

50 Jahre Konstanz und Dynamik im Seggen- Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum*) – Ein Vergleich alter und neuer Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald

50 years of constancy and dynamics of calcareous beech forests on dry slopes (*Carici-Fagetum*) – A comparison of old and recent vegetation relevés from the Göttingen forest

Steffi Heinrichs^{1,*}, Wulfard Winterhoff² & Wolfgang Schmidt¹

¹Abteilung Waldbau und Waldökologie der gemäßigten Zonen, Burckhardt-Institut, Georg-August-Universität Göttingen, Büsingenweg 1, 37077 Göttingen, Germany, sheinri@gwdg.de; wschmid1@gwdg.de; ²Keplerstr. 14, 69207 Sandhausen, Germany, winterhoffsandhausen@gmx.de

*Korrespondierender Autor

Zusammenfassung

Ziel – Die Vegetation der mitteleuropäischen Buchenwälder hat sich in den vergangenen Jahrzehnten deutlich verändert. Über die Änderungen in den wärmeliebenden Seggen-Hangbuchenwäldern (*Carici-Fagetum*) unter dem Einfluss des Nutzungs- und Klimawandels, der Eutrophierung und des Schalenwild-Einflusses ist aber bisher wenig bekannt. Wir verglichen Vegetationsaufnahmen des *Carici-Fagetum* aus den 1950er Jahren mit aktuellen und fragten: (1) Wie haben sich Struktur, Diversität und Artenzusammensetzung verändert? (2) Was sind die treibenden Faktoren dieser Veränderungen? (3) Welche Rückschlüsse ergeben sich für die zukünftige Entwicklung und Behandlung dieser Wälder?

Untersuchungsgebiet – Göttinger Wald (Süd-Niedersachsen, Deutschland, Mitteleuropa).

Methoden – Die Vegetation von 78 Quasi-Dauerflächen in vier Subassoziationen des *Carici-Fagetum* wurde im Zeitraum 1955 bis 1960 und 2011 bis 2012 aufgenommen. Unterschiede in der Vegetationsstruktur, der Diversität und Artenzusammensetzung sowie hinsichtlich verschiedener forstlicher und standortökologischer Parameter und ökologischer Artengruppen zwischen beiden Aufnahme-terminen wurden mit Hilfe von Ordinations- und Permutations-Verfahren sowie paarweiser Vergleiche analysiert und statistisch geprüft.

Ergebnisse – Strukturell hat vor allem die Strauchschicht stark zugenommen, insbesondere bedingt durch eine Intensivierung der Rehwild-Bejagung. In der Bodenvegetation haben die typischen Arten des *Carici-Fagetum* stark abgenommen, darunter auch viele Rote-Liste-Arten. Zugenommen haben dagegen neben den Gehölzen die weit verbreiteten Arten der mesophilen Buchenwälder. Dies zeigt sich auch in den Veränderungen der Zeigerwerte nach Ellenberg. Dem Rückgang von lichtliebenden, trockenheitsertragenden Magerkeitszeigern steht eine Zunahme von schattentoleranten, mesophilen und an eine bessere Nährstoffversorgung gebundenen Arten der geschlossenen Buchenwälder gegenüber, was zu einer zunehmenden Homogenisierung der Vegetation führt. Ursachen für diese Veränderungen sind das geänderte Bestandesklima durch eine dichter schließende Strauchschicht und atmosphärische Stickstoffeinträge, wobei letzteres wohl vor allem das Wachstum der Buche förderte. Eine deutliche Zunahme des immergrünen, ozeanisch verbreiteten Efeu (*Hedera helix*), der sehr empfindlich auf tiefe Temperaturen im Winter reagiert, gleichzeitig aber bei erhöhtem CO₂-Angebot seine Wuchsleistung über-

proportional erhöht, kann als Reaktion auf den Klimawandel der letzten 50 Jahre gewertet werden. Positiv hat sich auch eine Reduktion des Rehwild-Verbisses auf diese und andere Arten – z. B. *Lilium martagon* als einzige Rote-Liste-Art mit einer positiven Deckungsgradentwicklung – ausgewirkt.

Schlussfolgerungen – Die wärmeliebenden Seggen-Hangbuchenwälder haben in den letzten 50 Jahren charakteristische und wertvolle floristische Elemente – häufig Relikte der früheren Mittelwaldnutzung in Verbindung mit Waldweide – verloren. Mit der Einstellung der forstlichen Nutzung, z. T. bedingt durch Naturschutzmaßnahmen, der Reduktion des Schalenwildverbisses und den atmosphärischen Nährstoffeinträgen zeigt das *Carici-Fagetum* im Göttinger Wald heute eine Sukzession zum mesophilen Wald, wie sie für viele thermophile Laubwälder in Mitteleuropa nach Jahrhunderten der Auflichtung und Aushagerung typisch geworden ist.

Abstract

Aim – The vegetation of Central European beech forests has changed considerably over the past decades. However, the influence of land-use, climate change, eutrophication and deer browsing on thermophilous beech forests on dry slopes is unknown. We compared vegetation relevés from 1955 to 1960 with recent surveys and asked: (1) How did structure, diversity and plant species composition change? (2) What are the driving factors behind these changes? (3) What conclusions can be drawn for a future development and management of these forests?

Location – Göttingen forest (southern Lower Saxony, Germany, Central Europe)

Methods – The vegetation of four sub-associations of the *Carici-Fagetum* was surveyed on 78 semi-permanent plots in the time periods 1955 to 1960 and 2011 to 2012. Differences in vegetation structure, diversity, species composition, species groups and site parameters between the time periods were analyzed using ordination and permutation analyses as well as pairwise comparisons.

Results – In terms of structure, the shrub layer gained in coverage, probably due to an intensification of hunting. In the herb layer, species typical of the *Carici-Fagetum*, including many red-list-species, decreased, whilst species typical for mesic beech forests increased, which is also visible in Ellenberg indicator values. Thus the decrease of light-demanding species, tolerant of drought and low nutrient supply is accompanied by an increase in shade-tolerant, mesophilous, nutrient-demanding species of closed beech forests which produces a homogenization of the vegetation. This development is attributed to changes in microclimate caused by a dense shrub layer as well as atmospheric nitrogen deposition, which promotes the growth of beech. A clear increase in the evergreen ivy (*Hedera helix*), an oceanic species very susceptible to low temperatures in winter and promoted by elevated CO₂-concentrations, indicates an influence of global climate change. This species might also have benefitted from a reduction in roe deer browsing, as did *Lilium martagon*, the only red-list-species gaining in cover over the past 50 years.

Conclusion – Thermophilous beech forests on dry slopes have lost characteristic and valuable floristic elements – often relicts of the past coppice-with-standard and wood pasture management – over the past 50 years. The abandonment of forest management, often due to nature conservation measures, the reduction in roe deer browsing and the deposition of atmospheric nitrogen have initiated a succession of the *Carici-Fagetum* community towards mesic forests, a development typical for thermophilous deciduous forests in Central Europe, which are recovering from centuries of wood extraction and soil degradation.

Keywords: climate change, deer browsing, eutrophication, forest management, homogenization, nature conservation, red-list-species

1. Einleitung

2013 erschien in der Tuexenia eine Arbeit von Hartmut Dierschke mit dem Titel „Konstanz und Dynamik in einem artenreichen Kalkbuchenwald“. Darin werden die Vegetationsveränderungen auf Dauerflächen eines Großtransekte im Göttinger Wald zwischen 1981 und

2011 dargestellt. Eine Reihe von Arten der Bodenvegetation zeigte über diesen Zeitraum eine gleich bleibende Häufigkeit. Deutlich größer ist aber die Zahl an Arten, die in diesem Buchenwald der Optimalphase nach 30 Jahren ohne forstliche Nutzung und ohne sichtbare Standortsveränderungen deutlich zu- oder abgenommen haben. Als mögliche Ursachen werden von DIERSCHKE (2013) neben globalen und überregionalen Veränderungen wie Stickstoffeinträgen und Klimawandel auch lokale Wirkungen wie Wildverbiss oder fehlende forstliche Bewirtschaftung diskutiert. Häufig stimmen die von DIERSCHKE (2013) aufgezeigten Veränderungen in der Vegetation mit den Ergebnissen von HEINRICHS et al. (2012) überein. Sie verglichen Vegetationsaufnahmen von besonders geophytenreichen Kalkbuchenwäldern des Göttinger Waldes aus dem Zeitraum 1955–1968 mit denen von 2009. Neben den Arten der Naturverjüngung in der Strauchschicht waren es vor allem die Frühjahrsgeophyten (insbesondere *Allium ursinum*), aber auch immergrüne Arten wie *Hedera helix*, die im Vergleich zu älteren Aufnahmen vor 50 Jahren deutlich zugenommen hatten.

Beide Untersuchungen beziehen sich auf die in Plateaulagen und an schwach geneigten Hängen mit guter Nährstoff- und Wasserversorgung im Göttinger Wald weit verbreiteten Kalk-Buchenwälder (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, SCHMIDT 2009). Vor allem an südexponierten Muschelkalkhängen, aber auch an Felsabbrüchen mit schattigeren Hangexpositionen findet sich im Göttinger Wald auch regelmäßig der Seggen-Hangbuchenwald (*Carici-Fagetum* Moor 1952). Als artenreiche, durch floristische Besonderheiten ausgezeichnete Buchenwaldgesellschaft hat er schon früh das Interesse der Geobotaniker geweckt. Eine erste Vegetationsaufnahme aus dem *Carici-Fagetum* des Göttinger Waldes stammt bereits von TÜXEN (1928). RÜHL (1954) beschrieb die Buchenwälder an Kalk-Trockenhängen im südlichen Leinebergland als Karst-, Heide- oder Steinsamen-Buchenwald und legte dabei u. a. den Schwerpunkt auf standortökologische und pflanzengeographische Unterschiede im Auftreten einzelner Arten. Dies gilt auch für die von RÜHL (1960) gegebene Übersicht über die trockenen Kalkbuchenwälder der nordwestdeutschen Mittelgebirge von der Eifel bis zur Grenze der damaligen DDR mit dem Harzvorland und Werratal, bei der u. a. auch 14 Vegetationsaufnahmen aus dem Göttinger Wald aufgeführt werden.

Eine vollständigere Übersicht über die Trockenhang-Buchenwälder des Göttinger Waldes bietet aber erstmals WINTERHOFF (1960, 1963). An Hand von 78 Vegetationsaufnahmen aus den Jahren 1955 bis 1960 (im Folgenden „1955/60“ genannt) gliedert er das *Carici-Fagetum* in vier Subassoziationen, die sich floristisch und standörtlich gut unterscheiden und in den späteren zusammenfassenden Gliederungen mit umfangreichem Aufnahmematerial aus Südniedersachsen (DIERSCHKE 1985), Nordwestdeutschland (DIERSCHKE 1989) und den nördlichen deutschen Mittelgebirgen (SCHMIDT 2000) in ähnlicher Form wiederzufinden sind. Eine systematische Wiederholungsaufnahme aller 78 Vegetationsaufnahmen von WINTERHOFF (1960, 1963) in den Jahren 2011 bis 2012 (im Folgenden „2011/12“ genannt) bot die Möglichkeit, Veränderungen in dieser Buchenwaldgesellschaft in den zurückliegenden fünf Jahrzehnten aufzuzeigen.

Wurden die Wälder des *Carici-Fagetum* nach dem 2. Weltkrieg wie alle Laubwälder des Göttinger Waldes vor allem als wichtige Brennholzlieferanten geschätzt (WAGENHOFF 1987, PREUTENBORBECK 2009), so erfolgte mit der Ausweisung der ersten Naturwaldreservate in Niedersachsen 1970/72 (LAMPRECHT et al. 1974, MEYER et al. 2006) ein Umdenken in der Nutzung dieser Wälder. Mit der „Ratsburg“ und dem „Eibenwald/Hainberg“ wurden im Göttinger Wald zwei Forstorte aus der Bewirtschaftung genommen, die besonders durch ihre Seggen-Hangbuchenwälder geprägt werden (WINTERHOFF 1963, LAMPRECHT et al. 1974).

Anfang der 1990er Jahre wurde der Naturwald-Status für beide Bereiche jedoch wieder aufgehoben, um durch gezielte forstliche Eingriffe bestimmte Arten zu erhalten oder zu fördern (z. B. *Sesleria*-Rasen, *Sorbus torminalis*- und *Taxus baccata*-Vorkommen, BIEDERBICK 1991, MEYER 1995, PREUTENBORBECK 2009). Gleichzeitig wurden zwei neue Waldgebiete („Pferdekrippe“, „Lengder Burg“), die in weiten Teilen von Ausbildungen des *Carici-Fagetum* beherrscht werden, dauerhaft aus der Nutzung genommen. Diese wechselnde Einstufung zeigt, dass die naturschutzfachliche Behandlung bzw. die Notwendigkeit von Pflegemaßnahmen in den Deutschland- und europaweit geschützten Wäldern trockenwarmer Standorte (§ 30 Bundesnaturschutzgesetz; Anhang 1 FFH Richtlinie – LRT 9150: Mitteleuropäischer Orchideen-Kalk-Buchenwald) umstritten ist.

Wir möchten nach einer kurzen Kennzeichnung der Vegetations- und Standortbedingungen folgende Fragen beantworten: (1) Wie haben sich die Struktur, Diversität und Artenzusammensetzung im *Carici-Fagetum* verändert? (2) Lassen sich aus den Veränderungen in der Artenzusammensetzung Rückschlüsse auf überregionale bzw. globale Einwirkungen (z. B. Klimawandel, Stickstoff- und Säureeinträge) ziehen? (3) Welche Bedeutung haben diese Ergebnisse für die zukünftige forstliche Bewirtschaftung und für Naturschutzmaßnahmen im *Carici-Fagetum*, z. B. mit dem Ziel einer Förderung der typischen, seltenen oder geschützten Arten (Rote-Liste-Arten, Orchideen)?

2. Untersuchungsgebiet und Lage der Untersuchungsflächen

Die Untersuchungsflächen liegen im Göttinger Wald, einem niedrigen Mittelgebirgszug östlich von Göttingen (N 51°30′–36′, E 9°56′–10°03′) mit Höhen zwischen 270–420 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. 2012). Ausgangsmaterial für die Bodenbildung unter dem *Carici-Fagetum* ist der Untere Muschelkalk, aus dem sich an den steilen Hängen und Abbruchkanten meist skelettreiche, flachgründige Rendzinen entwickelt haben. Der Seggen-Hangbuchenwald kommt aber auch an schwach geneigten, sonnseitigen Hängen mit geringmächtigen Lösslehmdecken über dem Muschelkalk vor.

Aus dem Zeitraum 1955/60 stammen 78 Vegetationsaufnahmen des *Carici-Fagetum* (WINTERHOFF 1960, 1963), die sich über den gesamten Bereich des Göttinger Waldes verteilen. An Hand von alten Karten und handschriftlichen Aufzeichnungen von W. WINTERHOFF (etwa zur Forstabteilung, Höhenlage, Exposition, Inklination) sowie der pflanzensoziologischen Zuordnung mit den Trennarten des *Carici-Fagetum* durch WINTERHOFF (1960, 1963) war es möglich, die damaligen Erhebungsflächen recht genau (± 25 m) zu relokalisieren und dort 2011/12 eine erneute Vegetationserhebung durchzuführen. Von diesen Quasi-Dauerflächen (RÖDER et al. 1996) wurden 2011 mit GPS-Gerät (Garmin), Bussole und Neigungsmesser (Blume-Leiss) die Koordinaten, die Meereshöhe, die Exposition und Hangneigung bestimmt. Eine zusätzliche Trassierband-Markierung erlaubte es, die Aufnahmeflächen auch im Gelände zu verschiedenen Aufnahmezeitpunkten rasch wiederzufinden.

3. Methoden

3.1 Vegetationsaufnahmen

Die Vegetation wurde in beiden Zeiträumen nach der Methode Braun-Blanquet aufgenommen, bei der mit Hilfe einer 7-teiligen Skala die Deckungsgrade der Arten der Baum-, Strauch-, Kraut- und Kryptogamenschicht geschätzt werden (DIERSCHKE 1994). Während bei WINTERHOFF (1960) die Aufnahmeflächen unterschiedlich groß waren (zwischen 60–400 m², meist 100–200 m², im Mittel 145 m²), wurde 2011/12 eine standörtlich und strukturell homogene Aufnahmefläche von einheitlich 100 m² gewählt. Um auch die Frühjahrspflanzen zu erfassen, wurden alle Flächen zweimal in der Vegetationsperiode (im Frühjahr zur Zeit der Anemonen-Blüte, im Sommer bei voller Belaubung) aufgesucht. Auf Grund des sehr zeitigen und trockenen Frühjahrs 2011 waren die Orchideen (insbesondere die *Epipactis*-Arten) nicht sehr gut entwickelt. Um zu prüfen, ob es sich hier um einen allgemeinen Rückgang handelt oder nur um die bei Orchideen bekannten starken interannuellen Schwankungen (TAMM 1972, 1991, INGHE & TAMM 1988, DIERSCHKE 2013), wurden in der Zeit vom 25.5.–26.6.2012 nochmals alle Flächen aufgesucht, um das aktuelle Orchideen-Vorkommen zu überprüfen. Dabei wurden auch Neufunde von Arten notiert.

Die Abgrenzung von Moosen und Flechten, die nur den Mineralboden oder auch die anstehenden Felsen, Totholz oder Stammfüße der Bäume besiedeln, ist im *Carici-Fagetum* nicht ganz einfach, da es fließende Übergänge zwischen den einzelnen Substraten gibt. Wie von WINTERHOFF (1960, 1963) wurden auch 2011/12 allein die bodenbewohnenden Moose bei den Sommeraufnahmen angesprochen. Alle im Gelände nicht sicher erkennbaren Arten wurden gesammelt und mikroskopisch nachbestimmt.

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

3.2 Standörtliche und ertragskundliche Daten

Neben den Parametern Meereshöhe, Exposition und Hangneigung, die sowohl 1955/60 (mit Hilfe topographischer Karten und Geologenkompass) als auch 2011/12 erfasst wurden, wurde bei den aktuellen Sommeraufnahmen auch abgeschätzt, wie viel der Aufnahmefläche prozentual von Laubstreu, Felsen oder Mineralboden eingenommen wird. Das Alter des Hauptbestands und die Leistungsklasse der Buche wurden bei der Erst- und Zweitaufnahme aus den forstlichen Betriebswerken übernommen. Diese Angaben sind sicher mit Fehlern behaftet, da es sich häufig um grobe Schätzwerte handelt (die meisten Bestände sind aus Naturverjüngung entstanden bzw. sind ungleichaltrig) und sie sich auf Wirtschaftseinheiten (i.d.R. Unterabteilungen) beziehen, die standörtlich und strukturell sehr heterogen sein können. Zudem konnten diese Daten für die Aufnahmen 1955/60 nicht für alle Aufnahmeflächen ermittelt werden.

3.3 Datenauswertungen

Für alle Auswertungen 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).

Bei der Auswertung und dem Vergleich der beiden Aufnahmekollektive aus den Zeiträumen 1955/60 und 2011/12 wurde die von WINTERHOFF (1960, 1963) vorgenommene Einteilung des *Carici-Fagetum* in vier Subassoziationen mit Hilfe von Charakter- und Differentialarten nach der Methode von Ellenberg (1956) beibehalten (siehe auch Anhang S1 mit einer Auflistung aller Charakterarten des *Carici-Fagetum* und der Differentialarten der Subassoziationen). Damit sollte die Möglichkeit gegeben sein, unterschiedliche Veränderungen nicht nur für das *Carici-Fagetum* insgesamt, sondern auch auf der Ebene der damals ausgeschiedenen Subassoziationen deutlich zu machen. Ergänzend wurden mit den Datensätzen 1955/60 und 2011/12 DCA (Detrended Correspondence Analysis)-Ordinationen durchgeführt, die zum einen die ursprüngliche Einteilung überprüfen und zum anderen die Veränderung im Untersuchungszeitraum veranschaulichen sollten. Für die DCA-Ordinationen wurden die De-

ckungsgrade der Feldschicht (Strauch-, Kraut- und Mooschicht) einer arcsin-Wurzeltransformation unterzogen. Mithilfe einer Multiple Response Permutation-Prozedur (MRPP, basierend auf 999 Permutationen und Euklidischer Distanz) wurde der Unterschied in der floristischen Zusammensetzung im Vergleich der beiden Aufnahmezeiträume 1955/60 und 2011/12 überprüft (MCCUNE & GRACE 2002).

Mit den Achsenwerten der DCA-Ordinationen wurden die Artabundanzen sowie verschiedene forstliche und standortökologische Parameter korreliert. Das Alter der Bestände und die Leistungsklasse der Buche wurden nur für die Kennzeichnung der aktuellen Vegetation 2011/12 berücksichtigt, da allein hierzu vollständig auswertbare Angaben für alle 78 Aufnahmeflächen vorlagen. Entsprechend gilt dies auch für die Angaben zur Laubstreu-, Mineralboden- und Felsabdeckung der Aufnahmeflächen. Bezüglich der Hangneigung wurden die Original-Geländedaten verwendet (in °), für die Exposition wurden Kategorien gebildet: 1 = Nordhang (Exposition > NW bis NO); 2 = Plateaulage; 3 = Ost- und Westhang (Exposition > NO bis SO bzw. > SW bis NW); 4 = Südhang (Exposition > SO bis SW). Zusätzlich wurden die potentielle direkte Strahlung in MJ cm⁻² Jahr⁻¹ und ein Hitzeindex pro Aufnahmefläche nach MCCUNE & DYLAN (2002) berechnet, um Informationen über den Wärme- und Wasserhaushalt der Aufnahmeflächen zu erhalten. Dazu werden der Breitengrad, die Hangneigung und die Exposition in Beziehung gesetzt. Der Hitzeindex berücksichtigt dabei auch die höhere maximale Temperatur auf Westhängen mit Nachmittag- bzw. Abendsonne im Vergleich zu Osthängen mit Morgen-sonne. Als weitere Standortparameter wurden aus dem Arteninventar der Aufnahmen die mittleren Zeigerwerte nach ELLENBERG et al. (2001; Präsenz/Absenz: alle Vegetationsschichten; gewichtet nach Artendeckung: nur Feldschicht) errechnet und mit den Achsenwerten der DCA-Ordination korreliert.

Außerdem erfolgte eine Einteilung der Arten anhand ihrer Bindung an den Wald, basierend auf den Waldartenlisten Deutschlands (SCHMIDT et al. 2011). Für das Vorkommen von gefährdeten Arten und Neophyten wurden die Florenlisten für das niedersächsische Berg- und Hügelland (GARVE 2004, KOPERSKI 2011) herangezogen.

Um die zeitlichen Veränderungen aufzuzeigen, wurden das Alter der Baumschicht, die Leistungsklasse, der Deckungsgrad der Vegetationsschichten, verschiedene Diversitätsmerkmale (Artenzahlen, Shannon-Index, Evenness, siehe MAGURRAN 2004), die Zeigerwerte sowie die prozentualen Anteile der Waldarten an der Gesamtartenzahl und der Gesamtdeckung zwischen 1955/60 und 2011/12 verglichen. Gleiches erfolgte für die Deckungsgrade der häufigsten Arten (Arten mit einer relativen Stetigkeit > 20 % oder einer mittleren Deckung > 1 % im gesamten Aufnahmematerial oder in einer der vier Subassoziationen). Die Stetigkeit basiert dabei auf dem prozentualen Vorkommen einer Art an der Gesamtzahl der Aufnahmeflächen einer Subassoziation bzw. den 78 Aufnahmeflächen des *Carici-Fagetum* zu einem Aufnahmezeitpunkt. Die floristische Ähnlichkeit der Vegetationsaufnahmen insgesamt und innerhalb einer Subassoziation wurde für beide Aufnahmezeitpunkte an Hand der mittleren JACCARD-Distanz bestimmt. Sie beschreibt den Deckungsgradanteil in Kombination aller Arten, die zwei Aufnahmeflächen 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 Aufnahmeflächen hinsichtlich der Artenzusammensetzung anzeigt. Für jede Aufnahmefläche wurde eine mittlere JACCARD-Distanz ermittelt, indem jede Fläche paarweise mit jeder anderen Fläche der Subassoziation bzw. des gesamten Datensatzes innerhalb eines Aufnahmezeitraums verglichen wurde.

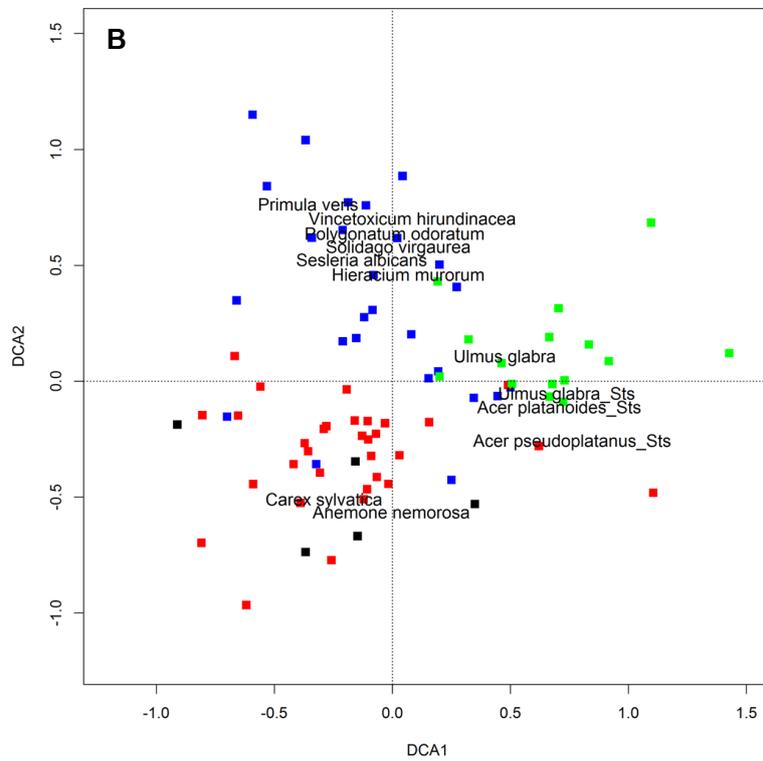
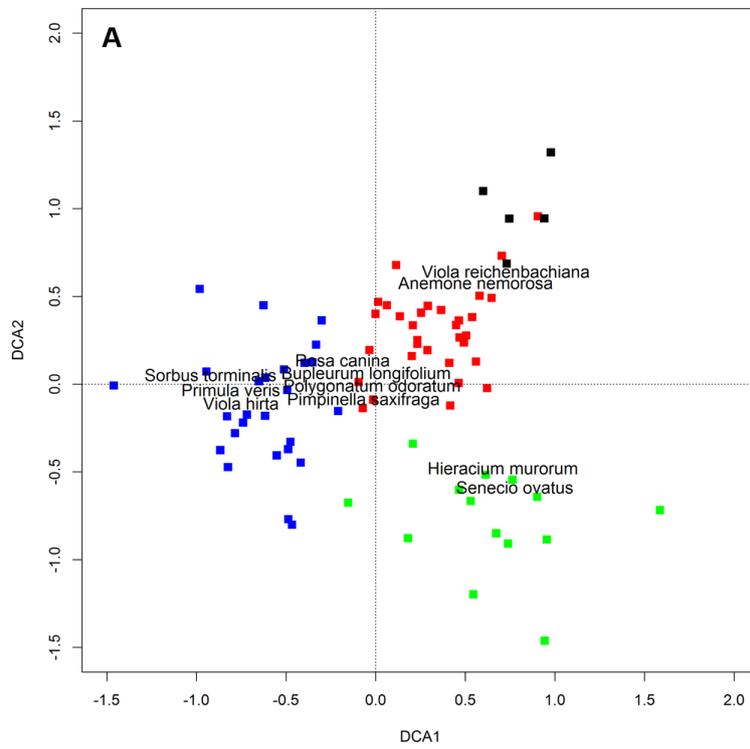
Signifikante Unterschiede zwischen den Zeiträumen wurden für alle Parameter mit Hilfe des gepaarten T-Tests (bei normalverteilten Daten nach dem Shapiro-Wilk-Test) oder des Wilcoxon-Rangsummen-Tests (bei nicht normalverteilten Daten nach dem Shapiro-Wilk-Test) ermittelt. Die Subassoziationen wurden jeweils paarweise mit Hilfe des T-Test (bei normalverteilten Daten) oder des Mann-Whitney-U-Tests (bei fehlender Normalverteilung) verglichen. Alle Berechnungen mit Ausnahme der Ordinationen, der MRPP und der Berechnung der JACCARD-Distanz (R-software, package *vegan*) erfolgten mit dem Programm SigmaPlot 12.0 (Systat Software). Wenn nicht anderweitig erwähnt, gilt $p < 0,05$ als einheitliches Signifikanzniveau.

4. Ergebnisse

4.1 Vegetationskundliche Gliederung und Standortsverhältnisse

Die DCA-Ordination der Vegetationsaufnahmen aus dem Zeitraum 1955/60 spiegelt die von WINTERHOFF (1960, 1963) auf Grund der klassischen Tabellenarbeit (ELLENBERG 1956) ausgeschiedenen vier Subassoziationen des *Carici-Fagetum* deutlich wieder (Abb. 1A, Anhang S1). Entlang der 1. Achse lässt sich das *C.-F. primuletosum* u. a. durch das Auftreten von *Primula veris*, *Bupleurum longifolium*, *Polygonatum odoratum*, *Pimpinella saxifraga* und *Viola hirta* in der Krautschicht gegenüber den übrigen drei Subassoziationen klar abgrenzen. Für das *C.-F. actaeetosum*, *C.-F. typicum* und *C.-F. luzuletosum* erfolgt die Abgrenzung dagegen deutlicher entlang der 2. Achse. Dabei ist das *C.-F. actaeetosum* negativ mit der 2. Achse korreliert und besonders durch das Vorkommen von *Hieracium murorum* und *Senecio ovatus* gekennzeichnet. Das *C.-F. luzuletosum* ist positiv mit der 2. Achse korreliert und überschneidet sich im Ordinationsdiagramm mit zwei Aufnahmen des *C.-F. typicum*, vor allem bedingt durch das gemeinsame Auftreten von Arten wie *Anemone nemorosa* und *Viola reichenbachiana* sowie den von WINTERHOFF (1960, 1963) angeführten Differentialarten *Carex sylvatica*, *Deschampsia cespitosa* und *Atrichum undulatum*, die sowohl in der *Carex sylvatica*-Variante des *C.-F. typicum* als auch im *C.-F. luzuletosum* verstärkt auftreten. Nach der DCA-Ordination ist daher die von WINTERHOFF (1960, 1963) erfolgte Aufteilung dieser Aufnahmen in das *C.-F. typicum* und *C.-F. luzuletosum* aus heutiger Sicht zumindest in Teilen als kritisch anzusehen. Dennoch verdeutlichen die Reaktionszahlen (Tab. 1 als Beilage) den durch kleinflächige Lössdecken bedingten bodensauren Charakter der Aufnahmeflächen des *C.-F. luzuletosum* im Vergleich zu den anderen ausgeschiedenen Subassoziationen und damit die standörtlichen Unterschiede, die vor 50 Jahren deutlich vorhanden waren. Die DCA der Daten 2011/12 erlaubt hingegen keine Abgrenzung der Subassoziationen *C.-F. typicum* und *C.-F. luzuletosum*, für die *Anemone nemorosa* und *Carex sylvatica* kennzeichnend sind (Abb. 1B). Deutlich abzugrenzen ist jedoch auch hier das *C.-F. primuletosum*, welches durch *Hieracium murorum*, *Polygonatum odoratum*, *Primula veris*, *Sesleria albicans*, *Solidago virgaurea* und *Vincetoxicum hirundinacea* charakterisiert ist. Das *C.-F. actaeetosum* ist wiederum positiv mit der 1. Achse korreliert und vermittelt zwischen dem *C.-F. typicum* und *C.-F. primuletosum*. Das *C.-F. actaeetosum* zeichnet sich besonders durch die Edellaubhölzer *Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus* und *Ulmus glabra* aus.

Die Korrelation der Achsenwerte der DCA-Ordinationen mit Zeigerwerten und Standortfaktoren kennzeichnet zu beiden Aufnahmezeiträumen die wichtigsten Unterschiede zwischen den Subassoziationen (Tab. 2). So sind die Flächen des *C.-F. primuletosum* positiv mit der Lichtzahl und der Reaktionszahl und negativ mit der Feuchte- und Stickstoffzahl korreliert. Diese Subassoziation besiedelt gemeinsam mit dem *C.-F. typicum*, welches durch Stickstoff- und Frischezeiger gekennzeichnet ist, die sonnenseitigen Hänge, während das *C.-F. actaeetosum* stark geneigte Schatthänge charakterisiert. Darüber hinaus ist das *C.-F. primuletosum* 2011/12 durch laubfreien Mineralboden und ein hohes Bestandesalter gekennzeichnet, während die weiterhin bewirtschafteten *C.-F. typicum*-Bestände jünger sind und sich durch leistungsstärkere Buchen und geschlossene Laubstreudecken auszeichnen. Zu beiden Aufnahmezeiträumen weist das *C.-F. primuletosum* im Vergleich der vier Subassoziationen durchgehend einen höheren Anteil an Licht-, Kontinentalitäts-, Trockenheits-, Wärme-, Stickstoffmangel- und Kalkzeigern auf. Wärme- und besonders Kalkzeiger sind dagegen im *C.-F. luzuletosum* deutlich schwächer als in den übrigen Subassoziationen vertreten (Tab. 1 als Beilage).



4. 2 Veränderungen zwischen 1955/60 und 2011/12

4.2.1 Alter und Wuchsleistung der Bestände, Struktur und Diversität der Vegetationsschichten

Im Durchschnitt hat sich das Bestandesalter der Aufnahme­flächen 2011/12 gegenüber 1955/60 um 30 Jahre erhöht (Abb. 2). Dieses zunächst überraschende Ergebnis ergibt sich aus der Tatsache, dass um 1960 noch alle Bestände des *Carici-Fagetum* bewirtschaftet wurden. Inzwischen werden insbesondere die Steilhanglagen mit Muschelkalkfelsen in weiten Teilen des Göttinger Waldes nicht mehr bewirtschaftet und sind als Naturwaldreservate oder Schutzwälder ausgewiesen. Besonders alt sind dementsprechend heute die für die Steilhänge und –kanten typischen Bestände des *C.-F. actaeetosum* (im Mittel 170 Jahre alt, Maximum 217 Jahre, „Krumme Altar“) und *C.-F. primuletosum* (im Mittel 161 Jahre alt, Maximum 231 Jahre, „Lippberge“). Deutlich jünger sind heute – wie schon vor 50 Jahren – die Bestände im *C.-F. typicum* und *C.-F. luzuletosum*, aber auch bei ihnen hat das mittlere Bestandesalter zugenommen, allerdings im *C.-F. typicum* nicht signifikant. In diesen beiden Subassoziationen finden sich überwiegend auch die weiterhin konventionell bewirtschafteten Buchenbestände mit ihrem Wechsel aus Altbeständen, die nach Auflichtung und Endnutzung mit Naturverjüngung in die nachfolgende Generation überführt werden.

Angaben zur Leistungsklasse der Buche aus beiden Aufnahmezeiträumen liegen von 26 Flächen vor. Durchgehend hat sich die Wuchsleistung 2011/12 um etwa ein Drittel gegenüber 1955/60 erhöht (Abb. 2). Trotz der geringen Stichprobenzahl bleibt dabei die Reihung in den Subassoziationen gleich. Relativ schwachwüchsig ist die Buche in Beständen des *C.-F. primuletosum* und des *C.-F. actaeetosum*, deutlich besser im *C.-F. typicum* und *C.-F. luzuletosum*.

Vorherige Seite (previous page):

Abb. 1. DCA der Vegetationsaufnahmen (Feldschicht; Sts = Strauchschicht) des *Carici-Fagetum* aus dem Zeitraum A) 1955/60 (1. Achse: Gradientenlänge = 3,048; erklärte Varianz = 26,3 %; Eigenwert = 0,293; 2. Achse: erklärte Varianz = 20,2 %, Eigenwert = 0,263) und B) 2011/12 (1. Achse: Gradientenlänge = 2,338; erklärte Varianz = 32,9 %; Eigenwert = 0,197; 2. Achse: erklärte Varianz = 11,1 %; Eigenwert = 0,182). Die Farben kennzeichnen die Aufnahme­flächen entsprechend der Gliederung des *Carici-Fagetum* in die vier Subassoziationen nach WINTERHOFF (1960, 1963, siehe Anhang S1): blau = *Carici-Fagetum primuletosum*; rot = *Carici-Fagetum typicum*; grün = *Carici-Fagetum actaeetosum*; schwarz = *Carici-Fagetum luzuletosum*. Bi-Plots wurden durch Korrelationen der Achsenwerte mit den Artabundanzen erstellt. Dargestellt wurden nur Arten mit einem Korrelationskoeffizienten $r > 0,5$ mit einer der beiden Achsen. Zur Übersichtlichkeit wurde auf die Darstellung der Vektoren verzichtet.

Fig. 1. DCA ordination of the vegetation surveys (field layer; Sts = shrub layer) in the *Carici-Fagetum* from A) 1955/60 (1. Axis: length of gradient = 3.048; explained variance = 26.3%; eigenvalue = 0.293; 2. Axis: explained variance = 20.2%; eigenvalue = 0.263) and B) 2011/12 (1. Axis: length of gradient = 2.338; explained variance = 32.9%; eigenvalue = 0.197; 2. Axis: explained variance = 11.1%; eigenvalue = 0.182). The colours indicate sample plots according to the classification of the *Carici-Fagetum* into four subassociations following WINTERHOFF (1960, 1963, see Appendix S1): blue = *Carici-Fagetum primuletosum*; red = *Carici-Fagetum typicum*; green = *Carici-Fagetum actaeetosum*; black = *Carici-Fagetum luzuletosum*. Bi-Plots were created by correlating the axes scores and species abundance data. Only species with a correlation coefficient $r > 0.5$ with one of the axes are shown. For clarity vectors for species abundance data were not drawn.

Tabelle 2. Pearson-Korrelationskoeffizienten zwischen Achsenwerten der DCA-Ordinationen der Vegetationsaufnahmen 1955/60 und 2011/12 (vgl. Abb. 1) und forstlichen und standortsökologischen Parametern sowie ungewichteten und Deckungsgrad-gewichteten Zeigerwerten nach ELLENBERG et al. (2001). Signifikante Korrelationen mit forstlichen Parametern und den Standortsfaktoren sind fett gedruckt. Die Beziehung der Zeigerwerte mit den Achsenwerten wurde nicht auf Signifikanz geprüft (ZELENÝ & SCHAFFERS 2012). Die forstlichen und standortsökologischen Parameter waren nicht für alle Aufnahmeflächen aus dem Zeitraum 1955/60 vorhanden.

Table 2. Pearson correlation coefficients between scores of DCA-ordination axes of the relevés 1955/60 and 2011/12 (see Fig. 1) and stand and site parameters as well as unweighted and cover-weighted ELLENBERG indicator values. Significant correlations with stand and site parameters are written in bold. Correlations between indicator values and axes scores were not tested for significance (ZELENÝ & SCHAFFERS 2012). Stand and site parameters were not available for all study plots in 1955/60.

	1955/60		2011/12	
	DCA 1	DCA 2	DCA 1	DCA 2
Forstliche Parameter				
Alter der Bestände	-	-	0,116	0,536
Leistungsklasse der Buche	-	-	-0,127	-0,575
Standortsfaktoren				
Exposition	-0,387	0,590	-0,514	-0,231
Hangneigung [°]	0,117	-0,753	0,511	0,363
Direkte Strahlung [MJ cm ⁻² a ⁻¹]	-0,303	0,592	-0,596	-0,222
Hitze-Index	-0,461	0,599	-0,599	-0,120
Laubstreudeckung [%]	-	-	-0,087	-0,556
Mineralboden [%]	-	-	-0,020	0,593
Felsen [%]	-	-	0,408	0,215
Ungewichtete Zeigerwerte				
Kontinentalität	-0,533	0,401	-0,269	-0,693
Temperatur	-0,178	-0,102	-0,205	-0,100
Licht	-0,695	-0,238	-0,170	0,571
Feuchtigkeit	0,846	0,109	0,252	-0,693
Stickstoff	0,724	-0,345	0,472	-0,496
Reaktion	-0,622	-0,258	-0,102	0,216
Deckungsgrad-gewichtete Zeigerwerte				
Kontinentalität	-0,311	0,158	0,190	0,487
Temperatur	-0,002	0,053	0,013	0,074
Licht	-0,617	-0,371	0,117	0,635
Feuchtigkeit	0,812	0,237	0,373	-0,726
Stickstoff	0,749	-0,128	0,433	-0,632
Reaktion	-0,678	-0,110	-0,017	0,288

Über alle Vegetationsaufnahmen des *Carici-Fagetum* hat der Deckungsgrad der Baumschicht in den letzten 50 Jahren signifikant abgenommen, der Deckungsgrad von Strauch-, Kraut- und Moosschicht dagegen signifikant zugenommen (Tab. 3 als Beilage). Diese Veränderung lässt sich (mit wenigen Ausnahmen) auch in den vier Subassoziationen wiederfinden, allerdings ist auf Grund der geringeren Stichprobenzahl und der Streuung die Zahl der signifikanten Unterschiede geringer. Besonders deutlich ist jedoch in allen Subassoziationen

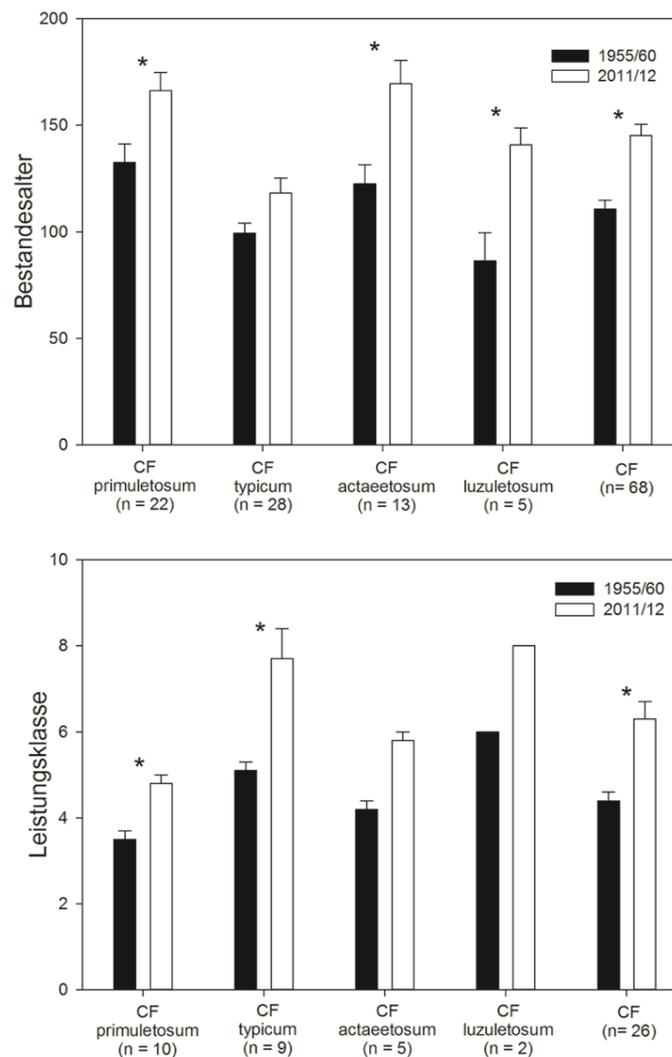


Abb.2. Mittleres Bestandesalter (oberes Diagramm) und mittlere Leistungsklasse (unteres Diagramm) der Buche (jeweils \pm Standardfehler) im Bereich der Aufnahme­flächen des *Carici-Fagetum* (CF) bzw. der vier Subassoziationen nach WINTERHOFF (1960, 1963) in den Aufnahmezeiträumen 1955/60 und 2011/12. * markiert signifikante Unterschiede zwischen den Aufnahmezeiträumen.

Fig. 2. Mean (\pm standard error) stand age (upper graph) and yield class (bottom graph) of beech within the surveyed stands of the *Carici-Fagetum* (CF) and its four sub-associations following WINTERHOFF (1960, 1963) for the survey periods 1955/60 and 2011/12. * marks significant differences between survey periods.

die Zunahme der Strauchschichtdeckung, die heute z. T. zehnmal höher liegt als vor 50 Jahren. Der Deckungsgrad der Krautschicht hat sich gegenüber 1955/60 besonders im *C.-F. typicum* ebenfalls deutlich erhöht. Die Baumschicht ist vor allem im *C.-F. primuletosum* und *C.-F. typicum* lichter geworden. Signifikante Anstiege im Deckungsgrad der bodenbewohnenden Moose kennzeichnen das *C.-F. typicum* und *C.-F. actaeetosum*.

Die Gesamtartenzahl hat sich über alle Aufnahme­flächen und Vegetationsschichten hinweg von 1955/60 bis 2011/12 von 205 auf 190 verringert (Tab. 4). 47 Gefäßpflanzen- und 19 Moos-Arten wurden nur 1955/60, 34 Gefäßpflanzen- und 16 Moosarten nur 2011/12 gefunden. In der mittleren Artenzahl pro Aufnahme­fläche über alle Vegetationsschichten und Vegetationseinheiten ergeben sich zwischen 1955/60 und 2011/12 keine signifikanten Veränderungen, wohl aber, wenn man einzelne Vegetationsschichten oder Subassoziationen miteinander vergleicht (Tab. 3 als Beilage). Während es in der Baumschicht keine Veränderungen gibt, zeichnet sich die Strauchschicht in allen Subassoziationen durch eine signifikante Erhöhung in der Artenzahl aus. Heute finden sich dreimal so viel Gehölzarten in der Strauchschicht wie vor 50 Jahren. Dagegen hat die Artenzahl in der Krautschicht leicht (im Mittel um 2 Arten), aber signifikant in allen Subassoziationen mit Ausnahme des *C.-F. typicum* abgenommen. Die Artenzahl-Veränderungen in der Moos­schicht beschränken sich auf signifikante Zunahmen im *C.-F. typicum* und *C.-F. actaeetosum*.

In der Kombination von Artenreichtum und Deckungsgradanteilen ergibt sich bei Berücksichtigung von Strauch-, Kraut- und Moos­schicht sowohl im Shannon-Index als auch in der Evenness für das *Carici-Fagetum* insgesamt ein Rückgang (Tab. 3 als Beilage), besonders ausgeprägt im *C.-F. typicum* und im *C.-F. luzuletosum*, nur schwach im *C.-F. primuletosum* und *C.-F. actaeetosum*.

Tabelle 4. Gesamtartenzahl, Zahl der Rote-Liste-Arten und Neophyten nach Angaben von GARVE (2004) und KOPERSKI (2011) für das niedersächsische Hügel- und Bergland für die Aufnahmen 1955/60 und 2011/12 in den vier Subassoziationen nach WINTERHOFF (1960, 1963) sowie im *Carici-Fagetum* insgesamt.

Table 4. Total species numbers, the number of red-list species and neophytes following GARVE (2004) and KOPERSKI (2011) for the uplands of Lower Saxony at the surveys 1955/60 and 2011/12 in the four sub-associations following WINTERHOFF (1960, 1963) and in the *Carici-Fagetum* as a whole.

Subassoziation	<i>C.-F. primuletosum</i> (n = 26)		<i>C.-F. typicum</i> (n = 32)		<i>C.-F. actaeetosum</i> (n = 15)		<i>C.-F. luzuletosum</i> (n = 5)		<i>Carici-Fagetum</i> (n = 78)	
	1955/ 60	2011/ 12	1955/ 60	2011/ 12	1955/ 60	2011/ 12	1955/ 60	2011/ 12	1955/ 60	2011/ 12
Gesamtartenzahl	147	132	135	134	95	106	93	84	205	190
Rote-Liste-Arten										
<i>Gefäßpflanzen</i>										
1: Vom Aussterben bedroht	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
2: Stark gefährdet	4	4	3	3	0	1	1	0	6	5
3: gefährdet	18	13	15	6	7	3	4	2	22	14
V: Vorwarnliste	3	2	1	1	1	1	0	0	3	2
Insgesamt	25	19	20	10	8	5	5	2	32	21
<i>Moose</i>										
3: gefährdet	2	0	1	0	1	0	1	0	2	0
V: Vorwarnliste	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2
Insgesamt	3	1	2	0	1	1	1	1	3	2
Neophyten										
<i>Gefäßpflanzen</i>										
N/E: Etabliert	2	3	1	1	0	1	2	1	3	5
N/U: Unbeständig	1	3	0	3	0	1	0	0	1	4
Insgesamt	3	6	1	4	0	2	2	1	4	9

4.2.2 Floristische Zusammensetzung und Zeigerwerte

Eine DCA-Ordination der Vegetationsaufnahmen beider Aufnahmezeiträume zeigt entlang der 1. Achse eine gerichtete Vegetationsveränderung während der letzten 50 Jahre, und zwar in allen vier Subassoziationen mehr oder weniger gleichsinnig (Abb. 3). Das Ergebnis der MRPP bestätigt einen signifikanten Unterschied in der Artenzusammensetzung des *Carici-Fagetum* zwischen den beiden Aufnahmezeiträumen 1955/60 und 2011/12 ($A = 0,138$; $p = 0,001$). Diese 1. DCA-Achse weist hohe Korrelationskoeffizienten mit den gewichteten Zeigerwerten für Feuchte ($r = -0,873$), Stickstoff ($-0,796$) und Licht ($0,719$) auf. Das *C.-F. primuletosum* weist dabei die größten Veränderungen auf – insbesondere hinsichtlich der Licht- und Stickstoffzahlen (vgl. Tab. 1 als Beilage). Im *C.-F. luzuletosum* ist der Anstieg der Stickstoffzahl besonders ausgeprägt.

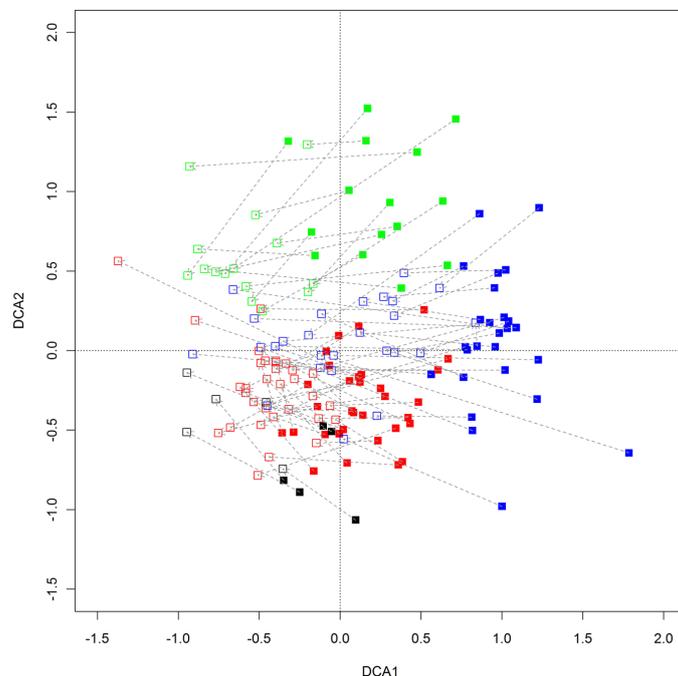


Abb. 3. DCA der Vegetationsaufnahmen (Feldschichtdaten) aus dem Zeitraum 1955/60 (geschlossene Quadrate) und dem Zeitraum 2011/12 (offene Quadrate; 1. Achse: Gradientenlänge = 3,161; erklärte Varianz = 25,3 %; Eigenwert = 0,277; 2. Achse: erklärte Varianz = 22,5 %; Eigenwert = 0,205). Die grauen Pfeile zeigen die zeitliche Entwicklung der Aufnahmeflächen. Die Farben kennzeichnen die Aufnahmeflächen entsprechend der Gliederung des *Carici-Fagetum* in vier Subassoziationen durch WINTERHOFF (1960, 1963, siehe Anhang S1): blau = *Carici-Fagetum primuletosum*; rot = *Carici-Fagetum typicum*; grün = *Carici-Fagetum actaetosum*; schwarz = *Carici-Fagetum luzuletosum*.

Fig. 3. DCA ordination of the vegetation surveys (field layer) from 1955/1960 (closed circles) and 2011/12 (open circles; 1. Axis: length of gradient = 3.161; explained variance = 25.3%; eigenvalue = 0.277; 2. Axis: explained variance = 22.5%; eigenvalue = 0.205). The grey arrows indicate the development of the relevés from 1955/60 to 2011/12. The colours indicate sample plots according to the classification of the *Carici-Fagetum* into four subassociations following WINTERHOFF (1960, 1963, see Appendix S1): blue = *Carici-Fagetum primuletosum*; red = *Carici-Fagetum typicum*; green = *Carici-Fagetum actaetosum*; black = *Carici-Fagetum luzuletosum*.

4.2.3 Entwicklung einzelner Arten und Artengruppen

Der allgemeine Rückgang des Deckungsgrades der Baumschicht beruht im Wesentlichen auf dem Rückgang der Buche (Anhang S1). Vor allem im *C.-F. typicum* liegt der Deckungsgrad von *Fagus sylvatica* heute 20 % niedriger als vor 50 Jahren. *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* haben dagegen signifikant zugenommen, während es bei der für das *Carici-Fagetum* besonders charakteristischen *Sorbus torminalis* keine wesentliche Veränderung gegeben hat. Nicht mehr vorhanden in der Baumschicht sind heute *Acer campestre* und *Carpinus betulus*, die 1955/60 immerhin noch in etwa 10 % der Aufnahme­flächen vertreten waren.

Entsprechend dem höheren mittleren Deckungsgrad der Strauchschicht insgesamt (Tab. 3 als Beilage) haben alle häufigen Gehölzarten in dieser Vegetationsschicht gegenüber 1955/60 deutlich zugenommen (Anhang S1). Am häufigsten findet sich in der Strauchschicht eine Naturverjüngung aus Buche, aber auch Bergahorn und Esche sind heute in fast der Hälfte aller Aufnahme­flächen mit Höhen von 0,5–5 m vertreten, ebenso wie die Straucharten *Crataegus laevigata* und *Lonicera xylosteum*.

Eine deutliche Zunahme zeigen auch viele Gehölzarten in der Krautschicht (*Acer platanoides*, *A. pseudoplatanus*, *Clematis vitalba*, *Crataegus laevigata*, *Fagus sylvatica*, *Fraxinus excelsior*, *Rubus fruticosus* agg., *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia platyphyllos*, *Ulmus glabra*). Unter den Kräutern und Grasartigen, deren Deckungsgrad signifikant zugenommen hat, finden sich mit *Carex digitata*, *Convallaria majalis* und *Hepatica nobilis* drei Arten, die für das *Carici-Fagetum* als Charakter- bzw. Differentialarten besonders typisch sind (Anhang S1) sowie mit *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Arum maculatum*, *Brachypodium sylvaticum*, *Carex sylvatica*, *Galium odoratum*, *Hedera helix*, *Lilium martagon* und *Mercurialis perennis* und *Polygonatum verticillatum* Arten, die in den artenreichen Buchenwäldern Nordwestdeutschlands – insbesondere auch in den Kalk-Buchenwäldern der Plateaulagen (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) – weiter verbreitet sind (DIERSCHKE 1989).

Zurückgegangen ist dagegen eine große Zahl von Charakter- und Differentialarten des *Carici-Fagetum* (u. a. *Bupleurum longifolium*, *Campanula persicifolia*, *C. rapunculoides*, *C. trachelium*, *Cephalanthera rubra*, *Epipactis atrorubens*, *Hieracium murorum*, *Mycelis muralis*, *Sesleria albicans*, *Solidago virgaurea*, *Tanacetum corymbosum*, *Taraxacum* sect. *Ruderalia*, *Viola hirta*, Anhang S1), jedoch keine Art der artenreichen Buchenwälder mit größerer Standortamplitude. Mit *Brachypodium pinnatum* und *Gentianella ciliata* sind heute auch zwei typische Vertreter der Kalk-Magerrasen (*Festuco-Brometea*) aus dem *Carici-Fagetum* verschwunden, die 1955/60 noch vereinzelt angetroffen wurden. Der Anteil der Charakter- und Differentialarten des *Carici-Fagetum* an der Krautschicht ging bezüglich der Artenzahl von 44 % signifikant auf 33 % zurück (Abb. 4). Noch stärker war der Rückgang am Deckungsgrad: er halbierte sich fast von 52 % auf 28 % in allen vier Subassoziationen. Dabei blieb die Rangfolge mit relativ hohen Anteilen der Trennarten im *C.-F. primuletosum* und *C.-F. actaeetosum* und den niedrigsten Anteilen im *C.-F. luzuletosum* aber erhalten. Auf den Deckungsgrad bezogen haben die typischen Arten der Seggen-Hangbuchenwälder am stärksten im *C.-F. typicum* abgenommen.

In der Moos­schicht sind die Änderungen gering und lassen sich auch nicht eindeutig bestimmten Artengruppen zuordnen. Zugenommen haben die säuretoleranten Arten *Polytrichum formosum* und *Dicranella heteromalla* sowie das weit verbreitete *Brachythecium rutabulum*, abgenommen die Kalkgesteinsmoose *Fissidens dubius* und *Tortella tortuosa* (Anhang S1).

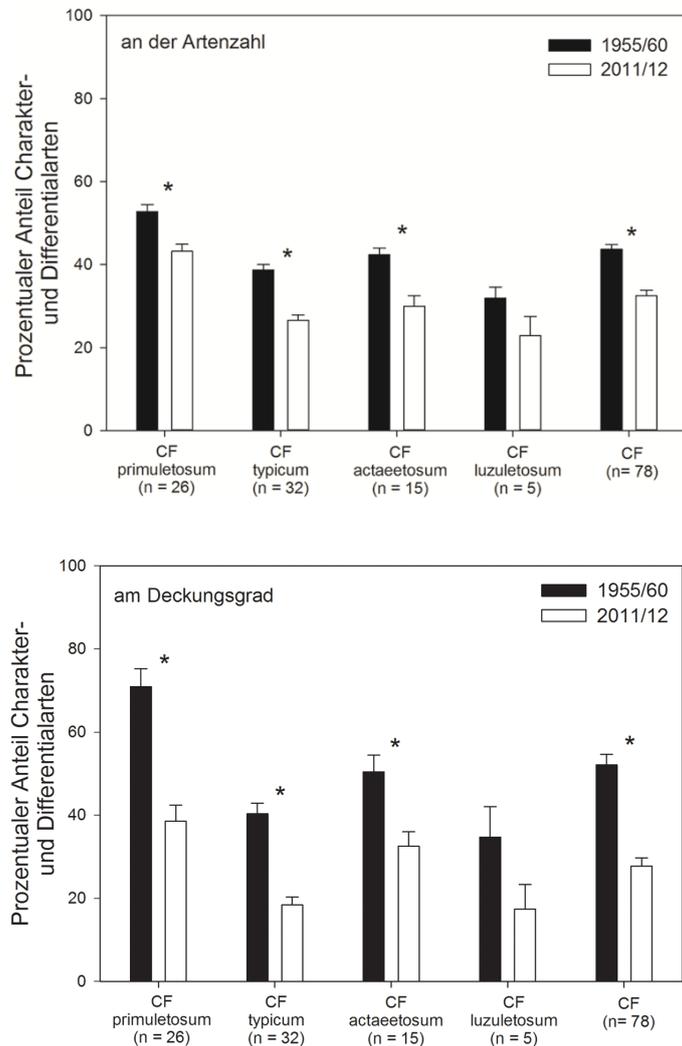


Abb. 4. Mittlerer prozentualer Anteil (\pm Standardfehler) von Charakter- und Differentialarten des *Carici-Fagetum* (CF) an der Artenzahl (oberes Diagramm) und am Deckungsgrad (unteres Diagramm) der Feldschicht in den vier Subassoziationen nach WINTERHOFF (1960, 1963) und im *Carici-Fagetum* insgesamt in den Aufnahmezeiträumen 1955/60 und 2011/12. * markiert signifikante Unterschiede zwischen den Aufnahmezeiträumen. Die Charakter- und Differentialarten sind in Anhang S1 hervorgehoben.

Fig. 4. Mean percentage (\pm standard error) of character and differential species of the *Carici-Fagetum* (CF) on species numbers (upper graph) and total cover (lower graph) of the field layer in the four sub-associations following WINTERHOFF (1960, 1963) and the *Carici-Fagetum* as a whole at the 1955/60 and 2011/12 surveys. * marks significant differences between survey periods. Character and differential species are highlighted in the Appendix S1.

Generell haben in der Feldschicht die Arten des geschlossenen Waldes zugenommen (siehe Waldbindung Tab. 1 als Beilage), während Arten der Waldränder und Verlichtungen sowie des Offenlandes zurückgegangen sind. Besonders markant waren die Verschiebungen in den Waldartengruppen im *C.-F. primuletosum*, schwächer dagegen im *C.-F. typicum*. Zusammengenommen sind die Pflanzengemeinschaften innerhalb der Subassoziationen bzw. im *Carici-Fagetum* insgesamt ähnlicher geworden (siehe auch JACCARD-Distanz, Tab. 1 als Beilage).

Rote-Liste-Arten (Gefäßpflanzen) nehmen durchgehend in allen Subassoziationen ab (Tab. 4), dabei vor allem Charakter- und Differentialarten des *Carici-Fagetum* (vgl. Anhang S1) wie *Cephalanthera rubra* (Gefährdungskategorie 2), *Bupleurum longifolium* (3), *Epipactis atrorubens* (3), *Tanacetum corymbosum* (3) und *Sesleria albicans* (V) sowie die Kalkmagerrasenart *Gentianella ciliata* (3). Signifikant zugenommen hat allein *Lilium martagon* (3). Von den vom Aussterben bedrohten und stark gefährdeten Arten wurden nur 1955/60 gefunden: *Epipogium aphyllum* (1, mit einer Aufnahmefläche zwischen „Jendel“ und „Lengder Burg“ nordwestlich Groß-Lengden), *Platanthera bifolia* (2) und *Polygala amara* (2). Dazu kommen noch 11 weitere Gefäßpflanzenarten der Kategorie 3 (gefährdet) und der Vorwarnliste. Nur 2011/12 traten *Cephalanthera longifolia* (2), *Anthericum liliago* (2), *Berberis vulgaris* (3) und *Carex humilis* (3) auf. In beiden Aufnahmezeiträumen war das *C.-F. primuletosum* besonders reich an gefährdeten Gefäßpflanzenarten, gefolgt vom *C.-F. typicum*.

Im Gegensatz zu den Gefäßpflanzen sind gefährdete Moosarten, die den Mineralboden des *Carici-Fagetum* besiedeln, nur selten vorhanden (Tab. 4). Insgesamt zwei Arten der Kategorie 3 und drei Arten der Vorwarnlisten erlauben keine Aussage hinsichtlich der zeitlichen Veränderungen bzw. zu Unterschieden zwischen den Subassoziationen.

Neophyten spielen im *Carici-Fagetum* bisher sowohl nach Artenzahl als auch nach Deckungsgrad keine Rolle (Tab. 4). Gleichwohl hat sich die Zahl nichteinheimischer Arten 2011/12 im Vergleich zu 1955/60 etwa verdoppelt. Der überwiegende Teil der Neophyten entfällt auf Gehölzarten, die z. T. aus naheliegenden Siedlungen stammen dürften (z. B. *Cotoneaster spec.*, *Juglans regia*, *Laburnum anagyroides*, *Mahonia aquifolium*), z. T. mit forstlichen Anpflanzungen in Verbindung stehen (z. B. *Larix decidua*, *Pinus nigra*, *Sorbus domestica*). Mit *Impatiens parviflora* und *Solidago gigantea* wurden 2011/12 zwei krautige Neophyten notiert, die in den 50er Jahren des letzten Jahrhunderts in den Seggen-Hangbuchenwäldern noch fehlten.

5. Diskussion

5.1 Entwicklung der Baumarten

Bei den Gehölzen in der Baumschicht ergibt sich keine Veränderung in der Artenzahl, aber ein Rückgang im Deckungsgrad. Dafür ist vor allem die weiterhin dominierende Buche verantwortlich, während die Edellaubhölzer *Acer pseudoplatanus* und *Fraxinus excelsior* zugenommen haben. Entscheidend für diese Veränderungen dürfte einmal das deutlich höhere Alter der Buchen im Hauptbestand sein. Mit zunehmendem Alter werden Buchenwälder deutlich lichter (EBER 1972). Auch bei fehlender Nutzung kommt es in Buchenwäldern, die mehr als 150 Jahre alt sind, bereits zu mortalitätsbedingten Ausfällen einzelner Bäume mit kleinen Lücken im Kronendach (HÄRDITLÉ et al. 2001, ROHNER et al. 2012, HEINRICHS & SCHMIDT 2013). Diese Situation trifft vor allem für die Probeflächen des *C.-F. primuletosum* und *C.-F. actaetosum* zu, die an Steilhängen und Felskanten in bestehenden Natur- und

Schutzwäldern aufgenommen wurden. Hier fanden in den letzten Jahrzehnten keine forstlichen Verjüngungsmaßnahmen statt (Abb. 5). Auf den besser nährstoff- und wasserversorgten Standorten des *C.-F. typicum* und *C.-F. luzuletosum* dürften dagegen auch forstliche Eingriffe für den Rückgang im Kronenschluss wichtig sein. Diese Bestände werden heute meist intensiv bewirtschaftet mit dem Ziel, die dominante Buche zurückzudrängen und den Anteil der Edellaubhölzer zu steigern (WAGENHOFF 1975, MEYER et al. 1999). Häufig sind diese waldbaulichen Eingriffe im Göttinger Wald mit einer gezielten Förderung der seltenen Elsbeere (*Sorbus torminalis*) und Eibe (*Taxus baccata*) verbunden (WAGENHOFF 1975, 1985, 1987, KAUSCH-BLECKEN VON SCHMELING 1978, BIEDERBICK 1991, KÖPP 1991). Bei beiden Baumarten hat sich ihr Anteil in der Baumschicht allerdings gegenüber den 1950er Jahren nicht verändert. Die Elsbeere ist auch auf vergleichbaren Standorten mit Eichen-Hainbuchenwäldern in Südniedersachsen regelmäßig vertreten (DIERSCHKE 1986). Sie wurde dort als lichtbedürftige Baumart durch die bis vor mehr als 100 Jahren vorherrschende Mittelwaldbewirtschaftung begünstigt (WILLERDING 1968). Ebenso wie *Acer campestre* und *Carpinus betulus*, die in der Baumschicht des *Carici-Fagetum* des Göttinger Waldes 1955/60 noch vertreten waren, 2011/12 aber bereits fehlten, geht auch *Sorbus torminalis* mit dem Übergang von der Mittelwaldwirtschaft zur Buchen-Hochwaldwirtschaft rasch zurück, wenn nicht waldbaulich gezielt gegengesteuert wird (KAUSCH-BLECKEN VON SCHMELING 1978, WAGENHOFF 1985, 1987, BIEDERBICK 1991, GERBER & SCHMIDT 1996, PREUTENBORBECK 2009). *Taxus baccata* gilt zwar als sehr schattentolerante Baumart, leidet in der Jugend aber stark unter dem Rehwild-Verbiss und ist im Alter den höher wachsenden, wenig Licht durchlassenden Altbuchen unterlegen (LEUTHOLD 1980, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Durch Zäunung sowie Auflichtungen und Ringeln des Oberstandes aus Altbuchen hat



Abb. 5. *Carici-Fagetum primuletosum* („Ratsburg“, FA Reinhausen Abt. 3049c2): um 1960 (Foto W. Winterhoff), um 1998 (Foto M. Schmidt) und am 03.12.2013 (Foto W. Schmidt). Der heute über 200 Jahre alte Buchenwald wurde bis 1972 bewirtschaftet, danach bis 1992 als Naturwaldreservat ausgewiesen.

Fig. 5. *Carici-Fagetum primuletosum* („Ratsburg“, forestry district Reinhausen section 3049c2): around 1960 (Photo W. Winterhoff), around 1998 (Photo M. Schmidt) and on 3rd December 2013 (Photo W. Schmidt). Currently more than 200 years old, this beech stand was managed until 1972 and then declared strict forest nature reserve until 1992.

man im „Eibenwald/Hainberg“ bei Eddigehausen versucht, sowohl die Eibennaturverjüngung als auch die vorhandenen Alteiben zu fördern (WAGENHOFF 1985, KÖPP 1991, MEYER 1995). Nach den Ergebnissen der Aufnahmen 2011/12 hat sich zwar die Eibenverjüngung in der Krautschicht erhöht, gleichzeitig sind hier aber viele der lichtbedürftigen Kennarten des vorherrschenden *C.-F. primuletosum* unter den Alteiben aus Lichtmangel und unter einer schwer zersetzbaren Streu stark zurückgegangen. Ähnliche Bemühungen zur Förderung der Eibe sind auch in vielen anderen Teilen des Göttinger Waldes zu beobachten, und zwar nicht nur an Standorten des *Carici-Fagetum*, sondern auch des *Hordelymo-Fagetum*.

In der Strauchschicht haben sich im Gegensatz zur Baumschicht sowohl die Artenzahl als auch der Deckungsgrad deutlich erhöht. Für diese Zunahme sind sicher zum Teil die durch Bestandesalter und Waldbau bedingte Abnahme der Baumschichtdeckung und damit das erhöhte Lichtangebot für die Naturverjüngung verantwortlich. Auf Kalkstandorten sorgt ein zunehmender Auflichtungsgrad dafür, dass sich neben der schattentoleranten Buche auch zahlreiche Edellaubhölzer – vor allem *Fraxinus excelsior*, *Acer platanoides*, *Acer pseudoplatanus* und *Ulmus glabra* – erfolgreich etablieren können (DIERSCHKE & BRÜNN 1993, LAMBERTZ & SCHMIDT 1999, KOMPA & SCHMIDT 2006, BARTSCH & RÖHRIG 2009, HEINRICHS et al. 2012, DIERSCHKE 2013, HEINRICHS & SCHMIDT 2013). Noch entscheidender ist der deutliche Rückgang der Verbissbelastung der Naturverjüngung in den letzten Jahrzehnten infolge einer intensiveren Bejagung des Rehwildes (JANTSCH et al. 2013). 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 jährliche Rehwildstrecke um 1960 bei 2 Stück/100 ha und erhöhte sich nach 2000 auf 7 Rehe/100 ha und Jahr (FREI 2013, Levin, mündliche Mitteilung). Neben den verbissempfindlichen Edellaubhölzern, der Eibe und der Hainbuche hat sich aber auch der Deckungsgrad der relativ verbisstoleranten Buche (KLÖTZLI 1965, GERBER & SCHMIDT 1996, HEINRICHS et al. 2011, HESSENMÖLLER et al. 2011, AMMER & VOR 2013, HEINRICHS & SCHMIDT 2013) in der Strauch- und Krautschicht erhöht. Eine Zunahme der Mastjahre der Rotbuche in den letzten 20 Jahren, die häufig als Folge der erhöhten Stickstoffeinträge und des Klimawandels interpretiert wird (SCHMIDT 2006, ÖVERGAARD et al. 2007), sorgt inzwischen auch im *Carici-Fagetum* für eine flächendeckende Verjüngung.

5.2 Entwicklung der Bodenvegetation

In der Bodenvegetation haben vor allem solche Arten gewonnen, die eine bessere Stickstoff- und Wasserversorgung anzeigen und gleichzeitig sehr schattentolerant sind. Es handelt sich um Arten, die die besser versorgten Böden der mesophilen Kalk-Buchenwälder (*Hordelymo-Fagetum lathyretosum*) bevorzugen (GRIMME 1977, DIERSCHKE 1985, 1989, 2013). Verlierer im *Carici-Fagetum* sind vor allem lichtbedürftige Arten, die sich besonders an den flachgründigsten und/oder mit Kalkfelsen durchsetzten Steilhängen finden, wo die Konkurrenz der Buche durch Wassermangel deutlich geschwächt ist. Diese Bedingungen finden sich vor allem im *C.-F. primuletosum* und *C.-F. actaeetosum*, die auch von den vier Subassoziationen die höchsten Anteile der Charakter- und Differentialarten des *Carici-Fagetum* aufweisen. Die meisten Kennarten des *Carici-Fagetum*, darunter auch viele Rote-Liste-Arten, gehören daher zu den Verlierern in der Bodenvegetation (Abb. 6). Eine Ausnahme bilden nur *Carex digitata*, *Convallaria majalis* und *Hepatica nobilis*. Diese drei Kennarten haben gegenüber 1955/60 zugenommen. Sie sind im *Carici-Fagetum* weit ver-

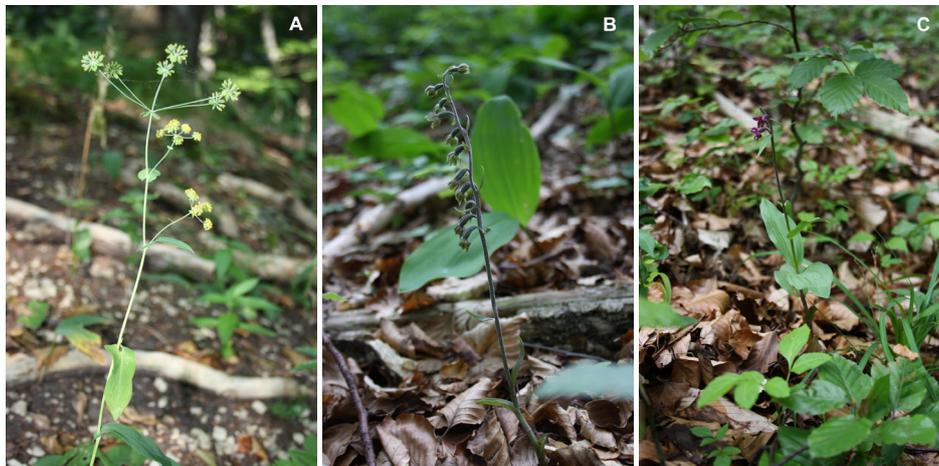


Abb. 6. A) *Bupleurum longifolium* („Ratsburg“, FA Reinhausen Abt. 3049c2, Aufnahme­fläche 266, Foto W. Schmidt 2013); B) *Epipactis microphylla* (westlich Groß-Lengden, FA Reinhausen Abt. 157a, Aufnahme­fläche 308, Foto W. Schmidt 2012) und C) *Epipactis atrorubens* („nördlicher Lippberg“, FA Reinhausen Abt. 3041b, Aufnahme­fläche 41, Foto W. Schmidt 2012) im *Carici-Fagetum prinuleto­sum*. Diese drei Arten, darunter die zwei typischen Orchideen-Arten des *Carici-Fagetum* des Göttinger Waldes, sind seit 1955/60 stark zurückgegangen.

Fig.6. A) *Bupleurum longifolium* („Ratsburg“, forest district Reinhausen, section 3049c2, survey plot 266, photo W. Schmidt 2013); B) *Epipactis microphylla* (west of Groß-Lengden, forest district Reinhausen, section 157a, survey plot 308, photo W. Schmidt 2012) and C) *Epipactis atrorubens* („northern Lippberg“, forest district Reinhausen, section 3041b, survey plot 41, photo W. Schmidt 2012) in the *Carici-Fagetum prinuletosum*. These three species, including the two typical orchids of the *Carici-Fagetum* of the Göttingen forest, have strongly decreased since 1955/60.

breitet, treten aber auch noch im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum* häufig auf und markieren dort mit der *Convallaria*-Variante den Übergang zum *Carici-Fagetum* (DIERSCHKE 1985, 1989, 2013, SCHMIDT 2009).

Besonders typisch für das *Carici-Fagetum* ist das Auftreten zahlreicher Orchideen-Arten (DIERSCHKE 1989, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010), die im Allgemeinen als konkurrenzschwach gelten und durch den Nährstoffentzug in ausgehagerten, laubfreien Mittelwäldern früher einen Verbreitungsschwerpunkt besaßen (WESTHUS & HAUPT 1990). Die Eutrophierung gilt nach DIJK et al. (1997) als Hauptursache für den weit verbreiteten Rückgang vieler Orchideen in Mitteleuropa. Die Rote-Liste-Arten *Cephalanthera rubra* und *Epipactis atrorubens* zeigen – wie auch in Seggen-Hangbuchenwäldern der fränkischen Alb (JANTSCH et al. 2013) – gegenüber der Zeit vor 50 Jahren deutliche Rückgangstendenzen, während sich die Häufigkeit der als nicht gefährdet eingestufteten Arten *Cephalanthera damasonium*, *Epipactis helleborine* und *Neottia nidus-avis* (GARVE 2004) nicht signifikant verändert hat.

Der Rückgang von Nährstoffmangelzeigern und die Zunahme von anspruchsvolleren, schattentoleranten Arten in mitteleuropäischen Laubwäldern in den letzten Jahrzehnten sind durch eine Vielzahl von Untersuchungen belegt (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, EWALD et al. 2013, JANTSCH et al. 2013). Nach einer umfangreichen Analyse von 1205 Dauer- und Quasidauer-

flächen in europäischen sommergrünen Laubwäldern konnten VERHEYEN et al. (2012) zeigen, dass die Zunahme von Eutrophierungszeigern nicht unbedingt mit der atmosphärischen Stickstoffdeposition einhergeht. So sind auch die jährlichen Eintragswerte von 21 kg N/ha (BRUMME et al. 2009) für den Göttinger Wald im Vergleich zu vielen anderen Waldgebieten Mitteleuropas eher gering (BERNHARDT-RÖMERMANN et al. 2009, DRACHENFELS 2012, VERHEYEN et al. 2012) und wirken sich auf den basenreichen Böden im Vergleich zu oligotrophen Böden weniger aus (DIEKMANN & DUPRÉ 1997, DRACHENFELS 2012, DIERSCHKE 2013, EWALD et al. 2013), auch wenn der Stickstoffeintrag sicher die Baumarten begünstigte und zur gesteigerten Wuchsleistung der Buche im *Carici-Fagetum* beitrug (GLATZEL 1999, SPIECKER 1999, DITTMAR et al. 2003). Die Zunahme der Stickstoffzeiger auf meso- und eutrophen Buchenwald-Standorten ist vielmehr durch die gleichzeitige Schattentoleranz dieser Arten bedingt (EBER 1972, ELLENBERG et al. 2001, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010). Für das *Carici-Fagetum* im Göttinger Wald hat sich insbesondere durch die Zunahme der Strauchschicht das Lichtangebot für die Krautschicht gegenüber der Situation vor 50 Jahren deutlich verringert. Durch den relativen Rückgang der Buche und die Zunahme der Edellaubhölzer in der Baum- und Strauchschicht hat sich möglicherweise auch die Streuqualität verbessert (AUGUSTO et al. 2002, AUBERT et al. 2004, MÖLDER et al. 2008, 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.

Hinweise, dass der globale Klimawandel mit milderem Wintern bei gleichzeitig höheren Temperaturen und ausgeprägten sommerlichen Trockenperioden in Mitteleuropa (PARMESAN & YOKE 2003, MENZEL et al. 2006, SCHÖNWIESE et al. 2006, DIEKMANN 2010, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010, CHEN et al. 2011) Einfluss auf die Veränderungen der Vegetation im *Carici-Fagetum* des Göttinger Waldes genommen hat, sind relativ begrenzt. Nur *Hedera helix* konnte in der Krautschicht signifikant zunehmen. Diese immergrüne, ozeanisch verbreitete Art profitiert vermutlich von milderem Wintern, die auch im Göttinger Wald festgestellt werden konnten (CARRARO et al. 1999, DIERSCHKE 2005a, 2005b, 2009, 2013, GRUND et al. 2005, SCHMIDT 2009, DIEKMANN 2010, HEINRICHS et al. 2011, 2012, SCHMIDT & HEINRICHS 2013). So betrug der Temperaturanstieg in den Wintermonaten im Vergleich der Zeiträume 1951–1980 und 1981–2010 1,5 °C, gleichzeitig ging die Anzahl der Jahre, in denen Minimumtemperaturen unter -20 °C am Boden erreicht wurden (z. B. im Winter 1955/56 mit -32 °C) von 17 auf 10 Jahre zurück (nach Daten der Wetterstation Göttingen (173 bzw. 167 m ü NN). Letale Frostereignisse treten beim Efeu bei Temperaturen zwischen -15 bis -25 °C auf (GRUND et al. 2005, BERGER et al. 2007). DIERSCHKE (2005a, b, 2013) fand außerdem im *Hordelymo-Fagetum lathyretosum*, dass *H. helix* zunehmend auch an den Baumstämmen emporrankt, wo die Art ohne schützende Schneedecke stärker dem Frost ausgesetzt ist. Dies konnte auch für das *Carici-Fagetum* bestätigt werden: in 14 der 78 Aufnahmeflächen wurden Efeu-Pflanzen in Strauchschicht-, in 4 Aufnahmeflächen in Baum-schichthöhe, d. h. über 5 m hoch notiert. In Kombination mit milderem Wintern profitiert *H. helix* außerdem vom früheren Beginn der Vegetationsperiode im Frühjahr und nutzt diesen Zeitraum länger zur Stoffproduktion, ehe sich das Kronendach schließt (FISCHER & FELLER 1994, MENZEL et al. 2006, LEUZINGER et al. 2011). Eine andere Klimavariablen von großer Wichtigkeit für *H. helix* ist der geänderte CO₂-Gehalt der Atmosphäre, der in Mitteleuropa seit 1950 von 310 auf 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* vergleichsweise stärker als das der 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). Andere immergrüne Arten, die als Indikatoren für den Klimawandel genannt werden (z. B. *Ilex aquifolium*: DIEKMANN 2010, HEINRICHS et al. 2011; *Mahonia aquifolium*: AUGÉ & BRANDL 1997, CORDES et al. 2006; *Vinca minor*: DIEKMANN 2010), wurden nur in wenigen Flächen gefunden oder traten im *Carici-Fagetum* nicht auf.

Von den milderen Wintern hat aber vermutlich auch *Juglans regia* profitiert, die heute auch im *Carici-Fagetum* vertreten ist. Das Auftreten von Walnuss-Sämlingen in Buchenwäldern ist ein Phänomen der letzten Jahrzehnte und nach JANTSCH et al. (2013) der bislang einzige konkrete Nachweis, dass eine wärmebedürftige Art in bayerischen Buchenwäldern zunimmt. Ebenso wie beim Efeu (METCALFE 2005, JÄGER et al. 2008) wurden bei der Walnuss frostresistente Genotypen gezüchtet, die jetzt als Kultivare aus Gärten und Parks in die Wälder einwandern. Weitere begünstigende Faktoren einer „Juglandisierung“ (GARVE 2007, HETZEL 2009) sind die Zunahme von Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.) als Haupt-Samenausbreiter, die nachlassende Nutzung durch den Menschen und die verbesserte Stickstoffversorgung der Wälder (LOACKER et al. 2007, HETZEL 2009, POMPE et al. 2011, JANTSCH et al. 2013).

Hinweise, dass häufigere Sommertrockenheit mit Dürreperioden zu einer Zunahme von thermophilen, trockenheitsertragenden Pflanzenarten im *Carici-Fagetum* führt, fehlen bisher. Die mittlere jährliche Niederschlagssumme nahm im Vergleich der Zeiträume 1951–1980 und 1981–2010 sogar um 16 mm zu; auch die Zeigerwerte für Temperatur und Feuchtigkeit weisen eher 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. (2014) 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 zu einer stärkeren Beschattung der Bodenvegetation durch die Baum- und Strauchschicht kam. Daraus ergibt sich ein kühleres, mesophiles Mikroklima am Waldboden, welches eine mögliche Reaktion der Kraut- und Moosschicht auf einen Klimawandel mit erhöhten Sommertemperaturen und Dürreperioden weitgehend abpuffert. So konnten nach dem extremen Dürrejahr 2003 – auch bei der Buche – keine nachhaltigen Trockenheitsschäden im Göttinger Wald festgestellt werden.

Wesentlich deutlicher als der Einfluss des Klimawandels auf das Verhalten von Krautschichtarten in Buchenwäldern (HÉDL 2004, DIEKMANN 2010, HEINRICHS et al. 2011, HÜWER & WITTIG 2012, JANTSCH et al. 2013, SCHMIDT & HEINRICHS 2013) ist der des Schalenwildverbisses. Neben den Baum- und weiteren Gehölzarten (z. B. *Crataegus laevigata*, *Rubus idaeus*, *R. fruticosus*) in der Bodenvegetation, hat sicher auch eine Reihe von krautigen Pflanzen von der Reduktion des Rehwildbestandes im Göttinger Wald profitiert. Dies kann insbesondere für *Anemone nemorosa*, *A. ranunculoides*, *Carex sylvatica*, *Hedera helix*, *Hepatica nobilis* und *Lilium martagon* angenommen werden, die in Folge von direkten Beobachtungen, Verbissanalysen und Vergleichen zwischen gezäunten und ungezäunten Flächen verschiedener Autoren als von Rehen bevorzugte Äsungspflanzen eingestuft werden können (KLÖTZLI 1965, SCHMIDT 1978, 1988, 2009, GERBER & SCHMIDT 1996, WOLF 1996,

GILL & BEARDALL 2001, GILL 2006, DIERSCHKE 2009, 2013, HEINRICHS et al. 2011, 2012, SCHMIDT & HEINRICHS 2013). Besonders bemerkenswert ist dabei die Entwicklung von *L. martagon*, die einzige Rote-Liste-Art im *Carici-Fagetum* mit einer signifikanten Zunahme seit 1955/60. Die Knospen und Blütenstände von *L. martagon* werden als Aphrodisiakum von den Rehböcken besonders gern abgeäst (KLÖTZLI 1965, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010).

Neophyten haben im *Carici-Fagetum* des Göttinger Waldes zwar in den vergangenen 50 Jahren deutlich zugenommen, spielen aber in der Krautschicht der Buchenwälder nur eine unbedeutende Rolle. Diese zeitliche Entwicklung und die geringe Bedeutung der Neophyten deckt sich mit den Untersuchungsergebnissen von SCHMIDT et al. (2008), SCHMIDT (2012) und JANTSCH et al. (2013) aus niedersächsischen und bayerischen Buchenwäldern.

Die aufgezeigten Veränderungen in der Bodenvegetation – insbesondere der Rückgang der Charakter- und Differentialarten und die Zunahme der Gehölzverjüngung und der schattentoleranten Arten mesophiler Kalkbuchenwälder – haben zu einer zunehmenden Homogenisierung der Vegetation in den vier Subassoziationen des *Carici-Fagetum* geführt. Entsprechende Entwicklungen im Vergleich von alten und neuen Vegetationsaufnahmen auf quasi-Dauerflächen fand auch DURAK (2012) in montanen Buchenwäldern der östlichen Karpaten. Hier wirkten sich der zunehmende Buchenanteil, das Alter der Bestände und die nachlassende Intensität der Bewirtschaftung auch negativ auf die Diversität der Bodenvegetation aus. KEITH et al. (2009) führen die Homogenisierung der Bodenvegetation mit einem Diversitätsverlust in verschiedenen Waldökosystemen Südenglands über einen Zeitraum von 70 Jahren ebenfalls auf eine zunehmende Beschattung und auf Eutrophierung zurück. Zu den Arten, die in den englischen Wäldern zunehmend dominant geworden sind und auch andere Krautschichtarten und ihre Diversität negativ beeinflusst haben zählt nach MARRS et al. (2013) auch *Hedera helix*. HÉDL et al. (2010) beobachteten dagegen in thermophilen Eichenwäldern keine Angleichung der Artenzusammensetzung in der Bodenvegetation. Nach dem Übergang von der Mittel- zur Hochwaldwirtschaft gingen die lichtliebenden Arten dort zwar ebenfalls zurück, gleichzeitig förderten hohe Schalenwildichten aber die Ausbreitung von Neophyten.

6. Schlussfolgerungen

Atmosphärische Stickstoffeinträge und der Klimawandel werden heute als die wichtigsten Ursachen für den weltweit zu beobachtenden Artenwandel und -schwund angesehen (SALA et al. 2000). Ein Diversitätsverlust – gemessen an der mittleren Artenzahl pro Vegetationsaufnahme – konnte in den hier untersuchten Seggen-Hangbuchenwäldern, im Gegensatz zu den thermophilen Eichenwäldern (HÉDL et al. 2010), nicht festgestellt werden, wohl aber ein erheblicher Artenwandel und eine Homogenisierung der Artengemeinschaft. Dem wärmeliebenden *Carici-Fagetum* sind in den letzten 50 Jahren charakteristische und wertvolle floristische Elemente verloren gegangen. Es entwickelt sich zunehmend in Richtung des mesophilen Kalk-Buchenwaldes (*Hordeleyo-Fagetum lathyretosum*). Zum gleichen Ergebnis kommen auch JANTSCH et al. (2013) beim Vergleich von Vegetationsaufnahmen des *Carici-Fagetum* der Fränkischen Alb zwischen 1964–1967 und 2010. Diese Entwicklung betrifft im Göttinger Wald alle vier Subassoziationen des *Carici-Fagetum*, d. h. sie ist nicht auf eine besonders standörtlich geprägte Ausbildung beschränkt. Stickstoffeinträge und Klimawandel, die global und flächendeckend wirken, haben sicher zu dieser Entwicklung

beigetragen, wie die Zunahme der Stickstoffzeigerwerte und des ozeanisch-verbreiteten Efeus (*Hedera helix*) und das erstmalige Auftreten der thermophilen und nitrophilen Walnuss (*Juglans regia*) in der Krautschicht zeigen.

Wichtiger scheint allerdings der Nutzungswandel, den das *Carici-Fagetum* seit etwa 150 Jahren erfahren hat. Bis dahin herrschte im Göttinger Wald die Mittelwaldnutzung vor, über Jahrhunderte auch verbunden mit einem ständigen Nährstoffexport durch die Brennholznutzung und Beweidung durch Haustiere (WAGENHOFF 1987, PREUTENBORBECK 2009). Mit der Trennung von Wald und Weide und dem Übergang zur Buchenhochwaldwirtschaft wurde diese Entwicklung gestoppt. Die Wälder konnten sich von dem jahrhundertelangen Nährstoffexport langsam erholen (GLATZEL 1991, 1999), wobei die nährstoffarmen und lichten Bedingungen auf den Buchen-Grenzstandorten des *Carici-Fagetum* (GRIMME 1977, ELLENBERG & LEUSCHNER 2010) noch vor 50 Jahren deutlicher spürbar waren als in den typischen Kalk-Buchenwäldern der Plateaulagen. Arten der beweideten Kalkmagerrasen wie *Brachypodium pinnatum* und *Gentianella ciliata*, die damals noch im *Carici-Fagetum* gefunden wurden, heute aber verschwunden sind, stehen stellvertretend für diese Entwicklung. Hohe Rehwild-Bestände sorgten in den ersten Jahrzehnten nach dem 2. Weltkrieg dafür, dass sich im *Carici-Fagetum* trotz eines ausreichenden Lichtangebots zunächst keine dicht schließende Naturverjüngung entwickeln konnte. Erst mit der Reduktion des Schalenwild-Verbisses und sicher zusätzlich begünstigt durch die atmosphärischen Stickstoffeinträge und eine bodenpfleglichere Forstwirtschaft ohne Streunutzung und Waldweide, setzte dann die Sukzession zum mesophilen Wald ein, wie sie für viele thermophile Laubwälder in Mitteleuropa nach Jahrhunderten der Auflichtung und Aushagerung typisch geworden ist (WESTHUS & HAUPT 1990, GLATZEL 1991, 1999, STRANDBERG et al. 2005, HÉDL et al. 2010, DE FRENNE et al. 2014, EWALD et al. 2013, JANTSCH et al. 2013).

Die Entwicklung wird auch nicht gestoppt durch die getroffenen Naturschutzmaßnahmen, die häufig die Einstellung der forstlichen Nutzung bedeuten. Ohne forstliche Bewirtschaftung mit der Förderung von konkurrenzschwachen, lichtbedürftigen Baumarten gegenüber der dominanten Buche geht ein Teil der Habitatheterogenität verloren, eine der Voraussetzungen für floristische und vegetationskundliche Vielfalt innerhalb der Buchenwälder (MÖLDER et al. 2008, REUSSER et al. 2010, DURAK 2012). Ob sich die gleichzeitige Zunahme von Totholz positiv auf die Bodenvegetation auswirkt, ist bisher weitgehend unklar (MÜLLER et al. 2007, DURAK 2012). Ein Zurück zu der Artenkombination des *Carici-Fagetum* der 1950er Jahre ist aber auch unter den heutigen Umwelt- und Nutzungsbedingungen schwer denkbar. So bleibt als Ausweg vermutlich nur die Verfolgung einer „Hot-spot-Strategie“ (MEYER et al. 2009): Die Erhaltung der wertvollsten Altholzbestände des *Carici-Fagetum* im Göttinger Wald, das Freihalten der Bestände von möglichen Beeinträchtigungen und eine gegebenenfalls gezielte Regeneration können Maßnahmen sein, um die natürliche Vielfalt der walddtypischen Arten und Lebensgemeinschaften wirksam zu fördern. Wälder ohne jegliche Nutzung (Naturwälder, Naturwaldreservate) sind dabei allein nicht zielführend, aber sicher ein wichtiger Pfeiler in einer regionalen Naturschutzstrategie (MARGULES & PRESSEY 2000, BALCAR 2013).

Danksagung

Die Leiter der Forstämter Reinhausen (O. Beck, A. Pampe) und Göttingen (M. Levin) unterstützten die Untersuchungen bei der Geländearbeit und mit der Bereitstellung forstlicher Daten zu den untersuchten Waldbeständen. 1955/60 halfen bei der Nachbestimmung der gesammelten Moose F. Koppe, O.L. Lange und G. Philippi, 2011/12 M. Weckesser. M. Schmidt gab viele Hinweise zur Geländearbeit

und Literatur und stellte auch ein Foto von der „Ratsburg“ zur Verfügung. Zwei anonyme Gutachter und J. Ewald als koordinierender Editor der *Tuexenia* trugen konstruktiv zu einer wesentlichen Verbesserung des Manuskripts bei. Ihnen allen sei an dieser Stelle recht herzlich gedankt.

Beilagen und Anhänge

Beilage 1. Tabelle 1. Mittlere Zeigerwerte und mittlere prozentuale Anteile der Waldartengruppen an der Artenzahl und am Deckungsgrad der Feldschicht für die Zeiträume 1955/60 und 2011/12 in den vier Subassoziationen nach WINTERHOFF (1960, 1963).

Supplement 1. Table 1. Mean indicator values and mean percentage of forest affinity groups in species numbers and cover of the field layer for the 1955/60 and 2011/12 survey periods within the four sub-associations following Winterhoff (1960, 1963).

Beilage 2. Tabelle 3. Mittlere Deckungsgrade in % und Artenzahlen der Vegetationsschichten für den Zeitraum 1955/60 und 2011/12, getrennt nach den Aufnahmen der vier Subassoziationen nach WINTERHOFF (1960, 1963) sowie des *Carici-Fagetum* insgesamt.

Supplement 2. Table 3. Mean cover values in % and species numbers in the vegetation layers for the 1955/60 and 2011/12 relevés within the four sub-associations following WINTERHOFF (1960, 1963) and in the *Carici-Fagetum* as a whole.

Zusätzliche unterstützende Information ist in der Online-Version dieses Artikels zu finden.

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Anhang S1. Stetigkeiten und mittlere Deckungsgrade aller Arten in den Aufnahmeflächen des *Carici-Fagetum* und den vier Subassoziationen aus dem Göttinger Wald.

Appendix S1. Constancies and mean cover values of all species in the relevés of the *Carici-Fagetum* and its four subassociations from the Göttinger Wald.

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. (2013): Verlust von Mischbaumarten durch Wildverbiss in Buchenwäldern. – *AFZ-Der Wald* 68 (1): 9–11.
- 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. For. Res.* 34: 233–248.
- AUGE, H. & BRANDL, R. (1997): Seedling recruitment in the invasive clonal shrub, *Mahonia aquifolium* Pursh (Nutt.). – *Oecologia* 110: 205–211.
- 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.
- BALCAR, P. (2013): Dient Stilllegung von Wald auch wirklich dem Naturschutz? – *AFZ-Der Wald* 68 (12): 23–25.
- BARTSCH, N. & RÖHRIG, E. (2009): Management options for European beech forests in relation to changes in C- and N-status as described by the three study sites. – In: BRUMME, R. & KHANNA, P.K. (Eds.): Functioning and management of European beech ecosystems. *Ecol. Stud.* 208: 425–456.
- 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.
- BERNHARDT-RÖMERMANN, M. & EWALD, J. (2006): Einst zu wenig, heute zu viel: Stickstoff in Waldlebensgemeinschaften. – *Gefährst. Reinhalt. Luft* 66: 261–266.

- BERNHARDT-RÖMERMANN, M., PFADENHAUER, J., ÖSTREICHER, S. & FISCHER, A. (2009): Stickstoffbedingte Vegetationsveränderungen in einem Eichen-Hainbuchenwald – Ergebnisse aus 18 Jahren Dauerbeobachtung. – Forstarchiv 80: 181–188.
- BIEDERBICK, K.-H. (1991): Untersuchungen zur reliefbedingten Variation von Vegetation und Standort. – Diss. Bot. 176: 1–189.
- 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., DIEKMANN, M. & FALKENGREN-GRERUP, U. (1998): Effects of nitrogen deposition on field layer vegetation in south Swedish oak forests. – Environ. Pollut. 102: 35–40.
- 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): Longterm changes in the field layer of oak and oak-hornbeam forests under the impact of deer and mouflon. – Folia Geobot. Phytotaxon. 28: 225–245.
- CORDES, H., FEDER, J., HELLBERG, F., METZING, D. & WITTIG, B. (2006): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen des Weser-Elbe-Gebietes. – Hauschild, Bremen: 512 pp.
- DE FRENNE, P., RODRIGUEZ-SÁNCHEZ, F., COOMES, D.A., BAETEN, L., VERSTRAETEN, G., VELLEND, M., BERNHARDT-RÖMERMANN, M., BROWN, C.D., BRUNET, J., CORNELIS, 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 & VERHEYEN, C. (2014): Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. – PNAS 110: 18561–18565.
- DIEKMANN, M. (2010): Aktuelle Vegetationsveränderungen in Wäldern. – Welche Rolle spielt der Klimawandel? – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 22: 57–65.
- DIEKMANN, M. & DUPRÉ, C. (1997): Acidification and eutrophication of deciduous forests in north-western Germany demonstrated by indicator species analysis. – J. Veg. Sci. 8: 855–864.
- DIERSCHKE, H. (1985): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. II. Syntaxonomische Übersicht der Laubwaldgesellschaften und Gliederung der Buchenwälder. – Tuexenia 5: 491–521.
- DIERSCHKE, H. (1986): Pflanzensoziologische und ökologische Untersuchungen in Wäldern Süd-Niedersachsens. III. Syntaxonomische Gliederung der Eichen-Hainbuchenwälder, zugleich eine Übersicht der Carpinion-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Tuexenia 6: 299–323.
- DIERSCHKE, H. (1989): Artenreiche Buchenwald-Gesellschaften Nordwest-Deutschlands. – Ber. Reinhold-Tüxen-Ges. 1: 107–148.
- DIERSCHKE, H. (1994): Pflanzensoziologie. – Ulmer, Stuttgart: 683 pp.
- 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.
- DIERSCHKE, H. & BRÜNN, S. (1993): Raum-zeitliche Variabilität der Vegetation eines Kalkbuchenwaldes. – Untersuchungen auf Dauerflächen 1981–1991. – Scr. Geobot. 20: 105–151.
- DIJK, E., WILLEMS, J.H. & VAN ANDEL, J. (1997): Nutrient responses as a key factor to the ecology of orchid species. – Acta Bot. Neerl. 46: 339–363.
- DITTMAR, C., ZECH, W. & ELLING, W. (2003): Growth variations of Common beech (*Fagus sylvatica* L.) under different climatic and environmental conditions in Europe – a dendroecological study. – For. Ecol. Manag. 173: 63–78.

- DRACHENFELS, O. v. (2012): Einstufungen der Biotoptypen in Niedersachsen. Regenerationsfähigkeit, Wertstufen, Grundwasserabhängigkeit, Nährstoffempfindlichkeit, Gefährdung. – Informationsd. Naturschutz Niedersachs. 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. Manag. 276: 154–164.
- EBER, W. (1972): Über das Lichtklima von Wäldern bei Göttingen und seinen Einfluss auf die Bodenvegetation. – Scr. Geobot. 3: 1–150.
- ELLENBERG, H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. – Ulmer, Stuttgart: 136 pp.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. 6. Aufl. – Ulmer, Stuttgart: 1333 pp.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scr. 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., GÉGOUT, 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.
- 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. & LAROISSINIE, 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.
- FREI, C. (2013): Verbiss und Artenreichtum von Bäumen in unterschiedlich bejagten Teilen des Göttinger Stadtförstes. – Masterarbeit, Univ. Göttingen, 69 pp.
- GARVE, E. (2004): Rote Liste und Florenliste der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Informationsd. Naturschutz Niedersachs. 24: 1–76.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 43: 1–507.
- GERBER, R. & SCHMIDT, W. (1996): Einfluß des Rehwildes auf die Vegetation von Eichen-Hainbuchenwäldern im südlichen Steigerwald. – Verh. Ges. Ökol. 26: 345–353.
- GILL, R. (2006): The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. – In: DANELL, K., DUNCAN, P., BERGSTRÖM, R. & PASTOR, J. (Eds.): Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation: 170–202. Cambridge University Press, Cambridge.
- GILL, R.M.A. & BEARDALL, V. (2001): The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. – Forestry 74: 209–218.
- GLATZEL, G. (1991): The impact of historic land use and modern forestry on nutrient relations of Central European forest ecosystems. – Fertil. Res. 27: 1–8.
- GLATZEL, G. (1999): Historic forest use and its possible implication to recently accelerated tree growth in Central Europe. – In: KARJALAINEN, T., SPIEKER, H. & LAROISSINIE, O. (Eds.): Causes and Consequences of Accelerated Tree Growth in Europe. EFI Proceedings 27: 65–74.
- GRÄBER, R., STRAUß, E. & JOHANSHON, S. (2013): Wild und Jagd – Landesjagdbericht 2012/13. – Niedersächsisches Ministerium für Ernährung, Landwirtschaft, und Verbraucherschutz, Hannover: 132 pp.
- GRIMME, K. (1977): Wasser- und Nährstoffversorgung von Hangbuchenwäldern auf Kalk in der weiteren Umgebung von Göttingen. – Scr. 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. – Bas. Appl. Ecol. 6: 47–56.
- HÄRDTLE, 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.
- 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. – Divers. Distrib. 16: 267–276.

- HEINRICH, S. & SCHMIDT, W. (2013): Windwurf und Eisbruch im Buchenwald: Eine Chance für Eiche und andere Baumarten? – Forstarchiv 84: 181–197.
- HEINRICH, S., SCHULTE, U. & SCHMIDT, W. (2011): Veränderungen der Buchenwaldvegetation durch Klimawandel? Ergebnisse aus Naturwaldzellen in Nordrhein-Westfalen. – Forstarchiv 82: 48–61.
- HEINRICH, S., WINTERHOFF, W. & SCHMIDT, W. (2012): Vegetation dynamics of beech forests on limestone in central Germany over half a century – effects of climate change, forest management, eutrophication or game browsing? Biodivers. Ecol. 4: 47–59.
- HESSENMÖLLER, D., NIESCHULZE, J., LÜPKE, N.V. & SCHULZE, E.-D. (2011): Identification of forest management types from ground-based and remotely sensed variables and the effects of forest management on forest structure and composition. – Forstarchiv 82: 171–183.
- HETZEL, I. (2009): Zur spontanen Ausbreitung von Walnuss (*Juglans regia*) und Esskastanie (*Castanea sativa*) in Wäldern und Forsten im mittleren Ruhrgebiet. – Florist. Rundbr. 43: 24–43.
- 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.
- INGHE, O. & TAMM, C.O. (1988): Survival and flowering of perennial herbs. V. Patterns of flowering. – Oikos 51: 203–219.
- JÄGER, E.J., EBEL, F., HANELT, P. & MÜLLER, G.K. (Eds.) (2008): Exkursionsflora von Deutschland. Band 5: Krautige Zier- und Nutzpflanzen. – Springer-Verlag, Berlin: 880 pp.
- 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.
- KAUSCH-BLECKEN VON SCHMELING, W. (1978): Förderung von Elsbeere und Eibe. – Mitt. Dtsch. Dendrol. Ges. 70: 177–181.
- 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.
- KLÖTZLI, F. (1965): Qualität und Quantität der Rehäsung in Wald- und Grünland-Gesellschaften des nördlichen Schweizer Mittellandes. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stftg. Rübel, Zürich 38: 1–186.
- KÖPP, R. (1991): Untersuchungen zur Verjüngungsdynamik von *Taxus baccata* im Naturwaldreservat Eibenwald bei Göttingen. – Forstarchiv 62: 188–191.
- KÖRNER, C. & BADER, M. (2010): Der Wald in einer CO₂-reichen Welt. – Lehrmittelverlag Kanton Solothurn, Solothurn: 38 pp.
- KOMPA, T. & SCHMIDT, W. (2006): Zur Verjüngungssituation in südniedersächsischen Buchen-Windwurfgebieten nach einem lokalen Orkan von 1997. – Forstarchiv 77: 3–19.
- KOPERSKI, M. (2011): Rote Liste und Gesamtartenliste der Moose in Niedersachsen und Bremen. – Informationsd. Naturschutz Niedersachs. 31: 131–205.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskd. 34: 1–519.
- KUHN, N., AMIET, R. & HUFSCHEID, N. (1987): Veränderungen in der Waldvegetation der Schweiz infolge Nährstoffanreicherungen aus der Atmosphäre. – Allg. Forst- Jagdz. 158: 77–84.
- LAMBERTZ, B. & SCHMIDT, W. (1999): Auflichtungen 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.
- LEUTHOLD, C. (1980): Die ökologische und pflanzensoziologische Stellung der Eibe (*Taxus baccata*) in der Schweiz. – Veröff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rübel, Zürich 79: 1–217.
- LEUZINGER, S., HARTMANN, A. & KÖRNER, C. (2011): Water relations of climbing ivy in a temperate forest. – Planta 233: 1087–1096.
- LOACKER, K., KOFLER, W., PAGITZ, K. & OBERHUBER, W. (2007): Spread of walnut (*Juglans regia* L.) in an Alpine valley is correlated with climate warming. – Flora 202: 70–78.
- MAGURRAN, A.E. (2004): Measuring biological diversity. Blackwell Science, Oxford: 264 pp.
- MARGULES, C.R. & PRESSEY, R.L. (2000): Systematic conservation planning. – Nature 405: 243–253.

- 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. & DYLAN, K. (2002): Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. – *J. Veg. Sci.* 13: 603–606.
- MCCUNE, B. & GRACE, J.B. (2002): Analysis of ecological communities. – Oregon, USA: MjM Software Design.
- 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., DEFILLA, C., DONNELLY, A., FILELLA, Y., JATCZAK, K., MÁGE, 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.
- METCALFE, D.J. (2005): *Hedera helix* L. – *J. Ecol.* 93: 632–648.
- MEYER, P. (1995): Untersuchung waldkundlicher Entwicklungstendenzen und methodischer Fragestellungen in Buchen- und Buchenmischbeständen niedersächsischer Naturwaldreservate (NWR). – Cuvillier Verlag, Göttingen: 239 pp.
- MEYER, P., GUERICKE, M., HILLEBRAND, K. (1999): Eigendynamische und gesteuerte Waldentwicklung im Kalk-Buchenwald. Ein Vergleich des Naturwaldes Hünstollen und der Wuchsreihe Buche/Edellaubbäume im Forstamt Bovenden. – *Forst Holz* 54: 48–54.
- MEYER, P., SCHMIDT, M. & SPELLMANN, H. (2009): Die „Hotspots-Strategie“. – *AFZ-Der Wald* 64 (15): 822–824.
- MEYER, P., WEVELL VON KRÜGER, A., STEFFENS, R. & UNKRIG, W. (2006): Naturwälder in Niedersachsen. Schutz und Forschung. Teil 1. – Nordwestdeutsche Forstliche Versuchsanstalt, Niedersächsische Landesforsten, Göttingen/Braunschweig: 339 pp.
- MÖLDER, A., BERNHARDT-RÖMERMANN, M. & SCHMIDT, W. (2008): Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? – *For. Ecol. Manag.* 256: 272–281.
- MÜLLER, J., BUSSLER, H. & UTSCHIK, H. (2007): Wieviel Totholz braucht der Wald? Ein wissenschaftliches Konzept gegen den Artenschwund der Totholzbiozöosen. – *Natursch. Landschaftspl.* 39: 165–170.
- 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.
- 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. Stud.* 208: 13–32.
- PARMESAN, C. & YOKE, G. (2003): A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. – *Nature* 421: 37–42.
- POMPE, S., BERGER, S., BERGMANN, J., BADECK, F., LÜBBERT, J., KLOTZ, S., REHSE, A.K., SÖHLKE, G., SATTLER, S., WALTHER, G.-R. & KÜHN, I. (2011): Modellierung der Auswirkungen des Klimawandels auf die Flora und Vegetation in Deutschland. – *BfN-Skr.* 304: 1–98.
- PREUTENBORBECK, J. (2009): Landnutzungswandel und Biodiversität – eine historisch-ökologische Analyse am Beispiel des Naturraumes Göttinger Wald. – Diss. Univ. Göttingen: 269 pp.
- 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. & KLÖCK, W. (1996): Waldentwicklung auf Quasi-Dauerflächen im Luzulo-Fagetum des Buntsandsteinröhön (Forstamt Mittelsinn) zwischen 1950 und 1990. – *Forstwiss. Centralbl.* 115: 321–335.
- 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.
- RÜHL, A. (1954): Das südliche Leinebergland. Eine forstlich-vegetationskundliche und pflanzengeographische Studie. – *Pflanzensoziologie* 9: VIII + 155 pp. Jena.
- RÜHL, A. (1960): Über die Waldvegetation der Kalkgebiete nordwestdeutscher Mittelgebirge. – *Decheniana Beih.* 8: 1–50.

- SALA, O.E., CHAPIN, F.S., ARMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNECKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N.L., SYKES, M.T., WALKER, B.H., WALKER, M. & WALL, D.H. (2000): Global biodiversity scenarios for the year 2100. – *Science* 287: 1770–1774.
- SCHMIDT, M. (2000): Die Blaugras-Rasen des nördlichen deutschen Mittelgebirgsraumes und ihre Kontaktgesellschaften. – *Diss. Bot.* 328: 1–294.
- SCHMIDT, M., KRIEBITZSCH, W.-U. & EWALD, J. (2011): Waldartenliste der Farn- und Blütenpflanzen, Moose und Flechten Deutschlands. – *BfN-Skr.* 299: 1–111.
- SCHMIDT, W. (1978): Einfluss einer Rehpopulation auf die Waldvegetation – Ergebnisse von Dauerflächenversuchen im Rehgatter Stammham 1972–1976. – *Phytocoenosis* 7: 43–59.
- SCHMIDT, W. (1988): Langjährige Veränderungen der Krautschicht eines Kalkbuchenwaldes. – *Tuexenia* 8: 327–338.
- SCHMIDT, W. (2006): Zeitliche Veränderung der Fruktifikation der Rotbuche (*Fagus sylvatica* L.) in einem Kalkbuchenwald (1981–2004). – *Allg. Forst- 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. & HEINRICHS, S. (2013): Förster, Rehe, Stickstoff – oder doch allein der Klimawandel? Der Efeu (*Hedera helix* L.) als Indikator für Veränderungen in Buchenwäldern. – *Schriften. Landesforstverw. Nordrhein-Westfalen* 23: 48–65.
- SCHMIDT, W., HEINRICHS, S., WECKESSER, M., EBRECHT, L. & LAMBERTZ, B. (2008): Neophyten in Buchen- und Fichtenwäldern des Sollings. – *Braunschweiger Geobot. Arb.* 405–434.
- SCHÖNWIESE, C.-D., STAEGER, T. & TRÖMEL, S. (2006): Klimawandel und Extremereignisse in Deutschland. – *DWD Klimastatusbericht 2005*: 7–17.
- SOUZA, L., BELOTE, R.T., KARDOL, P., WELTZIN, J.F. & NORBY, R.J. (2010): CO₂ enrichment accelerates successional development of an understory plant community. – *J. Plant Ecol.* 3: 33–39.
- SPIECKER, H. (1999): Overview of recent growth trends in European forests. – *Water, Air, Soil Pollut.* 116: 33–46.
- STRANDBERG, B., KRISTIANSEN, S.M. & TYBIRK, K. (2005): Dynamic oak-scrub to forest succession: effects of management on understorey vegetation, humus forms and soils. – *For. Ecol. Manag.* 211: 318–328.
- 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. – *Clim. Change* 72: 37–56.
- TAMM, C.O. (1972): Survival and flowering of some perennial herbs. II. The behavior of some orchids on permanent plots. – *Oikos* 23: 23–28.
- TAMM, C.O. (1991): Behaviour of some orchid populations in a changing environment. Observations on permanent plots, 1943–1990. – In: Wells, T.C.E. & Willems, J.H. (eds.): *Population Ecology of Terrestrial Orchids*: 1–14, SPB Publishing, The Hague, The Netherlands.
- 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. Manag.* 55: 149–167.
- TÜXEN, R. (1928): Bericht über die pflanzensoziologische Exkursion der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft nach dem Pleßwalde bei Göttingen, 14. August 1927. (Zugleich vorläufige Mitteilung über einige Pflanzengesellschaften Südhannovers.) – *Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem. Niedersachs.* 1: 25–51.
- 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. (1975): Die Wirtschaft in Edellaubholz/Buchen-Mischbeständen auf optimalen Standorten im Forstamt Bovenden. – *Aus dem Walde* 24: 5–60.
- WAGENHOFF, A. (1985): Altes und Neues über die Eibe im Plesswald. – *Plesse-Archiv* 21: 215–235.

- WAGENHOFF, A. (1987): Der Wald der ehemaligen Herrschaft Plesse – seine frühere Nutzung und seine heutige Bewirtschaftung. – Plesse-Archiv 23: 95–159.
- WESTHUS, W. & HAUPT, R. (1990): Zum Florenzwandel und Florenschutz in waldbestockten Naturschutzgebieten Thüringens. – *Hercynia N.F.* 27: 259–272.
- WILLERDING, U. (1968): Beiträge zur Geschichte der Eibe (*Taxus baccata*). Untersuchungen über das Eibenvorkommen im Pleßwald bei Göttingen. – Plesse-Archiv 3: 97–155.
- WINTERHOFF, W. (1960): Die Waldgesellschaften des Göttinger Waldes. Staatsexamensarbeit, Univ. Göttingen. 104 pp.
- WINTERHOFF, W. (1963): Vegetationskundliche Untersuchungen im Göttinger Wald. – *Nachr. Akad. Wiss. Göttingen. II. Math.-Phys. Kl.* 2. 79 pp.
- WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 765 pp.
- WOLF, G. (1996): Veränderungen der Krautschicht im Stieleichen-Hainbuchenwald mit und ohne Wildeinfluß – Vergleichende Beobachtungen in Naturwaldzellen. – *Arch. Naturschutz Landschaftsforsch.* 35: 107–121.
- ZELÉNY, D. & SCHAFFERS, A.P. (2012): Too good to be true: pitfalls of using mean Ellenberg indicator values in vegetation analyses. – *J. Veg. Sci.* 23: 419–431.
- 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.