strauchschicht davon nicht profitierte, hängt mit dem Einfluss des Schalenwildes zusammen (SCHMIDT et al. 1991, SCHMIDT 1998). Im Gegensatz zum NW Hünstollen und NW Totenberg, in denen nur Rehwild vorkommt, tritt am NW Staufenberg auch Rotwild auf. Zudem waren im NW Hünstollen und NW Totenberg die gezäunten Kernflächen zumindest zeitweise verbissfrei, während es im NW Staufenberg nie eine Zäunung gab.

Die Flächen der gegenübergestellten Naturwälder zeigen einheitlich eine relativ dichte Überschirmung durch die Baumschicht. Dies ergibt sich als Konsequenz aus dem erst wenige Jahrzehnte andauernden Nutzungsverzicht, so dass die frühere Bewirtschaftung noch in Form einer Phasen-Synchronisation erkennbar ist (SCHMIDT & SCHMIDT 2007). Die Bestände befinden sich überwiegend in der durch Vorratsaufbau und dicht schließendes Kronendach gekennzeichneten Optimalphase (MEYER 1999) und somit nicht in einem vollkommen naturnahen Zustand. Für ungenutzte Wälder in der Optimalphase stellen MEYER & SCHMIDT (2008) eine Korrelation zwischen Grundflächenzuwachs des Baumbestandes und abnehmender Artenzahl in der Bodenvegetation heraus. Untersuchungen aus Buchen-Urwäldern zeigen, dass diese durch ein kleinflächiges Mosaik unterschiedlicher Waldentwicklungsphasen gekennzeichnet sind (TABAKU 1999, MEYER et al. 2003, DRÖSSLER & MEYER 2006). Somit können die Naturwälder die ihnen zugeordnete Aufgabe als Referenzflächen einer ungestörten Waldentwicklung (BÜCKING 2007) noch nicht in vollem Umfang erfüllen (SCHMIDT & SCHMIDT 2007). Die bisherigen Entwicklungen in der Krautschicht deuten in allen Reservaten auf einen anhaltenden Rückgang der Diversität, der sich offenbar unabhängig vom jeweiligen Standorttyp vollzieht. Allerdings zeigen die Ergebnisse bei HALPERN & SPIES (1995) und ŠAMONIL & VRŠKA (2008), dass die Artenzahlen nicht auf einheitlichem Niveau verbleiben, sondern infolge der langfristigen Entwicklungszyklen des Baumbestandes und einer langen Phase ausbleibender Nutzung auch wieder ansteigen können.

Intensität, Frequenz und räumliches Ausmaß natürlicher Störungsereignisse spielen daher neben den Alterungs- und Zerfallsprozessen im Baumbestand eine wesentliche Rolle in der Entwicklung der zukünftigen Waldstruktur bzw. Habitatheterogenität. Sie entscheiden auch über die Ressourcenverfügbarkeit und damit die Artenzusammensetzung, Diversität und Funktion der Bodenvegetation in den Naturwäldern.

## 6 Zusammenfassung

FISCHER, C.; PARTH, A.; SCHMIDT, W.: Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. – *Hercynia N.F.* **42** (2009): 45-68.

Von den 106 ausgewiesenen Naturwäldern in Niedersachsen existieren nur für vier Reservate vegetationskundliche Wiederholungsaufnahmen, die sich für eine erste Charakterisierung der Dynamik der Bodenvegetation nach mindestens einem Jahrzehnt ohne forstliche Bewirtschaftung eignen.

Für den südniedersächsischen NW Totenberg (Luzulo-Fagetum) wurden floristische Aufnahmen und Vegetationsaufnahmen von 2007 mit Erhebungen verglichen, die wenige Jahre nach der Nutzungsaufgabe

1989 durchgeführt wurden. Ein deutlicher Rückgang der Artenzahl und des Deckungsgrads der Krautschicht ist zu verzeichnen, während die Baumschicht und vor allem die Strauchschicht im Deckungsgrad deutlich zugenommen haben. Dies ist ausschließlich auf die Dynamik der Buche zurückzuführen. Von den ökologischen Zeigerwerten zeigt die Lichtzahl deutliche Abnahmen. Typische Waldarten und Gehölzjungwuchs (Buche) gewinnen zunehmend Dominanz im Artenspektrum der Bodenvegetation. Erst- und Zweitaufnahmen unterscheiden sich in ihrer floristischen Zusammensetzung vor allem durch das in den Erstaufnahmen (1993/1994) ausgeprägte Vorkommen von *Carex remota*, *Juncus effusus*, *Oxalis acetosella* und *Rubus idaeus*.

Ein Vergleich mit den zwei Buchen-Naturwäldern Großer Staufenberg (Galio-Fagetum, Luzulo-Fagetum; Südharz) und Hünstollen (Hordelymo-Fagetum; Göttinger Wald) zeigt generelle Abnahmen in der Krautschichtdiversität zwischen Erst- und Zweitaufnahmen. Im NW Hünstollen und NW Totenberg lassen sich auf den Aufnahmeflächen über eine DCA Verschiebungen in der floristischen Zusammensetzung zwischen Erst- und Zweitaufnahmen in Richtung lichtärmerer Verhältnisse klar erkennen. Im NW Staufenberg ist dies infolge eines ausbleibenden Kronenschluss durch Ausfall von Fichten und Ulmen und eine fehlende Strauchschicht nicht der Fall. Die floristischen Unterschiede zwischen Erst- und Zweitaufnahmen sind hier gering. Hauptursache für die festgestellten Vegetationsveränderungen ist die fehlende forstliche Nutzung, die die Habitatheterogenität und die Ressourcenverfügbarkeit für die Bodenvegetation vermindert. Dazu zählen die Öffnung des Kronendaches, Bodenstörungen und Kalkungsmaßnahmen. Zumindest auf basenarmen Standorten kann auch die Verdämmung durch die Buchenstreu zunehmen, die dann zu einer herabgesetzten Dekompositionsrate führt.

## 7 Danksagung

Dr. P. Meyer von der Nordwestdeutschen Forstlichen Versuchsanstalt danken wir für die Bereitstellung allgemeiner Informationen sowie für die Beantwortung zahlreicher Fragen über die niedersächsischen Naturwälder. Weiterer Dank gilt zwei anonymen Gutachtern für wertvolle Verbesserungsvorschläge des Manuskripts sowie C. Lomos und T. Fischer von der Hanze University of Applied Sciences (Groningen, NL) für die Korrekturen der englischen Übersetzungen.

## 8 Literatur

- ABS, C.; FISCHER, A.; FALINSKI, J.B. (1999): Vegetationsökologischer Vergleich von Naturwald und Wirtschaftswald, dargestellt am Beispiel des *Tilio-Carpinetum* im Waldgebiet von Bialowieza/ Nordost-Polen. – Forstw. Centralbl. **118**: 181-196.
- ALBRECHT, L. (1990): Grundlagen, Ziele und Methodik der waldökologischen Forschung in Naturwaldreservaten. – Diss. Forstwiss. Fak. Univ. München.
- ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG (2003): Forstliche Standortaufnahme. – IHW, Eching.
- AUBERT, M.; BUREAU, F.; ALARD, D.; BARDAT, J. (2004): Effect of tree mixture on the humic epipedon and vegetation diversity in managed beech forests (Normandy, France). – Can. J. Forest 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.
- BOHN, U.; GOLLUB, G.; HETTWER, C.; NEUHÄUSLOVA, Z.; SCHLÜTER, H.; WEBER, H. (2003): Karte der natürlichen Vegetation Europas - map of the natural vegetation of Europe. – Bundesamt für Naturschutz, Bonn-Bad Godesberg.
- BORCHSENIUS, F.; NIELSEN, P.K.; LAWESSON, J.E. (2004): Vegetation structure and diversity of an ancient temperate deciduous forest in SW Denmark. – Plant Ecol. **175**: 121-135.
- BOSSUYT, B.; HEYN, M.; HERMY, M. (2002): Seed bank vegetation composition of forest stands of varying age in central Belgium: consequences for regeneration of ancient forest vegetation. – Plant Ecol. **162**: 33-48.
- BRUNET, J.; FALKENGREN-GRERUP, A.; RÜHLING, A.; TYLER, G. (1996): Herb layer vegetation of south Swedish beech and oak forests – effects of management and soil acidity during one decade. – For. Ecol. Manag. **88**: 259-272.
- BRUNET, J., FALKENGREN-GRERUP, A., RÜHLING, A.; TYLER, G. (1997a): Pattern and dynamics of ground vegetation in south Swedish *Carpinus betulus* forests: importance of soil chemistry and management. – Ecography **20**: 513-520.

- BRUNET, J.; FALKENGREN-GRERUP, A., RÜHLING, A., TYLER, G. (1997b): Regional differences in floristic change in south Swedish oak forests as related to soil chemistry and land use. – *J. Veg. Sci.* **8**: 329-336.
- BÜCKING, W. (2007): Naturwaldreservate in Europa. – *Forstarchiv* **78**: 180-188.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart.
- DRÖSSLER, L.; MEYER, P. (2006): Waldentwicklungsphasen in zwei Buchen-Urwaldreservaten in der Slowakei. – *Forstarchiv* **77**: 155-161.
- DZWONKO, Z.; GAWROSKI, S. (2002): Effect of litter removal on species richness and acidification of a mixed oak-pine woodland. – *Biol. Conserv.* **106**: 389-398.
- EBRECHT, L.; SCHMIDT, W. (2001): Naturwaldforschung in der „Pretzter Landwehr“ im ostniedersächsischen Flachland. – *Ber. d. Reinh.-Tüxen.-Ges.* **13**: 229-233.
- EBRECHT, L.; SCHMIDT, W. (2005): Einfluss von Rückegassen auf die Vegetation. – *Forstarchiv* **76**: 83-101.
- ELLENBERG, H.; MAYER, R.; SCHAUERMANN, J. (1986): Ökosystemforschung – Ergebnisse des Sollingprojekts 1966-1986. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H. (1996): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. – Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG, H.; WEBER, H.E.; DÜLL, R.; WIRTH, V.; WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa – *Scripta Geobotanica* **18**: 9-166.
- ERMERT, R. (2003): Dynamik der Flora und Vegetation im Naturwald Hünstollen. – Masterarb. Univ. Göttingen.
- FACELLI, J.M.; PICKETT, S.T.A. (1991): Plant litter: Its dynamics and effects on plant community structure. – *Bot. Rev.* **57**: 1-32.
- FINZI, A.C.; CANHAM, C.D.; BREEMEN, N. VAN (1998): Canopy tree-soil interactions within temperate forests: Species effects on pH and cations. – *Ecol. Appl.* **8**: 447-454.
- FISCHER, A. (1995): A ten year permanent plot study of short-term vegetation changes in city forests (1982 - 1991). – In: SONG, Y.; DIERSCHKE, H.; WANG, X. (Ed.): *Applied Vegetation Ecology*: 355-359. – Shanghai.
- FISCHER, A. (1999): Floristical changes in Central European forest ecosystems during the past decades as an expression of changing site conditions. – In: KARJALEINEN, T.; SPIECKER, H.; LAVOUSSINIE, O. (Eds.): *Causes and consequences of accelerating tree growth in Europe*. – *EFI-Proceedings* **27**: 53-64.
- FISCHER, A. (2002): Forstliche Vegetationskunde. Eine Einführung in die Geobotanik. – Ulmer, Stuttgart.
- FISCHER, C. (2008): Dynamik der Flora, Vegetation und Bestandesstruktur im Naturwald Totenberg. – Masterarb. Univ. Göttingen.
- GALHIDY, L.; MIHOK, B.; HAGYO, A.; RAJKAI, K.; STANDOVAR, T. (2006): Effects of gap size and associated changes in light and soil moisture on the understorey vegetation of a Hungarian beech forest. – *Plant Ecol.* **183**: 133-145.
- GARBITZ-FERNANDES DE FRANA, D. (1990): Vegetation und Standortbedingungen im Naturwald Staufenberg. – Diplomarb. Univ. Göttingen.
- GAUER, J.; ALDINGER, E. (2005): Waldökologische Naturräume Deutschlands - Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke mit Karte 1:10000. – *Mitt. Ver. Forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzüchtung* **43**: 1-324.
- GRAAE, B.J.; HESKJAER, V.S. (1997): A comparison of understorey vegetation between untouched and managed deciduous beech forests in Denmark. – *For. Ecol. Manag.* **96**: 111-123.
- HÄRDTL, W.; OHEIMB, G. VON.; WESTPHAL, C. (2001): Vergleichende Untersuchungen zur Struktur und Vegetation von Natur- und Wirtschaftswäldern des Tieflandes auf der Grundlage räumlich expliziter Vegetationsmodelle. – *Ber. d. Reinh.-Tüxen.-Ges.* **13**: 183-196.
- HAGEMEI, M. (2001): Funktionale Kronenarchitektur mitteleuropäischer Baumarten am Beispiel von Hängebirke, Waldkiefer, Traubeneiche, Hainbuche, Winterlinde und Rotbuche. – *Diss. Bot.* **361**: 1-154.
- HAGEN-THORN, A.; CALLESEN, I.; ARMOLAITIS, K.; NIHLGARD, B. (2004): The impact of six European tree species on the chemistry of mineral topsoil in forest plantations on former agricultural land. – *For. Ecol. Manag.* **195**: 373-384.
- HALPERN, C.B.; SPIES, T.A. (1995): Plant species diversity in natural and managed forests of the Pacific Northwest. – *Ecol. Appl.* **5**: 913-934.
- HAMRICK, J.L.; LEE, J.M. (1987): Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). – *Am. J. Bot.* **74**: 451-457.
- HAPPE, E. (1995): Vegetation und Standortverhältnisse im Naturwald und Naturschutzgebiet Totenberg. – Diplomarb. Univ. Göttingen.
- HAPPE, E.; SCHMIDT, W. (1997): Vegetation, Flora und Standortverhältnisse im Naturwald und Naturschutzgebiet „Totenberg“ (Bramwald, Landkreis Göttingen). – *Gött. Naturkundl. Schr.* **4**: 49-75.
- HELM, D.J.; MEAD, B.R. (2004): Reproducibility of vegetation cover estimates in south-central Alaskan forests. – *J. Veg. Sci.* **15**: 33-40.
- HILL, M.O.; GAUCH, H.G. (1980): Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. – *Vegetatio* **42**: 47-58.
- JENSCH, D. (2004): Der Einfluss von Störungen auf Waldbodenvegetation. Experimente in drei hessischen Buchenwäldern. – *Diss. Bot.* **386**: 1-388.

- KOMPA, T.; SCHMIDT, W. (2003): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Buntsandstein im südwestlichen Harzvorland – *Tüxenia* **23**: 95-130.
- KOMPA, T.; SCHMIDT, W. (2005): Buchenwald-Sukzession nach Windwurf auf Zechstein-Standorten des südwestlichen Harzvorlandes. – *Hercynia* **38**: 233-261.
- LAMBERTZ, B. (1993): Vegetation und Vegetationsdynamik im Naturwald Hünstollen. – Diplomarb. Univ. Göttingen.
- LAMBERTZ, B.; SCHMIDT, W. (1999): Auflichtungen in Buchen- und Buchenmischbeständen auf Muschelkalk und Buntsandstein – Untersuchungen zur Verjüngungs- und Vegetationsstruktur. – *Ver. Ges. Ökol.* **29**: 81-88.
- LORENZ, K.; PRESTON, C.; KRUMREI, S.; FEGER, K.-H. (2004): Decomposition of needle/leaf litter from Scots pine, black cherry, common oak and European beech at a conurbation forest site. – *Eur. J. Forest. Res.* **123**: 177-188.
- ŁYSIK, M. (2008): Ten years of change in ground-layer vegetation of European beech forest in the protected area (Ojców National Parks, South Poland). – *Pol. J. Ecol.* **56**: 17-31.
- MAGURRAN, A. (2004): Ecological diversity and its measurement. – Princeton University Press, Princeton.
- MCCUNE, B.; MEFFORD, M.J. (1999): PC-Ord. Multivariate analyses of ecological data, version 5. – Glendened Beach, Oregon, USA.
- MELCHER, S. (1999): Flora und Vegetation im Naturwald Großer Staufenberg (Forstamt Walkenried). – *Dipl.arb. Univ. Göttingen*.
- MEYER, P. (1999): Bestimmung der Waldentwicklungsphasen und der Texturdiversität in Naturwäldern. – *Allg. Forst. Jagdztg.* **170**: 203-211.
- MEYER, P.; BÜCKING, W.; GEHLHAR, W.; SCHULTE, U.; STEFFENS, R. (2007): Das Netz der Naturwaldreservate in Deutschland: Flächenumfang, Repräsentativität und Schutzstatus im Jahr 2007. – *Forstarchiv* **78**: 188-196.
- MEYER, P.; TABAKU, V.; LÜPKE, B. VON (2003): Die Struktur albanischer Rotbuchen-Urwälder. Ableitungen für eine naturnahe Buchenwirtschaft. – *Forstw. Centralbl.* **122**: 47-58.
- MEYER, P.; SCHMIDT, M. (2008): Aspekte der Biodiversität von Buchennaturwäldern - Konsequenzen für eine naturnahe Waldbewirtschaftung. – In: *Ergebnisse angewandter Forschung zur Buche. Beitr. aus der NW-FVA* **3**: 159-191.
- MÖLDER, A.; BERNHARDT-RÖRMERMANN, M.; SCHMIDT, W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? – *For. Ecol. Manag.* **256**: 272-281.
- NEIRYNCK, J.; MIRTICHEVA, S.; SIOEN, G.; LUST, N. (2000): Impact of *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus excelsior* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. on earthworm biomass and physico-chemical properties of a loamy soil. – *For. Ecol. Manag.* **133**: 275-286.
- NORDEN, U. (1994): Influence of broad-leaved tree species on pH and organic matter content of forest topsoils in Scania, South Sweden. – *Scand. J. For. Res.* **9**: 1-8.
- OHEIMB, G. VON (2003): Einfluss forstlicher Nutzung auf die Artenvielfalt und Artenzusammensetzung der Gefäßpflanzen in norddeutschen Laubwäldern. – *Schr. R. Naturwiss. Forschungserg.* **70**: 1-262.
- OTTO, H.J. (1994): *Waldökologie*. – Ulmer, Stuttgart.
- PIGOTT, C.D. (1989): The growth of lime *Tilia cordata* in an experimental plantation and its influence on soil development and vegetation. – *Q. J. Forest* **83**: 14-24.
- RICKLEFS, R.E. (1977): Environmental heterogeneity and plant species diversity: A hypothesis. – *Am. Nat.* **111**: 376-381.
- RÖDER, H.; FISCHER, A.; KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im Luzulo-Fagetum der Buntsandsteinrhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. – *Forstw. Centralbl.* **115**: 321-325.
- ŠAMONIL, P.; VRŠKA, T. (2008): Long-term vegetation dynamics in the Sumava Mts. Natural spruce-fir-beech forests. – *Plant Ecol.* **196**: 197-214.
- SHELLER, R.M.; MLADENOFF, D.V. (2002): Understory species patterns and diversity in old-growth and managed Northern Hardwood forests. – *Ecol. Appl.* **12**: 1329-1343.
- SCHMIDT, M.; EWALD, J.; FISCHER, A.; OHEIMB, G. VON.; KRIEBITZSCH, W.-U.; SCHMIDT, W.; ELLENBERG, H. (2003): Liste der in Deutschland typischen Waldgefäßpflanzen. – *Mitt. BFA f. Forst- u. Holzwirtschaft* **212**: 1-32.
- SCHMIDT, M.; SCHMIDT, W. (2007): Vegetationsökologisches Monitoring in Naturwaldreservaten. – *Forstarchiv* **78**: 205-214.
- SCHMIDT, W. (1981): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. – *Scripta Geobotanica* **15**: 1-199.
- SCHMIDT, W. (1995): Waldbodenpflanzen als Bioindikatoren niedersächsischer Naturwälder. – *Forstarchiv* **66**: 150-158.
- SCHMIDT, W. (1998): Dynamik mitteleuropäischer Buchenwälder. Kritische Anmerkungen zum Mosaik-Zyklus-Konzept. – *Naturschutz u. Landschaftsplanung* **30**: 242-249.
- SCHMIDT, W. (1999): Biotische Mannigfaltigkeit – Indikator für intakte Wälder? Beispiele aus Studien über die Bodenvegetation in Naturwaldreservaten. – *NUA Seminarbericht* **4**: 108-127.
- SCHMIDT, W. (2002): Einfluss der Bodenschutzkalkung auf die Vegetation. – *Forstarchiv* **73**: 43-54.
- SCHMIDT, W. (2005): Herb layer species as indicators of biodiversity of managed and unmanaged beech forests. – *For. Snow Landsc. Res.* **79**: 111-125.

- SCHMIDT, W. (in press): Vegetation. – In: BRUMME, R.; KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and Management of European Beech Ecosystems. Results from site specific long-term studies. – *Ecological Studies* **218**.
- SCHMIDT, W.; KOHLS, K.; GARBITZ, D. (1991): Die Untersuchung von Flora und Bodenvegetation in niedersächsischen Naturwäldern – Beispiele aus dem „Meninger Holz“ (Lüneburger Heide) und dem „Staufenberg“ (Harz). – *NNA-Berichte* **4/2**: 138-144.
- SCHMIDT, W.; STREIT, M. (2009): Gibt es einen Zusammenhang zwischen der Diversität in der Baumschicht und der Bodenvegetation? Untersuchungen in Buchen-Edellaub-Mischwäldern des Göttinger Waldes (Süd-Niedersachsen, Deutschland). – *Waldökologie, Landschaftsforschung u. Naturschutz* **7**: 5-19.
- SCHMIDT, W.; WECKESSER, M. (2001): Struktur und Diversität der Waldvegetation als Indikatoren für eine nachhaltige Waldnutzung. – *Forst u. Holz* **56**: 493-498.
- STÜSSI, B. (1970): Naturbedingte Entwicklung subalpiner Weiderasen auf Alp La Schera im Schweizer Nationalpark während der Reservatsperiode 1939-1965. – *Ergeb. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalpark* **13** (61): 1-385.
- TABAKU, V. (1999): Struktur von Buchen-Urwäldern in Albanien im Vergleich mit deutschen Buchen-Naturwaldreservaten und Wirtschaftswäldern. – *Diss. Univ. Göttingen*.
- THOMAS, A.; MROTZEK, R.; SCHMIDT, W. (1995): Biomonitoring in Buchenwäldern. Aufgaben, Methoden und Organisation eines koordinierten Biomonitoringsystems in naturnahen Waldökosystemen der Bundesrepublik Deutschland. – *Angew. Landschaftsökologie* **6**: 1-150.
- VÍRTOZ, P.; GUISAN, A. (2007): How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. – *J. Veg. Sci* **18**: 413-422.
- WECKESSER, M. (2003): Die Bodenvegetation in Buchen-Fichten-Mischbeständen im Solling – Struktur, Diversität und Stoffhaushalt. – *Diss. Univ. Göttingen*.
- WECKESSER, M.; SCHMIDT, W. (2004): Gehen dem Luzulo-Fagetum die Trennarten verloren? Veränderungen der Bodenvegetation in bodensauren Buchenwäldern und Fichtenbeständen des Sollings in mehr als drei Jahrzehnten. – *Tuexenia* **24**: 191-206.
- WILLMANN, O.; BOGENRIEDER, A. (1986): Veränderungen der Buchenwälder des Kaiserstuhls im Laufe von vier Jahrzehnten und ihre Interpretation - pflanzensoziologische Tabellen als Dokumente. – *Abh. Landesmus. Naturk. Münster* **48**: 55-79.
- WINTER, S. (2006): Naturnähe-Indikatoren für Tiefland-Buchenwälder. – *Forstarchiv* **77**: 94-101.
- WISSKIRCHEN, R.; HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart.

*Manuskript angenommen: 4. April 2009*

Anschrift der Autoren:

MSc. Christoph Fischer, Andreas Parth, Prof. Dr. Wolfgang Schmidt,  
Abteilung für Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen  
Burckhardt-Institut, Georg-August-Universität Göttingen

Büsgenweg 1, D-37077 Göttingen.

e-mail: christoph.fischer@nw-fva.de, aparth@gwdg.de, wschmid1@gwdg.de

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hercynia](#)

Jahr/Year: 2009

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Schmidt Wolfgang, Fischer Christoph, Parth Andreas

Artikel/Article: [Vegetationsdynamik in Buchen-Naturwäldern. Ein Vergleich aus Süd-Niedersachsen. 45-68](#)